

УДК 581.5(477+282.55)
№ держреєстрації **0117U004827**
Інв. №

Міністерство освіти і науки України
Харківський національний університет
імені В. Н. Каразіна
61022, м. Харків, майдан Свободи, 4; факс +38 (057) 705 02 41;
тел. +38 (057) 705 12 47, +38 (057) 707 52 31; E-mail: univer@karazin.ua

ЗАТВЕРДЖУЮ
Проректор з наукової роботи
Харківського національного
університету ім. В. Н. Каразіна,
д-р фіз.-мат. наук, проф.
В. Катрич
30.12.2017

ЗВІТ
ПРО НАУКОВО-ДОСЛІДНУ РОБОТУ
Адаптації водних і наземних рослин та їх угруповань до кліматичних змін і
антропогенного впливу (*in vivo, in vitro*)
ОЦІНКА ВПЛИВУ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ НА СТРУКТУРУ ФЛОР І
ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ СТАН ОКРЕМИХ ВИДІВ РОСЛИН
(проміжний)
Том 1

Декан факультету,
д-р біол. наук, проф.

В. Жмурко

(підпис)
(дата)

Керівник НДР,
зав. кафедрою ботаніки
та екології рослин,
д-р біол. наук, проф.

Т. Догадіна

(підпис)
(дата)

2017

Рукопис закінчено 20 грудня 2017 р.

Результати роботи розглянуто Вченою радою біологічного факультету, протокол від 20 грудня 2017 р. №5

СПИСОК АВТОРІВ

Керівник НДР
зав. кафедрою ботаніки
та екології рослин
д-р біол. наук, професор

(особистий підпис, дата)

Т. Догадіна
(вступ, підрозд. 1.1,
висновки)

Відповідальні виконавці
доцент
канд. біол. наук, доцент

(особистий підпис, дата)

О. Безроднова
(вступ, підрозд. 2.1,
перелік посилань)

Доцент
канд. біол. наук, доцент

(особистий підпис, дата)

В. Комариста
(реферат, розд. 3)

Виконавці
Професор
д-р біол. наук, професор

(особистий підпис, дата)

Ю. Колупаєв
(розд. 4)

Доцент
канд. біол. наук, доцент

(особистий підпис, дата)

Ю. Гамуля
(підрозд. 2.2)

Доцент
канд. біол. наук, доцент

(особистий підпис, дата)

О. Горбулін
(підрозд. 1.1, 1.3)

Доцент
канд. біол. наук, доцент

(особистий підпис, дата)

А. Громакова
(підрозд. 2.3)

Ст. викладач
канд. біол. наук

(особистий підпис, дата)

К. Звягінцева
(підрозд. 2.4)

Ст. викладач
канд. біол. наук

(особистий підпис, дата)

Г. Казарінова
(підрозд. 1.2)

Аспірант

(особистий підпис, дата)

О. Сіра
(підрозд. 2.2)

Студент

(особистий підпис, дата)

А. Правдівцев
(підрозд. 1.3)

Погоджено
Головний метролог

(особистий підпис, дата)

О. Гостєв
(Структура та правила
оформлювання)

РЕФЕРАТ

Звіт про НДР: 110 с., 21 табл., 22 рис., 115 джерел.

ВОДОРОСТІ, ЛИШАЙНИКИ, СУДИННІ РОСЛИНИ, ФЛОРА, БАЗА ГІДРОБІОЛОГІЧНИХ ДАНИХ, ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ, АБІОТИЧНІ СТРЕСОРИ, АНТИОКСИДАНТНА СИСТЕМА, *DUNALIELLA SALINA* TEOD., *ARABIDOPSIS THALIANA* L.

Об'єкти досліджень – альгофлора; ліхенофлора; флора судинних рослин; культура мікроводорості *Dunaliella salina* Teod., рослини *Arabidopsis thaliana* L. у водній культурі.

Мета етапу – оцінити вплив екологічних факторів на структуру флор і функціональний стан окремих видів рослин.

Проаналізовано методологічні підходи у вивченні різноманітності водоростей заплавних водойм, а також підходи і методи проектування та розроблення екоінформаційної моделі в гідробіології; досліджено флористичне різноманіття та проведено структурно-порівняльний аналіз флори заплавних водойм долини р. Сіверський Донець в межах Харківської області; вивчено еколого-флористичні особливості та екологічні умови місцезростань мезо-гігрофільних угруповань фанерофітного типу із домінуванням *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. в долині р. Мерло (в межах Харківської області), встановлена специфіка екологічної структури флори, здійснена фітоіндикаційна оцінка екологічних умов місцезростань; досліджено флористичне різноманіття суходільних луків Зміївсько-Валківсько-Дергачівського району Середньоруської провінції та проведено структурний аналіз флори; з'ясовано біоекологічні особливості флори залізниць міста Харкова; вивчено флористичне різноманіття ліхенобіоти рослинних

угруповань крейдянних відслонень в межах Харківської області та проведено систематично-екологічний аналіз ліхенобіоти; визначено кількісний вплив умов культивування та їх взаємодій на продуктивність культури *D. salina* за виходом клітин та β -каротину; досліджено вплив факторів середовища на функціонування антиоксидантної системи рослин та їх стійкість до абіотичних стресорів.

Умови одержання звіту: за договором. 61022, Харків-22, майдан Свободи, 4, Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна.

ЗМІСТ

	С.
Перелік скорочень, умовних познач, одиниць і термінів.....	6
Вступ.....	7
1 Еколого-флористичні дослідження водних біоценозів.....	8
1.1 Методологічні підходи у вивченні різноманітності водоростей заплавних водойм.....	8
1.2 Флора заплавних водойм долини р. Сіверський Донець.....	14
1.3 Підходи і методи проектування та розроблення екоінформаційної моделі в гідробіології.....	23
2 Еколого-флористичні дослідження наземних біоценозів.....	29
2.1 Мезо-гігрофільні угруповання фанерофітного типу.....	29
2.2 Флора суходільних луків Зміївсько-Валківсько-Дергачівського району Середньоруської провінції (систематична та еколого-ценотична структура).....	40
2.3 Ліхенобіота рослинних угруповань крейдяних відслонень.....	47
2.4 Біоекологічні дослідження залізничних шляхів м. Харкова.....	58
3 Кількісне визначення внеску солоності, освітлення та дефіцитів поживних речовин у вихід клітин та накопичення β -каротину в культурі <i>Dunaliella</i> <i>salina</i> Teod. (<i>Chlorophyta</i>).....	70
4 Дослідження впливу факторів середовища на функціонування антиоксидантної системи рослин та їх стійкість до абіотичних стресорів...	84
Висновки.....	95
Перелік джерел посилання.....	98

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ, УМОВНИХ ПОЗНАК, ОДИНИЦЬ І ТЕРМІНІВ

- АОС – антиоксидантна система
- АФК – активні форми кисню
- ГДК – гранично допустима концентрація
- ГІС – геоінформаційна система
- ЕІС – екоінформаційна система
- НСР – найменша суттєва різниця
- ППП – пакет прикладних програм
- СОД – супероксид дисмутаза, КФ: 1.15.1.1
- СУБД – система управління базами даних
- DXS* – 1-дезоксиді-ксилозу-5-фосфат синтаза, ЕС: 2.2.1.7
- HDR* – 4-гідрокси-3-метилбут-2-енілдіфосфат редуктаза, ЕС: 1.17.1.2
- Lcy-β* – лікопін бета-циклаза, ЕС: 5.5.1.19
- МЕР – метилерітриолфосфатний шлях біосинтезу ізопреноїдів
- Psy* – фітоїн синтаза, ЕС: 2.5.1.32
- Pds* – фітоїн десатураза, ЕС: 1.3.5.5

ВСТУП

На сучасному етапі антропоічний вплив є провідним фактором еволюції біосфери. Діяльність людини безпосередньо і опосередковано (через кліматичні зміни) впливає на рослини, що є первинними продуцентами – базовою ланкою наземних і водних екосистем. Реакція рослин та їх угруповань на антропоічні чинники потребує системного вивчення на всіх рівнях організації (від екосистемного до молекулярного) з використанням комплексу методів: від дослідження в природних умовах (*in vivo*) до лабораторного експерименту (*in vitro*).

Мета першого етапу виконання НДР - вивчення флористичного і екоморфічного різноманіття наземних і водних фітоценозів із різним ступенем антропогенної трансформації, а також дослідження впливу факторів середовища на функціонування антиоксидантної системи рослин та їх стійкість до абіотичних стресорів.

До завдань етапу входило: створення банку даних флористичного і екоморфічного різноманіття наземних і водних фітоценозів із різним ступенем антропогенної трансформації; вивчення особливостей індукування антиоксидантної та інших протекторних систем дією донорів NO, H₂S, екзогенного H₂O₂ на вищі рослини, а також дії солоності, освітлення та дефіциту біогенів на мікроводорість *D. salina*.

1 ЕКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ВОДНИХ БІОЦЕНОЗІВ

1.1 Методологічні підходи у вивченні різноманітності водоростей заплавлених водойм

Водорості є важливою складовою загального біорізноманіття планети як основне джерело органічного кисню, необхідного для життя в воді. Це первинна ланка трофічних ланцюгів в гідросфері, базис продуктивності водних екосистем. Водорості, крім того, активні агенти процесів самоочищення стічних вод, надійні індикатори загального стану водних об'єктів.

Водорості – це істинно водні рослини і не випадково пов'язані як з різноманітністю біотопів у водних об'єктах, так і з особливостями води як середовища існування. Природні води – середовище проживання водоростей – це багатокомпонентні системи, активні і досить рухливі, з численними факторами формування їх хімічного складу в часі і просторі [1]. Водорості мають відповідний комплекс морфо-фізіологічних адаптацій, що забезпечують існування в подібному рухомому середовищі. Саме лабільність і адаптаційна пластичність забезпечують здатність представників різних систематичних груп водоростей витримувати зміни гідрологічних режимів, евтрофікацію та забруднення водойм всіх типологічних груп.

Разом з тим, водорості, як важлива складова біорізноманіття гідросфери, вимагає постійного вивчення в системі екологічного моніторингу з метою:

- інвентаризації загального видового різноманіття альгофлори;
- вивчення домінантних форм в складі різних угруповань, динаміку їх розвитку за минулими сезонами і типам водойм;
- виявлення рідкісних видів, що потребують охорони.

Території природних парків Харківської області, крім лісових масивів як основних об'єктів охорони, включають аквальні комплекси, що представляють собою ділянки долин малих річок області. Найбільший інтерес при проведенні альгофлористичних досліджень в загальному комплексі гідробіологічних робіт

представляють заплавні водойми, як складова водно-болотних комплексів, що грають виключно важливу екологічну роль [2].

При проведенні подібних досліджень необхідно враховувати особливості роботи в польових умовах, володіти методами збору первинного матеріалу, вміти оцінювати загальний статус водного об'єкта і здійснювати вибір алгоритму роботи в конкретний момент часу з урахуванням реальної ситуації. У даній роботі зроблена спроба висвітлити деякі методологічні підходи у вивченні різноманітності водоростей заплавних водойм.

Загальні підходи і конкретні методи збору альгологічного матеріалу в польових умовах досить прості, не вимагають складного устаткування і детально викладені в літературі [3-4]. Разом з тим, рядом авторів підкреслюється, що часто не метод, а конкретне місце відбору проб визначає коректність результатів і обґрунтованість висновків [5]. Слід також враховувати необхідність визначення цілого ряду абіотичних показників (температура, рН, мінералізація (або електропровідність) води) безпосередньо в момент відбору проб з використанням експрес-аналізаторів. Для виявлення максимально повної видової і ценотичної різноманітності водоростей обраного об'єкта (території) необхідні збори матеріалу протягом року з досить частими повторами в залежності від кліматичних змін (коливань), як сезонних, так і багаторічних.

Річкові екосистеми є найбільш складними континентальними водними об'єктами, а річковий басейн наразі визначається як головна природна одиниця водного середовища [6]. Найбільший інтерес для альгологів в складі річкової системи становлять водойми запови, які є результатом дії річкової ерозії і формують генетичний ряд: русло → рукав → затон → старик → озеро → болото → суходіл. Крім того, для запови характерні ефемерні водойми, число і розміри яких визначаються особливостями мікрорельєфу і кількістю опадів.

Таким чином, водойми запови надзвичайно різноманітні за морфологічними (розмір і форма улоговини, підстилаючі породи, наявність і потужність донних відкладень, розвиток водної та прибережної рослинності) і гідрологічними (ступінь і тривалість зв'язку з річкою у повеневий період і межень) особливостями.

В цілому, в заплаві формується складна мозаїчна система біотопів, об'єднаних горизонтальною (берегова лінія) і вертикальною (товща води) мережею екотонів. Виняткова роль водно-наземних екотонів у формуванні та збереженні видового і біологічного різноманіття відзначається багатьма авторами [7].

До теперішнього моменту вже є певний обсяг фактичного матеріалу, використання якого в якості базисного дозволяє планувати альгофлористичні дослідження заплавлених водойм, аналізувати дані, отримані для конкретного водного об'єкта (території), оцінювати коректність отриманих результатів.

В кінці 70-х – на початку 80-х років ХХ ст. були виконані альгофлористичні роботи з вивчення заплавлених водойм долини середньої течії річки Сіверський Донець в межах України (Харківська, Луганська, Донецька області). В ході обстеження 267 водойм був виявлений загальний видовий склад альгофлори (668 видів і внутрішньовидових таксонів), проаналізовано його розподіл по систематичних групах і типах водойм. Відзначено, що розподіл загального видового складу водоростей, інтенсивність розвитку фітопланктону в цілому відображають типологічні особливості водойм однієї групи, а також особливості морфометрії і ступінь антропогенного навантаження кожного конкретного водоймища [8].

Пізніше, протягом моніторингових обстежень водойм Гомольшанського парку, були виявлені комплекси фонових видів водоростей. Для заплавлених водойм подібний комплекс включає 42 таксони: *Merismopedia tenuissima* Lemm., *Characiopsis subulata* (A. Br.) Borzi, *Ophiocytium capitatum* Wolle, *Tribonema viride* Pasch., *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Fragilaria capucina* Desm., *Synedra acus* Kütz., *Navicula cryptocephala* Kütz. var. *veneta* (Kütz.) Grun., *N. hungarica* Grun. var. *capitata* Cl., *N. radiosa* Kütz., *Stauroneis phoenicenteron* Ehr., *Pinnularia microstauron* (Ehr.) Cl., *Cocconeis pediculus* Ehr., *Cymbella lanceolata* (Ehr.) VH, *C. ventricosa* Kütz., *Gomphonema acuminatum* Ehr., *G. constrictum* Ehr. var. *capitatum* (Ehr.) Cl., *G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz., *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm., *N. paleacea* Grun., *N. tryblionella* Hantzsch var. *tryblionella*, *N. tryblionella* Hantzsch var. *levidensis* (W. Sm.) Grun., *Trachelomonas intermedia* Dang., *T. hispida*

(Perty) Stein em. Defl., *T. volvocina* Ehr., *Euglena acus* Ehr., *E. pisciformis* Klebs, *E. proxima* Dang., *E. texta* (Duj.) Hübner, *Colacium vesiculosum* Ehr., *Chlorogonium euchlorum* Ehr., *Chlamydomonas reinhardii* Dang., *Phacotus coccifer* Korsch., *Pandorina morum* (Müll.) Bory, *Scenedesmus protuberans* Fritsch, *S. quadricauda* (Turp.) Bréb., *Cladophora glomerata* (L.) Kütz., *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp., *Mougeotia* sp. [9].

У наступні роки географія альгофлористичних досліджень була розширена і продовжена в заплавах малих річок інших областей України (Полтавська, Сумська, Чернігівська, Миколаївська). Обробка і порівняльний аналіз багаторічних даних, отриманих при вивченні водойм в заплавах більш ніж 20 річок 7 областей України дають підставу вважати заплавні водойми резерватами альгорізноманіття. Саме в цих водоймах зосереджено основне видове різноманіття водоростей в межах регіону. Ціла низка рідкісних для флори України представників зелених джгутикових (*Pedinomonas minor*, *Cardiomonas caeca*, *Phyllocardium complanatum*, *Spermatozopsis exultans*, *Pyramidomonas tetrahyndus*, *Raciborskiella uroglenoides*, *Haematococcus buetchlii*, *Chlorogonium acus*, *Ch. gracile*, *Ch. leiostacum*, *Ch. tetragamum*, *Phyllariomonas phacoides*, *Ph. striata*, *Diplostauron angulosum*, *Furcilla quadriloba*, *Carteria dissecta*, *C. obtusa*, *C. oleifera*, *C. pallida*, *C. stellata*, *Thorakomonas sabulosa*, *Dismorphococcus coccifer*, *Pedinoperopsis gracilis*, *Pteromonas sinuosa*, *Polytoma fusiforme*, *Hyalogonium acus*, *H. elongatum*, *H. Klebsii* і ін.), коккоїдних (*Actinochloris sphaerica*, *Palmellopsis gelatinosa*, *Characiochloris apiculata*, *Gloeodendron ramosa*, *Dicranochaete reniformis*, *Apiocystis brauniana* var. *linearis*, *A. caput-medusae*, *Tetraspora gelatinosa*, *T. lacustris*, *T. simplex*, *Gloeochaete wittrokiana* і ін.), десмідієвих (*Mesotaenium macroceum*, *Roya anglica*, *R. obtusa*, *Spirotaenia condensata*, *Cylindrocystis brebissonii* var. *jenneri*, *Netrium interruptum*, *N. oblongum*, *Gonatozygon brebissonii*, *Penium cylindrus*, *P. exiguum*, *P. margaritaceum*, *P. spirostriolatum*) водоростей було знайдено саме в заплавних водоймах [10].

Крім реєстрації загального видового різноманіття водоростей і даних з аутокології масових і фонових видів, вагомим доповненням може слугувати включення в програму досліджень показника інтенсивності розвитку видів

(чисельність фітопланктону). Встановлено, що значну частину альгофлори різних водойм складають види, що мають низькі значення трапляння й не є визначальними для «обличчя» флори. Разом з тим, багато хто з них здатні максимально швидко використовувати оптимальні умови («спалах» чисельності), що складаються в конкретний момент часу в конкретній водоймі. Накопичення подібних даних може становити інтерес в двох напрямках - аутокологія конкретних видів водоростей і оцінка можливих спалахів «цвітіння» [10].

Питання охорони водоростей, особливо мікроскопічних форм, практично не розроблені. Останнім часом вчені різних країн пропонують ідею створення червоних списків або кадастрів рідкісних видів водоростей [11], обговорюються принципи і методи охорони прісноводних водоростей [12].

Зрозуміло, що охорона як окремих видів водоростей, так і рідкісних суспільств можлива виключно шляхом збереження ландшафтів або аквальних комплексів у складі природоохоронних територій або об'єктів (урочищ).

