

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**

**ПРИРОДНИЧИЙ
АЛЬМАНАХ**

**(Біологічні науки)
Випуск 27**

Херсон 2019

MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF UKRAINE
KHERSON STATE UNIVERSITY

**SCIENTIFIC BULLETIN OF
NATURAL SCIENCES**

(Biological Sciences)
Issue 27

Kherson 2019

ISSN 2524-0838
E ISSN 2706-9133
DOI: 10.32999/ksu2524-0838

Свідоцтво про державну реєстрацію друкованого засобу масової інформації: серія КВ № 23952-13792 ПР, видане 26.04.2019 року

Друковане наукове видання включене до Переліку наукових фахових видань України (Наказ МОН України від 15.10.2019 № 1301, додаток 7).

Затверджено відповідно до рішення Вченої ради Херсонського державного університету (протокол від 20.12.2019, № 6).

Редакційна колегія:

Головний редактор – Зав'ялов Володимир Петрович, доктор біологічних наук, професор (Херсонський державний університет, Херсон, Україна).

Заступник головного редактора – Гасюк Олена Миколаївна, кандидат біологічних наук, доцент (Херсонський державний університет, Херсон, Україна).

Відповідальний секретар – Орлова Катерина Сергіївна – викладач (Херсонський державний університет, Херсон, Україна).

Члени редакційної колегії:

1. Бесчасний Сергій Павлович, кандидат біологічних наук (Херсонський державний університет, Херсон, Україна);
2. Босенко Анатолій Іванович, кандидат біологічних наук, доктор педагогічних наук, професор (Південноукраїнський національний педагогічний університет імені К.Д. Ушинського, Одеса, Україна);
3. Гайдай Микола Іванович, кандидат медичних наук, доцент (Херсонський державний університет, Херсон, Україна);
4. Головченко Ігор Валентинович, кандидат біологічних наук (Херсонський державний університет, Херсон, Україна);
5. Карпець Юрій Вікторович, кандидат біологічних наук, професор (Харківський національний аграрний університет імені В.В. Докучаєва, Харків, Україна);
6. Ковальчук Лариса Євгенівна, доктор медичних наук, професор (Івано-Франківський національний медичний університет, Івано-Франківськ, Україна);
7. Коробейнікова Леся Григорівна, доктор біологічних наук, доцент (Національний університет фізичного виховання і спорту України, Київ, Україна);
8. Мойсієнко Іван Іванович, доктор біологічних наук, професор (Херсонський державний університет, Херсон, Україна);
9. Сараненко Інна Іванівна, кандидат біологічних наук, доцент (Херсонський державний університет, Херсон, Україна);
10. Сидорович Марина Михайлівна, доктор педагогічних наук, професор (Херсонський державний університет, Херсон, Україна);
11. Ткаченко Галина Михайлівна, габілітований доктор, професор (Поморська академія, Слупськ, Республіка Польща);
12. Уваєва Олена Іванівна, доктор біологічних наук, доцент (Житомирський державний університет імені І.Франка, Житомир, Україна);
13. Чернозуб Андрій Анатолійович, доктор біологічних наук, професор (Чорноморський національний університет імені Петра Могили, Миколаїв, Україна);
14. Чмієловська-Бар Ягна, доктор, асистент професора (Університет імені Адама Міцкевича, Познань, Республіка Польща);
15. Шкуропат Анастасія Вікторівна, кандидат біологічних наук (Херсонський державний університет, Херсон, Україна);
16. Янчій Роман Іванович, доктор біологічних наук, професор (Інститут фізіології імені О.О. Богомольця, Київ, Україна);

У збірнику висвітлюються результати наукових досліджень в галузі біологічних наук. Збірник адресований науково-педагогічним та педагогічним працівникам, співробітникам наукових установ, здобувачам наукових ступенів, студентам.

Електронна сторінка збірки: <http://na.kspu.edu/index.php/na>

ЗМІСТ

Баштан С.О., Шапкіна Т.І. ОСОБЛИВОСТІ ЕЛЕКТРОКАРДІОГРАФІЧНИХ ХАРАКТЕРИСТИК МОЛОДШИХ ШКОЛЯРІВ ІЗ ЗАТРИМКОЮ ПСИХІЧНОГО РОЗВИТКУ ...	6
Богдан А.М., Сільванович О.О., Завгородній М.П., Корнет М.М., Бражко О.А. БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ 7-ХЛОРОЗАМІЩЕНИХ ХІНОЛІНУ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)	16
Єрмошина Т.В. СТАН ПОПУЛЯЦІЙ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ ВОДОЙМ БАСЕЙНУ РІЧКИ ТЕТЕРІВ.....	29
Гвозд'ї С.П. ОСНОВНІ ФОРМИ І МЕТОДИ НАВЧАННЯ У ПРОЦЕСІ ПІДГОТОВКИ МАЙБУТНІХ УЧИТЕЛІВ БІОЛОГІЇ ТА ЗДОРОВ'Я ЛЮДИНИ.....	41
Давидов Д.А., Давидова А.О. <i>VALLISNERIA SPIRALIS</i> L. (HYDROCHARITACEAE) В УКРАЇНІ: ПОШИРЕННЯ ТА ЦЕНОТИЧНА АКТИВНІСТЬ.....	59
Дідух А.Я., Дідух М.Я., Мазур Т.П. БІОМОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА <i>DIONAEA MUSCIPULA ELLIS</i> В УМОВАХ ІНТРОДУКЦІЇ.....	79
Конайкова В.О. РАРИТЕТНИЙ ФІТОЦЕНОФОНД ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА «ЄЛАНЕЦЬКИЙ СТЕП».....	95
Кундельчук О.П., Давидов О.В. ЕКОЛОГІЯ МОРСЬКИХ ТРАВ РОДУ ЗОСТЕРА (<i>ZOSTERA</i>)	103
Сікура А.Й., Мегалінська Г.П., Босенко А.І. ДОСЯГНЕННЯ ЯКІСНИХ РЕЗУЛЬТАТІВ НАУКОВОГО ЕКСПЕРИМЕНТУ МАЙБУТНІМИ БІОЛОГАМИ В УМОВАХ ЛАБОРАТОРНОГО ДОСЛІДЖЕННЯ	132
Швець В.А., Гасюк О.М. УЧАСТЬ ЦИТОКІНІВ У АДАПТАЦІЙНИХ РЕАКЦІЯХ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ).....	145



DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-1

УДК 616.12-073.7:159.922.76-056.34

Баштан С. О., Шапкіна Т. І.

ОСОБЛИВОСТІ ЕЛЕКТРОКАРДІОГРАФІЧНИХ ХАРАКТЕРИСТИК МОЛОДШИХ ШКОЛЯРІВ ІЗ ЗАТРИМКОЮ ПСИХІЧНОГО РОЗВИТКУ

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, Одеса, Україна
bashtan_sa@onu.edu.ua

Поряд зі змінами тотальних розмірів тіла в організмі дітей молодшого шкільного віку протікають процеси інтенсивного росту серця і функціональних перебудов у його роботі. Економізація серцевої діяльності на цьому етапі онтогенезу в першу чергу пов'язана із зміною тонічних впливів з боку вегетативної нервової системи, що знаходить своє відображення в біоелектричних процесах, які протікають у міокарді. Єдиним способом дослідження біоелектричних явищ у серці є електрокардіографічне обстеження, яке дозволяє виявити порушення як функціонального, так і морфологічного характеру.

Початок навчання в школі є потужним стресовим фактором в житті дитини. На цьому етапі кардинально змінюється режим зайнятості та відпочинку, відбувається виражене обмеження рухової активності дитини, яка є важливою біологічною потребою людського організму. Ці фактори потенціюють розвиток і сприяють прогресуванню захворювань опорно-рухового апарату, серцево-судинної та іншої патології.

В статті розглядаються особливості електрокардіографічних характеристик молодшого шкільного віку із затримкою психічного розвитку. Отримані данні свідчать, що основні статеві відмінності в біоелектричних процесах серця у дітей ЗПП полягають в зміні електричної активності передсердь. У дівчаток із ЗПП відбувається вкорочення періоду систоли передсердь в загальній структурі кардіоциклу, порівняно з хлопчиками. Аналіз часових параметрів електрокардіограми виявив, що діти молодшого шкільного віку з ЗПП, особливо хлопчики, характеризуються більшою тривалістю серцевого циклу. В структурі кардіоциклу спостерігається тенденція до зниження інтервалу PQ, комплексу QRS та інтервалу TP на фоні подовження інтервалу QT.

Окрім часових параметрів електрокардіограми важливого значення для оцінки функціонального стану серця має аналіз амплітудних параметрів, які відображають особливості протікання електричних та метаболічних процесів у серці.

Ключові слова: *затримка психічного розвитку, молодші школярі, електрокардіографія.*

Bashtan S. A., Shapkina T. I.

PECULIARITIES OF ELECTROCARDIOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF PRIMARY SCHOOLCHILDREN WITH DELAY OF MENTAL DEVELOPMENT

Along with changes in the total body size in the body of young schoolchildren, there are processes of intense anatomical growth of the heart and functional alterations in his work. The economization of cardiac activity at this stage of ontogenesis is first and foremost related to the

change in tonic influences by the autonomic nervous system, which is reflected in bioelectric processes occurring in the myocardium. The only way to study bioelectric phenomena in the heart is electrocardiographic examination, which allows to detect abnormalities of both functional and morphological nature.

Starting school is a powerful stress factor in a child's life. At this stage dramatically changes the mode of employment and rest, there is a pronounced limitation of the motor activity of the child, which is an important biological need of the human body. These factors potentiate the development and contribute to the progression of diseases of the musculoskeletal system, cardiovascular and other pathologists.

The article deals with the features of electrocardiographic characteristics of young school-age children with mental retardation. The data obtained indicate that the major sex differences in bioelectric processes of the heart in children with mental retardation (MR) are in the change of electrical activity of the atria. Girls with MR have a shorter period of atrial systole in the overall structure of the cardiocycle compared with boys. An analysis of the temporal parameters of the electrocardiogram revealed that younger school-age children with MR, especially boys, are characterized by a longer cardiac cycle. In the structure of the cardiocycle there is a tendency to decrease the PQ interval, the QRS complex and the TP interval against the background of the QT lengthening.

In addition to the temporal parameters of the electrocardiogram, an analysis of the amplitude parameters that reflect the peculiarities of the electrical and metabolic processes in the heart is important for the assessment of the functional state of the heart.

Keywords: *delay of mental development, primary schoolchildren, electrocardiography.*

Початок навчання в школі є потужним стресовим фактором в житті дитини. На цьому етапі кардинально змінюється режим зайнятості та відпочинку, відбувається виражене обмеження рухової активності дитини, яка є важливою біологічною потребою людського організму. Ці фактори потенціюють розвиток і сприяють прогресуванню захворювань опорно-рухового апарату, серцево-судинної та іншої патології [8].

Діяльність такої лабільної системи, як серцево-судинна, найчастіше стає фактором, який лімітує розвиток адаптивних реакцій дитячого організму до умов навколишнього середовища.

Протягом всього дитинства відбувається гетерохронний розвиток серцево-судинної системи. Наприклад, збільшення ваги серця найбільш активно відбувається у перший рік життя дитини та у підлітковому віці, тоді як у молодших школярів (7-11 років) спостерігається відносно повільний темп цього процесу [4, 7]. Протягом першого року життя дитини маса серця у порівнянні з новонародженими збільшується у 2 рази, а до 9-10 років лише у 5 разів [1]. У молодших школярів вага серця збільшується від 105 г (в 6 років) до 160 г (в 11 років), а об'єм серця від 70 см³ (в 7 років) до 130-140 см³ (в 11-12 років) [1, 2]. Слід зазначити, що збільшення ваги серця крім вікових особливостей має і гендерні розбіжності. Так, протягом молодшого шкільного віку в хлопчиків мінімальна маса серця відзначається у віці 8 років (0,44%), а у дівчаток – у віці 12 років (0,48%). Саме в ці вікові періоди

потрібно бути обережним щодо фізичних і психоемоційних навантажень, оскільки можливі різні ускладнення з боку серця та його захворювання [5].

У 7-10 років завершується диференціація гістологічної структури міокарда, ендокарда та нервової тканини [5]. Відношення товщини міокарда лівого шлуночка до товщини міокарда правого шлуночка становить 2:1, тобто тісно наближується до аналогічного показника дорослої людини (2,11:1) [5, 9]. У міокарді 7–10-річних дітей виявлені більш тонкі та короткі волокна, розташовані компактно, між якими відсутня жирова тканина, властива дорослій людині [1]. До 6-7 років змінюється і структура ендокарда, в субендотеліальній частині якого з'являється самостійний м'язовий шар. З 7 років швидко наростає жирова тканина під епікардом і перикардіально, особливо в передньому середостінні [9].

Враховуючи все, зазначене вище, можна говорити про те, що до 10 років структурні показники серця дитини вже близькі до показників дорослого серця, хоча повної морфологічної і функціональної зрілості серце досягає лише близько 20 років [3], а 7-річний вік, за даними В.І. Пузика, є вузловим періодом у розвитку серця молодшого школяра [7].

Розвиток іннерваційного апарату серця в основному завершується в 7 років. Однак вікові особливості в діяльності ЦНС накладають свій відбиток на функціональні можливості серцево-судинної системи дітей. Загальні судинні реакції у них досить лабільні, швидко виникають і значно менш стійкі, ніж у дорослих [8].

Отже, анатомічно серцево-судинна система дітей характеризується відносно великою масою серця, великою шириною його отворів і більш широким діаметром судин, чим значно полегшується кровообіг.

Особливості структурного дозрівання серцево-судинної системи, так само як нейро-вегетативних механізмів регуляції її функції, обумовлюють динамічну еволюцію гемодинаміки та ряду показників функціонального стану серця та судин [4].

Мета — оцінити функціональний стан серцево-судинної системи молодших школярів з вадами психічного розвитку за даними електрокардіографії.

МАТЕРІАЛ Й МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Біоелектричні явища у серці досліджувалися методом електрокардіографії. Електрокардіографічне обстеження проводилося за стандартизованою методикою в положенні досліджуваного лежачи на спині з реєстрацією 12 стандартних відведень. У II стандартному відведенні вимірювалися часові (с) та амплітудні (мм) параметри ЕКГ, оскільки тут вони найкраще виражені [6]. Додатково розраховувалися систолічний показник (СП) за формулою Л.І. Фогельсона та І.А Черногорова [6].

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Поряд із змінами тотальних розмірів тіла в організмі дітей молодшого шкільного віку протікають процеси інтенсивного анатомічного росту серця і функціональних перебудов у його роботі. Економізація серцевої діяльності на цьому етапі онтогенезу в першу чергу пов'язана із зміною тонічних впливів з боку вегетативної нервової системи, що знаходить своє відображення в біоелектричних процесах, які протікають у міокарді. Єдиним способом дослідження біоелектричних явищ у серці є електрокардіографічне обстеження, яке дозволяє виявити порушення як функціонального, так і морфологічного характеру.

Встановлено, що у дітей із затримкою психічного розвитку (ЗПР) тривалість серцевого циклу вища, ніж у дітей контрольної групи в середньому на 0,112 с ($p > 0,05$; табл. 1). Достовірні відмінності за тривалістю серцевого циклу спостерігалися у підгрупі хлопчиків з ЗПР, у яких тривалість інтервалу R-R на 0,159 с вища, ніж у хлопчиків контрольної групи ($p < 0,05$).

Суттєвих статевих відмінностей у тривалості серцевого циклу дітей молодшого шкільного віку не виявлено, хоча хлопчики мали більші показники інтервалу RR, ніж дівчатка ($p > 0,05$): у групі дітей з ЗПР – на 0,136 с, а в контрольній групі – на 0,043 с.

Таблиця 1

Часові параметри електрокардіограми у дітей молодшого шкільного віку з затримкою психічного розвитку

Показники ЕКГ, с	Діти з ЗПР			Контрольна група		
	загалом (n=80)	хлопчики (n=35)	дівчатка (n=45)	загалом (n=99)	хлопчики (n=46)	дівчатка (n=53)
R-R	0,790 ±0,060	0,858 ±0,075 [■]	0,722 ±0,090	0,678 ±0,023	0,699 ±0,024	0,656 ±0,022
i.P-Q	0,113 ±0,008	0,124 ±0,010	0,102 ±0,013	0,125 ±0,004	0,126 ±0,005	0,124 ±0,004
Q-S	0,067 ±0,004	0,070 ±0,006	0,064 ±0,007	0,074 ±0,002	0,073 ±0,003	0,074 ±0,002
i.Q-T	0,340 ±0,014	0,346 ±0,026	0,334 ±0,013	0,316 ±0,006	0,318 ±0,005	0,314 ±0,007
i.T-P	0,321 ±0,054	0,364 ±0,067	0,278 ±0,088	0,375 ±0,009	0,396 ±0,008 ^{***}	0,355 ±0,009
СП %	44,93	44,32	48,54	46,64	45,49	47,87

Примітки: достовірність різниці між показниками [■] – дітей з ЗПР та контрольної групи, * – хлопчиків і дівчаток на рівні похибки: ^{■(*)} – $p \leq 0,05$; ^{■**} (***) – $p \leq 0,001$.

Тривалість проходження збудження по передсердям та атріовентрикулярній провідній системі серця у дітей молодшого шкільного

віку з ЗПР має тенденцію до зменшення в середньому на 0,012 с ($p > 0,05$), причому ці відмінності більш виражені в підгрупі дівчат, досягаючи 0,022 с ($p > 0,05$).

Гендерні відмінності у величині інтервалу PQ полягають у дещо більших його значеннях у хлопчиків, порівняно з дівчатками ($p > 0,05$) в обох групах досліджуваних дітей молодшого шкільного віку. Це можна пояснити тим, що інтервал PQ має прямопропорційну залежність від тривалості серцевого циклу, яка у дівчаток дещо менша, ніж у хлопчиків.

Тривалість внутрішньолуночкового проведення збудження у дітей молодшого шкільного віку з ЗПР виявилася в середньому на 0,007 с меншою, ніж у дітей контрольної групи ($p > 0,05$), причому найбільш виражені відмінності спостерігалися між підгрупами дівчаток, досягаючи 0,01 с ($p > 0,05$).

Дівчатка з ЗПР мали тривалість комплексу QRS на 0,006 с нижчу, ніж хлопчики з ЗПР ($p > 0,05$), тоді як в контрольній групі спостерігалось незначне переважання тривалості комплексу QRS в підгрупі дівчаток (на 0,001 с; $p > 0,05$).

Тривалість електричної систоли у дітей молодшого шкільного віку з ЗПР виявилася вищою порівняно з дітьми контрольної групи в середньому на 0,024 с ($p > 0,05$), причому в підгрупах хлопчиків ці відмінності більш виражені (на 0,028 с; $p > 0,05$). Гендерні відмінності у тривалості інтервалу QT полягали у дещо вищих значеннях у хлопчиків порівняно з дівчатками ($p > 0,05$), що пояснюється прямопропорційною залежністю з тривалістю серцевого циклу. У дітей з ЗПР гендерні відмінності більш виражені, ніж в контрольній групі ($p > 0,05$). Подовження інтервалу QT не виявлено в жодній досліджуваній дитині.

Інтервал TP у дітей молодшого шкільного віку з ЗПР виявився нижчим, ніж у дітей контрольної групи в середньому на 0,054 с ($p > 0,05$). Найбільш виражені відмінності спостерігалися серед дівчаток, у яких відмінності в тривалості інтервалу TP досягали в середньому 0,077 с ($p > 0,05$). У хлопчиків обох досліджуваних груп тривалість інтервалу TP виявилася вищою, ніж у дівчаток. Однак, достовірні гендерні відмінності спостерігалися тільки в контрольній групі ($p < 0,001$).

Важливим електрокардіографічним показником з функціональної точки зору є систолічний показник Фогельсона-Чорногорова, який у дітей молодшого шкільного віку зрізними темпами психічного розвитку практично не розрізнявся ($p > 0,05$) і дівчаток був дещо вищим, ніж у хлопчиків ($p > 0,05$).

Отже, аналіз часових параметрів електрокардіограми виявив, що діти молодшого шкільного віку з ЗПР, особливо хлопчики, характеризуються більшою тривалістю серцевого циклу. В структурі кардіоциклу

спостерігається тенденція до зниження інтервалу PQ, комплексу QRS та інтервалу TP на фоні подовження інтервалу QT.

Окрім часових параметрів електрокардіограми важливого значення для оцінки функціонального стану серця має аналіз амплітудних параметрів, які відображають особливості протікання електричних та метаболічних процесів у серці.

Діти молодшого шкільного віку з ЗПР мали амплітуду зубця Р в середньому на 0,36 мм нижчу, ніж діти контрольної групи ($p > 0,05$; табл. 2). Гендерні відмінності спостерігалися тільки в контрольній групі, що виявлялося у більшій амплітуді зубця Р у дівчаток, порівняно з хлопчиками (в середньому на 0,15 мм, $p > 0,05$).

Таблиця 2

Амплітудні параметри ЕКГ у дітей з затримкою психічного розвитку

Показники ЕКГ, мм	Діти з ЗПР			Контрольна група		
	загалом (n=80)	хлопчики (n=35)	дівчатка (n=45)	загалом (n=99)	хлопчики (n=46)	дівчатка (n=53)
P	0,90 ±0,21	0,90 ±0,29	0,90 ±0,33	1,26 ±0,24	1,19 ±0,10	1,34 ±0,39
Q	1,70 ±0,57	2,30 ±1,02	1,10 ±0,51	1,49 ±0,34	1,57 ±0,34	1,42 ±0,34
R	11,30 ±1,09	10,50 ±1,45	12,10 ±1,71	12,74 ±1,04	12,58 ±0,91	12,90 ±1,17
S	2,25 ±0,28 ^{***}	2,10 ±0,29 [■]	2,40 ±0,51 [■]	1,11 ±0,21	1,18 ±0,24	1,04 ±0,18
T	3,60 ±0,41	3,90 ±0,37 [■]	3,30 ±0,77	2,88 ±0,26	2,91 ±0,26	2,86 ±0,25

Примітки: достовірність різниці між показниками [■] – дітей з ЗПР та контрольної групи на рівні імовірності похибки: [■] – $p \leq 0,05$; [■] – $p \leq 0,01$; [■] – $p \leq 0,001$.

Суттєвих відмінностей в амплітуді зубця Q у дітей з ЗПР та контрольної групи не виявлено ($p > 0,05$), хоча можна відмітити деякі гендерні особливості. Хлопчики з ЗПР мали амплітуду зубця Q вищу в середньому на 0,73 мм, ніж хлопчики контрольної групи ($p > 0,05$), тоді як у підгрупах дівчаток спостерігалася протилежна картина: у дівчаток з ЗПР амплітуда зубця Q виявилася на 0,32 мм нижчою ($p > 0,05$). У хлопчиків обох груп амплітуда зубця Q виявилася вищою, ніж у дівчат ($p > 0,05$).

Амплітуда зубця R у дітей з ЗПР виявилася нижчою, ніж у дітей контрольної групи в середньому на 1,44 мм ($p > 0,05$), причому ці відмінності були більш вираженими серед підгруп хлопчиків ($p > 0,05$). У дівчаток молодшого шкільного віку незалежно від темпів психічного розвитку амплітуда зубця R виявилася дещо більшою, ніж у хлопчиків ($p > 0,05$).

За амплітудою зубця S виявлені достовірні відмінності між дітьми з ЗПР та контрольною групою, що виявлялося у збільшенні амплітуди зубця R у 2 рази у дітей з ЗПР ($p < 0,001$). У дітей з ЗПР амплітуда зубця S виявилася дещо вищою у дівчаток, порівняно з хлопчиками (в середньому на 0,3 мм; $p > 0,05$), а в контрольній групі, навпаки: вища у хлопчиків, порівняно з дівчатами (в середньому на 0,14 мм; $p > 0,05$).

Аналіз амплітуди зубця T також виявив її переважання у дітей з ЗПР, порівняно з контрольною групою (у середньому на 0,72 мм, $p > 0,05$), причому ці відмінності більш виражені при порівнянні підгруп хлопчиків, у яких амплітуда зубця T виявилася вищою в середньому на 0,99 мм ($p < 0,05$). У дітей молодшого шкільного віку незалежно від темпів психічного розвитку амплітуда зубця T виявилася вищою у хлопчиків, порівняно з дівчатками.

Отже, серед амплітудних параметрів ЕКГ достовірні відмінності між дітьми з ЗПР та контрольною групою спостерігалися за зубцями S і T, які були значно вищими ($p < 0,05$). На нашу думку це свідчить про більш інтенсивну механічну роботу серця у дітей з ЗПР, порівняно з контрольною групою, що може свідчити про зниження економності роботи серця.

Важливе функціонально-діагностичне значення при електрокардіографічному обстеженні має не абсолютна амплітуда зубців, а їх співвідношення у різних відведеннях, яке залежить від вікової динаміки напрямку електричної вісі серця. Характерною рисою ЕКГ дитячого віку є вертикальне положення електричної вісі серця, яке найбільш притаманне дітям раннього віку.

За результатами наших досліджень переважна більшість дітей молодшого шкільного віку незалежно від темпів психічного розвитку мала напіввертикальне або вертикальне положення електричної вісі серця (табл. 3).

Таблиця 3

Положення електричної вісі серця у дітей з затримкою психічного розвитку

Положення ЕВС	Діти з ЗПР			Контрольна група		
	загалом (n=80)	хлопчики (n=35)	дівчатка (n=45)	загалом (n=99)	хлопчики (n=46)	дівчатка (n=53)
Нормальне	10,00% [■]	-	24,44%	28,28%	23,91%	33,96%
Напіввертикальне або вертикальне	90,00% [■]	100% [■]	75,56%	71,72%	76,09%	66,04%

Примітка: [■] – достовірність різниці між показниками дітей з ЗПР та контрольної групи на рівні імовірності похибки $p \leq 0,01$.

Встановлено, що у дітей з ЗПР значно частіше спостерігалось напіввертикальне або вертикальне положення електричної вісі серця

порівняно з контрольною групою ($p < 0,01$), причому це більш притаманне підгрупі хлопчиків.

Зазначене узгоджується з динамікою фізичного розвитку дітей з ЗПР та, імовірно, може бути розцінене як опосередковане підтвердження уповільнення темпів морфо-функціонального розвитку дітей з ЗПР.

Аналіз кореляційних взаємозв'язків між електрокардіографічними параметрами (рис. 1) виявив існування у дітей з ЗПР в цілому по групі 74 статистично значимих кореляції із 110 можливих (із них позитивних – 40, негативних – 34).

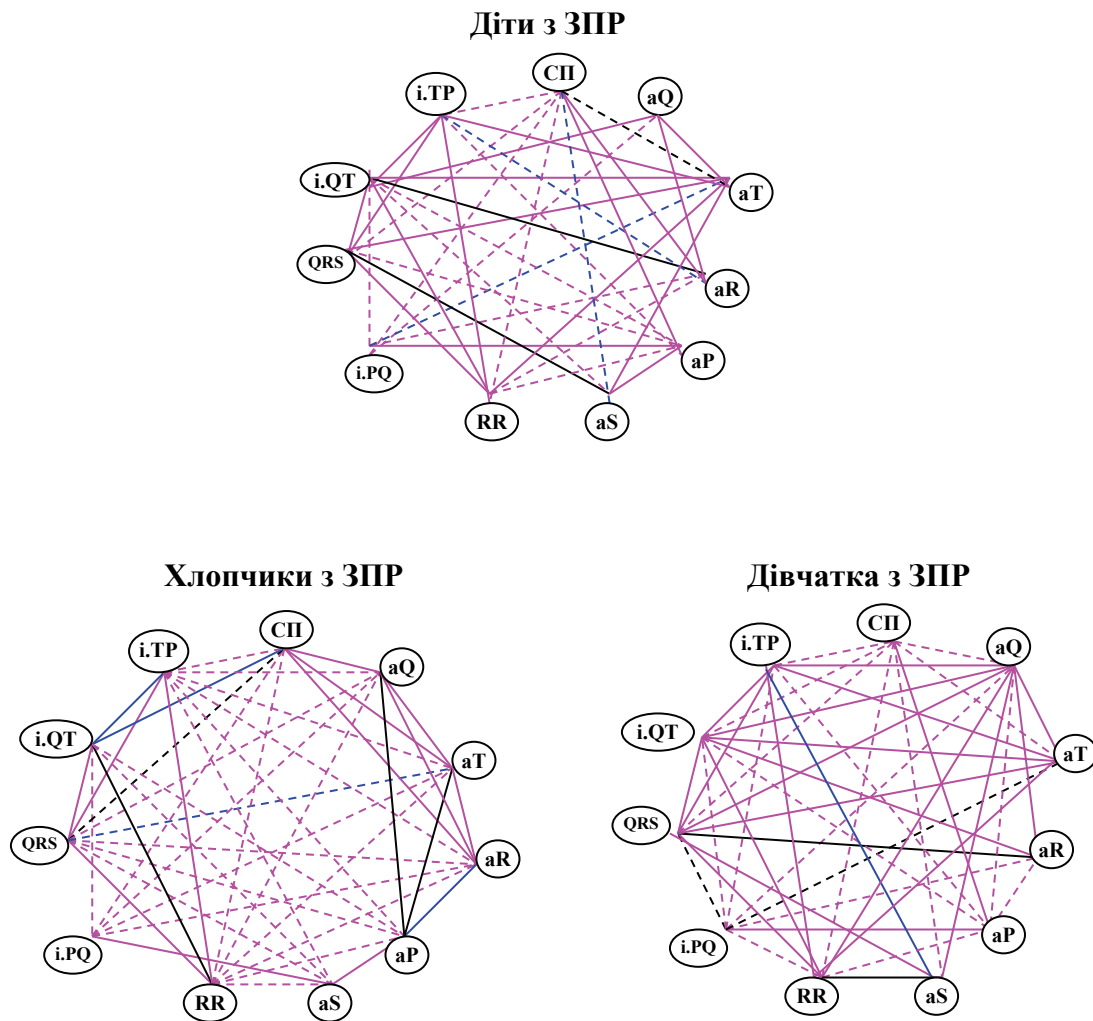


Рис. 1. Характер кореляційних взаємозв'язків між електрокардіографічними показниками дітей молодшого шкільного віку з ЗПР

Примітки: — — прямий зв'язок ($r > 0$), ---- — зворотній зв'язок ($r < 0$); імовірність похибки зв'язку на рівні: ——— — $p \leq 0,05$, ——— — $p \leq 0,01$, ——— — $p \leq 0,001$.

У хлопчиків із ЗПП виявлено 86 кореляцій між електрокардіографічними показниками (із них позитивних – 34, негативних – 52), у дівчаток виявлено 88 кореляцій (із них позитивних – 50, негативних – 38).

Отже, кореляційний аналіз дозволив виявити гендерні відмінності у біоелектричній активності серця серед дітей молодшого шкільного віку з ЗПП, які не виявлялися при аналізі амплітудних та часових параметрів електрокардіограми. Так, у хлопчиків з ЗПП кореляції між показниками і.PQ-СП, QRS-aQ, QRS-aR, QRS-aS, QRS-aT, і.QT-a.S, і.TP-aQ, і.TP-aR, і.TP-aS, і.TP-aT, RR-aR, RR-aS, RR-aT мали зворотно пропорційний характер, тоді як у дівчаток з ЗПП – прямо пропорційний. Кореляції між показниками і.QT-СП, СП-aQ, СП-aT, aP-aQ, aP-aR, aP-aS, aP-aS, aR-aT у хлопчиків з ЗПП мали прямо пропорційний характер, а у дівчаток з ЗПП – зворотно пропорційний характер. Крім того, у хлопчиків з ЗПП зустрічали кореляції, яких не виявлено у дівчаток з ЗПП, а саме: прямі кореляції і.PQ-aS, СП-aR, aP-aS, aP-aT та зворотні кореляції QRS-aP, і.QT-aS, і.TP-aR. У дівчаток з ЗПП виявлені кореляції, не властиві хлопчикам з ЗПП, а саме: прямі кореляції і.PQ-aP, і.QT-aQ, і.QT-aR, і.QT-aT, СП-aP, aQ-aS, aS-aT та зворотні кореляції і.PQ-QRS, і.PQ-і.TP, і.PQ-RR, СП-aS.

ВИСНОВКИ

Отже, основні статеві відмінності в біоелектричних процесах серця у дітей ЗПП полягають в зміні електричної активності передсердь. У дівчаток із ЗПП відбувається вкорочення періоду систоли передсердь в загальній структурі кардіоциклу, у порівнянні з хлопчиками. Аналіз часових параметрів електрокардіограми виявив, що діти молодшого шкільного віку з ЗПП, особливо хлопчики, характеризуються більшою тривалістю серцевого циклу. В структурі кардіоциклу спостерігається тенденція до зниження інтервалу PQ, комплексу QRS та інтервалу TP на тлі подовження інтервалу QT.

ЛІТЕРАТУРА

1. Алейникова ТВ. Вариабельность сердечного ритма (обзор литературы). Проблемы здоровья и экологии. 2012;1(31):17-23.
2. Ахназарянц ЭЛ. Вариабельность сердечного ритма у подростков с первичной артериальной гипертензией. Клиническая педиатрия. 2011;8(35):54-57.
3. Бобылева ТА. Коррекция физического развития и здоровья детей, имеющих задержку психического развития, проживающих в районах Крайнего Севера. Теория и практика физической культуры. 2004;4:9-12.
4. Григорьева ОВ. Функциональное состояние сердечно-сосудистой системы и умственной работоспособности детей 7-9 лет в течение недели и учебного года [автореферат]. Казань; 2000. 20 с.
5. Гусев НИ, Уразов ДВ. Возрастная физиология : Учеб. пособие. Москва; 2003. 367 с.

6. Емельянчик ЕЮ, Таранушенко ТЕ, Кириллова ЕП. Динамическое наблюдение школьников, занимающихся по экспериментальной программе физического воспитания. Педиатрия; 2003;5:61-65.
7. Осколкова МК, Куприянова ОО. Электрокардиография у детей. Москва: МЕДпресс-информ; 2001. 352 с.
8. Основы кардиологии детского возраста / Под общ. ред. Р.Э.Мазо. Минск: Наука и техника; 1991. 383 с.
9. Певзнер МС. Клиническая характеристика детей с ЗПР. Дефектология. 1972;3:3-7.
10. Струтынский АВ. Электрокардиограмма: анализ и интерпретация Москва: МЕДпресс-информ; 2005. 222 с.

REFERENCES

1. Aleinykova TV. Varyabelnost serdechnoho rytma (obzor lyteraturi). Problemi zdorovia y ekolohyy. 2012;1(31):17-23. [in Russian].
2. Akhnazariants EL. Varyabelnost serdechnoho rytma u podrostkov s pervychnoi arteryalnoi hypertenzyei. Klynycheskaia pedyatryia. 2011;8(35):54-57. [in Russian].
3. Bobileva TA. Korrektsyia fyzycheskoho razvytyia y zdorovia detei, ymeiushchykh zaderzhku psykhycheskoho razvytyia, prozhyvaiushchykh v raionakh Kraineho Severa. Teoryia y praktyka fyzycheskoi kulturi. 2004;4:9-12. [in Russian].
4. Hryhoreva OV. Funktsyonalnoe sostoianye serdechno-sosudystoi systemi y umstvennoi rabotosposobnosti detei 7-9 let v techenye nedely y uchebnoho hoda [avtoreferat]. Kazan, 2000. 20 p. [in Russian].
5. Husev NY, Urazov DV. Vozrastnaia fyzyolohyia : Ucheb. posobyе. Moskva, 2003. 367 p. [in Russian].
6. Emelianchyk EIu, Taranushenko TE, Kyryllova EP. Dynamycheskoe nabliudenyе shkolnykov, zanymaiushchykhsia po eksperymentalnoi prohramme fyzycheskoho vospytanyia. Pedyatryia. 2003;5:61-65. [in Russian].
7. Oskolkova МК, Kupryianova ОО. Elektrokardyyohrafyia u detei. M.: MEDpress-ynform, 2001. 352 p. [in Russian].
8. Osnovi kardyolohyy detskoho vozrasta / Pod obshch. red. R.E. Mazo. Mynsk: Nauka y tekhnika, 1991. 383 p. [in Russian].
9. Pevzner MS. Klynycheskaia kharakterystyka detei s ZPR. Defektolohyia. 1972;3:3-7. [in Russian].
10. Strutynskiy AV. Elektrokardyyohramma: analyz y ynterpretatsyia. Moskva: MEDpress-ynform, 2005. 222 p. [in Russian].

Стаття надійшла до редакції 20.05.2019.

The article was received 20 May 2019.

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-2

УДК 54.057:542.8:544.165:547.831

Богдан А. М.^{1,2}, Сільванович О. О.¹,
Завгородній М. П.¹, Корнет М. М.¹, Бражко О. А.¹

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ 7-ХЛОРОЗАМІЩЕНИХ ХІНОЛІНУ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

¹ Запорізький національний університет, Запоріжжя, Україна

² Донецький національний медичний університет, Донецька область, Україна
aney.bogdan@gmail.com; aasilvanovi428@gmail.com;
zm311270@gmail.com; kornetmarina77@gmail.com;
brazhko.o.a@gmail.com

В останні роки значно підвищилася увага саме до модифікації природних сполук з метою отримання більш ефективних біологічно активних субстанцій, що наділені необхідним комплексом властивостей. Похідні нітрогенмісного хіноліну (quinoline, Q) є одним з перспективних напрямів пошуку біологічно активних речовин з протималярійною дією на основі хінолінових алкалоїдів (хінін та його аналоги). Вони також наділені антимікробною активністю і посідають важливе місце в сучасному арсеналі антибактеріальних хіміотерапевтичних засобів. Хінолінові препарати діють, головним чином, на грамнегативну флору, а також чинять антипротозойну дію (дизентерійна амеба, лямблії, трихомонади та ін.).

Проаналізовано дані по біологічній активності галогенопохідних хіноліну. Було виявлено, що вони є перспективними біологічно активними речовинами з різними видами біологічної дії, такі як: антималарійна, антибактеріальна, антиоксидантна та іншими ознаками біологічної дії. Також є сполуки з протираковими та імунomodуючими властивостями, перспективні структури для лікування вірусу герпесу. Було встановлено пригнічення антимікробної активності грамозитивних та грамнегативних мікроорганізмів. Серед похідних хінолінів були виявлені речовини, що демонструють не тільки бактеріостатичну та фунгістатичну активність, але й знеболюючу. Хінолінові деривати з атомами галогенів демонструють значний потенціал антималарійних, антимікробних, та протипаразитичних препаратів. Введення атому(ів) хлору або(та) бром у структуру молекули 8-гідроксихіноліну призвело до значного підвищення їх біодії, а флуору – для хінолінів-4 – взагалі створило передумови для розробки цілої низки синтетичних антибіотиків. На основі хінолінових похідних розроблено ряд антимікробних препаратів, зокрема, синтетичні антибіотики – флуорхінолони

Крім того, похідні хіноліну використовуються як пестициди, ветеринарні препарати, барвники, хімічні реактиви та інші.

Ключові слова: похідні хіноліну, біологічна активність, синтетичні антибіотики.

**Bohdan A. M., Silvanovych O. O.,
Zavhorodnii M. P., Brazhko O. O., Kornet M. M.**

**BIOLOGICAL ACTIVITY 7-CHLOROSUBSTITUTED OF
CHINOLINE (REVIEW)**

In recent years, much attention has been paid specifically to the modification of natural compounds in order to obtain more effective biologically active substances, which are endowed with the necessary complex of properties. Nitrogen-containing quinoline derivatives (quinoline, Q) is one of the promising directions for the search for biologically active substances with antimalarial action based on quinoline alkaloids (quinine and its analogs). They are also endowed with antimicrobial activity and occupy an important place in the modern arsenal of antibacterial chemotherapeutic agents. Quinoline preparations act mainly on the gram-negative flora, and also have antiprotozoal action (dysentery amoeba, giardia, trichomonas, etc.).

The data on the biological activity of quinoline halogens are analyzed. They have been found to be promising biologically active substances with various types of biological action, such as: antimalarial, antibacterial, antioxidant and other signs of biological action. There are also compounds with anti-cancer and immunomodulatory properties, promising structures for the treatment of herpes virus. The inhibition of antimicrobial activity of gram-positive and gram-negative microorganisms was established. Among quinoline derivatives, substances have been found that demonstrate not only bacteriostatic and fungistatic activity but also analgesic. Quinoline derivatives with halogen atoms demonstrate the considerable potential of antimalarial, antimicrobial and antiparasitic drugs.

The introduction of chlorine or bromine atoms into the structure of the 8-hydroxyquinoline molecule led to a significant increase in their biodiversity, and fluorine – for quinolones-4 – generally created the preconditions for the development of a number of synthetic antibiotics. A number of antimicrobials have been developed based on quinolone derivatives, in particular synthetic antibiotics – fluoroquinolones. In addition, quinoline derivatives are used as pesticides, veterinary drugs, dyes, chemical reagents and others.

Keywords: *quinoline derivatives, biological activity, synthetic antibiotics.*

В останні роки значно підвищилася увага саме до модифікації природних сполук з метою отримання більш ефективних біологічно активних субстанцій, що наділені необхідним комплексом властивостей. Похідні нітрогенвмісного хіноліну (quinoline, Q) є одним з перспективних напрямів пошуку біологічно активних речовин з протималярійною дією на основі хінолінових алкалоїдів (хінін та його аналоги). Вони також наділені антимікробною активністю і посідають важливе місце в сучасному арсеналі антибактеріальних хіміотерапевтичних засобів [1, 2, 3, 4, 5]. За останнє двадцятиріччя у літературі з'явилась значна кількість публікацій українських (О.А. Бражко, А.В. Туров, І.В. Українець, С.М. Ярмолюк) і закордонних (Robert Schwarcz, Gilles Guillemin, Zhe-Shan Quan, Diane Baschelli, Ajay Kumar) науковців про різноманітні види біологічної дії похідних хінолінового ряду. Серед них відомі різноманітні лікарські, ветеринарні препарати, пестициди, аналітичні реагенти тощо [6, 7, 8].

Хінолінові препарати діють, головним чином, на грамнегативну флору, а також чинять антипротозойну дію (дизентерійна амеба, лямблії, трихомонади та ін.). Не дивлячись на різну хімічну будову і склад, препарати цієї групи характеризуються відсутністю перехресної стійкості з антибіотиками. Найбільш перспективні з хінолінових похідних використано для розробки низки антимікробних препаратів, які проявляють високий рівень бактерицидної активності відносно грамнегативних та грампозитивних бактерій, наділені позитивними фармакокінетичними властивостями [9, 10, 11].

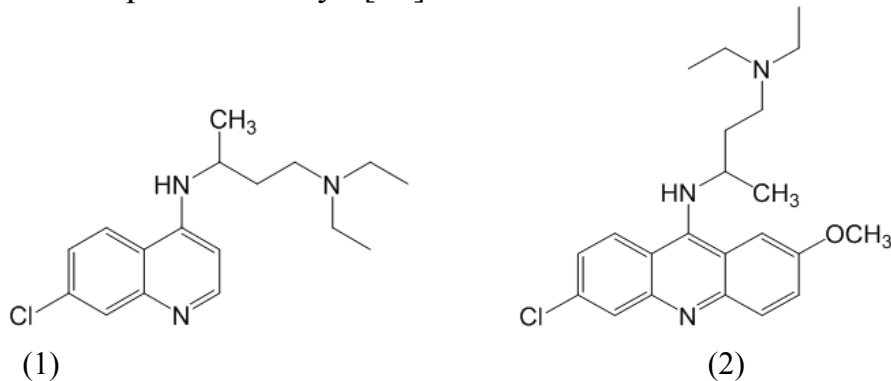
Метою роботи є систематизація наукових публікацій, які відображають біологічний потенціал галогенопохідних хіноліну, та обґрунтування створення нових ефективних біорегуляторів на основі 7-хлорозаміщених хіноліну.

Хінолінові сполуки, що мають гетероциклічне хінолінове кільце з універсальним функціональним атомом Нітрогену, отримали увагу дослідників серед інших сполук завдяки їхнім важливим фармакологічним діям. Q та його похідні присутні у чисельних природних продуктах і володіють високою антибактеріальною, протималярійною, антиастматичною, протизапальною та антигіперсенсорною активністю [12]. Повідомлялося про декілька синтетичних методів отримання похідних Q, таких як синтези Скраупа, Дьобнера-Міллера, Комбе, Конрада-Лімпаха, Кнорра тощо, що не втратили свого магістрального напрямку для створення біологічно активних речовин серед хінолінів і натепер [13, 14].

Одним із важливих аспектів модифікацій та дизайну біорегуляторів на основі Q стало відкриття серед хінолінових алкалоїдів їх антималарійної дії. Малярія є заразною хворобою, що викликається найпростішими паразитами з роду *Plasmodium*. Як правило, це викликано чотирма видами плазмодію включаючи *Plasmodium falciparum*, *Plasmodium malariae*, *Plasmodium vivax*, і *Plasmodium ovale*, і передаються людям укусами *Anophelesspp.* комарів. *P. falciparum* є найбільш важливою вірулентною формою і знищує еритроцити [15, 16]. У 2017 році в усьому світі відбулося приблизно 219 мільйонів випадків малярії, порівняно з 217 млн. випадків у 2016 році та 239 мільйонами випадків у 2010 році. Незважаючи на те, що в 2017 році кількість випадків малярії на 20 мільйонів менше, ніж у 2010 році, дані за період 2015–2017 рр. підкреслюють, що значного прогресу в скороченні глобальних випадків малярії немає в цей термін [17].

Хіноліни є важливим класом фармакологічно активних агентів та історично серед найбільш важливих протималярійних препаратів, що коли-небудь використовувалися. Похідні Q показали безліч біологічних властивостей, включаючи протималярійний [18], лейшманіцидний [19], антибактеріальний та протипухлинних активностей [20].

У минулому сполуки, отримані з Q, широко вивчалися для розробки нових хіміотерапевтичних засобів, що призвело до створення деяких перспективних антималярійних препаратів, а саме, хлорохіну (хінгамін) (1) та акрихіну (мепакрін) (2) [21]. У даний час існує низка ефективних протималярійних препаратів і засобів лікування, але швидке розповсюдження лікарської стійкості залишається проблемою, яка підкреслюється необхідністю виявлення альтернативних дешевих і ефективних антималярійних сполук [22].



Одним із найважливіших препаратів, що використовується при лікуванні малярії, є хлорохін. Спектр дії хлорохіну не обмежується впливом на малярійний плазмодій. Він гальмує синтез нуклеїнових кислот, знижує активність деяких ферментів, уповільнює імунологічні процеси. Хлорохін широко застосовують при лікуванні колагенозів: системного червоного вовчаку, склеродермії та особливо ревматоїдного артриту, при якому він розглядається як один з базисних препаратів [23, 24]. Хлорохін також застосовують для корекції патології кальцієвого обміну при саркоїдозі [25].

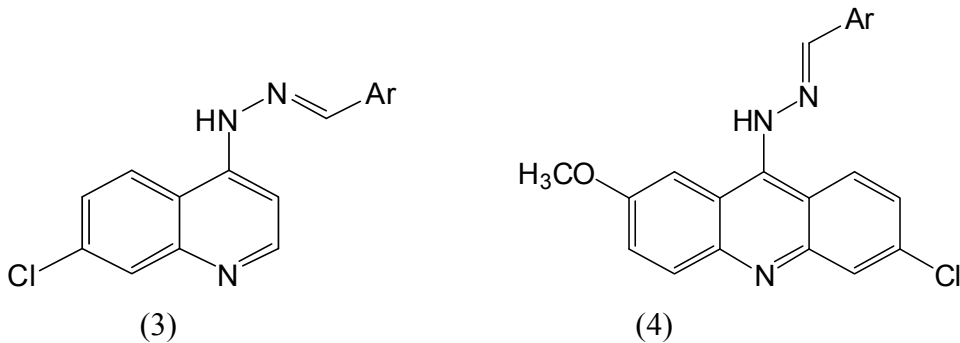
Вважають, що основою терапевтичної дії хлорохіну при ревматоїдному артриті є імуносупресивна дія, переважний вплив на метаболізм імунокомпетентних клітин, а також на метаболізм сполучної тканини. Є дані про успішне застосування хлорохіну при хворобі Бехтерева (анкілозивний спондилоартрит), хворобі Боровського, гломерулонефриті та амілоїдозі нирок, червоному плоскому лишайі.

При системному червоному вовчаку хлорохін ефективніший при під гострому його перебігу з перевагою шкіряно-суглобового синдрому. При гострому перебігу він діє зазвичай слабше. У цих випадках хлорохін слід обережно застосовувати в комплексі з гормональною терапією в період стихання гострих проявів хвороби. Препарат має також антиаритмічну активність. У хворих з екстрасистолією та пароксизмальною формою миготливої аритмії сприяє відновленню синусового ритму. За характером дії відноситься до антиаритміків I класу [26].

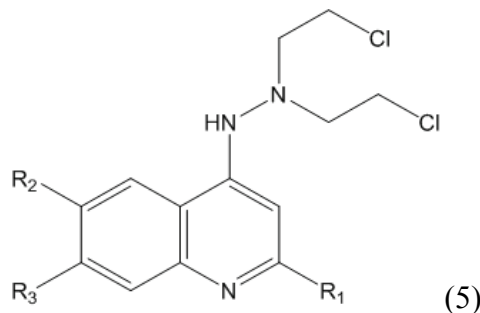
Одними із найважливіх представників гідразинозаміщених Q є похідні 7-хлоро-4-гідразинохіноліну, які проявляють протитуберкульозну та

антималарійну активності, є гарними протигрибковими засобами [7-11].

Антималарійну активність щодо хлорохіночутливого штаму *Plasmodium falciparum* оцінено за допомогою серії (хінолін-4-іл)-гідразонів. Один із гідразонів виявив активність у 6 разів вище, ніж хлорохін, і жодна з активних речовин не інгібувала утворення β -гематину *in vitro* в тому ж діапазоні, що і хлорохін [29]. Сполуки ряду N₍₁₎-ариліден-N₍₂₎-хіноліл-(3) та N₍₂₎-акриніл-(4) гідразонів ефективні як потенційні антималарійні препарати і виявили антиплазмодичну активність по відношенню до хлорохіночутливого штаму [24].



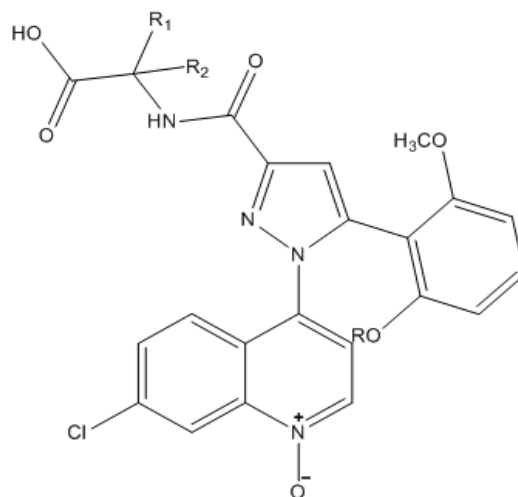
Протипухлинну активність було виявлено у похідних 4-[2,2-біс-(2-хлороетил)гідразиніл]хіноліну (5) [25].



Описуються нові похідні заміщених 1-(7-хлорхінолін-4-іл)-піразол-3-карбоксамід- N-оксидів (6). Нові заміщені 1-(7-хлорохінолін-4-іл)-піразол-3-карбоксамід-N-оксиду мають значну спорідненість до рецептора нейротензину. Перші синтетичні непептидні лікарські засоби, здатні зв'язуватися з рецептором нейротензину - амід піразол-3-карбонової кислоти, по-різному заміщених амінокислотами, які зміщують йодований нейротензин з його рецептора при дозах нижче 1 мкмоль на мембранах мозку людини.

З цієї серії отриманих речовин слід зазначити одну сполуку, 2-{[(7-хлорохінолін-4-іл)-5-(2,6-диметоксифеніл)-піразол-3-іл]-карбоніл-аміно}-адамантан-2-карбонову кислоту (SR48692), яка володіє потужною і селективною активністю антагоніста нейротензину [27].

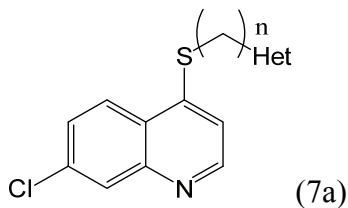
При окисненні в м'яких умовах гетероциклічного азоту похідних 1-(7-хлорхінолін-4-іл)-піразол-3-карбоксаміду отримано N-оксидні (6) молекули, які володіють у порівнянні з їх неокисненими попередниками принаймні такою ж активністю по відношенню до рецепторів нейротензіна. Ці речовини мають кращу розчинність, зокрема у воді, і є особливо цікавими, тому що дозволяють отримувати розчини для ін'єкцій. Крім того, вони сумісні з численними лікувальними препаратами, які вводяться оральним шляхом, і мають кращу біодоступність [28].



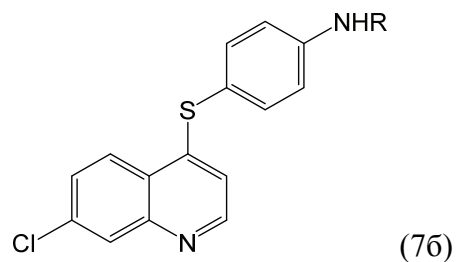
(6)

R = H1C1 – C1-C4-алкіл, C3-C8-циклоалкіл, метоксиетил, R1 = H1C1-C5-алкіл, C3-C15 неароматичний карбоциклічний замісник, R3 = H

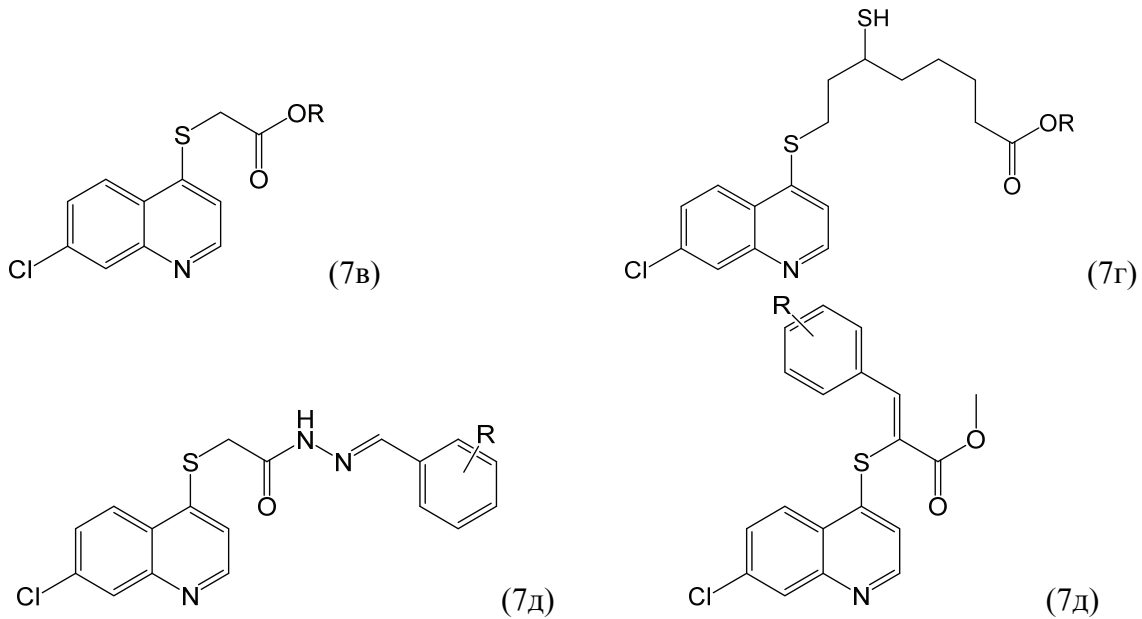
Також було проаналізовано низку публікацій з новосинтезованими похідними 7-хлорохінолін-4-тіолу (7a-e). Було з'ясовано, що ці сполуки володіють різноманітним спектром біологічної активності. Вони є перспективними біорегуляторами, та досить часто поряд із протималарійною дією володіють одночасно і протипухлинною активністю. Крім того, сполуки цього класу можуть виявляти антибактеріальну та фунгіцидну активності [29, 30, 31].



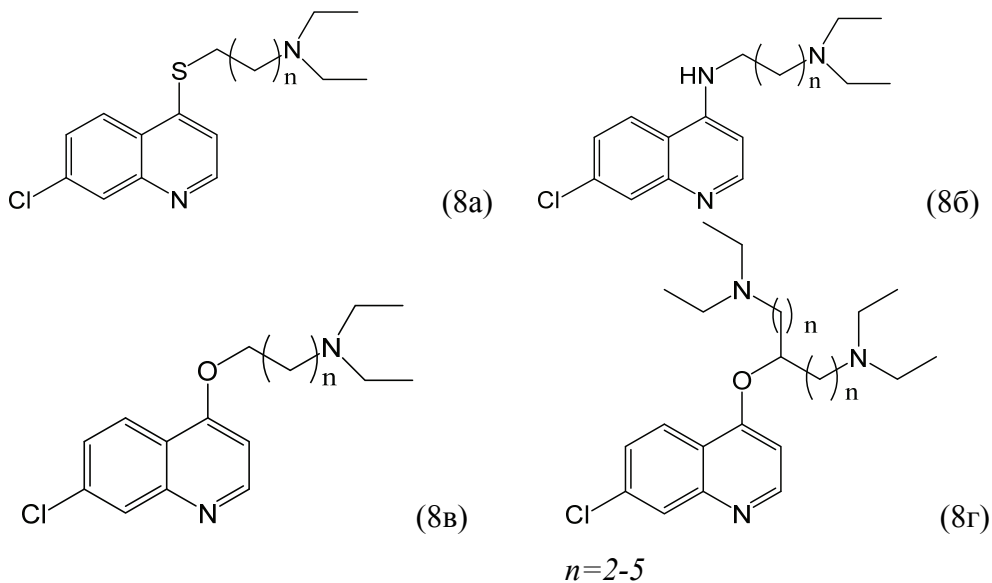
(7a)



(7b)



Одним з масштабних досліджень біологічно активності похідних 7-хлорохіноліну на предмет потенційних антималярійних властивостей є 4-Q-похідні сульфідів та їх оксигені і нітрогензамісні аналоги (8а-г), які було синтезовано в одну стадію з 4,7-дихлорохіноліну і відповідних аліфатичних амінів.