Багаторічний досвід проведення авторами альгофлористичних досліджень свідчить, що пошук нових і рідкісних видів водоростей слід проводити в біотопах, в яких:

- зберігаються осередки умов, характерних для вихідного стану і типологічного класу водойми;
- складаються принципово нові умови;
- формуються нові буферні зони зі змінними умовами, де можна знайти види різного адаптаційного статусу.

У будь-якому випадку диференціацію біотопів конкретної досліджуваної території слід проводити з акцентом на показниках, що мають значення саме для водоростей, і які можуть виникати в певних умовах і мати різний характер. Як приклад формування подібних умов можна привести наступне.

Незважаючи на різноманітність заплавних водойм всі вони однаково залежать від гідрологічних особливостей річки, особливо її повеневого режиму. Повінь, як регулярне природне явище, грає істотну роль у формуванні режиму заплавних водойм і, як наслідок, в складі гідробіонтів, в тому числі і водоростей.

Вивчення режиму деяких річкових екосистем ряду європейських країн дозволило виділити окремі етапи режиму повеневих вод [13]. З позицій гідробіолога найбільший інтерес в цьому відношенні представляють перший (передповеневий) і останній (післяповеневий) етапи. У перший, передповеневий етап, в заплаві формуються талі води з низькою електропровідністю, слабокислою реакцією ($\text{pH} = 4,9-5,6$), низькою температурою, підвищеними концентраціями азоту і фосфору. У невеликих зниженнях рельєфу ці води формують ефемерні водойми - весняні калюжі. Саме в цих водоймах розвиваються кріофільні форми, що рідко зустрічаються - представники золотистих, жовтозелених, дінофітових і інших відділів водоростей. Специфіка подібних біотопів зберігається дуже недовго - до появи потоку повеневих вод або, при відсутності вираженої повені (з різних причин), прогрівання води і втрати нею особливого фізичного стану «талої». Саме в подібному біотопі навесні 1984 року в заплаві річки Сіверський Донець був знайдений представник джгутикових форм *Xanthophyta* - *Chlorokardion pleurochloron* Pascher, 1929. Ця знахідка була першою після авторського опису і залишається єдиною для флори водоростей України [14].

Особливий інтерес для дослідника представляють також кочкарні болота, що займають постійні пониження рельєфу. Протягом вегетаційного періоду (рання весна – пізня осінь) ці водойми проходять кілька стадій (весняна калюжа → потік повеневих вод → напівпрудова стадія → перехід до болота → типове болото з холодною кислою водою), кожна з яких характеризується розвитком як тривіальних, так і рідкісних видів, специфічних для кожної стадії.

Стаціонарні альгофлористичні спостереження подібних біотопів дають можливість не тільки виявити склад і ступінь розвитку тривіальних фонових представників різних еколого-систематичних груп гідробіонтів, але і зробити цікаві знахідки рідкісних видів, нових для природоохоронного об'єкта, регіону, можливо і для науки.

Таким чином, організація альгофлористичних досліджень заплавних водойм може проходити в двох напрямках, важливих для діяльності природоохоронних організацій:

- моніторингові роботи з вивчення складу, інтенсивності розвитку, сезонної динаміки фонових видів. Подібна інформація є показником стабільності режиму досліджених водойм; вона дає також досить репрезентативну оцінку впливу комплексу факторів, в тому числі антропогенного характеру.

- виявлення раритетних і нових видів, опис біотопів, складання аутоекологічних характеристик, з метою складання червоних списків або кадастрів рідкісних видів водоростей.

1.2 Флора заплавних водойм долини р. Сіверський Донець

За термін звіту проведені польові дослідження, які охоплюють заплавні водойми долини р. Сіверський Донець в межах Харківської області. Долина р. Сіверський Донець проходить територією Харківської області в південному і південно-східному напрямках, формуючи дві дуги (між сс. Печеніги і Савинці та між с. Богуславським і м. Ізюмом). Заплава річки шириною від 300-500 м до 2-3 км (південніше м. Вовчанська) характеризується наявністю заплавних озер, стариць, ефемерних водойм і перезволожених територій [15]. У зв'язку з трансформацією природних місцезростань багатьох видів рослин внаслідок антропогенного впливу стає актуальним збереження флористичного різноманіття заплавних водойм, виявлення і охорона популяцій рідкісних видів. Під флорою водойми ми розуміємо сукупність видів водних і тих, які заходять в воду (берегових) рослин, що зустрічаються в будь-якій водоймі певної території [16]. Збір матеріалу проводився з використанням рекогносцирувального і детально-маршрутного методів. Вивчення флори водойм здійснювалося шляхом структурно-порівняльного аналізу з використанням класичних та сучасних методик [17-21].

Флора заплавних водойм Сів. Дінця в межах досліджуваної території представлена 59 видами, які належать до 44 родів, 28 родин, 3 класів і 2 відділів (табл. 1.1).

Таблиця 1.1 – Таксономічний спектр флори заплавних водойм Сів. Дінця

Відділ/Клас	Число родин		Число родів		Число видів		Флористична пропорція
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	
<i>Polypodiophyta</i>	1	3,6	1	2,3	1	1,7	1 : 1 : 1
<i>Magnoliophyta</i>	27	96,4	42	97,7	58	98,3	1 : 1,6 : 2,1
<i>Magnoliopsida</i>	16	57,1	23	53,5	29	49,2	1 : 1,4 : 1,8
<i>Liliopsida</i>	11	39,3	19	44,2	29	49,2	1 : 1,7 : 2,6
Усього	28	100	43	100	59	100	1 : 1,6 : 2,1

Абсолютна більшість видів (98,3 %) відноситься до відділу *Magnoliophyta*. Відділ *Polypodiophyta* представлений одним видом (*Salvinia natans* (L.) All.). Класи *Magnoliopsida* і *Liliopsida* включають по 29 видів (49,2 %). Значний внесок однодольних до складу флори водойм притаманний гідрофільним комплексам будь-якої ботаніко-географічної області. Флористична пропорція (відношення кількості родин до кількості родів і видів), яка характеризує історичний вік флори, становить 1:1,6:2,1. Цей показник, а також співвідношення дводольних і однодольних свідчать про те, що сучасна флора водойм регіону в еволюційному відношенні є порівняно молодого [22]. Десять провідних родин містять 61 % видів.

Родини *Cyperaceae*, *Lamiaceae*, *Lemnaceae*, *Poaceae* і *Ariaceae* складають головну частину спектру (місця 1-5) та об'єднують 44,1 % видів (табл. 1.2). Провідна роль родин *Cyperaceae* і *Lamiaceae* закономірна та пояснюється їх участю у формуванні гідрофільного трав'янистого комплексу [23], характерного для перезволожених місць існування, заболочених луків і берегів заплавних водойм.

Таблиця 1.2 – Спектр провідних родин флори заплавних водойм

Ранг	Назва родини	Число родів		Число видів	
		Абс.	%	Абс.	%
1	<i>Cyperaceae</i>	4	9,1	9	15.2
2	<i>Lamiaceae</i>	4	9,1	6	10.2
3	<i>Lemnaceae</i>	3	6,8	5	8.4
4	<i>Poaceae</i>	3	6,8	3	5.1

5	<i>Apiaceae</i>	2	4,5	3	5.1
6	<i>Alismataceae</i>	2	4,5	2	3.4
7	<i>Boraginaceae</i>	2	4,5	2	3.4
8	<i>Nymphaeaceae</i>	2	4,5	2	3.4
9	<i>Polygonaceae</i>	2	4,5	2	3.4
10	<i>Potamogetonaceae</i>	1	2,3	2	3.4
Усього		25	56.8	36	61

Наявність родини *Lemnaceae* у головній частині спектру пов'язана з високим ступенем гідрофілії її представників, які зустрічаються в усіх водоймах досліджуваного регіону. Родини *Poaceae* і *Apiaceae* представлені широкоареальними видами, пристосованими до перезвожених і заболочених місцезростань. Решта родин складають хвостову частину спектру (місця 6-10).

Аналіз родового спектру показав, що провідне місце займають роди *Carex* (6 видів) і *Lemna* (3 види). По 2 види налічують роди *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Typha*, *Sparganium*, *Ranunculus*, *Lycopus*, *Lythrum*, *Scutellaria* і *Sium*. Роди, представлені одним видом, об'єднують 54,2 % видів досліджуваної флори. З них 8 родів є монотипними для України, інші представлені гідрофільними видами.

Відповідно до класифікації ареалів за фактором поширення видів у широтному (зональному) аспекті переважають плюризональні (37,3 %) і борео-меридіональні (22 %) види (рис. 1.1 А). Відносний внесок борео-субмеридіональних видів склав 20,3 %, температурно-субмеридіональних та температурно-меридіональних – по 10,2 % відповідно. У регіональному аспекті (поширення видів по флористичних регіонах) переважають циркумполярні (32,2 %) і євро-азійські види (27,1 %). Менше видів, що мають космополітний (20,3 %) і європейський (11,9 %) тип ареалу. Євро-сибірські види складають 8,5 % (*Iris pseudacorus* L., *Lythrum virgatum* L., *Sium sisaroides* DC., *Sparganium erectum* L., *Galium palustre* L.) (рис. 1.1 Б). За характером розміщення ареалів видів в залежності від океанічності – континентальності клімату суттєво переважає група індиферентних видів (71,2 %). Незначна частина видів належить до евріокеанічної групи (18,6 %). Найменш представлені евконтинентально-субконтинентальні (6,8 %) і евриконтинентальні (3,4 %) види (рис. 1.1 В). В результаті проведеного

аналізу встановлено, що формування флори заплавних водойм досліджуваної території відбувалося за рахунок широкоареальних плюризональних циркумполярних та євро-азійських видів, індиферентних за ступенем океанічності або континентальності, що відповідає географічній структурі флори водойм України в цілому [24-25].

Відповідно до класифікації біоморф за загальним габітусом усі види відносяться до трав'янистих рослин. За тривалістю життєвого циклу переважають полікарпики (93,2 %), монокарпиків значно менше (6,8 %), що характерно для видів перезволожених екотопів. За розташуванням бруньок відновлення над субстратом (життєві форми за К. Раункієром) переважають гемікриптофіти (54,2 %) і геофіти (25,4 %). Значний відсоток гемікриптофітів характерний для регіональних флор Голарктики. Представники цієї групи приурочені до мілководних лучних і болотних ділянок. Гідрофільній флорі властива наявність значної частини геофітів, що пов'язано з пристосуванням наземних рослин до водного середовища. До гідрофітів і терофітів відноситься 13,6 % і 5,1 % видів відповідно. Група хамефітів представлена одним видом (*Solanum dulcamara* L.), який є евапофітом і часто зустрічається у флорі заплавних водойм. Подібна закономірність в розподілі життєвих форм спостерігається в гідрофільній флорі Правобережного Лісостепу і Лісостепу України [22, 26].

Більшість видів характеризуються кореневищною структурою підземних пагонів (64,4 %). Серед них довгокореневищних – 42,4 % і короткокореневищних – 22 %. Рослин без кореневища – 30,5 %, наявність каудексу характерно для 3 видів (*Rumex hydrolapathum* Huds., *Sium latifolium* L., *Sium sisaroides* L.).



А



Б



В

Рисунок 1.1 – Географічна структура флори водойм за факторами поширення видів у зональному (А), регіональному (Б) аспектах та за океанічністю – континентальністю клімату (В)

Висока частка у досліджуваній флорі довгокореневищних видів зумовлюється наявністю легких, надмірно зволжених субстратів. Короткокореневищні види частіше приурочені до заболочених субстратів із слабкою аерацією [27]. Значний відсоток видів, які не мають кореневищ (плаваючі, повзучі, столоноутворюючі рослини) пов'язано з пристосуванням до водного середовища. За характером розвитку надземних пагонів переважають безрозеткові види (52,5 %). Зі зростанням зволоження екотопів кількість видів з безрозетковим типом пагонів збільшується. Відповідно частка рослин з розетковими надземними пагонами, які приурочені до більш ксерофітних умов, зменшується. Групи розеткових і напіврозеткових видів становлять 22 % і 25,4 % відповідно.

За характером перебігу життєвого циклу рослин [28] нами виділено дев'ять груп біоморф (рис. 1.2). Переважна більшість видів належить до геломорфної групи (39 %), які здатні зростати в болотній, прибережній і наземній екофазах. Її складають гідроохтофіти (13,6 %), охтогідрофіти (16,9 %) і евохтофіти (8,5 %). Ці види беруть участь у процесах заростання водойм при зниженні в них рівня води. Встановлено значний відсоток у флорі улігінозофітів (23,7 %), представників гелогігроморфної групи, які характеризуються широкою екологічною амплітудою. Їх розвиток проходить в таких умовах зволоження, коли короткий час займає прибережна екофаза і довгий – болотна та наземна. Види гідроморфної групи складають 23,8 %, представлені еугідатофітами (10,2 %), аерогідатофітами (3,4 %) і плейстофітами (10,2 %). Еугідатофіти пов'язані виключно з водним середовищем, аерогідатофіти і плейстофіти приурочені до лімнофази і прибережної екофази. Серед них лише аерогідатофіти здатні утворювати наземні форми протягом перехідного періоду. Найменше видів гігроморфної і гігрозоморфної груп – трихогідрофітів (5,1 %) і пелоксотерофітів (6,8 %), більшість з яких є синантропними. Таке співвідношення характерне для флори заплавних водойм Лісостепу України.

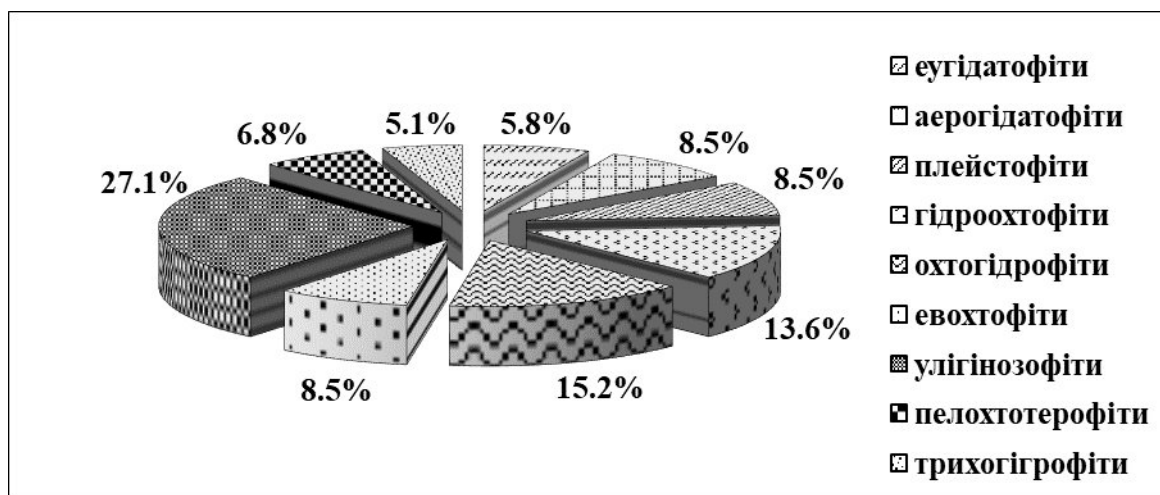


Рисунок 1.2 – Співвідношення екотипів у флорі заплавних водойм

Екологічна структура флори заплавних водойм відображає кількісний розподіл видів за нормою реакції на дію певних екологічних факторів, а саме сольового, кислотного режимів, доступності засвоюваних форм азоту в субстраті (рис. 1.3). За відношенням до кислотного режиму усі види розподілені на три групи. Нейтрофіли і субацидофіли склали 57,6 % і 40,7 % відповідно, базифіли представлені одним видом (*Potamogeton pectinatus* L.).

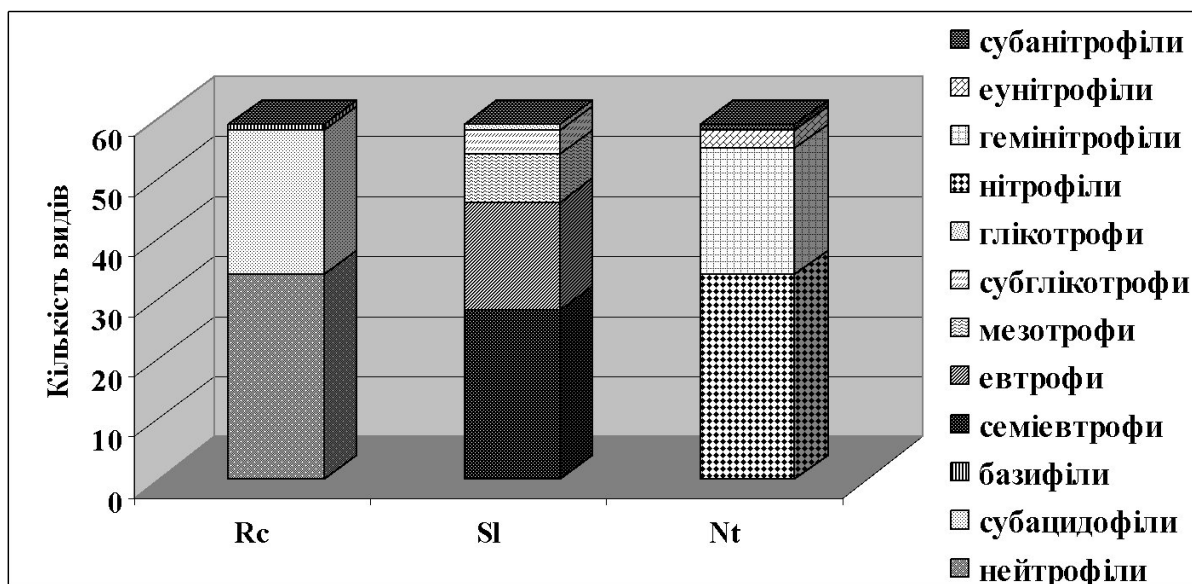


Рисунок 1.3 – Екологічна структура флори за факторами кислотності (Rc), сольового режиму (Sl), вмісту азоту в субстраті (Nt)

За відношенням до сольового режиму кількісно переважають семіевтрофи (47,5 %) і евтрофи (30,5 %), які зростають в мезо- та евтрофних водоймах, на

багатих поживними речовинами субстратах. Переважання видів цих екологічних груп свідчить про посилення процесів евтрофування водойм регіону. Мезотрофи і субглікотрофи складають 13,6 % і 6,8 % відповідно, вони приурочені до небагатих слабо засолених ґрунтів. Один вид є глікотрофом (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla).

За відношенням до вмісту азоту в субстраті переважає група нітрофілів (57,6 %), які зростають в умовах непроточних мілководних заплавних водойм, на забезпечених азотом субстратах. Види, здатні зростати на відносно бідних сполуками азоту субстратах, представлені гемінітрофілами (35,6 %) і субанітрофілами (лише один вид – *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.). Це переважно водні і повітряно-водні види прибережних ділянок водойм, перезволожених місцезростань. Найменш чисельною є група еунітрофілів (5,1 %), які приурочені до надмірно збагачених азотом субстратів. Наявність цієї групи видів свідчить про антропогенний вплив на заплавні водойми досліджуваної території.

За характером поведінки видів в угрупованнях [18] представників з первинним типом стратегії більше, ніж з вторинним (59,3 % і 40,7 % відповідно). Серед видів першого типу лідирують S-стратегі (25,4 %), менше C- і R-стратегів, яких налічується 15,3 % і 18,6 % відповідно. Вторинні типи стратегії є змішаними, які властиві видам, здатним змінювати характер поведінки при зміні умов місцезростання, тобто викликані їх пластичністю. Серед них CS-стратегів 23,7 %, SR-стратегів – 11,9 %, CRS-стратегів – два види (*Potamogeton perfoliatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L.). До CR-стратегів належить один вид (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.). Наявність у досліджуваній флорі видів з вторинним типом стратегії зумовлене поширенням екотопів зі значним коливання рівня води протягом вегетації, а збільшення ролі R-стратегів, які приурочені до порушених місцезростань, вказує на антропогенний вплив.

Синантропний елемент флори заплавних водойм досліджуваної території налічує 11 видів (18,6 %). Серед них 8 апофітів (13,6 %) і 3 адвенти (5,1 %): два археофіти (*Acorus calamus* L., *Althaea officinalis* L.) і один кенофіт (*Bidens frondosa*

L.). Дане співвідношення є важливою рисою антропогенної трансформації флори будь-якого регіону і характеризує ступінь її синантропізації. Для досліджуваної флори воно становить 1:0.4, що свідчить про специфічність водного середовища, до якого більшість адвентивних рослин як вихідці з ксеротермічних угруповань не пристосована.

Таким чином, аналіз флори заплавних водойм долини р. Сіверський Донець показує наступне.

1. Флора представлена 59 видами з 44 родів, 28 родин, 3 класів і 2 відділів. Переважають представники відділу *Magnoliophyta*, серед яких значне число однодольних, що характерно для гідрофільних комплексів в цілому.

2. Провідними родинami є *Cyperaceae*, *Lamiaceae* і *Lemnaceae*, що притаманне флорі заплавних водойм, заболочених луків, перезволожених місцезростань у зв'язку з вираженою гігрогідрофільною лінією розвитку видів.

3. Формування флори проходило за рахунок широкоареальних плурізональних циркумполярних і євро-азійських видів.

4. Аналіз біоморфологічної структури флори заплавних водойм показав переважання довгокореневищних, вегетативно рухливих безрозеткових багаторічних рослин, переважно гемікриптофітів.

5. Співвідношення груп рослин за характером перебігу життєвого циклу вказує на їх розвиток в умовах динамічних прибережних і заболочених екотопів з постійною зміною екофаз і екоперіодів.

6. Екологічна структура флори свідчить про процеси евтрофування, в тому числі внаслідок значного антропогенного впливу на заплавні водойми досліджуваної території.

1.3 Підходи і методи проектування та розроблення екоінформаційної моделі в гідробіології

Діюча система екологічного моніторингу, що виконується як науковими установами, так і державними контролюючими органами, малоефективна не тільки через низьку технічну оснащеність, а також, значною мірою, в силу ігнорування сучасних методів управління даними і комплексної математичної обробки результатів багатовимірних спостережень. Залишається поза вимогою і з кожним роком втрачається багатющий матеріал з гідрохімії природних водних систем, накопичений протягом десятиліть регіональними службами. Очевидно, що крім традиційних малоінформативних зведень про частку показників, що перевищують ГДК, ці дані могли б з успіхом використовуватися для побудови як локальних моделей сезонної і багаторічної динаміки водойм, так і узагальнених моделей раціонального еколого-економічного розвитку територіальних комплексів.

Побудова будь-якої моделі екосистеми починається, як правило, з організації оперативного і стабільного доступу до масивів первинних даних експедиційних досліджень.

Повна комп'ютерна система, призначена для підтримки аналітичної діяльності будь-якого проекту (фінансового, соціального, екологічного) повинна складатися з наступних семи ступенів функціонального аналізу даних:

- склеювання даних в купи (heaping) з використанням засобів, які забезпечують зберігання різномірної інформації, ведення ідентифікаційних довідників і сортування відомостей на три купки: "цінну купку" (valuable hill), "робочу купку" (work hill) і "гнойову купку, в якій може бути знайдена перлина" (dung hill);
- складування даних (data warehousing, DWH) і їх маркування, зручне для опису і вилучення різних семантичних угруповань; результат DWH представляється у вигляді багатовимірного куба, кожна точка всередині якого відповідає набору семантично однорідних елементарних об'єктів;

- суміщення, комбінування даних (combining) - створення багатовимірною простору, де кожна координата відповідає елементу набору або точці куба DWH, відображеної на лінійно-впорядковані градуировані осі (тільки в цьому просторі можуть бути встановлені відносини взаємозв'язку і проведено аналіз на основі метричної близькості);
- комп'ютерна томографія або візуальний багатовимірний аналіз (visual multidimensional analysis) - дозволяє конструювати дво- і тривимірні візуальні образи (патерни) складних взаємозв'язків між рядами даних, спостерігати динаміку утворення і розвиток аномалій;
- розвідувальний аналіз даних (data mining) - "просіювання" інформації з метою знаходження в ній особливостей і аномалій, заданих описом шаблонів або порогових значень;
- відновлення залежностей (forecasting) за емпіричними вибірками - математична обробка багатовимірних спостережень (статистичний і прецедентний аналіз, оцінка тренду часових рядів та ін.);
- прийняття рішень, планування і управління (deciding - computer aided engineering) - "ресурси - потоки - події".

Еколого-інформаційну систему (EIC) визначають як регіональну автоматизовану експертну систему з екології та природоохоронної діяльності, яка включає всю наявну сукупність даних моніторингу і складається з трьох основних компонентів:

- системи управління базами даних (СУБД), що забезпечує зберігання і оперативну вибірку необхідної інформації (етапи "склеювання, складування та суміщення даних");
- геоінформаційної системи (ГІС), перетворюючої інформацію про території у вигляді набору предметних шарів на електронній карті місцевості та здійснюючої просторову екстраполяцію розрахункових показників ("комп'ютерна томографія");
- пакету прикладних програм (ППП), що включає бібліотеку математичних методів, що синтезують набір вирішальних правил (колектив предикторів)

для оцінки якості екосистеми і аналізу причинно-наслідкових зв'язків цієї оцінки з факторами середовища ("розвідувальний аналіз і відновлення залежностей").

Подібне виділення підсистем ЕІС засноване на традиційній класифікації програмного забезпечення. Сучасні тенденції розвитку комп'ютерної технології роблять нераціональними трудовитрати кожного конкретного користувача на розробку власних версій СУБД, ГІС або ППП, оскільки на ринку програмного забезпечення існують численні варіанти відповідних пакетів і інструментальних середовищ, які відрізняються лише функціональністю, технікою внутрішньої реалізації і вартістю. Деякі назви таких програмних компонентів наведені нижче:

- системи управління базами даних: MS Access (в складі всесвітньо поширеного пакету Office), MS Visual FoxPro, Paradox, Clarion, MS SQL Server, Oracle, SyBase і т.д. ;
- геоінформаційні системи: OpenStreetMaps, ArcInfo, MapInfo, Інге, Manifold System, ObjectLand, GeoGraph, Карта-2000 і багато інших [29];
- пакети статистичних програм: "Statistica", "Statgraphics", "SPSS", "SAS", "Minitab", "Systat", "Stadia", "CAНИ", "Мезозавр" тощо [30-31].

Більшість перерахованих продуктів мають внутрішні мови програмування та інструментальні засоби візуалізації інформації, імпорту / експорту даних, тому технологія створення ЕІС зводиться до вибору найбільш підходящих програмних продуктів, їх придбання і подальшої адаптації з метою створення дійсно інтегрованої системи.

На сьогоднішній день однією з найбільш важко вирішуваних проблем при розробці інтелектуальних додатків, подібних ЕІС, є формалізація предметної області у вигляді N -вимірної інформаційної моделі. За визначенням, будь-яка модель обмежена, тому що відкидаються незначні деталі і виділяється суть. Саме тут і виявляється перша з проблем - оцінити що важливо для вирішення поставленого завдання, а що ні.

Відповідно до термінології, прийнятої в теорії інформатики, база даних – це "Ідентифікована сукупність взаємопов'язаних даних, призначених для

багатоцільового використання". За теорією реляційних баз даних є велика література, як видана традиційним "паперовим способом" [32], так і представлена на сторінках Інтернет (наприклад, on-line бібліотека Центру Інформаційних Технологій - <http://www.citforum.ru>). Стосовно до регіональних ЕІС, під базою даних розуміють реалізовану за допомогою технічних засобів динамічну інформаційну модель території, яка відображатиме просторово-часову структуру, стан і взаємозв'язки між окремими елементами модельованої екосистеми.

Інформаційна система, що розробляється, призначена для ведення та оперативної вибірки гідробіологічних, гідрохімічних і гідрологічних даних, необхідних для комплексного аналізу структурних деформацій, що проходять у досліджуваній екосистемі під впливом антропогенних впливів, і порівняльної оцінки ролі гідробіонтів в процесах самоочищення.

Майже всі сучасні СУБД засновані на реляційній (relational) моделі управління базами даних, яка використовує таку термінологію:

- відношення (relation) - інформація про об'єкти одного типу, наприклад, про біологічні види, точки взяття проби або графіки експедицій (в реляційних базах даних відносини зазвичай зберігаються у вигляді таблиць);
- атрибут (attribute) - певна частина інформації про деякий об'єкт, наприклад, дати експедицій або чисельності гідробіонтів (атрибут зазвичай зберігається у вигляді стовпчика або поля таблиці);
- зв'язок (relationship) - спосіб, яким інформація в одній таблиці пов'язана з інформацією в іншій таблиці (наприклад, у точок відбору проб з конкретними вимірами тип зв'язку "один-до-багатьох", тому що в одній точці можна зібрати багато проб, але будь-яка проба співвідноситься тільки з однією точкою вимірювання);
- об'єднання (join) - процес об'єднання таблиць на основі співпадаючих значень спеціально виділених ключів-ідентифікаторів (наприклад, інформація про гідробіологічні проби може бути об'єднана з гідрохімічними даними за порядковим номером експедиції і датою виміру).

Вже згадана база гідробіологічних даних являє собою сукупність реляційних таблиць в форматі СУБД, де кожне окремо взите спостереження (гідрохімічний показник або параметр чисельності кожного виду в конкретній гідробіологічній пробі) інформаційно пов'язані зі специфікацією водойми, координатами і характеристиками точки відбору проб (географічний аспект), а також датою проведення експедиції (часовий аспект).

Узагальнена інформаційна модель бази даних, представлена на рис. 1.4, складається з двох типів таблиць: таблиць-довідників умовно-постійного призначення, необхідних для точної рубрикації збережених показників (зображені овальними елементами), і інформаційних таблиць з первинними результатами спостережень в період експедиційних досліджень (зображені прямокутниками).

Для кожної пари таблиці встановлювався певний тип відносин і технологія реалізації зв'язку у вигляді первинних і вторинних ключів. У всіх випадках використовувався тип зв'язку "один-до-багатьох", орієнтований на рис. 1.4 у напрямку стрілки. Наприклад, для кожного водного об'єкта (зокрема, річки) визначається деяка підмножина "дочірніх елементів" - станцій, які відповідають пунктам відбору експедиційних проб або постійно діючих постів, які не можуть належати жодному іншому "батьківському" об'єкту. У той же час, кожна річка належить одному "батькові" - регіону, що об'єднує деяку підмножину річок.

Таблиці змістовної частини бази, що включають виміряні метеорологічні, гідрологічні гідрохімічні і гідробіологічні дані, крім самого значення показника містять посилання на записи довідкових таблиць Станція, Вимірювання і рубрикатор показників (для гідробіологічних даних – Список видів).

Сукупності кількісних гідробіологічних показників, визначених для кожного вимірювання, ставиться у відповідність деяка множина гідрометеорологічних, гідрологічних і гідрохімічних даних, пов'язаних з точкою і часом взяття проби (рис. 1.4).

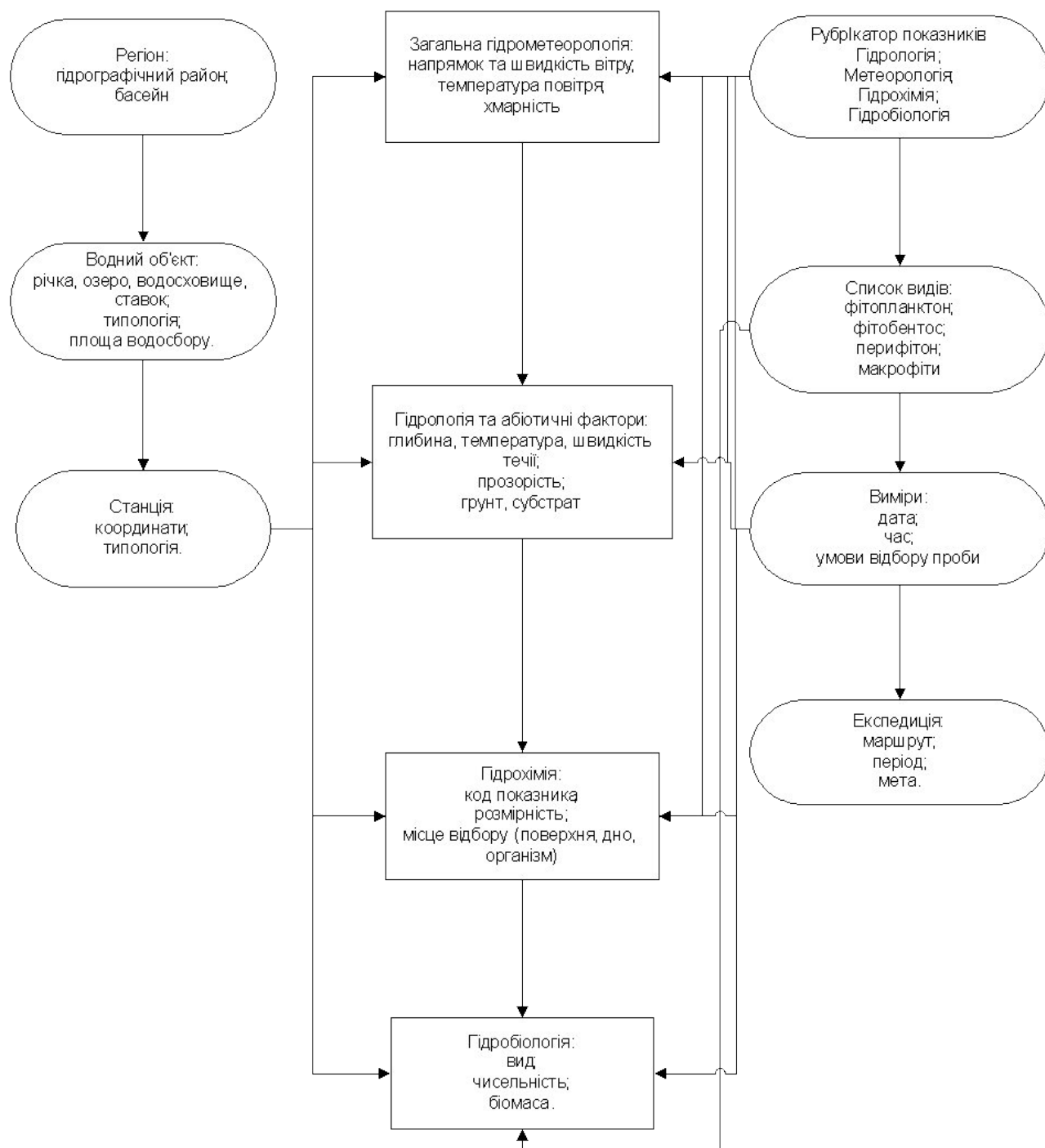


Рисунок 1.4 – Інформаційна модель спеціалізованої бази гідробіологічних даних

2 ЕКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ НАЗЕМНИХ БІОЦЕНОЗІВ

2.1 Мезо-гігрофільні угруповання фанерофітного типу

Специфіка біотопів фанерофітного типу полягає у формуванні складних багаторусних ценозів і накопиченні енергетичних запасів в надземній біомасі. Верхні яруси формують специфічний мікроклімат для елементів нижніх ярусів. Саме біотична складова відіграє провідну роль у ґрунтотвірних процесах і хімічних властивостях ґрунтів [33]. Так, наприклад, характерні для вільшняків високі показники вологості ґрунту і вмісту мінерального азоту та низькі показники кислотності, вмісту карбонатів свідчать про переважання акумулятивних процесів, накопичення органіки, але повільний процес кругообігу [34]. В цих угрупованнях трапляються рідкісні для регіону *Inula helenium* L., *Glyceria arundinacea* Kunth, *Hottonia palustris* L. тощо [35]. Разом з тим, мезо-гігрофільні угруповання фанерофітного типу потребують охорони, насамперед, як елементи гігроморфних ландшафтів, що стабілізують водний режим. Моніторинг за станом таких угруповань обов'язково повинен включати не тільки флористичні, але й екологічні дослідження.

В монографії Л.М. Горелової і О.О. Альохіна (2002), присвяченій узагальненню відомостей про рослинний покрив Харківщини, інформація про вільшняки майже відсутня. Зазначено лише, що ліса цього типу доволі звичайні по р. С. Донець, але значних площ не утворюють, зустрічаються невеликими ділянками на дуже перезволожених ґрунтах, частіше в притерасних частинах заплави [36]. В 2012 р. виходить колективна праця «Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України», в якій наводяться деякі відомості про специфіку флори заплавних вільшняків, що розташовані в межах національних природних парків «Гомільшанські ліси» [37] і «Слобожанський» [35]. Зокрема відзначено подібність складу і структури вільшняків заплави р. С. Донець до балкових на Правобережжі, а як відмінна риса вказується значна участь в формуванні трав'яного покриву папоротей – *Dryopteris carthusiana* (L.) Roth,

Athyrium filix-femina (L.) Roth та *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., а на обводнених ділянках – *Thelypteris palustris* Schott [37]. Більш детально охарактеризовано флору вільшняків притерасної частини р. Мерло, що сформувались в умовах сирого або мокрого ґрунту (DB4B і DB5B). В першому випадку вода на поверхні ґрунту залишається влітку лише в незначних пониженнях, в другому – ступінь обводнення набагато вищий, вільха утворює пристовбурні підвищення, де зосереджені мезофільні види рослин. Обводнення впливає на склад домінантів трав'яного ярусу: на менш обводнених ділянках переважають *Aegopodium podagraria* L., *Glechoma hederacea* L., *Galium aparine* L., на більш обводнених – *Urtica galeopsifolia* Wiegand ex Opiz, *Filipendula denudata* (J. Presl & C. Presl) Fritsch, *Scirpus sylvatica* L., види осок. Деревний ярус утворює *Alnus glutinosa* (переважно порослевого походження), до якої інколи в невеликій кількості домішуються *Betula pubescens* Roth, *Pinus sylvestris* L., рідше *Populus tremula* L. та *Quercus robur* L. У підліску трапляються *Padus avium* Mill., *Frangula alnus* Mill., *Sambucus nigra* L., *Viburnum opulus* L., *Rubus idaeus* L., *Ribes nigrum* L., а на більш обводнених і освітлених ділянках зарості із чагарникових видів верби (переважно *Salix cinerea* L.) [35].