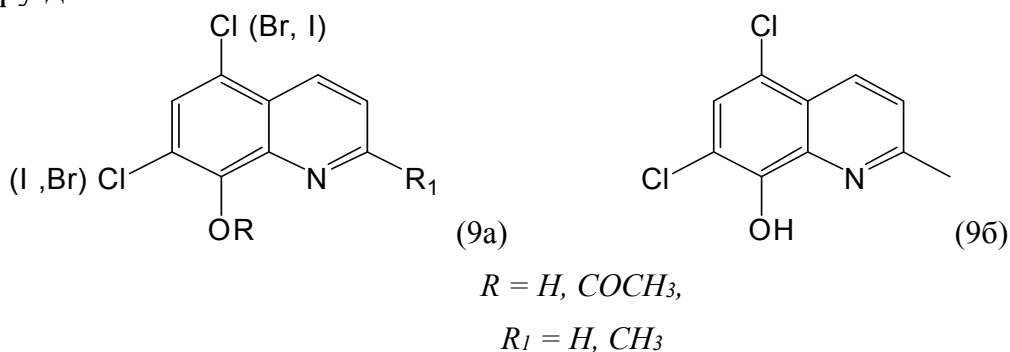


Ці сполуки синтезовано для інспектування комбінованих ефектів заміщення гетероатома в 4-му положенні і модифікації бічного ланцюга [32]. Таким чином, структури 4-S-хлорохіноліну є дійсними відправними точками для створення антималярійного препарату на основі хіноліну, у якій мета полягає у підвищенні активності проти штамів *Plasmodium*, отже, переваги для комплексів димер-лікарських засобів [33].

Деякі дослідники вказують на імунодепресивну дію препаратів цього ряду внаслідок пригнічення проліферації лімфоїдних клітин та зниження

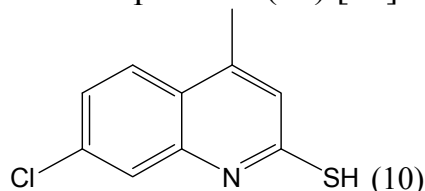
рівня імуноглобулінів класів *M*, *G*, *A* і протистрептококових антитіл [34]. Хіноліни також вивчали в інгібуванні АТФ-зв'язуючої касети транспортера лікарського препарату, модуляції стійкості до множини лікарських засобів [35], націлювання на гіпоксію пухлини та інгібування тирозинкінази [36]. Ці препарати діють переважно в крові життєвого циклу паразита, але деякі з них також націлюються на печінкову стадію [37, 38].

Серед низки різноманітних хінолінових антибактеріальних та протипаразитарних агентів на увагу заслуговують 7-галогено- та 5,7-дигалогенозаміщені 8-гідроксихіноліну. Значне місце серед них посідає хлорохінальдол (5,7-дихлоро-2-метил-8-хінолінол,(9а-б)) – синтетичний антибіотик, антипротозойний препарат і протигрибковий препарат широкого спектру дії.



Механізм дії препарату полягає у блокуванні кофакторів – металів, що входять до складу деяких ферментів бактерій і грибків. До препарату активні більшість грампозитивних та грамнегативних бактерій: стафілококи, стрептококи, *Escherichia coli*, *Enterobacter spp.*, сальмонели, шигели, *Pseudomonas spp.*, а також трихомонади, амеби та лямблії.

Проведені нещодавно дослідження галогенозаміщених *S*-похідних 2(4)-меркаптохінолінів свідчать про перспективність пошуку серед цього ряду не тільки сполук з антибактеріальною дією, а й із ранозагоюючою, анагетичною, протизапальною та іншими видами біологічної активності [39]. Серед низки 2-тіохінолінів значний антиоксидантний та анагетичний ефект виявив 7-хлорозаміщений гетерилтіол (10) [40].



Крім того, галогенозаміщені 4-тіохінолінів є перспективними речовинами з антирадикальною, антиоксидантною, нейротропною, протиішемною, мембраностабілізуючою, діуретичною та іншими видами біологічної дії [41].

Таким чином, 4-S- та 4-N-заміщені 7-хлорохіноліну є дуже перспективними сполуками для створення нових біологічно активних речовин і заслуговують на увагу для їхнього подальшого дослідження. Вони можуть стати потенційними біорегуляторами, лікарськими та ветеринарними препаратами.

ЛІТЕРАТУРА

1. Alarcon RT, dos Santos GC, de Oliveira AR, da Silva LC, Bannach G. Synthesis of luminescent polymers in the UV light region from dimethacrylate monomer using novel quinoline dyes. *Journal of Applied Polymer Science*. 2019;136(19):8.
2. Boschelli DH, Wang D, Wang Y, Wu BQ, Honores EE, Sosa ACB, et al. Optimization of 7-alkene-3-quinolinecarbonitriles as Src kinase inhibitors. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*. 2010;20(9):2924-2927.
3. Chen ZK, Wang BJ, Zhang JT, Yu WL, Liu ZX, Zhang YH. Transition metal-catalyzed C-H bond functionalizations by the use of diverse directing groups. *Organic Chemistry Frontiers*. 2015;2(9):1107-1295.
4. De Bie J, Lim CK, Guillemin GJ. Kynurenines, Gender and Neuroinflammation; Showcase Schizophrenia. *Neurotoxicity Research*. 2016;30(3):285-294
5. Guan LP, Quan ZS. 3,4-DHQLO and Triazole and Its Related Analogues with Anticonvulsant Effects. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*. 2016;16(4):323-342.
6. Brazhko, Olena A. The biological activity of 4-thioquinolines (review). *Visnyk ZNU. Serija: Biological sciences*, 2014;2:225-236
7. Guidetti P, Luthi-Carter RE, Augood SJ, Schwarcz R. Neostriatal and cortical quinolinate levels are increased in early grade Huntington's disease. *Neurobiology of Disease*. 2004;17(3):455-461.
8. Omelianchyk L, Brazhko O, Labenska I, Zavgorodniy M, Petrusha Yu. Biological activity and physicochemical properties N-acid derivatives S-(2-methylquinolin-4-yl)-L-cysteine: monograph: Zaporizhzhia National University: Zaporizhzhya, 2018.
9. Guidetti P, Schwarcz R. 3-hydroxykynurenine potentiates quinolinate but not NMDA toxicity in the rat striatum. *European Journal of Neuroscience*. 1999;11(11): 3857-63.
10. Jain S, Kumar A, Saini D. Novel arylidene derivatives of quinoline based thiazolidinones: Synthesis, in vitro, in vivo and in silico study as antimalarials. *Experimental Parasitology*. 2018;185:107-14.
11. Kang SK, Woo J, Cho S, Lee SE, Kim YK, Yoon SS. Synthesis of Benzo g quinoline Derivatives and Their Electroluminescent Properties. *Journal of Nanoscience and Nanotechnology*. 2019;19(8):4543-8.
12. Jégou G, Jenekhe SA, Highly Fluorescent Poly (AryleneEthynylene) s Containing Quinoline and 3-Alkylthiophene. *Macromolecules*. 2001;34:7926-28.
13. Theoclitou ME, Robinson LA, Novel Facile Synthesis of 2, 2, 4 Substituted 1, 2-Dihydroquinolines via a ModifiedSkraup Reaction. *Tetrahedron. Lett*. 2002;43:3907-3910.
14. Gladiali S, Chelucci G, Mudadu MS, Gastaut MA, Thummel RP. Friedländer Synthesis of Chiral Alkyl-Substituted 1, 10-Phenanthrolines. *The J. Org. Chem*. 2001;66:400-405.
15. Ridley RJ. Medical need, scientific opportunity and the drive for antimalarial drugs. *Nature*. 2002;415:686.
16. Kumar N, Singh R, Rawat DS. Tetraoxanes: synthetic and medicinal chemistry perspective. *Med. Res. Rev*. 2012 May;32(3):581-610. Review.

17. WHO. World malaria report 2018 [Интернет]. World Health Organization; 2018. Доступно на: <https://www.who.int/malaria/publications/world-malaria-report-2018/report/en/>.
18. LaMontagne MP, Markovac A, Khan MS. *J. Med. Chem.* 1982;25:964.
19. Dade J, Provot O, Moskowitz H, Mayrargue J, Prina E. *Chem. Pharm. Bull.* 2001;49:480.
20. Cnubben NHP, Wortelboer HM, Van Zanden JJ, Rietjens IMCM, Van Bladeren PJ. *Expert Opin. Drug Metab. & Toxicol.* 2005;1:219.
21. Coatney GR, Cooper WC, Eddy NB, Grennberg J. *Survey of Antimalarial Agents. Public Health Monogr.* 1953;15:1-322.
22. Greenwood D. *Conflicts of Interest: The Genesis of Synthetic Antimalarial Agents in Peace and War. J. Antimicrob. Chemother.* 1995;36:857-872.
23. Машковский МД. *Лекарственные средства.* 16-е изд. перераб, испр. и доп. Москва: РИА «Новая Волна»; 2010. 1216 с.
24. Туркевич ММ. *Фармацевтична хімія. Підручник.* 2-е видання, перероблене і доповнене. Київ: Вища школа; 1973. 496 с.
25. Кански Дж, Милевски С, Дамато Б, Тэннер В. *Заболевания глазного дна: пер. с англ.; под общ. ред. чл.-корр. РАМН, проф. Аветисова СЭ.* 2009; 2-е изд. 424 с.
26. Коваленко СІ, Кривошей ОВ, Воскобойнік ОЮ, Берест ГГ, Білий АК. *Протималарійні лікарські засоби: хінін та його аналоги за фармакологічною дією: Навч-метод. Посібник. Запоріжжя: Вид-во ЗДМУ; 2014. 322 с.*
27. Gully D., Canton M, Voigegrain R, Jeanjean F, Molimard JC, Poncelet M, et al. *Biochemical and pharmacological profile of a potent and selective nonpeptide antagonist of the neurotensin receptor. Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 1993;90:65-69.
28. Производные замещенных 1-(7-хлорхинолин-4-ил)пиразол-3-карбоксамид-N-оксидов, способ их получения, промежуточные соединения и фармацевтическая композиция: пат. RU2145323C1; заявл. 07.07.1995; опубл. 10.02.2000. 9.
29. Romero Jesús A, Acosta María E, Gamboa Neira D, Mijares Michael R, De Sanctis, Juan B, Charris Jaime E. *Bioorganic and Medicinal Chemistry.* 2018; 26(4):815-823.
30. Abuzar, Rashmi Dubey, Satyavan Sharma. *European journal of medicinal chemistry.* 1986;21(1):5-8.
31. Marciniec Krzysztof, Latocha Małgorzata, Kurczab Rafał, Boryczka Stanisław. *Medicinal Chemistry Research.* 2017;26(10):2432-2442.
32. Natarajan Jayakumar K, Alumasa John N, Yearick Kimberly, Ekoue-Kovi Kekeli A, Casabianca Leah B, De Dios Angel C, Wolf Christian, Roepe Paul D. *Journal of Medicinal Chemistry.* 2008;51(12):3466-3479.
33. Leed A, DuBay K, Ursos LM, Sears D, de Dios AC, Roepe PD. *Solution structures of antimalarial drug-heme complexes. Biochemistry.* 2002;41:10245-55.
34. He YH, Schut HA. *Inhibition of DNA adduct formation of 2-amino-1-methyl-6-phenylimidazo[4,5-b]pyridine and 2-amino-3-methylimidazo[4,5-f]quinoline by dietary indole-3-carbinol in female rats. Journal of biochemical and molecular toxicology.* 1999;13(5):239-247.
35. Boyle RG, Travers S. *Anti-Cancer Agents. Med. Chem.* 2006;6:281.
36. Levitt ML, Koty PP. *Invest. New Drugs.* 1999;17:213.
37. Baird JK, Reickmann KH. *Trends Parasitol.* 2003;19:115.
38. Baird JK, Fryauff DJ, Hoffman SL. *Clin. Infect. Dis.* 2003;37:1659.
39. Lakshmi VM, Schut HAJ, Zenser T. *2-Nitrosoamino-3-methylimidazo[4,5-f]quinoline activated by the inflammatory response forms nucleotide adducts. Food and chemical*

- toxicology an international journal published for the British Industrial Biological Research Association. 2005;43(11):1607-1617.
40. Бражко ОА, Рильський ОФ, Корнет ММ. Дослідження біологічної активності деяких похідних хінолін. Вісник ЗНУ. Біологічні науки. 2005;1:146-151.
41. Корнет ММ, Бражко ОА, Завгородній МП. Біологічна активність деяких S-(хінолін-4-іл)заміщених цистеїну. Медична хімія. 2007;9(2):65-69.

REFERENCES

1. Alarcon RT, dos Santos GC, de Oliveira AR, da Silva LC, Bannach G. Synthesis of luminescent polymers in the UV light region from dimethacrylate monomer using novel quinoline dyes. *Journal of Applied Polymer Science*. 2019;136(19):8.
2. Boschelli DH, Wang D, Wang Y, Wu BQ, Honores EE, Sosa ACB, et al. Optimization of 7-alkene-3-quinolinecarbonitriles as Src kinase inhibitors. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*. 2010;20(9):2924-7.
3. Chen ZK, Wang BJ, Zhang JT, Yu WL, Liu ZX, Zhang YH. Transition metal-catalyzed C-H bond functionalizations by the use of diverse directing groups. *Organic Chemistry Frontiers*. 2015;2(9):1107-295.
4. De Bie J, Lim CK, Guillemin GJ. Kynurenines, Gender and Neuroinflammation; Showcase Schizophrenia. *Neurotoxicity Research*. 2016;30(3):285-94.
5. Guan LP, Quan ZS. 3,4-DHQLO and Triazole and Its Related Analogues with Anticonvulsant Effects. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*. 2016;16(4):323-42.
6. Brazhko, OlenaA. The biological activity of 4-thioquinolines (review). *Visnyk ZNU. Serija : Biological sciences*, 2014, 2:225-236.
7. Guidetti P, Luthi-Carter RE, Augood SJ, Schwarcz R. Neostriatal and cortical quinolinate levels are increased in early grade Huntington's disease. *Neurobiology of Disease*. 2004;17(3):455-61.
8. Omelianchuk L, Brazhko O, Labenska I, Zavgorodniy M, Petruscha Yu. Biological activity and physicochemical properties N-acid derivatives S-(2-methylquinolin-4-yl)-L-cysteine: monograph: Zaporizhzhia National University: Zaporizhzhya, 2018.
9. Guidetti P, Schwarcz R. 3-hydroxykynurenine potentiates quinolinate but not NMDA toxicity in the rat striatum. *European Journal of Neuroscience*. 1999;11(11):3857-63.
10. Jain S, Kumar A, Saini D. Novel arylidene derivatives of quinoline based thiazolidinones: Synthesis, in vitro, in vivo and in silico study as antimalarials. *Experimental Parasitology*. 2018;185:107-14.
11. Kang SK, Woo J, Cho S, Lee SE, Kim YK, Yoon SS. Synthesis of Benzo g quinoline Derivatives and Their Electroluminescent Properties. *Journal of Nanoscience and Nanotechnology*. 2019;19(8):4543-8.
12. Jégou G, Jenekhe SA, Highly Fluorescent Poly (AryleneEthynylene) s Containing Quinoline and 3-Alkylthiophene. *Macromolecules*. 2001;34:7926-8.
13. Theoclitou ME, Robinson LA, Novel Facile Synthesis of 2, 2, 4 Substituted 1, 2-Dihydroquinolines via a ModifiedSkraup Reaction. *Tetrahedron. Lett*. 2002;43:3907-3910.
14. Gladiali S, Chelucci G, Mudadu MS, Gastaut MA, Thummel RP. Friedländer Synthesis of Chiral Alkyl-Substituted 1, 10-Phenanthrolines. *The J. Org. Chem*. 2001;66: 400-405
15. Ridley RJ. Medical need, scientific opportunity and the drive for antimalarial drugs. *Nature* 2002;415:686.
16. Kumar N, Singh R, Rawat DS. Tetraoxanes: synthetic and medicinal chemistry perspective. *Med. Res. Rev*. 2012 May;32(3):581-610. Review.

17. WHO. World malaria report 2018 [Electronic resource]. World Health Organization. 2018 Resource Access Mode: <https://www.who.int/malaria/publications/world-malaria-report-2018/report/en/>.
18. LaMontagne MP, Markovac A, Khan MS, J. Med. Chem. 1982;25:964.
19. Dade J, Provot O, Moskowicz H, Mayrargue J, Prina E. Chem. Pharm. Bull. 2001; 49: 480.
20. Cnubben NHP, Wortelboer HM, Van Zanden JJ, Rietjens IMCM, Van Bladeren PJ. Expert Opin. Drug Metab. & Toxicol. 2005;1:219.
21. Coatney GR, Cooper WC, Eddy NB, Grennberg J. Survey of Antimalarial Agents. Public Health Monogr. 1953;15:1-322.
22. Greenwood D. Conflicts of Interest: The Genesis of Synthetic Antimalarial Agents in Peace and War. J. Antimicrob. Chemother. 1995;36:857-872.
23. Mashkovsky MD. Drugs. 16th ed. Overrun, use And dopp M RIA «New Wave,» 2010; 1216. [in Russian].
24. Turkevych MM. Farmatsevychna khimiia. Pidruchnyk. 2-e vydannia, pereroblene i dopovnene. K.Vyshcha shk, 1973;496. [in Ukrainian].
25. Kanski J, Milewski C, Damato B, Tanner B. Diseases of the eye floor: per. c.; Under total ed. RAMN, Prof. Avetisova SE, 2009; 2nd ed., 424. [in Russian].
26. Kovalenko SI, Kryvoshei OV, Voskoboinik OIu, Berest HH, Bilyi AK. Protymaliariini likarski zasoby: khinin ta yoho analohy za farmakolohichnoiu diieiu: Navch-metod. Posibnyk,Zaporizhzhia: Vyd-vo ZDMU, 2014;322. [in Ukrainian].
27. D. Gully et al, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1993;90:65-69.
28. Derivatives of substituted 1- (7-chloroquinolin-4-yl) pyrazol-3-carboxamide-N-oxides, method of their preparation, intermediate compounds and pharmaceutical composition: RU2145323C1; заявл. 07.07.1995; опубл. 10.02.2000;9. [in Russian].
29. Romero Jesús A, Acosta María E, Gamboa Neira D, Mijares Michael R, De Sanctis, Juan B, Charris Jaime E, Bioorganic and Medicinal Chemistry. 2018; vol. 26: nb4, 815-823.
30. Abuzar, Rashmi Dubey, Satyavan Sharma, European journal of medicinal chemistry; 1986:21(1);5-8.
31. Marciniak Krzysztof, Latocha Małgorzata, Kurczab Rafał, Boryczka Stanisław, Medicinal Chemistry Research, 2017;26(10):2432-2442.
32. Natarajan Jayakumar K, Alumasa John N, Yearick Kimberly, Ekoue-Kovi Kekeli A, Casabianca Leah B, De Dios Angel C, Wolf Christian, Roepe Paul D. Journal of Medicinal Chemistry. 2008;51(12):3466-3479.
33. Leed A, DuBay K, Ursos LM, Sears D, de Dios AC, Roepe PD. Solution structures of antimalarial drug-heme complexes. Biochemistry 2002;41:10245-10255.
34. He YH. Inhibition of DNA adduct formation of 2-amino-1-methyl-6-phenylimidazo [4,5-b]pyridine and 2-amino-3-methylimidazo[4,5-f]quinoline by dietary indole-3-carbinol in female rats YH. He, H A. Schut Journal of biochemical and molecular toxicology. 1999;13(5):239-247.
35. Boyle RG, Travers S. Anti-Cancer Agents Med. Chem. 2006;6:281.
36. Levitt ML, Koty PP. Invest. New Drugs 1999;17:213.
37. Baird JK, Reickmann K H. Trends Parasitol. 2003;19:115.
38. Baird JK, Fryauff DJ, Hoffman SL. Clin. Infect. Dis. 2003;37:1659.
39. Lakshmi VM. 2-Nitrosoamino-3-methylimidazo[4,5-f]quinoline activated by the inflammatory response forms nucleotide adducts. Lakshmi VM, Schut HAJ, Zenser T. Food and chemical toxicology an international journal published for the British Industrial Biological Research Association. 2005;43(11):1607-1617.



40. Brazhko OA, Rylskiy OF, Kornet MM, ta in Doslidzhennia biolohichnoi aktyvnosti deiakykh pokhidnykh khinolin. Visnyk ZNU. Biolohichni nauky. 2005;1:146-151. [in Ukrainian].
41. Kornet MM, Brazhko OA, Zavhorodnii MP, ta in. Biolohichna aktyvnist deiakykh S-(khinolin-4-il)zamishchenykh tsysteinu. Medychna khimiia. 2007;9(2):65-69. [in Ukrainian].

Стаття надійшла до редакції 14.11.2019.

The article was received 14 November 2019.



DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-3

УДК 594:504.61(477)

Єрмошина Т. В.

СТАН ПОПУЛЯЦІЙ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ ВОДОЙМ БАСЕЙНУ РІЧКИ ТЕТЕРІВ

Житомирський державний університет імені Івана Франка
Україна, м. Житомир, e-mail: yermoshyna.t@gmail.com

Угруповання прісноводних молюсків є важливим компонентом гідроекосистем. Завдяки значній екологічній пластичності багато видів молюсків здатні заселяти широкий спектр гідротопів природного або антропогенного походження, відіграючи суттєву роль у кругообігу речовин і енергії у прісноводних екосистемах.

Проблема збереження прісноводних молюсків потребує особливої уваги. Ця група тварин включає майже 40% усіх відомих вимирань тварин, що відбулися з 1600 р. н.е., а це більше, ніж усі сухопутні хребетні разом. Європейські списки видів молюсків, що охороняються, потребують подальшого перегляду. Необхідно враховувати загрози як для ендеміків з вузьким ареалом (наприклад, види середземноморських островів або гірські ендеміки), так і для видів з широкими ареалами, популяції яких знаходяться у депресивному стані (наприклад, річкові двостулкові молюски).

Прогресуючий антропогенний тиск, викликаний тривалою сільськогосподарською діяльністю людини, негативно впливає на більшість водних екосистем, включаючи річки. Прісноводні молюски, які є організмами з обмеженою рухливістю, стають хорошими біоіндикаторами змін у місцях свого існування. Склад малакоценозів відображає стан водних ареалів і вплив змін навколишнього середовища на річкову екосистему.

Річка Тетерів є правобережною притокою Дніпра. На ній споруджено низку водосховищ і ставків, що призводить до зниження швидкості течії. Значна зарегульованість річки відображається на видовому складі цієї водної екосистеми: скорочується загальна кількість видів молюсків та зростає домінування окремих видів, для яких змінені умови є більш сприятливими за вихідні.

Еколого-фауністичне дослідження прісноводних малакоценозів (встановлення видового складу молюсків, з'ясування екологічних особливостей видів, аналіз подібності видового складу прісноводних молюсків з різних водойм басейну р. Тетерів) дозволяє оцінити екологічний стан водойм. Зважаючи на значну антропогенну трансформацію водойм у басейні р. Тетерів обране дослідження є досить актуальним.

Метою дослідження є вивчення структурної організації угруповань прісноводних молюсків у басейні р. Тетерів (дослідження статевої і вікової структури популяцій видів-домінантів, визначення індексів домінування, різноманіття та видового багатства).

Ключові слова: молюски, *Bivalvia*, *Gastropoda*, індекси домінування, індекси видового багатства.

Yermoshyna T. V.

THE STATUS OF FRESHWATER MOLLUSCS POPULATIONS IN RIVERS OF THE TETERIV BASIN'S

The structural organization of freshwater molluscs communities in the Teteriv river basin's has been identified. The species composition of these malacocenoses was established (17 species

from 8 families and 2 classes in total). The ratio of gastropod and bivalve molluscs is 64,7 to 35,3%, respectively. The richest species are the family Lymnaeidae (4 species) and the family Unionidae (5 species). The most common are three species of molluscs: *Unio tumidus*, *U. pictorum* and *Lymnaea auricularia*. The largest taxonomic diversity is presented in the Guiva river (village Pryazhiv) and in the Kam'yanka river (city Zhytomyr). The density of the molluscs is the largest in the Lisova river (113 ind./m²) and the smallest in the Teteriv river (village Levkiv, 10 ind./m²). The studied area is dominated by eurybionic species of molluscs, which make up 41,2% of the total number of species.

The types of dominant and subdominants for each biocenosis are determined. *Viviparus contectus* is predominant in the Guiva river (village Pryazhiv), accounting for 51% of the total number of molluscs in this group. *L. stagnalis* (47%) dominates in the malacocenosis from the Kodenka river (city Zhytomyr), in the Teteriv river (village Levkiv) – *U. pictorum* (38), in the Lisova river (village Bondartsi) – *U. tumidus* (97), in the Kam'yanka river – *Sphaerium rivicola* (58), in the Teteriv river (village Teterivka) – *Planorbarius corneus* (61%). The proportion of subdominants in the studied malococenoses ranges from 11,5 to 31,6%.

The sex and age structure of the dominant species populations is described. Thus, most of individuals *V. contectus* has 2–3 years old, *L. stagnalis* – 2 years old, *U. pictorum* – 3 years old, *U. tumidus* – 7 years old, *P. corneus* – 3–4 years old. The young are present in the populations *V. contectus*, *L. stagnalis*, *U. pictorum* and *P. corneus*, which indicates the stable existence of populations of these molluscs in biotopes.

The indices of dominance, diversity and species richness of the studied malacocenoses are determined. The highest species diversity index is characteristic of mollusks in the Teteriv river (village Levkiv): the largest species richness and the low degree of domination of one species. The malococenosis of the Lisova river is a rich quantitative and quality impoverished group.

Key words: molluscs, *Bivalvia*, *Gastropoda*, dominance indices, indices of species richness.

Антропогенний тиск, спричинений тривалою сільськогосподарською діяльністю людини, негативно впливає на більшість водних екосистем, включаючи річки. Прісноводні молюски, які є організмами з обмеженою рухливістю, є хорошими біоіндикаторами змін у місцях свого існування. Склад малакоценозів відображає екологічний стан водних ареалів та показує вплив змін навколишнього середовища на річкову екосистему [10].

Річка Тетерів є правобережною притокою Дніпра. На ній споруджено низку водосховищ і ставків, це спричиняє зниження швидкості течії. Значна зарегульованість річки відображається на видовому складі цієї водної екосистеми: скорочується загальна кількість видів молюсків та відповідно зростає домінування окремих видів, для яких змінені умови є більш сприятливими за вихідні [3].

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ

Матеріалом для дослідження слугували молюски, зібрані протягом вересня–жовтня 2014 р. на території Житомирського району (села Кодня, Пряжів, Тетерівка, Левків, Бондарці та м. Житомир) у проточних водоймах (рис. 1). Всього знайдено і досліджено 484 екз, молюсків, що належать до родів *Unio* (2 види), *Anodonta* (2), *Pseudanodonta* (1) *Sphaerium* (1), *Theodoxus*

кількість особин угруповання. Обидва показники приймають тим менше значення, чим більш вирівняно структуру домінування. При цьому індекс Сімпсона надає звичайним видам більшої ваги, оскільки при зведенні у квадрат малих співвідношень (n/N) виходять дуже малі величини.

Видова різноманітність, або міра видової неоднорідності угруповання, визначається по формулі Шеннона: $H_{sh} = - \sum [(n_i/N) \cdot \log_2(n_i/N)]$. Показник набуває максимального значення при рівній чисельності всіх видів в угрупованні.

Встановлювали індекс видового багатства Маргалефа: $D_{Mg} = (S - 1) / \ln N$, де S – кількість видів, N – кількість особин. Чим більше видів входить до складу угруповання, тим вище значення цього індексу, зростання кількості особин при незмінній кількості видів веде до зниження індексу.

Рівномірність видового розподілу, що також відображає ступінь різноманіття угруповання, визначається індексом вирівняності Пієлу: $E = H_{sh} / \log_2 S$, де H_{sh} – значення показника різноманіття Шеннона для даного угруповання; S – кількість видів. Індекс вирівняності Пієлу приймає значення від 0 до 1. Для реальних угруповань даний показник рідко перевищує 0,8. Статистичний аналіз даних проводили за допомогою описових статистик і t -критерію для незалежних вибірок.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

У досліджених водоймах виявлено 17 видів молюсків, що належать до 12 родів, 8 родин і 2 класів. Співвідношення черевоногих і двостулкових молюсків становить 64,7 до 35,3% відповідно. Клас Gastropoda представлений 11 видами, 9 родами, 6 родинами. Серед черевоногих найбільш багата видами родина Lymnaeidae (4 види або 36,4% від загальної кількості черевоногих). По два види представляють родини Physidae і Planorbidae (по 18,2%). Із родин Neritidae, Viviparidae і Bithyniidae відзначено тільки по одному виду (по 9,1%). Клас Bivalvia представлений 6 видами: п'ять видів належать до родини Unionidae (83,3% загальної кількості двостулкових) і один – до родини Sphaeriidae (16,7%).

Кількість видів в місцях збору коливалась від 3 до 8. До найбільш поширених, які часто зустрічались в обстежених біотопах можна віднести три види молюсків: *Unio tumidus* Philipsson, 1788 (частота трапляння 83,3%), *U. pictorum* Linnaeus, 1758 і *Lymnaea auricularia* Linnaeus, 1758 (частота трапляння по 66,7%) (табл. 1). У половині біотопів виявлені *V. contectus*, *L. stagnalis* Linnaeus, 1758, *Anodonta anatina* Linnaeus, 1758, зрідка зустрічаються *Theodoxus fluviatilis* Linnaeus, 1758, *L. corvus* Gmelin, 1791 і *Sphaerium rivicola* Lamarck, 1818 (частота трапляння по 33,3%) (табл. 1).

Таблиця 1

**Щільність поселення молюсків у досліджених біотопах
(середні величини ($N_{\text{сеп}}$, екз./м²) та відносні середні величини ($N\%$))**

Вид	Біотопи												Частота трапляння р, %
	1		2		3		4		5		6		
	$N_{\text{сеп}}$	$N\%$	$N_{\text{сеп}}$	$N\%$	$N_{\text{сеп}}$	$N\%$	$N_{\text{сеп}}$	$N\%$	$N_{\text{сеп}}$	$N\%$	$N_{\text{сеп}}$	$N\%$	
<i>T. fluviatilis</i>	1,5	2,9							9,0	11,5			33,3
<i>V. contectus</i>	26,5	51,0					1,0	0,9	2,0	2,6			50,0
<i>B. tentaculata</i>									4,0	5,1			16,7
<i>L. stagnalis</i>			9,0	47,4	1,0	10,3					5,5	7,8	50,0
<i>L. corvus</i>					0,3	3,1					6,0	8,5	33,3
<i>L. auricularia</i>	1,0	1,9	6,0	31,6	0,7	7,2					1,0	1,4	66,7
<i>L. ovata</i>											14	19,9	16,7
<i>P. planorbis</i>											1,0	1,4	16,7
<i>P. corneus</i>											43,0	61,0	16,7
<i>P. fontinalis</i>	2,5	4,8											16,7
<i>P. acuta</i>					2,7	27,8							16,7
<i>U. pictorum</i>	3,5	6,7			3,7	38,1	2,0	1,8	2,0	2,6			66,7
<i>U. tumidus</i>	7,5	14,4	2,0	10,5	0,3	3,1	110,0	97,3	1,0	1,3			83,3
<i>A. anatina</i>	6,0	11,5	2,0	10,5	1,0	10,3							50,0
<i>A. cygnea</i>									1,0	1,3			16,7
<i>P. complanata</i>									1,0	1,3			16,7
<i>S. rivicola</i>	3,5	6,7							58,0	74,4			33,3
$N_{\text{заг}}$, екз/м ²	52,0		19,0		9,7		113,0		78,0		70,5		

Примітки: 1 – р. Гуйва, с. Пряжів; 2 – р. Коденка, с. Кодня; 3 – р. Тетерів, с. Левків; 4 – р. Лісова, с. Бондарці; 5 – р. Кам'янка, м. Житомир; 6 – р. Тетерів, с. Тетерівка.

Щільність поселення молюсків найбільша в р. Лісова і становить 113 екз./м², проте тут поселення формується одним видом – *U. tumidus*. Високі значення щільності поселення виявлені в р. Кам'янка (м. Житомир) і р. Тетерів (с. Тетерівка) – 78 і 71 екз./м² відповідно, нижчі – в р. Гуйва, с. Пряжів (52 екз./м²), найменша щільність поселення молюсків спостерігається в річках Коденка (с. Кодня) і Тетерів (с. Левків) – 19 і 10 екз./м² відповідно.

На дослідженій території домінують еврибіонтні види молюсків. Вони становлять 41,2% від загальної кількості виявлених видів. Частка реофільних видів і таких, які заселяють стоячі водойми та водойми з повільною течією, рівноцінні і становлять по 29,4% кожна.

Дані щодо кількості виявлених видів молюсків, видів-домінантів і субдомінантів для кожного біоценозу наведені в таблиці 2. В р. Гуйва (с. Пряжів) домінантом є *V. contectus*, його частка становить 51% від загальної кількості молюсків цього угруповання. В малакоценозі з р. Коденка (м. Житомир) домінує *L. stagnalis* (47,4%), з р. Тетерів (с. Левків) – *U. pictorum* (38,1), з р. Лісова (с. Бондарці) – *U. tumidus* (97,3), з р. Кам'янка –

S. rivicola (58), з р. Тетерів (с. Тетерівка) – *Planorbarius corneus* Linnaeus, 1758 (61%). Частка субдомінанта в досліджених малакоценозах знаходиться в межах від 11,5 до 31,6%.

Таблиця 2

**Видова структура досліджених угруповань водойм
басейну річки Тетерів**

№, з/п	Річка	Кількість видів	Домінант	Субдомінант
1	Гуйва (с. Пряжів)	8	<i>V. contectus</i>	<i>U. tumidus</i> <i>A. anatina</i>
2	Коденка (с. Кодня)	4	<i>L. stagnalis</i>	<i>L. auricularia</i>
3	Тетерів (с. Левків)	7	<i>U. pictorum</i>	<i>P. acuta</i>
4	Лісова (с. Бондарці)	3	<i>U. tumidus</i>	<i>U. pictorum</i>
5	Кам'янка (м. Житомир)	8	<i>S. rivicola</i>	<i>T. fluviatilis</i>
6	Тетерів (с. Тетерівка)	6	<i>P. corneus</i>	<i>L. ovata</i>

Вивчено вікову структуру популяцій видів-домінант. Червононогі молюски *V. contectus* представлені особинами віком від 1 до 6 років, *L. stagnalis* – віком від 2 до 4 років. Зібрані з р. Тетерів (с. Левків) двостулкові *U. pictorum* мають вік від 2 до 7 років, з р. Лісова *U. tumidus* – від 4 до 11 років. Вікову структуру популяції катушки *P. corneus* з р. Тетерів (с. Тетерівка) формують всі вікові групи особин до 8 років. За врахування загальної кількості зібраних молюсків отримуємо такий розподіл особин за віком в їх популяціях (рис. 2).

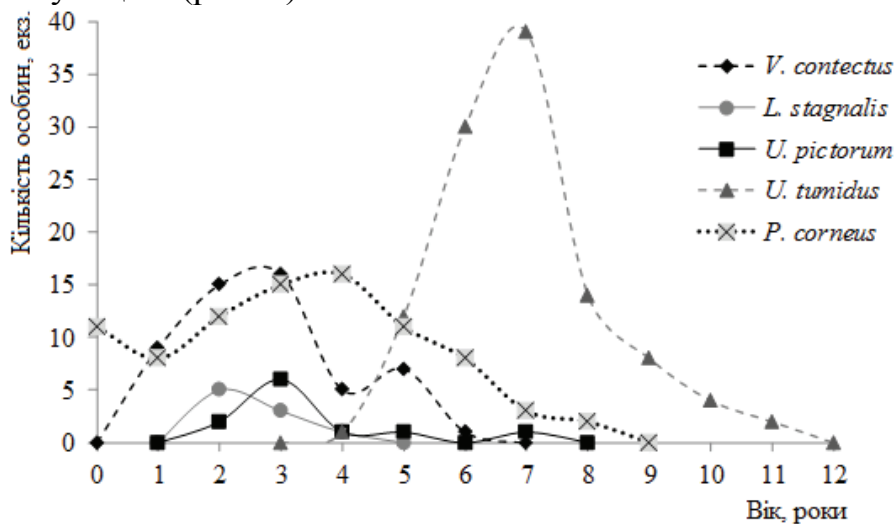


Рис. 2. Розподіл особин за віком у домінант з досліджених біотопів: *V. contectus* з р. Гуйва (с. Пряжів); *L. stagnalis* з р. Коденка (с. Кодня); *U. pictorum* з р. Тетерів (с. Левків); *U. tumidus* з р. Лісова (с. Бондарці); *P. corneus* з р. Тетерів (с. Тетерівка).

Так, в угрупованні з р. Гуйва серед *V. contectus* найбільше 2–3-річних особин, з р. Коденка серед *L. stagnalis* найбільше 2-річних особин, серед

U. pictorum з р. Тетерів (с. Левків) – 3-річних, серед *U. tumidus* з р. Лісова – 7-річних, серед *P. corneus* з р. Тетерів (с. Тетерівка) – 3–4-річних особин. Молодь присутня в угрупованнях у *V. contectus*, *L. stagnalis*, *U. pictorum* і *P. corneus*, що вказує на стабільне існування популяцій цих молюсків і добре їх оновлення в обраних біотопах. Молюски *U. tumidus* представлені тваринами від 4-х років і старше. Причиною відсутності молоді в популяції цього виду може бути антропогенний вплив на водойму, через що найменш стійкі до негативних впливів молоді особини гинуть.

Вивчено статеву структуру видів-домінант. Кількість самок серед представників *V. contectus* і *U. pictorum*, зібраних з річок Гуйва і Тетерів (с. Левків) відповідно, більша за кількість самців у 1,7 і 2,7 рази. А серед особин *U. tumidus* з р. Лісова кількість самців перевищує кількість самок на 34%. В статеві-віковій структурі *V. contectus* переважають 2-річні самки і 3-річні самці, *U. pictorum* – 3-річні самки, *U. tumidus* – 7-річні самці та 6-річні і 7-річні самки.

Видове (таксономічне) різноманіття угруповання є показником його екологічного стану. В сприятливих умовах формуються багаті на види (таксони) біоценози, які відрізняються полідомінантністю, тобто високими показниками чисельності і біомаси можуть характеризуватись одразу 5–6 і більше видів. Прикладом сприятливих умов є оліготрофні та мезотрофні водойми, в яких чисельність і біомаса бентофауни можуть бути невеликі, проте рівномірно розподілені між видами [11].

В угрупованнях, що перебувають в умовах значного органічного забруднення, як правило, знижується видове різноманіття, і вони стають монодомінантними, тобто високу чисельність і біомасу має один, інколи, два види. Прикладом таких екосистем є евтрофні та гіперевтрофні водойми [11]. В таких умовах відбувається зміна структури донних угруповань, яка може бути виражена індексами видового різноманіття.

В двох з шести обстежених біотопів (р. Гуйва, р. Коденка) кількісно переважають черевоногі молюски над двостулковими (60,6 і 78,9% відповідно). В біотопі №6 (р. Тетерів, с. Тетерівка) були присутні лише черевоногі (рис. 3). У трьох інших біотопах представників двостулкових більше, ніж черевоногих (р. Тетерів, с. Левків – 51,7%; р. Кам'янка, м. Житомир – 80,8; р. Лісова, с. Бондарці – 99,1% від загальної кількості молюсків).

Найбільше таксономічне різноманіття представлене в біотопі №1 (р. Гуйва) і в біотопі №5 (р. Кам'янка). Тут виявлені види 6 родин (4 родини класу *Gastropoda* і 2 родини класу *Bivalvia*) і 5 родин молюсків (3 родини класу *Gastropoda* і 2 родини класу *Bivalvia*) відповідно (рис. 3). Інші досліджені малакоценози формуються представниками лише 2–3-х родин. Найчастіше в досліджених біотопах (5 біотопів з 6) зустрічаються види

родини Unionidae (частка становить 6,4–99,1% від загальної кількості молюсків) і родини Lymnaeidae (1,9–78,9%).

Видовий склад молюсків р. Коденка збіднений і нараховує всього 4 види. Переважання ставковиків в цьому біотопі пов'язане, напевне, з тим, що тут найсприятливіші умови для їх існування: річка мілководна, сильно заросла водною рослинністю, течія в заплавах відсутня, вода добре прогривається, прозорість води – 25 см.

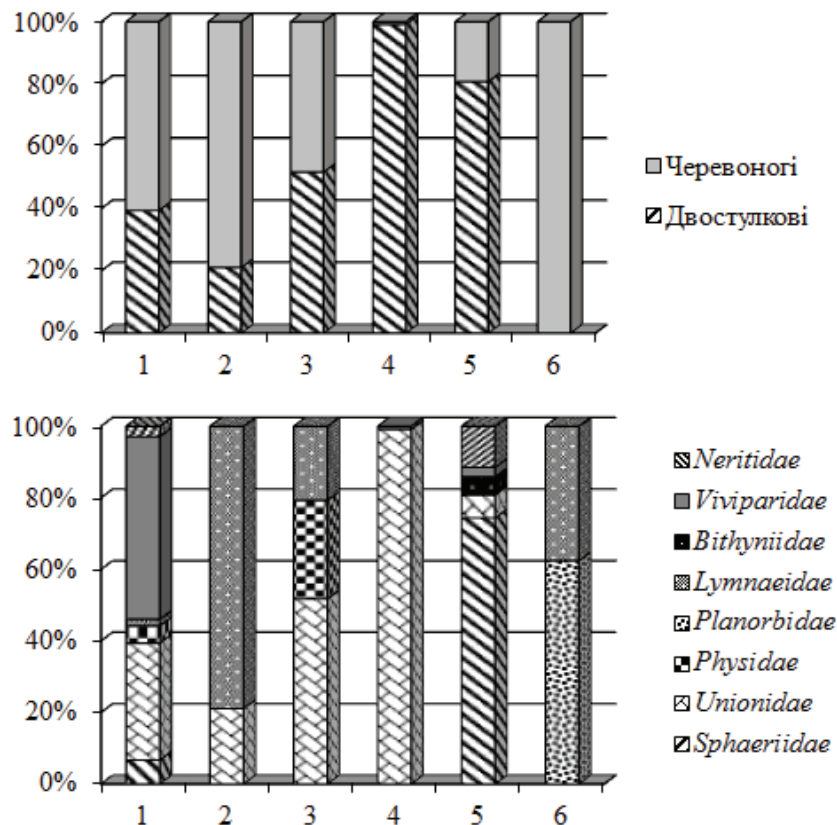


Рис. 3. Співвідношення родин двостулкових і черевоніх молюсків у досліджених річках: 1 – р. Гуйва; 2 – р. Коденка; 3 – р. Тетерів (с. Левків); 4 – р. Лісова; 5 – р. Кам'янка; 6 – р. Тетерів (с. Тетерівка).

Ще бідніший видовий склад молюсків виявлений в р. Лісова, де зібрано представників лише 3-х видів. Така ситуація визначається специфічними умовами біотопу: він знаходиться в межах листяного лісу, на дослідженій ділянці відсутня водна і прибережна рослинність, піщані донні відкладення. Значна присутність перлівницевих (Unionidae) і кулькових (Sphaeriidae) в біотопах №1, 3 і 5 зумовлена проточністю досліджених ділянок річок (швидкість течії від 0,05 до 0,2 м/с) і насиченістю води розчиненим киснем (на що вказує наявність оксифілів *P. fontinalis*, *P. acuta* і *P. complanata*).

У біотопі №6 (р. Тетерів, с. Тетерівка) наявні представники двох родин – Lymnaeidae і Planorbidae. Екологічна пластичність видів цих родин дозволяє

їм швидко заселяти різноманітні біотопи, зокрема такі, які перебувають під дією тривалого антропогенного навантаження. Для цього біотопу характерний майже застійний водний режим, що зумовлено зарегульованістю водойми (течія відсутня, чорний мул на дні річки, вода каламутна, прозорість води – 20 см). З'ясовано, що швидкість течії, концентрація органічних речовин та розмір частинок осаду є параметрами, що найбільше впливають на розподіл видів молюсків у водоймі [10]. За літературними даними домінування стенобіонтного стагнофільного виду *P. corneus* вказує на значну зарегульованість ділянки р. Тетерів поблизу с. Тетерівка [3].

Молюски досить сприйнятливі до будь-яких змін навколишнього середовища, тому у багатьох випадках можуть слугувати індикаторами екологічного стану водойм [10]. Важливими показниками екологічного стану річок є індекси видового різноманіття. Різноманіття включає дві складові: видове багатство (абсолютна або відносна кількість видів) і вирівняність (співвідношення кількості видів). Тільки за наявності індексів, що характеризують ці дві складові, можна провести більш-менш об'єктивний аналіз видового різноманіття. Індекс домінування Сімпсона показує, наскільки один вид чи група видів переважає над іншими. Індекс видового багатства Маргалефа характеризує відносну кількість видів; індекси Шеннона та Пієлу відображають абсолютну та відносну вирівняність. За вказаними показниками здійснили порівняльний аналіз видового різноманіття молюсків річок басейну Тетерів (табл. 3).

Таблиця 3

Показники біологічного різноманіття угруповань молюсків водойм басейну річки Тетерів

№, з/п	Річка	Кількість видів	D_s	D_{BP}	H_{sh}	D_{Mg}	E
1	Гуйва (с. Пряжів)	8	0,31	0,51	2,25	1,51	0,75
2	Коденка (с. Кодня)	4	0,35	0,47	1,72	1,02	0,86
3	Тетерів (с. Левків)	7	0,25	0,38	2,32	1,78	0,83
4	Лісова (с. Бондарці)	3	0,95	0,97	0,20	0,42	0,13
5	Кам'янка (м. Житомир)	8	0,57	0,74	1,41	1,61	0,47
6	Тетерів (с. Тетерівка)	6	0,42	0,61	1,41	1,01	0,55

Примітки: D_s – індекс домінування Сімпсона, D_{BP} – індекс домінування Бергера-Паркера, H_{sh} – індекс Шеннона, D_{Mg} – індекс видового багатства Маргалефа, E – індекс вирівняності Пієлу.

Враховуючи показники (індекси різноманіття і домінування), можна виділити такі типи біотопів:

1) низькі значення індексів різноманіття, вирівняна структура домінування – біотоп №2;

2) низькі значення індексів різноманіття, чітко виражений домінант із високим показником домінування – біотопи №4, 5, 6;

3) високі значення індексів різноманіття, вирівняна структура домінування, більш рівномірний видовий розподіл – біотопи №1 і 3.

За всіма показниками угруповання молюсків в р. Тетерів (с. Левків) знаходиться в оптимальних умовах середовища: велике різноманіття видів молюсків і низький ступінь домінування одного виду. Друге місце за різноманіттям займає малакоценоз р. Гуйва і третє – р. Кам'янка. Слід зазначити, що у цих річках кількість видів майже однакова, але інші показники значно відрізняються. Це стосується індексів домінування, вирівняності та Шеннона. На нашу думку, низьке значення індексів різноманіття для р. Кам'янка пов'язане з наявністю вираженого виду-домінанта, що також вплинуло на зниження значення індексу вирівняності Піелу.

У річках Коденка та Тетерів (с. Тетерівка) кількість видів у 1,3–2 рази менша, ніж у річках Гуйва, Кам'янка та Тетерів (с. Левків), проте, показники різноманіття наближаються, і навіть перевищують такі в р. Кам'янка. Це пояснюється більшою вирівняністю угруповань молюсків. Останнє місце за всіма показниками займає р. Лісова. Високі значення індексів Сімпсона та Бергера-Паркера вказують на переважання одного виду в структурі малакоценозу (110 особин із 113 належали до одного виду). Малакоценоз р. Лісова – це достатньо багате кількісно і збіднене якісно угруповання.

ВИСНОВКИ

Проведено еколого-фауністичне дослідження прісноводних малакоценозів річок басейну Тетерів. Виявлено 17 видів молюсків 2 класів – *Gastropoda* і *Bivalvia*. До найпоширеніших можна віднести три види молюсків: *U. tumidus* (частота трапляння 83,3%), *U. pictorum* і *L. auricularia* (частота трапляння по 66,7%). Найбільше таксономічне різноманіття представлене в р. Гуйва (с. Пряжів) і в р. Кам'янка (м. Житомир).

В р. Гуйва видом-домінантом є *V. contectus*, в популяції якого найбільше 2–3-річних особин. В малакоценозі з р. Коденка домінує *L. stagnalis*, найбільше особин якого є 2-річними. В р. Тетерів (с. Левків) домінантом виявився *U. pictorum*, серед особин якого найбільше 3-річних, в р. Лісова – *U. tumidus* (найбільше 7-річних), в р. Тетерів (с. Тетерівка) – *P. corneus* (найбільше 3–4-річних), в р. Кам'янка – *S. rivicola*.

Найвищий індекс видового різноманіття характерний для угруповання молюсків в р. Тетерів (с. Левків): найбільше видове багатство і низький ступінь домінування одного виду. На другому місці за різноманіттям знаходиться р. Гуйва, на третьому – р. Кам'янка. Малакоценоз р. Лісова – це достатньо багате кількісно і збіднене якісно угруповання, через специфічні умови біотопу.

ЛІТЕРАТУРА

1. Алимов АФ. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Ленинград: Наука. 1981. 248 с.
2. Березкина ГВ, Аракелова ЕС. Жизненные циклы и рост некоторых гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) в водоемах европейской части России. Труды ЗИН РАН. 2010;314(1):80-92.
3. Гарбар О, Киричук В, Киричук Г. Вплив стану зарегульованості водотоку річок на структуру прибережних угруповань молюсків. Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2012;59:132-140.
4. Емельянов ИГ. Роль разнообразия в функционировании биологических систем. Киев; 1992. 63 с.
5. Жадин ВИ. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР; 1952. 376 с.
6. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир; 1992. 184 с.
7. Стадниченко АП. Перлівницеві. Кулькові (Unionidae. Pisidiidae). Київ: Наук. думка. 1984. 384 с. (Топачевський ВО, редактор. Фауна України;29).
8. Bouchet P, Falkner G, Seddon MB. Lists of protected land and freshwater molluscs in the Bern Convention and European Habitats Directive: Are they relevant to conservation? Biological Conservation [Internet]. 1999 [cited 2019 Dec 3];90(1):21-31. Available from: doi: [http://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00009-9](http://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00009-9).
9. Glöer P, Meier-Brook C. Süßwassermollusken: Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland. Hamburg: DJN; 1998. 136 p.
10. Lewin I. Mollusc communities of lowland rivers and oxbow lakes in agricultural areas with anthropogenically elevated nutrient concentration. Folia Malacologica [Internet]. 2014 [cited 2019 Dec 3];(22):87-159. Available from: doi: <http://dx.doi.org/10.12657/folmal.022.012>.
11. Tagliapietra D, Sigovini M, Magni P. Saprobity: A unified view of benthic succession models for coastal lagoons. Hydrobiologia [Internet]. 2012 [cited 2019 Dec 3];686(1). Available from: doi: <http://doi.org/10.1007/s10750-012-1001-8>.

REFERENCES

1. Alymov AF. Funktsyonalnaia ekolohyia presnovodnkh dvustvorchatikh molliuskov. Lenynhrad: Nauka; 1981. 248 p. [in Russian].
2. Berezkina HV, Arakelova ES. Zhyznennie tsykli y rost nekotorykh hrebnezhabernikh molliuskov (Gastropoda: Pectinibranchia) v vodoemakh evropeiskoi chasty Rosssyy. Trudi ZYN RAN. 2010;314(1):80-92. [in Russian].
3. Harbar O, Kyrychuk V, Kyrychuk H. Vplyv stanu zarehulovanosti vodotoku richok na strukturu pryberezhnykh uhrupovan moliuskiv. Visnyk Lvivskoho universytetu. Seriiia biolohichna. 2012;59:132-140. [in Ukrainian].
4. Emelianov YH. Rol raznoobrazyia v funktsyonyrovanyy byolohycheskykh system. Kyev. 1992. 63 p. [in Russian].
5. Zhadyn VY. Molliusky presnykh y solonovatikh vod SSSR. Moskva, Lenynhrad: Yzd-vo AN SSSR. 1952. 376 p. [in Russian].
6. Meharran Ye. Ekolohycheskoe raznoobrazye y eho yzmerenye. Moskva: Myr. 1992. 184 p. [in Russian].
7. Stadnychenko AP. Perlivnytsevi. Kulkovi (Unionidae. Pisidiidae). Kyiv: Nauk. Dumka. 1984. 384 p. (Topachevskiy VO, redaktor. Fauna Ukrainy;29). [in Ukrainian].

8. Bouchet P, Falkner G, Seddon MB. Lists of protected land and freshwater molluscs in the Bern Convention and European Habitats Directive: Are they relevant to conservation? *Biological Conservation* [Internet]. 1999 [cited 2019 Dec 3];90(1):21-31. Available from: doi: [http://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00009-9](http://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00009-9).
9. Glöer P, Meier-Brook C. Süßwassermollusken: Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland. Hamburg: DJN. 1998. 136 p.
10. Lewin I. Mollusc communities of lowland rivers and oxbow lakes in agricultural areas with anthropogenically elevated nutrient concentration. *Folia Malacologica* [Internet]. 2014 [cited 2019 Dec 3];(22):87-159. Available from: doi: <http://dx.doi.org/10.12657/folmal.022.012>.
11. Tagliapietra D, Sigovini M, Magni P. Saprobity: A unified view of benthic succession models for coastal lagoons. *Hydrobiologia* [Internet]. 2012 [cited 2019 Dec 3];686(1). Available from: doi: <http://doi.org/10.1007/s10750-012-1001-8>.

Стаття надійшла до редакції 18.04.2019.

The article was received 18 April 2019.



DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-4

УДК 378.147:57

Гвоздїй С. П.

ОСНОВНІ ФОРМИ І МЕТОДИ НАВЧАННЯ У ПРОЦЕСІ ПІДГОТОВКИ МАЙБУТНІХ УЧИТЕЛІВ БІОЛОГІЇ ТА ЗДОРОВ'Я ЛЮДИНИ

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
м. Одеса, Україна
e-mail: spgvozdiy77@onu.edu.ua

У статті досліджуються форми і методи навчання у процесі підготовки сучасних майбутніх учителів біології та здоров'я людини. Автором подається загальна характеристика лекцій, практичних занять, контрольних заходів та на прикладі їх використання під час викладання дисципліни «Інноваційні технології навчання біології, основ здоров'я та природознавства» для здобувачів вищої освіти другого освітнього (магістерського) рівня зі спеціальності 014.05 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини). Наведено суттєві переваги, типові недоліки та вимоги до сучасної лекції. Схарактеризовано різновиди лекцій, що використовувались для підготовки майбутніх учителів біології та здоров'я людини: вступна, інформаційна, мультимедійна, бінарна, із запланованими помилками, проблемна, лекція-бесіда, інтерактивна, прес-конференція.

Під час мультимедійних та інтерактивних лекцій акцент робився на інформаційні ресурси сучасних наукових досягнень і методичних розробок: наукові групи на сторінках Facebook, інформаційні повідомлення на TED-Ed, можливості навчання та тестування на Quizlet, Learn Genetics, Teachers pay for teachers, Google Expeditions, ресурси для створення опитувальників Online TestPad, Google forms, Kahoot, Quizziz, Classroom та інші. Проведення практичних занять здійснювалось із використанням зокрема таких методів: вправи; тренінги; рішення типових задач; заняття з рішенням ситуаційних завдань; заняття з моделюванням реальних завдань; ділові ігри; рольові ігри; ігрове проектування; імітаційні заняття. Проаналізовано різні форми і методи навчання згідно суб'єктивної думки майбутніх учителів. Визначено динаміку сприйняття ефективності використання різноманітних форм і методів навчання в організації навчальної діяльності закладу вищої освіти.

Ключові слова: форма навчання, метод навчання, майбутній учитель біології та здоров'я людини, ефективність форм і методів навчання.

Gvozdi S. P.

BASIC FORMS AND METHODS OF TEACHING IN THE TRAINING PROCESS OF FUTURE TEACHERS OF BIOLOGY AND HUMAN HEALTH

The article investigates the forms and methods of teaching in the process of training of modern future teachers of biology and human health. The author gives a general description of lectures, practical classes, control activities and their use during the teaching discipline «Innovative technologies of teaching biology, basic health and natural sciences» for applicants

for higher education of the second educational (master's) level in the specialty 014.05 Secondary education (Biology and human health). Significant advantages, typical disadvantages and requirements to the modern lecture are given. The varieties of lectures that were used to train future teachers of biology and human health are described: introductory, informational, multimedia, binary, with planned mistakes, problem, lecture-discussion, interactive, press-conference.

During multimedia and interactive lectures the emphasis was placed on information resources of modern scientific achievements and methodological developments: scientific groups on Face book pages, information messages on TED-Ed, training and testing opportunities on Quizlet, Learn Genetics, Teachers pay for teachers, Google Expeditions, resources for creating questionnaires Online Test Pad, Google forms, Kahoot, Quizziz, Classroom and others. Practical sessions were conducted using the following methods, among others: exercises; trainings; solving standard tasks; sessions with solving situational tasks; sessions with modeling of real tasks; business games; role-plays; game design; simulation exercises. Various forms and methods of teaching according to the subjective opinion of future teachers are analyzed. The dynamics of perception of the effectiveness of different forms and methods in the organization of educational activities of higher education institutions is determined.

Key words: *form of training, method of training, future teacher of biology and human health, effectiveness of teaching forms and methods.*

Інноваційні процеси, які відбуваються у вітчизняній освіті, зумовлюють підвищену увагу до проблем підготовки майбутніх педагогів. У «Національній доктрині розвитку освіти України у XXI столітті» наголошується, що головна мета української системи освіти – створити умови для розвитку самореалізації кожної особистості як громадянина України...» як певну систему зовнішніх (об'єктивних) чинників, які формують, визначають, регулюють, організовують навчальну діяльність студента [15, с. 5]. Крім зазначеного, однією з вимог Болонської угоди є положення про «мотивоване залучення студентів до навчання» та «постійне навчання упродовж усього життя», де наголошується на застосування дієвих засобів педагогічного впливу, до яких відносяться педагогічній й навчальні інноваційні технології. Ці технології зумовлюють створення умов, які б сприяли вдосконаленню навчальної діяльності та реалізували б кінцеву мету вищої освіти [11, с. 42].