В залежності від особливостей деревного ярусу, специфіки едафотопу і гігратопу ліси з домінуванням *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. в межах України поділяють на три типи (табл. 2.1):

- 1) вільхові заболочені сфагнові ліси (G 1.131);
- 2) вільхові евтрофні заболочені ліси (G 1.132);
- 3) ясеневі-вільхові ліси на елювіальних відкладах (G 1.133).

Узагальнені дані стосовно показників екологічних режимів для кожного з цих типів наведені в монографії «Біотопи лісової та лісостепової зон України» [33].

Досить широка екологічна амплітуда за більшістю екологічних факторів (особливо група едафічних факторів - від 1.65 для Nt до 5.65 для Hd) свідчить про неоднорідність умов, що буде знаходити своє віддзеркалення і у флористичному складі, і у специфіці екоморфичної структури флори.

Таблиця 2.1 – Фітоіндикаційні показники біотопів, що відповідають вільшнякам (літ. дані: [33])

Код біотопу *	Фітоіндикаційні показники екологічних режимів								
		Hd**	Nt	Rc	Sl	Ca	Tm	Kn	Cr
G 1.131	min	15,70	5,58	6,68	6,09	3,96	7,43	8,18	7,17
	max	16,68	6,17	7,46	6,92	4,20	8,19	8,53	7,78
	med	16,23	5,79	7,13	6,62	4,10	7,74	8,32	7,42
G 1.132	min	12,39	6,94	7,94	6,64	5,23	8,53	8,24	7,59
	max	14,76	7,23	8,47	7,43	5,80	8,87	8,67	8,46
	med	13,69	7,05	8,14	7,04	5,44	8,66	8,42	8,02
G 1.133	min	11,03	5,15	7,59	6,77	5,47	8,53	8,24	7,59
	max	12,37	6,52	8,28	7,82	7,05	8,87	8,67	8,46
	med	11,74	5,88	7,83	7,28	6,28	8,66	8,42	8,02
* назви типів біотопів наведено в тексті									
** назви режимів: Hd – гідрологічний; Nt – азотний; Rc –кислотності; Sl – загально сольовий; Ca – карбонатний; Tm- температурний; Kn – континентальності клімату; Cr – суворості зим (кріорежим)									

Важливе значення при проведенні порівняльного аналізу мають дані, отримані для певних регіонів України: у правобережній частині Лісостепу (Київська обл.) [34], у північно-східній частині Лісостепу (заплава р. Псел, Сумська обл.) [38], у низинах р. Ворскла (Полтавська обл.) [39]. На жаль, ці дані не є повними (табл. 2.2), а для вільшняків, що розташовані в заплавах річок С. Донець і Мерло (Харківська обл.), зовсім відсутні.

Метою даного етапу дослідження було вивчення еколого-флористичних особливостей та екологічних умов місцезростань мезо-гігрофільних угруповань фанерофітного типу із домінуванням *Alnus glutinosa* в долині р. Мерло (в межах Харківської області).

Таблиця 2.2 – Фітоіндикаційні показники екологічних режимів вільшняків у різних географічних регіонах України (літ. дані: [34, 38-39])

Регіон	Фітоіндикаційні показники									
	Екологічні режими**									
		Hd	Nt	Rc	Sl	Ca	Tm	Om	Kn	Cr
ЗП*	min	15,10	5,89	7,53	6,89	4,27				
	max	17,06	6,92	7,99	7,41	4,44				
	med	16,03	6,55	7,74	7,10	4,34				
ПЛ	min	13,73	6,43	7,33	6,65	4,27				
	max	16,22	7,67	7,98	7,29	4,87				
	med	14,97	6,93	7,78	6,98	4,55				
ПВ	med	17,25	7,43	8,44	7,82	4,27	8,53	7,90	8,23	7,83
* ЗП — заплава Псла, ПЛ — Правобережний Лісостеп, ПВ - пониззя Ворскли										
** назви режимів наведено в табл. 2.1										

Використані загальнозживані методи досліджень рослинних угруповань. Для виявлення флористичного різноманіття - метод екологічних профілів. Загальна довжина генерального профілю становила 5 км, ширина 500 м. Профіль складався із двох частин, в межах яких через заплаву р. Мерло закладалися додаткові профілі шириною 20 м і довжиною 100-300 м (в залежності від ширини заплави). Для виявлення особливостей екологічних режимів було закладено 8 моніторингових пробних площ по 200 м² та проведено стандартний геоботанічний опис кожної з них. Для картування пробних площ використано програму NexGISMobile. На підставі опрацювання геоботанічних описів створена відповідна база даних із використанням програми TURBOVEG. За допомогою цієї програми розраховані фітоіндикаційні показники 9 екологічних режимів біотопів кожної із пробних площ. Розподіл видів за екологічними групами (гігро-, гідроконтрасто-, трофо-, ацидо-, карбонато- нітро-, геліо-, термо-, кріо-, омброморфами) здійснювався на підставі їх екологічних амплітуд [20, 40].

Досліджені ділянки за гідрологічним режимом і режимом змінності зволоження можна віднести до сирих (іноді вологих) лісо-лучних екотопів (табл. 2.3), що характеризуються помірно неравномірним (тимчасово надмірним) капілярним зволоженням кореневмісного шару ґрунту при повному промочуванні його опадами і талими водами.

Таблиця 2.3 – Фітоіндикаційна оцінка екологічних режимів вільшняків долини р. Мерло

Екологічні режими		Номера геоботанічних пробних площ							
		1	2	3	4	5	6	7	8
		Фітоіндикаційна оцінка екологічних режимів (в балах)							
Е д а ф о т о п К л і м а т о п	Гідрологічний	14,7	14,8	13, 9	14,5	13,4	14,6	14,5	14,6
	Змінності зволоження	5,1	5,1	5,4	5,5	5,2	5,1	5,4	5,0
	Кислотний	6,6	7,8	7,3	7,7	7,6	7,5	7,3	8,0
	Загальносолевий	6,2	7,0	6,6	7,1	6,9	7,1	6,8	7,4
	Карбонатний	4,5	5,0	5,3	5,2	5,7	5,7	5,4	5,3
	Азотний	5,6	6,7	7,0	7,4	7,7	7,3	7,0	7,3
	Аерації	8,5	9,8	8,7	9,4	8,1	8,9	9,4	9,6
	Температурний	8,4	8,7	8,6	8,4	9,0	8,8	8,6	8,7
	Вологості	13,5	13,3	13, 1	13,4	11,8	12,6	12,8	13,1
	Континентальності	8,5	8,8	8,5	8,7	7,4	8,6	7,8	8,3
	Суворості зим	8,0	7,9	8,0	7,8	7,5	7,9	7,5	7,8
	Освітлення	6,0	6,0	5,5	6,0	5,5	5,8	6,1	6,3

Тобто за цими показниками досліджені вільшняки заплави р. Мерло представляють вільхові евтрофні заболочені ліси, але носять більш мезофітний характер ніж вільшняки в заплавах річок Псел і Ворскла. Разом з тим, за показниками кислотного режиму (і в деяких випадках загальносолевого) досліджені вільшняки наближаються до заболочених сфагнових вільхових лісів. За температурним режимом, режимами суворості зим, континентальності і вологості клімату

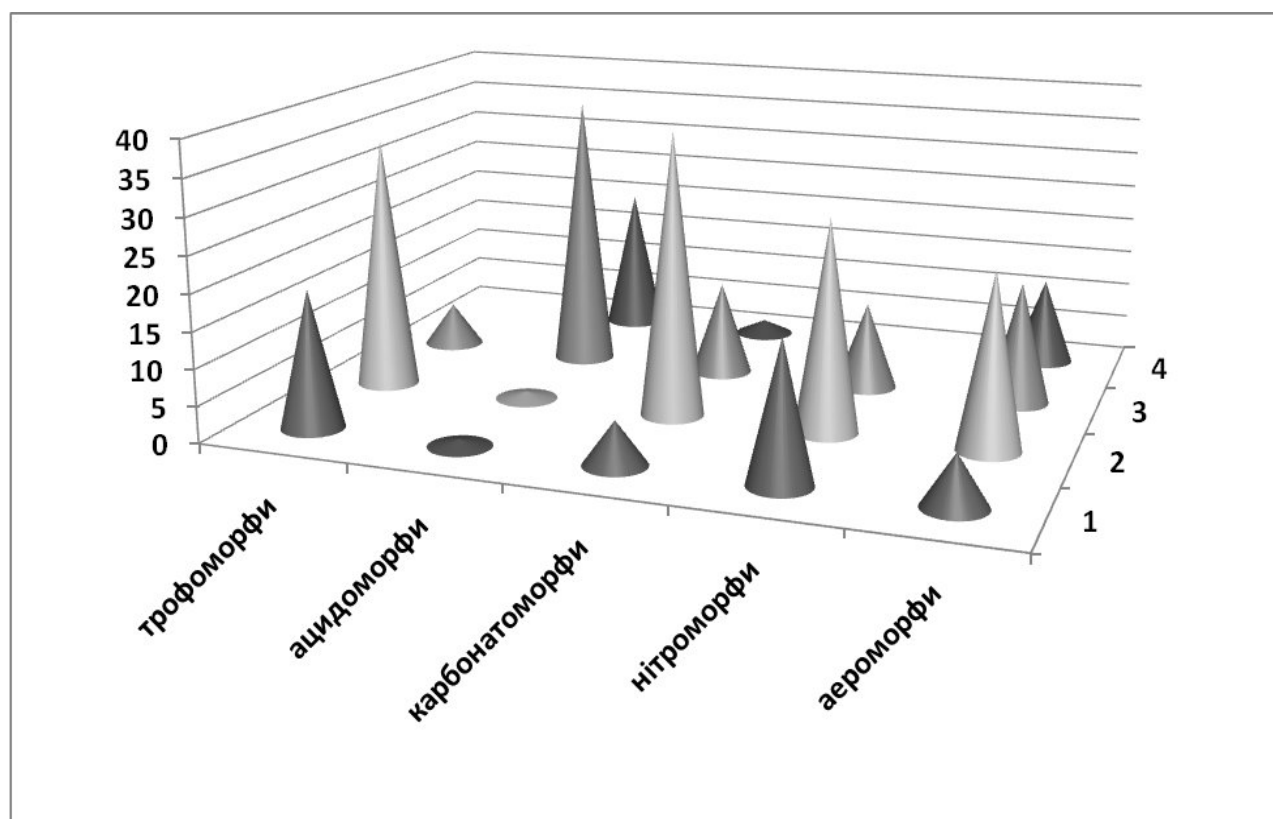
досліджені вільшняки також можна віднести до групи вільхових евтрофних заболочених лісів, з умовами кліматопу близькими до субмезотермічних, субкріофітних (середня температура найхолодніших місяців не нижча за -8°C), певною мірою гумідних. Разом з тим в деяких випадках (опис № 5) можна спостерігати умови близькі до субаридних. За режимом освітлення, який коливався в нешироких межах - до 0.8 бала, всі угруповання характеризуються напівтіньовими умовами освітлення.

Специфіка екологічних режимів обумовлює невисоке флористичне різноманіття досліджених рослинних угруповань. Всього у флорі вільшняків було виявлено 61 вид судинних рослин. Особливості розподілу видового складу за екоморфами (трофо-, ацидо-, карбонато-, нітро-, аероморфами) представлені на рисунку 2.1.

Майже 70 % всіх видів потребують збагачених солями або багатих ґрунтів (відповідно семіевтрофи і евтрофи). Евтрофи, як правило, значної участі в формуванні рослинного покриву не беруть (за винятком *Ulmus laevis* Pall., *Ranunculus repens* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., проективне покриття яких іноді становило від 15 % до 25 %). Представниками семіевтрофів є значна частка деревно-чагарникових видів (*Alnus glutinosa*, *Acer tataricum* L., *Sambucus nigra*, *Euonymus europaea* L.). Високі показники трапляння характерні і для таких семіевтрофів - типових представників флори вільшняків, як *Galium aparine*, *Humulus lupulus* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Filipendula denudata*. Специфічною рисою досліджених угруповань можна вважати наявність значної кількості мезотрофів - приблизно третина всіх видів, частина з яких визначає структурну організацію того чи іншого ярусу (*Padus avium*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* L., *Betula pendula* Roth, *Rubus nessensis* W. Hall, *Ribes nigrum*, *Milium effusum* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Stellaria holostea* L., *Scutellaria galericulata* L.).

Переважає більшість видів (96 % видового складу) відносяться до карбонатофобів, гемікарбонатофобів та акарбонатофілів. Представники перших двох груп уникають карбонатних субстратів, представники третьої - витримують

незначний вміст карбонатів у ґрунті (CaO, MgO від 0,5 % до 1,5 %). Гемікарбонатофіли були представлені всього двома видами - *Scrophularia nodosa* L. і *Frangula alnus*, яким була характерна невисока частота трапляння і низьке проективне покриття (перший до 1 %, другий від 1 % до 3 %).



	трофоморфи	ацидоморфи	карбонатоморфи	нітроморфи	аероморфи
1	мезотрофи	перацидофіл	карбонатофоби	гемінітрофіли	субаерофіли
2	семіевтрофи	ацидофіли	гемікарбонатофоби	нітрофіли	геміаерофоби
3	евтрофи	субацидофіли	акарбонатофіли	еунітрофіли	субаерофоби
4		нейтрофіли	гемікарбонатофіли		аерофоби

Рисунок 2.1 – Розподіл видового складу досліджених вільшників за трофо-, ацидо-, карбонато-, нітро- та аероморфами

Майже 70 % видового складу є представниками нітрофілів і еунітрофілів, що потребують відносно забезпечених або навіть багатих на мінеральний азот ґрунтів (від 0,2 % до 0,4 %). В ці групи увійшла переважна більшість видів саме

альнетального флористичного комплексу (за винятком таких видів як *Carex acutiformis* Ehrh., *Thelypteris palustris*, що є представниками гемінітрофілів).

За даними фітоіндикації ґрунти досліджених ділянок слабо кислі (рН 5.5-6.5), тому у флорі переважають субацидофіли. В цю групу увійшли майже всі пергідрофіти (*Peucedanum palustre* (L.) Moench, *Scirpus sylvaticus*, *Lycopus europaeus* L., *Iris pseudacorus* L., *Alnus glutinosa*), а також значна кількість гігрофітів (*Solanum dulcamara* L., *Padus avium*, *Symphytum officinale* L., *Stachys palustris* L., *Geum rivale* L.) (рис. 2.2). Хоча третина видового складу — нейтрофіли, значної ролі у формуванні рослинного покриву представники цієї групи не відігравали (за винятком *Thelypteris palustris* і *Urtica dioica* L.).

Переважаання в спектрі гігроморф представників гігромезофітів, гігрофітів і пергідрофітів (рис. 2.3) підкреслює гігрофільний характер флори досліджених угруповань. Разом з тим, більше ніж п'ята частина видів — мезофіти (рослини свіжих лісо-лучних екотопів). Мезофітами, що зустрічалися у складі чагарникового ярусу, були *Acer tataricum*, *Sambucus nigra*, *Betula pendula*, *Corylus avellana* L., *Euonymus europaea*, але тільки перші два види мали досить високу частоту трапляння і проективне покриття (від 5 до 30 %). В місцях значного антропогенного впливу у складі трав'яного ярусу в значній кількості були виявлені такі мезофіти як *Chelidonium majus* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *Lamium maculatum* (L.) L., *Galium aparine*. Їх проективне покриття доходило до 5 %, а у останнього виду іноді сягало майже 50 %.

Значна кількість (63 %) гемігідро- або гідроконтрастофобів в спектрі гідроконтрастоморф є закономірним для угруповань дослідженого типу і співпадає із даними фітоіндикації. Разом з тим, 37 % видового складу розподілено між гемігідро- і гідроконтрастофілами, пристосованими до умов нерівномірного (або навіть дуже нерівномірного) зволоження кореневмісного шару ґрунту при незначному його промочуванні опадами і талими водами. До складу цих груп увійшла ціла низка типових представників заплавних місцезростань: *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv., *Epilobium hirsutum* L.,

Filipendula denudata, *Lythrum salicaria* L., *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Peucedanum palustre*, *Phragmites australis*.