Отже, на сучасному етапі підготовки майбутніх учителів біології та здоров'я людини особлива увага має приділятися оволодінню майбутніми педагогами як традиційних форм і методів організації навчальної діяльності, так і нових, інноваційних технологій.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. За твердженнями М. Барбера та М. Муршеда, «реформа освіти входить до переліку основних завдань майже всіх країн» [3, с. 7], а якість шкільної освіти ґрунтується на якості роботи вчителів, які в ній працюють, тобто «якість освіти на може бути вищою за якість роботи педагогів» [3, с. 17]. Від того, наскільки методично правильно вчитель організує педагогічний процес, залежить не тільки рівень

навчальних досягнень учнів, а й розвиток їхніх пізнавальних інтересів, вибір майбутньої професії.

Процес професійно-педагогічної підготовки майбутнього вчителя в системі вищої освіти на сьогодні є об'єктом досліджень В. Кузя, П. Гусака, О. Дубасенюк, В. Краєвського, М. Корця, А. Маркової, О. Мороза, Г. Падалки, О. Пехоти, Н. Протасової, Є. Рогова, В. Семиченко, В. Сиротюка, С. Сисоевої, Л. Сущенко, М. Шеремет та інших. У роботах О. Абдуліної, Ю. Болотіна, В. Бондаря, І. Зязюна, В. Лозової, В. Сласьоніна висвітлено теоретико-методологічне обґрунтування процесу педагогічної підготовки майбутнього вчителя. Особливості методичної підготовки вчителів біології представлено в роботах Т. Буяло, Н. Кабаян, В. Колмикова, Т. Коршенюк, Т. Логвіної-Бик, Н. Матяш, О. Мітіної, Н. Міщук, Н. Рикова, С. Рудишина, В. Самілик, В. Соломіна, А. Степанюк, О. Цуруль, О. Щербакова, Н. Щур та інших.

За кордоном проблема методичної підготовки вчителів біології висвітлена в дослідженнях таких науковців, як І. Азізова, О. Арбузова, Л. Булавінцева, М. Мирнова, Л. Орлова, Д. Трайтак (Росія), В. Гричик, В. Нарушевич (Білорусь), Л. Денчікова, П. Тархон (Молдова), К. Жумагулова, А. Кисимова, З. Унербаєва (Казахстан), Алі Гусейнов, М. Пасаєва, Г. Акбаарова (Азербайджан), Ж. Липова та А. Гафуров (Узбекистан) та інші.

Проте в Україні сьогодні ще не створено цілісної концепції підготовки вчителів біології та здоров'я людини у закладах вищої освіти (ЗВО) та не затверджено Державний стандарт такої підготовки. Отже, нами виявлено певні суперечності: між наявною системою підготовки вчителя біології і сучасними вимогами до професійних та особистісних якостей педагога; між традиційною предметно-змістовою спрямованістю методичної підготовки у ЗВО й новими тенденціями професійної освіти, що ґрунтуються на ідеях розвивального та особистісно-орієнтованого навчання, на системі компетенцій як результату навчання; між необхідністю навчання біології в загальноосвітній школі із використанням сучасних методичних підходів та відсутністю адекватної підготовки майбутніх учителів із урахуванням цих підходів.

Постановка завдання (цілей статті). Проаналізувати форми і методи навчання у процесі підготовки сучасних майбутніх учителів біології та здоров'я людини взагалі та на прикладі дисципліни «Інноваційні технології навчання біології, основ здоров'я та природознавства» для здобувачів вищої освіти другого освітнього (магістерського) рівня зі спеціальності 014.05 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини).

Виклад основного матеріалу дослідження. Підготовка майбутніх учителів біології та здоров'я людини передбачає використання різноманітних

форм і методів навчання. Під формами навчання ми розуміємо цілеспрямовану, чітко організовану, змістовно насичену і методично структуровану систему пізнавального та виховного спілкування, взаємодії і відношень викладача і студентів. З іншого боку, форму організації навчання необхідно розуміти як конструкцію відрізків, циклів процесу навчання, які реалізуються у збігу діяльності викладача та студентів щодо засвоєння певного змісту матеріалу та опрацювання способів діяльності [16]. Отже, форма організації навчання – зовнішнє вираження узгодженої діяльності викладача та студентів, що здійснюється у встановленому порядку і в певному режимі [2].

Загалом, метод – це спосіб, шлях наукового пізнання, досягнення мети, певним чином упорядкована діяльність. Методи навчання (від гр. *methodos* – спосіб пізнання, шлях дослідження) визначаються як упорядковані способи діяльності викладача та студентів, спрямовані на ефективне вирішення навчально-виховних завдань поставлених вищою школою. Серед методів навчання виокремлюють: метод навчання як інструмент діяльності педагога для виконання керівної функції – наочіння, а також метод навчання як спосіб пізнавальної діяльності учнів з оволодіння знаннями, уміннями і навичками – учіння [10].

Основні форми роботи, які використовуються у закладах вищої освіти, відрізняють за місцем її проведення (аудиторні, позааудиторні) та за кількістю учасників (колективні, парні, групові, індивідуальні). До основних методів навчання відносять словесні (розповідь-пояснення, бесіда, лекція); наочні (ілюстрація, демонстрація, презентація); практичні методи (рольові ігри, ситуаційні задачі, вправи тощо). Розглянемо та проаналізуємо більш детально (на прикладі дисципліни «Інноваційні технології навчання біології, основ здоров'я та природознавства» (далі ІТН) аудиторні форми та методи навчання майбутніх учителів біології та здоров'я людини.

Сучасні заклади вищої освіти будують процес навчання студентів на базі поєднання різних форм його організації. Основними є такі: лекції, практичні, семінарські, лабораторні заняття, консультації, контрольні та інші роботи [2]. У нашій роботі були задіяні *лекції, практичні заняття та контрольні заходи* як форма організації навчальної діяльності студентів під час аудиторної роботи щодо підготовки майбутніх учителів біології та здоров'я людини.

Лекція у вищій школі розглядається і як метод, і як форма навчання, призначена для засвоєння теоретичного матеріалу. Це логічно структурований, системний і послідовний виклад передбаченого програмою наукового питання, який дає студентам уявлення про науку в цілому, знайомить їх з основними теоретичними питаннями певної галузі науки та її методологією. Найпоширеніші такі види лекцій: вступні, настановчі,

заклучні, оглядові тощо. Залежно від рівня пізнавальної активності студентів розрізняють інформаційні і проблемні лекції [12].

На нашу думку, лекція має бути такою формою навчання, в якій студент є активним учасником навчального процесу, критично сприймає інформацію, не обмежуючись механічним конспектуванням її змісту. На лекції студенти повинні сприймати і творчо переробляти великий масив інформації, виділяти і конспектувати основні положення лекції. У них виховується така важлива якість як уміння слухати, що означає вміння виділяти істотне, критично оцінювати почуте, зв'язувати його з власним досвідом, висловлювати вмотивовані міркування, ставити запитання [18].

До суттєвих переваг лекції учені [5, 9, 20] відносять:

- лекція є найбільш економною формою навчання як за витратами часу й сил студентів, так і за використанням науково-педагогічних кадрів. Вона дає змогу студентам за короткий час набути значного обсягу знань, ознайомитися не тільки з методологією конкретної науки, але й практичним її застосуванням;

- лекція дає змогу безпосередньо ввести студентів до наукового напрямку через вирішення різноманітних навчальних завдань (виявити, показати, встановити якісні та кількісні залежності між явищами, на основі прийнятих гіпотез побудувати теорію, дати зіставлення теорії з дійсністю та практикою);

- лекція є активним методом навчання. Її прослуховування пов'язане з напруженою переробкою значного обсягу інформації, виділенням та конспектуванням основних положень, аналізом і формулюванням істотного для запам'ятовування.

- лекція сприяє кращому знайомству викладача зі студентами, що сприяє врахуванню їхнього рівня розвитку і сприйняття; вона дає можливість лектору виявляти незрозуміле і відразу ж надавати відповідну допомогу, застосовувати способи активізації розумової діяльності студентів.

Учені додають і певні типові недоліки лекції:

- інформація, яку подає викладач, спрямована, в основному, на слухову пам'ять студента. Цей вид пам'яті досить недосконалий. Сприйнята інформація утримується в короткотерміновій пам'яті невеликий проміжок часу. І коли немає підкріплення, інформація «вивітряється». Дослідження показують, що під кінець лекції з усього обсягу поданої інформації студент може відтворити лише 10-15%;

- великі потоки слухачів позбавляють викладача можливості ефективно управляти розумовою діяльністю студентів;

- студенти молодших курсів слабо володіють методикою і технікою сприймання змісту лекції та конспектування;

– лекція певною мірою привчає студента до пасивного привласнення чужих думок, не стимулює тягу до самостійного навчання, не забезпечує індивідуального, диференційованого підходу до навчання [5, 9, 20].

Замість стандартизованого варіанта лекції використовувались нові підходи до їх проведення (бінарна, з помилками, прес-конференція тощо) або надавався скорочений час для неї.

Зазвичай *вступна лекція* розпочинає вивчення будь-якої навчальної дисципліни: реалізуються організаторські вимоги, вимоги щодо опанування матеріалом та контролю його засвоєння, особливостями проведення семінарських і практичних занять, організації самостійної роботи, вказується форма контролю. Під час вивчення дисципліни ІТН ми демонстрували, яким чином ця навчальна дисципліна пов'язана з тим, що вивчалось на попередніх етапах, до яких компетенцій, раніше набутих, найчастіше прийдеться звертатися при її вивченні, як набуті знання зможуть використовуватися при подальшому навчанні та професійної діяльності. Під час цієї лекції викладачеві необхідно виробити первинну мотивацію, при якій кожен студент може дати собі відповіді на питання: «Чому мені важливо знати цю навчальну дисципліну? Яким чином вона мені знадобиться і тепер, і у майбутньому». Особливо важливим є ознайомлення тих, хто розпочинає вивчення дисципліни, з понятійно-категорійним апаратом даної дисципліни, базовими термінами, висуваються й обґрунтовуються основні методологічні позиції, зв'язок теоретичного матеріалу з педагогічною практикою, особистим досвідом студентів і їх майбутньою спеціальністю. Для вступної лекції відбирали навчальний матеріал, який передбачає первинне ознайомлення з темами розділу, що будуть вивчатись на наступних заняттях, а саме: концептуальні засади інноваційних технологій навчання, особливості наукових підходів і концепцій сучасної освіти, їх вплив на парадигму педагогічної освіти, поняття «інноваційне навчання», «інноваційні технології навчання» тощо. Головне завдання вступної лекції визначається необхідністю збудження інтересу до навчального матеріалу теми, розкриття існуючих взаємозв'язків між іншими темами та пояснення існуючої системності у знаннях.

Інформаційна лекція була орієнтована на виклад і пояснення студентам наукової інформації, яка підлягає осмисленню і запам'ятовуванню. Це найбільш традиційний тип лекцій у практиці вищої школи. Щоб подолати формалізм на певному етапі вивчення фундаментальної теорії необхідно підвищити наочність досліджуваного теоретичного матеріалу, показати його практичне застосування. Це природно неможливо показати лектору з крейдою біля дошки, підкреслює Р. М. Чудинський [20], скільки б на це не було витрачено часу. Необхідно одночасний вплив на органи чуття студента візуальної, звукової та сенсомоторної інформації, тобто більш ефективно її

подання. Тому, при підготовці *лекції-візуалізації* (мультимедійної лекції) обов'язковим є мультимедійне представлення матеріалу, засноване на використанні новітніх наукових даних, демонстрації відео-та фотоматеріалів, оскільки сприйняття інформації у такій формі і у вигляді асоціацій на слайдах, полегшує засвоєння і прискорює запам'ятовування даних [13].

Мультимедійна лекція дозволяє реалізувати ситуацію, у якій недоліки лекційної форми представлення матеріалу зводяться до мінімуму при збереженні її переваг. Під терміном «мультимедійна лекція» учені [8] розуміють таке викладення навчального матеріалу, в якому лектор, передаючи комп'ютеру частину своїх функцій, посилює вплив на слухачів шляхом використання можливостей, що надаються йому мультимедійними технологіями. Методичні переваги мультимедіа полягають у тому, що студента легше зацікавити і навчити, коли він сприймає узгоджений потік звукових і зорових образів, причому на нього здійснюється не лише інформаційний, але й емоційний вплив. Мультимедіа створює мультисенсорне навчальне середовище. Збільшення кількості органів чуттів, що задіяні в процесі сприймання інформації, призводить до зростання ступеня засвоєння матеріалу порівняно з традиційними методами. Отже, навчання з використанням аудіовізуальних засобів комплексного представлення інформації є найбільш інтенсивною формою навчання.

Мультимедійна лекція є повноцінна лекція, а не слайд-фільм. Викладач при читанні мультимедійної лекції, вибирає з безлічі можливостей ті, які, на його думку, якнайкраще підходять для досягнення цілей конкретної теми, коментуючи показаний матеріал, підкреслюючи й акцентуючи найбільш важливі моменти, висловлюючи свою думку з приводу того або іншого питання. Наприклад, у дисципліні ІТН тема інформаційні-комунікаційні технології навчання подається виключно із застосуванням мультимедійної лекції, що дозволяло продемонструвати можливості зазначених технологій у підготовці майбутніх учителів біології. Акцент був на інформаційні ресурси сучасних наукових досягнень і методичних розробок: наукові групи на сторінках Face-book, інформаційні повідомлення на TED-Ed, можливості навчання та тестування на Quizlet, Learn Genetics, Teachers pay for teachers, Google Expeditions, ресурси для створення опитувальників Online TestPad, Google forms, Kahoot, Quizziz, Classroom та інші.

Таким чином, мультимедійні лекції, як і традиційне лекційне зайняття, відповідають науковому рівню вимог, які пред'являються до лекцій у ЗВО; ефективно стимулюють навчально-пізнавальну діяльність студентів; оптимально візуалізують навчальний матеріал; мають універсальність у виконанні, забезпечують варіативність у поданні навчального матеріалу, відповідають практичним потребам викладача і студентів; раціонально

поєднують різні технології пред'явлення навчального матеріалу; розвивають інтелектуальний потенціал студентів; забезпечують контроль знань [14].

Традиційні лекції сьогодні замінюються *інтерактивними лекціями*, в процесі яких відбувається взаємодія викладача зі студентами, студентів один з одним при організації різних видів навчальної діяльності. Повідомлення інформації чергується з різними видами навчальної діяльності, сприяє більш глибокому освоєнню матеріалу. Завдання викладача – стимулювати і активізувати участь студентів на занятті. В рамках інтерактивної лекції використовуються такі методи як мозковий штурм, спрямований на спільний пошук вирішення проблем, вивчення конкретних ситуацій, дискусія, робота в командах і групах, випереджаючі завдання. Наприклад, тема дисципліни ІТН – інтерактивні технології навчання, технології імітаційного та дослідницького (евристичного) навчання – подавалась саме у вигляді інтерактивної лекції. Студентам давалась змога обговорити між собою та запропонувати, яка тематика навчального предмету «Природознавство» може бути подана у вигляді дискусії, які запитання будуть подані у вигляді мозкового штурму, яким чином дослідницька робота школярів може сприяти розвитку їх компетенцій з біології, основ здоров'я та природознавства.

Найбільш поширена і порівняно проста форма активного залучення слухачів в навчальний процес є *лекція бесіда* [1]. Вона передбачає максимальне включення студентів в інтенсивну бесіду з лектором шляхом вмілого застосування псевдо діалогу, діалогу і полілогу. В цьому випадку засобами активізації виступають окремі питання до аудиторії, організація дискусії з послідовним переходом її в диспут, створення умов для виникнення альтернатив. Розрізняють декілька її різновидів: лекція-діалог, лекція-дискусія, лекція-диспут, лекція-семінар (полілог). Перевага цієї форми перед звичайною лекцією полягає в тому, що вона привертає увагу слухачів до найбільш важливих питань теми, визначає зміст, методи і темп викладу навчального матеріалу з урахуванням особливостей аудиторії. Ефективність цієї форми в умовах групового навчання знижується через те, що не завжди вдається залучити кожного слухача в процес обміну думками. У той же час групова бесіда дозволяє розширити коло думок і залучити колективний досвід і знання студентів.

Проблемна лекція починається з питань, з постановки проблеми, яку в ході викладу матеріалу необхідно вирішити. Проблемні питання відрізняються від НЕ проблемних тем, що прихована в них проблема вимагає не однотипного рішення, тобто готової схеми рішення в минулому досвіді немає. Для відповіді на нього потрібно роздум, коли для відповіді на НЕ проблемне питання існує правило, яке потрібно знати. Проблемна лекція це апробація багатоваріантних підходів до рішення представленої проблеми. Вона активізує особистий пошук студентів, пошукову та дослідну діяльність.

На перших етапах у групах з високим рівнем пізнавальної діяльності викладач може побудувати лекцію таким чином, що сам ставить проблему і на очах у групи демонструє можливі шляхи її вирішення. У подальшому можна переходити до частково-пошукових методів, а саме: лектор створює проблемну ситуацію і спонукає студентів до пошуку рішення. Саме так організовується такий вид проблемної лекції, як лекція-брейнстормінг («мозкова атака»).

Під час освітнього процесу щодо підготовки майбутніх учителів біології та основ здоров'я нами використовувалась *лекція удвох (бінарна лекція)*. У цій лекції навчальний матеріал проблемного змісту дається студентам в живому діалогічному спілкуванні між собою двох викладачів, двох студентів, викладача-студента тощо. Так, у вивченні теми «Технології проектного, модульного та кооперативного навчання» моделювалися реальні професійні ситуації обговорення теоретичних питань з різних позицій двома фахівцями, наприклад теоретиком і практиком, прихильником або противником тієї чи іншої точки зору тощо. Лекція удвох змушує студентів активно включатися в розумовий процес. При поданні двох джерел інформації – завдання студентів – порівняти різні точки зору і зробити вибір, приєднатися до тієї чи іншої з них або виробити свою.

Лекція із заздалегідь запланованими помилками була застосована нами для розвитку у студентів умінь оперативно аналізувати професійні ситуації, виступати в ролі експертів, опонентів, рецензентів, виокремлювати невірну або неточну інформацію. Підготовка викладача до лекції полягає в тому, щоб закласти в її зміст певну кількість помилок змістовного, методичного або поведінкового характеру. Список таких помилок викладач приносить на лекцію і знайомить з ними студентів тільки в кінці лекції. Підбираються такі помилки, яких найчастіше припускаються і роблять як студенти, так і викладачі в ході читання лекції. Викладач проводить виклад лекції таким чином, щоб помилки були ретельно приховані і їх не так легко можна було помітити студентам. Це вимагає спеціальної роботи викладача над змістом лекції, високого рівня володіння матеріалом і лекторської майстерності. Так, тема «Типологія освітніх технологій» передбачала аналіз студентами різних освітніх технологій та їх класифікацію, різницю між ними та основні особливості. Саме ця тема дозволяла викладачу робити навмисні помилки та, у разі їх виявлення, аналізувати правильні відповіді та констатувати активну і уважну роботу студентів. Кількість запланованих помилок залежить від специфіки навчального матеріалу, дидактичних і виховних цілей лекції, рівня підготовленості студентів.

Форма проведення *лекції-прес-конференції* має такі особливості: викладач називає тему і просить студентів письмово ставити йому запитання по даній темі. Кожен студент протягом 2-3 хвилин формулює найбільш цікаві

для нього запитання, пише на папірці і передає викладачеві. Потім викладач протягом 3-5 хвилин сортує питання по їх смислового змісту і починає читати лекцію. Виклад матеріалу будується не як відповідь на кожне поставлене питання, а у вигляді зв'язного розкриття теми, у процесі якого формулюються відповіді. Велика за обсягом тема «Технології проектного, модульного та кооперативного навчання» проводилась у формі лекції прес-конференції, де студенти мали змогу уточнити особливості зазначених технологій, їх застосування у базовій та старшій школах під час вивчення біології, основ здоров'я, природознавства, різниця у порівнянні з іншими. На завершення лекції викладач проводить підсумкову оцінку питань як відображення знань та інтересів слухачів.

Таким чином, неосяжні можливості лекцій дозволяли застосовувати їх під час підготовки майбутніх учителів біології і відповідали таким вимогам:

- мали чітку структуру і логіку послідовного розкриття питань, що вивчались;
- мали необхідну ідейно-теоретичну спрямованість;
- мали закінчений характер освітлення певної теми (проблеми), тісний зв'язок з попереднім матеріалом;
- були доказовими і аргументованими, містили достатню кількість яскравих і переконливих прикладів, фактів, обґрунтувань, доказів;
- були проблемними, розкривали протиріччя і вказували шляхи їх вирішення;
- володіли внутрішньою переконаністю, силою логічної аргументації, викликали інтерес пізнання, давали напрями для самостійної роботи;
- були на сучасному рівні науки і техніки, наочні, викладалися чіткою і ясною мовою, містили роз'яснення всіх нововведених термінів, понять;
- були доступними для сприйняття конкретної аудиторією [7].

Практичні заняття (грец. *prakticos* – діяльний) – форма навчального заняття, на якому педагог організує детальний розгляд студентами окремих теоретичних положень навчальної дисципліни і формує уміння і навички їх практичного застосування шляхом виконання відповідно поставлених завдань. У структурі практичного заняття домінує самостійна робота студентів. Практичні заняття отримали поширення в університетській освіті у другій половині XIX ст. Зусиллями М. В. Ломоносова лекція знайшла поєднання з практичними заняттями і науково-дослідницькою роботою. Практичні заняття проводяться слідом за лекціями, що дають теоретичні основи їх виконання. Допускається проведення практичних занять до прочитання лекцій з метою полегшення вивчення теоретичного матеріалу при наявності описів практичних робіт, що включають необхідні теоретичні відомості або посилання на конкретні навчальні видання, що містять ці відомості. Метою практичного заняття визначають організацію керованої

пізнавальної діяльності студентів в умовах, наближених до реальної практичної діяльності.

Учені зазначають такі загальні завдання практичних занять: закріплення, поглиблення і розширення знань студентів при вирішенні конкретних практичних завдань; розвиток пізнавальних здібностей, самостійності мислення, творчої активності студентів; вироблення здатності логічного осмислення самостійно отриманих даних; оволодіння новими методами і методиками конкретної навчальної дисципліни; забезпечення раціонального поєднання колективної та індивідуальної форм навчання. До функцій практичних занять відносять: пізнавальну; розвиваючу; виховну. Практичні заняття за характером виконуваних студентами завдань поділяються на: ознайомчі, що використовуються з метою закріплення і конкретизації вивченого теоретичного матеріалу; аналітичні, що ставлять собі за мету отримання нової інформації на основі формалізованих методів; творчі, пов'язані з отриманням нової інформації шляхом самостійно обраних підходів вирішення завдань [7].

Методами організації практичних занять відповідно до специфічних особливостей навчальних дисциплін і цілей навчання можуть бути: вправи; тренінги; рішення типових задач; заняття з рішенням ситуаційних завдань; заняття з моделювання реальних завдань; ділові ігри; рольові ігри; ігрове проектування; імітаційні заняття; виїзні заняття (в організації, установи) із спеціальними завданнями; заняття-змагання тощо [7]. Розглянемо деякі з них для розуміння сутності та можливості застосування під час підготовки майбутніх учителів біології та здоров'я людини.

Ділова гра – засіб моделювання різноманітних умов професійної діяльності методом пошуку нових способів її виконання. Ділова гра імітує різні аспекти людської активності та соціальної взаємодії. Гра також є методом ефективного навчання, оскільки знімає протиріччя між абстрактним характером навчального предмета і реальним характером професійної діяльності. Існує багато назв і різновидів ділових ігор, які можуть відрізнятися методикою проведення та поставленими цілями: дидактичні і управлінські гри, рольові ігри, проблемно-орієнтовані, організаційно діяльні ігри та ін. [4, 17]. Одним з інструментів, який дозволяє приймати проблему як особистісно значиму, вчитися діяти в умовах невизначеності, є імітаційні (чи ділові ігри – *simulation games, Planspiele*) ігри. На думку вчених [4] в імітаційних іграх ситуація невизначеності містить інформаційний, рольовий та смислової компоненти. Інформаційний компонент ситуації невизначеності – це недолік, надлишок, спотворення, запізнювання інформації. Рольовий компонент невизначеності – це труднощі з рольовою самоідентифікацією, які можуть виникнути внаслідок того, що учасникам імітаційної гри необхідно

час, щоб прийняти роль. Для розуміння смислового компонента невизначеності необхідна рефлексія і рішення «завдання на сенс».

Ділова гра дозволяє знайти рішення складних проблем шляхом застосування спеціальних правил обговорення, стимулювання творчої активності учасників як з допомогою спеціальних методів роботи (наприклад, методом «Мозгового штурму»), так і за допомогою роботи викладача в якості модератора, що забезпечує продуктивне спілкування. Так, у процесі підготовки майбутніх учителів на практичних заняттях застосовувались рольові, імітаційні ігри, які дозволяли вжитися у роль вчителя загальноосвітнього закладу, зрозуміти свої помилки та поспілкуватися із однокласниками, які виконували ролі «учнів», «батьків», «керівництва» тощо. Наприклад, у темі інноваційні технології навчання основ здоров'я нами розроблено рольові ігри для огляду проблем поширення соціально-небезпечних захворювань, імітаційні ігри для вивчення та опрацювання теми поведінки на випадок небезпек різного походження у загальноосвітньому закладі.

Тренінг – від англійського *train* – виховувати, навчати, привчати – це процес отримання навичок і умінь в якій-небудь області за допомогою виконання послідовних завдань, дій або ігор, спрямованих на досягнення напрацювання і розвитку необхідного досвіду. Тренінг дозволяє дати його учасникам інформацію, якої бракує, сформувати навички стійкості до тиску, навички використання отриманих знань та вмінь. Незаперечною перевагою тренінгу є те, що він забезпечує активне залучення всіх учасників у процес навчання. Тренінг нагадує метод ділової гри, де теж сильна відповідальна залежність учасників гри один від одного. Різниця ж методів навчання в тому, що один з них служить навчання практичного застосування теорії (за принципом «справа на основі теорії»), а інший – практичного навчання самої теорії («теорія з живої практики»).

Проведення заняття методом групового тренінгу вимагає від викладача великої підготовчої роботи. Підготовка включає в себе: роботу над планом – сценарієм тренінгу; роботу зі студентами по їх настрою на активну участь у вирішенні проблеми, що виноситься на тренінг; самопідготовку викладача; розподіл ролей між учасниками, хоча ролі можуть отримати не всі, а більшість виявиться в ролі як би сторонніх спостерігачів і критиків, і в цій якості брати найактивнішу участь у тренінгу [6, 19].

Важливою особливістю групового тренінгу як методу навчання є така взаємодія учнів, яка перетворює звичайну навчальну групу в наочну модель різних явищ, в дослідний полігон для їх вивчення або практичну лабораторію для їх корекції. Тренінг у процесі підготовки майбутніх учителів – це не тренування в звичайному сенсі слова, не відпрацювання якихось конкретних навичок, а активне навчання з метою формування сталих компетенцій щодо

біології, здоров'я людини, природознавства та методичної складової майбутнього вчителя. Під час вивчення теми «Інноваційні технології навчання біології» тренінг нами застосовувався як підсумкове практичне заняття при вивченні особливостей навчання біології у різних класах загальноосвітньої школи. Майбутнім учителям було запропоновано перелік завдань, ситуаційних та розрахункових задач, тестів, квестів, кросвордів, ребусів тощо для узагальнення відомостей щодо використання інноваційних технологій навчання біології у загальноосвітній школі.

Обов'язковою складовою будь-якої (у тому числі й навчальної) діяльності є контроль (тобто перевірка результатів дій) як один із невід'ємних компонентів процесу діагностування навчальних досягнень студентів. Контроль стимулює навчання та впливає на поведінку студентів. Як показала практика, спроби зменшити контроль у навчальному процесі призводять до зниження якості навчання. Посилення уваги до проблеми контролю занять викликано не тільки бажанням визначити ступінь підготовленості студентів, але і стимулом до удосконалення всієї системи навчання. Перевірка і оцінка знань виконують, принаймні, вісім функцій: контрольну, навчальну, виховну, організаторську, розвиваючу і методичну, діагностичну, стимулюючу [21].

За місцем, яке посідає контроль у навчальному процесі, розрізняють попередній (вхідний), поточний, підсумковий контроль. Так, попередній контроль (діагностика вихідного рівня знань студентів) застосовується як передумова для успішного планування і керівництва навчальним процесом. Він дає змогу визначити наявний рівень знань дня використання їх викладачем як орієнтування у складності матеріалу і проводиться на початку вивчення дисципліни, щоб оцінити реальний рівень знань. Попередній контроль нами проводився у вигляді коротких опитувань та бесіди із майбутніми педагогами, що дозволяло відкоригувати за необхідністю лекційний матеріал, алгоритм проведення практичних занять тощо.

Поточний контроль знань є органічною частиною всього педагогічного процесу і слугує засобом виявлення ступеня сприйняття (засвоєння) навчального матеріалу. Управління навчальним процесом можливе тільки на підставі даних поточного контролю. Завдання поточного контролю зводяться до того, щоб: 1) виявити обсяг, глибину і якість сприйняття (засвоєння) матеріалу, що вивчається; 2) визначити недоліки у знаннях і намітити шляхи їх усунення; 3) виявити ступінь відповідальності студентів і ставлення їх до роботи, встановивши причини, які перешкоджають їх роботі; 4) виявити рівень опанування навиків самостійної роботи і намітити шляхи і засоби їх розвитку; 5) стимулювати інтерес студентів до предмета і їх активність у пізнанні. Головне завдання поточного контролю – допомогти студентам

організувати свою роботу, навчитись самостійно, відповідально і систематично вивчати усі навчальні предмети.

Основна мета заліків/іспитів як підсумкового контролю – встановлення дійсного змісту знань студентів за обсягом, якістю, глибиною і вміннями застосовувати їх у практичній діяльності. Природно, що підсумковий контроль більшою мірою, ніж інші види контролю, здійснює контролюючу функцію, потребує систематизації і узагальнення знань і певною мірою реалізує навчальну, розвиваючу і виховну функції контролю [21]. Контроль у процесі вивчення дисципліни «Інноваційні технології навчання біології, основ здоров'я та природознавства» здобувачами другого освітнього рівня здійснювався регулярно за допомогою усних опитувань, складання тестових, ситуаційних, імітаційних завдань, модульного контролю (як поточне опитування, уміння проводити імітаційні уроки та тренінги) та іспиту (у вигляді захисту проектів та відповідей на екзаменаційні білети).

Для визначення ефективності форм і методів організації навчальної діяльності майбутніх учителів біології та здоров'я людини, нами було проведено опитування суб'єктивної думки студентів різних курсів навчання (таблиця 1 – у дужках зазначена кількість опитаних студентів I, II, IV курсів біологічного факультету та студентів-магістрів спеціальності «011 Освітні, педагогічні науки» Одеського національного університету імені І. І. Мечникова).

Згідно даних таблиці ми бачимо, що різні форми і методи навчання мають різну динаміку у сприйнятті ефективності їх використання у навчальному процесі. Постійне, достатньо високе сприйняття студентами позначається на такі форми і методи як: розробка проектів – від 30,77% до 52,17% опитаних підкреслило їх ефективність, навчальний діалог (46,43-69,23% опитаних), робота в групах (46,43-69,23%) і парах (67,31-92,31%), дискусії (відсотковий показник межує у діапазоні 73,91-85,71%).

За суб'єктивною оцінкою студентів від бакалаврського до магістерського рівня знижується ефективність звичайної лекції викладача (76,92% студентів початкових курсів до 28,57% опитаних на старших курсах), знижується значимість доповідей однокурсників (23,08% зазначили ефективність цього методу на бакалаврському рівні, лише 7,14% на магістерському); використання інформаційно-комунікативних технологій поступово нівелюється, що, можливо, пов'язується з їх обов'язковим використанням під час навчального процесу і не оцінюється як щось інноваційне (діапазон сприйняття від перших курсів знижується від 92,31% до 25% на старших).

Слід підкреслити, що поступово зростає динаміка сприйняття таких форм і методів як: самостійна робота (від 7,69% до 35,71%), дослідницька робота (від 15,38% до 42,86%), обговорення і аналіз проблемних питань



(52,17%-71,43%), ділові ігри (7,69-67,86%), тренінги (7,69-35,71%), мозкова атака (15,38-39,29%).

Таблиця 1

Оцінка ефективності форм і методів навчання майбутніх учителів біології та основ здоров'я за даними опитування (можливі декілька варіантів відповідей, у %)

Форми і методи	I курс (26)	II курс (23)	IV курс (52)	Магістри (педагоги- 28)	Динаміка
Лекція викладача	76,92	56,52	26,92	28,57	↓
Самостійна робота	7,69	39,13	25,00	35,71	↑
Дослідницька робота	15,38	26,09	30,77	42,86	↑
Дискусія	84,62	73,91	82,69	85,71	↔
Робота в групах	78,85	91,30	92,31	89,29	↔
Робота в парах	67,31	69,57	92,31	75,0	↔
Навчальний діалог	69,23	47,83	65,38	46,43	↔
Доповіді однокурсників	15,38	21,74	23,08	7,14	↓
Обговорення і аналіз проблемних питань	52,17	59,62	69,23	71,43	↑
З використанням ІКТ	92,31	39,13	53,85	25,0	↓
Розробка проектів	30,77	52,17	46,15	39,29	↔
Ділові ігри	7,69	21,74	19,23	67,86	↑
Тренінги	7,69	30,43	28,85	35,71	↑
Мозкова атака	15,38	26,09	26,92	39,29	↑

Примітки: ↓ – зниження ефективності ↑ – підвищення ефективності, ↔ – постійне сприйняття.

Отже, залучення студентів до інтерактивних методів навчання може підвищити ефективність підготовки до майбутньої професійної діяльності. Модернізація та осучаснення традиційних форм буде сприяти позитивним змінам в організації навчальної діяльності закладів вищої освіти щодо підготовки майбутніх учителів біології та здоров'я людини.

ВИСНОВКИ

Таким чином, можна підсумувати, що не існує універсальних методів навчання, які були б ефективні на всіх етапах навчання. При доборі форм і методів навчання нами пред'являлися такі обов'язкові вимоги: форми і методи повинні сприяти активізації самостійної пізнавальної діяльності студентів під час аудиторних занять; повинні забезпечувати глибоке розуміння і засвоєння студентами досліджуваної теми заняття. При виборі методів навчання в системі вищої школи викладачу необхідно враховувати зв'язок цих різних методів з метою і змістом заняття, а також – основні вимоги, які пред'являються в даний час до сучасного процесу підготовки

майбутніх фахівців зі спеціальності 014.05 Середня освіта (біологія та здоров'я людини). Вивчена проблематика є лише незначною часткою потужного процесу підготовки майбутніх учителів. Перспективним напрямком дослідження є вивчення впливу ефективності позааудиторної форми організації навчальної діяльності майбутніх учителів біології та здоров'я людини на їх підготовку до професійної діяльності.

ЛІТЕРАТУРА

1. Андреев Н. Нетрадиционные виды лекции, особенности их организации и проведения. Доступно на: <http://www.profile-edu.ru/netradicionnye-vidy-lekcii-osobennosti-ix-organizacii-i-provedeniya-page-6.html>.
2. Артеменко ІВ. Основні форми організації навчання у вищій школі. Доступно на: <http://s-journal.cdu.edu.ua/base/2008/v3/v3pp7-9.pdf>.
3. Барбер М. Как добиться стабильно высокого качества обучения в школах. Уроки анализа лучших систем школьного образования мира (пер. с англ.). Вопросы образования. 2008 3:7-60.
4. Бельчиков ЯМ, Бирштейн ММ Деловые игры. Рига: АВОТС; 1989. 180 с.
5. Бушок ГФ, Венгер ЕФ Методика преподавания общей физики в высшей школе: учебное пособие. Национальная академия наук Украины, Институт физики полупроводников, Министерство образования и науки Украины, Винницкий государственный педагогический университет имени Михаила Коцюбинского. К.: [б. и.]; 2000. 415 с.
6. Гладышев С. Как вести себя на тренинге? Обучение & карьера. 2005;35:70.
7. Данилов АИ Требования к лекции, семинару и практическому занятию. Финансовый университет. Доступно на: <http://www.fa.ru/chair/inno/methodology/Pages/default.aspx>
8. Єчкало ЮВ Мультимедійна лекція у навчальному процесі сучасної вищої школи. Доступно на: <http://lib.iitta.gov.ua/704427/1/284-1152-1-PB.pdf>.
9. Зорина ЛЯ Особенности дидактического цикла в разных типах учебных предметов. Новые исследования в педагогических науках. 1986;1:44-47.
10. Короткий словник актуальних педагогічних термінів. Упор. Флегонтова НМ. К.: КНУТД, 2013. 55 с.
11. Кочкіна НЮ Дослідження європейського ринку освітніх послуг в світлі Болонського процесу. Маркетинг в Україні. 2005;1:40-44.
12. Лозниця В. Форми організації навчання у вищій школі. Психологія і педагогіка. 2000;11:280-298.
13. Мишина ММ, Мозговая ЮА Принципы организации учебного процесса на кафедре микробиологии, вирусологии и иммунологии Харьковского национального медицинского университета. Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2014;1:43-44.
14. Мосейко ЮВ Лекція як активний метод навчання в умовах фахової підготовки майбутніх інженерів-металургів. Педагогіка формування творчої особистості у вищій і загальноосвітній школах: зб.наук. пр. редкол. ТГ Сущенко (голов. ред.) та ін. Запоріжжя. 2010; Вип. 8.:315-321.
15. Национальная доктрина развития образования. Образование Украины. 2002;33(23 апреля):4-6.
16. Педагогика. Под ред. Бабанского ЮК. Москва: Просвещение;1988. 479с.

17. Пометун О., Пироженко Л. Інтерактивні технології навчання: теорія і практика. Київ; 2002. 136 с.
18. Савченко ВФ Лекція як провідна форма організації навчальної роботи з методики навчання фізики в педагогічних вищих навчальних закладах. Збірник наукових праць. Частина I. Принципи формування предметних дидактик в умовах євроінтеграційних процесів; 2011; 17. Доступно на: http://www.nbu.gov.ua/old_jrn/soc_gum/znpkp_ped/2011_17/r1/r1_18.pdf.
19. Хайдаров ЖС Теория и практика организации игровой деятельности студентов в учебном процессе, дидактическая имитационная игра [дисертація]: Алма-Ата; 1981. 121 с.
20. Чудинский РМ Методические основы использования современного учебно-методического комплекса при организации учебной деятельности студентов. Вестник ТГУ. 2010;3(83):157-162.
21. Янченко ОІ Форми і методи контролю знань в умовах сучасних навчальних технологій. Методична розробка. Кривий Ріг; 2008. 29 с. Доступно на: <http://yancholga5.narod.ru/kontrol.pdf>.

REFERENCES

1. Andreev N. Netraditsionnye vidy lektsii, osobennosti ikh organizatsii i provedeniia. Dostupno na: <http://www.profile-edu.ru/netradicionnye-vidy-lektsii-osobennosti-ix-organizatsii-i-provedeniya-page-6.html>.
2. Artemenko IV. Osnovni formy orhanizatsii navchannia u vyshchii shkoli. Dostupno na: <http://s-journal.cdu.edu.ua/base/2008/v3/v3pp7-9.pdf>.
3. Barber M. Kak dobitsia stabilno vysokogo kachestva obuchenii v shkolakh. Uroki analiza luchshikh sistem shkolnogo obrazovaniia mira (per. s angl.). Voprosy obrazovaniia. 2008;3:7-60.
4. Belchikov IaM, Birshtein MM. Delovye igry. Riga: AVOTS; 1989. 180 p.
5. Bushok GF, Venger EF. Metodika prepodavaniia obshchei fiziki v vysshei shkole: uchebnoe posobie. Natsionalnaia akademiia nauk Ukrainy, Institut fiziki poluprovodnikov, Ministerstvo obrazovaniia i nauki Ukrainy, Vinnitskii gosudarstvennyi pedagogicheskii universitet imeni Mikhaila Kotsiubinskogo. K.: [b. i.]; 2000. 415 p.
6. Gladyshev S. Kak vesti sebja na treninge? Obuchenie & karera. 2005;35:70.
7. Danilov AI. Trebovaniia k lektsii, seminaru i prakticheskomu zaniatiiu. Finansovyi universitet. Dostupno na: <http://www.fa.ru/chair/inno/methodology/Pages/default.aspx>.
8. Iechkalo YuV Multymediina lektsiia u navchalnomu protsesi suchasnoi vyshchoi shkoly. Dostupno na: <http://lib.iitta.gov.ua/704427/1/284-1152-1-PB.pdf>
9. Zorina LIa Osobennosti didakticheskogo tsikla v raznykh tipakh uchebnykh predmetov. Novye issledovaniia v pedagogicheskikh naukakh. 1986;1:44-47.
10. Korotkyi slovnyk aktualnykh pedahohichnykh terminiv. Upor. Flehontova NM. K.: KNUTD, 2013. 55 p.
11. Kochkina NIu Doslidzhennia yevropeiskoho rynku osvितnikh posluh v svitli Bolonskoho protsesu. Marketynh v Ukraini. 2005;1:40-44.
12. Loznytsia V. Formy orhanizatsii navchannia u vyshchii shkoli. Psykholohiia i pedahohika. 2000;11:280-298.
13. Mishina MM, Mozgovaia IuA. Printsipy organizatsii uchebnogo protsesa na kafedre mikrobiologii, virusologii i immunologii Kharkovskogo natsionalnogo meditsynskogo universiteta. Mezhdunarodnyi zhurnal prikladnykh i fundamentalnykh issledovani. 2014;1:43-44.

14. Moseiko YuV. Lektsiia yak aktyvnyi metod navchannia v umovakh fakhovoi pidhotovky maibutnikh inzheneriv-metalurhiv. Pedahohika formuvannia tvorchoi osobystosti u vyshchii i zahalnoosvitnii shkolakh: zb. nauk. pr. Redkol. TH Sushchenko (holov. red.) ta in. Zaporizhzhia. 2010; Vyp. 8.: 315-321.
15. Natsyonalnaia doktryna razvytyia obrazovaniia. Obrazovanye Ukrainy. 2002;33(23 apreliia):4-6.
16. Pedahohyka. Pod red. Babanskoho YuK. M.: Prosveshchenye; 1988. 479 p.
17. Pometun O., Pyrozhenko L. Interaktyvni tekhnolohii navchannia: teoriia i praktyka. K.; 2002. 136 p.
18. Savchenko VF. Lektsiia yak providna forma orhanizatsii navchalnoi roboty z metodyky navchannia fizyky v pedahohichnykh vyshchyykh navchalnykh zakladakh. Zbirnyk naukovykh prats. Chastyna I. Pryntsypy formuvannia predmetnykh dydaktyk v umovakh yevrointehratsiinykh protsesiv; 2011;17. Dostupno na: http://www.nbu.gov.ua/old_jrn/soc_gum/znppk_ped/2011_17/r1/r1_18.pdf.
19. Khaidarov ZhS. Teoriia i praktika organizatsii igrovoi deiatelnosti studentov v uchebno protsesse, didakticheskaia imitatsionnaia igra[disertacia] Alma-Ata; 1981. 121 p.
20. Chudinskii RM. Metodicheskie osnovy ispolzovaniia sovremennogo uchebno-metodicheskogo kompleksa pri organizatsii uchebnoi deiatelnosti studentov. Vestnik TGU. 2010;3(83):157-162.
21. Ianchenko OI. Formy i metody kontroliu znan v umovakh suchasnykh navchalnykh tekhnolohii. Metodychna rozrobka. Kryvyi Rih; 2008. 29 p. Dostupno na: <http://yancholga5.narod.ru/kontrol.pdf>.

Стаття надійшла до редакції 03.11.2019.

The article was received 03 November 2019.

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-5

УДК 582.534.1:581.9:581.55(477)

Давидов Д. А.¹, Давидова А. О.^{1,2}

**VALLISNERIA SPIRALIS L. (HYDROCHARITACEAE) В УКРАЇНІ:
ПОШИРЕННЯ ТА ЦЕНОТИЧНА АКТИВНІСТЬ**

¹ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, м. Київ, Україна

² Національний природний парк «Нижньодніпровський», м. Херсон, Україна
e-mail: tovarystwo@gmail.com

У статті подано результати вивчення особливостей поширення *Vallisneria spiralis* L. на території України. Узагальнено хорологічні дані за результатами аналізу гербарних матеріалів та вітчизняних літературних джерел, складено перелік відомих локалітетів виду. Встановлено, що у степовій зоні вид є досить чисельним, у Лісостепу – рідкісним, а на Поліссі – дуже рідкісним. *Vallisneria spiralis* зафіксована зараз на території м. Києва та 18 адміністративних областей України, хоча з восьми областей (Вінницька, Донецька, Кіровоградська, Полтавська, Сумська, Хмельницька, Черкаська та Чернігівська) вид відомий тільки за літературними даними, які потребують підтвердження гербарним матеріалом. У семи областях (Волинська, Закарпатська, Івано-Франківська, Луганська, Львівська, Тернопільська і Чернівецька) *Vallisneria spiralis* поки що не знаходилася. На основі власних геоботанічних описів, виконаних улітку 2019 року у гирловій області р. Дніпро у межах Херсонської області, та опублікованих даних інших авторів проаналізовано еколого-ценотичні особливості поширення угруповань зі значною фітоценотичною участю *Vallisneria spiralis* (проективне покриття – 25% і вище).

Встановлено, що вид є діагностичним для двох синтаксонів вищої водної рослинності рангу асоціації, які належать до союзу *Potamogetonion Libbert 1931* порядку *Potamogetonetalia Koch 1926* класу *Potamogetonetea Klika in Klika & Novák 1941* – *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis Losev & Golub in Golub & al. 1991* і *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis Lazić ex Davydova & Davydov in Davydov & Davydova 2020 ass. nova*. Перша асоціація неодноразово наводилася раніше для території України. Також підтверджено наявність в Україні угруповань другої асоціації, яка раніше лише побіжно наводилася під назвою «*Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis Lazić 2006*». Остання назва виявилася невалідно опублікованою, а тому була валідизована за власними фітоценотичними матеріалами авторів.

Ключові слова: *Vallisneria spiralis*, хорологія, еколого-ценотичні умови, новий синтаксон, валідизація.

Davydov D. A., Davydova A. O.

**VALLISNERIA SPIRALIS L. (HYDROCHARITACEAE) IN UKRAINE:
DISTRIBUTION AND COENOTIC ACTIVITY**

Results of the study of features according to the distribution of *Vallisneria spiralis* in Ukraine have been indicated. Chorological data obtained by the analysis of herbarium collection specimens and Ukrainian literature sources were generalized; a list of the known localities of this species was compounded. It has been established that this species is rather common in the Steppe zone of Ukraine, rare in the Forest-Steppe zone and very rare in the Forest zone (Ukrainian Polissya). *Vallisneria spiralis* is recorded now from the territories of

Kyiv city and 18 administrative regions, but from eight of them (Vinnytsia, Donetsk, Kirovohrag, Poltava, Sumy, Khmelnytskyi, Cherkasy and Chernihiv regions) the species is known only for literature sources; the latter ones need confirmations by herbarium data. From seven administrative regions (Volyn, Zakarpattia, Ivano-Frankivsk, Luhansk, Lviv, Ternopil and Chernivtsi regions) no data about the distribution of *Vallisneria spiralis* were presented. Based on original reobotanical releves carried out in summer of 2019 in the mouth of Dnipro river within Kherson region and published data of other authors ecological and coenotical features of the distribution of higher aquatic communities with considerable participation of *Vallisneria spiralis* (plant cover is the more than 25%) were analyzed. It has been established that this species is diagnostic for two syntaxa of association rank from the higher aquatic vegetation belonging to alliance Potamogetonion Libbert 1931 from order Potamogetonetalia Koch 1926 and class Potamogetonetea Klika in Klika & Novák 1941. They are Potameto perfoliati-Vallisnerietum *spiralis* Losev & Golub in Golub & al. 1991 and Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum *spiralis* Lazić ex Davydova & Davydov in Davydov & Davydova 2020 ass. nova. The first association was repeatedly indicated for the territory of Ukraine. The presence of the second association early superficially cited from Ukraine as «Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum *spiralis* Lazić 2006» was confirmed. It was found that the latter name is invalidly published so it has been validized based on geobotanical data of authors.

Key words: *Vallisneria spiralis*, chorology, ecological and coenotic conditions, new syntaxon, validization.

Дослідження динаміки трапляння водних макрофітів на території України є дуже важливим в умовах посиленого антропоїчного навантаження на природні водойми та у зв'язку з глобальними кліматичними змінами, які спричиняють поступове підвищення середньорічних температур води у водоймах та посилення процесів евтрифікації останніх. Тому вивчення особливостей хорології та ценології тих видів вищої водної рослинності, які позитивно реагують на такі зміни, є дуже актуальним для прогнозування їх поширення та поведінки у майбутньому. Серед природної флори до таких видів, насамперед, належать *Salvinia natans* (L.) All. і *Trapa natans* L. s.l., серед видів адвентивної фракції флори – *Elodea canadensis* Michx., *E. nuttallii* (Planch.) H. St. John, *Egeria densa* Planch., *Pistia stratioides* L., а також *Vallisneria spiralis* L., яка й стала об'єктом наших досліджень.

Вид *Vallisneria spiralis* L. (тип роду *Vallisneria* L.) був встановлений Карлом Ліннеєм у 1753 р. за матеріалами з Італії («in Pisae et Florentiae fossis») [52]. Певний час вважалося, що рід *Vallisneria* є монотипним і поширеним лише у Середземномор'ї (зокрема у Південній Європі та Північній Африці). Згодом його ареал був розширений завдяки знахідкам у Середній Азії, Індії, В'єтнамі, на Філіппінах та у Південно-Східній Австралії [54]. Варто згадати, що на початку XIX ст. з Північної Америки був описаний близький вид *Vallisneria americana* Michx. [55], який є вікарующим до *V. spiralis*, а протягом останніх 20 років завдяки молекулярно-філогенетичним дослідженням було переглянуто обсяг роду та встановлено у його складі декілька нових видів з Австралії та Китаю [51, 58, 59]. Базуючись на цих

даних, зараз можна стверджувати, що *Vallisneria spiralis* трапляється у Європі, Західній та Середній Азії (Сирія, Ірак, Іран, Пакистан, Афганістан), Північній Африці (Єгипет, Судан) [60], а як заносна рослина – у Північній Америці (штат Техас) [51]. Вказівки для інших регіонів, ймовірно, є помилковими і мають стосуватися інших близьких видів цього роду. У зв'язку з цим твердження про температурно-тропічне поширення цього виду, яке часто постулюється у різноманітних вітчизняних джерелах [7, 34, 35], слід вважати недостатньо обґрунтованим. Очевидно, що принаймні для півдня Європи *Vallisneria spiralis* має вважатися елементом аборигенної фракції флори.

Перші відомості про поширення *Vallisneria spiralis* L. у Східній Європі наводяться у працях кінця XIX ст. Питання про приналежність цього виду до природної чи адвентивної фракції флори України на сьогодні лишається дискусійним. В.В. Протопопова не згадує цей вид серед синантропної флори [33], тоді як Д.В. Дубина зі співавторами [14] зараховують його до інвазійних водних макрофітів на території України. У зв'язку з цим є важливим проведення досліджень з метою з'ясування особливостей поширення виду у водоймах України та його активності шляхом вивчення еколого-ценотичних умов його трапляння.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Для з'ясування особливостей сучасного поширення *Vallisneria spiralis* в Україні було проведено аналіз літературних джерел та гербарних матеріалів з гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України (KWHN), Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (CWU), Полтавського національного педагогічного університету імені В.Г. Короленка (PWU) та Московського державного університету імені М.В. Ломоносова (MW).

Основою досліджень еколого-ценотичних умов поширення виду є 67 геоботанічних описів, здійснених на засадах еколого-флористичної класифікації. З них 16 є авторськими, вони виконані А.О. Давидовою у липні 2019 р. у гирловій області р. Дніпро у межах Херсонської області. Для аналізу було також використано 37 описів інших вітчизняних ботаніків [12, 16, 18, 21, 27] та 14 описів угруповань зі значною фітоценотичною участю *Vallisneria spiralis* (проективне покриття – понад 15%), виконаних поза межами території України [47, 48, 53, 57].

Для оброблення описів було здійснено кластерний аналіз за допомогою програми JUICE 7.0.102 [49] та інтегрованого до неї алгоритму Modified TWINSpan [56]. Для виявлення діагностичних видів використано показник вірності (коефіцієнт phi) і вилучено несуттєві значення вірності на основі тесту точності Фішера. Поріг вірності для виділення діагностичних видів

становить понад 25%, для високодіагностичних – 50%. Складені комбіновані синоптичні таблиці відображають комбінацію частоти трапляння (у категоріальній формі) та вірності (у відсотках).

Гербарні зразки *Vallisneria spiralis* L., які були зібрані під час проведення польових досліджень, передані до гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW).

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

За результатами вивчення хорології *Vallisneria spiralis* на території України шляхом аналізу численних літературних джерел та гербарних матеріалів було складено перелік локалітетів цього виду. Встановлено, що він поширений в усіх ботаніко-географічних районах України, крім Карпат, причому у степовій зоні місцями є досить чисельним, у Лісостепу – рідкісним, а на Поліссі – дуже рідкісним.

До середини ХІХ століття жодних відомостей про поширення *Vallisneria spiralis* в Україні зафіксовано не було, а на території тодішньої Російської імперії вид наводився тільки для околиць м. Петербурга та пониззя р. Волги [50]. Очевидно, уперше його зафіксував М.К. Сердинський у 1871 р. у плавнях р. Дніпра [37]. До кінця ХІХ ст. він знаходився ще декількома авторами: І.Я. Акінфієвим у р. Дніпро біля м. Катеринослава (нині – м. Дніпро) та у Новомосковському повіті, Й.К. Пачоським у р. Дніпро біля с. Качкарівка Херсонської губернії (нині – Бериславський район Херсонщини), В.І. Липським – у Дністровському лимані біля с. Шабо (нині – Білгород-Дністровський район Одеської області), П.С. Шестериковим – в околицях м. Одеси, М.М. Зеленецьким – у пониззі р. Дунай, І.Ф. Шмальгаузенем – у затоках р. Дніпро біля м. Кременчук [44]. До середини ХХ століття валіснерія спіральна була відома тільки з території степової зони України за винятком останнього серед згаданих вище локалітету, розташованого у Лісостепу (Полтавська область). Фактором, який посприяв ширшому розповсюдженню *Vallisneria spiralis* в Україні, стало будівництво гідроелектростанцій та створення каскаду водосховищ на р. Дніпро, а також запуск теплоелектростанцій з введенням в експлуатацію водоймоохолоджувачів у них [14]. Температура вод останніх виявилася українською сприятливою для поширення виду. Так, у 1972 р. М.М. Цвельов уперше знайшов *Vallisneria spiralis* у Харківській області, на мілководді водоймоохолоджувача Зміївської ГРЕС в околицях с. Лиман Зміївського району [34, 35, 41], згодом цей локалітет був підтверджений Г.А. Черною [41], а пізніше нею ж було знайдено нове місцезнаходження виду у каналі викиду підігрітої води ТЕЦ-2, який впадає у р. Сіверський Донець біля смт Есхар Чугуївського району [41]. Загалом, за даними Г.А. Казарінової [27], зараз *Vallisneria spiralis* є досить поширеним видом у руслі Сіверського Дінця. Як стверджує М.Ю. Старовойтова [38], *Vallisneria spiralis* у значній кількості трапляється

на території басейну р. Сули, як у руслі самої р. Сулі, так і у її різних притоках у межах Сумської та Полтавської областей, хоча гербарних зразків, які підтверджували б цей факт, нам відшукати не вдалося. Один з авторів статті (Д.А. Давидов), незважаючи на ретельні пошуки цього виду у 2010 та 2019 рр. у р. Сулі поблизу м. Лубен Полтавської області, підтвердити факт його поширення не зміг. У межах лісостепової зони *Vallisneria spiralis* поширена також на мілководдях Канівського водосховища і на р. Південний Буг у Вінницькій та Хмельницькій областях, де вперше виявлена С.М. Ємельяною [21].

На території лісової зони України *Vallisneria spiralis* фіксувалася декілька разів: в одному з ставків Житомирської області, у декількох водоймах у межах міста Києва, у басейні р. Прип'ять на Рівненщині та на Лівобережному Поліссі у заплавах рр. Сейм та Дніпро. В усіх цих локалітетах вид трапляється локально і, безперечно, є адвентивним. Занесеною рослиною цей вид є й на території Криму, де він вперше був знайдений на початку ХХІ ст. Д.В. Єпіхіним у м. Сімферополі, і, скоріше за все, походить з акваріумної культури [20].

Наводимо перелік усіх відомих нам локалітетів *Vallisneria spiralis* на території України за адміністративними областями зі вказівками року знахідки та її автора:

АР Крим: м. Сімферополь, ставки Гагарінського парку та по вулиці Безпалова, між 2008 і 2012, Д.В. Єпіхін, А.В. Єна [20]; ставок Гагарінського парку, 2018, П.Є. Євсєєнков [61]; Бахчисарайський район, окоп. смт Научний, ставок, 2018, П.Є. Євсєєнков [61].

Вінницька обл.: м. Ладизин, Ладизинське водосховище, 2008, С.М. Ємельянова [21]. Бершадський район, с. Маньківка, Ладизинське водосховище, 2009, С.М. Ємельянова [21]; с. Кошаринці, р. Південний Буг, 2009, С.М. Ємельянова [21]. Жмеринський район, р. Рів на відрізку Чернятин – Северинівка – Межирів, між 2009 і 2011, А. Гудзевич [10]. Немирівський район, смт Брацлав, р. Південний Буг, 2011, С.М. Ємельянова [21]; с. Забужжя, р. Південний Буг, 2011, С.М. Ємельянова [21]. Тиврівський район, смт Тиврів, р. Південний Буг, 2008, С.М. Ємельянова [21].