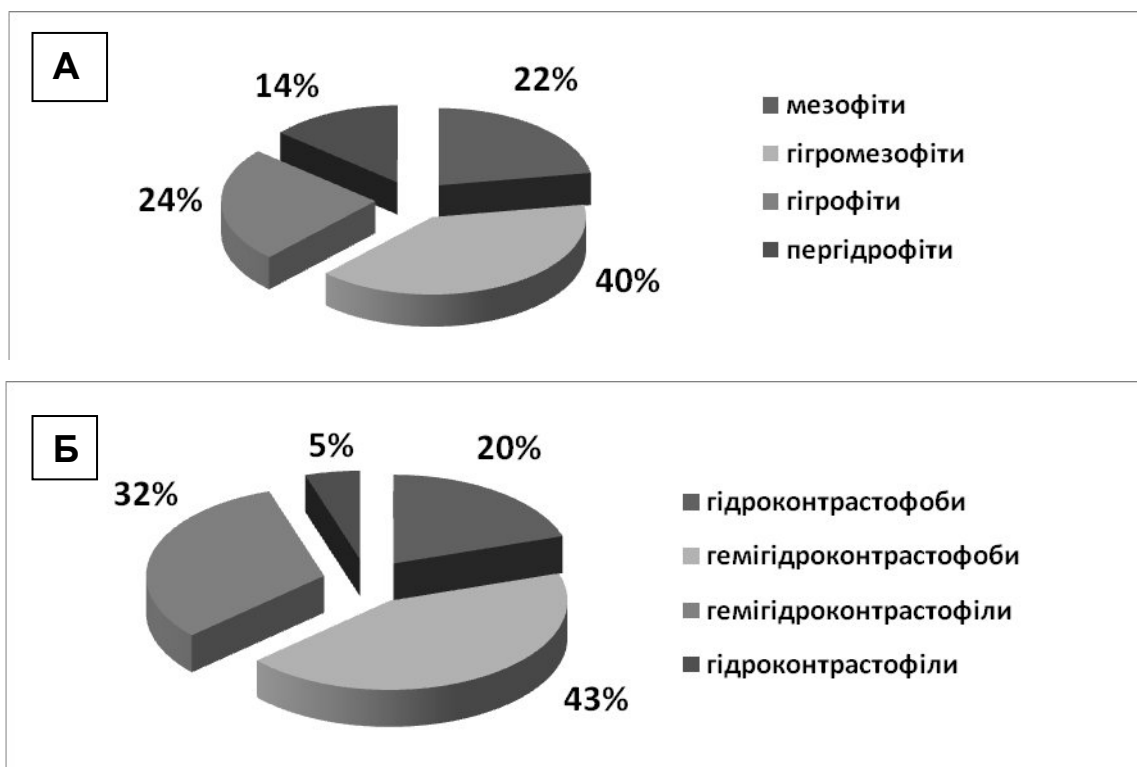


Рисунок 2.2 – Розподіл видового складу за гігроморфами (А) та гідроcontrastоморфами (Б)

Змінність зволоження є важливим чинником, що визначає особливості формування рослинних угруповань заплави. Вона обумовлює період і тривалість вегетації рослин, аерацію ґрунтів тощо. За даними фітоіндикації для більшості досліджених ділянок характерні вологі глинисті або оглеєні ґрунти із слабкою аерацією, що знайшло віддзеркалення в спектрі аероморф (рис. 2.1) – майже половина від загальної кількості видів є аерофобами або субаерофобами. Разом з тим, 52 % видів потребують помірно або значно аерованих піщаних або супіщаних ґрунтів (геміаерофоби і субаерофіли). Переважна більшість геміаерофобів є типовими представниками флори дібров і суборів: *Acer tataricum*, *Adoxa moschatellina* L., *Aegopodium podagraria*, *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Milium effusum*, *Sambucus nigra*, *Scrophularia nodosa*, *Ulmus laevis*.

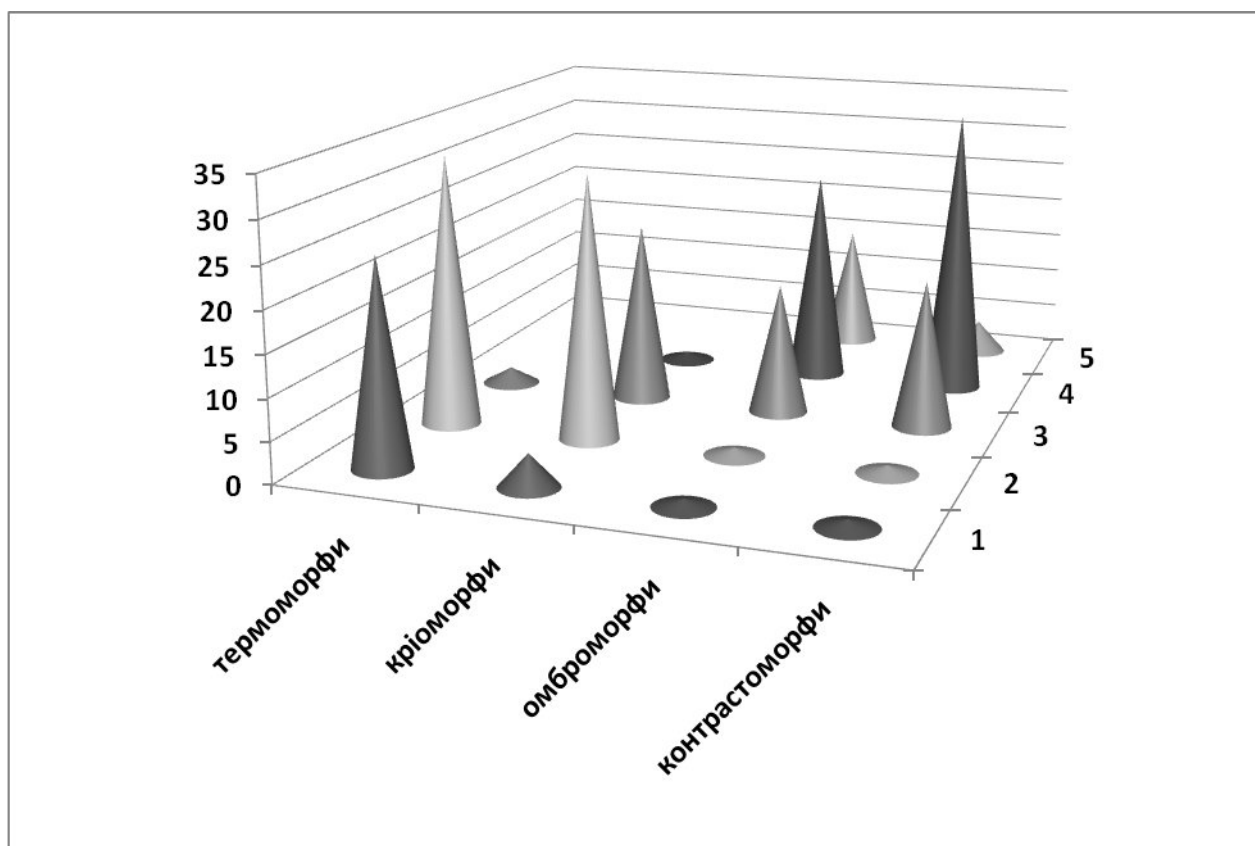
Як відомо, клімат – це комплексний фактор, що складається із кількох складових, наприклад, із терморежиму, кріорежиму (суворість зим), контрасторежиму (континентальність клімату), омборежиму (аридність-гумідність клімату). На рисунку 2.3 представлено розподіл видового складу за термо-, кріо-, омбро- та контрастоморфами.

В дослідженій флорі за числом видів переважають субмезо- і субмікротерми (рис. 2.3). Слід відзначити, що саме до групи субмікротермів увійшли кріофіти *Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Paris quadrifolia* L., *Rubus saxatilis* L., які є регіонально рідкісними видами. Найменш чисельнішою виявилась група мезофітів, але саме до неї входить *Thelypteris palustris*, якому притаманна дуже висока частота трапляння у вільшнях дослідженої території (проективне покриття коливалось від (1-2) % до (30-40) %). До групи субкріофітів, що є найчисельнішою в спектрі кріоморф і включає рослини добре пристосовані до перенесення критичних умов зими, входять як субмікротермічні види (*Archangelica officinalis* Hoffm., *Equisetum palustre* L., *Filipendula denudata*, *Geum rivale*, *Padus avium*, *Scirpus sylvaticus*, *Ribes nigrum*, *Sorbus aucuparia*), так й субмезотермічні (*Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Impatiens noli-tangere*, *Lysimachia vulgaris* L., *Ranunculus repens*, *Solanum dulcamara*).

Омборежим і режим континентальності клімату значною мірою обумовлені впливом на атмосферні і кліматотвірні процеси таких чинників як особливості розташування водних площ і суші, радіаційний баланс, кількість опадів, інтенсивність випаровування і транспірації тощо. Особливості розподілу видів за контрастоморфами і омброморфами виявив наступне. Для вільшників характерна певна вологість мікрокліматичних умов, але у флорі досліджених угруповань відсоток видів, що тяжіють до океанічного клімату (океаністи, суб- і геміокеаністи), становить усього 34 %. Це такі види як *Adoxa moschatellina*, *Cardamine amara* L., *Geum rivale*, *Iris pseudacorus*, *Lamium maculatum*, *Peucedanum palustre*, *Sambucus nigra*, *Scrophularia nodosa*, *Symphytum officinale* тощо.

Разом з тим, саме вологість повітря сприяє розвитку представників мезо- і субомброфітів (майже 70 % видового складу). Деякі види, що зафіксовані у флорі

вільшняків (наприклад *Acer tataricum*), починають відіграти набагато важливішу фітоценотичну роль в умовах більш аридного клімату, ніж в досліджених угрупованнях.



	термоморфи	кріоморфи	омброморфи	контрастоморфи
1	субмікротерми	кріофіти	семіаридофіти	океаністи
2	субмезотерми	субкріофіти	мезоаридофіти	субокеаністи
3	мезотерми	гемікріофіти	субаридофіти	геміокеаністи
4		акріофіти	субомброфіти	геміконтинентали
5			мезоомброфіти	субконтинентали

Рисунок 2.3 – Розподіл видового складу досліджених вільшняків за термо-, кріо-, омбро- та контрастоморфами

Таким чином, дослідження дозволило виявити флористичний склад мезо-гігрофільних угруповань фанерофітного типу з домінуванням *Alnus glutinosa* долини р. Мерло (в межах Харківської області), встановити специфіку екологічної

структури флори, провести фітоіндикаційну оцінку екологічних умов місцезростань.

2.2 Флора суходільних луків Зміївсько-Валківсько-Дергачівського району Середньоруської провінції (систематична та еколого-ценотична структура)

На сьогодні стан флори та рослинності суходільних луків Харківщини майже не вивчений. Тривала експлуатація лучних фітоценозів зазвичай призводить до їх швидкої деградації та заміни менш цінними угрупованнями з переважанням малоцінних рудеральних видів. Такі процеси відбуваються у багатьох областях України. Суходільні луки в Харківській області є типовими для Лівобережного лісостепу та все ще збереглися на значних площах. Вивчення флори суходільних луків є актуальною задачею.

На сьогодні флора Харківщини досліджена достатньо повно, проте відомостей про флору і рослинність суходільних луків небагато. Найповнішим зведенням флори Харківщини, за останні 30 років, є роботи Л. М. Горелової [36, 41]. В них наведено 1257 видів судинних рослин, проте окремо флора суходільних луків не виділена.

Дослідження суходільних луків були проведені згідно технічного завдання першого етапу у вегетаційний період 2017 року на території, що згідно геоботанічному районуванню України відноситься до Зміївсько-Валківсько-Дергачівського району Середньоруської провінції [42]. Територія досліджень охоплює Зміївський (м. Зміїв, околиці с. Гайдари, с. Задонецьке, с. Водяне), Харківський (с. Рогань, с. Черкаська Лозова, с. Васищеве, м. Люботин), Валківський (ст. Огульці (с. Шарівка), с. Золочівське) райони Харківської області. Загалом зроблено 46 геоботанічних описань (рис. 2.4).

При дослідженні флори користувались стандартними методами геоботанічних досліджень [43, 44]. Систематичний аналіз флори проведений за А. І. Толмачовим [45]. Гігроморфічний, геліоморфічний та ценоморфічний аналізи проведені за О. Л. Бельгардом [46]. Назви видів наведені відповідно до чек-листа “Vascular plants of Ukraine: a nomenclatural checklist” [47].

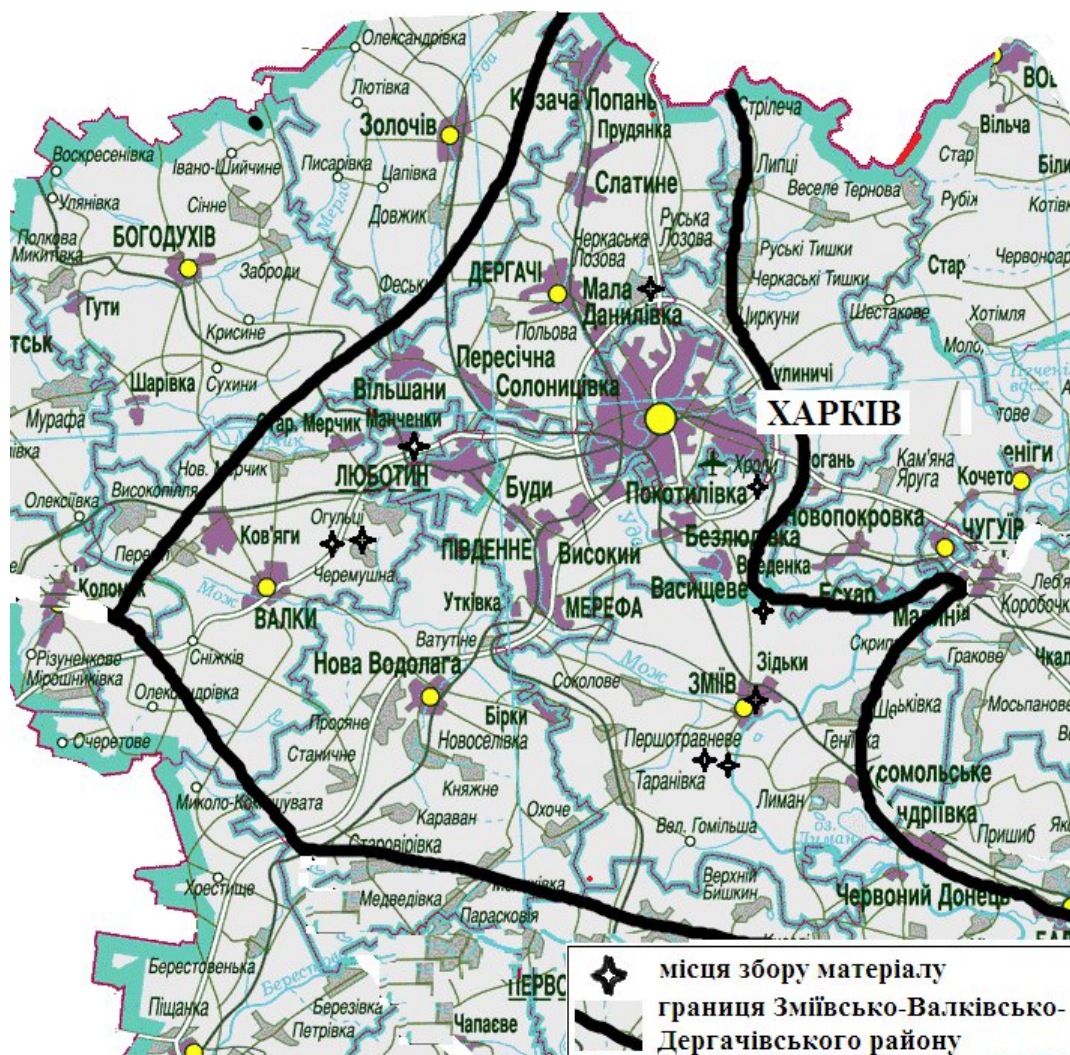


Рисунок 2.4 – Карта-схема території дослідження

За результатами досліджень першого етапу встановлено, що локальна флора суходільних луків дослідженої території досить різноманітна та включає 183 видів вищих судинних рослин, що відносяться до 34 родин. Основні пропорції флори наведені в таблиці 2.4.

У складі флори вищі спорові представлені лише двома видами-рудерантами, що відносяться до відділу *Equisetophyta*. Відділ *Magnoliophyta* нараховує 181, що складає 99 % всієї флори. На *Liliopsida* припадає 14 % видів, а на *Magnoliopsida* припадає – 86 %. Такий розподіл в цілому характерний для флори Лівобережного лісостепу України.

Таблиця 2.4 – Основні пропорції флори суходільних луків

Відділ, клас	Родина	Рід	Вид	Пропорції
<i>Equisetophyta</i>	1	1	2	1:1:2
<i>Magnoliophyta</i>	29	125	181	1:4,3:6,2
<i>Magnoliopsida</i>	25	108	158	1:4,3:6,3
<i>Liliopsida</i>	4	17	25	1:4,3:6,25
Усього	34	126	183	1:3,7:5,4

Провідні 10 родин складають три чверті всього флористичного різноманіття (рис. 2.5). Аналіз систематичної структури флори (табл. 2.5) показав, що у флористичному спектрі перше рангове місце зі значною перевагою займає родина *Asteraceae*. Наступні місця займають родини *Poaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae* та *Scrophulariaceae*, *Rosaceae*. Інші родини представлені меншим числом видів. Такий розподіл родин в цілому відповідає особливостім флори суходільних луків Північно-східного лісостепу України [48-49].

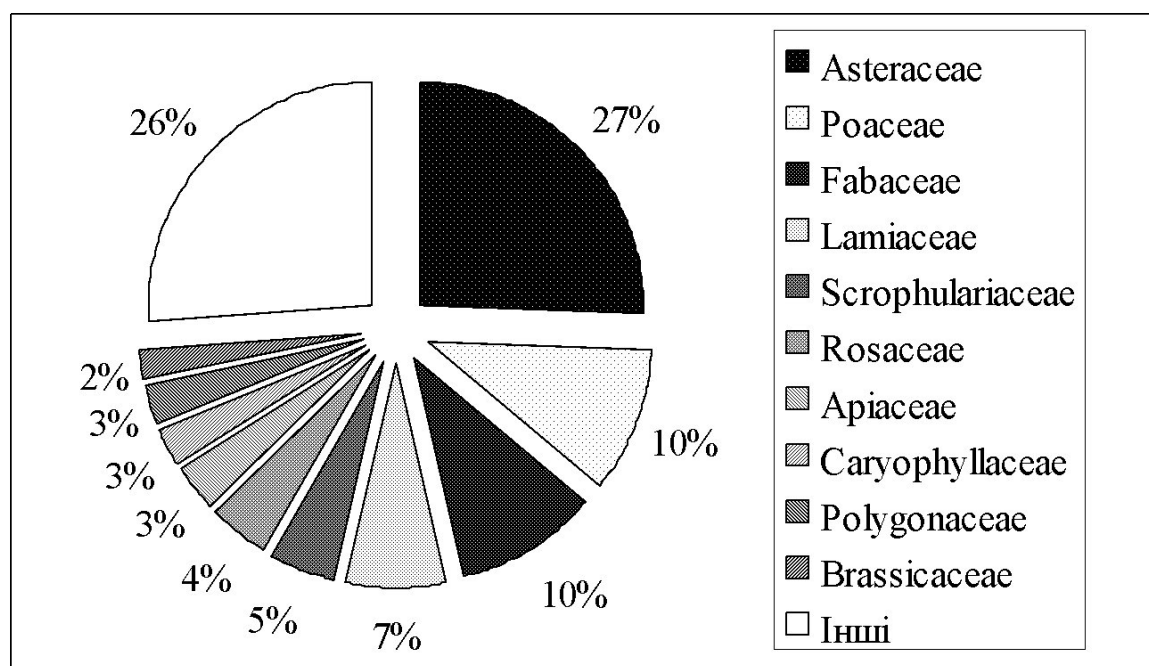


Рисунок 2.5 – Систематична структура флори

Таблиця 2.5 – Таксономічний спектр провідних родин і родів флори

Родина	Видів		Роди	Видів	
	абсолютне	% у флорі		абсолютне	% у флорі
<i>Asteraceae</i>	47	25,7	<i>Trifolium</i>	6	3,3
<i>Poaceae</i>	19	10,4	<i>Salvia</i>	4	2,2
<i>Fabaceae</i>	19	10,4	<i>Artemisia</i>	4	2,2
<i>Lamiaceae</i>	13	7,1	<i>Plantago</i>	4	2,2
<i>Scrophulariaceae</i>	9	4,9	<i>Centaurea</i>	3	1,7
<i>Rosaceae</i>	8	4,4	<i>Potentilla</i>	3	1,7
<i>Apiaceae</i>	6	3,3	<i>Veronica</i>	3	1,7
<i>Caryophyllaceae</i>	5	2,7	<i>Allium</i>	3	1,7
<i>Polygonaceae</i>	5	2,7	<i>Bromus</i>	3	1,7
<i>Brassicaceae</i>	4	2,2	<i>Festuca</i>	3	1,7

Оскільки досліджені суходільні луки, значною мірою, знаходяться у зоні значного впливу Харківської агломерації, або автотранспортних шляхів, було проведене порівняння флористичного складу ділянок з різним ступенем антропогенного впливу. Для цього описи були розділені на дві групи. До першої групи увійшли угруповання, розташовані переважно на міцних лучних ґрунтах, значною мірою трансформовані, або такі, що пройшли ступінь глибокої деградації (придорожні ділянки). Флора цих ділянок включає 131 вид з 28 родини вищих судинних рослин (Табл. 2.6). До другої групи (типові) увійшли ділянки, розташовані на лучних чорноземах, які переважно використовуються для сінокошіння та лише іноді як пасовища. Загальна флора описаних ділянок включає 125 видів з 28 родин вищих судинних рослин.

Порівняння структури флори типових та придорожніх ділянок дозволяє зробити наступні висновки. У складі дослідженої флори усіх ділянок перші рейтингові місця займають родини *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*. При цьому *Asteraceae* характеризується майже вдвічі більшим числом видів проти *Poaceae* та

Fabaceae. Наступними зазвичай стають *Rosaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Apiaceae*. Ці сім провідних родин складають майже 67 % всієї флори першої ділянки.

Таблиця 2.6 – Порівняння провідних родин у флорі типових ділянок суходільних луків та флорі придорожніх угруповань

Типові ділянки			Придорожні угруповання		
Родина	Число видів	Рангове місце	Родина	Число видів	Рангове місце
Asteraceae	31	1	Asteraceae	29	1
Poaceae	14	2	Fabaceae	16	2
Fabaceae	12	3	Poaceae	11	3-4
Rosaceae	8	4-6	Lamiaceae	11	
Lamiaceae	8		Scrophulariaceae	8	5
Scrophulariaceae	8		Rosaceae	5	6
Apiaceae	6	7	Brassicaceae	4	7-9
Caryophyllaceae	4	8-10	Apiaceae	4	
Polygonaceae	4		Plantaginaceae	4	
Rubiaceae	4		Boraginaceae	3	10

Аналізуючи флористичні списки кожної групи описів можна зробити узагальнення, що флористичні особливості кожної з досліджених ділянок обумовлені особливістю розташування та використання, ґрунтовими умовами, характером рельєфу, світловим режимом, особливостями та ступенем антропогенного впливу.

Аналіз гігморфічного спектру показав, що у флорі суходільних луків району дослідження переважають ксеромезофіти – 43 %, та мезоксерофіти – 30 % для першої групи ділянок та відповідно ксеромезофіти – 42 %, мезоксерофіти – 27 % для другої групи (рис. 2.6). Такий розподіл гігморф характерний для луків лісостепової зони і говорить про недостатнє зволоження ділянок, яке відбувається переважно за рахунок атмосферних опадів. Порівняння екологічних спектрів показало, що умови зволоження на досліджених ділянках майже однакові.

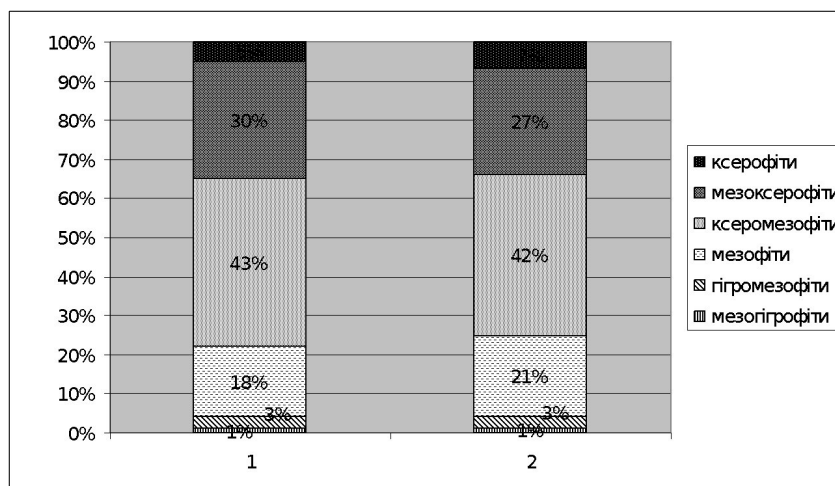


Рисунок 2.6 – Співвідношення екологічних груп за фактором вологості у складі флори типових (1) та придорожніх (2) лучних угруповань

Аналіз геліоморфічного спектру (рис. 2.7) показав, що у флорі району дослідження переважають сциогеліофіти – 49 % та геліофіти – 47 % для першої групи ділянок та сциогеліофіти – 59 %, геліофіти – 39 % для другої. Деякі відміни в геліоморфічних спектрах можуть бути пояснені особливостями розташування досліджених ділянок відносно сторін світу (схили різної експозиції). Також вагомим фактором може бути затінення внаслідок сусідства деревної рослинності. Проте, незважаючи на ці відміни, переважання у спектрі світлолюбних рослин (геліофітів), доводить, що обидві групи ділянок характеризуються як добре освітлені майже впродовж всієї доби.

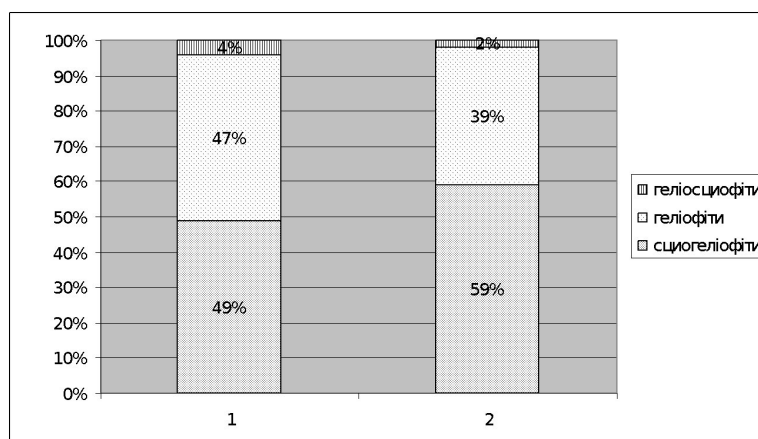


Рисунок 2.7 – Співвідношення екологічних груп за фактором освітлення у складі флори типових (1) та придорожніх (2) лучних угруповань

Ценоморфічний аналіз отриманих даних показав, що у складі флори суходільних луків провідну роль займає група рудеральних видів (рис. 2.8). Значна участь у складі флори цієї групи свідчить, що досліджені остепнені луки знаходяться під значним антропогенним тиском. Значне різноманіття ценоморф можна пояснити особливостями рельєфу та освітлення на різних ділянках.

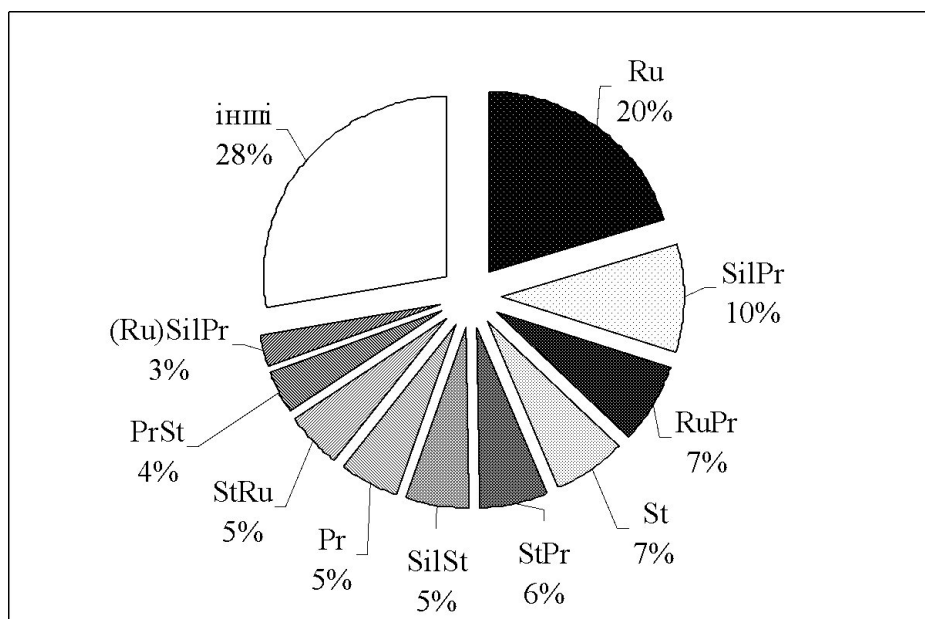


Рисунок 2.8 – Ценоморфічна структура флори

Збільшення групи рудерантів на придорожніх ділянках корелює зі зменшенням участі у складі флори типових лучних видів – пратантів. Виявлено, що у придорожніх лучних угрупованнях зростання числа рудерантів відбувається переважно за рахунок представників родин *Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Brassicaceae*.

Узагальнюючи отримані дані, можна зробити наступні висновки. За результатами проведених у 2017 році досліджень встановлено, що флора суходільних луків Зміївсько-Валківсько-Дергачівського району Середньоруської провінції досить різноманітна та включає 183 види вищих судинних рослин, що відносяться до 34 родин. За основними пропорціями флора досліджених ділянок досить типова для флори суходільних луків Північно-східного лісостепу України, значною мірою трансформованих.

2.3 Ліхенобіота рослинних угруповань крейджаних відслонень

В умовах схилових місцевостей на виходах крейди зустрічаються різні рослинні угруповання, серед яких найбільшу увагу привертають до себе крейджані степи Східноєвропейської рівнини, що за зовнішнім виглядом більше за все походять на гірські степи з рослинними угрупованнями пустельно-степових гірських поясів. Під час вивчення різноманіття лишайників крейджаних відслонень Харківської області було виявлено ряд рідкісних та цікавих видів лишайників [50-56], але, на жаль, повний список ліхенобіоти унікальних рослинних угруповань, що зростають на крейджаних відслоненнях, на сьогодні відсутній.

У зв'язку з цим за період звіту були опрацьовані гербарні колекції лишайників крейджаних відслонень, що зберігаються в гербаріях Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (CWU) та Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного (KW-L). Визначення лишайників проводили за загальноприйнятою методикою [57].

У результаті опрацювання гербарних зразків та аналізу літературних джерел було встановлено, що ліхенобіота рослинних угруповань крейджаних відслонень нараховує 96 видів лишайників, що належать до 59 родів, 25 родин та 12 порядків (табл. 2.7) та 2 види ліхенофільних грибів, а також складено анотований список цих видів.

Оснoву ліхенобіоти дослідженої території складають представники порядку *Lecanorales*, що нараховує 56 види (58,3 % від загальної кількості видів) та представлений 30 родами з 12 родин (рис. 2.9). Порядок *Teloschistales* містить 15 видів (або 15 %) з 10 родів та однієї одноіменної родини. На третьому місці за кількістю видів (8) стоїть порядок *Verrucariales*, представлений 5 родами та 2 родинами. Порядки *Peltigerales* та *Pertusariales* містили по 4 та 3 види відповідно. Інші таксоні цього рангу були представлені незначною кількістю видів.

Таблиця 2.7 – Родинна, родова та видова насиченість порядків ліхенобіоти крейдяних відслонень

Порядок	Кількість		
	родин	родів	видів
<i>Lecanorales</i>	12	30	56
<i>Teloshistales</i>	1	10	15
<i>Verrucariales</i>	2	5	8
<i>Peltigerales</i>	2	4	4
<i>Pertusariales</i>	1	2	3
<i>Acarosporales</i>	1	2	2
<i>Agyriales</i>	1	1	2
<i>Caliciales</i>	1	1	2
<i>Hymeniales</i>	1	1	1
<i>Arthoniales</i>	1	1	1
<i>Ostropales</i>	1	1	1
<i>Trapeliales</i>	1	1	1
<i>Всього</i>	25	59	96

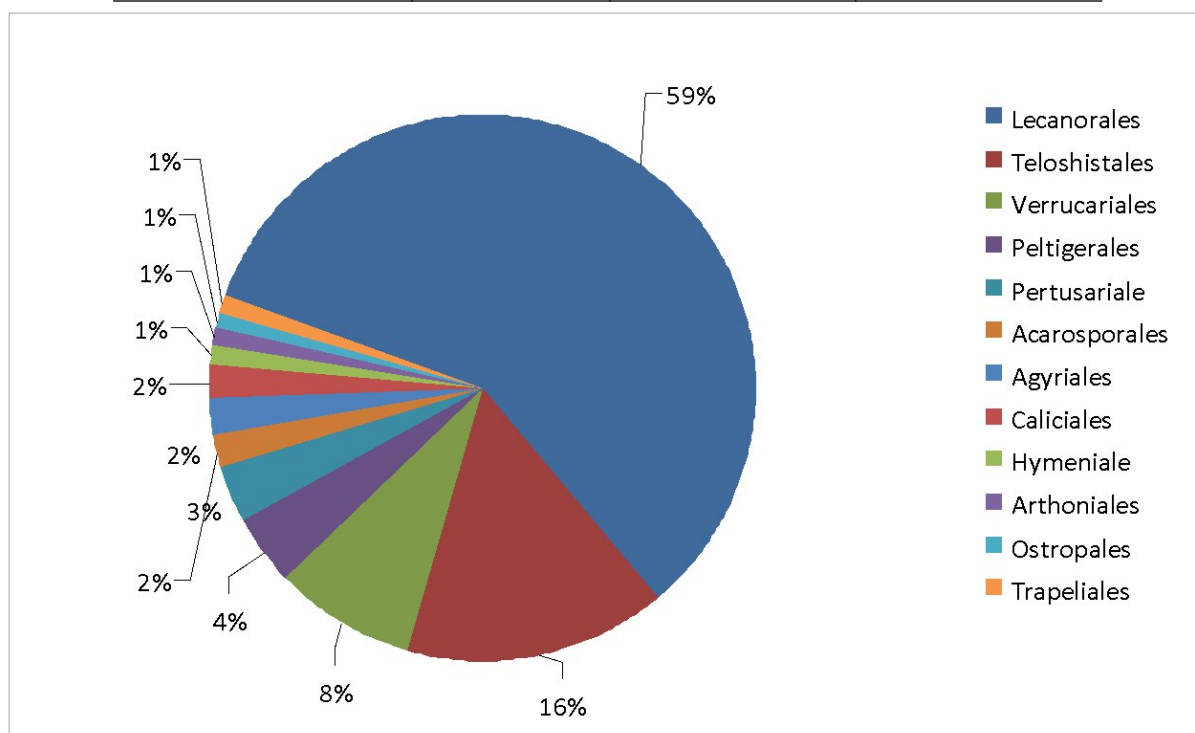


Рисунок 2.9 – Відносний внесок порядків до складу ліхенобіоти

До складу провідних увійшли 10 родин (табл. 2.8, рис. 2.10). Серед них найбільше видове різноманіття спостерігається у родині *Teloschistaceae*, що містить 15 видів (або 15,6 %) та представлена родами *Athallia*, *Calogaya*, *Caloplaca*, *Blastenia*, *Flavoplaca*, *Massujkiella*, *Scythioria*, *Variospora*, *Xanthocarpia* та *Xanthoria*. Родини *Physciaceae* та *Lecanoraceae* посідають друге та третє рангові місця за

кількістю видів, оскільки нараховують по 12 видів та включають по 5 родів. Родина *Parmeliaceae* за кількістю видів (11) поступилася попереднім родинам, але за кількістю родів (7) займає друге рангове місце. Слід відмітити високу частку у ліхенобіоті родини *Verrucariaceae*, що характеризується значною родовою різноманітністю, оскільки включає 5 родів, з яких найбільш численний рід *Verrucaria* містить 4 види, а роди *Catapyrenium*, *Endocarpon*, *Involucropyrenium*, *Goidanichia* – по одному.

Таблиця 2.8 – Таксономічний спектр провідних родин

Родина	Кількість видів		Рангове місце	Кількість родів		Рангове місце
	абс.	% від загальної кількості видів		абс.	% від загальної кількості родів	
<i>Teloschistaceae</i>	15	15,6	1	10	16,9	1
<i>Physciaceae</i>	12	12,5	2-3	5	8,5	3-5
<i>Lecanoraceae</i>	12	12,5	2-3	5	8,5	3-5
<i>Parmeliaceae</i>	11	11,5	4	7	11,9	2
<i>Verrucariaceae</i>	8	8,3	5	5	8,5	3-5
<i>Ramalinaceae</i>	5	5,2	6	3	5,1	6-7
<i>Cladoniaceae</i>	4	4,2	7	1	1,7	9-10
<i>Collemaaceae</i>	3	3,1	8-10	3	5,1	6-7
<i>Candelariaceae</i>	3	3,1	8-10	1	1,7	9-10
<i>Megasporaceae</i>	3	3,1	8-10	2	3,4	8

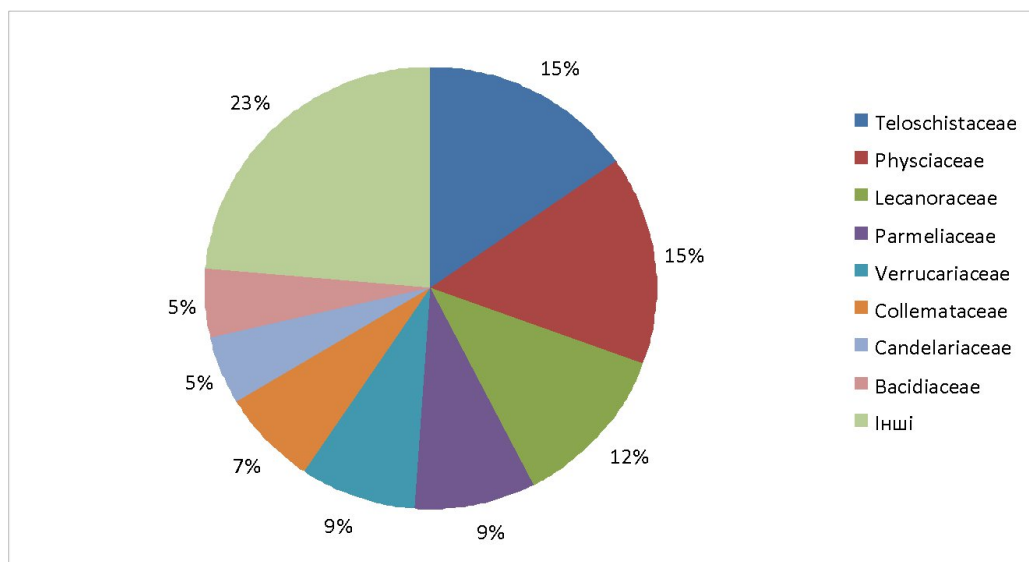


Рисунок 2.10 – Відносний внесок родин до складу ліхенобіоти

За кількістю родів до складу провідних родин увійшла родина *Parmeliaceae* з родами *Evernia*, *Hypogymnia*, *Melanelixia*, *Pleurosticta*, *Parmelia*, але всі вони налічують лише по одному виду. До складу родини *Verrucariaceae* (5 видів, або 8,5 %) віднесено три роди – *Verrucaria*, *Endocarpon* та *Catapyrenium*. Нечисленні як за кількістю родів (2-1), так і за кількістю видів (4-3) родини *Collemataceae*, *Bacidiaceae* та *Candelariaceae*. Кількістю менше 4 % загальної кількості видів ліхенобіоти представлені наступні родини: *Acarosporaceae*, *Catillariaceae*, *Cladoniaceae*, *Hymeneliaceae*, *Lecideaceae*, *Micareaceae*, *Porpidiaceae*, *Protothelenellaceae*, *Psoraceae*.