Дніпропетровська обл.: м. Дніпро (Попівка), р. Дніпро біля лівого берега, між 1878 і 1882, О.А. Освальд [44]; м. Дніпро, канали коло р. Дніпро, 1887, І.Ф. Шмальгаузен [46]; м. Дніпро (Сухачівка), 1986, В.В. Тарасов [39]; м. Дніпро, Дніпровсько-Орільський природний заповідник, озеро Мале Солоне, 1983, Б.О. Барановський [7]; там само, Таромський уступ р. Дніпра та ділянка лівого берега річки біля затоки Шиянка, 1998, Б.О. Барановський [4]; там само, озера Соکیلки і Сомине та протока між озерами Велике Солоне і Мале Солоне, 2011, Н.О. Волошина і Д.С. Ганжа [7]; Дніпровське водосховище у межах Мандриківської затоки, 2008, Б.О. Барановський і

Н.О. Волошина [7]; м. Нікополь, рукави і протоки плавнів р. Дніпро, 1888, В.М. Сидоров [7, 46]; м. Кривий Ріг, між 1998 і 2013, Г.Н. Шоль [45]; там само, р. Інгулець, 2012, Н.О. Волошина і Л.О. Кармизова [7]; м. Кам'янське, озеро Мала Сомівка у заплаві р. Дніпро, 1936, К.К. Зеров (KW). Верхньодніпровський район, окол. с. Заріччя, Домотканська затока Кам'янського водосховища, 1989, В.В. Кучеревський [7, 39]. Криворізький район, Південне водосховище, 1978, Н.Б. Корсак [7]. Петриківський район, р. Дніпро на ділянці Кременчук–Кам'янське, 1950-ті, А.В. Євдущенко [19].

Донецька обл.: Мар'їнський район, Курахівське водосховище на р. Вовча, 1997, С.М. Голубнича [8].

Житомирська обл.: Овруцький район, с. Червонка, ставок, 1963, Г.К. Смик [26].

Запорізька обл.: м. Запоріжжя, у р. Дніпро нижче Малого ринку, 2009, С. Одинець [61]; острів Хортиця, між 1983 і 1992, К.Є. Корещук і В.І. Петроченко [7, 28]; Каховське водосховище, Кушугумське плесо, 1986, Л.М. Зуб [25]; Каховське водосховище, Кінські плавні, 1987, 1990, Л.М. Зуб [25]; район м. Енергодар, Каховське водосховище, 1987, Л.М. Зуб [25]; 1990, Л.М. Зуб [25]; Каховське водосховище, район пристані Лиса Гора біля м. Василівка, 1987, Л.М. Зуб [25].

М. Київ: Пуща-Водиця, ставок № 1, 1997, Л.С. Балашов, Л.М. Зуб і О.Л. Савицький [3]; Ольгинська затока р. Дніпра, 1998, О.П. Ісайкіна [26]; канал Бортницької станції аерації, 2005, Г.А. Мамонов (KW).

Київська обл.: Бориспільський район, за с. Проців, у затоках лівого берега р. Дніпро навпроти смт Козина, 1999, О.П. Ісайкіна [26]. Обухівський район, окол. с. Трипілля, Канівське водосховище, 1987, Л.М. Зуб [25]. Миронівський район, біля с. Ходорів, затоки Канівського водосховища, 1998, О.П. Ісайкіна [26]. Переяслав-Хмельницький район, Канівське водосховище, на островах лівого берега р. Дніпро та у затоках навпроти м. Ржищів, 1999, О.П. Ісайкіна [26].

Кіровоградська обл.: Гайворонський район: м. Гайворон, Гайворонське водосховище, 2009, С.М. Ємельянова [21]. Новгородківський район, між с. Тарасівка і с. Інгуло-Кам'янка, р. Інгул, 2011, Д.С. Винокуров [6].

Миколаївська обл.: м. Миколаїв, р. Південний Буг біля Варварівки та Горобчанської коси, 1927, 1928, М. Спідман (KW) [46]; м. Первомайськ, рукав р. Південний Буг, 1977, Д.В. Дубина [12]. Баштанський р-н, окол. с. Кашперо-Миколаївка, р. Інгул, 2009, Д.С. Винокуров [6]; окол. с. Христофорівка, р. Інгул, 2011, Д.С. Винокуров [6]. Березнегуватський район, с. Тернівка, стариця р. Інгулець, 1984, Д.В. Дубина [12]. Вітовський район, с. Мішково-Погорілове, русло р. Інгул, 2009, Д.С. Винокуров [6]; окол. с. Зайчівське, р. Інгул, 2011, Д.С. Винокуров [6]. Вознесенський район, с. Бузьке, р. Південний Буг, 2009, С.М. Ємельянова [21]. Миколаївський

район: с. Кир'яківка, р. Південний Буг, 2009, С.М. Ємельянова [21]; с. Ковалівка, Ковалівські плавні р. Південний Буг, 2012–2018, І.О. Мазур [30]. Первомайський район, с. Кам'яна Балка, р. Південний Буг, 2008, С.М. Ємельянова [21]; с. Мигія, р. Південний Буг, 2009, С.М. Ємельянова [21].

Одеська обл.: окол. м. Одеса, гирло р. Дністер, 1900-ті, П.С. Шестеріков [43]; там само, р. Дністер–Турунчук і Дністровський лиман, 2006, О.Ю. Бондаренко [5]; між містами Рені і Вилкове, 1890, М.М. Зеленецький [22]; Кілійська дельта р. Дунай, між 1986 і 1992, Т.М. Дяченко [18]. Білгород-Дністровський район, с. Шабо, Дністровський лиман, між 1886 і 1888, В.І. Липський [29]. Біляївський район, с. Троїцьке, озеро Путрине у заплаві р. Дністер, 1950, К.К. Зеров (KW). Ізмаїльський район, біля с. Лиржанка, затока лиману Ялпуг, 1958, Т.С. Гейдеман (MW); там само, 1958, Р.В. Черних (KW); с. Кислиця, озеро Катлабух, 1983, Д.В. Дубина [12]. Кілійський район, м. Вилкове, водойми дельти Кілійського гирла Дунаю, урочище Ананькин Кут, 1948, К.К. Зеров (KW); там само, 1995, 1999, Д.В. Дубина [12]. Ренійський район, с. Лиманське, озеро Кагул, 1949, О.І. Романова (KW); там само, 1950, Ф.О. Гринь (KW); озеро Картал, 1979, Д.В. Дубина [12].

Полтавська обл.: окол. м. Кременчук, затоки р. Дніпро, між 1886 і 1893, І.Ф. Шмальгаузен [44]; там само, 1901, Й.К. Пачоський [46]. Гадяцький район, регіональний ландшафтний парк «Гадяцький», між 2007 і 2017, О.Р. Ханнанова [40]. Пирятинський район, національний природний парк «Пирятинський», рідко, між 2009 і 2013, О.С. Абдулоєва і Н.І. Карпенко [1]. Лохвицький, Лубенський і Семенівський райони, водойми річок Оржиця, Удай, Сулиця, Лохвиця, Артополот, Войниха, Сліпорід, 2000-ні, М.Ю. Старовойтова [38].

Рівненська обл.: Стринь-Горинська частина басейну р. Прип'ять, між 2010 і 2016, Ю.Р. Гроховська [9].

Сумська обл.: Буринський район, с. Дич, рукав р. Сейм, 1976, Д.В. Дубина [12]. Недригайлівський і Роменський райони, водойми річок Сула, Хусь, Хмелівка, Бишкінь, Ромен, Терн і Олава, 2000-ні, М.Ю. Старовойтова [38]. Шосткинський район, с. Пирогівка, заплавне озеро р. Десна, 1976, Д.В. Дубина [12].

Харківська обл.: Зміївський район, окол. с. Лиман, на мілководді водойми-охолоджувача Зміївської ГРЕС, 1972, М.М. Цвельов [34, 35, 41]; смт Слобожанське, озеро-охолоджувач ГРЕС, 1978, 1980, Г.А. Чорна [35, 41]; там само, 2013, Б.О. Барановський і Н.О. Волошина [7]; м. Зміїв, міський пляж у місці впадіння р. Мож у р. Сіверський Донець та русло р. Сіверський Донець, 2011, 2014, Г.О. Казарінова [27]; там само, 2015, А.Б. Громакова і Ю.Г. Гамуля [35]; с. Черемушне, русло р. Сіверський Донець, 2011, Г.О. Казарінова [27]; с. Гайдари, русло р. Сіверський Донець біля пляжу,

2011, Г.О. Казарінова (KW). Чугуївський район, окол. смт Есхар, у каналі викиду підігрітої води ТЕЦ-2, який впадає у р. Сіверський Донець та у річці в районі дамби, 1978, 2003, Г.А. Чорна [41]; там само, 2009–2011, А.Б. Рокитянський [34, 35]; там само, 2011, 2012, Г.О. Казарінова [27]; там само, 2013, Б.О. Барановський і Н.О. Волошина [7]; Балакліївський район, с. Андріївка, озеро Лиман, 2012, Г.О. Казарінова [27]; Харківський район, с. Караван, ставок, 2007 або 2008, Т.В. Догадіна і К.Ю. Брезгунова [11].

Херсонська обл.: плавні р. Дніпро, 1871, М.К. Срединський [37]; околиці м. Херсон, гирлова частина р. Дніпра, між 1888 і 1923, Й.К. Пачоський [46]; там само, Стеблівський лиман, 1951, 1952, К.К. Зеров [23]; там само, р. Кошова і озеро Стеблівський лиман, 2004, Т.П. Дзюба і П.А. Тимошенко [16]; там само, в озерах Закітне, Круглик, Скадовськ-Погоріле і Стеблівський лиман, 2019, А.О. Давидова (KW); біля с. Корсунка, Фроловський лиман, 1928, М.С. Шалит [42]; окол. смт Дніпряни, Собецький лиман, 1951, К.К. Зеров [23]. Бериславський район, біля с. Качкарівка, у затоках р. Дніпра, 1888, Й.К. Пачоський [46]; с. Миколаївка, між 1888 і 1923, Й.К. Пачоський [46]; окол. с. Львове, Фролівський і Підстепний лимани, 1951, К.К. Зеров [23]; окол. с. Бургунка, озеро Бургунський лиман, 1988, Д.В. Дубина [16, 17]; біля с. Ольгівка, протока Речище і озеро Великі Дуплечі, 1990, Л.М. Зуб [25]; с. Одрадокам'янка, Собецький лиман, 1990, Л.М. Зуб [25]; окол. с. Тягинка, озеро Тягинський лиман, 1991, Д.В. Дубина [16, 17]. Білозерський район, окол. смт Білозерка, р. Кошова, 1986, Д.В. Дубина [16]; окол. с. Олександрівка, Олександрівський лиман, 1986, Д.В. Дубина [17]; окол. с. Кізомис, озеро Дідове, 1982, Д.В. Дубина [16]; там само, протока між р. Рвач і рр. Борщуватий та Литвинка, 1990, Л.М. Зуб [25]; там само, у р. Домаха, 2019, А.О. Давидова (KW); окол. с. Токарівка, озеро Плави і лиман Микитинський уступ, 2004, Т.П. Дзюба і П.А. Тимошенко [16, 17]; окол. с. Понятівка, Понятівський лиман, 2004, Т.П. Дзюба і П.А. Тимошенко [16]. Верхньорогачинський район, затока Рогачик Каховського водосховища, 1986, Л.М. Зуб [25]. Голопристанський район, окол. с. Кардашинка, Кардашинський лиман, 1951, 1952, К.К. Зеров [23]; там само, 1988, Д.В. Дубина [12]; окол. с. Стара Збур'ївка, озера Верхнє Солонецьке і Красникове, 1952, К.К. Зеров [23]; там само, р. Нова Конка та рукави Свинячка, Странка і Серединка, 1981, Д.В. Дубина [16]; с. Збур'ївка, заплавна водойма у гирловій області р. Дніпра, 1981, Д.В. Дубина [12]; окол. с. Нова Збур'ївка, протока Проріжанський жолоб, 1981, Д.В. Дубина [16]; окол. с. Велика Кардашинка, р. Конка, Кардашинський лиман і озеро Лящеве, 1981, 1999, Д.В. Дубина [16]; окол. с. Рибальче, затоки Дніпровського лиману, 1981, Д.В. Дубина [16]; окол. с. Кардашинка, озера Лебедине, Боброве, Довгеньке і Круглик, рукав Чайка і затока р. Конки, 1991, Д.В. Дубина [16, 17]. Олешківський район: окол. м. Олешки, р. Чайка, 1901,

О. Єгорова [46]; там само, плавневі озера, 1902, Й.К. Пачоський [31, 46]; окол. с. Козачі Лагері, р. Конка і протоки, між 1904 і 1906, Й.К. Пачоський [32]; там само, озера Лопухи і Мілкий лиман, 1981, Д.В. Дубина [17]; там само, р. Конка, 1990, Л.М. Зуб [25]; окол. с. Підстепне, озера Олексіївський лиман, Голубів лиман і Вчорашній лиман, 1988, Д.В. Дубина [16]; окол. с. Солонці, р. Корабелка, 1990, Л.М. Зуб [25].

Хмельницька обл.: Хмельницький район, смт Чорний Острів, риборозплідний ставок, 2007, С.М. Ємельянова [21].

Черкаська обл.: Золотоніський район, окол. с. Коробівка, Коробівські мілководдя Кременчуцького водосховища, 1987, Л.М. Зуб [25]. Черкаський район, окол. с. Лозівок, гирло р. Вільшанка у Кременчуцькому водосховищі, 1990, Л.М. Зуб [25].

Чернігівська обл.: Ріпкинський район, смт Любеч, заплавна водойма р. Дніпро, 1976, Д.В. Дубина [12].

Сподіваємося, публікація такого списку (який, очевидно, не є цілком повним та вичерпним), буде корисним для моніторингу за станом поширення цього виду у різних регіонах. Дані щодо поширення *Vallisneria spiralis* на територіях Волинської, Закарпатської, Івано-Франківської, Луганської, Львівської, Тернопільської і Чернівецької областей нам невідомі; очевидно, у цих областях вид досі не відмічався. Вимушені також константувати, що велика кількість локалітетів виду, які наводяться за літературними даними, насправді не підтверджені гербарним матеріалом. Так, нам не довелося бачити гербарних зразків чи інших достовірних свідчень, які б підтверджували поширення *Vallisneria spiralis* на території Вінницької, Донецької, Кіровоградської, Полтавської, Сумської, Хмельницької, Черкаської та Чернігівської областей.

Аналіз даних щодо поширення *Vallisneria spiralis*, на нашу думку, переконливо доводить, що цей вид варто вважати адвентивною рослиною на території України, що має прогресивний тип ареалу. Її можна розглядати як кенофіт середземноморського походження, а за ступенем натуралізації вона є агріофітом (видом, який поширюється у природні типи екосистем).

Еколого-ценотичні умови поширення *Vallisneria spiralis* на території України досліджені поки що недостатньо. Загалом, угруповання вищої водної рослинності з домінуванням у трав'яному ярусі *Vallisneria spiralis* поширені на мілководних ділянках з мулистими та піщано-мулистими донними відкладами і товщею води 30–100 см, вони часто трапляються у меліоративних каналах та водотоках [15]. За еколого-флористичною класифікацією на території України вони розглядаються у складі асоціації *Potamogeton perfoliati-Vallisnerietum spiralis* Losev & Golub in Golub & al. 1991 союзу *Potamogetonion* Libbert 1931 порядку *Potamogetonalia* Koch 1926 класу *Potamogetonetea* Klika in Klika & Novák 1941 [2, 12, 16, 18, 21, 25, 27].

Цей синтаксон описаний з пониззя р. Волга Астраханської області Російської Федерації, єдиним діагностичним видом в його оригінальному діагнозі є саме *Vallisneria spiralis* [48]. Крім того, *Vallisneria spiralis* є супутнім видом у складі угруповань інших асоціацій класу *Potamogetonetea*: *Potametum pectinati* Carstensen ex Hilbig 1971, *Potametum perfoliati* Miljan 1933, *Potametum natantis* Hild 1959, *Polygonetum amphibii* Soó 1927 (союз *Potamogetonion*), *Ceratophylletum demersi* Corillion 1957 (союз *Ceratophyllion demersi* den Hartog & Segal ex Passarge 1996), *Batrachietum circinati* Segal 1965 (союз *Ranunculion aquatilis* Passarge ex Theurillat in Theurillat & al. 2015), *Nymphaeo albo-Nupharetum luteae* Nowiński 1927 (союз *Nymphaeion albae* Oberdorfer 1957), а також асоціацій *Spirodelo polyrhizae-Salvinietum natantis* Slavnić 1956 і *Lemnetum trisulcae* den Hartog 1963 класу *Lemnetea* O. de Bolòs & Masclans 1955 [6, 12, 16, 17, 21, 25, 27].

Аналіз оригінальних геоботанічних описів вищої водної рослинності гирлової області Дніпра за 2019 рік виявив відмінні кластери, які не відповідали попереднім даним щодо синтаксономічного різноманіття цієї території. З огляду на це, ми створили ширшу базу, до якої, крім власних, уключили інші вітчизняні та зарубіжні описи вищої водної рослинності з домінуванням *Vallisneria spiralis* (всього 67 описів). Аналіз цих даних за допомогою алгоритму Modified TWINSpan продемонстрував такий розподіл: було виділено два основних кластери – А та В (*Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis*), кожен з яких розгалужується на два менших кластери (варіанти асоціацій) (рисунок).

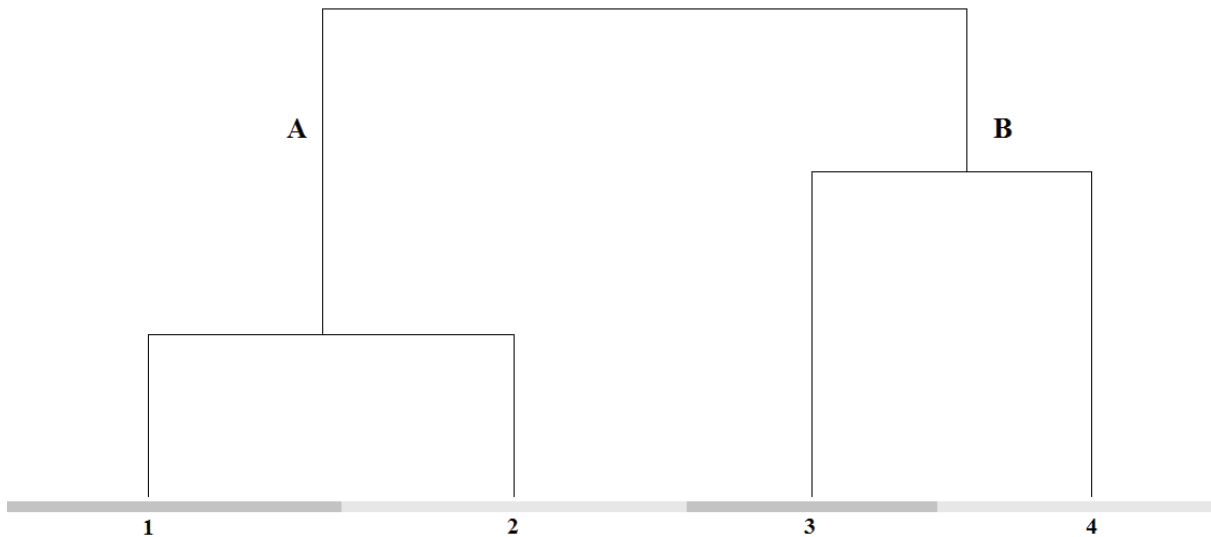


Рис. Дендрограма «подібності-відмінності» рослинних угруповань зі значною участю *Vallisneria spiralis*.

Примітка: А – кластер із угрупованнями *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* (1, 2 – варіанти асоціації), В – кластер із угрупованнями *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis* (3, 4 – варіанти асоціації).

У кластери А1 і А2 увійшли авторські описи з гирлової області Дніпра (Херсонська обл.), русла річки Сіверський Донець та водовідвідного каналу ТЕЦ (Харківська обл.), описи з каналної мережі гідросистеми Дунай–Тиса–Дунай у Сербії та один опис з р. Південний Буг (Миколаївська обл.). Розподіл на варіанти обумовлений присутністю із високим ступенем постійності у кластері А1 *Najas marina* L. (*N. major* All.; характерний вид для рр. Дніпра та Сіверського Дінця) та *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. і *Lemna minor* L. у кластері А2 (характерні для р. Сіверського Дінця у Харківській області та гідросистеми Дунай–Тиса–Дунай у Сербії). У кластер В3 увійшли описи з гирлової області річок Дніпра (авторські та з інших публікацій), Дунаю (Одеська обл.), Південного Бугу (Вінницька та Миколаївська обл.) і опис з річки Кутум (Астраханська обл., Російська Федерація), який є голотипом асоціації *Potamogeton perfoliati-Vallisnerietum spiralis*. Кластер В4 переважно репрезентує угруповання з гирлової області р. Дніпра і відрізняється від попередніх високою константністю таких видів, як *Myriophyllum spicatum* L., *Stuckenia pectinata* (L.) Börner і *Nuphar luteum* (L.) Sm. (таблиця).

Таблиця

Синоптична таблиця з частотою трапляння видів в описах та модифікованим коефіцієнтом їх вірності

Номер кластеру	A1	A2	B3	B4	Номер кластеру	A1	A2	B3	B4
Кількість описів	19	19	13	16	Кількість описів	19	19	13	16
<i>Najas marina</i> L.	IV ^{63.3}	–	I	–	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbre	–	–	–	I
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	–	IV ^{75.0}	–	–	<i>Trapa natans</i> L. s.l.	I	I	–	–
<i>Lemna minor</i> L.	–	IV ^{75.0}	–	–	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	I	I	–	–
<i>Potamogeton crispus</i> L.	–	I	II	I	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	–	I	–	–
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner	I	I	II	IV ^{46.8}	<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	II	I	–	–
<i>Nuphar luteum</i> (L.) Sm.	–	–	–	III ^{65.5}	<i>Pistia stratiotes</i> L.	–	I	–	–
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	I	I	I	II	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	–	–	I	–
<i>Potamogeton compressus</i> L.	–	–	–	II ^{50.4}	<i>Najas minor</i> Coss. & Germ.	–	–	I	–
<i>Potamogeton nodosus</i> Poir.	–	–	I	II	<i>Schoenoplectus tabernaemontanii</i> (C.C. Gmel.) Palla	–	–	I	–
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	V ¹⁰⁰	V ^{49.7}	I	I	<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	–	I	I	–
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	I	II	–	V ^{65.5}	<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieber	–	–	I	–

<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	I	II	V ^{49.7}	V ¹⁰⁰	<i>Butomus umbellatus</i> L.	–	–	I	–
<i>Vallisneria spiralis</i> L.	V ¹⁰⁰	V ¹⁰⁰	V ¹⁰⁰	V ¹⁰⁰	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	I	–	–	–
<i>Lemna trisulca</i> L.	–	I	–	I	<i>Utricularia vulgaris</i> L.	I	–	–	–
<i>Potamogeton lucens</i> L.	–	–	–	I	<i>Potamogeton acutifolius</i> Link	I	–	–	–
<i>Sparganium erectum</i> L.	–	–	I	I	<i>Potamogeton natans</i> L.	–	–	I	–
<i>Nymphaea alba</i> L.	–	–	–	I	<i>Potamogeton trichoides</i> Cham.	I	–	–	–

Примітка: знаком «–» позначена відсутність видів у кластері.

Отже, результати наших досліджень свідчать про те, що *Vallisneria spiralis* на території України відрізняється широкою екологічною амплітудою та формує угруповання у різних еколого-ценотичних умовах. Ці фітоценози, очевидно, мають відповідати не одній асоціації *Potamogeton perfoliati-Vallisnerietum spiralis* Losev et Golub in Golub & al. 1991, як це вважалося раніше, а принаймні двом синтаксонам (або й більшій їх кількості).

У цій роботі ми вважаємо за доцільне виділяти два синтаксони, які відповідають виділеним кластерам А (А1+А2) і В (В3+В4): *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* Lazić 2006 та *Potamogeton perfoliati-Vallisnerietum spiralis* Losev et Golub in Golub & al. 1991. Перша асоціація відрізняється від другої значно меншою участю у флористичному складі видів роду *Potamogeton* L. та наявністю і високою константністю *Ceratophyllum demersum* L.

Вперше для України асоціацію під назвою *Ceratophyllo-Vallisnerietum* навела Л.М. Зуб як нову для науки у 1994 році. Але згідно з статтею 1 Міжнародного кодексу фітосоціологічної номенклатури (далі – МКФН) [62] ця назва є невалідною, оскільки вона не є ефективно опублікованою (оприлюднена лише у рукописі дисертаційної роботи). У іншій своїй праці [25] авторка наводить також невалідно опубліковану згідно зі статтею 5 МКФН субасоціацію *Potamogeton perfoliati-Vallisnerietum spiralis ceratophyllosum*, а пізніше розглядає асоціацію *Ceratophyllo-Vallisnerietum* Zub 1994 як синонім *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* Lazić 2006 [24]. Остання назва побіжно згадується також у праці Д.В. Дубини зі співавторами [14], однак у жодних узагальнюючих синтаксономічних зведеннях, які стосуються вищої водної рослинності України [2, 12, 13, 16, 36], вона не згадується.

Асоціація *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* Lazić 2006 була описана з Сербії і згадується у багатьох пізніших роботах сербських ботаніків [47, 53, 57]. За видовим складом сербські угруповання, подані під цією назвою, є дуже близькими до українських, тому їхні описи потрапили в

один кластер з вітчизняними. Однак, як ми з'ясували, ця назва була запропонована у рукописі кандидатської дисертації, а отже, є невалідною згідно зі статтю 1 МКФН. Як нам люб'язно повідомила сербська дослідниця Душанка Л. Цвіянович (Dušanka Lj. Cvijanović; висловлюємо їй за це повідомлення велику подяку), назва *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* Lazić 2006 nom. inval. не була пізніше валідизована цим же автором, тому ми валідизуємо її у цій праці.

Синтаксономічна схема угруповань вищої водної рослинності зі значною участю *Vallisneria spiralis* на території України має такий вигляд:

Клас *Potamogetonetea* Klika in Klika & Novák 1941

Порядок *Potamogetonetalia* Koch 1926

Союз *Potamogetonion* Libbert 1931

Асоціація *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* Lazić ex Davydova & Davydov in Davydov & Davydova 2020 ass. nova hoc loco

Асоціація *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis* Losev & Golub in Golub & al. 1991

Номенклатурні цитати прийнятих нами синтаксонів рангу асоціацій:

***Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* Lazić ex Davydova & Davydov in Davydov & Davydova 2020 ass. nova hoc loco**

Тип (**holotypus hoc loco**): опис, виконаний А.О. Давидовою 15 липня 2019 р. в озері Закітне у пониззі р. Дніпро (Херсонська область). Площа опису – 4 м², загальне проективне покриття 80%, видовий склад: *Vallisneria spiralis* – 35%, *Ceratophyllum demersum* – 30%, *Najas marina* – 15%.

Синоніми: *Ceratophyllo-Vallisnerietum* Zub 1994, Еколого-ценот. аналіз і ландш. типізація росл. покриву мілководь Дніпровськ. водоймищ (автореф. канд. дис.): 7, nom. inval. [art. 20, 5]; *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* Lazić 2006, Vaskularna flora i vegetacija OKH HS DTD na području Vačke (doctoral thesis), nom. inval. [art. 1].

Діагностичні види: *Ceratophyllum demersum*, *Vallisneria spiralis*.

Ареал синтаксону: Південна та Східна Європа. Поки що достовірно відомий тільки з Сербії та України, але, очевидно, трапляється й в інших регіонах.

***Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis* Losev & Golub in Golub & al. 1991**

[Golub, Losev & Mirkin 1991], Phytocoenologia, 20(1): 26, tab. 9.

Тип: опис 15 у табл. 9 на с. 27 цитованої вище праці В.Б. Голуба зі співавторами [48].

Діагностичні види: *Vallisneria spiralis*, *Potamogeton perfoliatus*.

Ареал синтаксону: Східна Європа (Україна, Російська Федерація).

ВИСНОВКИ

Аналіз даних щодо географічного поширення *Vallisneria spiralis* на території України свідчить про те, що цей вид є адвентивною рослиною середземноморського походження, яка характеризується прогресивним типом ареалу і поступово проникає з півдня України у північніші регіони. Вид фіксувався на території 18 адміністративних областей України та м. Києва, однак у восьми областях відомі нам його знахідки потребують підтвердження фактичним матеріалом. Дослідження еколого-ценотичних особливостей поширення виду в Україні доводить, що його екологічна амплітуда у наших умовах помітно зростає. Доказом цього є участь *Vallisneria spiralis* у формуванні не однієї асоціації *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis* Losev & Golub in Golub & al. 1991, як вважалося раніше, а двох синтаксонів – *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis* і *Ceratophyllo demersi-Vallisnerietum spiralis* Lazić ex Davydova & Davydov in Davydov & Davydova 2020 ass. nova. З огляду на різке збільшення кількості відомих локалітетів виду протягом останніх 50 років, існує необхідність ретельного пошуку нових місцезростань, організації моніторингу за станом популяції виду у майбутньому та детального вивчення його біологічних особливостей в Україні.

ЛІТЕРАТУРА

1. Абдулоєва О, Карпенко Н. Поширеність фітоінвазій у рослинному покриві національного природного парку «Пирятинський». Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2015;69:191-201.
2. Багрікова НО, Борисова ОВ, Борсукевич ЛМ, Винокуров ДС, Гапон СВ, Гапон ЮВ, та ін. Продромус рослинності України. Ред. Дубина ДВ, Дзюба ТП. Київ: Наукова думка. 2019. 783 с.
3. Балашев ЛС, Зуб ЛН, Савицкий АЛ. Типы водоемов Киева по флористическому составу высшей водной растительности. Биология внутренних вод. 2000;1:5-12.
4. Барановский БА. Растительность руслового равнинного водохранилища (на примере Запорожского (Днепровского) водохранилища). Днепропетровск; 2000. 172 с.
5. Бондаренко ОЮ. Конспект флори пониззя межиріччя Дністер-Тилігул. Київ: Фітосоціоцентр. 2009. 332 с.
6. Винокуров ДС. Рослинність долини р. Інгул (синтаксономія, динаміка, охорона) [дисертація]. Київ. 2016. 424 с.
7. Волошина НО. Розповсюдження адвентивного виду валіснерії спіральної у водоймах Північного Степового Придніпров'я. Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. 2014;1(33):65-68.
8. Голубнича СМ. Вплив умов водосховищ-охолоджувачів Південного Сходу України на вищу водну та прибережну рослинність [автореферат]. Дніпропетровськ. 2000. 20 с.
9. Гроховская ЮР. Водная флора Стырь-Горынской части бассейна Припяти в Украине Вестник Полесского государственного университета. Серия природоведческих наук. 2017. 14-19.

10. Гудзевич А. Еколого-географічні передумови створення регіонального ландшафтного парку «Рівський». Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі України. Геоекологія й охорона навколишнього середовища. 2014;11:156-161.
11. Догадина ТВ, Брезгунова ЕЮ. Альгофлора Караванського пруда (Харьковская обл., Украина). Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. 2010;1(19):108-114.
12. Дубина ДВ. Вища водна рослинність. Класи *Lemnetea*, *Potametea*, *Ruppiaetea*, *Zosteretea*, *Isoëto-Littorelletea* (*Eleocharition acicularis*, *Isoëtion lacustris*, *Potamion graminei*, *Sphagno-Utricularion*), *Phragmito-Magnocaricetea* (*Glycerio-Sparganion*, *Oenanthion aquaticae*, *Phragmition communis*, *Scirpion maritimi*). Рослинність України. Київ: Фітосоціоцентр. 2006. 534 с.
13. Дубина ДВ. Класифікація вищої водної рослинності України: стан та перспективи. Український фітоценотичний збірник. 1996;А(3):6-14.
14. Дубина ДВ, Дзюба ТП, Дворецький ТВ, Золотарьова ОК, Таран НЮ, Мосякін АС, та ін. Інвазійні водні макрофіти України. Український ботанічний журнал. 2017;74(3):248-262.
15. Дубина ДВ, Шеляг-Сосонко ЮР. Плавни Причорномор'я. Киев: Наукова думка. 1989. 272 с.
16. Дубина ДВ, Дзюба ТП. Синтаксономическое разнообразие растительности устьевой области Днестра. IV. Класс *Potametea* Klika in Klika et Novák 1941. Растительность России. 2010;16:3-26.
17. Дубина ДВ, Дзюба ТП. Синтаксономическое разнообразие растительности устьевой области Днестра. V. Класс *Lemnetea* R. Tüxen ex O. Bolòs et Masclans 1955. Растительность России. 2011;17-18:33-44.
18. Дьяченко ТН. Синтаксономия макрофитной растительности Дунайской устьевой области в пределах Украины. Український фітоценотичний збірник. 1996;А(2):6-20.
19. Евдущенко АВ. Распространение высшей водной растительности в Днепродзержинском водохранилище в условиях каскада Днепродзержинское водохранилище: научн. сб. НИИ гидробиологии. Днепропетровск. 1971;41-53.
20. Ена АВ. Природная флора Крымского полуострова: монография. Симферополь: Н. Оріанда. 2012. 232 с.
21. Ємельянова СМ. Вища водна та болотна рослинність долини р. Південний Буг (синтаксономія, антропогенна динаміка, охорона) [дисертація]. Київ. 2015. 419 с.
22. Зеленецкий НМ. Отчет о ботанических исследованиях Бендерского, Аккерманского и Измаильского уездов Бессарабской губернии. Одесса. 1891. 146 с.
23. Зеров КК. Прибережна та водна рослинність пониззя Дніпра. Труды Института гидробиологии АН УССР. 1958;34:35-60.
24. Зуб ЛН, Карпова ГА. Современные тенденции формирования сообществ высшей водной растительности Днепровских водохранилищ. Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы»: материалы. Санкт-Петербург: Бостон-спектр. 2011;1:91-95.
25. Зуб ЛН. Эколого-ценотические особенности растительного покрова мелководий Среднего и Нижнего Днестра. Вестник экологии. 1996;1-2:78-111.
26. Ісайкіна ОП. Нові місцезнаходження *Vallisneria spiralis* L. (Hydrocharitaceae) в Україні. Український ботанічний журнал. 2002;59(2):163-165.
27. Казарінова ГО. Синтаксономія, антропогенна динаміка та охорона вищої водної рослинності долини р. Сіверський Донець [дисертація]. Київ. 2015. 405 с.

28. Корещук КЕ, Петроченко ВІ. Флора вищих рослин остров Хортица. Природа острова Хортица: сб. научн. тр. Запорожье. 1993;1:4-60.
29. Липский ВІ. Исследования о флоре Бессарабии. Записки Киевского общества естествоиспытателей. 1889;10(2):225-391.
30. Мазур Ю. Плавнева амфіфітна рослинність пониззя Південного Бугу в умовах новітніх еколого-гідрологічних змін стану заплави. Наукові доповіді НУБіП України. Біологія, біотехнологія, екологія. 2019;3(79):1-15.
31. Пачоский ІК. Очерк растительности Днепрового уезда Таврической губернии. Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1904;26:1-159.
32. Пачоский ІК. Материалы для флоры северной части Таврической губернии Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1908;31:1-60.
33. Протопопова ВВ. Синантропная флора Украины и пути ее развития. Киев: Наукова думка. 1991. 204 с.
34. Рокитянский АБ. К вопросу распространения редкого адвентивного вида *Vallisneria spiralis* L. на территории Харьковской области. Біологія: від молекули до біосфери. Матер. ІХ Міжнар. конф. молодих учених (18–20 листопада 2014 р., м. Харків, Україна). Харків: ФОП Шаповалова Т.М. 2014:109-110.
35. Рокитянский АБ, Гамуля ЮГ. Флора сосудистых водных растений Харьковской области (аннотированный список и основные параметры). Фиторазнообразии Восточной Европы. 2017;10(1):14-35.
36. Соломаха ВА. Синтаксономія рослинності України. Третє наближення. Київ: Фітосоціоцентр. 2008. 296 с.
37. Срединский НК. Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. Одесса. 1873. 290 с.
38. Старовойтова МЮ. Родина Hydrocharitaceae у флорі річки Сули та її приток. Наукові доповіді НУБіП. 2011;5(27):1-10.
39. Тарасов ВВ. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біолого-екологічна характеристика видів. Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ. 2005. 276 с.
40. Ханнанова ОР. Флора, рослинність та соціологічна цінність регіонального ландшафтного парку «Гадяцький» [дисертація]. Київ; 2018. 410 с.
41. Чорна ГА. Флора водойм і боліт Лісостепу України. Київ: Фітосоціоцентр. 2006. 184 с.
42. Шалыт МС. Материалы к познанию растительности Нижнего Приднепровья. Известия Крымского педагогического института. 1939;8:12-46.
43. Шестериков ПС. Определитель растений окрестностей Одессы. Одесса. 1912. 540 с.
44. Шмальгаузен ІФ. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Т. 2. Двудольные сростнолепестные и безлепестные. Однодольные, голосеменные и высшие споровые. Киев. 1897. 752 с.
45. Шоль ГН. Флора гідроекосистем міста Кривий Ріг. Екологія водно-болотних угідь і торфовищ (зб. наук. ст.). Київ: ТОВ «НВП Інтерсервіс». 2014:283-286.
46. Юзепчук СВ. Родина Hydrocharitaceae Aschers. Жабурникові. Флора УРСР. Т. 2. Київ: Вид-во АН УРСР. 1940:58-63.
47. Džigurski D, Knežević A, Stojanović S, Nikolić Lj, Ljevnaić-Mašić B. The vegetation of canal Novi Sad–Savino Selo. Thaiszia. J. Bot. 2010;20:137-145.
48. Golub VB, Losev GA, Mirkin BM. Aquatic and hydrophytic vegetation of the Lower Volga valley. Phytocoenologia. 1991;20(1):1-63.

49. Tichý L, Holt J, Nejezchlebová M. JUICE program for management, analysis and classification of ecological data. 2nd Edition of the Program Manual. Masaryk University. Brno. 2010. 29 p.
50. Ledebour C. Flora Rossica. T. 4. Stuttgart; 1847. 741 p.
51. Les DH, Jacobs SWL, Tippery NP, Chen L, Moody M, Wilstermann-Hildebrand M. Systematics of *Vallisneria* (Hydrocharitaceae). Syst. Bot. 2008;33(1):49-65. DOI: 10.1600/036364408783887483.
52. Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae. 1753. 1200 p.
53. Ljevnaić-Mašić B. Hidrofitne Osnovne kanalske mreže Hidrosistema DTD na području Banata. Doktorska disertacija. Novi Sad. 2010. 283 p.
54. Lowden RM. An approach to the taxonomy of *Vallisneria* L. (Hydrocharitaceae). Aquatic Botany. 1982;13:269-298.
55. Michaux A. Flora Boreali-Americana. T. 2. Paris; 1803. 340 p.
56. Roleček J, Tichý L, Zelený D, Chytrý M. Modified TWINSPAN classification in which the hierarchy respects clusters heterogeneity. J. Veg. Sci. 2009;20(4):596-602. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x.
57. Savić NJ. Comparative review of aquatic vegetation of the Vojvodina, the valley of the river Južna Morava and the Vlasina plateau. Master thesis. Niš. 2013. 54 p.
58. Shen XS. A new species of *Vallisneria* (Hydrocharitaceae) from China. Acta Bot. Boreali-Occident. Sin. 2000;20(5):889-891.
59. Shen XS. A new species of *Vallisneria* (Hydrocharitaceae) from Anhui Province, China. Acta Phytotax. Sin. 2001;39(6):571-574.
60. Uotila P. *Vallisneria* L. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 8. Ed. Davis P. Edinburgh; 1984. P. 13.
61. *Vallisneria spiralis* L. Плантиум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007-2019 [Database on internet]. Available from: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/39941.html>.
62. Weber HE, Moravec J, Theurillat JP. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition. J. Veg. Sc. 2000;11:739-768. DOI: 10.2307/3236580.

REFERENCES

1. Abduloieva O, Karpenko N. Poshyrenist fitoinvazii u roslynnomu pokryvi natsionalnoho pryrodnoho parku «Pyriatynskiy». Visnyk Lvivskoho universytetu. Seriya biolohichna. 2015;69:191-201. [in Ukrainian].
2. Bahrikova NO, Borysova OV, Borsukevych LM, Vynokurov DS, Hapon SV, Hapon YuV ta in. Prodromus roslynnosti Ukrainy. Red. Dubyna DV, Dziuba TP. Kyiv: Naukova dumka; 2019. 783 p. [in Ukrainian].
3. Balashev LS, Zub LN, Savickij AL. Typy vodoemov Kieva po floristicheskomu sostavu vysshej vodnoj rastitel'nosti. Biologija vnutrennih vod. 2000;1:5-12. [in Russian].
4. Baranovskij BA. Rastitel'nost' ruslovogo ravninnogo vodohranilishha (na primere Zaporozhskogo (Dneprovskogo) vodohranilishha). Dnepropetrovsk.2000.172 p. [in Russian].
5. Bondarenko OIu. Konspekt flory ponyzzia mezhyrichchia Dnister–Tylihul. Kyiv: Fitosotsiotsentr; 2009. 332 p. [in Ukrainian].
6. Vynokurov DS. Roslynnist dolyny r.Ingul (syntaksonomiia, dynamika, okhorona) [Vegetation of Ingul river valley (syntaxonomy, dynamics, protection)]: dys. kand. biol. nauk: spets. 03.00.05. Kyiv;2016.424 p. [in Ukrainian].

7. Voloshyna NO. Rozpovsiudzhennia adventyvnoho vydu valisnerii spiralnoi u vodoimakh Pivnichnoho Stepovoho Prydniprovia. Visnyk Dnipropetrovskoho derzhavnoho ahrarno-ekonomichnoho universytetu. 2014;1(33):65-68. [in Ukrainian].
8. Holubnycha SM. Vplyv umov vodoskhovyshch-okholodzhuvachiv Pivdennoho Skhodu Ukrainy na vyshchu vodnu ta pryberzhnu roslynnist. [avtoreferat]. Dnipropetrovsk; 2000. 20 p. [in Ukrainian].
9. Grohovskaja JuR. Vodnaja flora Styr'-Gorynskoj chasti bassejna Pripjati v Ukraine. Vestnik Polesskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija prirodovedcheskih nauk. 2017;14-19. [in Russian].
10. Hudzevych A. Ekoloheoheografichni peredumovy stvorennia rehionalnoho lindshaftnoho parku «Rivskiy». Naukovyi visnyk Skhidnoievropeiskoho natsionalnoho universytetu imeni Lesi Ukrainy. Heoekolohiia y okhorona navkolyshnoho seredovyscha. 2014;11:156-161. [in Ukrainian].
11. Dogadina TV, Brezgunova EJu. Al'goflora Karavanskogo pruda (Har'kovskaja obl., Ukraina). Visnik Harkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universytetu. Serija biologija. 2010;1(19):108-114. [in Russian].
12. Dubyna DV. Vyshcha vodna roslynnist. Klasy *Lemnetea*, *Potametea*, *Ruppietea*, *Zosteretea*, *Isoëto-Littorelletea* (*Eleocharition acicularis*, *Isoëtion lacustris*, *Potamion graminei*, *Sphagno-Utricularion*), *Phragmito-Magnocaricetea* (*Glycerio-Sparganion*, *Oenanthion aquaticae*, *Phragmition communis*, *Scirpion maritimi*). Roslynnist Ukrainy. Kyiv: Fitosotsiotsentr. 2006; 534 p. [in Ukrainian].
13. Dubyna DV. Klasyfikatsiia vyshchoi vodnoi roslynnosti Ukrainy: stan ta perspektyvy. Ukrainyskyi fitotsenolohichnyi zbirnyk. 1996;A(3):6-14. [in Ukrainian].
14. Dubyna DV, Dziuba TP, Dvoret'skyi TV, Zolotarova OK, Taran NIu, Mosiakin AS ta in. Invaziini vodni makrofity Ukrainy. Ukrainyskyi botanichnyi zhurnal. 2017;74(3):248-262. [in Ukrainian].
15. Dubyna DV, Sheljag-Sosonko JuR. Plavni Prichernomor'ja. Kiev: Naukova dumka; 1989. 272 p. [in Russian].
16. Dubyna DV, Dzijuba TP. Sintaksonomicheskoe raznoobrazie rastitel'nosti ust'evoj oblasti Dnepra. IV. Klass *Potametea* Klika in Klika et Novák 1941. Rastitel'nost' Rossii. 2010;16:3-26. [in Russian].
17. Dubyna DV, Dzijuba TP. Sintaksonomicheskoe raznoobrazie rastitel'nosti ust'evoj oblasti Dnepra. V. Klass *Lemnetea* R. Tüxen ex O. Bolòs et Masclans 1955. Rastitel'nost' Rossii. 2011;17-18:33-44. [in Russian].
18. D'jachenko TN. Sintaksonomija makrofitnoj rastitel'nosti Dunajskoj ust'evoj oblasti v predelah Ukrainy. Ukraïns'kij fitocenologichnij zbirnik. 1996;A(2):6-20. [in Russian].
19. Evdushhenko AV. Rasprostranenie vysshej vodnoj rastitel'nosti v Dneprodzerzhinskomy vodohranilishhe v uslovijah kaskada. Dneprodzerzhinskoe vodohranilishhe: nauchn. sb. NII gidrobiologii. Dnepropetrovsk: 1971;41-53. [in Russian].
20. Ena AV. Prirodnaja flora Krymskogo poluostrova: Simferopol': N.Orianda; 2012. 232 p. [in Russian].
21. Iemeljanova SM. Vyshcha vodna ta bolotna roslynnist dolyny r. Pivdennyi Buh (syntaksonomiia, antropohenna dynamika, okhorona): [disertacia]: 2015. 419 p. [in Ukrainian].
22. Zeleneckij NM. Otchet o botanicheskikh issledovanijah Benderskogo, Akkermanskogo i Izmail'skogo uezdov Bessarabskoj gubernii. Odessa; 1891. 146 p. [in Russian].
23. Zerov KK. Pryberzhna ta vodna roslynnist ponyzzia Dnipra. Trudy Instytutu hydrobiologii AN USSR. 1958;34:35-60. [in Ukrainian].

24. Zub LN, Karpova GA. Sovremennye tendencii formirovaniya soobshhestv vysshej vodnoj rastitel'nosti Dneprovskih vodohranilishh. Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem «Otechestvennaja geobotanika: osnovnye vehi i perspektivy»: materialy. Sankt-Peterburg: Boston-spektr. 2011;1:91-95. [in Russian].
25. Zub LN. Jekologo-cenoticheskie osobennosti rastitel'nogo pokrova melkovodij Srednego i Nizhnego Dnepra. Vestn. ekologii. 1996;1-2:78-111. [in Russian].
26. Isaikina OP. Novi mistseznakhodzhennia *Vallisneria spiralis* L. (Hydrocharitaceae) v Ukraini. Ukrainskyi botanichnyi zhurnal. 2002;59(2):163-165. [in Ukrainian].
27. Kazarinova HO. Syntaksonomiia, antropohenna dynamika ta okhorona vyshchoi vodnoi roslynnosti dolyny r. Siverskyi Donets: [dysertacia]. Kyiv; 2015. 405 p. [in Ukrainian].
28. Koreshhuk KE, Petrochenko VI. Flora vysshih rastenij ostrova Hortica. Priroda ostrova Hortica: sb. nauchn. tr. Zaporozh'e. 1993;1:4-60. [in Russian].
29. Lipskij VI. Issledovanija o flore Bessarabii. Zapiski Kievskogo obshhestva estestvoispytatelej. 1889;10(2):225-391. [in Russian].
30. Mazur IO. Plavneva amfifitna roslynnist ponyzzia Pivdennoho Buhu v umovakh novitnikh ekolo-hidrolohichnykh zmin stanu zaplavy Naukovi dopovidi NUBiP Ukrainy. Biolo-hii, biotekhnolo-hii, ekolo-hii. 2019;3(79):1-15. [in Ukrainian].
31. Pachoskij IK. Ocherk rastitel'nosti Dneprovskogo uezda Tavricheskoj gubernii. Zapiski Novorossijskogo obshhestva estestvoispytatelej. 1904;26:1-159. [in Russian].
32. Pachoskij IK. Materialy dlja flory severnoj chasti Tavricheskoj gubernii. Zapiski Novorossijskogo obshhestva estestvoispytatelej. 1908;31:1-60. [in Russian].
33. Protopopova VV. Sinantropnaja flora Ukrainy i puti ee razvitija. Kiev: Naukova dumka; 1991. 204 p. [in Russian].
34. Rokitjanskij AB. K voprosu rasprostraneniya redkogo adventivnogo vida *Vallisneria spiralis* L. na territorii Har'kovskoj oblasti. Biologija: vid molekuli do biosferi. Mater. IH Mizhnar. konf. molodih uchenih (18–20 listopada 2014 r., m. Harkiv, Ukraïna). Harkiv: FOP Shapovalova T.M., 2014;109-110. [in Russian].
35. Rokitjanskij AB, Gamulja JuG. Flora sosudistyh vodnyh rastenij Har'kovskoj oblasti (annotirovannyj spisok i osnovnye parametry). Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy. 2017;10(1):14-35. [in Russian].
36. Solomakha VA. Syntaksonomiia roslynnosti Ukrainy. Tretie nablyzhennia. Kyiv: Fitosotsiotsentr; 2008. 296 p. [in Ukrainian].
37. Sredinskij NK. Materialy dlja flory Novorossijskogo kraja i Bessarabii. Odessa; 1873. 290 p. [in Russian].
38. Starovoitova MIu. Rodyna Hydrocharitaceae u flori richky Suly ta yii prytok. Naukovi dopovidi NUBiP. 2011;5(27):1-10. [in Ukrainian].
39. Tarasov VV. Flora Dnipropetrovskoi ta Zaporizkoi oblasti. Sudynni roslyny. Biolo-ho-ekolo-hichna kharakterystyka vydiv. Dnipropetrovsk: Vyd-vo DNU; 2005. 276 p. [in Ukrainian].
40. Khannanova OR. Flora, roslynnist ta sozolo-hichna tsinnist rehionalnoho landshaftnoho parku «Hadiatskyi». [Dysertacia]. Kyiv; 2018. 410 p. [in Ukrainian].
41. Chorna HA. Flora vodoim i bolit Lisostepu Ukrainy. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 2006. 184 p. [in Ukrainian].
42. Shalyt MS. Materialy k poznaniu rastitel'nosti Nizhnego Pridneprov'ja. Izvestija Krymskogo pedagogicheskogo instituta. 1939;8:12-46. [in Russian].
43. Shesterikov PS. Opredelitel' rastenij okrestnostej Odessy. Odessa; 1912. 540 p. [in Russian].

44. Shmal'gauzen IF. Flora Srednej i Juzhnoj Rossii, Kryma i Severnogo Kavkaza. T. 2. Dvudol'nye srostnolepestnye i bezlepestnye. Odnodol'nye, golosemennye i vysshie sporovye. Kiev; 1897. 752 p. [in Russian].
45. Shol HN. Flora hidroekosystem mista Kryvyi Rih. Ekolohiia vodno-bolotnykh uhid i torfovyyshch (zb. nauk. st.). Kyiv: TOV «NVP Interservis». 2014;283-286. [in Ukrainian].
46. Yuzepchuk SV. Rodyna Hydrocharitaceae Aschers. zhaburnykovi. Flora URSS. T. 2. Kyiv: Vyd-vo AN URSS. 1940;58-63. [in Ukrainian].
47. Džigurski D, Knežević A, Stojanović S, Nikolić Lj, Ljevnaić-Mašić B. The vegetation of canal Novi Sad–Savino Selo. Thaiszia. J. Bot. 2010;20:137-145.
48. Golub VB, Losev GA, Mirkin BM. Aquatic and hydrophytic vegetation of the Lower Volga valley. Phytocoenologia. 1991;20(1):1-63.
49. Tichý L, Holt J, Nejezchlebová M. JUICE program for management, analysis and classification of ecological data. 2nd Edition of the Program Manual. Masaryk University. Brno; 2010. 29 p.
50. Ledebour C. Flora Rossica. T. 4. Stuttgart; 1847. 741 p.
51. Les DH, Jacobs SWL, Tippery NP, Chen L, Moody M, Wilstermann-Hildebrand M. Systematics of *Vallisneria* (Hydrocharitaceae). Syst. Bot. 2008;33(1):49-65. DOI: 10.1600/036364408783887483.
52. Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae; 1753. 1200 p.
53. Ljevnaić-Mašić B. Hidrofitne Osnovne kanalske mreže Hidrosistema DTD na području Banata. Doktorska disertacija. Novi Sad; 2010. 283 p.
54. Lowden RM. An approach to the taxonomy of *Vallisneria* L. (Hydrocharitaceae). Aquatic Botany. 1982;13:269-298.
55. Michaux A. Flora Boreali-Americana. T. 2. Paris; 1803. 340 p.
56. Roleček J, Tichý L, Zelený D, Chytrý M. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects clusters heterogeneity. J. Veg. Sci. 2009;20(4):596-602. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x/
57. Savić NJ. Comparative review of aquatic vegetation of the Vojvodina, the valley of the river Južna Morava and the Vlasina plateau. Master thesis. Niš; 2013. 54 p.
58. Shen XS. A new species of *Vallisneria* (Hydrocharitaceae) from China. Acta Bot. Boreali-Occident. Sin. 2000; 20(5): 889-891.
59. Shen XS. A new species of *Vallisneria* (Hydrocharitaceae) from Anhui Province, China. Acta Phytotax. Sin. 2001;39(6):571-574.
60. Uotila P. *Vallisneria* L. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 8. Ed. Davis P. Edinburgh; 1984. P. 13.
61. *Vallisneria spiralis* L. Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2007–2019 [Database on internet]. Available on: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/39941.html>.
62. Weber HE, Moravec J, Theurillat JP. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition. J. Veg. Sc. 2000; 11: 739-768. DOI: 10.2307/3236580

Стаття надійшла до редакції 21.11.2019.

The article was received 21 November 2019.

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-6

УДК 582.662.2:581.41:581.522.4

Дідух А. Я., Дідух М. Я., Мазур Т. П.

**БИОМОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА
DIONAEA MUSCIPULA ELLIS В УМОВАХ ІНТРОДУКЦІЇ**

Ботанічний сад ім. акад. О. В. Фоміна ННЦ «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
Україна, м. Київ,
E-mail: ki26@bigmir.net

Наведено результати дослідження біоморфологічної характеристики рослин роду *Dionaea Ellis* в колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна. Рід представлений видом та культиваром. Вперше досліджені особливості сезонного розвитку, що відображено у 8 фенологічних фазах, які майже співпадають у інтродукованих рослин *D. muscipula* та її культивару. Розглянуто географічне поширення, екобіоморфологічні особливості, умови та методи інтродукції.

Показано, що рослини *Dionaea muscipula Ellis* та *D. muscipula* cv. *All Red*, з колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна, входять до родини *Droseraceae* Salisb., порядку *Saxifragales*. Це багаторічні, болотні, трав'янисті рослини, з цибулиноподібним, вкороченим, підземним стеблом та розеткою прикореневого листя із щільно розміщеними листками, у кількості 4–7 шт. Ловильний апарат рослини – «листки, що зачиняються». Механізм закриття пастки зводиться до швидкої зміни прохідності протоплазми і до різкого зменшення тургору клітин паренхіми на верхній стороні листової пластинки, по боках головної жилки. В листовій пластинці при подразненні відбувається електрофізіологічні явища. Розроблена власна методика вирощування в умовах захищеного ґрунту помірної зони України, яка показала, що *D. muscipula* та її культивар світлолюбні рослини, які вимагають влітку сонячного світла 4–5 годин в день. Восени та взимку необхідно проводити додаткове штучне доосвітлення 15–16 годин на добу, створюючи рівень освітленості не менше 5000 лк. При низьких температурах (осінь-зима) листки «пастки» відмирають і знову починають відростати навесні. Вперше досліджені особливості сезонного розвитку, в умовах захищеного ґрунту помірного клімату України, що відображено у 8 фенологічних фазах, які майже співпадають у інтродукованих рослин *D. muscipula* та її культивару. Субстрат для рослин повинен бути пухким. Для його створення використовується кокосова дрібна стружка, торф, перліт, річковий пісок, та різаний мох-сфагнум, в таких пропорціях: 3 : 1 : 1 : 0,5 : 2 відповідно. Розмножують *D. muscipula* та її культивари насінням, дочірніми цибулиноподібними стеблами з розеткою листків або листовими живцями. Насіння стратифікують впродовж 2 місяців при температурі +4–5°C в холодильнику. Для боротьби з шкідниками проводять обприскування водними настоянками або витяжками з рослин, що містять фітонциди та пекучі речовини.

Ключові слова: *Dionaea muscipula*, інтродукція, колекція, поширення, біоморфологія.

Didukh A. Ya., Didukh N. Ya., Mazur T. P.

BIOMORPHOLOGICAL CHARACTERISTIC OF *DIONAEA MUSCIPULA* ELLIS IN INTRODUCTION CONDITIONS

The results of the research of biomorphological characteristic *Dionaea Ellis* of the collection O. V. Fomin Botanical garden are shown. The genus is represented by species and cultivar. For the first time studied features of the seasonal development are displayed in eight phenological phases that almost coincide in the introduced plants *D. muscipula* and its cultivar. Their distribution, ecobiomorphological features, also conditions and methods of their introductions are observed.

It is shown that plants *Dionaea muscipula* Ellis and *D. muscipula* cv. All Red, from the collection O.V. Fomin Botanical garden belong to the Droseraceae Salisb. family, Saxifragales order. It is a perennial, swampy, herbaceous plants with bulbous, short, underground stems and a rosette of root leaves with tightly arranged leaves, amount of 4–7 pcs. The plant's catching apparatus is «closing leaves». The leaf «trap» works in 1/5 minute. The mechanism of this movement is to quickly change the patency of the protoplasm and to a sharp decrease of the turgor of parenchyma cells on the upper side of the leaf plate, along the sides of the main vein. Electrophysiological phenomena occur in the leaf blade with irritation. Our own method of cultivation in the conditions of the protected soil of the temperate zone of Ukraine has been developed, which showed that *D. muscipula* and its cultivar are light-loving plants, that require 4–5 hours of sunlight in summer. In autumn and winter, it provides additional artificial illumination for 15–16 hours a day, creating a level of illumination of at least 5000 lux. At low temperatures (autumn-winter) the leaves «trap» die off and start to grow again in the spring. For the first time, the investigated features of seasonal development in the conditions of the protected soil of the temperate zone of Ukraine are displayed in 8 phenological phases that almost coincide in the introduced plants of *D. muscipula* and its cultivar. The substrate for plants should be loose. To create it, coconut shavings, peat, perlite, river sand and cut moss-sphagnum are used in the following proportions: 3: 1: 1: 0,5: 2. Propagated *D. muscipula* and its cultivars by seeds, infant bulbous stems with leaf rosette or leaf cuttings. Seeds are stratified for 2 months at + 4–5 ° C in the refrigerator. To control pests, spray with water infusions or extracts from plants containing volatile production and baking substances.

Key words: *Dionaea muscipula*, introduction, collection, distribution, biomorphology.

Хижі рослини існують на нашій планеті впродовж багатьох років. У 1769 році відомий англійський натураліст Джон Еллісон зробив перший опис *Dionaea muscipula* Ellis – Венериної мухоловки. В своєму листі, до Карла Ліннея, він уперше описав цю рослину і висловив свою здогадку щодо поїдання нею комах. Винятково цінною стала робота Ч. Дарвіна, з описом природних спостережень над рослинами роду *Dionaea* Ellis та *Drosera* L. влітку 1860 року. Тоді ж, він поставив і ряд лабораторних досліджень, а результати просто приголомшили автора. Ця робота так захопила Ч. Дарвіна, що восени, того ж року, він написав своєму другові Чарзу Ляйеллю: «в теперішній час рослини роду *Dionaea* та *Drosera* цікавить мене більше, ніж походження всіх видів на світі» [11]. Результати цих досліджень були настільки дивовижні, що Ч. Дарвін не наважився зразу опублікувати їх і ще

впродовж багатьох років, не довіряючи своїй майстерності експериментатора, при всякій можливості повторював і доповнював отримані результати досліджень. Тому, багаторічна та кропітка робота, проведена впродовж 15 років, побачила світ у 1875 році у книзі «Insectivorous Plants». Вона стала переломним моментом у історії дослідження комахоїдних рослин та дала поштовх до появи чисельних інших робіт, які значно поглибили і розширили знання про природу адаптацій у цих рослин. Ці дослідження підготували новий науковий напрямок для правильного розуміння та підходу до таких явищ, які спостерігались у адаптаціях цих рослин та дуже важко підтримувались традиційними біологічними уявленнями того часу [13]. А такі риси як висока чутливість до дотику та до хімічних подразнень, передача одержаного збудження по тканинах, різноманітні і досить швидкі хватні рухи для оволодіння здобиччю, і, нарешті, спосіб травлення отриманої живої їжі і споживання продуктів, роботи травних ферментів, раніше вважались властивими лише тваринним організмам [12, 13].

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Об'єктом дослідження були інтродуковані у захищений ґрунт рослини *Dionaea muscipula* Ellis (вхідний номер 139838, введена в колекцію у 2012 році, придбана на фірмі «Едельвейс», Україна, м. Київ) та *Dionaea muscipula* cv. *All Red*. (вхідний номер 139856, введена в колекцію у 2012 році, Україна, м. Одеса). Проведено вивчення біоморфологічних особливостей інтродукованих рослин, інтродукційне прогнозування, модифікацію фенологічних спостережень [5, 8], методів догляду та розмноження в умовах захищеного ґрунту помірної кліматичної зони України [2 - 4]. Систематичний аналіз наведено за системами R. K. Brummitt [10]. Рослини колекції визначались за А. Марилаун фон Кернер [6]; Г. А. Денисовою [1]; Ch. Darwin [11]; W. Goebel [12]; A. Wagner [13] та електронними ресурсами [14, 15]. Характеристику кліматичних умов місць природного поширення складено на основі літературних першоджерел: Д. Х. Кемпбела [7], А. Л. Тахтаджяна [9].

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

До родини Droseraceae Salisb. (Росичкові) входять 4 роди: *Aldrowanda* L. (альдрованда – 1 вид), *Dionaea* Ellis (діонея – 1 вид), *Drosera* L. (росичка – 180–187 видів), *Drosophyllum* Link (дрозофіллум (росолист) – 1 вид) [1, 14]. Родина Droseraceae входить до порядку Saxifragales. Систематичне положення родини представлено на основі аналізу та порівняння 8 систем різних авторів, що належить R. K. Brummitt. За наведеними системами родина відноситься до класу Dicotyledones та має різну кількість родів і видів. Нижче приводимо 8 систем та положення у них родини [10].

DROSERACEAE Salisb. 1808

4 genera. Widespread. Insectivorous herbs, rarely subshrubs.

B&H	POLYPETALAE, CALYCIFLORAE	Rosales, 61 (including Byblidaceae, Roridulaceae)
DT&H	ARCHICHLAMYDEAE	Sarraceniales, 62 (including Byblidaceae, Roridulaceae)
Melc	ARCHICHLAMYDEAE	Sarraceniales, 93
Thor	ROSIDAE	Rosales, Saxifragineae 211
Dahl	ROSIFLORAE	Droserales, 170
Young	ROSIDAE, ROSANAE	Saxifragales, 296
Takh	ROSIDAE, ROSANAE	Droserales, 215
Cron	DILLENIIDAE	Nepenthales, 106

Aldrowanda L.

Dionaea Ellis

Drosera L.

Drosophyllum Link

Адаптації комахоїдних рослин є досить специфічними. В природі *D. muscipula* – це рідкісний «рослинний хижак», що зростає в 700-кілометровому, болотистому ареалі вздовж Північної і Південної Кароліни та Нью-Джерсі (рис. 2). Відома і культурна популяція цих рослин у штаті Флорида, куди в 1930 році було завезено насіння та посіяно. Відмічено, що природні популяції цих рослин внаслідок діяльності людини постійно скорочуються, тому вид входить до списку СИТЕС, положення II, знаходиться під загрозою зникнення, водночас *D. muscipula* є популярною культивованою рослиною, яку вирощують по всьому світу [14].



Рис. 1. Світовий ареал виду *Dionaea muscipula* Ellis.

Родова назва *Dionaea* була дана на честь грецької богині Діонеї (у римлян – Венери), яка за грецькою міфологією була матір'ю Афродіти. В римському варіанті, це Венера – богиня кохання та рослин. Наукову видову назву «*muscipula*» перекладають з латинської мови, як «мишоловка» [14]. Це багаторічна, трав'яниста рослина, із цибулиноподібним, вкороченим,

підземним стеблом та розеткою прикореневого листя (рис. 2, 3). Життєва форма цих рослин – криптофіти, гелофіти, стеноулігінозофіти, ентомофіли, орнітохори та зоохори. Листки в *D. muscipula* є унікальним, ловильним апаратом, який так і називається: листки, що зачиняються.



Рис. 2. Зовнішній вигляд рослин *Dionaea muscipula* Ellis (травень, 2016).



Рис. 3. Зовнішній вигляд рослин *Dionaea muscipula* Ellis із цибулиноподібним стеблом, корінням та листками.

За вегетаційний сезон у рослин формується 7–8 шт. (4 у сіянців) таких ловильних «листіків-пасток» 3–7 см завдовжки (рис. 4). Такий ловильний апарат є тільки у *D. muscipula*, а специфічною його особливістю є лист, який складається з довгого черешка, що має з боків два зелені вирости – «стулки», з досить великою поверхнею і з листової пластинки, відокремленої від широкої частини черешка різким звуженням. Залежно від сезону листки можуть зникати (зимовий період), бути вузькими, маленькими (осінньо-

зимовий) та довгими, з широкими «стулками», що формуються після квітвання рослини (весняно-літній).



Рис. 4. Зовнішній вигляд ловильного апарату у *Dionaea muscipula* Ellis та *D. muscipula* cv. *All Red* (липень, 2017).

Обидві половини листової пластинки в стані спокою нахилені одна до одної під кутом 60–90°. По краях вони облямовані міцними довгими зубцями, загнутими трохи всередину. Крім того, на верхній поверхні обох половинок листка по обидва боки від середньої жилки є по три досить довгих чутливих щетинки (волоски) – тригери, що приводять у рух ловильний апарат (рис. 5. А). Будова цих щетинок дуже своєрідна. Нижня їх частина являє собою коротку ніжку, на якій сидить довга верхня частина (рис. 5. Б). Ці дві половинки листової пластинки відокремлені одна від одної групою сплюснених скоротливих клітин, до яких знизу прилягає пояс великих клітин епідермісу з досить густою протоплазмою. Зовнішні стінки останніх потовщені скрізь, крім середньої частини, внаслідок чого на щетинці є заглибина в вигляді жолобка де і утворюється зчленування. Верхня частина щетинки складається з довгих товстостінних клітин.

При дотику до щетинки ця частина, завдяки своїй міцності, залишається прямою і тільки як важіль передає механічну дію дотику в нижню частину, де й відбувається згин. Особливо великої деформації зазнають, клітини епідермісу навколо жолобка. Ця деформація і є «подразненням», яке поширюється по листовій пластинці і викликає в її клітинах, розміщених при середній жилці, реакцію руху. Вона виявляється в тому, що обидві половинки листової пластинки досить швидко, інколи майже раптово зачиняються. Це відбувається в тому разі, якщо комаха доторкнеться до однієї з щетинок – тригерів. При другому дотику до щетинки – тригера з основи рослини

надходить потужний електричний імпульс, що змушує «пастку» зачинитися. При цьому не має значення чи повторний дотик стосувався однієї й тієї ж щетинки – тригера чи різних – у рослин спрацьовує надійний пусковий механізм «подвійної дії», що дає змогу уникнути випадкового спрацювання, наприклад, від потрапляння дощових крапель (рис. 6. А.). Листок-«пастка» спрацьовує за 0,3-1 сек і повністю закривається протягом 25 сек.



Рис. 5. Збільшений вигляд ловильного апарату у *Dionaea muscipula* Ellis.

А – дві частини листка з облямованими зубцями та з 6-ма тригерами; Б – тригер.

Зубці, чіпляючись один за одного, стуляються не щільно, через що невелика комаха може вилізти назовні. В такому випадку «пастка» відчиняється знову, аби не витрачалась цінна травна рідина на дрібну малопоживну здобич. При потраплянні великої здобичі, листок-«пастка» зачиняється (рис. 6. Б). В такому стані вона перебуває протягом кількох діб, аж поки жертва цілком не розчиниться. Так може відбуватися до 12 разів (для одного листка), але лише за певних умов: коли це не велика здобич. Якщо здобич яка потрапила в пастку велика, то після перетравлення її листок-«пастка» починає поступово гинути [12, 13].

Механізм закриття стулок зводиться до швидкої зміни прохідності протоплазми і до різкого зменшення тургору клітин паренхіми на верхній стороні листової пластинки, по боках головної жилки. Якщо припустити, що об'єм (а, відповідно і тургесценція) цих клітин раптово зменшується, в наслідок різкого збільшення прохідності протоплазми, то це пояснює різке збільшення прохідності протоплазми певних клітин, яке спостерігається у багатьох випадках при швидких рухах рослинних органів і виділенням назовні частини клітинного соку.

Клітини паренхіми нижньої сторони, які розташовані на тій самій ділянці і являються антагоністами верхніх, повинні також раптово збільшуватись у об'ємі або розтягнутися, за принципом стисненої пружини. Наслідком цього повинно бути швидке зачинення («захлопування») обох половинок листової пластинки. Якщо подразнення викликане комахою, яка залізла на поверхню листка, то листок, приходячи в рух, захоплює її своїми двома половинками листових «стулок». При цьому зубці на краях однієї половинки заходять якраз у проміжки між зубцями другої, утворюючи решітку, через яку можуть вислизнути тільки дуже дрібні комахи, а більша, а отже цінніша для рослини здобич втекти не може.



А



Б

Рис. 6. Збільшений вигляд ловильного апарату у *Dionaea muscipula* Ellis.

А – без здобичі; Б – із здобиччю.

Верхня сторона листка густо вкрита сидячими залозками. Піймавши комаху, залозки починають посилено виділяти сік, який містить протеолітичний фермент і мурашину кислоту, потім вони умовно формують «шлунок» та вбирають продукти травлення. Перетравлення мухи або бджоли займає приблизно 10 днів, після цього від такої здобичі залишається пуста хітинова оболонка. Потім листок-«пастка» відкривається і ловильний апарат знову готовий до захоплення здобичі. До нього за час життя в природі потрапляє, в середньому, троє комах. Рух, викликаний дотиком до щетинок – тригерів, відзначається швидкістю, але не приводить до повного змикання половинок листової пластинки, між ними залишається досить значний вільний простір. Речовини висмоктані залозками з тіла комахи, є джерелом хімічного подразнення, яке спричиняє подальший рух, значно повільніший за перший. Це повільний рух припиняється тільки тоді, коли листові пластинки щільно зімкнулися і міцно затиснуть пійману здобич.

Існує дві альтернативні гіпотези ефекту імпульсу, що виникає в «стулках» листових пластинок. За першою – клітини «стулок» швидко

виділяють іони гідроксонія до клітинних стінок, викликаючи їх швидке набрякання шляхом осмосу. За другою – клітини внутрішніх шарів “стулок” та середньої частини листка швидко секретують інші іони, де також, у результаті осмосу виділяється вода, що призводить до колапсу клітин. Цей рух поширюється з залоз по тканинах листка до місця, де проходить рухова реакція, тобто до головної жилки. Інший рух «передачі збудження», викликаного дотиком до чутливих щетинок зв'язаний з передачею електричної енергії [15]. В листовій пластинці *D. muscipula* при подразненні відбувається електрофізіологічні явища, надзвичайно схожі на ті, що спостерігаються при передачі збудження у нервово-мускульному апараті тварин.

В умовах інтродукції нами встановлено, що рослини *D. muscipula* та її культивар починають квітнути, з середини лютого до кінця травня. Квітки (10–12 у однієї рослини) – актиноморфні, двостатеві, білі, п'ятипелюсткові, 2–2,5 см, зібрані у кінцеві малоквіткові суцвіття на верхівці квітконосу довжиною 15–25 см (рис. 7). Ріст його триває 25–30 днів. Верхівкових пиляків 12 на довгих тичинкових нитках. Маточка одна. Квітки вранішнього квітнування, з нижнім слабким запахом. Квітнування однієї квітки (рис. 8 А) триває 2–3 дні.



Рис. 7. Загальний вигляд суцвіття під час квітнування у рослини *Dionea muscipula* Ellis (квітень, 2017).

Завдяки довгому квітконосу квітки розміщені значно вище розетки ловильних листків, бо потенційні запилювачі, які прилітають запилювати квітки, не повинні потрапити до «листок-пасток». Штучне запилення в тепличних умовах, проводили м'яким пензликом. Плід – коробочка (рис. 8 Б), яка розтріскується нерівномірно. Насіння – дрібне, чорне, блискуче (рис. 9). Дозрівання насіння спостерігається впродовж місяця. Засохлі чи невиповнені квітконоси з суцвіттями виснажують рослину, тому їх зрізали в зоні листової розетки.

У ході наших досліджень встановлено особливості сезонного розвитку інтродукованих рослин *D. muscipula* та культивару в умовах захищеного ґрунту помірного клімату України, що відображено в феноспектрах (рис. 10). Тривалість 8 фенологічних фаз дозволяє оцінити розвиток інтродукованих рослин. Впродовж березня місяця спостерігалось весняне відростання, яке на місяць раніше проходить у культивару (лютий). Формування листків «пасток» у виду та культивару спостерігалось впродовж березня. Ця фаза триває у виду до листопада, а у культивару – до вересня. У цьогорічних сіянців фаза формування ловильних листків-«пасток» також триває до листопада, а починається у липні місяці після появи сходів. Фаза бутонізації у виду та культивару співпадає з попередньою фазою (формування листків «пасток»), починається в березні і триває в травні, у культивару – в квітні місяці. Фаза формування квітконосу у виду триває до травня, накладаючись на фазу формування суцвіття. У культивару фаза проходить в квітні. Фаза квітування у виду спостерігається в квітні і триває в травні місяці, у культивару – в квітні місяці. З травня по червень, у виду, проходить фаза зав'язування плодів, у культивару вона спостерігається в травні місяці. Фаза умовного спокою настає, у виду, в листопаді та триває впродовж 3 місяців, до лютого місяця, у культивару, ця фаза починається в вересні і триває до січня місяця включно.



А



Б

Рис. 8. Збільшений вигляд квітки та плоду у рослин *Dionaea muscipula* Ellis.

А – квітка; Б – плід, з дозрілим насінням.

Одже, тривалість фенологічних фаз сезонного розвитку у інтродукованих рослин *D. muscipula* та її культивару майже співпадають, крім фаз весняного відростання та умовного спокою, які починаються на місяць раніше у культивару, формування листків «пасток» – закінчується на

місяць раніше. А фаза формування суцвіття, квітнування та утворення плодів тривають впродовж лише одного місяця.



Рис. 9. Збільшений вигляд насіння *Dionaea muscipula* Ellis.

З досвіду вирощування в умовах захищеного ґрунту помірної кліматичної зони України можна стверджувати, що *D. muscipula* та її культивар світлолюбні рослини. Вони потребують влітку сонячного світла близько 4–5 годин в день. Негативно впливає на рослину зміна положення щодо джерела світла, тому необхідним є постійне місце розташування. Враховуючи «оранжерейний ефект» сонячне світло бажано подавати не пряме, а з незначним затіненням, сіткою (45%). Восени та взимку сітку знімали і проводили додаткове штучне доосвітлення 15–16 годин на добу, створюючи рівень освітленості не менше 5000 лк. Взимку рослини знаходяться в умовному періоді спокою, тому додаткове освітлення проводять залежно від стану рослин. Оптимальна температура для *D. muscipula* влітку – +22–25°C, взимку – +10–15°C. Рослина має підземне цибулиноподібне стебло. При низьких температурах відмічається відмірання ловильних листків, які знову починають відростати навесні.

Оскільки *D. muscipula* – болотяна рослина, ґрунт повинен бути постійно зволуженим. Полив проводили лише з піддона. використовується тала вода або дистильована. Влітку у піддоні воду можна залишати, час від часу змінювати на свіжу, узимку зайву воду з піддона зливають. Рослини вимагають високої вологості повітря, не менше 60–70%, тому аератори, особливо влітку, для підсилення вологості треба встановлювати неподалік від рослин, але так, щоб водяні бризки не потрапляли на листя, а лише зволожували повітря. Пухкий субстрат є найоптимальнішим.

Для його створення використовувалась наступна землесуміш: кокосова дрібна стружка, торф, перліт, річковий пісок, та різаний мох-сфагнум, у

пропорціях 3 : 1 : 1 : 0,5 : 2 відповідно. Цей склад субстрату відповідає рН 5–6. Перед використанням перліту чи піску необхідно промити у проточній воді та бажано вимочити тиждень у дистильованій воді.

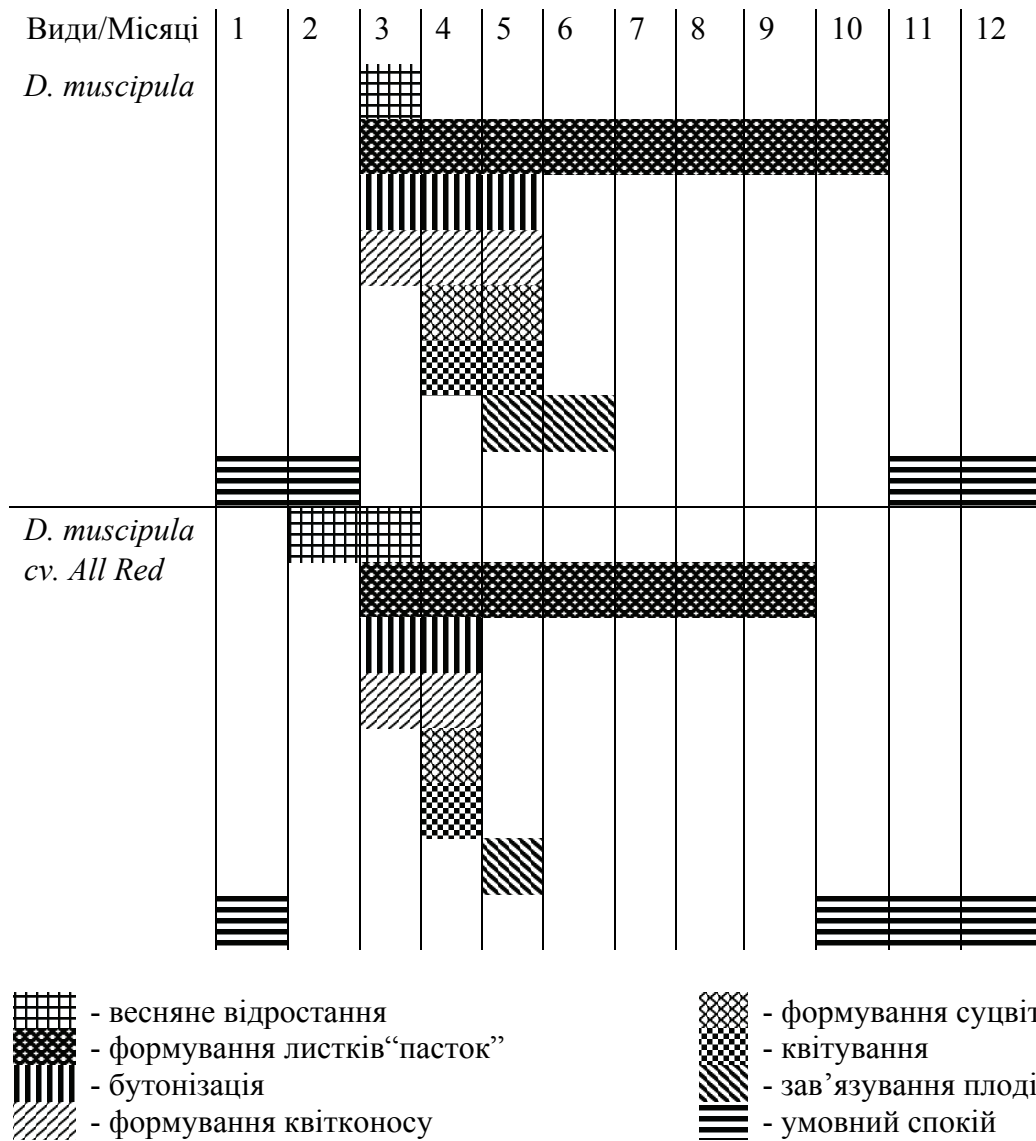


Рис. 10. Феноспектри сезонного розвитку інтродукованих *Dionaea muscipula* Ellis та *D. muscipula* cv. All Red з колекції Ботанічного саду імені академіка О. В. Фоміна.

При вирощуванні рослин в оранжерейних умовах до верхнього шару субстрату додавали кокосову дрібну стружку. Для висадки рослин використовували пластмасові горщики з отворами. Пересадку рослин проводили раз у 2–3 роки, в лютому, до початку фази бутонізації. При цьому знімають сухі листки, чистять коріння від старого субстрату, підбирають глибший горщик більшого об'єму.

Розмноження *D. muscipula* та її культивари можливо проводити насінням, дочірніми цибулиноподібними стеблами з розеткою листків або листовими живцями. Найбільш швидким та простим є поділ цибулиноподібного стебла рослини, яке утворюють дочірні рослини з молодими розетками листків-«пасток». Їх відокремлюють від материнської рослини, яку попередньо виймають з ґрунту, а потім висаджують окремо. Необхідною умовою є наявність у дочірньої рослини було декілька власних корінців. Таке вегетативне розмноження ми проводимо 1 раз на рік і тільки в тих рослин, які мають по декілька добре сформованих дочірніх рослин. Насіннєве розмноження представників роду *Dionaea* проводять зразу після збору насіння. Насіння стратифікують впродовж 2 місяців при температурі +4–5°C в холодильнику. Без стратифікації насіння не проростає. Сіяли у чашки Петрі на торф, зверху. Після проростання проводиться пікіровка у горщики та ставлять у піддони з водою. Наш досвід показує, що краще сіяти одразу у пластикові горщики, з запропонованою вологою землесумішшю. Посів проводили зверху, не присипаючи насіння. Горщики виставляють у щільно зав'язаних целофанових пакетах у холодильник. Там же можна тримати декілька запакованих горщиків з вологою землесумішшю для подальшої пікіровки пророслих сіянців.

Проростання відмічено на 9 день, після виймання горщиків з холодильника. При насіннєвому розмноженні перше квітування настає через рік. Температура повітря при вирощуванні не повинна перевищувати +22–25°C, а взимку +10–20°C. Взимку корисні перепади температури до +9°C в умовах оранжереї їх можна проводити штучно, 2 рази на тиждень (рис. 11).



Рис. 11. Доросла *Dionaea muscipula* Ellis, що культивується в кімнатних умовах у горщику.

Наприкінці лютого, перед початком бутонізації, температуру тримали постійною. В цей час пересушування субстрату для рослин буде згубним. Штучне підживлення – навесні і влітку, в захищеному ґрунті, проводили

2 рази на місяць, годуванням ловильних пасток мухами, бджолами та личинками м'ясних мух. Для тих рослин, що культивуються в кімнатних умовах достатньо годувати ловильні листки, навесні і влітку, один раз на місяць. Восени, з настанням заморозків годівлю слід припинити. Рослини, які утримуються в природних умовах взагалі не підгодовують. Шкідниками в умовах інтродукції є павутинний кліщ, попелиці, борошнистий червчик, трипси, а також, при підвищеній вологості, борошнистороссяні та сажкові гриби.

Хімічні препарати не використовувались. Для боротьби з шкідниками проводили обприскування водними настоянками або витяжками з рослин, що містять фітонциди та пекучі речовини, а саме деревію звичайного, цибулі, часнику, червоного гіркого перецю тощо.

ВИСНОВКИ

Рослини *Dionaea muscipula* Ellis та *Dionaea muscipula* cv. *All Red*, з колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна, входять до родини Droseraceae Salisb., порядку Saxifragales. Це багаторічні, болотні, трав'янисті рослини, з цибулиноподібним, вкороченим, підземним стеблом та розеткою прикореневого листя із щільно розміщеними листками, у кількості 4–7 шт. Ловильний апарат рослини – «листки, що зачиняються». Механізм закриття листка зводиться до швидкої зміни прохідності протоплазми і до різкого зменшення тургору клітин паренхіми на верхній стороні листової пластинки, по боках головної жилки. В листовій пластинці при подразненні відбувається електрофізіологічні явища. В умовах захищеного ґрунту *D. muscipula* та її культивар вимагають влітку сонячного світла 4–5 годин в день. Восени та взимку необхідно проводити додаткове, штучне доосвітлення 15–16 годин на добу, створюючи рівень освітленості не менше 5000 лк. При низьких температурах (осінь-зима) листки-«пастки» відмирають і знову починають відростати навесні. Вперше досліджені особливості сезонного розвитку в умовах захищеного ґрунту помірної зони України, що відображено у 8 фенологічних фазах, які майже співпадають у інтродукованих рослин *D. muscipula* та її культивару. Субстрат для рослин повинен бути пухким. Для його створення використовується кокосова дрібна стружка, торф, перліт, річковий пісок, та різаний мох-сфагнум, в таких пропорціях: 3 : 1 : 1 : 0,5 : 2 відповідно. Розмножують *D. muscipula* та її культивари насінням, дочірніми цибулиноподібними стеблами з розеткою листків або листковими живцями. Насіння стратифікують впродовж 2 місяців при температурі +4–5°C в холодильнику. Для боротьби з шкідниками проводять обприскування водними настоянками або витяжками з рослин, що містять фітонциди та пекучі речовини.

ЛІТЕРАТУРА

1. Денисова ГА. Порядок росянковые (Droseraceae). Жизнь растений. Т. 5, ч. 2. Москва: Просвещение. 1991:171-175.
2. Дідух МЯ, Мазур ТП, Дідух АЯ. Колекція водних, прибережно-водних і комахоїдних рослин Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна та перспективи її використання. Вісн. Київ. ун-ту. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. 2014;32:29-31.
3. Дідух МЯ, Мазур ТП, Дідух АЯ. Колекція комахоїдних рослин в Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна. Природничий альманах. Біологічні науки, вип. 19. Збірник наукових праць. Херсон, 2013:83-93.
4. Дідух МЯ, Дідух АЯ, Мазур ТП. Систематична характеристика колекції комахоїдних рослин Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна (родина Sarraceniaceae Dumort). Природничий альманах. Біологічні науки, вип. 22. Збірник наукових праць. Херсон, 2015:30-34.
5. Катанская ВМ. Методика исследования высшей водной растительности. Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1956. Т. 4, ч. 1: 160-182.
6. Кернер фон Марилаун А. Жизнь растений. С.Пб: Книгоиздательское Товарищество «Просвещение», 1899, Т. 1: 115-154.
7. Кемпбел ДХ. Ботанические ландшафты земного шара. М.: Иностран. литература, 1948. 439 с.
8. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. Бюл. бот. сада АН СССР. 1979. Вып. 113: 3-8.
9. Тахтаджян АЛ. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.
10. Brummitt RK. Vascular plant families and genera. London: R.B.G. Kew, 1992. 732 p.
11. Darwin Ch. Insectivorous plants. 1875. 361 p.
12. Goebel W. Insektivores. Pflanzenbiologische Schilderungen. II-ter Teil. Marburg: N.C. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung, 1891:51-174.
13. Wagner A. Die fleischressenden Pflanzen. Aus Natur- und Geisteswelt, 344, Leipzig. 1911. 128 p.
14. Діонея, Венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) [Електронний ресурс]. Доступно на: <http://cvitka.com/publ/6-1-0-110>.
15. Швидкі рухи рослин. Комахоїдні рослини [Електронний ресурс]. Доступно на: <http://www.life-plants.com/ua/nasekomoyadne-rasteniya.html>

REFERENCES

1. Denisova GA. Poryadok rosyankovye (Droseraceae) [sundews order (Droseraceae).Life of plants] / Zhizn rasteniy. T. 5, ch. 2. M.: Prosveshchenie, 1991:171-175. [in Russian].
2. Didukh MYa, Mazur TP, Didukh AYa. Kolektsiya vodnikh, priberezhno-vodnikh i komakhoidnikh roslin Botaniichnogo sadu im akad. O.V. Fomina ta perspektivi yiyi vikoristannya // Visn. Kiiv. un-tu. Introduktsiya ta zberezhennya roslinnogo riznomanittya. K. 2014;V. 32: 29-31. [in Ukrainian].
3. Didukh MYa, Mazur TP, Didukh AYa. Kolektsiya komahoidnikh roslin v Botanicnomu sadu im. Akad. O. V. Fomina [Collection of insectivorous plants in Botanical garden them. Acad O. V. Fomin]. Pryrodnichiy almanach. Biologycny nauky. V 19. Zbirnyk naukovykh prats. Kherson, 2013:83-93. [in Ukrainian].
4. Didukh MYa, Didukh AYa, Mazur TP. Systematychna haratrystyka komahoidnykh roslin kolektsiyi botanycnogo sadu im. akad.O.V. Fomina (rodyna Sarraceniaceae Dunort.) [Systematical characteristic of carnivorous plants collection in O.V. Fomina Botanical

- garden (Sarraceniaceae Dunort. family)]. Pryrodnichiy almanach. Biologichny nauky. V. 22. Zbirnyk naukovykh prats. Kherson, 2015:30-44. [in Ukrainian].
5. Katanskaya VM. Metodika issledovaniya vysshey vodnoy rastitelnosti / Жизнь пресных вод СССР [Methods of research of higher aquatic vegetation / Life of fresh water of the USSR] / Zhizn presnykh vod SSSR. M.; L., 1956. T. 4, ch. 1. P. 160-182. [in Russian].
 6. Kerner von Marilaun A. Zhizn rasteniy [Life of plants]. S.Pb: Knigoizdatel'skoye Tovarishchestvo «Prosveshchenie», 1899, T. 1:115-154. [in Russian].
 7. Kêmpbel DH. Botanicheskiye landshafty zemnogo shara [Botanical landscapes of the globe]. M.: Inostr. literftura, 1948. 439 p. [in Russian].
 8. Metodica fenologicheskikh nablyudeniyy v botanicheskikh sadakh SSSR [Technique of phenological observations in the botanical gardens of the USSR] // Byul. bot. sada AN SSSR. 1979.V. 113:3-8. [in Russian].
 9. Takhtadzhyan AL. Floristicheskie oblasti Zemli [Floristic areas of the Earth]. L. 1978. 247 p. [in Russian].
 10. Brummitt RK. Vascular plant families and genera. London: R.B.G. Kew, 1992. 732 p.
 11. Darwin Ch. Insectivorous plants. 1875. 361 p.
 12. Goebel W. Insektivorous. Pflanzenbiologische Schilderungen. II-ter Teil. Marburg: N.C. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung, 1891:51-174.
 13. Wagner A. Die fleischressenden Pflanzen. Aus Natur - und Geisteswelt, 344, Leipzig. 1911. 128 p.
 14. Dionaea, Venerina mukholovka [Venus flytrap] (*Dionaea muscipula*). Access mode: <http://cvitka.com/publ/6-1-0-110>.
 15. Shvidki ruhi roslin. [Fast movement of plants] Komakhoidni roslini [Insectivorous plants]. Access mode: <http://www.life-plants.com/ua/nasekomoyadne-rasteniya.html>.

Стаття надійшла до редакції 10.12.2019.

The article was received 10 December 2019.

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-7

УДК 502.172:581.526.45:581.55(477.73)

Конайкова В. О.

РАРИТЕТНИЙ ФІТОЦЕНОФОНД ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА «СЛАНЕЦЬКИЙ СТЕП»

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, м. Київ, Україна
e-mail: konaykova@ukr.net

У зв'язку з впливами негативних факторів на фітоценози, сьогодні важливо охороняти не лише окремі види, а й забезпечувати ценотичну цілісність екосистем. Зелена книга України (далі ЗКУ), як форма науково обґрунтованої охорони рослинних угруповань, затверджує перелік рідкісного фітоценофонду. Тому для природо-охоронних об'єктів визначення складу рідкісних угруповань та моніторинг їхнього стану є важливим напрямом роботи, що дозволяє встановити регіональні особливості території.

В результаті негативного впливу багатьох факторів на рослинність, особливо руйнівним для степів є антропогенний, постає проблема збереження біорізноманіття. Для цього необхідно забезпечувати охороною не лише рідкісні види, а й фітоценози. Тому для природоохоронних установ важливо мати перелік рідкісних угруповань, що дає можливість відстежувати зміни рослинності. У природному заповіднику «Сланецький степ» фітоценотичний моніторинг був розпочатий у 1996 році. Дана стаття представляє результати продовження моніторингу степової рослинності природного заповідника. Для досліджуваної території вже визначений список формацій рідкісних фітоценозів, проте перелік асоціацій не зазначався в літературі. Узагальнивши інформацію з літературних джерел та використовуючи власні дані, автором встановлено, що на сьогодні рідкісний фітоценофонд заповідника налічує 15 асоціацій з 6 формацій, включених до Зеленої книги України. Також описано структуру та флористичний склад угруповань, наведений перелік созофітів для кожної формації. Найбільш поширеними на території заповідника є асоціації *Stipetum (capillatae) botriochloosum (ischaemi)*, *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)*, *Stipetum (capillatae) stiposum (lessingianaе)*, *Stipetum (lessingianaе) festucosum (valesiacaе)*, угруповання *Stipetum (tirsae) festucosum (valesiacaе)* трапляються вкрай рідко, зафіксовано лише два локалітети. Встановлено, що у порівнянні із вихідним станом збільшилася площа угруповань *Stipeta lessingianaе* та *Stipeta capillatae*. Однак не було виявлено синтаксони *Genisteta scythicae* та *Amygdalate nanae*. Види *Caragana scythica* та *Amygdalus nana* трапляються в складі ковилових угруповань, однак не є ценозоформуєчими.

Ключові слова: Зелена книга, природний заповідник, степ, рідкісні угруповання.

Konaykova V. O.

RARE PHYTOCOENOSES OF THE «YELANETSKYI STEP NATURE RESERVE»

Due to the effects of negative factors on the phycenoses, it is important today to protect not only individual species but also to ensure the coenotic integrity of ecosystems. The Green Paper of Ukraine (hereinafter ZKU), as a form of scientifically substantiated protection of plant communities, approves the list of rare phytocenoses.

*As a result of many factors that have a negative impact on vegetation, especially the anthropogenic factor is damaging for the stepic ecosystems, the problem of biodiversity conservation is emerging. But not only rare species but also phytocoenoses are to be protected. That is why for nature conservation agencies is important to have a list of rare communities that allows to monitor the vegetation changes. At the Yelanetsky Steppe Nature Reserve phytocoenotic monitoring has been started in 1996. This article presents the results of continuing observation of the steppe vegetation in the nature reserve. A list of rare formations has already been determined for the studied area, but the list of associations has not been mentioned in the literature. Summarizing the information from the literature and using own data, the author has established that today the rare phytocoenoses of the reserve are represented by 15 associations from 6 formations included to the Green Data Book of Ukraine. The structure and floristic composition of the communities are also described, and a list of protected species for each formation is given. The associations *Stipetum (capillatae) botriochloosum (ischaemi)*, *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiaca)*, *Stipetum (capillatae) stiposum (lessingiana)*, *Stipetum (lessingiana) festucosum (valesiaca)* are the most common on the reserve territory. Also was established, that *Stipetum (tirsae) festucosum (valesiaca)* communities are extremely rare, with only two localities recorded. It was found that the area of the *Stipeta lessingiana* and *Stipeta capillatae* communities were increased in compare with the original state. However, no syntaxa of formations *Genisteta scythicae* and *Amygdalate nanae* were detected. The species *Caragana scythica* and *Amygdalus nana* occur within the feather grass communities.*

Keywords: green Data Book , nature reserve, steppe, rare communities.

У зв'язку з впливами негативних факторів на фіоценози, сьогодні важливо охороняти не лише окремі види, а й забезпечувати ценотичну цілісність екосистем. Зелена книга України (далі ЗКУ), як форма науково обґрунтованої охорони рослинних угруповань, затверджує перелік рідкісного фітоценофонду [3]. Тому для природо-охоронних об'єктів визначення складу рідкісних угруповань та моніторинг їхнього стану є важливим напрямом роботи, що дозволяє встановити регіональні особливості території.

Природний заповідник «Єланецький степ», заснований у 1996 році і був розширений у 2016 році. Його рослинність була обстежена за домінантним підходом О.В.Костильовим у 1987 [6] та двічі інвентаризована В.С.Ткаченком за методикою фітоценотичного моніторингу (у 1996 та 2006 роках) [9, 10]. На основі згаданих досліджень був складений перелік формацій, які занесені до Зеленої книги України [5], згідно якого в межах заповідника було виявлено 7 формацій: угруповання формації дрока скіфського (*Genisteta scythicae*), угруповання формації карагани скіфської (*Caraganeta scythicae*), угруповання формації ковили Лессінга (*Stipeta lessingiana*), угруповання формації ковили вузьколистої (*Stipeta tirsae*), угруповання формації ковили української (*Stipeta ucrainicae*), угруповання формації ковили волосистої (*Stipeta capillatae*), угруповання формації ковили найкрасивішої (*Stipeta pulcherrimae*).

Оскільки дані про рідкісні асоціації раніше не згадувалися в літературних джерелах, метою даної роботи було встановлення списку

асоціацій наведених в ЗКУ та особливостей рідкісних угруповань на території заповідника. Публікація представляє результати досліджень, які отримані внаслідок продовження розпочатого у 1996 році фітоценотичного моніторингу (10-тирічний термін відповідає періодичності обстеження території), та фіксування вихідного стану рослинності на приєднаній у 2016 році території.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Протягом 2016-2019 рр. автором були проведені дослідження рослинності на території заповідника «Єланецький степ», виконувалися геоботанічні описи за класичною методикою опису угруповань (розміри ділянок для трав'яних угруповань – 100 м²) [7]. Для кожного опису визначалися загальне проективне покриття, кількість ярусів та їхня висота. Перелік формацій та асоціацій наведений згідно із ЗКУ. Список созофітів складений відповідно до Червоної книги України [4]. Латинські назви видів подані за таксономічним зведенням [11].

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Природний заповідник «Єланецький степ» входить до важливих ботанічних територій України [12]. Розташований у Миколаївській області на території трьох районів: Єланецького (1675,7 га), Новоодеського (1297,48 га), Вознесенського (37,47 га), загальна площа території становить 3010,65 га.

За фізико-географічним районуванням досліджувана територія належить до степової зони, Дністровсько-Дніпровського краю, Південно-Придніпровської схилово-височинної області [8].

За геоботанічним районуванням – до Євразійсько-степової області, Понтичної степової провінції, Чорноморсько-Азовської підпровінції, Бузько-Дніпровського округу різнотравно-злакових степів, байрачних лісів та рослинності гранітних відслонень, Новобузько-Вознесенського геоботанічного району [1, 2].

Раритетний фітоценофонд ПЗ «Єланецький степ» налічує п'ятнадцять раритетних асоціацій шести формацій степової рослинності. Далі наведено характеристику виявлених синтаксонів.

Угруповання формації дрока скіфського (*Genisteta scythicae*).

Представлені однією асоціацією *Genistetum (scythicae) jurineosum (brachycephalae)*. Томілярні одноярусні угруповання. Загальне проективне покриття досягає 75%, з яких 30–35% припадає на домінанта *Genista scythica*, 15–20% – на співдомінанта угруповання – *Jurinea brachycephala*. Постійними фітокомпонентами травостою є степові та петрофітно-степові види, а саме: *Stipa pulcherrima*, *Festuca valesiaca*, *Crinitaria villosa*, *Convolvulus lineatus*, *Salvia nutans*, *Astragalus ucrainicus*, *Astragalus albidus*, *Centaurea marschalliana*.

Созофіти: *Genista scythica*, *Scutellaria verna*, *Stipa pulcherrima* – ЧКУ (2009).

Угруповання формації ковили волосистої (*Stipeta capillatae*).

Включає 4 асоціації: *Stipetum (capillatae) botriochloosum (ischaemi)*, *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiaca)*, *Stipetum (capillatae) caraganosum (fruticis)*, *Stipetum (capillatae) stiposum (lessingiana)*.

Угруповання формації представляють демураційні стадії відновлення перелогів на розораних плакорях, або приурочені до приплакорних некрутих (2–5°) схилів. Рослинний покрив добре сформований, має проективне покриття 80–95%, покриття підстилки (10–30%). Загалом структура асоціацій та флористичний склад є подібними. Травостій, зазвичай, двоярусний. Перший ярус висотою близько 1м поділяється на два під'яруси. Домінантами першого під'ярусу (60–100 см заввишки) є *Stipa capillata* – 50%, для асоціації *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiaca)* також *Festuca rupicola* – 30%, співдомінантом в асоціації *Stipetum (capillatae) stiposum (lessingiana)* виступає *Stipa lessingiana* – 10–20%, присутні степові види *Salvia nutans*, *Thalictrum minus*. У другому під'ярусі (20–40 см) домінують *Festuca valesiaca* в асоціації *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiaca)*, *Botriochloa ischaemum* (30–40%) в асоціації *Stipetum (capillatae) botriochloosum (ischaemi)* або *Caragana frutex* (25 – 30%) в асоціації *Stipetum (capillatae) caraganosum (fruticis)*, наявний злак *Koeleria cristata* та види степового різнотрав'я – *Adonis vernalis*, *Euphorbia seguireana*. У другому ярусі (до 20 см) звичайно переважають *Potentilla arenaria*, *Thymus dimorphus*, *Salvia nemorosa*. Також присутні бур'янові види *Marubium praecox*, *Lamium amplexicaule*, *Sonchus oleraceus*, *Artemisia austriaca*.

Созофіти: *Adonis vernalis*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana* – ЧКУ (2009).

Угруповання формації ковили вузьколистої (*Stipeta tirsae*).

Наявна одна асоціація *Stipetum (tirsae) festucosum (valesiaca)*. Малопоширене угруповання, зафіксовано декілька локалітетів. Травостій досить щільний (проективне покриття 85-90%). Угруповання двоярусні. Перший під'ярус першого ярусу (50–80 см) формують види *Stipa tirsae* (30–40%) та *S. capillata* волосистої (2–3%), *Salvia nutans*, *Thalictrum minus*, *Phlomis pungens*, *Elytrigia intermedia*, *E. repens* та інші лучностепові види, а саме:

Filipendula vulgaris, *Bromopsis inermis*, *Gallium ruthenicum*, *Medicago romanica* та ін. Другий під'ярус першого ярусу (25–50 см) утворений співдомінантом *Festuca valesiaca* із покриттям 15–20%, та видами різнотрав'я та злаками, такими як, *Crinitaria villosa*, *Euphorbia seguieriana*, *Achillea setacea*, *Falcaria vulgaris*, *Veronica steppacea*. У другому ярусі (заввишки до 25 см) переважають види *Thymus dimorphus*, *Teucrium chamaedrys*, *Adonis vernalis*.

Созофіти: *Adonis vernalis*, *Stipa tirsia*, *S. capillata* – ЧКУ (2009).

Угруповання формації ковила Лессінга (*Stipeta lessingiana*).

Представлені чотирма асоціаціями – *Stipetum (lessingiana) festucosum (valesiaca)*, *Stipetum (lessingiana) caraganoso (fruticis) – festucosum (valesiaca)*, *Stipetum (lessingiana) salviosum (nutantis)*, *Stipetum (lessingiana) stiposum (ucrainica)*.

Угруповання формації приурочені до нерозораних схилів балок середньої крутизни (5–10°). Рослинний покрив добре сформований, проективне покриття 80–90%. Травостій переважно одноярусний,

Stipetum (lessingiana) festucosum (valesiaca) найбільш поширена асоціація формації. Перший під'ярус (60 – 90 см) утворюють *Stipa capillata* (15–20%), *Bromopsis riparia* (5–10%), *Euphorbia seguieriana*, *Phlomis tuberosa*, *Sisymbrium polymorphum* та ряд інших степових злаків і різнотравних фітокомпонентів. До другого під'ярусу (30 – 60 см) входять головні едифікатори *Stipa lessingiana* (30–50%), *Festuca valesiaca* (20–40%), деякі ксерофільні щільнодернинні злаки, як *Koeleria cristata* (5–10%), а також численні види степового різнотрав'я – *Medicago romanica*, *Adonis vernalis*, астрагал *Astragalus dasyanthus*, *Galatella villosa*, *Stachys transsilvanica*, *Salvia nemorosa*, *Oxytropis pilosa*, *Marrubium praecox*.

В асоціаціях *Stipetum (lessingiana) salviosum (nutantis)* та *Stipetum (lessingiana) stiposum (ucrainica)* перший під'ярус формують *Salvia nutans* (20–25%) та *Stipa ucrainica* (30–40%) відповідно. Також для цих асоціацій характерний третій під'ярус (заввишки до 30 см), для якого звичайними є *Inula hirta*, *Iris pumila*, *Veronica steppacea*, *V. austriaca*, *Thymus dimorphus*, *Euphorbia stepposa* та ін.

В асоціації *Stipetum (lessingiana) stiposum (ucrainica)* чагарниково–степові види *Caragana frutex* та *Chamaecytisus graniticus* формують чагарниковий ярус. Помітно зменшується кількість видів різнотрав'я у порівнянні з іншими асоціаціями.

Созофіти: *Adonis vernalis*, *Astragalus dasyanthus*, *Chamaecytisus graniticus*, *Stipa capillata*, *S. lessigiana* – ЧКУ (2009).

Угруповання формації ковила найкрасивішої (*Stipeta pulcherrimae*)

Формація представлена двома асоціаціями: *Stipetum (pulcherrimae) festucosum (valesiaca)*, *Stipetum (pulcherrimae) jurinosum (brachycephalae)* – на вапняках, крейді.

Угруповання формації ковили найкрасивішої займають пологі схили, перегини балок або нерозорані приплакорні ділянки, плакори. Травостій щільний, дернини потужні, загальне проективне покриття становить 80–90 %, покриття підстилки 10–15%. Угруповання *Stipetum (pulcherrimae) festucosum (valesiacaе)* є одноярусним, в яких виділяються три під'яруси. Перший під'ярус (40–90 см) утворюють *Stipa pulcherrima* (30–60%), часто із співдомінуванням *S. ucrainica* (20–30%), а також *S. capillata* (5–10%), *Salvia nutans* (1–5%), та степове різнотрав'я: *Phlomis tuberosa*, *Centaurea orientalis*, *Euphorbia seguieriana*, *Echium russicum*, *Sisymbrium polymorphum*. До другого під'ярусу (30–40 см) входять *Stipa lessingiana*, і ксерофільні щільнодернинні злаки: співдомінант *Festuca valesiaca* (25–30%), *Koeleria cristata*, а також види степового різнотрав'я – *Medicago romanica*, *Galatella villosa*, чистець трансільванський *Stachys transsilvanica*, *Salvia nemorosa*, *Marrubium praecox*. У третьому під'ярусі (до 30 см) звичайними є *Inula hirta*, *Iris pumila*, *Veronica steppacea*, *V. austriaca*, *Thymus dimorphus*, *Astragalus austriacus*, *A. onobrychis*.

Загальне проективне покриття петрофітного варіанта *Stipetum (pulcherrimae) jurinosum (brachycephalae)* більш розріджене (60–70%). В декількох локалітетах *Amygdalus nanae* утворює чагарниковий під'ярус. На ділянках із більшим вмістом вапняку трапляється синьозелена водорість *Nostoc commune*.

Созофіти: *Echium russicum*, *Crambe tataria* – Європейський червоний список, *Stipa pulcherrima*, *S. lessingiana*, *S. ucrainica*, *S. capillata* – ЧКУ (2009).

Угруповання формації ковили української (*Stipeta ucrainicae*)

Включає три асоціації: *Stipetum (ucrainicae) festucosum (valesiacaе)*, *Stipetum (ucrainicae) stiposum (capillatae)*, *Stipetum (ucrainicae) stiposum (lessingianae)*.

Угруповання формації представлені на нерозораних плакорах, та формують проміжну смугу на перегинах та у верхніх частинах схилів. На крутих схилах домінування ковили української часто поєднується з домінуванням бородача звичайного. Структура та флористичний склад асоціацій подібні. Травостій одноярусний, розділяється на два–три під'яруси. Загальне проективне покриття (50–80%). До першого під'ярусу (30–70 см) входять переважно щільнодернинні злаки, зокрема *Stipa ucrainica*, (30–50%), *S. capillata* (20–30%) або *S. lessingiana* (20–25%), та види степового різнотрав'я: *Salvia nutans*, *Jurinea arachnoidea*, *Medicago romanica*, *Bellevalia sarmatica*, *Eryngium campestre*, *Euphorbia seguieriana*, *Sisymbrium polymorphum*, *Goniolimon tataricum*, *Astragalus odessanus*. Другий під'ярус заввишки 10 – 30 см формують: *Festuca valesiaca* (25–30%), *Koeleria cristata*, *Astragalus henningii*, *Galatella villosa*, *Crambe tataria* та інші види різнотрав'я. Третій під'ярус (до 10 см) складається зі степового різнотрав'я: *Iris pumila*, *I.*

pontica, *Erodium cicutarium*. Поверхня ґрунту на міждернинних проміжках часто вкрита мохами – *Syntrichia ruralis*.

Созофіти: *Astragalus henningii*, *Crambe tatartica* – Європейський червоний список; *Astragalus odessanus*, *Iris pontica*, *Stipa ucrainica*, *S. capillata*, *S. lessingiana* – ЧКУ (2009).

Окрім охарактеризованих синтаксонів для заповідника наводили угруповання формацій *Genisteta scythicae* та *Amygdalate nanae*. Їхня наявність на сьогодні не підтверджується. Види *Caragana scythica* та *Amygdalus nana* трапляються в складі ковилових угруповань, однак не є ценозоформуючими видами, оскільки покриття, як правило, становить не більше 5–10 відсотків в описі.

ВИСНОВКИ

У результаті проведеного дослідження визначено структуру, флористичний склад та участь созофітів для 15 асоціацій 6 формацій. Найбільш поширеними на території заповідника є асоціації *Stipetum (capillatae) botriochloosum (ischaemi)*, *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)*, *Stipetum (capillatae) stiposum (lessingianaе)*, *Stipetum (lessingianaе) festucosum (valesiacaе)*. Для асоціації *Stipetum (tirsae) festucosum (valesiacaе)* знайдено лише два локалітети. У порівнянні із вихідним станом збільшилася площа угруповань *Stipeta lessingianaе* та *Stipeta capillatae*. Однак не було виявлено синтаксони *Genisteta scythicae* та *Amygdalate nanae*.

ЛІТЕРАТУРА

1. Барбарич АІ, редактор. Геоботанічне районування Української РСР. АН УРСР, Ін-т ботаніки ім. М. Г. Холодного. Київ: Наукова думка; 1977. 304 с.
2. Дідух ЯП, Шеляг-Сосонко ЮР. Геоботанічне районування України та суміжних територій. Український ботанічний журнал. 2003;60(1):6-17.
3. Дідух ЯП, редактор. Зелена книга України. Київ: Альтерпрес. 2009. 448 с.
4. Дідух ЯП, редактор. Червона книга України. Рослинний світ. Київ: Глобалконсалтинг. 2009. 900 с.
5. Коломійчук ВП, Мойсієнко ІІ, Деркач ОМ, Бойко ТО. ПЗ Єланецький степ. В кн.: Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.1. Біосферні заповідники. Природні заповідники. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр. 2012:124-138.
6. Костильов ОВ. Рослинність запроектованого заповідника «Єланецький». Український ботанічний журнал. 1987;44(2):77-81.
7. Лавренко ЕМ, Корчагин АА, редакторы. Полевая геоботаника. Том 3. Ленинград: Наука. 1964. 532 с.
8. Маринич АМ, редактор. Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование. Київ: Наукова думка; 1985. 224 с.
9. Ткаченко ВС., Сиротенко ПО. Вихідний стан рослинності «Єланецького степу» в системі фітоценотичного моніторингу. Український ботанічний журнал. 1999;56(6):623-629.
10. Ткаченко ВС. Структурні зміни в рослинному покриві «Єланецького степу» за перше десятиліття існування. Чорноморський ботанічний журнал. 2009;5(3):319-332.

11. Mosyakin SL, Fedoronchuk MM. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev; 1999. 346 p.
12. Onyshchenko VA, editor. Important Plant Areas of Ukraine. Kyiv: Alterpress; 2017. 376 p.

REFERENCES

1. Barbarych AI, editor. Heobotanichne raionuvannia Ukrainskoi RSR. [Geobotanical zoning of the Ukrainian SSR]. Kyiv: Naukova dumka; 1977. 304 p. [in Ukrainian].
2. Didukh Ya.P, Sheliah-Sosonko Yu.R. Heobotanichne raionuvannia Ukrainy ta sumizhnykh terytorii. [Geobotanical zoning of Ukraine and adjusting territories]. Ukrainskyi botanichnyi zhurnal. 2003; 60(1): 6-17. [in Ukrainian].
3. Didukh YaP, editor. Zelena knyha Ukrainy. [Green Data Book of Ukraine]. Kyiv: Alterpres; 2009. 448 p. [in Ukrainian].
4. Didukh YaP, editor. Chervona knyha Ukrainy. Roslynni svit. [Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom]. Kyiv: Hlobalkonsaltynh; 2009. 900 p. [in Ukrainian].
5. Kolomiychuk VP., Moysiyenko II., Derkach OM., Boiko TO. PZ Yelanetskyi step. In: Fitoriznomanittia zapovidnykiv i natsionalnykh pryrodnykh parkiv Ukrainy. Ch.1. Biosferni zapovidnyky. Pryrodni zapovidnyky. [Yelanetskyi step nature reserve. In: Phyto-diversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine Part 1. Biosphere Reserves. Nature Reserves] Ed. VA. Onyshchenko, TL. Andriienko. Kyiv: Fitosotsiotsentr; 2012. P. 124-138. [in Ukrainian].
6. Kostyliov OV. Roslynnist zaproektovanoho zapovidnyka «Ielanetskyi». [Vegetation of the designed Yelanetskyi Reserve] Ukrainskyi botanichnyi zhurnal. 1987; 44(2): 77-81. [in Ukrainian].
7. Lavrenko EM, Korchagin AA, editors. Polevaja geobotanika. Tom 3. [Field geobotany. Vol. 3]. Leningrad: Nauka; 1964. 532 p. [in Russian].
8. Marinich AM, editor. Priroda Ukrainskoj SSR. Landshafty i fiziko-geograficheskoe rajonirovanie. [The nature of the Ukrainian SSR. Landscapes and physical-geographical zoning.]. Kiev: Naukova dumka; 1985. 224 p. [in Russian].
9. Tkachenko VS., Syrotenko PO. Vykhidnyi stan roslynnosti «Ielanetskoho stepu» v systemi fitotsenotychnoho monitorynhu. [The initial status of vegetation of Elanetsky steppe vegetation in the phytocenological monitoring system]. Ukrainskyi botanichnyi zhurnal. 1999; 56(6): 623-629. [in Ukrainian].
10. Tkachenko VS. Strukturni zminy v roslynnomu pokryvi «Ielanetskoho stepu» za pershe desiatylittia isnuvannia. [Changes in vegetation structure of «Yelanetsky steppe» during the first decade since it has become protected]. Chornomorskyi botanichnyi zhurnal. 2009; 5(3): 319-332. [in Ukrainian].
11. Mosyakin SL, Fedoronchuk MM. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev; 1999. 346 p.
12. Onyshchenko VA, editor. Important Plant Areas of Ukraine. Kyiv: Alterpress; 2017. 376 p.

*Стаття надійшла до редакції 04.12.2019.
The article was received 04 December 2019.*

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-8

УДК: 581.526.32:504

Кундельчук О. П., Давидов О. В.