У складі ліхенобіоти досліджуваного регіону виявлено 59 родів. Найбільшу кількість видів нараховує рід *Lecanora* (5 видів, або 8,5 % загальної кількості видів), незначно поступаються йому *Physcia*, *Caloplaca*, *Verrucaria*, *Cladonia*, *Myriolecis* (по 4 види, або по 6,8 %), а також *Candelariella*, *Lecania*, *Rinodina* (по 3 види, або по 6,8 %). Більша кількість родів (50) була представлена лише двома або одним видом (рис. 2.11).

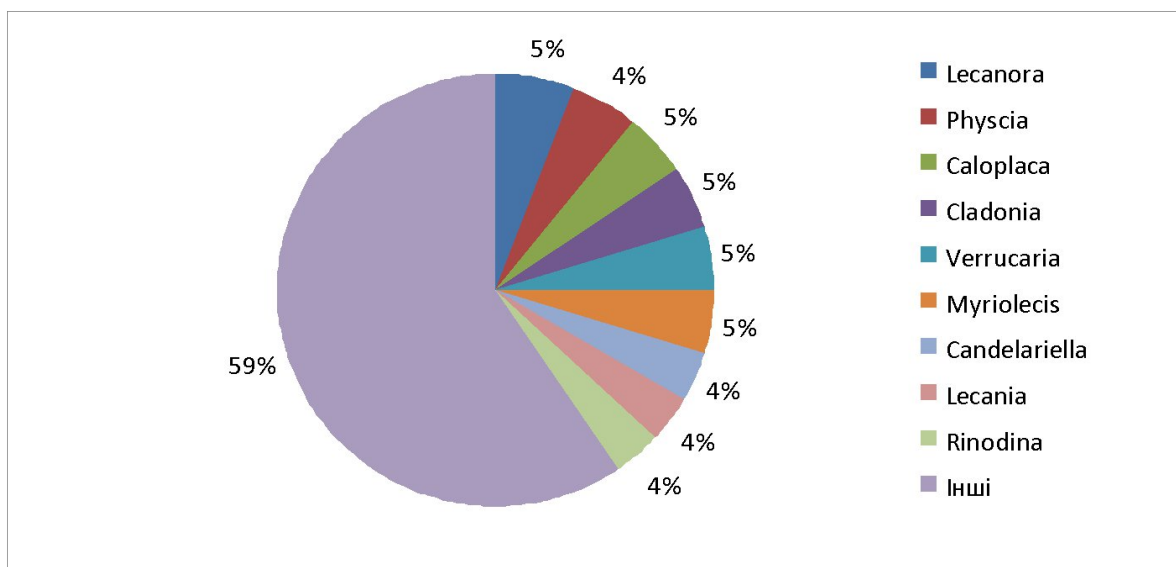


Рисунок 2.11 – Відносний внесок родів до складу ліхенобіоти

Наявність певного субстрату та кліматичних умов регіону є основними факторами, що визначають характер поширення та видове різноманіття лишайників. На сьогодні найбільш трансформованими є степові ділянки, на яких створені агроценози. Поширені на степових схилах природні відслонення частково використовуються для видобування крейди. Під час дослідження ліхенобіоти крейдарних відслонень особлива увага приділялась субстратам різного походження. Субстрати, на яких зростали лишайники, були розподілені на три основні типи: ґрунти, субстрати рослинного та літогенного походження. До субстратів рослинного походження були віднесені кора форофітів, деревина, здерев'янілі стебла багаторічних чагарників (*Artemisia*, *Thymus* та ін.), рослинні рештки та мохи; літогенного походження – вапняки, мергелі, крейдарний щебені, белемніти; штучний субстрат.

На ґрунті крейдарного степу було виявлено 15 видів лишайників (рис. 2.12). Серед епігейних лишайників звичайними були представники родів *Blennothallia*, *Catapyrenium*, *Cladonia*, *Enchylium*, *Endocarpon*, *Megaspora*, *Toninia*. На крейдарних схилах види *Endocarpon pusillum*, *Catapyrenium squamulosum* та *Peltigera rufescens* були приурочені до ділянок з добре сформованим ґрунтовим покривом, розташованим на вершинах крейдарних схилів вздовж нижньої межі рослинних угруповань з домінуванням дернинних злаків, загальне проективне покриття яких

не перевищувало 50 %. В рослинних угрупованнях з переважанням *Thymus calcareus*, де ґрунтовий покрив знаходиться на стадії формування, досить звичайними були *Toninia sedifolia*, *Enchylium tenax*, *Cladonia rangiformis*, *Blennothallia crispa*.

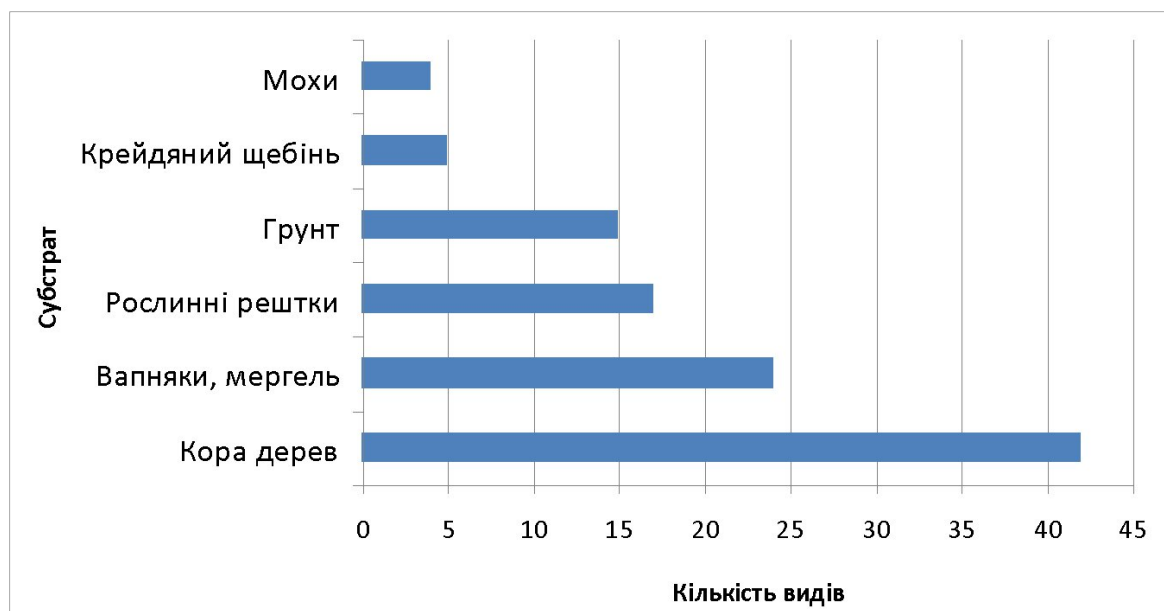


Рисунок 2.12 – Розподіл кількості видів лишайників за різними субстратами

Найбільш цікавими в ліхенологічному відношенні були карбонатні ґрунти, на яких було виявлено цілу низку рідкісних та цікавих видів. Серед них *Agrestia zerovii* та *Involucropyrenium breussii* були описані як нові для науки види [54-55]. Вид *Megaspora rimisorediata* саме з крейдяних відслонень східної України вперше наводиться для Європи [56]. Вид *Scytinium schraderi*, що занесений до Червоної книги України, та рідкісні види – *Bacidia bagliettoana*, *Rinodina terrestris*, *Thrombium epigaeum* – на території Харківської області зустрічаються виключно на крейдяних відслоненнях [52].

На субстратах літогенного походження виявлено 32 види лишайників. Найбільш цікавим і специфічним виявився видовий склад лишайників на вапняках. Саме на даному субстраті зустрічалися рідкісні для рівнинної частини України види – *Xanthoria mediterranea*, *Catillaria lenticularis*, *Flavoplaca limonia*, *Goidanichia ambrosiana*, *Variospora flavescens*, *Squamarina cartilaginea*, *Arthonia calcarea*,

Rinodina bischoffii, *Verrucaria cretophila*, а також *Diplotomma alboatrum*, *D. venustum*, *Circinaria contorta* [51-53]. Для крейдового щебеню і белемнитів найбільш характерним був вид *Sarcogyne regularis*, а для виходів чистої крейди – *Verrucaria nigrescens*, *V. cretophila*, *Calogaya decipiens*.

На гілочках і здерев'янілих стовбурах напівчагарничків (*Thymus calcareus*, *Artemisia hololeuca*, *Hyssopus cretaceus*), що ростуть на крейджаних відслоненнях, та рослинних рештках було виявлено 22 види лишайників. Ці субстрати за видовим складом лишайників схожі з корою форофітов широколистяних порід дерев, що зростають у байрачних лісах. Так, спільними для них були *Amandinea punctata*, *Lecania fuscella*, *Lecanora hagenii*, *Massujkiella polycarpa*, *Rinodina pyrina*, *Xanthoria parietina*, *Physcia tenella*. Види *Athallia skii*, *Caloplaca scythica*, *C. sterilis*, *C. raesaenenii* та *Scythioria phlogina* на території дослідження були приурочені тільки до кори напівчагарничків та їх рослинних решток.

Деякі види були здатні колонізувати різні види субстратів, що знаходились в однакових екологічних умовах. Так, *Megaspora verrucosa* була відмічена на карбонатному ґрунті та рослинних рештках напівчагарничків на відкритих, добре освітлених ділянках крейджаних відслонень з незначним проективним покриттям вищих рослин, а *Bacidia bagliettoana*, *Bilimbia sabuletorum*, *Placynthiella icmalea*, *P. dasaea* колонізували мохи та рослинні рештки напівчагарничків, що зустрічались поміж ними.

Таким чином, за результатами проведених досліджень встановлено, що ліхенобіота рослинних угруповань крейджаних відслонень досить різноманітна та нараховує 96 видів лишайників і 2 види ліхенофільних грибів. Більшість виявлених рідкісних видів лишайників були приурочені до вапняків, кабонатних ґрунтів та здерев'янілих стовбурів напівчагарничків (*Thymus calcareus*, *Artemisia hololeuca*, *Hyssopus cretaceus*), що ростуть виключно на крейджаних відслоненнях.

Анотований список лишайників та ліхенофільних грибів рослинних угруповань крейджаних відслонень Харківської області включає наступні види, що зустрічаються на таких субстратах:

- 1) *Acarospora moenium* (Vain.) Räsänen – на монолітних виходах крейди [51];
- 2) *Agrestia zerovii* S.Y. Kondr., A.B. Gromakova & Khodos. – на ґрунті [54];
- 3) *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins & Scheid. – на корі *Populus*, *Pyrus*, *Robinia*, *Salix* [51];
- 4) *Arthonia calcarea* (Turner ex Sm.) Ertz & Diederich – на вапняках [51-52];
- 5) *Athelia arachnoidea* (Belk.) Jülich – на *Phaeophyscia orbicularis* на корі *Salix*;
- 6) *Athallia pyracea* (Ach.) Arup, Frödén & Söchting – на рослинних рештках та корі *Populus* [51];
- 7) *Athallia skii* (Khodos., Vondrák & Šoun) Arup, Frödén & Söchting – на рослинних рештках, на *Thymus calcareus* та *Artemisia salsoidea* [52];
- 8) *Bacidia bagliettoana* (A. Massal. & De Not.) Jatta – на ґрунті, мохах, рослинних рештках [52];
- 9) *Bilimbia sabuletorum* (Schreb.) Arnold – на мохах та рослинних рештках;
- 10) *Blastenia ferruginea* (Huds.) A. Massal. – на вапняках;
- 11) *Blennothallia crispa* (Weber ex F.H. Wigg.) Otálora, P.M. Jørg. & Wedin – на ґрунті [51];
- 12) *Bryobilimbia hypnorum* (Lib.) Fryday, Printzen & S. Ekman – на мохах;
- 13) *Calogaya decipiens* (Arnold) Arup, Frödén & Söchting – на монолітних виходах крейди [51];
- 14) *Caloplaca raesaenensis* Bredkina – на рослинних рештках [51-52];
- 15) *Caloplaca scythica* Khodos. & Söchting – на рослинних рештках та корі чагарників [51];
- 16) *Caloplaca sterilis* Šoun, Khodos. & Vondrák – на рослинних рештках та корі чагарників [53];
- 17) *Caloplaca teicholyta* (Ach.) J. Steiner – на вапняках;

- 18) *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. – на вапняках [51];
- 19) *Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg. – на вапняках та рослинних рештках [51];
- 20) *Candelariella xanthostigma* (Pers. ex Ach.) Lettau – на корі *Quercus* [51];
- 21) *Catapyrenium squamulosum* (Ach.) Breuss – на ґрунті [51, 55-56];
- 22) *Catillaria lenticularis* (Ach.) Th. Fr. – на вапняках [52];
- 23) *Circinaria contorta* (Hoffm.) A. Nordin, Savić & Tibel – на вапняках [51];
- 24) *Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng. – на деревині [51];
- 25) *Cladonia fimbriata* (L.) Fr. – біля основи стовбура *Quercus* [51];
- 26) *Cladonia rangiformis* Hoffm. – на ґрунті;
- 27) *Cladonia squamosa* (Scop.) Hoffm. – на ґрунті [51];
- 28) *Diplotomma alboatrum* (Hoffm.) Flot – на вапняках [51];
- 29) *Diplotomma venustum* Körb. – на вапняках [51];
- 30) *Didymellopsis pulposi* (Zopf) Grube & Hafellner – на слані *Enchylium tenax* [58];
- 31) *Enchylium tenax* (Sw.) Gray – на ґрунті [51, 55-56];
- 32) *Endocarpon pusillum* Hedw – на крейдяному ґрунті [50, 55-56];
- 33) *Evernia prunastri* (L.) Ach. – на корі *Quercus*, *Populus*, *Pyrus* [51];
- 34) *Flavoplaca limonia* (Nimis & Poelt) Arup, Frödén & Söchting – на вапняках [51];
- 35) *Goidanichia ambrosiana* (A. Massal.) Tomas. & Cif. – на вапняках;
- 36) *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. – на корі *Quercus*, *Populus*, *Pyrus* [51];
- 37) *H. tubulosa* (Schaer.) Hav. – на корі *Quercus*;
- 38) *Hypocenomyce scalaris* (Ach. ex Lilj.) Choisy – на корі *Quercus* [51];
- 39) *Involucropyrenium breussii* A. B. Gromakova et S. Y. Kondr. на крейдяному ґрунті [55];
- 40) *Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr. – на корі *Salix*, *Populus*;

- 41) *Lecania fuscella* (Schaer.) A. Massal. – на корі чагарників та рослинних рештках – на вапняках [50-51];
- 42) *Lecania naegelii* (Hepp) Diederich & van den Boom – на корі *Quercus*;
- 43) *Lecanora albella* (Pers.) Ach. – на корі *Salix*;
- 44) *Lecanora allophana* (Ach.) Nyl. – на корі *Populus*;
- 45) *Lecanora carpineae* (L.) Vain. – на корі дерев та чагарників [51];
- 46) *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb. – на корі *Robinia*;
- 47) *Lecanora saligna* (Schrader.) Zahlbr. – на корі дерев *Quercus*, *Populus*, *Pyrus* [51];
- 48) *Lecidella elaeochroma* (Ach.) M. Choisy – на корі дерев *Populus* [51];
- 49) *Massujkiella polycarpa* (Hoffm.) S.Y. Kondr., Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.S. Hur & A. – на корі *Quercus*, *Populus*, *Pyrus*, *Robinia*, *Salix* та чагарників [51];
- 50) *Megaspora rimisorediata* Valadb. & A. Nordin – на корі *Artemisia salsoloides* Willd. [56];
- 51) *Megaspora verrucosa* (Ach.) Arcadia et A. Nordin – на карбонатному ґрунті, рослинних рештках та корі чагарників [52, 55-56];
- 52) *Melanelixia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch – на корі *Quercus*, *Tilia* [51];
- 53) *Melanelixia glabrata* (Lamy) Sandler & Arup – на корі *Quercus*;
- 54) *Melanohalea exasperata* (De Not.) O. Blanco, A. Crespo, Divakas, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch – на корі *Quercus* [51];
- 55) *Melanohalea exasperatula* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch – на корі *Prunus* [51];
- 56) *Micarea denigrata* (Fr.) Hedl. – на корі дерев [51];
- 57) *Micarea prasina* Fr. – на корі *Salix*;
- 58) *Mycobilimbia hypnorum* (Libert) Kalb & Hafellner – на корі *Populus*;
- 59) *Myriolecis crenulata* (Ach.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch (*Lecanora crenulata* Hook.) – на вапняках [50-51];
- 60) *Myriolecis dispersa* (Pers.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch – на вапняках;