ЕКОЛОГІЯ МОРСЬКИХ ТРАВ РОДУ ЗОСТЕРА (*ZOSTERA*)

Херсонський державний університет, кафедра екології та географії,
м. Херсон, Україна,

E-mail: kundelchuk@mail.univ.kiev.ua; svobodny.polet2012@gmail.com

*Дніпровсько-Каркінітська берегова область Чорного моря характеризується поширенням другорядних мілководних заток (Ягорлицька, Тендрівська, Джарилгацька, Каркінітська та ін.), які істотно відокремлені акумулятивними формами від відкритих акваторій даного моря. Характерною рисою перелічених заток є формування в береговій зоні специфічних форм рельєфу, до яких належать фітогенні пляжі та кліфи, які складені відмерлими рештками морської трави роду зостера (*Zostera*). Встановлено, що відповідні фітогенні утворення виступають «каталізаторами» накопичення в береговій зоні наносів не хвильового поля (мули, глини).*

Під час багатолітніх польових досліджень берегових зон наведених заток, визначився стійкий тренд до їх замулення і одночасне збільшення кількості решток морських трав. Цей процес є вкрай небезпечним, оскільки він змінює основи функціонування аквальних біогеоценозів, впливаючи як на тваринні, так і на рослинні організми. Відповідно, накопичення решток морської трави зумовлює еволюцію заток регіону. Причини збільшення кількості решток морських трав роду зостера на узбережжі заток Дніпровсько-Каркінітської берегової області Чорного моря досі не встановлені. Саме тому існує об'єктивна потреба в дослідженні ролі морських трав роду зостера в розвитку біогеоценозів прибережних акваторій різних складових частин Світового океану і визначенні факторів, які впливають на життєздатність означених морських трав.

*На підставі аналізу літературних даних було встановлено, що в сучасних умовах морські трави роду *Zostera* занепадають через стрес затінення, зростання температури навколишнього середовища, через високі концентрації органічних речовин у воді, нестачу кисню у воді і донних відкладеннях, через забруднення води важкими металами та гербіцидами. При цьому багато видів морських трав роду *Zostera* (але – не всі) здатні адаптуватися до існуючих стресових умов, що, однак, не завжди є сприятливим для морських екосистем в цілому. Зокрема, накопичення в тканинах морських трав важких металів та гербіцидів може негативно позначитися на організмах наступних трофічних рівнів.*

*Визначення повного переліку факторів, які викликають масову загибель морських трав роду *Zostera* на узбережжі заток Дніпровсько-Каркінітської берегової області Чорного моря, потребує подальших експедиційних досліджень, які заплановано.*

Ключові слова: морські трави, рід *Zostera*, причини вимирання.

Kundelchuk O. P., Davydov O. V.

**ECOLOGY OF SEAGRASSES OF THE GENUS EELGRASS
(ZOSTERA)**

The Dnieper-Karkinit coastal region of the Black Sea is characterized by the distribution of secondary shallow bays (Yagorlytska, Tendra, Dzharlygach, Karkinit, etc.), which are significantly separated by accumulative forms from the open waters of this sea. The characteristic feature of the listed bays is the formation in the coastal zone of specific landforms such as phytogenic beaches and cliffs, which are composed of dead remains of the seagrass of the genus Zostera (Zostera). It is established that the corresponding phytogenic formations act as «catalysts» of accumulation of sediments of the non-wave field (silt, clay) in the coastal zone.

During many years of field researches of the coastal zones of these bays, a steady trend towards their siltation and a simultaneous increase in the number of seagrasses remnants have been identified. This process is extremely dangerous because it changes the basics of functioning of aquatic biogeocenoses, affecting both animals and plant organisms. Accordingly, the accumulation of seagrass remnants causes the evolution of the gulfs of the region. The reasons for the increase in the number of seagrasses remnants of the genus Zoostera on the bays' coast of the Dnieper-Karkinit coastal area of the Black Sea have not yet been established. That is why there is an objective need to investigate the role of seagrasses of the genus Zostera in the development of biogeocenoses of coastal waters of different parts of the World ocean and to determine the factors that influence the viability of these seagrasses.

Based on the analysis of literature data, it has been established that in modern conditions the seagrasses of the genus Zostera are declining because of the stress of shading, increasing environmental temperature, due to high concentrations of organic substances in water, lack of oxygen in the water and bottom sediments, due to water pollution by heavy metals and herbicides. However, many species of seagrasses of the genus Zostera (but not all) are able to adapt to existing stress conditions, which is not always favorable to marine ecosystems in general. In particular, the accumulation of heavy metals and herbicides in seagrass tissues may adversely affect organisms of the following trophic levels.

Determining the full number of factors that cause mass destruction of seagrasses of the genus Zostera on the bays' coast of the Dnieper-Karkinit coastal area of the Black Sea requires further expeditionary studies, which are planned.

Keywords: *seagrasses, genus Zostera, extinction's reasons, mechanisms of adaptation to environmental stressors, shallow bays of the Black Sea, phytogenic landforms.*

В північно-західній частині Чорного моря, від Кінбурнської коси до Бакальської, розташована Дніпровсько-Каркінітська лопатева берегова область. Природною ознакою відповідної берегової області є поширення другорядних мілководних заток, які істотно відокремлені акумулятивними формами від відкритих акваторій даного моря [2, 4]. До відповідних заток належать: Ягорлицька, Тендрівська, Джарилгацька, Каркінітська та ін. (рис. 1).

Характерною рисою перелічених заток є поширення в береговій зоні специфічних форм рельєфу, до яких належать фітогенні пляжі та кліфи, які складені відмерлими рештками морської трави роду зостера (*Zostera* L.) [1]. Відповідні утворення мають не лише морфологічну особливість, вони також

характеризуються літодинамічною специфікою. Справа в тому, що відповідні фітогенні утворення виступають «каталізаторами» накопичення в береговій зоні наносів не хвильового поля (мули, глини), що є не характерним для більшості берегів Світового океану.

Під час багатолітніх польових досліджень берегових зон наведених заток, визначився стійкий тренд до їх замулення та одночасне збільшення кількості решток морських трав. Цей процес є вкрай небезпечним, тому що він змінює основи функціонування аквальних біогеоценозів, впливаючи як на тваринні, так і на рослинні організми. Відповідно, накопичення решток морської трави зумовлює еволюцію заток регіону. Причини збільшення кількості решток морських трав роду зостера на узбережжі заток Дніпровсько-Каркінітської берегової області Чорного моря досі не встановлені.



Рис. 1. Географічне розташування Дніпровсько-Каркінітської лопатевої берегової області та специфічні форми рельєфу: а) простий фітогенний пляж; б) складний фітогенний пляж; в) фітогенний кліф (фото Давидова О.) (розроблено на базі ресурсу Google Earth).

Саме тому, на наш погляд, існує об'єктивна потреба в визначенні факторів, які впливають на життєздатність морських трав, і в аналізі екологічного місця та значення морських трав роду зостера для розвитку біогеоценозів прибережних акваторій інших складових частин Світового океану.

1. Походження морських трав. Морські трави – це поліфілетична група однодольних квіткових рослин, які адаптувалися до повністю підводного способу життя. Морські трави належать до порядку *Alismatales*, який включає

11 родин прісноводних видів і 4 морських родин: *Posidoniaceae*, *Zosteraceae*, *Hydrocharitaceae*, *Cymodoceaceae*, які з'явилися в Крейдяному періоді [99]. Сучасна група морських трав складається з 60 видів, більшість з яких схожі на наземні трави родини *Poaceae*.

Молекулярний аналіз всього порядку *Alismatales* показав, що наземні трави ставали аквальними від загального предка не менше трьох разів за механізмом паралельної еволюції [63]. При цьому адаптація до життя в морі призвела у морських трав до втрати ряду генів. Наприклад, аналіз генома камки морської (*Zostera marina* L.) показав, що в процесі адаптації до життя у воді ці рослини втратили гени вуст'їчного апарату, гени біосинтезу терпеноїдів і етиленової сигналізації, гени захисту від ультрафіолетових променів і гени фітохромів для сприйняття далекого червоного світла. Крім того, в будові їх клітинних стінок з'явилася схожість з водоростями [76].

З якими проблемами зіткнулися наземні рослини після переходу до життя у воді? По-перше, це нестача світла і зміна довжини світлової хвилі у водному середовищі в порівнянні з наземними умовами проживання. Важливо відзначити, що морські квіткові трави дуже чутливі до нестачі світла внаслідок свого наземного походження [31, 78]. Крім того, корені морських трав знаходяться в анаеробних умовах, оскільки морські седименти бідні на кисень, і при недостатньому транспортуванні кисню від пагонів до коренів - морські трави переходять до ферментативного анаеробного метаболізму. У воді також існує проблема отримання достатньої кількості вуглекислого газу для живлення рослини. В наслідок цього – морські трави почали засвоювати вугільну кислоту замість вуглекислого газу. У водних умовах у квіткових рослин виникає проблема і з розмноженням. Тому, морські трави перейшли до гідрофільного запилення. Крім того, морські трави також зіткнулися з проблемою високої солоності води [99].

2. Екологічна роль морських трав і сучасний стан екосистем з морськими травами. Морські трави є екосистемами високої продуктивності, які забезпечують місця проживання для багатьох екологічно і економічно важливих видів організмів [46, 52, 95]. Крім того, морські трави є дуже важливими для прибережних територій – вони стабілізують берегову лінію і запобігають ерозії берега [14], відіграють важливу роль в рециркуванні речовин [22] і є найважливішим резервуаром вуглецю на планеті [73].

Сьогодні морські трави переживають глобальну кризу [78]: 29% морських трав вже зникло [90, 97] і 14% всіх видів морських трав знаходяться на межі вимирання [90].

Морські трави, і в першу чергу *Z. marina*, в естуаріях узбережжя Масачусетса (США) починаючи з 1995 р деградують зі швидкістю 3–5% на рік (% скорочення площ зростання) [23]. Аналогічна ситуація спостерігається

і в цілому по земній кулі. На сьогоднішній день морські трави вже вимерли в багатьох регіонах, їх щорічні глобальні втрати оцінюються в 110 км²/рік і постійно прискорюються [97].

Вимирання морських трав призводить до зникнення місць проживання багатьох тварин [29], до загибелі організмів, які харчувалися морськими травами, і до руйнування відповідних трофічних ланцюгів, до порушення обігу речовин в екосистемах і до економічних втрат (туризм, рибалка і т.н.) [22, 47, 87].

В екологічних дослідженнях морські трави використовують як для оцінки здоров'я і продуктивності аквальних екосистем [95], так і в якості специфічного індикатора якості води [31]. Наприклад, розподіл по глибинах морських трав *Z. marina* відображає благополуччя водних екосистем за рівнем їх освітлення [59].

3. Фактори, які впливають на життєздатність морських трав.

3.1. Освітленість аквальних екосистем. Сьогодні одна з основних причин вимирання морських трав – це стрес низької освітленості через безпосереднє або опосередковане, внаслідок евтрофікації, замутнення води [85,91,97].

Морські трави відрізняються надзвичайно високою вимогливістю до освітлення: їм необхідно 10–37% поверхневої радіації в порівнянні з 0,1–1% для більшості інших морських акрофітів [103], що робить їх дуже чутливими до чистоти води. В сучасних умовах морські трави стикаються як з хронічною нестачею освітленості через евтрофікацію води і наступне гіперрозмноження фітопланктону і водоростей, так і з гострою нестачею освітленості, спровокованою замутненням води під час штормів і зливогого змиву ґрунтів з навколишніх територій [9].

Редукція освітленості водних екосистем може бути як дуже сильною (досягати 0% від поверхневого освітлення), так і дуже тривалою (тривати багато місяців) [15, 77, 83]. При цьому хронічна нестача світла порушує фотосинтез у бентосних первинних продуцентів біомаси [37], викликаючи їх голодування по органічним поживним речовинам.

Морські трави спроможні пережити короткі періоди нестачі світла за рахунок механізмів фізіологічної і метаболічної адаптації [33, 49, 96]. Однак, у порівнянні з іншими аквальними первинними продуцентами, морські трави вимагають більшої кількості світла для підтримки балансу між продукцією і споживанням кисню (тобто їх мінімальний поріг освітленості є вищим, ніж у інших водних рослин) [49]. Відповідно, хронічна постійна нестача освітленості є для морських трав серйозною проблемою, оскільки морські трави мешкають в акваторіях, які підлягають антропогенній евтрофікації і, як наслідок, хронічному затіненню водоростями [60].

Крім того, висока інтенсивність заселення водойми і накопичення у воді органічних речовин призводять до гіпоксії і аноксії як у воді, так і в придонних умовах [82], що порушує ріст коренів морських трав [93] і підвищує інтенсивність дихання рослин [58]. Це викликає хронічний стрес у морських трав за умови, що респірація (дихання) перевищує компенсаторні біосинтетичні процеси (фотосинтез). А оскільки для фотосинтезу необхідне світло, то при нестачі освітленості проблеми морських трав посилюються [30].

Таким чином, евтрофікація води, з одного боку, через розмноження макро- і мікрободоростей і фітопланктону, створює механічну нестачу освітленості (затіннення) морських трав. Одночасно, саме гіпоксія і аноксія, викликані перенаселенням акваторії, підвищують потребу морських трав в інтенсивному освітленні для компенсації процесів транспірації процесами фотосинтезу. У підсумку, морські трави починають відчувати гостру нестачу освітленості.

Benson J.L. з колегами [7] оцінювали виживання морських трав *Z. marina* в залежності від умов навколишнього середовища в естуаріях південного сходу Масачусетса (США) протягом чотирьох сезонів (2007–2009, 2011 рр.). Проведені дослідження показали, що у всіх випадках виживання *Z. marina* позитивно корелювало з інтенсивністю освітлення. При цьому рівень придонної освітленості знижувався пропорційно зростанню рівня азоту і біомаси фітопланктону. Автори показали, що для виживання *Z. marina* рівень придонного освітлення повинен бути не нижче 100 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, а загальна кількість азоту – менше 0,34 мг/л (для запобігання евтрофікації водойм і подальшого зниження доступу світла до морських трав через гіперрозмноження водоростей) [7].

У морських трав виробилися адаптації до зміни освітленості і багато з них показують толерантність до короточасних періодів редукції освітленості [84] за рахунок підвищення ефективності фотосинтезу, за рахунок модифікації механізмів уловлювання світла [34-35], за рахунок запасання резервів карбогідратів в органах (наприклад, в різомі), уповільнення швидкості росту і дихання (тобто максимального уповільнення метаболізму) [17].

При хронічних сублетальних рівнях освітлення – ці адаптації стають постійними, що забезпечує тривале виживання морських трав. Однак, при летальних рівнях освітленості (нижче рівня мінімального світлового забезпечення) – загибель рослини стає неминучою. В роботі Collier C.J. з колегами [20] показано, що в умовах редукції освітленості спочатку реєструється екофізіологічна відповідь, потім – морфологічна відповідь, і, в підсумку, екосистемна відповідь: а) екофізіологічний ефект: підстроювання фотосистеми, редукція швидкості росту, зміни поживних речовин в

тканинах; б) морфологічна відповідь: зміни морфології рослини; зниження щільності репродуктивних структур; в) екосистемний ефект: редукція різноманіття видів морських трав і площ їх проживання; зміна видової композиції (тобто поява одних і зникнення інших видів) і т.н. [20].

Порогові рівні толерантності до нестачі освітленості (як за інтенсивністю, так і за тривалістю) для багатьох видів морських трав не відомі [98]. Поріг чутливості до нестачі освітленості залежить від морфологічної пластичності рослин, від рівня запасання речовин, від життєвої форми і від швидкості росту рослини [26, 41, 75, 84]. Наприклад, морфологічно великі і повільно зростаючі види (такі, як *Posidonia* spp.) спроможні толерантно переносити тривалі періоди низької освітленості, використовуючи вище перелічені стратегії. Але, після гострої нестачі світла і масової загибелі - вони дуже повільно відновлюються. Навпаки, маленькі, швидко зростаючі види, такі як *Halophila* spp., не спроможні переносити тривалі періоди затінення через обмежені резерви запасання органічних поживних речовин. Але, вони можуть швидко відновлюватися після сильного пошкодження - коли умови проживання поліпшуються [98].

Так, сьогодні на Великому бар'єрному рифі живуть 15 видів морських трав і саме доступністю світла контролюється їх розселення в даній екосистемі [98].

Collier C.J. з колегами [20] в умовах акваріума протягом 102 днів тестували відповідь чотирьох видів морських трав (*Cymodocea serrulata* (R.Brown) Ascherson et Magnus, *Halodule uninervis* (Forsskal) Ascherson, *Thalassia hemprichii* (Ehrenberg) Ascherson, *Z. muelleri* Irmisch ex Asch.) на зниження рівня освітленості. При цьому контролювали ефект чотирьох рівнів освітленості: високого (66% від поверхневого освітлення), середнього (31%), низького (14%) і дуже низького рівнів освітленості (1%). Стресова відповідь на низьку та дуже низьку освітленість включала: а) редукцію росту, збільшення концентрації пігментів, підвищення ефективності фотосинтезу; б) втрата листя, втрата пагонів; в) продукція нових видозмінених тканин (листя зі скороченою довжиною, шириною і товщиною). При цьому повна втрата пагонів була зареєстрована після 76 днів експерименту у *Z. muelleri* і після 130 днів у *T. hemprichii*. З чотирьох протестованих морських трав найчутливішим до затінення виявився вид *Z. muelleri*. А найбільш толерантними до тривалого дефіциту світла були великі морські трави, здатні запасати органічні поживні речовини (наприклад, *T. hemprichii*) [20].

Експерименти, проведені Silva J. з колегами [92], підтвердили високу чутливість до нестачі світла у морських трав роду зостера. Вчені протягом 3-х тижнів піддавали морські трави *Z. marina* і *C. nodosa* (Ucria) Ascherson дії трьох різних рівнів освітленості. Проведені дослідження на рівні фізіологічної відповіді показали фотоаклімацію у досліджуваних морських

трав. Більш ефективними виявилися адаптаційні стратегії *C. nodosa*, що дозволило рослинам даного виду легше перенести нестачу освітленості (як за рахунок видових особливостей внутрішньої організації пігментного пулу, так і в результаті більш ефективного запасання карбогідратів). Рослини *Z. marina* показали низьку толерантність до редукції світла внаслідок меншої пластичності в організації пігментного пулу і невеликих запасів карбогідратів в їх тканинах [92].

Оскільки морські трави живуть за різних умов освітленості - вони здатні акліматизуватися до змін світлових умов. Зокрема, види *Z. marina* і *Z. noltei* Hornem. легко модифікують фізіологічні та біохімічні параметри листя у відповідь на зміну освітленості; тоді як анатомію листя – вони корегують погано, на відміну від інших морських трав, таких як *C. nodosa* [89].

Рослини *Z. marina*, що мешкають в інтертідальній зоні, під час відливів стикаються з інтенсивним світловим випромінюванням і мають більш високу концентрацію каротиноїдів в порівнянні з субтідальними рослинами *Z. marina*, що дозволяє їм уникнути фотопошкодження. З іншого боку, субтідальні рослини *Z. marina*, які мешкають на значних глибинах, адаптовані ефективно використовувати обмежений світловий ресурс [80].

Експериментальні дослідження свідчать про те, що морські трави легше адаптуються до надлишку, ніж до нестачі освітленості. Так, експозиція рослин *Z. muelleri* протягом 10 днів в лабораторії в стресових умовах надлишку або нестачі світла показала, що при надлишку світла йде перебудова метаболізму рослин, тоді як при нестачі світла - метаболізм був просто заінгібований [61].

І в помірних, і в тропічних регіонах морські трави ростуть в моно- і полікультурі [33, 55]. Так, в Балтійському морі камка морська (*Z. marina*) росте в полікультурі, яка включає 5-10 видів квіткових рослин, що позитивно впливає на функціонування екосистем і на стан камки морської [44, 88]. У цьому регіоні прозорість води значно знизилася за останні 30 років і збільшилася кількість ціанобактерій і макроводоростей [48]. Це призвело до того, що сьогодні Балтійське співтовариство морських трав піддається хронічній нестачі освітленості, але при цьому морська екосистема все одно підтримує своє видове різноманіття [44]. Gustafsson С. і Bostrom С. [45] було проведено акваріумний експеримент по затіненню *Z. marina* L., який показав, що затінення монокультурою ця морська трава переносить гірше, ніж затінення полікультурі. При цьому в якості об'єктів для затінення використовували *Potamogeton perfoliatus* L., *P. pectinatus* L., *P. filiformis* Pers. Автори роботи зробили висновок про необхідність враховувати ефект міжвидової взаємодії в екосистемних процесах і вказують на те, що збереження видового різноманіття забезпечує функціональність екосистем [45].

3.2. Температура води. Зростання температури навколишнього середовища, яке реєструється в останні роки, є одним з факторів, що лімітують поширення морських трав. При цьому навіть близькоспоріднені морські трави можуть істотно відрізнятися за чутливістю до теплового стресу. Так, два споріднених види морських трав – камка морська (*Z. marina*) і камка мала (*Nanozostera noltii* (Horneman), за старою класифікацією *Zostera noltii*) – мешкають на морських узбережжях по всій Північній півкулі. Рослини *Z. marina* часто домінують в субліторалі і не піддаються значним температурним коливанням в порівнянні з видом *N.noltii*, який переважно мешкає в припливній зоні і є більш стрес-толерантним видом, в порівнянні з *Z. marina*. Дослідження, проведені Franssen S.U. з колегами [38], показали, що *N. noltii* є більш толерантним видом до теплового температурного стресу в порівнянні з *Z. marina* і що зростання температури навколишнього середовища може призвести до зникнення виду *Z. marina* уздовж південних узбережій морів. При цьому екологічну нішу *Z. marina* займе *N. noltii*, як вид більш толерантний до високих температур навколишнього середовища [38].

Сьогодні морські трави *Z. marina* поширені від півдня Португалії до півночі Норвегії і Ісландії, а також в теплих регіонах Середземномор'я, де вони стають все більш рідкісними [13]. Тоді як вид *N. noltii* займає акваторії від півдня Норвегії до Мавританії, включаючи Середземномор'я, Чорне, Аральське і Каспійське моря [13, 81]. Ареали цих двох видів морських трав перекриваються між північним Середземномор'ям і південною Норвегією.

Як зазначалося вище, *Z. marina* є переважно субліторальним видом, зокрема, в теплих південних регіонах Європи [10, 62, 67], де ці морські трави не піддаються значним перепадам температури. Тоді як в більш північних широтах *Z. marina* зустрічається і в субліторалі (Північний Денмарк), і, в меншій мірі, в припливній зоні (Wadden Sea) [74]. На Середземноморському узбережжі Франції *Z. marina* захищена і менше піддається дії екстремальних умов навколишнього середовища [62].

Навпаки, *N. noltii* є видом, що предомінантно мешкає в припливній зоні і піддається різноманітним стресовим впливам: морських хвиль, вітрів і т.н. [62,67]. Зокрема, на півдні Португалії (the Ria Formosa Lagoon) морські трави *N. noltii* влітку виявляються в умовах дії дуже високих температур (до +36°C) і яскравого освітлення через тонкий шар води. Слід відзначити, що в цьому середовищі відбулося локальне зникнення морських трав виду *Z. marina*, яке корелювало з більш жарким літом в Ria Formosa в період з 2003 по 2008 рр. [67].

У північній Європі температура води +25°C є критичним порогом для існування виду *Z. marina* [8, 72, 86], але – не для *N. noltii*, що дозволяє цьому виду при потеплінні розселятися далі на північ.

Відомо, що крайові популяції в зоні низьких і високих широт є найбільш чутливими до кліматичних стресів. Дослідження, проведені Mota C.F. з колегами [70], показали, що підвищення температури води сильніше пошкоджує популяцію *Z. marina* в теплих широтах в порівнянні з холодними широтами.

Тепловий стрес знижує у морських трав *Z. marina* активність генів, пов'язаних з фотосинтезом, із захистом від патогенів та з толерантністю до стресу [54]. У відповідь на температурний стрес в клітинах *Z. marina* збільшується вміст пероксиду водню та малондіальдегіда: як при холодному стресі - тобто при температурах нижче +10°C градусів, так і при тепловому стресі - тобто при температурах вище, ніж +25°C градусів. В інтервалі температур +5°C +10°C градусів Цельсія в клітинах *Z. marina* посилюється синтез ферменту каталази, який знешкоджує реактивні форми кисню. Однак, при подальшому зростанні температури навколишнього середовища - синтез каталази знижується, досягаючи свого мінімуму при +30°C градусах. Мабуть, це є однією з причин того, що вид *Z. marina* погано переносить високі температури навколишнього середовища [101].

Крім того, при зростанні температур навколишнього середовища знешкодження реактивних форм кисню у *Z. marina* забезпечується ферментом марганцевою супероксиддисмутазою, що також дозволяє даними морським травам адаптуватися до високих температур. Дослідження, проведені Liu J. з колегами [64], показали, що ген марганцевої супероксиддисмутази у *Z. marina* активується при зростанні температур з +5°C до +15°C градусів Цельсія, а потім - інактивується. Можливо, це також є однією з причин високої чутливості рослин *Z. marina* до високих температур [64].

Collier C.J. з колегами [18] встановили, що для тропічних морських трав *Z. muellei* сьогодні температура води в океані перевищує температурний оптимум для їх росту. В наслідок чого ці трави хронічно піддаються тепловому стресу, тоді як для інших досліджених видів морських трав - температурний оптимум для їх зростання не перевищено [18].

Таким чином, сучасні температурні умови є такими, що в низьких широтах морські трави деяких видів роду *Zostera* мешкають на межі свого температурного ліміту. Крім того, відомо, що причиною повсюдного занепаду морських трав роду *Zostera* є одночасна дія двох стресових факторів: високої температури води і слабкого освітлення. Зокрема, проведені Yang X.Q. з колегами [100] дослідження показали, що нестача освітленості знижує толерантність *Z. marina* до критичних температур, що, в підсумку, призводить до занепаду цих морських трав через пригнічення процесу фотосинтезу.

3.3. Опріснення води. Морські трави живуть в екосистемах, які сезонно піддаються опрісненню (прибережні зони і естуарії) через дощові паводки, скидання прісних стічних вод і т.п. Так, в умовах тропічного і мусонного клімату сезон дощів викликає значне опріснення природних вод, що супроводжується повсюдно різким зниженням чисельності морських трав [15, 83] в наслідок гіпосольового стресу, який викликає у морських трав осмотичний шок і призводить до їх загибелі.

Різні види морських трав відрізняються за своєю здатністю адаптуватися до сольового стресу. Collier С.І. з колегами [19] тестували чотири види морських трав (в т.ч. *Z. muelleri*) на стійкість до гіпосольового стресу. Важливо відзначити, що всі досліджені морські трави були стійкими до гіперсольового стресу, але - чутливі до гіпосольового стресу. Смерть морських трав наступала при солоності 3 PSU (де: PSU - practical salinity units) для *Halophila ovalis* (R. Br.) і при 6 PSU для *Halodule uninervis* (Forssk.) Aschers. Однак, для *Z. muelleri*, повне вимирання через опріснення води не було виявлено [19].

Морські трави *Z. noltei* також відрізняються високою пластичністю відповіді на сольовий стрес: це евригаліний вид, терпимий до сезонних відмінностей в солоності через літні посухи і зимові прісноводні потоки [94]. Тоді як інші представники роду зостера, не володіють достатньою толерантністю до опріснення води. Так, дослідження, проведені Lv X. з колегами [65], показали, що морські трави *Zostera marina* мають молекулярні механізми для адаптації до зростання солоності морської води, але - не до її зниження.

3.4. Динамічність донних седиментів. Морські трави вимагають низької динамічності донних седиментів [36, 57]. Антропогенний вплив, що викликає зміни в хімії ґрунтів, в гідродинаміці і динаміці донних седиментів, призводить до зникнення морських трав [78]. Наприклад, морські трави *Z. muelleri* через портове забруднення води часто виявляються в умовах затінення і замулення. При цьому дослідження показали, що замулення седиментами завтовшки понад 10 мм сильніше гальмує ріст даного виду морських трав, ніж затінення [6], вочевидь, внаслідок розвитку гіпоксії кореневої системи.

3.5. Взаємодія морських трав з іншими організмами. Конкуренція між морськими травами і водоростями. Інтенсивне розмноження водоростей в усьому світі призводить до занепаду морських трав. Експериментальне дослідження показало, що має місце лінійна залежність: чим більше водоростей в екосистемі - тим менше в ній морських трав [11]. При цьому однією з причин занепаду морських трав є їх затінення водоростями [51]. Крім затінення і конкуренції за інші життєво важливі ресурси, водорості

спроможні також впливати на склад епібіонтів морських трав [28], які є важливими для нормального функціонування морських трав.

Проведені дослідження показали, що морські трави домінують в акваторіях з низьким вмістом азоту. Експерименти з азотом-15 виявили більш високу (в 2-14 разів) швидкість проникнення азоту в тканини морських трав в порівнянні з водоростями, що дозволяє морським травам бути більш конкурентоспроможними в водах з низькою концентрацією азоту [5], тоді як в забруднених водах з надмірним вмістом азоту – перевагу отримують водорості.

Речовини, що синтезуються морськими травами, захищають їх від обростання токсичними водоростями, грибами, від обгризання рослиноїдними морськими тваринами і т.н. Адаптація до життя в морі призвела у морських трав до втрати ряду важливих генів – зокрема, генів хімічного спілкування і захисту [79]. Не зважаючи на це, у 70 видів морських трав був виявлений синтез 154 вторинних метаболітів, які є цитотоксичними речовинами, мають антимікробну дію і захищають морські трави від обростання [102].

Для самозахисту від епіфітних морських дріжджових грибів – морські трави синтезують феноли, які асоційовані з поверхнею листя і які володіють фунгіцидною активністю [79]. Крім того, Guan C. з колегами [43] з екстрактів *Z. marina* було виділено три антибактеріальні речовини, які виявилися не токсичними репелентами, які запобігали поселенню бактерій на поверхні морських трав.

Однак, деякі морські організми виявляються не чутливими до цих речовин і поселяються на поверхні морських трав. Так, з морськими травами (зокрема, з *Z. marina*) асоційовані бактерії, які синтезують речовини-альгіциди, що негативно впливають на водорості. Ці бактерії утворюють біоплівки на листі *Z. marina* і пригнічують зростання на їх поверхні двох видів водоростей [53].

Крім обростання морськими епіфітними організмами, морські трави також піддаються обгризанню водними тваринами. При цьому у більшості морських трав в клітинах активується синтез речовин, які запобігають їх подальшому обгризанню. Однак, наприклад, у *Z. noltei* захисна відповідь не індукується, але після обгризання – у цієї морської трави швидше відростають нові частини рослини [66].

Роль мікробіома морських трав в забезпеченні їх життєздатності. Мутуалістичні взаємовідносини морських трав зі своїм мікробіомом забезпечують їх нормальне функціонування. Дослідження транскриптому морських трав *Z. marina* і *Z. japonica* Aschers. and Graebn, проведені Crump B.C. з колегами [24], показали, що мікробіом листя морських трав використовує для своєї життєдіяльності метанол, що є продуктом

метаболізму зостери. При цьому мікробіом морських трав продукує агаразу, яка обмежує ріст епіфітних водоростей. У коренях - мікробіом досліджених морських трав окислює токсичні похідні сірки і фіксує азот [24].

Matsuda R. з колегами [68] було встановлено, що на поверхні листя *Z. marina* живуть епіфітні бактерії *Neptunomonas* spp, які продукують індолил-оцтову кислоту, що сприяє росту цих морських трав. При цьому, оскільки *Z. marina* продукує спирти, необхідні для харчування бактерій, то, по суті, - бактерії *Neptunomonas* spp, забезпечують себе кормовою базою [68].

Сприйнятливість морських трав до патогенів підвищується в стресових умовах середовища. Багато морських патогенів є опортуністичними - тобто, вони викликають захворювання при певних умовах. Наприклад, при пригніченні імунної системи організму-господаря в наслідок дії стресових умов навколишнього середовища або при старінні організму. Так, найпростіше *Labyrinthula zosterae* D. Porter & Muehlst. in Muehlstein & Short здатне викликати епідемії у морських трав *Z. marina* - т.зв. wasting disease. Експерименти показали більш високу сприйнятливість до патогену у старого листя *Z. marina*. Крім того, сприйнятливість до патогену росте з ростом глибини проживання цих морських трав [42].

Проведені дослідження показали, що сприйнятливість морських трав *Zostera marina* до патогену *L. zosterae* також підвищується при великій кількості нітратів у воді і в присутності гербіцидів. Хворобу морських трав *Z. marina* може викликати і інший найпростіший – *Aplanochytrium* sp., який теж є опортуністичним патогеном і здатний провокувати захворювання у морських трав в стресових умовах забруднення води [50].

Таким чином, викликана господарською діяльністю людини зміна складу морської води призводить до розвитку у морських трав хронічного стресу і сприяє зростанню їх захворюваності. Проведені дослідження показали, що захворювання важче протікає в темряві; при цьому температура води – має менше значення. Вочевидь, для морських трав *Zostera marina* процес фотосинтезу є необхідним для боротьби з патогеном [27]. З іншого боку, цілком можливо, що гіперрозмноження водоростей внаслідок забруднення води нітратами і відповідне затінення ними морських трав, а також – присутність гербіцидів, які блокують фотосинтез, призводять до ослаблення морських трав внаслідок їх голодування по органічним поживним речовинами, і, тим самим, провокують підвищену вразливість морських трав до зараження патогенами.

3.6. Вплив антропогенного забруднення акваторій на морські трави.
Забруднення морської води важкими металами. З одного боку, забруднення морської води важкими металами - є стресом для морських трав. Так, важкі метали кадмій і мідь здатні пригнічувати фотосинтез у морських трав *Z.*

marina. При цьому у відповідь на присутність важких металів в клітинах цих морських трав активуються захисні механізми [40].

З іншого боку, морські трави, як і наземні рослини, здатні накопичувати в своїх тканинах важкі метали в великих концентраціях. Наприклад, в коренях морських трав *Posidonia oceanica* (L.), *S. nodosa*, *Halophila stipulacea* (Forssk.) Aschers, *Z. marina* і *Z. noltei* накопичується миш'як, ртуть і свинець; а в листі – кадмій, хром, мідь, марганець, нікель і цинк. Нагромадження важких металів може бути значним і це становить ризик для організмів наступних трофічних рівнів [12].

Більш того, слід зазначити, що в морських травах *Z. marina* виявлено пектин особливого хімічного складу – т.зв. зостерин, який володіє дуже високою ємністю поглинання речовин (особливо – катіонів важких металів і радіонуклідів), що дозволяє його використовувати сьогодні в медичних цілях у якості сорбенту [3]. Однак, ця здатність накопичувати токсичні речовини робить рослини камки морської *Z. marina* особливо небезпечними для тих морських організмів, які ним харчуються.

Забруднення морської води гербіцидами. Однією з причин занепаду морських трав в сучасних умовах є інтенсивне ведення сільського господарства з використанням гербіцидів. Змив гербіцидів з полів дощовими водами і потрапляння їх у морські акваторії становить загрозу для благополуччя морських трав, оскільки вони є нащадками наземних рослин і, як наслідок, в більшості випадків, мають молекулярні мішені для дії сільськогосподарських гербіцидів.

Mochida K. з колегами [69] вивчали фізіологічну відповідь морських трав *Z. marina* на стрес, викликаний гербіцидом іргаролом: через 14 днів впливу гербіцидом у морських трав було виявлено інгібування росту і фотосинтезу.

Diepens N.J. з колегами [32] експонували морські трави *Z. noltei* на суміші чотирьох гербіцидів - симулюючи склад води на узбережжі Франції. Було відзначено пригнічення фотосинтезу, що, при хронічному впливі, поступово веде до редукції енергетичних запасів у морських трав *Z. noltei*. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що забруднення прибережних вод гербіцидами може бути однією з причин того, що починаючи з 2005 р. карликові морські трави *Z. noltei* на узбережжі Франції поступово занепадають [32].

У ряді випадків, у морських трав видозмінюється молекулярна мішень для дії гербіциду, що призводить у них до відсутності гострої летальної реакції і до розвитку загального токсичного ефекту внаслідок поступового накопичення гербіциду в тканинах морської трави. Так, Carve M. з колегами [16] вивчали вплив сільськогосподарського гербіциду фузілада форте на австралійські морські трави *Z. nigricaulis*. Мішенню дії даного гербіциду на

наземні трави є фермент ацетил коензим-А карбоксилаза. Проведені дослідження показали, що прямого цільового пошкодження відповідного ферменту у *Z. nigricaulis* цей гербіцид не викликав. Але, через 7 днів експозиції проявився загальний токсичний ефект: редукція фотосинтетичних пігментів, високий рівень пероксидації ліпідів і т.н. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що у морських трав *Z. nigricaulis* відсутня (або видозмінена) мішень для дії даного гербіциду. Це сприяє накопиченню даного гербіциду в тканинах морських трав і проявляється у них у вигляді загального токсичного ефекту. Виявлена часткова толерантність морських трав *Z. nigricaulis* до даного гербіциду може призвести до негативних наслідків для морських екосистем в цілому, оскільки сприяє накопиченню в морських травах високих концентрацій гербіциду, потенційно небезпечних для тварин, що поїдають ці трави (з точки зору можливого розвитку у них загальнотоксичного ефекту) [16].

Присутність гербіцидів в морській воді чинить серйозний вплив на енергетичний статус морських трав і підвищує їх сприйнятливості до інших стресорів. Наприклад, часто морські трави піддаються стресу нестачі освітленості через змив у море ґрунтів зливовими потоками. При цьому одночасна дія гербіцидів, що пригнічують фотосинтез, і нестача освітленості створюють кумулятивний ефект голодування морських трав по органічним поживним речовинам [71].

Забруднення морської води органічними речовинами. Попадання в морську воду органічних речовин в результаті господарської діяльності людини, негативно впливає на ріст і розвиток морських трав [39]. При цьому однією з причин занепаду морських трав є хронічна нестача кисню в воді, оскільки значна частина кисню води витрачається на окислення забруднюючих органічних речовин. Так, аквакультура в Атлантичній Канаді призводить до зниження покриття *Z. marina* і її біомаси через накопичення в воді органічних речовин, що потрапляють у воду з ферм з аквакультурою [25].

Дослідження, проведені Kim M. з колегами [56], показали, що в умовах нестачі кисню у морських трав *Z. muelleri* порушується фотосинтез. Однак, було встановлено, що рослини *Z. muelleri* здатні до швидкої аклімації при зміні рівня кисню в навколишньому середовищі [56].

Генетична різноманітність морських трав в зонах хронічної дії стресових факторів середовища. Теоретично, поселення морських трав з високим генетичним розмаїттям повинні краще відновлюватися після стресових ушкоджень. З іншого боку, в зоні хронічних частих ушкоджень - повинні зберігатися нечисленні стійкі до стресорів генотипи. Проведені Connolly R.M. з колегами [21] дослідження показали, що генотипічна різноманітність була значно нижчою в сильно порушених екосистемах *Z. muelleri*. Автори

роботи прийшли до висновку, що виявлений феномен пов'язаний з історичною селекцією генотипів на стійкість до стресових факторів навколишнього середовища [21].

ВИСНОВКИ

Аналіз літературних даних свідчить про те, що в сучасних умовах морські трави роду *Zostera* занепадають через стрес затінення, зростання температури навколишнього середовища, через високі концентрації органічних речовин у воді, нестачу кисню у воді і донних відкладеннях, через забруднення води важкими металами та гербіцидами. При цьому, проведені дослідження показали, що багато видів морських трав роду *Zostera* (але – не всі) здатні адаптуватися до існуючих стресових умов, що, однак, не завжди є сприятливим для морських екосистем в цілому. Зокрема, накопичення в тканинах морських трав важких металів та гербіцидів може негативно позначитися на організмах наступних трофічних рівнів.

Визначення повного переліку факторів, які викликають масову загибель морських трав роду *Zostera* на узбережжі заток Дніпровсько-Каркінітської берегової області Чорного моря, потребує подальших експедиційних досліджень, які заплановано.

Відповідна публікація підготовлена в рамках виконання ініціативної науково-дослідної теми: «Морфологія і динаміка берегової зони Азово-Чорноморського басейну України», державний реєстраційний номер 0118U004402.

ЛІТЕРАТУРА

1. Давидов ОВ. Вплив фітогенного фактору на морфологію та динаміку вітрової присухи.
2. Зенкович ВП. Морфология и динамика советских берегов Черного моря. 2 Часть. (Северо-западная часть). Москва: Изд-во АН СССР, 1960. 216 с.
3. Туркина МЯ, Печерина ТВ. Зостерин – новый сорбент для эфферентной терапии. Эфферентная терапия. 2007;13(4):39-44. Доступно: http://szgmu.ru/files/terapy/Terap_No_04_2007.pdf.
4. Шуйський ЮД. Типи берегів Світового океану: Монографія. Одеса: Астропринт, 2000. 480 с.
5. Alexandre A, Baeta A, Engelen AH, Santos R. Interactions between seagrasses and seaweeds during surge nitrogen acquisition determine interspecific competition. Sci. Rep. 2017;7(1):13651. doi: 10.1038/s41598-017-13962-4.
6. Benham CF, Beavis SG, Hendry RA, Jackson EL. Growth effects of shading and sedimentation in two tropical seagrass species: Implications for port management and impact assessment. Mar. Pollut. Bull. 2016;109(1):461-70. doi: 10.1016/j.marpolbul.2016.05.027.
7. Benson JL, Schlezinger D, Howes BL. Relationship between nitrogen concentration, light, and *Zostera marina* habitat quality and survival in southeastern Massachusetts estuaries. Journal of Environmental Management. 2013;131:129-37.

8. Bergmann N, Winters G, Rauch G, Eizaguirre C, Gu J, Nelle P, et al. Population-specificity of heat stress gene induction in northern and southern eelgrass *Zostera marina* populations under simulated global warming. *Mol. Ecol.* 2010;19:2870-83.
9. Biber PD, Kenworthy WJ, Paerl HW. Experimental analysis of the response and recovery of *Zostera marina* (L.) and *Halodule wrightii* (Ascher.) to repeated light-limitation stress. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2009;369:110-17.
10. Billingham MR, Reusch TBH, Alberto F, Serro EA. Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria Formosa. *Portugal. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003;265:77-83.
11. Bittick SJ, Sutula M, Fong P. A tale of two algal blooms: Negative and predictable effects of two common bloom-forming macroalgae on seagrass and epiphytes. *Mar. Environ. Res.* 2018;140:1-9. doi: 10.1016/j.marenvres.2018.05.018.
12. Bonanno G, Orlando-Bonaca M. Trace elements in Mediterranean seagrasses: Accumulation, tolerance and biomonitoring. A review. *Mar. Pollut. Bull.* 2017;125(1-2):8-18. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.078.
13. Borum J, Duarte CM, Krause-Jensen D, Greve TM. European seagrasses: an introduction to monitoring and management. The M&MS project, EU project Monitoring and Managing of European Seagrasses (M&MS). 2004.
14. Bos AR, Bouma TJ, de Kort GLJ, van Katwijk MM. Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: Sediment accretion and modification. *Estuarine Coast Shelf Sci.* 2007;74:344-8. doi:10.1016/j.ecss.2007.04.006.
15. Campbell SJ, McKenzie LJ. Flood related loss and recovery of intertidal seagrass meadows in southern Queensland, Australia. *Estuarine, Coastal & Shelf Science.* 2004;60:477-90.
16. Carve M, Coggan TL, Myers JH, Clarke B, Nugegoda D, Shimeta J. Impacts on the seagrass, *Zostera nigricaulis*, from the herbicide Fusilade Forte® used in the management of *Spartina anglica* infestations. *Aquat. Toxicol.* 2018;195:15-23. doi: 10.1016/j.aquatox.2017.11.021.
17. Collier CJ, Lavery PS, Masini RJ, Ralph PJ. Shade-induced response and recovery of the seagrass *Posidonia sinuosa*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2009;370:89-103.
18. Collier CJ, Ow YX, Langlois L, Uthicke S, Johansson CL, O'Brien KR, et al. Optimum Temperatures for Net Primary Productivity of Three Tropical Seagrass Species. *Front. Plant. Sci.* 2017;8:1446. doi: 10.3389/fpls.2017.01446.
19. Collier CJ, Villacorta-Rath C, van Dijk KJ, Takahashi M, Waycott M. Seagrass proliferation precedes mortality during hypo-salinity events: a stress-induced morphometric response. *PLoS One.* 2014;9(4):e94014. doi: 10.1371/journal.pone.0094014.
20. Collier CJ, Waycott M, Ospina AG. Responses of four Indo-West Pacific seagrass species to shading. *Marine Pollution Bulletin.* 2012;65: 342-54.
21. Connolly RM, Smith TM, Maxwell PS, Olds AD, Macreadie PI, Sherman CDH. Highly Disturbed Populations of Seagrass Show Increased Resilience but Lower Genotypic Diversity. *Front. Plant Sci.* 2018;9:894. doi: 10.3389/fpls.2018.00894.
22. Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, et al. The value of the worlds ecosystem services and natural capital. *Nature.* 1997;387:253-60. doi:10.1038/387253a0.
23. Costello CT, Kenworthy WJ. Twelve-year mapping and change analysis of eelgrass (*Zostera marina*) areal abundance in Massachusetts (USA) identifies statewide declines. *Estuaries & Coasts.* 2011;34:232-42.

24. Crump BC, Wojahn JM, Tomas F, Mueller RS. Metatranscriptomics and Amplicon Sequencing Reveal Mutualisms in Seagrass Microbiomes. *Front Microbiol.* 2018;9:388. doi: 10.3389/fmicb.2018.00388.
25. Cullain N, McIver R, Schmidt AL, Milewski I, Lotze HK. Potential impacts of finfish aquaculture on eelgrass (*Zostera marina*) beds and possible monitoring metrics for management: a case study in Atlantic Canada. *Peer J.* 2018;6:e5630. doi: 10.7717/peerj.5630.
26. Czerny AB, Dunton KH. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. *Estuaries.* 1995;18:418-27.
27. Dawkins PD, Eisenlord ME, Yoshioka RM, Fiorenza E, Fruchter S, Giammona F, et al. Environment, dosage, and pathogen isolate moderate virulence in eelgrass wasting disease. *Dis. Aquat. Organ.* 2018;130(1):51-63. doi: 10.3354/dao03263.
28. DeAmicis S, Foggo A. Long-Term Field Study Reveals Subtle Effects of the Invasive Alga *Sargassum muticum* upon the Epibiota of *Zostera marina*. *PLoS One.* 2015;10(9):e0137861. doi: 10.1371/journal.pone.0137861.
29. Deegan LA. Lessons learned: the effects of nutrient enrichment on the support of nekton by seagrass and salt marsh ecosystems. *Estuaries.* 2002;25(4B):727-42.
30. Dennison WC. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany.* 1987;27:15-26.
31. Dennison WC, Orth RJ, Moore KA, Stevenson JC, Carter V, Kollar S, et al. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *BioScience.* 1993;43(2):86-95.
32. Diepens NJ, Buffan-Dubau E, Budzinski H, Kallerhoff J, Merlina G, Silvestre J, et al. Toxicity effects of an environmental realistic herbicide mixture on the seagrass *Zostera noltei*. *Environ. Pollut.* 2017;222:393-403. doi: 10.1016/j.envpol.2016.12.021.
33. Duarte CM, Holmer M, Marba N. Plant–microbe interactions in seagrass meadows. In: Kristensen E., Haese R.R., Kostka J.E., editors. *Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments, coastal estuarine studies.* Washington DC: AGU. 2005;60:31-60.
34. Durako MJ, Kunzelman JI, Kenworthy WJ, Hammerstrom KK. Depth-related variability in the photobiology of two populations of *Halophila johnsonii* and *Halophila decipiens*. *Mar. Biol.* 2003;142:1219-28.
35. Enriquez S. Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005;289:141-50.
36. Eriksson BK, van der Heide T, van de Koppel J, Piersma T, Veer HW, Olf H. Major changes in the ecology of the Wadden Sea: human impacts, ecosystem engineering and sediment dynamics. *Ecosystems.* 2010;13:752-64.
37. Fabricius KE. Factors determining the resilience of coral reefs to eutrophication: a review and conceptual model. In: Dubinsky, Z., Stambler, N. (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition.* Springer Science + Business Media, 2011; 552 p.
38. Franssen SU, Gu J, Winters G, Huylmans A-K, Wienpahl I, Sparwel M, et al. Genome-wide transcriptomic responses of the seagrasses *Zostera marina* and *Nanozostera noltii* under a simulated heatwave confirm functional types. *Marine Genomics.* 2014; <http://dx.doi.org/10.1016/j.margen.2014.03.004>.
39. Govers LL, de Brouwer JH, Suykerbuyk W, Bouma TJ, Lamers LP, Smolders AJ, et al. Toxic effects of increased sediment nutrient and organic matter loading on the seagrass *Zostera noltii*. *Aquat. Toxicol.* 2014;155:253-60. doi: 10.1016/j.aquatox.2014.07.005.

40. Greco M, Saez CA, Contreras RA, Rodriguez-Rojas F, Bitonti MB, Brown MT. Cadmium and/or copper excess induce interdependent metal accumulation, DNA methylation, induction of metal chelators and antioxidant defences in the seagrass *Zostera marina*. *Chemosphere*. 2019;224:111-19. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.02.123.
41. Grice AM, Loneragan NR, Dennison WC. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1996;195: 91-110.
42. Groner ML, Burge CA, Couch CS, Kim CJ, Siegmund GF, Singhal S, et al. Host demography influences the prevalence and severity of eelgrass wasting disease. *Dis. Aquat. Organ.* 2014;108(2): 165-75. doi: 10.3354/dao02709.
43. Guan C, Parrot D, Wiese J, Sönnichsen FD, Saha M, Tasdemir D, et al. Identification of rosmarinic acid and sulfated flavonoids as inhibitors of microfouling on the surface of eelgrass *Zostera marina*. *Biofouling*. 2017;33(10):867-80. doi: 10.1080/08927014.2017.1383399.
44. Gustafsson C, Bostrom C. Biodiversity influences ecosystem functioning in aquatic angiosperm communities. *Oikos*. 2011;120:1037-46.
45. Gustafsson C, Bostrom C. Influence of neighboring plants on shading stress resistance and recovery of eelgrass, *Zostera marina* L.. *PLOS ONE*. 2013;8(5): e64064.
46. Heck KL, Able K, Rooman C, Fahay M. Composition, abundance, biomass and production of macrofauna in a New England estuary: comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries*. 1995;18:379-89.
47. Heck KL, Carruthers TJB, Duarte CM, Hughes AR, Kendrick G, Orth RJ, et al. Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. *Ecosystems*. 2008;11:1198-210.
48. HELCOM. Eutrophication in the Baltic Sea - An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment and eutrophication in the Baltic Sea region. *Balt. Sea Environ. Proc.* 2009;No. 115B.
49. Hemminga MA. The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. *J. Sea Res.* 1998;39:183-96.
50. Hughes BB, Lummis SC, Anderson SC, Kroeker KJ. Unexpected resilience of a seagrass system exposed to global stressors. *Glob. Chang. Biol.* 2018;24(1):224-34. doi: 10.1111/gcb.13854.
51. Hughes RG, Potouroglou M, Ziauddin Z, Nicholls JC. Seagrass wasting disease: Nitrate enrichment and exposure to a herbicide (Diuron) increases susceptibility of *Zostera marina* to infection. *Mar. Pollut. Bull.* 2018;134:94-8. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.08.032.
52. Hughes AR, Williams SL, Duarte CM, Heck KL, Waycott M. Associations of concern: declining seagrasses and threatened dependent species. *Front Ecol. Environ.* 2009;7:242-46. doi:10.1890/080041.
53. Inaba N, Trainer VL, Onishi Y, Ishii KI, Wyllie-Echeverria S, Imai I. Algicidal and growth-inhibiting bacteria associated with seagrass and macroalgae beds in Puget Sound, WA, USA. *Harmful Algae*. 2017;62:136-47. doi: 10.1016/j.hal.2016.04.004.
54. Jueterbock A, Franssen SU, Bergmann N, Gu J, Coyer JA, Reusch TB, et al. Phylogeographic differentiation versus transcriptomic adaptation to warm temperatures in *Zostera marina*, a globally important seagrass. *Mol. Ecol.* 2016;25(21):5396-411. doi: 10.1111/mec.13829.
55. Kautsky L. Life-strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos*. 1988;53:126-35.

56. Kim M, Brodersen KE, Szabo M, Larkum AWD, Raven JA, Ralph PJ, et al. Low oxygen affects photophysiology and the level of expression of two-carbon metabolism genes in the seagrass *Zostera muelleri*. *Photosynth. Res.* 2018;136(2):147-60. doi: 10.1007/s11120-017-0452-1.
57. Koch EW. Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries.* 2001;24:1-17.
58. Krause-Jensen D, Carstensen J, Nielsen SL, Dalsgaard T, Christensen PB, Fossing H, et al. Sea bottom characteristics affect depth limits of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series.* 2011;425:91-102.
59. Krause-Jensen D, Greve TM, Nielsen K. Eelgrass as a bioindicator under the European water framework directive. *Water Resources Management.* 2005;19:63-75.
60. Krause-Jensen D, Sagert S, Schubert H, Bostrom C. Empirical relationships linking distribution and abundance of marine vegetation to eutrophication. *Ecol. Indic.* 2007;8:515-29.
61. Kumar M, Padula MP, Davey P, Pernice M, Jiang Z, Sablok G, et al. Proteome Analysis Reveals Extensive Light Stress-Response Reprogramming in the Seagrass *Zostera muelleri* (Alismatales, Zosteraceae) Metabolism. *Front. Plant. Sci.* 2017;7:2023. doi: 10.3389/fpls.2016.02023.
62. Laugier T, Rigollet V, de Casabianca M-L. Seasonal dynamics in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., in a Mediterranean coastal lagoon (Thau lagoon, France). *Aquat. Bot.* 1999;63:51-69.
63. Lee H, Golicz AA, Bayer PE, Severn-Ellis AA, Chan CK, Batley J, et al. Genomic comparison of two independent seagrass lineages reveals habitat-driven convergent evolution. *J. Exp. Bot.* 2018;69(15): 3689-702. doi: 10.1093/jxb/ery147.
64. Liu J, Tang X, Wang Y, Zang Y, Zhou B. A *Zostera marina* manganese superoxide dismutase gene involved in the responses to temperature stress. *Gene.* 2016;575(2 Pt 3):718-24. doi: 10.1016/j.gene.2015.09.050.
65. Lv X, Yu P, Deng W, Li Y. Transcriptomic analysis reveals the molecular adaptation to NaCl stress in *Zostera marina* L. *Plant Physiol. Biochem.* 2018;130:61-8. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.022.
66. Martinez-Crego B, Arteaga P, Ueber A, Engelen AH, Santos R, Molis M. Specificity in Mesograzed-Induced Defences in Seagrasses. *PLoS One.* 2015;10(10):e0141219. doi: 10.1371/journal.pone.0141219.
67. Massa SI, Arnaud-Haond S, Pearson GA, Serrao EA. Temperature tolerance and survival of intertidal populations of the seagrass *Zostera noltii* (Hornemann) in Southern Europe (Ria Formosa, Portugal). *Hydrobiologia.* 2008;619:195-201.
68. Matsuda R, Handayani ML, Sasaki H, Takechi K, Takano H, Takio S. Production of indoleacetic acid by strains of the epiphytic bacteria *Neptunomonas* spp. isolated from the red alga *Pyropia yezoensis* and the seagrass *Zostera marina*. *Arch. Microbiol.* 2018;200(2):255-65. doi: 10.1007/s00203-017-1439-1.
69. Mochida K, Hano T, Onduka T, Ito K, Yoshida G. Physiological responses of eelgrass (*Zostera marina*) to ambient stresses such as herbicide, insufficient light, and high water temperature. *Aquat. Toxicol.* 2019;208:20-8. doi: 10.1016/j.aquatox.2018.12.018.
70. Mota CF, Engelen AH, Serrao EA, Coelho MAG, Marba N, Krause-Jensen D, et al. Differentiation in fitness-related traits in response to elevated temperatures between leading and trailing edge populations of marine macrophytes. *PLoS One.* 2018;13(9):e0203666. doi: 10.1371/journal.pone.0203666.

71. Negri AP, Flores F, Mercurio P, Mueller JF, Collier CJ. Lethal and sub-lethal chronic effects of the herbicide diuron on seagrass. *Aquat. Toxicol.* 2015;165:73-83. doi: 10.1016/j.aquatox. 2015.05.007.
72. Nejrup LB, Pedersen MF. Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina*. *Aquat. Bot.* 2008;88:239-46.
73. Nellemann C, Corcoran E, Duarte CM, Valdes L, De Young C, Fonseca L, et al. (Eds). *Blue Carbon. A Rapid Response Assessment.* United Nations Environment Programme, GRID-Arendal, Norway, 2009;80 pp. www.grida.no.
74. Oetjen K, Reusch TBH. Genome scans detect consistent divergent selection among subtidal vs. intertidal populations of the marine angiosperm *Zostera marina*. *Mol. Ecol.* 2007;16:5156-7.
75. Olesen B, Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002;236:89-97.
76. Olsen JL, Rouze P, Verhelst B, Lin YC, Bayer T, Collen J, et al. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea. *Nature.* 2016;530(7590):331-5. doi: 10.1038/nature16548.
77. Onuf CP. Seagrass responses to long-term light reduction by brown tide in upper Laguna Madre, Texas: distribution and biomass patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996;138:219-31.
78. Orth RJ, Carruthers TJB, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck JrKL, et al. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience.* 2006;56:987-96.
79. Papazian S, Parrot D, Buryskova B, Weinberger F, Tasdemir D. Surface chemical defence of the eelgrass *Zostera marina* against microbial foulers. *Sci. Rep.* 2019;9(1):3323. doi: 10.1038/s41598-019-39212-3.
80. Park SR, Kim S, Kim YK, Kang CK, Lee KS. Photoacclimatory Responses of *Zostera marina* in the Intertidal and Subtidal Zones. *PLoS One.* 2016;11(5):e0156214. doi: 10.1371/journal.pone.0156214.
81. Phillips RC, Menez EG. *Seagrasses.* Smithsonian Contributions to the Marine Science series, Washington, D.C., Smithsonian Institution Press. 1988;34.
82. Pickney JL, Paerl HW, Tester P, Richardson TL. The role of nutrient loading and eutrophication in estuarine ecology. *Environ. Health Perspect.* 2001;109:699-706.
83. Preen AR, Long WJL, Coles RG. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km² of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquat. Bot.* 1995;52:3-17.
84. Ralph PJ, Durako MJ, Enriquez S, Collier CJ, Doblin MA. Impact of light limitation on seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007;350:176-93. doi:10.1016/j.jembe. 2007.06.017.
85. Rasheed MA, Unsworth RKF. Long-term climate-associated dynamics of a tropical seagrass meadow: implications for the future. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2011;422:93-103.
86. Reusch TBH, Ehlers A, Haemmerli A, Worm B. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2005;102:2826-31.
87. Romero J, Lee K-S, Perez M, Mateo MA, Alcoverro T. Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation.* Springer, Dordrecht. 2006.
88. Salo T, Gustafsson C, Bostrom C. Effects of plant diversity on primary production and species interactions in brackish water angiosperm communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009;396:261-72.

89. Schubert N, Freitas C, Silva A, Costa MM, Barrote I, Horta PA, et al. Photoacclimation strategies in northeastern Atlantic seagrasses: Integrating responses across plant organizational levels. *Sci. Rep.* 2018;8(1):14825. doi: 10.1038/s41598-018-33259-4.
90. Short FT, Polidoro B, Livingstone SR, Carpenter KE, Bandeira S, Bujang JS, et al. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biol. Conserv.* 2011;144(7):1961-71.
91. Short FT, Wyllie-Echeverria S. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ. Conserv.* 1996;23:17-27. doi:10.1017/S0376892900038212.
92. Silva J, Barrote I, Costa MM, Albano S, Santos R. Physiological responses of *Zostera marina* and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress. *PLOS ONE.* 2013;8(11): e81058.
93. Smith RD, Pregnall AM, Alberte RS. Effects of anaerobiosis on root metabolism of *Zostera marina* (eelgrass): implications for survival in reducing sediments. *Mar. Biol.* 1988;98:131-41.
94. Sousa AI, Calado R, Cleary DFR, Nunes C, Coimbra MA, Serodio J, et al. Effect of spatio-temporal shifts in salinity combined with other environmental variables on the ecological processes provided by *Zostera noltei* meadows. *Sci. Rep.* 2017;7(1):1336. doi: 10.1038/s41598-017-01359-2.
95. Thayer GW, Kenworthy WJ, Fonseca MS. The Ecology of Eelgrass Meadows of the Atlantic Coast: a Community Profile. U.S. Fish and Wildlife Service. 1984; p. 147. FWS/OBS-84/02.
96. Touchette B, Burkholder J. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2000;250:169-205.
97. Waycott M, Duarte CM, Carruthers TJ, Orth RJ, Dennison WC, Olyarnik S, et al. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2009;106(30):12377-81. doi:10.1073/pnas.0905620106. PubMed: 19587236.
98. Waycott M, Longstaff BJ, Mellors J. Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region: a review and future research directions. *Mar. Pollut. Bull.* 2005;51:343-50.
99. Wissler L, Codoñer FM, Gu J, Reusch TBH, Olsen JL, Procaccini G. et al. Back to the sea twice: identifying candidate plant genes for molecular evolution to marine life. *BMC Evolutionary Biology.* 2011;11(8).
100. Yang XQ, Zhang QS, Zhang D, Feng JX, Zhao W, Liu Z, et al. Interaction of high seawater temperature and light intensity on photosynthetic electron transport of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Plant. Physiol. Biochem.* 2018;132:453-64. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.09.032.
101. Zang Y, Liu J, Tang XX, Zhou B. Description of a *Zostera marina* catalase gene involved in responses to temperature stress. *Peer J.* 2018;6:e4532. doi: 10.7717/peerj.4532.
102. Zidorn C. Secondary metabolites of seagrasses (Alismatales and Potamogetonales; Alismatidae): Chemical diversity, bioactivity, and ecological function. *Phytochemistry.* 2016;124:5-28. doi: 10.1016/j. phytochem.2016.02.004.
103. Zimmerman RC. Light and photosynthesis in seagrass meadows. In: A.W.D. Larkum, R.J. Orth, C.M. Duarte (eds). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation.* Dordrecht, The Netherlands: Springer Verlag. 2006;303-21.

REFERENCES

1. Davidov OJ. Influence of the phytogenic factor on the morphology and dynamics of wind drought. Survey of the coastal zone of the seas: Sat. scientific works. Kiev:Carbon LTD, 2001;236-41. [in Ukrainian].
2. Zenkovich VP. Morphology and dynamics of the Soviet coasts of the Black Sea. (North-Western part). 2 Part. Moscow: USSR Academy of Sciences. 1960. 216 p. [in Russian].
3. Turkina MYa, Pecherina TV. Zosterin - a new sorbent for efferent therapy. Efferent therapy. 2007;13(4):39-44. http://szgmu.ru/files/terapy/Terap_No_04_2007.pdf. [in Russian].
4. Shuysky YuD. Types of shores of the oceans: Monograph. Odessa: Astroprint, 2000. 480 p. [in Ukrainian].
5. Alexandre A, Baeta A, Engelen AH, Santos R. Interactions between seagrasses and seaweeds during surge nitrogen acquisition determine interspecific competition. Sci. Rep. 2017;7(1):13651. doi: 10.1038/s41598-017-13962-4.
6. Benham CF, Beavis SG, Hendry RA, Jackson EL. Growth effects of shading and sedimentation in two tropical seagrass species: Implications for port management and impact assessment. Mar. Pollut. Bull. 2016;109(1):461-70. doi: 10.1016/j.marpolbul.2016.05.027.
7. Benson JL, Schlezinger D, Howes BL. Relationship between nitrogen concentration, light, and *Zostera marina* habitat quality and survival in southeastern Massachusetts estuaries. Journal of Environmental Management. 2013;131:129-37.
8. Bergmann N, Winters G, Rauch G, Eizaguirre C, Gu J, Nelle P, et al. Population-specificity of heat stress gene induction in northern and southern eelgrass *Zostera marina* populations under simulated global warming. Mol. Ecol. 2010;19:2870-83.
9. Biber PD, Kenworthy WJ, Paerl HW. Experimental analysis of the response and recovery of *Zostera marina* (L.) and *Halodule wrightii* (Ascher.) to repeated light-limitation stress. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2009;369:110-17.
10. Billingham MR, Reusch TBH, Alberto F, Serro EA. Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria Formosa. Portugal. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2003;265:77-83.
11. Bittick SJ, Sutula M, Fong P. A tale of two algal blooms: Negative and predictable effects of two common bloom-forming macroalgae on seagrass and epiphytes. Mar. Environ. Res. 2018;140:1-9. doi: 10.1016/j.marenvres.2018.05.018.
12. Bonanno G, Orlando-Bonaca M. Trace elements in Mediterranean seagrasses: Accumulation, tolerance and biomonitoring. A review. Mar. Pollut. Bull. 2017;125(1-2):8-18. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.078.
13. Borum J, Duarte CM, Krause-Jensen D, Greve TM. European seagrasses: an introduction to monitoring and management. The M&MS project, EU project Monitoring and Managing of European Seagrasses (M&MS). 2004.
14. Bos AR, Bouma TJ, de Kort GLJ, van Katwijk MM. Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: Sediment accretion and modification. Estuarine Coast Shelf Sci. 2007;74:344-8. doi:10.1016/j.ecss.2007.04.006.
15. Campbell SJ, McKenzie LJ. Flood related loss and recovery of intertidal seagrass meadows in southern Queensland, Australia. Estuarine, Coastal & Shelf Science. 2004;60:477-90.
16. Carve M, Coggan TL, Myers JH, Clarke B, Nugegoda D, Shimeta J. Impacts on the seagrass, *Zostera nigricaulis*, from the herbicide Fusilade Forte[®] used in the management of *Spartina anglica* infestations. Aquat. Toxicol. 2018;195:15-23. doi: 10.1016/j.aquatox.2017.11.021.

17. Collier CJ, Lavery PS, Masini RJ, Ralph PJ. Shade-induced response and recovery of the seagrass *Posidonia sinuosa*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2009;370:89-103.
18. Collier CJ, Ow YX, Langlois L, Uthicke S, Johansson CL, O'Brien KR, et al. Optimum Temperatures for Net Primary Productivity of Three Tropical Seagrass Species. *Front. Plant Sci.* 2017;8:1446. doi: 10.3389/fpls.2017.01446.
19. Collier CJ, Villacorta-Rath C, van Dijk KJ, Takahashi M, Waycott M. Seagrass proliferation precedes mortality during hypo-salinity events: a stress-induced morphometric response. *PLoS One.* 2014;9(4):e94014. doi: 10.1371/journal.pone.0094014.
20. Collier CJ, Waycott M, Ospina AG. Responses of four Indo-West Pacific seagrass species to shading. *Marine Pollution Bulletin.* 2012;65: 342-54.
21. Connolly RM, Smith TM, Maxwell PS, Olds AD, Macreadie PI, Sherman CDH. Highly Disturbed Populations of Seagrass Show Increased Resilience but Lower Genotypic Diversity. *Front. Plant Sci.* 2018;9:894. doi: 10.3389/fpls.2018.00894.
22. Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, et al. The value of the worlds ecosystem services and natural capital. *Nature.* 1997;387:253-60. doi:10.1038/387253a0.
23. Costello CT, Kenworthy WJ. Twelve-year mapping and change analysis of eelgrass (*Zostera marina*) areal abundance in Massachusetts (USA) identifies statewide declines. *Estuaries & Coasts.* 2011;34:232-42.
24. Crump BC, Wojahn JM, Tomas F, Mueller RS. Metatranscriptomics and Amplicon Sequencing Reveal Mutualisms in Seagrass Microbiomes. *Front Microbiol.* 2018;9:388. doi: 10.3389/fmicb.2018.00388.
25. Cullain N, McIver R, Schmidt AL, Milewski I, Lotze HK. Potential impacts of finfish aquaculture on eelgrass (*Zostera marina*) beds and possible monitoring metrics for management: a case study in Atlantic Canada. *Peer J.* 2018;6:e5630. doi: 10.7717/peerj.5630.
26. Czerny AB, Dunton KH. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. *Estuaries.* 1995;18:418-27.
27. Dawkins PD, Eisenlord ME, Yoshioka RM, Fiorenza E, Fruchter S, Giammona F, et al. Environment, dosage, and pathogen isolate moderate virulence in eelgrass wasting disease. *Dis. Aquat. Organ.* 2018;130(1):51-63. doi: 10.3354/dao03263.
28. DeAmicis S, Foggo A. Long-Term Field Study Reveals Subtle Effects of the Invasive Alga *Sargassum muticum* upon the Epibiota of *Zostera marina*. *PLoS One.* 2015;10(9):e0137861. doi: 10.1371/journal.pone.0137861.
29. Deegan LA. Lessons learned: the effects of nutrient enrichment on the support of nekton by seagrass and salt marsh ecosystems. *Estuaries.* 2002;25(4B):727-42.
30. Dennison WC. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany.* 1987;27:15-26.
31. Dennison WC, Orth RJ, Moore KA, Stevenson JC, Carter V, Kollar S, et al. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *BioScience.* 1993;43(2):86-95.
32. Diepens NJ, Buffan-Dubau E, Budzinski H, Kallerhoff J, Merlina G, Silvestre J, et al. Toxicity effects of an environmental realistic herbicide mixture on the seagrass *Zostera noltei*. *Environ. Pollut.* 2017;222:393-403. doi: 10.1016/j.envpol.2016.12.021.
33. Duarte CM, Holmer M, Marba N. Plant-microbe interactions in seagrass meadows. In: Kristensen E., Haese R.R., Kostka J.E., editors. *Interactions between macro- and*

- microorganisms in marine sediments, coastal estuarine studies. Washington DC: AGU. 2005;60:31-60.
34. Durako MJ, Kunzelman JI, Kenworthy WJ, Hammerstrom KK. Depthrelated variability in the photobiology of two populations of *Halophila johnsonii* and *Halophila decipiens*. Mar. Biol. 2003;142:1219-28.
 35. Enriquez S. Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005;289:141-50.
 36. Eriksson BK, van der Heide T, van de Koppel J, Piersma T, Veer HW, Olff H. Major changes in the ecology of the Wadden Sea: human impacts, ecosystem engineering and sediment dynamics. Ecosystems. 2010;13:752-64.
 37. Fabricius KE. Factors determining the resilience of coral reefs to eutrophication: a review and conceptual model. In: Dubinsky, Z., Stambler, N. (Eds.), Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. Springer Science + Business Media, 2011;552 p.
 38. Franssen SU, Gu J, Winters G, Huylmans A-K, Wienpahl I, Sparwel M, et al. Genome-wide transcriptomic responses of the seagrasses *Zostera marina* and *Nanozostera noltii* under a simulated heatwave confirm functional types. Marine Genomics. 2014; <http://dx.doi.org/10.1016/j.margen.2014.03.004>.
 39. Govers LL, de Brouwer JH, Suykerbuyk W, Bouma TJ, Lamers LP, Smolders AJ, et al. Toxic effects of increased sediment nutrient and organic matter loading on the seagrass *Zostera noltii*. Aquat. Toxicol. 2014;155:253-60. doi: 10.1016/j.aquatox.2014.07.005.
 40. Greco M, Saez CA, Contreras RA, Rodriguez-Rojas F, Bitonti MB, Brown MT. Cadmium and/or copper excess induce interdependent metal accumulation, DNA methylation, induction of metal chelators and antioxidant defences in the seagrass *Zostera marina*. Chemosphere. 2019;224:111-19. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.02.123.
 41. Grice AM, Loneragan NR, Dennison WC. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1996;195:91-110.
 42. Groner ML, Burge CA, Couch CS, Kim CJ, Siegmund GF, Singhal S, et al. Host demography influences the prevalence and severity of eelgrass wasting disease. Dis. Aquat. Organ. 2014;108(2):165-75. doi: 10.3354/dao02709.
 43. Guan C, Parrot D, Wiese J, Sönnichsen FD, Saha M, Tasdemir D, et al. Identification of rosmarinic acid and sulfated flavonoids as inhibitors of microfouling on the surface of eelgrass *Zostera marina*. Biofouling. 2017;33(10):867-80. doi: 10.1080/08927014.2017.1383399.
 44. Gustafsson C, Bostrom C. Biodiversity influences ecosystem functioning in aquatic angiosperm communities. Oikos. 2011;120:1037-46.
 45. Gustafsson C, Bostrom C. Influence of neighboring plants on shading stress resistance and recovery of eelgrass, *Zostera marina* L.. PLOS ONE. 2013;8(5): e64064.
 46. Heck KL, Able K, Rooman C, Fahay M. Composition, abundance, biomass and production of macrofauna in a New England estuary: comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. Estuaries. 1995;18:379-89.
 47. Heck KL, Carruthers TJB, Duarte CM, Hughes AR, Kendrick G, Orth RJ, et al. Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. Ecosystems. 2008;11:1198-210.
 48. HELCOM. Eutrophication in the Baltic Sea - An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment and eutrophication in the Baltic Sea region. Balt. Sea Environ. Proc. 2009;No. 115B.

49. Hemminga MA. The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. *J. Sea Res.* 1998;39:183-96.
50. Hughes BB, Lummis SC, Anderson SC, Kroeker KJ. Unexpected resilience of a seagrass system exposed to global stressors. *Glob. Chang. Biol.* 2018;24(1):224-34. doi: 10.1111/gcb.13854.
51. Hughes RG, Potouroglou M, Ziauddin Z, Nicholls JC. Seagrass wasting disease: Nitrate enrichment and exposure to a herbicide (Diuron) increases susceptibility of *Zostera marina* to infection. *Mar. Pollut. Bull.* 2018;134:94-8. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.08.032.
52. Hughes AR, Williams SL, Duarte CM, Heck KL, Waycott M. Associations of concern: declining seagrasses and threatened dependent species. *Front Ecol. Environ.* 2009;7:242-46. doi:10.1890/080041.
53. Inaba N, Trainer VL, Onishi Y, Ishii KI, Wyllie-Echeverria S, Imai I. Algicidal and growth-inhibiting bacteria associated with seagrass and macroalgae beds in Puget Sound, WA, USA. *Harmful Algae.* 2017;62:136-47. doi: 10.1016/j.hal.2016.04.004.
54. Jueterbock A, Franssen SU, Bergmann N, Gu J, Coyer JA, Reusch TB, et al. Phylogeographic differentiation versus transcriptomic adaptation to warm temperatures in *Zostera marina*, a globally important seagrass. *Mol. Ecol.* 2016;25(21):5396-411. doi: 10.1111/mec.13829.
55. Kautsky L. Life-strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos.* 1988;53:126-35.
56. Kim M, Brodersen KE, Szabo M, Larkum AWD, Raven JA, Ralph PJ, et al. Low oxygen affects photophysiology and the level of expression of two-carbon metabolism genes in the seagrass *Zostera muelleri*. *Photosynth. Res.* 2018;136(2):147-60. doi: 10.1007/s11120-017-0452-1.
57. Koch EW. Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries.* 2001;24:1-17.
58. Krause-Jensen D, Carstensen J, Nielsen SL, Dalsgaard T, Christensen PB, Fossing H, et al. Sea bottom characteristics affect depth limits of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series.* 2011;425:91-102.
59. Krause-Jensen D, Greve TM, Nielsen K. Eelgrass as a bioindicator under the European water framework directive. *Water Resources Management.* 2005;19:63-75.
60. Krause-Jensen D, Sagert S, Schubert H, Bostrom C. Empirical relationships linking distribution and abundance of marine vegetation to eutrophication. *Ecol. Indic.* 2007;8:515-29.
61. Kumar M, Padula MP, Davey P, Pernice M, Jiang Z, Sablok G, et al. Proteome Analysis Reveals Extensive Light Stress-Response Reprogramming in the Seagrass *Zostera muelleri* (Alismatales, Zosteraceae) Metabolism. *Front. Plant. Sci.* 2017;7:2023. doi: 10.3389/fpls.2016.02023.
62. Laugier T, Rigollet V, de Casabianca M-L. Seasonal dynamics in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., in a Mediterranean coastal lagoon (Thau lagoon, France). *Aquat. Bot.* 1999;63:51-69.
63. Lee H, Golicz AA, Bayer PE, Severn-Ellis AA, Chan CK, Batley J, et al. Genomic comparison of two independent seagrass lineages reveals habitat-driven convergent evolution. *J. Exp. Bot.* 2018;69(15): 3689-702. doi: 10.1093/jxb/ery147.
64. Liu J, Tang X, Wang Y, Zang Y, Zhou B. A *Zostera marina* manganese superoxide dismutase gene involved in the responses to temperature stress. *Gene.* 2016;575(2 Pt 3):718-24. doi: 10.1016/j.gene.2015.09.050.

65. Lv X, Yu P, Deng W, Li Y. Transcriptomic analysis reveals the molecular adaptation to NaCl stress in *Zostera marina* L. *Plant Physiol. Biochem.* 2018;130:61-8. doi: 10.1016/j.plaphy. 2018.06.022.
66. Martinez-Crego B, Arteaga P, Ueber A, Engelen AH, Santos R, Molis M. Specificity in Mesograzer-Induced Defences in Seagrasses. *PLoS One.* 2015;10(10):e0141219. doi: 10.1371/journal.pone.0141219.
67. Massa SI, Arnaud-Haond S, Pearson GA, Serrao EA. Temperature tolerance and survival of intertidal populations of the seagrass *Zostera noltii* (Hornemann) in Southern Europe (Ria Formosa, Portugal). *Hydrobiologia.* 2008;619:195-201.
68. Matsuda R, Handayani ML, Sasaki H, Takechi K, Takano H, Takio S. Production of indoleacetic acid by strains of the epiphytic bacteria *Neptunomonas* spp. isolated from the red alga *Pyropia yezoensis* and the seagrass *Zostera marina*. *Arch. Microbiol.* 2018;200(2):255-65. doi: 10.1007/s00203-017-1439-1.
69. Mochida K, Hano T, Onduka T, Ito K, Yoshida G. Physiological responses of eelgrass (*Zostera marina*) to ambient stresses such as herbicide, insufficient light, and high water temperature. *Aquat. Toxicol.* 2019;208:20-8. doi: 10.1016/j.aquatox.2018.12.018.
70. Mota CF, Engelen AH, Serrao EA, Coelho MAG, Marba N, Krause-Jensen D, et al. Differentiation in fitness-related traits in response to elevated temperatures between leading and trailing edge populations of marine macrophytes. *PLoS One.* 2018;13(9):e0203666. doi: 10.1371/journal.pone.0203666.
71. Negri AP, Flores F, Mercurio P, Mueller JF, Collier CJ. Lethal and sub-lethal chronic effects of the herbicide diuron on seagrass. *Aquat. Toxicol.* 2015;165:73-83. doi: 10.1016/j.aquatox. 2015.05.007.
72. Nejrup LB, Pedersen MF. Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina*. *Aquat. Bot.* 2008;88:239-46.
73. Nellemann C, Corcoran E, Duarte CM, Valdes L, De Young C, Fonseca L, et al. (Eds). *Blue Carbon. A Rapid Response Assessment.* United Nations Environment Programme, GRID-Arendal, Norway, 2009;80 pp. www.grida.no.
74. Oetjen K, Reusch TBH. Genome scans detect consistent divergent selection among subtidal vs. intertidal populations of the marine angiosperm *Zostera marina*. *Mol. Ecol.* 2007;16:5156-7.
75. Olesen B, Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002;236:89-97.
76. Olsen JL, Rouze P, Verhelst B, Lin YC, Bayer T, Collen J, et al. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea. *Nature.* 2016;530(7590):331-5. doi: 10.1038/nature16548.
77. Onuf CP. Seagrass responses to long-term light reduction by brown tide in upper Laguna Madre, Texas: distribution and biomass patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996;138:219-31.
78. Orth RJ, Carruthers TJB, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck JrKL, et al. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience.* 2006;56: 987-96.
79. Papazian S, Parrot D, Buryskova B, Weinberger F, Tasdemir D. Surface chemical defence of the eelgrass *Zostera marina* against microbial foulers. *Sci. Rep.* 2019;9(1):3323. doi: 10.1038/s41598-019-39212-3.
80. Park SR, Kim S, Kim YK, Kang CK, Lee KS. Photoacclimatory Responses of *Zostera marina* in the Intertidal and Subtidal Zones. *PLoS One.* 2016;11(5):e0156214. doi: 10.1371/journal.pone.0156214.

81. Phillips RC, Menez EG. Seagrasses. Smithsonian Contributions to the Marine Science series, Washington, D.C., Smithsonian Institution Press. 1988;34.
82. Pickney JL, Paerl HW, Tester P, Richardson TL. The role of nutrient loading and eutrophication in estuarine ecology. *Environ. Health Perspect.* 2001;109:699-706.
83. Preen AR, Long WJL, Coles RG. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km² of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquat. Bot.* 1995;52:3-17.
84. Ralph PJ, Durako MJ, Enriquez S, Collier CJ, Doblin MA. Impact of light limitation on seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007;350:176-93. doi:10.1016/j.jembe. 2007.06.017.
85. Rasheed MA, Unsworth RKF. Long-term climate-associated dynamics of a tropical seagrass meadow: implications for the future. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2011;422: 93-103.
86. Reusch TBH, Ehlers A, Haemmerli A, Worm B. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2005;102:2826-31.
87. Romero J, Lee K-S, Perez M, Mateo MA, Alcoverro T. Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht. 2006.
88. Salo T, Gustafsson C, Bostrom C. Effects of plant diversity on primary production and species interactions in brackish water angiosperm communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009;396:261-72.
89. Schubert N, Freitas C, Silva A, Costa MM, Barrote I, Horta PA, et al. Photoacclimation strategies in northeastern Atlantic seagrasses: Integrating responses across plant organizational levels. *Sci. Rep.* 2018;8(1):14825. doi: 10.1038/ s41598-018-33259-4.
90. Short FT, Polidoro B, Livingstone SR, Carpenter KE, Bandeira S, Bujang JS, et al. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biol. Conserv.* 2011;144(7):1961-71.
91. Short FT, Wyllie-Echeverria S. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ. Conserv.* 1996;23:17-27. doi:10.1017/S0376892900038212.
92. Silva J, Barrote I, Costa MM, Albano S, Santos R. Physiological responses of *Zostera marina* and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress. *PLOS ONE.* 2013;8(11): e81058.
93. Smith RD, Pregnall AM, Alberte RS. Effects of anaerobiosis on root metabolism of *Zostera marina* (eelgrass): implications for survival in reducing sediments. *Mar. Biol.* 1988;98:131-41.
94. Sousa AI, Calado R, Cleary DFR, Nunes C, Coimbra MA, Serodio J, et al. Effect of spatio-temporal shifts in salinity combined with other environmental variables on the ecological processes provided by *Zostera noltei* meadows. *Sci. Rep.* 2017;7(1):1336. doi: 10.1038/s41598-017-01359-2.
95. Thayer GW, Kenworthy WJ, Fonseca MS. *The Ecology of Eelgrass Meadows of the Atlantic Coast: a Community Profile*. U.S. Fish and Wildlife Service. 1984; p. 147. FWS/OBS-84/02.
96. Touchette B, Burkholder J. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2000;250:169-205.
97. Waycott M, Duarte CM, Carruthers TJ, Orth RJ, Dennison WC, Olyarnik S, et al. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2009;106(30):12377-81. doi:10.1073/pnas. 0905620106. PubMed: 19587236.
98. Waycott M, Longstaff BJ, Mellors J. Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region: a review and future research directions. *Mar. Pollut. Bull.* 2005;51: 343-50.



99. Wissler L, Codoñer FM, Gu J, Reusch TBH, Olsen JL, Procaccini G. et al. Back to the sea twice: identifying candidate plant genes for molecular evolution to marine life. *BMC Evolutionary Biology*. 2011;11(8).
100. Yang XQ, Zhang QS, Zhang D, Feng JX, Zhao W, Liu Z, et al. Interaction of high seawater temperature and light intensity on photosynthetic electron transport of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Plant. Physiol. Biochem.* 2018;132:453-64. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.09.032.
101. Zang Y, Liu J, Tang XX, Zhou B. Description of a *Zostera marina* catalase gene involved in responses to temperature stress. *Peer J*. 2018;6:e4532. doi: 10.7717/peerj.4532.
102. Zidorn C. Secondary metabolites of seagrasses (Alismatales and Potamogetonales; Alismatidae): Chemical diversity, bioactivity, and ecological function. *Phytochemistry*. 2016;124:5-28. doi: 10.1016/j.phytochem.2016.02.004.
103. Zimmerman RC. Light and photosynthesis in seagrass meadows. In: A.W.D. Larkum, R.J. Orth, C.M. Duarte (eds). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Dordrecht, The Netherlands: Springer Verlag. 2006;303-21.

Стаття надійшла до редакції 15.11.2019.

The article was received 15 November 2019.



DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-9
УДК 378.147.091.33-027.22:57.084/.085

Сікура А. Й.¹, Мегалінська Г. П.¹, Босенко А. І.²

ДОСЯГНЕННЯ ЯКІСНИХ РЕЗУЛЬТАТІВ НАУКОВОГО ЕКСПЕРИМЕНТУ МАЙБУТНІМИ БІОЛОГАМИ В УМОВАХ ЛАБОРАТОРНОГО ДОСЛІДЖЕННЯ

¹ Національний педагогічний університет імені М. П. Драгоманова, м. Київ,
Україна e-mail: annarouse@ukr.net

² Південноукраїнський національний педагогічний університет імені
К. Д. Ушинського, м. Одеса, Україна
e-mail: bosenco@ukr.net

Стрімка зміна умов життя сучасної людини, погіршення екологічної ситуації впливає на сталість показників, які отримуються емпіричним шляхом у лабораторних умовах під час дослідження різних представників рослинного світу. Для цього необхідні знання щодо класифікації пряно-ароматичних рослин, які не одне десятиліття широко застосовуються у повсякденному житті, відомостей стосовно біохімічного складу та особливостей їх використання. Тим самим відзначається необхідність підвищення зв'язку теоретичних знань із біології з їх практичним застосуванням. Знання основних біологічних особливостей рослин, зокрема, лікарських, їх біохімічних характеристик, уміння використовувати ці знання у практичній діяльності, а також здатність до прогнозування – один із елементів підґрунтя, на якому базується успішна майбутня професійна діяльність. Дослідження спрямоване на пошук комплексу засобів і умов формування у студентів – майбутніх біологів – практичних навичок самостійного вирішення завдань стосовно вибору та використання біоматеріалу. Проблема полягає в тому, що не зважаючи на однакову методику навчання і лабораторні умови, результати досліджень майбутніх фахівців відрізняються. Встановлення достовірності результату передбачало визначення системності появи похибок, порушення вимог, схожості за внутрішніми та зовнішніми характеристиками біоматеріалу тощо. Вперше введені критерії оцінювання процесуальних дій під час проведення досліджень в лабораторних умовах навчання, що було взято за основу в розробленні нової методики.

Представлено методику навчання, в якій відображено сутність творчого підходу до отримання власних наукових результатів під час освітнього процесу в закладі вищої освіти. Запропонована методика спрямована на розширення обсягу теоретичних знань, синтезу їх для втілення у процес цілеспрямованої практичної роботи, формування умінь визначати новизну, швидко виконувати процесуальні дії, розвивати творче самовиявлення.

Ключові слова: формування дослідницьких навичок, науковий експеримент з біології, майбутні біологи, мотивація, педагогічні умови.

Sikura A. Y., Megalinskaya G. P., Bosenko A. I.

ACHIEVEMENT OF QUALITATIVE RESULTS OF SCIENTIFIC EXPERIMENT BY FUTURE BIOLOGISTS IN THE CONDITIONS OF LABORATORY RESEARCH

The rapid change of living conditions of the modern man, the deterioration of the ecological situation influences the constancy of the parameters obtained empirically in the laboratory during the study of various representatives of the plant world. This requires knowledge of the classification of spicy aromatic plants that have been widely used in everyday life for more than a decade, information on the biochemical composition and the features of their use. Thereby, there is a need to increase the link between theoretical knowledge in biology and its practical application. Knowledge of the basic biological features of plants, in particular, medicinal, their biochemical characteristics, the ability to use this knowledge in practice, as well as the ability to predict - one of the elements of the basis on which a successful future professional activity is based.

The research is aimed at finding a complex of means and conditions for the formation of future students' biologists practical skills in solving their own problems regarding the selection and use of biomaterials. The problem lies in the fact that, despite the teaching methodology and the same laboratory conditions, the results of the research of future specialists are different. Identification of the reliability of the result envisaged the determination of the systematic appearance of errors, violations of requirements, similarity to the internal and external characteristics of the biomaterial, etc. For the first time the criteria for evaluating procedural actions were introduced during the research in laboratory conditions, which was taken as the basis for the development of a new methodology.

The method of training, which reflects the essence of the creative approach to obtaining their own scientific results during the educational process at the institution of higher education, is presented. The proposed method allows students to expand the theoretical achievements, synthesize them for implementation in the process of purposeful practical work, to form the ability to determine novelty, to quickly perform procedural actions, to develop creative self-expression.

Key words: *formation of research skills, scientific experiment on biology, future biologists, motivation, pedagogical conditions.*

Стрімка зміна умов життя сучасної людини, погіршення екологічної ситуації впливає на сталість показників, які отримуються емпіричним шляхом у лабораторних умовах під час дослідження різних представників рослинного світу. Це передбачає більш прискіпливе ставлення до питань отримання достовірних результатів та змушує дослідників вести пошук стратегічних шляхів розвитку взаємодії людини з рослинним світом з метою розширення напрямків цілеспрямованих наукових досліджень, розроблення методів поведінки людей у взаємодії з довкіллям. Для цього необхідні знання щодо класифікації пряно-ароматичних рослин, які не одне десятиліття широко застосовуються у повсякденному житті, відомостей стосовно біохімічного складу та особливостей їх використання. Тим самим відзначається необхідність підвищення зв'язку теоретичних знань із біології з

їх практичним застосуванням. Знання основних біологічних особливостей рослин, зокрема, лікарських, їх біохімічних характеристик, уміння використовувати ці знання у практичній діяльності, а також здатність до прогнозування – один із елементів підґрунтя, на якому базується успішна майбутня професійна діяльність [6].

Необхідно зазначити, що цілеспрямоване навчання майбутніх біологів у лабораторних умовах до самостійного здобутку наукових досягнень дозволяє ґрунтовніше розуміти сутність впливу різних біологічних об'єктів, наприклад, пряно-ароматичних рослин на стан довкілля та здоров'я людини; виявляти обґрунтовану відмінність у використанні синтетичних (отриманих шляхом хімічного синтезу) засобів у якості харчових добавок до продуктів харчування, ліків, парфумерії, косметики, засобів гігієни, які призводять до масового розповсюдження алергічних реакцій у майже п'ятій частині населення, та натуральних компонентів [2]. З огляду на цю проблему в усьому світі спостерігається стійка тенденція зростання зацікавленості у використанні як культивованих, так і дикоростучих лікарських і пряно-ароматичних рослин. Це пов'язано з їх здатністю синтезувати й акумулювати сотні, а іноді й тисячі біологічно-активних речовин (БАР), а також близькістю за своєю біологічною природою цих речовин як до людського організму, так і довкілля [11]. Отже, набуття знань та формування практичних навичок з означених вище питань є актуальним завданням для майбутніх фахівців-біологів.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Як відзначається у численних літературних джерелах, протягом багатьох тисячоліть рослини природної флори вірно служать людині у багатьох сферах життя [2, 9, 17]. Проте, накопичення екологічних проблем, зниження життєстійкості людини потребує підготовки спеціалістів з новими знаннями та навичками аби правильно, влучно діагностувати якісні характеристики рослини з подальшою функціональною перспективою. Тим більше, що вся історія українського етносу підтверджує широке використання різного роду біоматеріалу у повсякденному житті як з лікувальною і профілактичною, так і з метою збереження флори [3].

Уміння здійснювати аналіз якісних властивостей пряно-ароматичних рослин надає можливість використовувати і регулювати фізіологічний, психологічний стан організму людини, оцінювати очисну, метаболічну та захисну функції. Крім того, знання властивостей деяких пряно-ароматичних рослин бактеріологічного походження можна використовувати для пригнічення бактерій гниття, для більш тривалого зберігання їжі тощо [6, 12, 15]. Переважна більшість пряно-ароматичних рослин здатна активізувати виведення шлаків з організму, а також відігравати роль каталізаторів у низці ферментативних процесів. Саме тому більшість відомих пряно-ароматичних

рослин як у минулому, так і у наші часи використовується медиками в якості лікарських засобів [3]. Проте, низка актуальних питань потребує свого розв'язання шляхом проведення додаткових лабораторних досліджень з метою виявлення нових якісних характеристик біоматеріалу на базі сучасних методичних і експериментальних технологій. Необхідно надати процесу вільного, творчого та самостійного підходу. Ґрунтовний аналіз літературних джерел дає підстави констатувати відсутність інформації щодо новітніх методів і засобів формування у майбутніх фахівців практичних навичок роботи у самостійному досягненні наукової новизни на прикладі з пряно-ароматичними рослинами.

Мета дослідження – визначити шляхи досягнення якісних результатів майбутніми біологами в лабораторних умовах на прикладі дослідження пряно-ароматичних рослин.

Завдання: 1) здійснити аналіз науково-педагогічної, методичної та спеціальної літератури з ботаніки щодо означеного питання; 2) конкретизувати видовий склад групи пряно-ароматичних рослин, які можна використовувати на лабораторних заняттях, з'ясувати їх хімічний склад і властивості, визначити оціночні критерії у досягненні результату; 3) експериментально перевірити здібність студентів до дослідницької діяльності з рослинним матеріалом та визначити, за яких умов досягаються якісні результати.

Матеріали та методи дослідження: аналіз і узагальнення літературних і отриманих емпіричних даних; анкетування, бесіди; методи лабораторних досліджень (використовувались стандартні методики лабораторного виділення біологічно активних речовин, що містяться в тих чи інших органах рослин, а також приготування екстрактів (настоянок) з висушеної сировини); методи порівняння, узагальнення, математичне опрацювання даних. В дослідженні брали участь студенти двох груп – експериментальної (ЕГ, n=13) та контрольної (КГ, n=11).

Виклад основного матеріалу. Формування практичних навичок відбувається безпосередньо в процесі навчання. За визначенням В. О. Артемова, навичка характеризується як автоматизоване вміння, яке стало в результаті численних і цілеспрямованих повторень найбільш економним і вільним способом виконання даної дії. Зрозуміло, що навичка визначається вмінням. Відтак, база вміння – знання [1, 3, 6]. На думку Л. О. Нікітченко, провідну роль у забезпеченні якості освітнього процесу та формуванні професійної компетентності відіграють педагогічні умови цілеспрямованого їх застосування на заняттях [4].

В процесі вивчення фітології студенти набувають знань про будову і функціонування рослин на всіх рівнях їх організації, що є необхідним у професійній діяльності майбутнього біолога. Теоретичний матеріал

передбачає відомості про еколого-біологічні особливості рослин, специфіку їх поширення, анатомічну та морфологічну будову, видовий склад лікарських і пряно-ароматичних рослин усіх систематичних груп, вміст біологічно-активних речовин та можливості їх використання. Проте, проблемою є те, що за традиційною методикою навчання набутих знань і вмінь недостатньо для використання в подальшій практичній діяльності.

З наукових літературних джерел відомо, що пряно-ароматичні рослини містять унікальні антиоксиданти, ефірні олії, вітаміни, володіють здатністю пригнічувати ріст і розвиток бактерій (бактерицидність), головним чином бактерій гниття, тим самим сприяти тривалішому зберіганню їжі (консервуванню). Водночас, більшість пряно-ароматичних рослин мають здатність активізувати виведення різних шлаків з організму, очищувати його від механічного і біологічного «засмічення», а також слугувати каталізаторами низки ферментативних процесів [10]. Використання пряно-ароматичних рослин разом із їжею сприяє більш повноцінному її засвоєнню, стимулює очисні, обмінні та захисні функції організму, підвищує адаптаційні можливості людини до екстремальних умов.

Проведення багаторазових спостережень за процесом виконання майбутніми біологами завдань (три різних потоки) щодо дослідження біоматеріалу в лабораторних умовах дали підстави констатувати системні похибки в отриманні результатів. Незважаючи на те, що надбані студентами знання оцінювалися одним рівнем і використовувалися однакові зразки біоматеріалу, результати досліджень у багатьох випадках відрізнялися. Одержані дані дозволили провести ретельний аналіз усіх процесуальних дій студентів. На першому етапі було здійснено тестування на предмет мотиваційної складової, за підсумками якого у 10–12% студентів визначена відсутність інтересу в здобутку об'єктивних результатів дослідження. Подальший аналіз виявив деякі суперечності в підходах у досягненні результату. Так, близько 20–25 відсотків студентів не витримували принципів стандартності процедури, внаслідок чого були порушені вимоги дослідження вже на підготовчому етапі, тобто допущені технічні похибки. Встановлено, що у 20% випадків відмічалось порушення послідовності дій, недостатня їх систематизація та плутанина у порівняльних характеристиках схожих біоматеріалів (у середньому до 45%); відмічені недостатня орієнтованість до відбору матеріалу, порушення дозування (до 7–9%) та ін., що відбувалося у присутності і під контролем викладача. Основними чинниками порушень виявилися недостатнє осмислення завдання та відсутність відповідальності виконавців. Проте, згідно з даними тестування, до 70% студентів виявляли бажання випробувати власні сили у пошуку новизни в процесі виконання завдання, тобто самостійно з початку до кінця провести дослідження з досягненням позитивного результату.

З метою підтвердження ефективності методики формування практичних навичок використання пряно-ароматичних рослин проведення дослідження передбачало виконання низки педагогічних умов: створення мотиваційної настанови з урахуванням активізації процесів саморегуляції; апробація тестової навчальної програми за певною тематикою; забезпечення засобами активізації навчально-пізнавального підходу; систематизація знань студентів щодо використання рослин з метою отримання власного об'єктивного результату [8].

Для навчання студентів самостійному автономному підходу до досліджень було складено програму з визначенням основних оціночних критеріїв, що є підґрунтям у розробленні новітньої методики. Перше – послідовність й осмислення поетапних завдань; друге – вироблення алгоритму процесуальних дій; третє – розширений відбір біоматеріалу; четверте – хронологічність дій та дозування; п'яте – систематизація знань (функціональність, якість, структура, біохімічний склад, реакції, сумісність та ін.); шосте – витримка; сьоме – визначення достовірності результату та новизни.

Експериментальній групі (ЕГ), окрім набуття теоретичних знань, було запропоновано опанувати методику виділення біологічно-активних речовин та обрати критерії оцінювання процесуальних дій в ході проведення лабораторного дослідження. Йдеться про формування практичних навичок роботи з рослинним матеріалом з урахуванням ефекту їх впливу на мікроорганізми (мікробіологічна складова теоретичних знань та практичних умінь і навичок студентів з дисципліни «Мікробіологія» – як приклад реалізації міжпредметних зв'язків). Для втілення методики знадобилось п'ять цілеспрямованих занять без порушення ходу освітнього процесу. За тематикою занять студенти навчалися постановці правильної мети, вибору предмету дослідження, конкретизації завдань з прогнозуванням кінцевого результату. Особливий акцент ставився на пошук новизни у конкретному предметному дослідженні, тобто, на базі знань про результати попередніх досліджень формулювалася гіпотеза. Методика переважно була спрямована на розвиток творчого мислення (творчої ініціативи) [7]. Для цього проводились короткочасові тренінги, під час яких визначалась здатність студентів визначати кількісну варіативність конкретного завдання з прогнозуванням реального результату. Акцент ставився на досягненні оціночних критеріїв.

Студенти контрольної групи (КГ) навчалися за традиційною методикою, вивчали теоретичний матеріал, знайомились з біологічними характеристиками досліджуваних рослин, з'ясовували їх біохімічні особливості та можливості застосування екстрактів з лікувальною та профілактичною метою, роздивлялись гербарний матеріал. Проте, вони не

володіли оціночними критеріями в процесі досліджень і повний цикл виділення з цих рослин біологічно активних речовин був порушений.

Для всіх учасників експерименту (ЕГ І КГ) було поставлено загальне завдання – правильно виконати дослідження щодо з'ясування антибактеріальної активності екстрактів деяких пряно-ароматичних рослин, де матеріалом дослідження слугували лектиновмісні витяжки наступних видів рослинної сировини: айр болотний, імбир, куркума, чорний перець, петрушка. Використовувалися інструментальні засоби (підготовчі дії), а саме, – обладнання та реактиви, які необхідні для виконання поставленого завдання на лабораторному занятті: на кожного студента 10 чашок Петрі, фільтрувальний папір, ножиці, хімічні стакани на 250 мл, колби на 250 мл, терези, плитки, мірні циліндри, марля або бинт, лійки, скляні палички, фломастери по склу, зразки різної повітряно-сухої рослинної сировини, мінімальною масою 5 г, насіння огірка.

Процесуальні дії виконувались, аби виділити лектини за такою методикою: рослинну сировину (2 г) висушують при температурі не вище +50°C, після чого подрібнюють до часточок з діаметром 1 мм [5, 13]. Екстракцію лектинів проводять 0,9 % розчином HCl у співвідношенні 1:5 – 1:10 (ми застосовували 1:7) протягом 2 годин за умов безперервного перемішування; отриманий екстракт віджимають через полотно тканину та центрифугують 5–10 хв. при 3000–6000 обертах для видалення нерозчинного залишку. Якщо рН екстракту був нижче 4,0 його доводили до рН 6,0–7,4, додаючи тригідроксиамінометан чи NaHCO₃.

На даному етапі навчання оцінювалися правильність, послідовність і точність дій студентів. Досліджувалися наявність і антибактеріальні властивості лектинів – речовин білкової природи, які, поєднуючись з вуглеводними радикалами, адсорбуючись на поверхні клітин бактеріальних збудників захворювань, викликають зміни обміну речовин, росту, поділу останніх. Таким чином доводилося, що лектини здатні знищувати бактеріальні клітини або припиняти їх поділ (цитостатичний ефект). Лектини є безпечними для організму людини (окрім індивідуального несприйняття, коли ці речовини викликають аглютинацію – «склеювання» – еритроцитів у людей з певними групами крові); комплекс вуглеводневий радикал-лектин швидко руйнується і виводиться з організму нормальними процесами обміну речовин [13].

Для вивчення антибактеріальної активності застосовували метод паперових дисків (диско-дифузійний метод). Цей метод використовують для виявлення антибіотичної активності розчину (культурального середовища). Сутність методу полягає в тому, що диски фільтрувального паперу просочують розчином, який вивчається, і кладуть на поверхню агаризованого середовища, останнє засіяне тест-культурою [5, 10]. Результати враховують

через 24 та 48 годин. Оцінювання результатів проводилося за відомою таблицею граничних значень діаметрів зон затримки росту і значень мінімальної пригнічуючої концентрації (МПК) антибіотиків для інтерпретації результатів, яка містить граничні значення діаметрів росту для резистентних (стійких), помірно-резистентних і чутливих штамів.

За своїм ступенем чутливості до антибіотиків мікроорганізми поділяються на три групи: 1 група – чутливі до антибіотиків (збудники знищуються в організмі за умов використання звичайних терапевтичних доз препаратів), зона затримки росту 20 мм і більше; 2 група – помірно-резистентні (для них лікувальний ефект може бути досягнутий при використанні максимальних терапевтичних доз препаратів), зона затримки росту 15–10 мм; 3 група – резистентні (бактерицидних концентрацій препаратів в організмі створити неможливо, тому що вони будуть токсичними), зона затримки росту до 15 мм [5]. Цей метод широко застосовується у медицині під час підбору антибактеріальних препаратів у лікарській практиці; він є статистично достовірним при 10-разовому повторенні.

За результатами лабораторного дослідження були висвітлені показники, що характеризували правильність виконаного завдання всіма учасниками експерименту, оцінку якої давала група експертів зі складу викладачів біології та фітології (табл. 1). Зона гальмування, кількісні дані щодо якої представлено у таблиці, – це зона затримки росту мікробів навкруги паперових дисків, що змочені витяжками з лектиновмісними речовинами. Їх вимірюють, користуючись звичайним циркулем, лінійкою, міліметровим папером [16].

Отримані студентами емпіричні дані свідчать, що найбільш активно пригнічує ріст гриба кандиди білої лектинова витяжка з насіння перцю чорного. Перець чорний також активно пригнічує розвиток чудової палички, синьогнійної палички, сарцини жовтої і стафілокока золотистого, не впливаючи при цьому на кишкову паличку, яка завжди присутня у кишковому тракті людини і є його необхідним компонентом. Лектинова витяжка із кореневища імбиру проявила антибактеріальну активність по відношенню до бактерій гниття – чудової палички, синьогнійної палички, сарцини жовтої. Імбир не впливає на кандиду білу, кишкову паличку, сінну паличку і золотистий стафілокок, що свідчить про слабкий ендоекологічний вплив цієї рослини в мікроценозах. Лектиновий екстракт куркуми проявив чудовий антибактеріальний ефект по відношенню до сінної палички, дещо менший проти синьогнійної палички і кандиди білої; майже не виявив антибактеріальних властивостей по відношенню до сарцини жовтої і стафілококка золотистого; відсутнє пригнічення кишкової палички. Лектиновий екстракт, виділений із аїру болотного, проявляє середню

антибактеріальну активність відносно кандиди білої, синьогнійної палички, сарцини жовтої, золотистого стафілококу та чудової палички.

Таблиця 1

**Показники правильно виконаного дослідження щодо з'ясування
антибактеріальної активності екстрактів
деяких пряно-ароматичних рослин**

Тест-мікроорганізми	Зона гальмування / мм				
	перець чорний	куркума	імбир	петрушка	аїр болотний
Кишкова паличка	0	0	0	8	0
Золотистий стафілокок	8	9	0	9	8
Чудова паличка	9	11	9	-	8
Сінна паличка	0	20	0	0	11
Кандида біла (молочниця)	20	14	0	12	12
Синьогнійна паличка (лікарняна інфекція)	7	16	11	7	9
Сарцина жовта	8	10	10	12	9

Детальний аналіз достовірності отриманих даних відповідно до стандартних зразків засвідчив: 76,4 % студентів ЕГ досягли приблизно однакових результатів, при цьому у 68,5 % показники відповідали стандартному зразку, у 7,9 % результати дещо відрізнялися від стандартних зразків. У 14,2 % осіб ЕГ показники значно відрізнялись і не співпадали зі зразками отриманих результатів. 10 % осіб не отримали позитивного результату (табл. 2).

Таблиця 2

**Результати самостійного проведення студентами ЕГ і КГ
лабораторного дослідження, %**

Показники	ЕГ (n=13)	КГ (n=11)
Відповідали стандартному зразку	68,5	7,3
Дещо відрізнялися від стандартного зразка	7,9	8,6
Значно відрізнялися від стандартного зразка	14,2	51,3
Не отримали позитивного результату	9,4	32,8

Отримані дані дозволили студентам ЕГ самостійно провести практичну роботу з визначенням новизни стосовно впливу пряно-ароматичних рослин на здоров'я людини, а саме, чорний перець найбільш корисний для ендоекології людського і рослинного організмів. Ця рослина згубно впливає на хвороботворні бактерії і гриби, ніяк не впливаючи на позитивний симбіонт людського організму – кишкову паличку, і стимулює розвиток

симбіонта рослинного організму – сінну паличку. Водна і лектинова витяжка із кореневища імбиру має слабку антибактеріальну активність відносно бактерій гниття, не впливаючи на симбіонтів людського організму. Тобто, ефект цієї рослини можна розглядати насамперед як екзоєкологічний.

Показники учасників КГ були такими: у 7,3 % студентів результати відповідали стандартним зразкам. У 8,6 % показники мали незначні відхилення, тобто дещо відрізнялися від стандартних зразків. У 51,3 % показники значно відрізнялися від стандартних зразків. 32,8 % осіб КГ не отримали позитивного результату, при цьому 15,5 % із них не виявляли інтересу до лабораторного дослідження.

Критерії оцінювання процесуальних дій студентів визначалися виходячи із такого розподілу балів: максимальна кількість балів за кожен критерій – п'ять, мінімальна – один бал. Загалом студенти-біологи ЕГ і КГ під час самостійного вирішення практичних завдань, починаючи від добору зразків біоматеріалу і завершуючи одержаними результатами лабораторного дослідження мали можливість отримати 35 балів за виокремленими критеріями при відмінному здійсненні всіх операцій та етапів (табл. 3).

Таблиця 3

Критерії оцінювання процесуальних дій студентів ЕГ і КГ до самостійного вирішення завдань під час виконання лабораторного дослідження, бали

№ з/п	Групи Критерії	ЕГ (n=13)	КГ (n=11)	Рівень значущості	
		X±m	X±m	t	p
1	Послідовність етапів завдань	3,9±0,13	2,8±0,25	3,904	<0,01
2	Сформованість алгоритму процесуальних дій	4,0±0,15	3,5±0,13	2,519	<0,05
3	Розширений відбір біоматеріалу	3,6±0,19	3,3±0,17	1,117	>0,05
4	Хронологічність дій та дозування	4,0±0,15	3,3±0,11	3,763	<0,01
5	Систематизація знань	4,1±0,17	3,3±0,17	3,328	<0,01
6	Витримка	3,8±0,21	3,4±0,12	1,620	>0,05
7	Достовірність результатів та новизна	4,3±0,12	3,4±0,12	5,303	<0,001
	Загальна кількість балів	27,7±0,85	22,8±0,46	5,070	<0,001

Дані таблиці 3 свідчать, що студенти ЕГ одержали достовірно вищі бали за більшістю критеріїв оцінювання ($p < 0,05$). Загальна кількість балів студентів – майбутніх біологів ЕГ за самостійне вирішення завдань в умовах лабораторного дослідження становила $27,7 \pm 0,85$ балів. Осіб КГ, відповідно, $22,8 \pm 0,46$ бала, що достовірно нижче від оцінки студентів ЕГ ($p < 0,001$).

Характеризуючи очевидні зміни, слід зауважити, що значна результативність (високий рівень) забезпечена оптимальною методикою

проведення занять, що викликало у студентів справжній інтерес до поглибленого вивчення навчального матеріалу, активне бажання навчитись самостійно виконувати лабораторні досліди. Це забезпечувало якісне формівання практичних навичок та розуміння корисності й перспективності набутого досвіду.

Отже, вивчення антибактеріальних властивостей екстрактів досліджуваних рослин дозволяє сформувати у студентів практичні навички пошуку та дослідження речовин з антибактеріальними властивостями, розширює їх біологічний кругозір, укріплює мотивацію щодо навчання за обраною спеціальністю.

ВИСНОВКИ

Аналіз літературних джерел та проведення спостережень в умовах лабораторного навчання студентів – майбутніх біологів дозволили з'ясувати закономірне виникнення змістових проблем процесуального характеру, що можуть значно впливати на отримання реального результату дослідження. Виявлено низку системних порушень технічного і змістовного характеру, а також деякі розбіжності у підходах до проведення дослідження. Однією з причин є недосконалість методика навчання майбутніх біологів.

Розроблені критерії оцінювання, які охоплюють процес дослідження від початку до завершення, склали основу нової методики навчання спрямованої на самостійне досягнення наукових результатів дослідження.

Значно підвищилися вмотивованість студентів до процесу пошуку якісних біоматеріалів з визначенням впливових властивостей, індекс активності з іншими субматеріалами, об'єктивність особистісного прогнозування результату проведення дослідження. Представлена методика дозволяє вирішувати основні завдання освіти в таких напрямках: 1) оволодіння студентами практичними навичками самостійно супроводжувати процес дослідження та надавати власну оцінку отриманих результатів; 2) надбання професійного досвіду роботи з різними видами біоматеріалу в області біології; 3) пропозиції щодо наукових напрацювань з біології, їх перспектива впровадження. Представлена методика експериментально пройшла перевірку, отримані дані підтверджують її ефективність.

ЛІТЕРАТУРА

1. Босенко АИ. Об актуальных проблемах естественно-научной подготовки учащейся молодежи в XXI веке *Сiаgтосc I zmiana w pedagogice XXI wieku. Czesc 1 // pod redakcja naukowa Tamary Zacharuk. Siedlce: Wydawnictwo Akademii Podlaskiej, 2007:329-333.*
2. Мегалінська ГП, Костирко ОО. Фітогемаглютиніни та їх вплив на здоров'я людини. *Фізіологія людини і тварин. 2011:132-138.*
3. Мегалінська ГП., Морозюк СС, Афанасьєва ІФ. Вивчення цитостатичної активності деяких рослин-радіопротекторів. *Збірник: Сучасний стан та перспективи розвитку природничо-географічних наук і освіти. Київ: НПУ, 1999:38-40.*

4. Nikitchenko LO. Forming professional competence in the process of teaching biology students. *Наук.-практ. журн. «Наука і освіта» Південноукраїнського Національного педагогічного університету імені К. Д. Ушинського; Серія Педагогіка. Одеса, 2017. 8:78-82.*
5. Петросова ВІ, Кривцова МВ, Сікура АО, Бобрик НЮ. Мікробіологія. Практикум: навч.-метод. посіб. Ужгород: Вид-во УжНУ «Говерла», 2015. 220 с.
6. Практикум до практичних занять з мікробіології, вірусології та імунології. Ч.1. Загальна бактеріологія та імунологія / Укл.: М. М. Каплін, В. М. Голубнича, Т. В. Івахнюк. Суми: СДУ, 2013. 157 с. Доступно: http://lib.sumdu.edu.ua/library/DocDescription?doc_id=374210.
7. Сікура АО. Методи підвищення пізнавальної активності студентів при вивченні мікробіології. *Молодий вчений. № 12 (27), Ч. 4. 2015:8-10.*
8. Сікура АО. Навчання і розвиток пізнавальних здібностей студентів при проведенні спостережень у предметних дослідженнях. *Матеріали X Міжнародної науково-практичної конференції „Вища освіта України у контексті інтеграції до європейського освітнього простору” (19-21 листопада 2015 року, м. Київ); Том V (65) «Психологічні, педагогічні та організаційні умови запровадження європейських стандартів вищої освіти: 446-453.*
9. Alavijeh PK. A study of antimicrobial activity of few medicinal herbs / Parastoo Karimi Alavijeh, Parisa Karimi Alavijeh and Devindra Sharma // *Asian Journal of Plant Science and Research. 2012.2 (4):496-502.*
10. Antara Sen., Amla Batra. Evaluation of antimicrobial activity of different solvent extracts of medicinal plant. *Int J Curr Pharm Res. 2010. Vol 4.2: 67-73.*
11. Maher Obeidat. Antimicrobial activity of some medicinal plants against multidrug resistant skin pathogens. *Journal of Medicinal Plants Research. 2011.5(16). P. 3856-3860.*
12. Cecilie Smith Svanevik Bjørn Tore Lunestad Microbiological water examination during laboratory courses generates new knowledge for students, scientists and the government / *FEMS Microbiology Letters.362.2.2015, fnv151, https://doi.org/10.1093/femsle/fnv151.*
13. Emily A. McVey, Mark H. M. M. Montforts / *CHAPTER 28 Regulatory Research on Antimicrobial Resistance in the Environment: 549-567.*
14. Haznedaroglu M. Z., Karabay N. U., Zeybek U. Antibacterial activity of *Salvia tomentosa* essential oil // *Fitoterapia. 2001.72(7):829-31.*
15. Hossain MM, Paul N, Sohrab MH, Rahman E, Rashid MA. Antibacterial activity of *Vitex trifolia* // *Fitoterapia. 2001; 72(6):695-7.*
16. Study Antimicrobial Activity of Lemon (*Citrus lemon L.*) Peel Extract / Maruti J. Dhanavade, Chidamber B. Jalkute, Jai S. Ghosh and Kailash D. Sonawane // *British Journal of Pharmacology and Toxicology. 2011.2(3):119-122.*
17. Sumathi P., Parvathi A. Antimicrobial activity of some traditional medicinal plants // *Journal of Medicinal Plants Research. 2010.4(4):316-321.*

REFERENCES

1. Bosenko AY. Ob aktualnikh problemakh estvestvenno-nauchnoi podgotovky uch ashcheisia molodezhy v XXI veke Ciagtosc I zmiana w pedagogice XXI wieku. *Czesc 1 // pod redakcja naukowa Tamary Zacharuk. Siedlce: Wydawnictwo Akademii Podlaskiej, 2007: 329-333.*
2. Mehalinska HP, Kostyrko OO. Fitohemahliutyniny ta yikh vplyv na zdorovia liudyny. *Fiziolohiia liudyny i tvaryn. 2011: 132-138.*
3. Mehalinska HP, Moroziuk SS, Afanasieva IF. Vyvchennia tsytostatychnoi aktyvnosti

- deiakykh roslyn-radioprotektoriv. Zbirnyk: Suchasnyi stan ta perspektyvy rozvytku pryrodnycho-heohrafichnykh nauk i osvity. Kyiv: NPU,1999. p. 38-40.
4. Nikitchenko LO. Forming professional competence in the process of teaching biology students. Nauk.-prakt. zhurn. «Nauka i osvita» Pivdenoukrajinskoho Natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni K. D. Ushynskoho; Serii Pedahohika. Odesa, 2017.8: 78-82.
 5. Petrosova VI., Kryvtsova MV., Sikura AO, Bobryk NYu. Mikrobiolohii. Praktykum: navch.-metod. posib. Uzhhorod: Vyd-vo UzhNU «Hoverla», 2015. P.220.
 6. Praktykum do praktychnykh zaniat z mikrobiolohii, virusolohii ta imunolohii. Ch.1. Zahalna bakteriolohii ta imunolohii / Ukl.: M. M. Kaplin, V. M. Holubnycha, T. V. Ivakhniuk. Sumy: SDU, 2013. P.157. URL: http://lib.sumdu.edu.ua/library/DocDescription?doc_id=374210.
 7. Sikura AO. Metody pidvyshchennia piznavalnoi aktyvnosti studentiv pry vyvchenni mikrobiolohii. Molodyi vchenyi.12 (27).4. 2015:8-10.
 8. Sikura AO. Navchannia i rozvytok piznavalnykh zdibnostei studentiv pry provedenni sposterezhen u predmetnykh doslidzhenniakh. Materialy Kh Mizhnarodnoi naukovopraktychnoi konferentsii «Vyshcha osvita Ukrainy u konteksti intehratsii do yevropeiskoho osvitnoho prostoru» (19-21 lystopada 2015 roku, m. Kyiv); Tom V (65) «Psykhologichni, pedahohichni ta orhanizatsiini umovy zaprovadzhennia yevropeyskykh standartiv vyshchoi osvity:446-453.
 9. Alavijeh PK. A study of antimicrobial activity of few medicinal herbs / Parastoo Karimi Alavijeh, Parisa Karimi Alavijeh and Devindra Sharma // Asian Journal of Plant Science and Research. 2012. 2 (4):496-502.
 10. Antara Sen., Amla Batra. Evaluation of antimicrobial activity of different solvent extracts of medicinal plant. Int J Curr Pharm Res. 2010. 4.2:67-73.
 11. Maher Obeidat. Antimicrobial activity of some medicinal plants against multidrug resistant skin pathogens. Journal of Medicinal Plants Research. 2011. 5(16):3856-3860.
 12. Cecilie Smith Svanevik Bjørn Tore Lunestad Microbiological water examination during laboratory courses generates new knowledge for students, scientists and the government / FEMS Microbiology Letters. 362.20. 1.2015, fnv151,<https://doi.org/10.1093/femsle/fnv151>.
 13. Emily A. McVey, Mark H. M. Montforts / CHAPTER 28 Regulatory Research on Antimicrobial Resistance in the Environment: 549-567.
 14. Haznedaroglu M. Z., Karabay N. U., Zeybek U. Antibacterial activity of Salvia tomentosa essential oil // Fitoterapia. 2001.72(7):829-31.
 15. Hossain MM, Paul N, Sohrab MH, Rahman E, Rashid MA. Antibacterial activity of Vitex trifolia // Fitoterapia. 2001.72(6):695-7.
 16. Study Antimicrobial Activity of Lemon (Citrus lemon L.) Peel Extract / Maruti J. Dhanavade, Chidamber B. Jalkute, Jai S. Ghosh and Kailash D. Sonawane // British Journal of Pharmacology and Toxicology. 2011. 2(3):119-122.
 17. Sumathi P., Parvathi A. Antimicrobial activity of some traditional medicinal plants // Journal of Medicinal Plants Research. 2010; 4(4): 316-321.

Стаття надійшла до редакції 26.01.2019.

The article was received 26 January 2019.



DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2019-27-10

УДК 577.175.1:612.017

Швець В. А., Гасюк О. М.

УЧАСТЬ ЦИТОКІНІВ У АДАПТАЦІЙНИХ РЕАКЦІЯХ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

Херсонський державний університет, м. Херсон, Україна
shvetsvika88@gmail.com

Проведено ретроспективний аналіз розвитку відомостей щодо системи цитокінів з 20-х років ХХ ст. і до сьогодення. З'ясовано, яким чином розвивалися відомості стосовно ідеї існування «несподіваних» медіаторів, які мають гормоноподібну дію, але гормонами не являються. Доведено, що ці речовини синтезуються не у спеціалізованих секреторних органах, а у різноманітних клітинах, які локалізовані по всьому організму і мають значну кількість клітин-мішеней. Приведено основні класифікації цитокінів: за біохімічними та біологічними властивостями; за функціональною приналежністю; за будовою; за участю у запальних реакціях тощо. Згідно сучасних відомостей, наведено загальну характеристику системи цитокінів та розкрито їх функціональні взаємовідносини.

Досліджено місце та роль медіаторів міжклітинних взаємодій в адаптаційних процесах в організмі при дії різних стресових факторів (емоційно-больового стресу, холододового впливу, фізичного навантаження тощо). Саме за зміною концентрації певного цитокіну можна відстежити та скорегувати негативний вплив вищезначених факторів на організм.

Представлено дані літератури стосовно участі імунорегулюючих цитокінів (Інтерлейкін-1, -2, -4, та -6) в реалізації стрес-реакції. Також розглянуто явище «цитокінового шторму», як неспецифічної (потенційно летальної) генералізованої реакції на дію надмірних подразників.

У статті увага спрямована на непрямі ефекти цитокінів (плейотропна біологічна дія), коли один і той же цитокін може діяти на багато типів клітин, викликаючи різні ефекти в залежності від виду клітин-мішеней.

На даний час актуальним є вивчення участі цитокінів в реалізації адаптаційних процесів та підтриманні алостазу, тож подібні дослідження є своєчасними і потребують подальшої розробки.

Ключові слова: цитокіни, «цитокіновий шторм», адаптація, стрес.

Shvets V. A., Hasiuk O. M.

CYTOKINS PARTICIPATION IN ADAPTATION REACTIONS (LITERATURE REVIEW)

A retrospective analysis of the development of the information about the system of cytokines from the 20-ies of XX century and to the present has been carried out. It was discovered how the idea has developed about the existence of «unexpected» mediators that have a hormonal effect, but are not hormones. It is proved that these substances are synthesized not in specialized secretory organs, but in various cells that are localized throughout the body and have many target cells. The basic classification of cytokines is given: according to the

biochemical and the biological properties; by the functional attribute; by the structure; with the participation in inflammatory reactions, etc.

According to the modern information, a general description of the system of cytokines is presented and their functional relations are revealed.

The place and the role of mediators of intercellular interactions in adaptive processes in an organism under the influence of various stress factors (the emotional pain stress, the cold stress, the physical activity, etc.) are investigated. It is by changing the concentration of a particular cytokine that it is possible to trace and to correct the negative influence of the above-mentioned factors on the body.

The literature data on the participation of immunoregulating cytokines (Interleukin -1, -2, -4, and -6) in the implementation of the stress reaction are presented. Also, the phenomenon of the «cytokine storm» as a non-specific (potentially lethal) generalized reaction to the effect of excessive stimuli is considered.

The investigation attracts attention to the indirect effects of cytokines (the pleiotropic biological action) when the same cytokine can act on many types of cells, causing different effects depending on the type of target cells.

Currently, it is actual to study the participation of cytokines in the implementation of adaptation processes and the maintenance of an allostasis, and such studies are timely and require the further development.

Key words: *cytokines, «cytokine storm», adaptation, stress.*

Мета – дослідити відомості з наукової літератури стосовно ролі цитокінів у реалізації адаптаційних реакцій в умовах впливу різних екстремальних факторів.

Найбільш чисельною групою біологічно активних речовин, які беруть участь у багатьох фізіологічних і патологічних процесах, є цитокіни [5]. Це клас ендогенних поліпептидних медіаторів міжклітинних взаємодій, які регулюють та підтримують клітинний і тканинний гомеостаз, сприяють формуванню захисних реакцій організму при впливі чужорідних факторів і порушенні цілісності тканин [5, 33].

Цитокіни є своєрідними сигнальними молекулами, які після зв'язування з конкретними рецепторами на різних типах клітин, індукують активацію, проліферацію або міграцію клітин-мішеней [43]. В сукупності вони утворюють своєрідну мережу, функціонування якої носить універсальний, вроджений і стереотипний характер. Згідно сучасних уявлень, така мережа є однією з найважливіших регуляторних систем організму нарівні з нервовою, кровоносною та ендокринною [5, 6, 19, 32].

Ретроспективний аналіз уявлень про цитокіни можна почати з 20-х років ХХ ст. Цей час характеризується великою кількістю досліджень, які привели до відкриття нових біологічно активних речовин. Деякі з них, після подальшого вивчення, було віднесено до цитокінів [25, 30].

В той час виникла нова ідея щодо існування «несподіваних» медіаторів, які мають гормоноподібну дію, але гормонами не являються. Такі речовини синтезуються не у спеціалізованих секреторних органах, а у різноманітних

клітинах, які локалізовані по всьому організму і мають велику кількість «клітин-мішеней» [41].

Так у 1926 році було опубліковано роботу Х. Цинссера і Т. Тамія [58], де в дослідях по вивченню бактеріальної алергії показано, що певні продукти життєдіяльності активованих лейкоцитів помітно впливають на клітинні стінки кровоносних судин (активують ендотелій).

У 1932 р. А. Річ і М. Льюїс [54] визначили, що в культурі тканини, сенсibilізованої до туберкульозної бактерії, в присутності певного антигену швидко гинуть макрофаги та значно сповільнена міграція фагоцитів.

У 1957 р. в роботі А. Айзекса і Дж. Лінденманна [50] вперше згадується про відкриття інтерферону. Автори описали чинники, які продукувалися інфікованими вірусом клітинами (*in vitro*) та захищали неінфіковані клітини після їх додавання в заражену культуру [34]. Продовжуючи подібні дослідження, вже у 1958 р. Б. Ваксманом і М. Матолтсі [56] підтверджено, що туберкулін стимулює активність макрофагів.

1960-ті – початок 1980-х років вважається етапом виокремлення різних речовин із супернатантів клітинних культур та гуморальних медіаторів імунної відповіді, які вдавалося виділити в чистому вигляді. Ці рекомбінантні препарати при їх застосуванні втрачали свою біологічну активність через те, що вони не здатні самостійно функціонувати. Це пов'язано з функціонуванням цих медіаторів в системі, що отримало назву «цитокінова сітка» [30].

У 1961 р. Дж. Фесслер у своїй роботі [47] показав, що в культурі *in vitro* ендогенні пірогени продукують моноклеарні клітини людини, миші та кролика. Пізніше, групою дослідників (Д. Плунік, Л. Сакс, 1965; Т. Бредлі і Д. Меткальф, 1966) описано колонієстимулюючі фактори, які спричиняли розростання гранулоцитарних і макрофагальних клітин в культурах на напіврідкому агарі. Автори дали назву цьому фактору росту – Інтерлейкін-3 [30, 34].

У 1966 р. група вчених (Дж. Девід, Б. Блум та Б. Беннет) [36] у своїх дослідженнях виокремили перший ідентифікований фактор інгібування міграції макрофагів – цитокін MIF. Автори з'ясували, що лімфоцити, сенсibilізовані до мікобактерії, в присутності антигену продукують цей гуморальний фактор. Зараз MIF визнаний мультипотентним цитокіном, який бере участь у регуляції імунних та запальних реакцій.

Після цього відкриття, для виявлених гуморальних чинників почали застосовувати терміни «лімфокіни» і «монокіни» в залежності від того, що було відомо про клітини-продуценти (відповідно лімфоцити або моноцити) та сформована так звана концепція «інтерлейкінів – медіаторів міжлейкоцитарної взаємодії» [34].

Проривом можна вважати дослідження Стенлі Коена, який у 1974 р. в супернатанті культивованих клітин нирки зеленої мавпи, інфікованих вірусом *SV 40*, виявив фактор, ідентичний лімфоцитарному MIF. Дослідник припустив, що гуморальні фактори, які секретуються клітиною, не є винятковою особливістю лімфоцитів і моноцитів та запропонував більш універсальний термін «цитокін», який є загальноприйнятим і в теперішній час [42].

Пізніше було виявлено, що в сировотці крові мишей, сенсаболізованих *M. bovis*, накопичується клітинний фактор, який спричиняв розсмоктування пухлин [39]. Цей медіатор назвали фактором некрозу пухлин (кахектін, TNF) [34, 40].

У 1976 р. Морган із співавторами з'ясували, що супернатант зі змішаної культури лейкоцитів має бластогенний вплив на лімфоцити. Це був фактор росту T-клітин, який з часом отримав назву Інтерлейкін-2 [34].

У 1977 р. ендогенний піроген, досліджуваний Дж. Фесслером [47], було очищено до стану гомогенності [44]. Було встановлено його ідентичність з продуктом макрофагів, який був описаний як ендогенний медіатор лейкоцитів, що має здатність індукувати запальні реакції гострої фази. На даний час відомо, що цей фактор – Інтерлейкін-1 β .

У 1978 р. для цілого ряду речовин, які стимулюють ріст та функціональну активність T- і B-лімфоцитів, було введено термін «інтерлейкіни», тобто медіатори, що здійснюють зв'язок між лейкоцитами [5].

У 1980 р. прийнята номенклатура інтерферонів, в якій виділяють α (макрофагальний), β (фібробластний) та γ (лімфоцитарний, імунний) інтерферони [34]. Також з середини 1980-х і до теперішнього часу широко використовуються методи молекулярного клонування: отримання трансгенних мишей, нокаутних ліній. Прикладом є використання трансгенних мишей по TNF на основі геному лінії C57Bl/6 для вивчення експресії гена фактора некрозу пухлин [27]. Такі дослідження поступово вносять розуміння про співвідношення структури і функції цитокінів та розширюють обсяг інформації про ці речовини.

Та лише в 1990-х роках була відкрита субодинична будова рецепторів цитокінів і сформовано поняття «цитокінова мережа» («цитокінова сітка»), в якій кожен цитокін функціонально пов'язаний з іншими. Вплив на одну з ланок цієї системи неминуче відображається на функціях інших її складових [5, 6, 19].

На початку 2000-х років, завдяки використанню генетичного аналізу, стали відомі нові цитокіни, а також запроваджена концепція «генних мереж» цих медіаторів. Вона активно використовується для дослідження роботи

цитокінових взаємодій. На сьогодні відомо приблизно 200 окремих речовин, що належать до групи цитокінів [25, 30, 43].

Отже, одним із важливих сучасних напрямків дослідження є прояви та сукупний вплив цитокінів на процеси, які відбуваються в організмі та спричиняють швидку генерацію вродженої і адаптивної імунної відповіді. Цей каскад медіаторів запалення викликає руйнування тканин у вогнищі запалення, одночасно поширюючи реакцію на сусідні тканини, та набуває системного характеру, охоплюючи весь організм в цілому [40].

У літературі все частіше застосовується термін «цитокіновий шторм» («гіперцитокінемія», «цитокінова буря»). Він позначає потенційно летальну реакцію імунної системи через масивне вивільнення і порушення регуляції цитокінів, призводить до шоку, поліорганної недостатності та навіть смерті [40]. Ця реакція є системним проявом високої активності імунокомпетентних клітин, під час якої відбувається виділення близько 150 медіаторів запалення, не лише цитокінів, а й радикалів вільного кисню і факторів коагуляції [20]. Вперше термін «цитокіновий шторм» був використаний для опису хаотичного патологічного стану, що виникає під час гострого відторгнення трансплантата [46]. А вже в 2003 р. була виявлена «цитокінова буря», пов'язана з реакцією на грип, а згодом – на різні вірусні, бактеріальні або грибові інфекції. Однак, немає чіткого визначення того, що таке «цитокіновий шторм». Важливим є те, що синдром сепсису, індукований каскадом цитокінів, і досі є однією із головних проблем охорони здоров'я [20, 48]. На жаль, незважаючи на величезний прогрес у дослідженнях сепсису, всі клінічні випробування з метою зменшення запальної реакції або націлювання на вивчення цитокінів при цьому, не вдалися [6, 40, 57].

В даний час розпізнано від Інтерлейкіну-1 до Інтерлейкіну-37, які можуть бути звільнені у важкій «цитокіновій бурі» [40, 43]. Та в літературі описано недостатньо даних стосовно ролі кожного з цих гуморальних факторів в цитокіновому каскаді. За даними щодо прозапальної ланки до фактору некрозу пухлин, певні цитокіни (Інтерлейкін-1, -12, -17), ймовірно, сприятимуть результату «повномасштабного шторму» в організмі [40, 48].

Таксономія цитокінів є дуже складною і заснована, як на синхронізації відкриття, так і на розділенні за функцією, структурою або ефекторною системою. Сам термін «цитокін» позначає приблизно 100 окремих генів, які кодують цитокіни або цитокін-подібні білки [43].

Згідно останніх даних [40] цитокіни можна розділити на кілька категорій: інтерлейкіни (ІЛ), інтерферони, хемокіни, фактори некрозу пухлин (ФНП) і фактори росту.

За різними авторами можна виділити декілька основних класифікацій цитокінів:

— за біохімічними та біологічними властивостями (Симбирцев А.С., 2004);

— за функціональною приналежністю (Хаитов Р.М. и др., 2000; А.К. Abbas at al., 2007; С.А. Janeway Jr. at al., 2008 та ін.);

— за типами рецепторів, за допомогою яких цитокіни здійснюють свої функції (Ihle J. at al., 1995; Holmes W. at al., 1991; Fucata T. at al., 1996);

— за будовою, враховуючи амінокислотну послідовність, та насамперед третинну структуру білка, яка відображає еволюційне походження молекул (Nicola N., 1994) [5, 29].

Та найбільш обширною і загальноприйнятою є структурно-функціональна класифікація, в якій всі цитокіни поділені на групи, з урахуванням їх біохімічної та біологічної активності, а також особливостей будови їх молекул і рецепторів [21].

За цією класифікацією цитокіни поділяють на такі родини: інтерферони І типу; фактори росту гемопоетичних клітин; родина ІЛ-1 і фактора росту фібробластів; родина ФНП; родина ІЛ-6; хемокіни; родина ІЛ-10; родина ІЛ-12; цитокіни Т-хелперних клонів; родина ІЛ-17; суперродина фактора росту нервів, тромбоцитарного ростового фактора і трансформуючих ростових факторів; родина епідермального ростового фактора та родина інсуліноподібних ростових факторів.

Функціонально, цитокіни в залежності від типу Т-лімфоцитів, які їх синтезують під час імунної відповіді, поділяють на Th1-типу (ІЛ-2, ІЛ-12, інтерферон- γ , ФНП- α) та Th2-типу (ІЛ-4, ІЛ-5, ІЛ-10, ІЛ-13) в залежності від кінцевого балансу їх ефектів [45].

За функціональною роллю в запальних реакціях цитокіни поділяють на ранні (ІЛ-1, ІЛ-6, ФНП- α) і пізні (ІЛ-3, ІЛ-4, ІЛ-5, інтерферон- γ); вроджені (ФНП, ІЛ-4, ІЛ-6, ІЛ-12, ІЛ-18) і адаптивні (інтерферон- γ , ІЛ-13, ІЛ-5, ІЛ-10); прозапальні (ІЛ-1 β , ІЛ-2, ІЛ-6, ІЛ-8, ІЛ-12, ІЛ-17, інтерферон- γ) і протизапальні (ІЛ-4, ІЛ-5, ІЛ-10, ІЛ-13) [21].

Та, незважаючи на таку широку номенклатуру та класифікацію, спектри біологічних активностей інтерлейкінів у значній мірі перекриваються: один і той же процес може стимулюватися в клітині більш ніж одним цитокіном [12].

Досить важливим та важким при вивченні цих речовин є те, що цитокіни мають плейотропну біологічну дію, тобто один і той же медіатор може діяти на багато типів клітин, викликаючи різні ефекти в залежності від виду клітин-мішеней. Також для цих гуморальних речовин міжклітинної взаємодії характерна взаємозамінність біологічної дії, тобто кілька різних цитокінів можуть викликати один і той же ефект або володіти схожою активністю (індукують або пригнічують синтез самих себе, інших цитокінів та їх рецепторів) [4].

За даними Вастьянова Р.С. [2] процеси синтезу і вивільнення цитокінів регулює нервова система. Нейропептиди і нейротрансмітери, що секретуються нейронами, безпосередньо впливають на активність цитокінів, забезпечуючи вираженість імунних реакцій. У роботах [2, 51] показана здатність синтезувати цитокіни, а також їх функціонально активні рецептори в основному «на замовлення». Така здатність значно зростає при дії факторів, що призводять до розвитку дистресу і хвороб центральної нервової системи.

Однією з найважливіших функцій системи цитокінів є забезпечення узгодженої дії імунної, ендокринної та нервової систем під час розвитку реакції запалення. В свою чергу, регуляція процесів запалення та імунної відповіді цитокінами є необхідною умовою для розвитку адекватних захисних та адаптаційних реакцій організму, але порушення їх контролю може стати причиною виникнення захворювань. Отже, недостатня або надмірна продукція цитокінів призводить до розвитку патологічних станів в організмі [31].

Цікавим є те, що стан імунних функцій організму багато в чому визначається співвідношенням прозапальних і протизапальних цитокінів, роль яких, за вітчизняною та зарубіжною літературою, досить неоднозначна, а дані дуже суперечливі [21].

Також є відомості про те, що цитокіни можуть відігравати певну роль у регуляції сну, апетиту, адаптації до фізичних навантажень, та експресія більшості з них у здорових тканинах дуже низька. Однак, синтез цитокінів різко збільшується у результаті «тканинного стресу», який спричиняється різними клітинними факторами, такими як періоди швидкого клітинного росту, ремоделювання тканини, хвороби, в тому числі травми, або інфекції. Специфічні цитокіни є відповіддю організму на загрозу порушення тканинного гомеостазу. Їх активність залежить від характеру (наприклад, вірусна, бактеріальна, запальна), типу клітин чи тканини, гормонального балансу та від профілю інших цитокінів, які синтезуються на цій ділянці. За здатністю деяких цитокінів регулювати гомеостатичні процеси в тканинах, віддалених від місця їх синтезу, встановлено роль цих речовин як ключових регуляторів системних і місцевих відповідей організму на пошкодження [10, 33].

В даний час для пояснення розвитку пристосувальних змін застосовується теорія алостазу, за якою адаптивні процеси спричиняють перехід гомеостазу на інший рівень функціонування під впливом змін концентрації «медіаторів алостазу» – стресорних гормонів, а також прозапальних та протизапальних інтерлейкінів. Так в роботі [3] показано, що визначення інтерлейкінового профілю дітей зі слуховою сенсорною депривацією, має практичне значення при розкритті адаптивних змін, які

реалізуються шляхом залучення нейро-ендокринних медіаторів і системи цитокінів.

Актуальним питанням сучасної фізіології є роль та участь цитокінів в адаптаційних процесах організму за дії на нього фізичного навантаження, емоційно-больового стресу, високої або низької температури, радіаційного опромінення та ін. Саме за зміною концентрації певного цитокіну можна відстежити та скорегувати негативний вплив вищезначених факторів на організм.

Ще Ганс Сельє (1960, 1972, 1979) писав, що будь-які зміни зовнішнього або внутрішнього середовища є стресорним фактором, який вимагає змін рівня активності різних систем організму та має ряд спільних синдромів [18]. В даний час термін «стрес» розглядається в літературі в двох основних аспектах – як неспецифічна (загальна) реакція організму на різні впливи (фізичні або психологічні), що порушують його гомеостаз, а також як відповідний стан нервової системи. Основною характеристикою цього стану є «неспецифічне навантаження» гіпоталамо-гіпофізарно-адренкортикальної системи, що викликає зміни в різних органах.

При активації стрес-реакції важливе місце займає активація системи, відповідальної за адаптацію до даного стресора та здійснення подальшої адаптації (відновлення гомеостазу). В свою чергу стрес – це одночасна активація стрес-системи та стрес-лімітуючої системи. До стрес-системи входить центральна складова та периферична. Саме цитокіни разом із тахікінами (нейропептидами), симпато-адреналовою та гіпоталамо-гіпофізарно-адреналовою системами входять до складу периферичної складової стрес-системи [9, 17].

Дані літератури про участь імунорегулюючих цитокінів (ІЛ-1, ІЛ-4, та ІЛ-6) в реалізації стрес-реакції до теперішнього часу мають суперечливий характер. Є відомості як про стимуляцію, так і про пригнічення їх продукції і рівня в крові при стресі [38, 49].

Однією з причин відмінностей в зміні продукції цитокінів при стресі є різна інтенсивність і тривалість екстримальних стресових впливів, а також стрес-індукованих змін рівня гормонів. Будучи регуляторними молекулами, цитокіни відіграють важливу роль у здійсненні реакцій вродженого і адаптивного імунітету, забезпечують їх взаємозв'язок, контролюють гемопоез, запалення, загоєння ран, утворення нових кровоносних судин і багато інших життєво важливих процесів [11].

У роботах (Cannon J.G., 1986.; Gadek-Michalska A. et al., 2008) показано, що прозапальний цитокін – ІЛ-1β запускає каскад секреції інших цитокінів в організмі і є одним із медіаторів гострої фази стресорної реакції, що активуючи впливає на гіпоталамо-гіпофізарно-наднирковий комплекс. Також секреція ІЛ-1β може бути викликана гормонами стресу, пов'язаними з

фізичним навантаженням [38, 49]. Так, згідно з даними (Пальцев М.А., 1996; Кетлинский С.С., 2008;) ІЛ-4 навпаки – знижує функціональну активність гіпоталамо-гіпофізарно-надниркової осі та пригнічує продукцію прозапальних цитокінів, а саме, ІЛ-1, ІЛ-6, ФНП- α , і стимулює утворення рецепторного антагоніста ІЛ-1ра [5, 14].

У роботі (Бабийчук В.Г., 2007) показано, що після 9 сеансів кріовпливу спостерігається істотне збільшення вмісту в сироватці крові гранулоцитарного колонієстимулюючого фактору, що може свідчити про стимулюючий вплив дії низьких температур на адаптивні можливості імунної системи і, зокрема, її гуморальної ланки. Також було показано, що кількість ІЛ-4 була нижче, ніж в контролі. Після дії холоду потреба в активації ІЛ-4 була відсутня, що дає підстави припускати про відновлення фізіологічних співвідношень між рівнем продукції прозапальних та протизапальних цитокінів [1]. Згідно з дослідженнями [1, 8, 35] встановлено, що ритмічні холодові впливи істотно знижують вміст прозапальних цитокінів в сироватці крові літніх людей. Можна вважати, що ритмічні холодові впливи адекватно коригують порушену функцію цитокінової ланки імунної системи.

За даними [13] рівні протизапальних цитокінів (ІЛ-4 та ІЛ-10) в тканині кісткового мозку були підвищеними після дії 6-годинного емоційно-больового стресу і зберігалися такими через дві години після. Істотне підвищення рівня протизапальних цитокінів спостерігалось через декілька днів після закінчення 6-годинного емоційно-больового стресу. Це в певній мірі компенсує шкідливу дію стресу на організм і супроводжує проліферативні процеси, які почалися в кістковому мозку через 1-2 доби після стресу. Через п'ять діб після дії 6-годинного емоційно-больового стресу, рівні ІЛ-4 та ІЛ-10 в кістковому мозку були достовірно вище в порівнянні з контролем, що є логічним підсумком відновних процесів [13].

За дослідженнями [23] видно, що цитокіни здатні модулювати функції серцево-судинної системи, хоча здорове серце не синтезує цитокіни, проте кардіоміоцити в умовах ішемії можуть їх продукувати. У роботах [7, 26] показано, що при розвитку ішемічного інсульту існує пряма залежність між зміною вмісту прозапальних цитокінів (ІЛ-1, ФНП- α і ІЛ-6), активністю процесів вільнорадикального окислення і кінцевими розмірами інфаркту мозку. Проте, спостерігається одночасне значне збільшення вмісту цих прозапальних цитокінів в периферичній крові при розвитку експериментального ішемічного інсульту. Так як ІЛ-1 і ФНП- α є потужними індукторами ІЛ-6-синтетази в астроцитах: швидке збільшення вмісту мікрогліальних ІЛ-1 β в перші 1-2 години церебральної ішемії викликає посилений синтез ІЛ-6. Тканинна гіпоксія і пошкодження міокарда призводять до надлишку синтезу цитокінів, що порушує ендотелій-залежну

релаксацію периферичних судин. Так під впливом гострого стресу (60-хвилинне обмеження рухової активності) утворюються прозапальні ІЛ-1 β і ФНП- α [23].

В роботах (Кетлинский С.А., Симбирцев А.С., 2008; Симбирцев, А.С., 2004; Ярилин А.А., 1999; Павлова, В.И., Мамылина Н.В., 2012) підкреслено, що велику роль при адаптації до фізичних навантажень відіграє активація імунної системи зі зміною вмісту цитокінів, які забезпечують розвиток захисних реакцій організму і здійснюють підтримання гомеостазу. За даними наукової літератури, зрушення в цитокіновому каскаді під впливом фізичних навантажень аналогічні з такими при запальних і септичних станах [5, 13, 22, 34].

Показано, що при стресовій реакції норадреналін дозозалежно стимулює синтез ІЛ-6 в астроцити, який в свою чергу активізує каскадний синтез прозапальних цитокінів ІЛ-1, ІЛ-2 і ФНП- α . Активація Т-клітинного цитокінового каскаду викликає підвищення продукції органоспецифічних аутоантитіл, що призводить до розвитку аутоімунних реакцій і станів, пов'язаних з пошкодженням органів і систем, прикладом яких є – кардіоміопатія. У дослідженні [53] вказано на кореляційну залежність між рівнем ІЛ-1 і креатинкінази, при цьому встановлено, що підвищення вмісту ІЛ-6 пов'язано з пошкодженням м'язової тканини.

Також встановлено, що динаміка виділення цитокінів характеризує імунну відповідь на зростаюче фізичне навантаження і зумовлює розвиток запальних процесів в м'язовій тканині [28]. У дослідженнях [15, 37, 52, 55] показано, що інтенсивні фізичні вправи викликають запальну реакцію, активність якої залежить від активності впливу фізичного навантаження, в якій є значно підвищеною концентрація прозапальних цитокінів, таких як ІЛ-6, ІЛ-12, ІЛ-18, ФНП- α та ІЛ-1 α . Так було виявлено 100-кратне збільшення продукції ІЛ-1 α та ІЛ-6 у марафонців після бігу [55].

Після будь-якого пошкодження, в тому числі фізичного перенапруження, в організмі розвивається комплекс захисних фізіологічних реакцій, що об'єднуються поняттям «гостра фаза запалення». Запалення, як системний процес, пов'язане з комплексом «адаптивних білків» гострої фази запалення, синтез яких активується такими прозапальними цитокінами як ІЛ-1, ІЛ-6, ІЛ-11, ФНП- α , інтерфероном- γ і катехоламінами [23].

За даними [13] встановлено, що в річному тренувальному циклі збільшується вміст прозапальних і протизапальних цитокінів: в підготовчому періоді рівень прозапальних цитокінів ІЛ-1, ІЛ-6 був вище відповідно на 71% і 42%; рівень протизапальних цитокінів ІЛ-10, ІЛ-4 на 118% і 60% в порівнянні з контролем; в змагальному періоді рівень ІЛ-1, ІЛ-6 перевищували контрольні значення на 94% і 60% і, в середньому, на 13%.

Показники підготовчого періоду: рівень вмісту ІЛ-10, ІЛ-4 збільшився на 30% в порівнянні з підготовчим періодом.

Отже, дія різних цитокінів достатньо не вивчена, адже цитокіни мають дуже широкий та різномірний спектр впливу на організм. Важливо поглибити знання про роль цитокінового каскаду в реалізації адаптаційних змін в організмі, що допоможе у визначенні особливостей функціонування нейро-імунно-гуморальної системи регуляції і уточнити їх роль та значення, так як є ймовірність їх негативного впливу. За матеріалами наукової літератури видно, що необхідно отримати нові дані про баланс симпато-адреналової системи в умовах цитокінової стимуляції імунної системи та визначити вплив цитокінового навантаження на реакції серцево-судинної системи та системи крові.

Аналіз цих даних матиме значення для розуміння фізіологічних механізмів адаптації організму ссавців, для виявлення характеру напруження функціональних систем, особливості якого детермінують утворення внутрішньосистемних та міжсистемних зв'язків. Тому перспективу подальшого вивчення вбачаємо в проведенні експериментального дослідження для визначення впливу цитокінової стимуляції на реакції систем організму (ендокринної, серцево-судинної, системи крові та ін.).

ЛІТЕРАТУРА

1. Бабийчук ВГ. Содержание цитокинов в сыворотке крови после ритмических холодовых воздействий. Проблемы криобиологии. 2007;17(4):356-364.
2. Вастьянов РС, Олейник ФФ. Нейротропные эффекты цитокинов и факторов роста. Успехи физиол. наук. 2007;38(1):39-54.
3. Гасюк ОМ, Бесчасний СП. Інтерлейкіновий профіль дітей в умовах слухової сенсорної деривації. Український журнал медицини, біології та спорту. 2016;1(1):126-129.
4. Калиниченко ЛС. Цитокины в регуляции окислительных и антиоксидантных процессов в структурах головного мозга у крыс при остром эмоциональном стрессе [автореферат]. Москва: Научно-исследовательский институт нормальной физиологии имени П.К. Анохина; 2012. 26 с.
5. Кетлинский СС, Симбирцев АС. Цитокины. Москва: Фолиант; 2008. 552 с.
6. Козлов ВК. Цитокиноterapia: патогенетическая направленность при инфекционных заболеваниях и клиническая эффективность: Руководство для врачей. Санкт-Петербург: Альтер Эго; 2010. 148 с.
7. Левичкин ВД, Трофименко АИ, Каде АХ, Павлюченко ИИ, Мясникова ВВ, Пирогова НП, Занин СА. Характеристика цитокинового профиля и оксидативного статуса у крыс с экспериментальным ишемическим инсультом. Современные проблемы науки и образования. 2014;6:321.
8. Ломако ВВ, Шило АВ, Ломако СВ, Бабийчук ГА. Этологический анализ сочетанного применения холодовой и клеточной терапии у крыс с резерпиновой моделью депрессии. Пробл. криобиологии. 2005;15(3):471-472.
9. Меерсон ФЗ, Пшенникова МГ. Адаптация к стрессорным ситуациям и физическим нагрузкам. Москва: Медицина; 1988. 256 с.

10. Ованесян ИГ. Современные представления о роли цитокинов в гомеостазе. Научно-медицинский журнал. 2006;4:8-17.
11. Орадова АШ, Устенова ГО, Стабаева ГС. Методы исследования цитокинов (обзорная статья). Medicine. 2014;10:84-87.
12. Павлова АА, Павлова ИЕ, Бессмельцев СС. Цитокины и их роль в патогенезе множественной миеломы (Обзор литературы). Гематология. 2013;14:313-335.
13. Павлова ВИ, Мамылина НВ. Уровень провоспалительных и противовоспалительных цитокинов в крови у животных, подвергшихся действию эмоционально-болевого стресса. Цитокины и воспаление. 2012;11(1):46-48.
14. Пальцев МА. Цитокины и их роль в межклеточных взаимодействиях. Архив патологии. 1996;6:3-7.
15. Раджабканиев РМ, Ригер НА, Никитюк ДБ, Галстян АГ, Петров АН, Евсюкова АО и др. Сопоставление уровня иммунорегуляторных цитокинов и некоторых антропометрических показателей высококвалифицированных спортсменов. Медицинская иммунология. 2018;20(1):53-60.
16. Сарайкин ДА. Функциональное состояние организма юных спортсменов на разных этапах тренировочного процесса [автореферат]. Челябинск: Челябинский государственный педагогический университет; 2012. 24 с.
17. Саркисов С., редактор. Структурные основы адаптации и компенсации нарушенных функций. Москва: Медицина; 1987. 446 с.
18. Селье Г. Очерки об адапционном синдроме / Г. Селье. Москва: Медгиз; 1960. 254 с.
19. Серебренникова СН, Семинский ИЖ. Влияние цитокинов на клетки очага воспаления. Проблемы и перспективы современной науки. 2009;2(1):5-9.
20. Сидорчук АС, Богачик НА, Венгловська ЯВ. Роль системи цитокинів у патогенезі грипу. Клінічна та експериментальна патологія. 2008;7(2):130-133.
21. Симбирцев АС. Цитокины – новая система регуляции защитных реакций организма. Цитокины и воспаление. 2002;1:9-16.
22. Симбирцев АС. Цитокины: классификация и биологические функции. Цитокины и воспаление. 2004;3(2):16-22.
23. Солодков АП, Яцковская НМ, Крайнова НА, Нечаев ИН, Князев ЕН, Максименко ДГ. Провоспалительные цитокины и эндотелийзависимая дилатация при остром стрессе. Фундаментальные и прикладные проблемы стресса. Материалы III Междунар. науч.-практ. конф. Витебск. Витебск: ВГУ имени П.М. Машерова; 2013, с. 83-87.
24. Стаценко ЕА. Профилактика и коррекция нарушений функционального состояния у высококвалифицированных спортсменов в условиях тренировочного процесса [автореферат]. Москва: Федеральный научный центр физической культуры и спорта; 2014. 47 с.
25. Сташкевич ДС, Филиппова ЮЮ, Бурмистрова АЛ. Актуальные вопросы иммунологии: система цитокинов, биологическое значение, генетический полиморфизм, методы определения : учеб. Пособие. Челябинск: Цицеро; 2016. 82 с.
26. Трофименко АИ, Каде АХ, Левичкин ВД, Нехай ФА, Занин СА. Динамика цитокинового статуса у крыс при моделировании ишемического инсульта. Современные проблемы науки и образования. 2014;2:326.
27. Фурсенко ДВ, Хоцкин НВ, Куликов ВА, Куликов АВ. Поведенческое фенотипирование мышей с нокаутом по фактору некроза опухоли. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(4):394-398.

28. Футорний СМ, Імас ЄВ, Осадча ОІ, Шматова ЕА, Глуховський ПВ. Особливості імунологічної адаптації під впливом значних фізичних навантажень. Науковий часопис НПУ імені М. П. Драгоманова. 2018;10(104):93-98.
29. Хаитов РМ, Игнатъева ГА, Сидорович ИГ. Иммунология : Учебник. Москва: Медицина; 2000. 432 с.
30. Хаитов РМ. Иммунология: учебник для вузов : 2-е изд., перераб. и доп. Москва: ГЭОТАР-Медиа; 2013. 521 с.
31. Черешнев ВА, Гусев ЕЮ. Иммунология воспаления, роль цитокинов. 2001;3(3):361-368.
32. Шипилов МВ. Молекулярные механизмы “цитокинового шторма” при острых инфекционных заболеваниях. Лечебное дело. 2013;1:81-85.
33. Щокіна КГ, Штриголь СЮ, Дроговоз СМ. Досягнення та перспективи цитокинової та антицитокинової терапії. Науковий журнал МОЗ України. 2013;1(2):121-129.
34. Ярилин АА. Основы иммунологии : Учебник. Москва: Медицина; 1999. 608 с.
35. Anisman H, Merali Z. Cytokines, stress and depressive illness. Brain. Behav. Immun. 2002;16(5):513-524.
36. Bloom BR, Bennett B. Mechanism of a reaction in vitro associated with delayed-type hypersensitivity. Science. 1966; 153:80.
37. Cabral-Santos C, Gerosa-Neto J, Inoue DS, Panissa VL, Gobbo LA, Zagatto AM, et al. Similar anti-inflammatory acute responses from moderate-intensity continuous and high-intensity intermittent exercise. J. Sports Science and Medicine. 2015; 14:849-856.
38. Cannon JG, Evans WJ, Hughes VA, Meredith CN, Dinarello CA. Physiological mechanisms contributing to increased interleukin-1 secretion. Journal of Applied Physiology. 1986;61(5):1869-1874.
39. Carswell EA, Old LJ, Kassel RL, Green S, Fiore N, Williamson B. An endotoxin-induced serum factor that causes necrosis of tumors. Proc. Natl. Acad. Sci. U S A. 1975;72(9):3666-3670.
40. Chousterman BG, Swirski FK, Weber GF. Cytokine storm and sepsis disease pathogenesis. Semin Immunopathol. 2017;39:517-528.
41. Clark IA, Vissel B. The meteorology of cytokine storms, and the clinical usefulness of this knowledge. Semin Immunopathol. 2017;39:505-516.
42. Cohen S, Bigazzi PE, Yoshida T. Similarities of T cell function in cell-mediated immunity and antibody production. Cell Immunology. 1974;12:150.
43. Dinarello CA. Historical insights into cytokines. Eur J. Immunol. 2007;37:34–45.
44. Dinarello CA, Renfer L, Wolff SM. Human leukocytic pyrogen: purification and development of a radioimmunoassay. Proc Natl Acad Sci U S A. 1977;74(10):4624-4627.
45. Elenkov IJ, Chrousos GP. Stress hormones, proinflammatory and antiinflammatory cytokines, and autoimmunity. Ann N. Y. Acad Sci. 2002;966:290-303.
46. Ferrara JL, Abhyankar S, Gilliland DG. Cytokine storm of graft-versus-host disease: a critical effector role for interleukin-1. Transplant Proc. 1993;25(1 Pt 2):1216-1217.
47. Fessler JH, Cooper KE, Cranston WI, Vollum RL. Observations on the production of pyrogenic substances by rabbit and human leucocytes. J. Exp Med. 1961;1(113):1127-1140.
48. Fleischmann C, Scherag A, Adhikari NK, Hartog CS, Tsaganos T, Schlattmann P. International Forum of Acute Care Trialists. Assessment of global incidence and mortality of hospital-treated sepsis. Current estimates and limitations. International Forum of Acute Care T Am J Respir Crit Care Med. 2016;193(3):259-272.

49. Gadek-Michalska A, Bugajski AJ, Bugajski JJ. Prostaglandins and interleukin-1beta in the hypothalamic-pituitary-adrenal response to systemic phenylephrine under basal and stress conditions. *Physiol Pharmacol.* 2008;59(3):563-575.
50. Isaacs A, Lindenmann J. Virus interference I. The interferon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological science.* 1957;147(927):258-267.
51. Jankowsky JL, Patterson PH. The role of cytokines and growth factors in seizures and their sequelae. *Prog. Neurobiol.* 2001;63(2):125-149.
52. Margeli A, Skenderi K, Tsironi M, Hantzi E, Matalas AL, Vrettou C, et al. Elevations of Interleukin-6 and acute-phase reactants in athletes participating in the ultradistance foot race spartathlon: Severe systemic inflammation and lipid and lipoprotein changes in protracted exercise. *J. Clinical Endocrinology & Metabolism.* 2005;90(7):3914-3918.
53. Pedersen BK, Bruunsgaard H, Ostrowski K, Krabbe K, Hansen H, Krzywkowski K, et al. Cytokines in aging and exercise. *Int. J. Sports Med.* 2000;21(1):4-9.
54. Rich AR, Lewis MR. The nature of allergy in tuberculosis as revealed by tissue culture studies. *Bull., Johns Hopkins Hosp.* 1932;50:115-131.
55. Steensberg A, van Hall G, Osada T, Sacchetti M, Saltin B, Pedersen BK. Production of interleukin-6 in contracting human skeletal muscles can account for the exercise-induced increase in plasma interleukin-6. *J. Physiology.* 2000;529(1):237-242.
56. Waksman BH, Matoltsy M. Quantitative study of local passive transfer of tuberculin sensitivity with peritoneal exudate cells in the guinea pig. *J. Immunol.* 1958;81(3):235-241.
57. Wu HP, Chen CK, Chung K, Tseng JC, Hua CC, Liu YC, et al. Serial cytokine levels in patients with severe sepsis. *Inflamm Res.* 2009;58(7):385-393.
58. Zinsser H, Tamiya T. An experimental analysis of bacterial allergy. *J. Exp. Med.* 1926;44(6):753-776.

REFERENCES

1. Babiychuk VG. Soderzhanie tsitokinov v syvorotke krovi posle ritmicheskikh kholodovoykh vozdeystviy. *Problemy kriobiologii.* 2007;17(4):356-364. [in Russian].
2. Vastyanov RS, Oleynik FF. Neyrotropnye efekty tsitokinov i faktorov rosta. *Uspekhi fiziol. nauk.* 2007;38(1):39-54. [in Russian].
3. Hasyuk OM, Beschasnyi SP. Interleykinovyi profil ditey v umovakh slukhovoï sensornoi deryvatsii. *Ukrainskyi zhurnal medytsyny, biolohii ta sportu.* 2016;1(1):126-129. [in Ukrainian].
4. Kalinichenko LS. Tsitokiny v regulyatsii okislitelnykh i antioksidantnykh protsessov v strukturakh golovnoho mozga u krys pri ostrom emotsionalnom stresse [avtoreferat]. Moskva: Nauchno-issledovatel'skiy institut normalnoy fiziologii imeni P.K. Anokhina; 2012. 26 p. [in Russian].
5. Ketlinskiy SS, Simbirtsev AS. Tsitokiny. Moskva: Foliant; 2008. 552 p. [in Russian].
6. Kozlov VK. Tsitokinoterapiya: patogeneticheskaya napravlennost pri infektsionnykh zabolevaniyakh i klinicheskaya effektivnost. *Rukovodstvo dlya vrachey.* Sankt-Peterburg: Alter Ego; 2010. 148 p. [in Russian].
7. Levichkin VD, Trofimenko AI, Kade AKh, Pavlyuchenko II, Myasnikova VV, Pirogova NP, Zanin SA. Kharakteristika tsitokinovogo profilya i oksidativnogo statusa u krys s eksperimentalnym ishemicheskim insultom. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya.* 2014;6:321. [in Russian].

8. Lomako VV, Shilo AV, Lomako SV, Babiychuk GA. Etologicheskiy analiz sochetannogo primeneniya kholodovoy i kletochnoy terapii u krysa s rezerpinovoy modelyu depressii. *Probl. kriobiologii*. 2005;15(3):471-472. [in Russian].
9. Meerson FZ, Pshennikova MG. Adaptatsiya k stressornym situatsiyam i fizicheskim zagruzkam. Moskva: Meditsina; 1988. 256 p. [in Russian].
10. Ovanesyanyan IG. Sovremennye predstavleniya o roli tsitokinov v gomeostaze. *Nauchno-meditsinskiy zhurnal*. 2006;4:8-17. [in Russian].
11. Oradova AS, Ustenova GO, Stabaeva GS. Metody issledovaniya tsitokinov (obzornaya statya). *Medicine*. 2014;10:84-87. [in Russian].
12. Pavlova AA, Pavlova IE, Bessmeltsev SS. Tsitokiny i ikh rol v patogeneze mnozhestvennoy mielomy (Obzor literatury). *Gematologiya*. 2013;14:313-335. [in Russian].
13. Pavlova VI, Mamylyna NV. Uroven provospalitelnykh i protivovospalitelnykh tsitokinov v krovi u zhivotnykh, podvergshikhsya deystviyu emotsionalno-bolevogo stressa. Tsitokiny i vospalenie. 2012;11(1):46-48. [in Russian].
14. Paltsev MA. Tsitokiny i ikh rol v mezhkletochnykh vzaimodeystviyakh. *Arkhiv patologii*. 1996;6:3-7. [in Russian].
15. Radzhabkadiyev RM, Riger NA, Nikityuk DB, Galstyan AG, Petrov AN, Evsyukova AO i dr. Sopostavlenie urovnya immunoregulyatornykh tsitokinov i nekotorykh antropometricheskikh pokazateley vysokokvalifitsirovannykh sportmenov. *Meditsinskaya immunologiya*. 2018;20(1):53-60. [in Russian].
16. Saraykin DA. Funktsionalnoe sostoyanie organizma yunyh sportmenov na raznykh etapakh trenirovochnogo protsessa [avtoreferat]. Chelyabinsk: Chelyabinskiy gosudarstvennyi pedagogicheskiy universitet; 2012. 24 p. [in Russian].
17. Sarkisov S., redaktor. Strukturnye osnovy adaptatsii i kompensatsii narushennykh funktsiy. Moskva: Meditsina; 1987. 446 p. [in Russian].
18. Sele G. Ocherki ob adaptatsionnom sindrome / G. Sele. Moskva: Medgiz; 1960. 254 p. [in Russian].
19. Serebrennikova SN, Seminskiy IZh. Vliyanie tsitokinov na kletki ochaga vospaleniya. *Problemy i perspektivy sovremennoy nauki*. 2009;2(1):5-9. [in Russian].
20. Sydoruk AS, Bohachyk NA, Venhlovska YaV. Rol systemy tsytokiniv u patohenezi hrypu. *Klinichna ta eksperymentalna patolohiya*. 2008;7(2):130-133. [in Russian].
21. Symbyrtsev AS. Tsytokyny – novaya sistema rehulyatsiy zashchytnykh reaktsiy orhanyzma. *Tsytokyny y vospaleniye*. 2002;1:9-16. [in Russian].
22. Symbyrtsev AS. Tsytokyny: klassyfykatsiya y byolohycheskiye funktsiy. *Tsytokyny y vospaleniye*. 2004;3(2):16-22. [in Russian].
23. Solodkov AP, Yatskovskaya NM, Kraynova NA, Nechaev YN, Knyazev EN, Maksymenko DH. Provospalytelnye tsytokyny y endotelyizavysymaya dylatatsiya pry ostrom stresse. *Fundamentalnye y prykladnye problemy stressa. Materyaly III Mezhdunar. nauch.-prakt. konf.; Vytebsk. Vytebsk: VHU imeny P.M. Masherova; 2013, p. 83-87. [in Russian].*
24. Statsenko EA. Profylaktyka y korrektsiya narusheni funktsionalnoho sostoyaniya u vysokokvalifitsirovannykh sportmenov v uslovyakh trenirovochnogo protsessa [avtoreferat]. Moskva: Federalnyi nauchnyi tsentr fizycheskoy kultury y sporta; 2014. 47 p. [in Russian].
25. Stashkevych DS, Fylyppova YuYu, Burmystrova AL. Aktualnye voprosy ymmunolohiy: sistema tsytokinov, byolohycheskoe znachenye, henetycheskiy polimorfizm, metody opredeleniya : ucheb. Posobyie. Chelyabinsk: Tsytsero; 2016. 82 p. [in Russian].

26. Trofymenko AY, Kade AKh, Levychkyn VD, Nekhay FA, Zanyin SA. Dynamyka tsytokynovoho statusa u kryv pry modelyrovanyi yshemycheskoho ynsulta. *Sovremennye problemy nauky y obrazovannya*. 2014;2:326. [in Russian].
27. Fursenko DV, Khotskyn NV, Kulykov VA, Kulykov AV. Povedencheskoe fenotypyrovanye myshey s nokautom po faktoru nekroza opukholy. *Vavylovskiy zhurnal henetyky y selektsiyi*. 2015;19(4):394-398. [in Russian].
28. Futornyi SM, Imas YeV, Osadcha OI, Shmatova EA, Hlukhovskiy PV. Osoblyvosti imunolohichnoi adaptatsii pid vplyvom znachnykh fizychnykh navantazhen. *Naukovyi chasopys NPU imeni M. P. Drahomanova*. 2018;10(104):93-98. [in Ukrainian].
29. Khaitov PM, Ignateva GA, Sidorovich IG. *Immunologiya : Uchebnik*. Moskva: Meditsina; 2000. 432 p. [in Russian].
30. Khaitov RM. *Immunologiya: uchebnik dlya vuzov : 2-e izd., pererab. i dop.* Moskva: GEOTAR-Media; 2013. 521 p. [in Russian].
31. Chereshev VA, Gusev EYu. *Immunologiya vospaleniya, rol tsitokinov*. 2001;3(3):361-368. [in Russian].
32. Shipilov MV. Molekulyarnye mekhanizmy "tsitokinovogo shtorma" pri ostrykh infektsionnykh zabolevaniyakh. *Lechebnoe delo*. 2013;1:81-85. [in Russian].
33. Shchokina KH, Shtryhol SYu, Drohovoz SM. Dosyahnennya ta perspektyvy tsytokinovoi ta antytsytokinovoi terapii. *Naukovyi zhurnal MOZ Ukrainy*. 2013;1(2):121-129. [in Ukrainian].
34. Yarilin AA. *Osnovy immunologii : Uchebnik*. Moskva: Meditsina; 1999. 608 p. [in Russian].
35. Anisman H, Merali Z. Cytokines, stress and depressive illness. *Brain. Behav. Immun.* 2002;16(5):513-524.
36. Bloom BR, Bennett B. Mechanism of a reaction in vitro associated with delayed-type hypersensitivity. *Science*. 1966;153:80.
37. Cabral-Santos C, Gerosa-Neto J, Inoue DS, Panissa VL, Gobbo LA, Zagatto AM, et al. Similar anti-inflammatory acute responses from moderate-intensity continuous and high-intensity intermittent exercise. *J. Sports Science and Medicine*. 2015;14:849-856.
38. Cannon JG, Evans WJ, Hughes VA, Meredith CN, Dinarello CA. Physiological mechanisms contributing to increased interleukin-1 secretion. *Journal of Applied Physiology*. 1986;61(5):1869-1874.
39. Carswell EA, Old LJ, Kassel RL, Green S, Fiore N, Williamson B. An endotoxin-induced serum factor that causes necrosis of tumors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*. 1975;72(9):3666-3670.
40. Chousterman BG, Swirski FK, Weber GF. Cytokine storm and sepsis disease pathogenesis. *Semin Immunopathol*. 2017;39:517-528.
41. Clark IA, Vissel B. The meteorology of cytokine storms, and the clinical usefulness of this knowledge. *Semin Immunopathol*. 2017;39:505-516.
42. Cohen S, Bigazzi PE, Yoshida T. Similarities of T cell function in cell-mediated immunity and antibody production. *Cell Immunology*. 1974;12:150.
43. Dinarello CA. Historical insights into cytokines. *Eur J. Immunol*. 2007;37:34-45.
44. Dinarello CA, Renfer L, Wolff SM. Human leukocytic pyrogen: purification and development of a radioimmunoassay. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1977;74(10):4624-4627.
45. Elenkov IJ, Chrousos GP. Stress hormones, proinflammatory and antiinflammatory cytokines, and autoimmunity. *Ann N. Y. Acad Sci*. 2002;966:290-303.
46. Ferrara JL, Abhyankar S, Gilliland DG. Cytokine storm of graft-versus-host disease: a critical effector role for interleukin-1. *Transplant Proc*. 1993;25(1 Pt 2):1216-1217.

47. Fessler JH, Cooper KE, Cranston WI, Vollum RL. Observations on the production of pyrogenic substances by rabbit and human leucocytes. *J. Exp Med.* 1961;1(113):1127-1140.
48. Fleischmann C, Scherag A, Adhikari NK, Hartog CS, Tsaganos T, Schlattmann P. International Forum of Acute Care Trialists. Assessment of global incidence and mortality of hospital-treated sepsis. Current estimates and limitations. *International Forum of Acute Care T Am J Respir Crit Care Med.* 2016;193(3):259-272.
49. Gadek-Michalska A, Bugajski AJ, Bugajski JJ. Prostaglandins and interleukin-1beta in the hypothalamic-pituitary-adrenal response to systemic phenylephrine under basal and stress conditions. *Physiol Pharmacol.* 2008;59(3):563-575.
50. Isaacs A, Lindenmann J. Virus interference I. The interferon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological science.* 1957;147(927):258-267.
51. Jankowsky JL, Patterson PH. The role of cytokines and growth factors in seizures and their sequelae. *Prog. Neurobiol.* 2001;63(2):125-149.
52. Margeli A, Skenderi K, Tsironi M, Hantzi E, Matalas AL, Vrettou C, et al. Elevations of Interleukin-6 and acute-phase reactants in athletes participating in the ultradistance foot race spartathlon: Severe systemic inflammation and lipid and lipoprotein changes in protracted exercise. *J. Clinical Endocrinology & Metabolism.* 2005;90(7):3914-3918.
53. Pedersen BK, Bruunsgaard H, Ostrowski K, Krabbe K, Hansen H, Krzywkowski K, et al. Cytokines in aging and exercise. *Int. J. Sports Med.* 2000;21(1):4-9.
54. Rich AR, Lewis MR. The nature of allergy in tuberculosis as revealed by tissue culture studies. *Bull., Johns Hopkins Hosp.* 1932;50:115-131.
55. Steensberg A, van Hall G, Osada T, Sacchetti M, Saltin B, Pedersen BK. Production of interleukin-6 in contracting human skeletal muscles can account for the exercise-induced increase in plasma interleukin-6. *J. Physiology.* 2000;529(1):237-242.
56. Waksman BH, Matoltsy M. Quantitative study of local passive transfer of tuberculin sensitivity with peritoneal exudate cells in the guinea pig. *J. Immunol.* 1958;81(3):235-241.
57. Wu HP, Chen CK, Chung K, Tseng JC, Hua CC, Liu YC, et al. Serial cytokine levels in patients with severe sepsis. *Inflamm Res.* 2009;58(7):385-393.
58. Zinsser H, Tamiya T. An experimental analysis of bacterial allergy. *J. Exp. Med.* 1926;44(6):753-776.

Стаття надійшла до редакції 06.12.2019.

The article was received 06 December 2019.

Наукове видання

ПРИРОДНИЧИЙ АЛЬМАНАХ

Серія: Біологічні науки

Випуск 27

ЗБІРНИК НАУКОВИХ ПРАЦЬ.

ISSN 2524-0838

Відповідальний за випуск *Гасюк О. М.*
Технічний редактор *Вишемирська С. В.*

Підписано до друку 21.12.2019 р.
Папір офсетний. Наклад 300 прим.
Гарнітура Times New Roman. Друк різнографія.
Ум. друк. арк. 14,48. Обл.-вид. арк. 15,57.
Замовлення № 1382.

Книжкове видавництво ФОП Вишемирський В.С.
Свідоцтво про внесення до державного реєстру суб'єктів видавничої справи:
серія ХС № 48 від 14.04.2005
видано Управлінням у справах преси та інформації
73000, Україна, м. Херсон, вул. Соборна, 2.
Тел. (050) 133-10-13, (050) 514-67-88
e-mail: printvvs@gmail.com