- 61) *Myriolecis hagenii* (Ach.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch – на корі *Salix* [51];
- 62) *Myriolecis sambuci* (Pers.) Clem. – на корі дерев *Populus*;
- 63) *Parmelia sulcata* Taylor – на корі *Quercus*, *Populus*, *Pyrus*, *Robinia*, *Salix* [51];
- 64) *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale – на корі *Quercus* [51];
- 65) *Parmelina quercina* (Willd.) Hale – на корі *Quercus*;
- 66) *Peltigera rufescens* (Weiss) Humb. – на ґрунті [51];
- 67) *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg – на корі *Populus*, *Pyrus*, *Salix* [51];
- 68) *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg – на корі *Populus*, *Pyrus*, *Robinia*, *Salix* та чагарників [51];
- 69) *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier – на корі чагарників та *Populus*, *Pyrus*, *Robinia*, *Salix*, *Pinus* [51];
- 70) *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. – на корі *Pyrus*;
- 71) *Physcia stellaris* (L.) Nyl. – на корі *Populus*, *Pyrus*, *Salix*, *Robinia* [51];
- 72) *Physcia tenella* (Scop.) DC. – на корі *Populus*, *Pyrus*, *Salix*, *Robinia* [51];
- 73) *Physconia detera* (Nyl.) Poelt – на корі *Populus* [51];
- 74) *Physconia enteroxantha* (Nyl.) Poelt – на корі *Quercus*, *Populus*, *Pyrus*, *Salix* [51];
- 75) *Placynthiella dasaea* (Stirt.) Tønsberg – на рослинних рештках чагарничків;
- 76) *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins & P. James – на рослинних рештках та корі чагарничків;
- 77) *Pleurosticta acetabulum* (Neck.) Elix & Lumbsch – на корі *Populus*, *Salix* [51];
- 78) *Protoblastenia rupestris* (Scop.) J. Steiner – на вапняковому щибені [52];
- 79) *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy – на вапняках [51];
- 80) *Rinodina bischoffii* (Hepp) A. Massal. – на вапняках [51];

- 81) *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold – на корі *Quercus*, *Populus*, *Pyrus*, *Salix* [51];
- 82) *Rinodina terrestris* Tomin – на карбонатному ґрунті, рослинних рештках, мохах [52];
- 83) *Sarcogyne regularis* Körb. – на крейдяному щебені та белемнітах [51];
- 84) *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda – на корі *Quercus* [51];
- 85) *Scythioria phlogina* (Ach.) S.Y. Kondr., Kärnefelt, Elix, Thell & Hur – на *Thymus calcareus* Klokov & Des.-Shost. та рослинних рештках чагарничків [52];
- 86) *Scytinium schraderi* (Ach.) Otálora, P.M. Jørg. & Wedin – на крейдяному ґрунті [51-52, 55-56];
- 87) *Squamarina cartilaginea* (With.) P. James – на вапняках [52];
- 88) *Thrombium epigaeum* (Pers.) Wallr. – на вапняковому ґрунті [52];
- 89) *Toninia sedifolia* (Scop.) Timdal – на ґрунті [51];
- 90) *Trapeliopsis flexuosa* (Fr.) Coppins & P. James – на корі *Quercus* [51];
- 91) *Variospora flavescens* (Huds.) Arup, Frödén & Söchting – на вапняках [51-52];
- 92) *Verrucaria cretophila* Охнер – на монолітних виходах крейди, на белемнітах [51-52];
- 93) *V. muralis* Ach. – на вапняках та крейдяному щебені [51];
- 94) *V. murina* Leight. – на вапняках;
- 95) *V. nigrescens* Pers. – на вапняках, крейдяних скелях та щебені [51];
- 96) *Xanthoria parietina* (L.) Beltr. – на корі чагарників та дерев *Populus*, *Pyrus*, *Salix*, *Robinia* [51];
- 97) *Xanthoria mediterranea* Giralt, Nimis & Poelt – на вапняках [52];
- 98) *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Söchting – на вапняках.

2.4 Біоекологічні дослідження залізничних шляхів м. Харкова

Флора залізничних шляхів є одним із типів локальних антропогенно трансформованих екотопів зі специфічним рослинним покривом. В термін звіту було проведено аналіз даних щодо флори залізниць міста Харків.

Місто знаходиться на перетині міжнародних шляхів "північ-південь" , "захід-схід", тому основним напрямком роботи транспортування є транзитні перевезення, що обумовлено його транспортно-географічним положенням. У структурі залізничного транспорту переважають вантажні перевезення, товарообмін яких протягом останніх п'яти років збільшився в 1,5 рази. Залізниці є одним із центрів первинної концентрації видів адвентивних рослин та ефективним шляхом їх міграції на прилеглі території [59-62]. Разом із вантажем на територію міста потрапляють види адвентивних рослин, передусім "зернові іммігранти") "grain immigrants"), тому актуальним є моніторингові дослідження в місцях розвантаження та вздовж залізничних колій.

Харків – один з крупних транспортних вузлів України, що з'єднує західні, центральні та східні райони країни з іншими країнами. Залізнична мережа має чітко виражену радіальну конфігурацію з центром у м. Харкові (рис. 4.13), від якого за вісьмома напрямками: на Москву, Київ, Сімферополь, Маріуполь, Суми, Брянськ, Дніпропетровськ, Луганськ – відходять залізничні магістралі, що з'єднують область з Донбасом, Наддніпрянщиною, Кримом, а також з центром європейської частини Росії, Північним Кавказом, Прибалтикою, Білоруссю, іншими країнами і регіонами. Довжина залізниць – 154 км, що складає 10,1 % і 4,1 % від загальної довжини залізниць у Харківській області та Україні [63]. Залізничні шляхи зосереджені у південно-східній частині міста і представлені: залізничними насипами, зонами відчуження і захисними лісосмугами.

Мета і завдання першого етапу полягали у встановленні видового складу флори залізниць, проведенні його структурного та фракційного аналізів, з'ясуванні біоекологічних особливостей флори залізниць м. Харкова. Об'єктом дослідження була флора залізниць м. Харкова. У ході роботи вивчалися ділянки як уздовж залізничного полотна, так і на відстані до 3 м від залізничних шляхів, міжрейковий

простір, а також зони відчуження, утворені у місцях перетину залізничних шляхів (рис. 2.13).

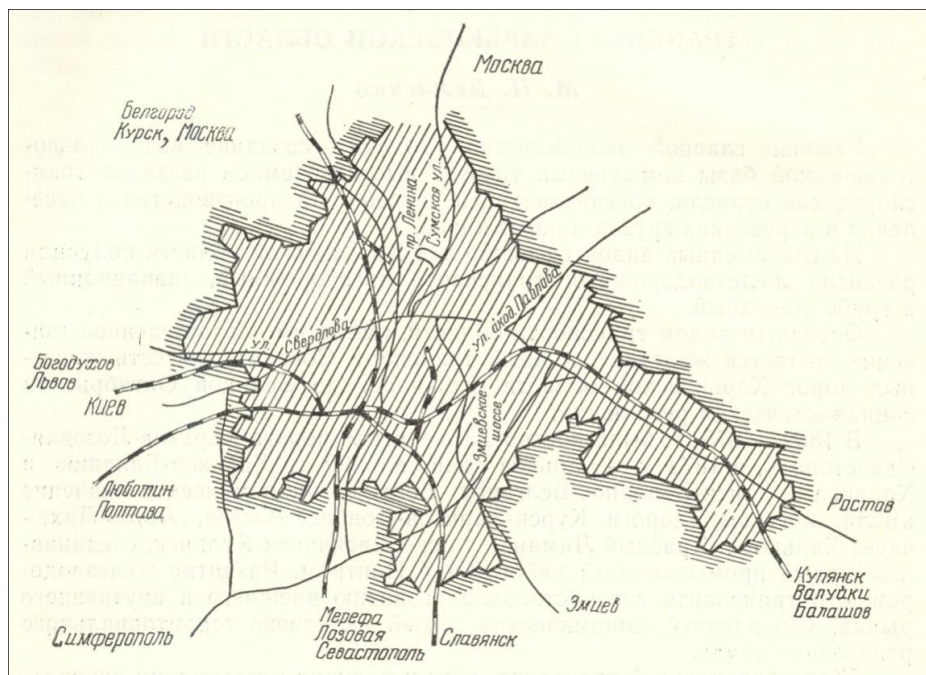


Рисунок 2.13 – Схема залізничної мережі м. Харкова

Дослідження проводилися маршрутним способом і виконані з урахуванням основних методологічних підходів до вивчення антропогенно трансформованих флор [64]. Використані загальноприйняті методи та методики аналізу флори: систематичний [45], біоекологічний [17], географічний та ценоморфічний [46].

В роботі використано оригінальні матеріали польових досліджень, а також дані Гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України (KW), Харківського національного університету ім. В.Н.Каразіна (CWU).

Назви видів рослин наводяться за S.L.Mosyakin, M.M.Fedoronchuk [47].

Флора залізниць різних регіонів України, як один із типів антропогенно перетворених екотопів із специфічним рослинним покривом, здавна привертала увагу ботаніків [60-61, 65-66].

Під час дослідження флори залізниць м. Харкова встановлено її видовий склад, що представлений 269 видами судинних рослин, які належать до 166 родів та 50 родин [67].

Характерною рисою спектру провідних родин флори залізниць м. Харкова, порівняно з місцевою, є переважання родин, типових для флор Давнього Середземномор'я, зокрема аридних територій; підвищене місце родини *Brassicaceae* та *Chenopodiaceae*, а також входження до спектру родини *Onagraceae* (табл. 2.9).

У спектрі провідних родин адвентивної фракції флори залізниць м. Харкова (табл. 2.9), порівняно з аналогічним спектром провідних родин досліджуваної флори в цілому, спостерігаються наступні зміни: 1) підвищується ранг родини *Chenopodiaceae* (з 5 на 4 місце) та *Boraginaceae* (з 10 на 7), що відбувається за рахунок збагачення видами адвентивних, переважно рудеральних, рослин цих родин; 2) до спектру входять родини *Amaranthaceae* (4,3 %), *Malvaceae* (3,6 %), *Solanaceae* (2,9 %), *Fumariaceae* (2,2 %), *Onagraceae* (2,2 %), які відсутні у загальному спектрі провідних родин досліджуваної флори.

Таблиця 2.9 – Спектр провідних родин флори залізниць міста Харкова

Родина	Флора			Адвентивна фракція		
	Рангове місце	Кількість видів	% у складі флори	Рангове місце	Кількість видів	% у складі фракції флори
Asteraceae	1	52	19,4	1	29	20,9
Brassicaceae	2	30	11,2	2	24	17,3
Poaceae	3	25	9,3	3	16	11,5
Fabaceae	4	23	8,6	5	6	4,3
Chenopodiaceae	5	16	6,0	4	11	7,9
Lamiaceae	6	11	4,1	7	4	2,9
Apiaceae	7	10	3,7	9	4	2,9
Polygonaceae	8	9	3,4	8	3	2,2
Onagraceae	9	7	2,6	9	3	2,2
Boraginaceae	10	6	2,2	7	4	2,9
Amaranthaceae	-	-	-	5	6	4,3
Malvaceae	-	-	-	6	5	3,6
Solanaceae	-	-	-	7	4	2,9
Fumariaceae	-	-	-	8	3	2,2
Всього		189	70,5		122	88

У родовому спектрі флори залізниць м. Харкова перше місце за кількістю видів належить роду *Chenopodium* L. (7 видів), друге місце ділять роди *Amaranthus* L. та *Trifolium* L. (по 6), третє – роди *Atriplex* L., *Artemisia* L., *Medicago* L. (по 5). Такі роди, як *Helianthus* L., *Brassica* L., *Lepidium* L. та *Vicia* L. займають четверту позицію та нараховують по 4 види. На п'ятому місці розміщуються одинадцять родів, які нараховують по 3 види відповідно. Найбільше родів (128) представлено одним видом. Такий розподіл родів відображає видову специфічність досліджуваної території, що характерно для екстремальних умов існування.

Аналіз родового спектру адвентивної фракції флори показав домінування наступних родів: *Amaranthus* (6 видів), *Chenopodium* (4), *Atriplex* (4), *Brassica* (4). Такі роди, як *Fumaria* L., *Lepidium*, *Sinapis* L., *Oenothera* L., *Helianthus*, *Artemisia*, *Xanthium* L., *Setaria* Beauv. мають по 3 види, інші – малочисельні і представлені по 2. Таким чином, залізниця є місцем концентрації переважно рудеральних рослин.

Екологічний аналіз флори залізниць загалом та її адвентивної фракції (за Д.Н.Цигановим, Я.П.Дідухом) проведено за основними показниками – по відношенню до мінералізації ґрунту, по відношенню до водного режиму та до кислотного режиму ґрунтів (тільки для видів адвентивних рослин).

За відношенням до мінерального живлення домінують семієвтрофи (36,2 %; 40,9 %) – види досить багатих ґрунтів (наприклад *Amaranthus deflexus* L., *Atriplex hortensis* L., *Brassica nigra* (L.) Koch. та ін.). Друге місце займають мезотрофи (30,2 %; 24,8 %), що пов'язано з високою поглинаючою здатністю субстрату залізниць. Види цих груп приурочені до галечникового субстрату біля залізничних шляхів: *Bidens frondosa* L., *Grindelia squarrosa* (Pursh.) Dun., *Fumaria parviflora* Lam., *Oenothera villosa* Thunb. та ін. Третє місце посідають види, які приурочені до слабо засолених ґрунтів – субглікотрофи (16,0 %; 15,3 %). Далі розташовуються евтрофи (13,8 %; 10,9 %), які зростають у придорожній смузі на багатих ґрунтах: *Datura stramonium* L., *Melilotus albus* Medik., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Hyssopus officinalis* L. та ін. Значно менше видів припадає на субгалофіти (1,9 %; 1,4 %), види середньозасолених ґрунтів (наприклад *Atriplex tatarica* L., *A. micrantha* С.А. Мей.) (табл. 2.10).

Аналіз гідроморф показав наявність у складі загальної флори та її адвентивної фракції усіх екологічних груп, окрім гідрофітів. Найбільше число видів входить до групи з сухо-лісо-лучним зволоженням (82,0 %; 89,0 %), друге місце займають види групи з посушливим лучно-степовим зволоженням (11,2 %), які приурочені до лучно-степових екотопів, розташованих поруч із залізничним насипом. Третє та четверте місця посідають види вогко-лісо-лучного (1,2 %) та волого-лісо-лучного (1,1 %) зволоження. У зоні міжрейкового простору створюються ксерофільні умови для зростання *Gypsophyla paniculata* L. та *Eryngium planum* L. Найменше число видів припадає на гігрофільну групу (0,7 %), які зосереджені в каналах водовідведення та ін.: *Lythrum salicaria* L., *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre., *Rorippa austriaca* (Crantz.) Bess. та ін.

Таблиця 2.10 – Екологічна структура флори залізниць м. Харкова

Трофоморфа			Гідроморфа			Ацидоморфа		
Екологічна група	Число видів	% від загал. числа видів	Екологічна група	Число видів	% від загал. числа видів	Екологічна група	Число видів	% від загал. числа видів
Семієвтрофи	97	36,2	Мезофіти	220	82,0	Субацидофіли	117	43,6
Мезотрофи	81	30,2	Мезоксерофіти	30	11,2	Нейтрофіли	109	40,7
Субглікотрофи	43	16,0	Семігігрофіти	11	1,2	Субалкаліфіли	7	2,6
Евтрофи	37	13,8	Пермезофіти	3	1,1	Ацидофіли	6	2,2
Субгалотрофи	5	1,9	Ксерофіти	2	0,7	Базофіли	3	1,1
			Субгігрофіти	2	0,7	Гіперацидофіли	1	0,4
						Перацидофіли	1	0,4

За відношенням до кислотності ґрунту виявлено домінування групи видів, приурочених до слабо кислих (43,6 %). По одному виду припадає на вкрай кислі ґрунти (*Lycopsis arvensis* L., *Rumex acetosella* L.). У спектрі ацидоморф у найменшій

кількості представлені групи видів лужних ґрунтів – від слабо-лужних до лужних (*Medicago sativa* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski., *Falcaria vulgaris* Bernh. та ін.).

Таким чином, аналіз екоморф показав, що адвентивні види на залізницях міста зростають на багатих ґрунтах з сухо-лісо-лучним зволоженням.

У спектрі біоморф (за В.М.Голубєвим) досліджуваної флори переважають трав'янисті монокарпіки (56,0 %), з них 42,5 % припадає на однорічники (таблиця 2.11). Це пов'язано, в першу чергу, з антропогенним навантаженням і посиленням трансформації території, а також планомірним постійним доглядом за територією навколо залізничних шляхів. Друге місце займають трав'янисті полікарпіки (44,9 %), серед яких домінують стрижнекореневі рослини, що найбільш відповідає умовам цих екотопів: закріплення рослини на галечниковому і піщаному субстратах та поглинання води з глибоких шарів ґрунту. Група деревно-чагарникових видів нечисленна (3,7 %), рослини трапляються в основному вздовж залізничних шляхів і насипів. Серед них представлені як види природної фракції флори (*Fraxinus excelsior* L., *Genista tinctoria* L. та ін.), так і адвентивної (*Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L. та ін.). Нефункціонуючі залізничні колії повністю заростають *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. та *Ulmus pumila*.

Таблиця 2.11 – Життєві форми у структурі флори залізниць м. Харкова

Життєві форми	Число видів	% від загального числа видів
Деревно-чагарникові форми (3,7 %)		
Дерева	5	1,9
Чагарники	5	1,9
Напівчагарники	1	0,4
Трав'янисті полікарпіки (42,5 %)		
Стрижнекореневі	82	30,6
Кістекореневі	27	10,1
Кореневищні	4	1,5
Кореневоотприскові	1	0,4
Трав'янисті монокарпіки (56,0 %)		
Багаторічні і дворічні	15	5,6
Однорічні	137	51,1

Аналіз життєвих форм адвентивної фракції дослідженої флори показав домінування однорічників (63,3 %). Значно менша кількість видів багаторічників (35,2 %), що пов'язано із екстремальними умовами їх існування, і лише 2,9 % видів належать до дерев та чагарників.

Проведений аналіз ценоморф видів флори залізниць (за О.Л.Бельгардом) виявив домінування синантропів (34,3 %) – видів, що зростають на рудеральних і сегетальних ектопах. Далі розташувалися види лучних (33,7 %), лучно-засмічених (15,5 %) і степових (13,4 %) місцезростань. Інші групи ценоморф – лучно-лісова (7,5 %), лісова (8,4 %), лучно-болотна (2,1 %), лучно-степова (1,2 %) і болотна (2,7 %) – представлені незначною кількістю видів.

Географічний аналіз (таблиця 2.12) загальної флори залізниць м. Харкова та її адвентивної фракції (за А.Л.Тахтаджяном) показав переважання видів пльорізональної групи (47,2 %; 21,9 %), оскільки досліджувана флора в основному представлена широко розповсюдженими синантропними рудеральними видами. З цієї групи на види голарктичного ареалу приходить 17,5 % (19,7 %) (наприклад, *Equisetum arvense* L., *Robinia pseudoacacia*, *Helianthus tuberosus* L. та ін.). Космополіти (наприклад, *Melilotus officinalis* (L.) Mill., *Daucus carota* L., *Falcaria vulgaris* Bernh.) та гемікосмополіти (наприклад, *Convolvulus arvensis* L., *Avena fatua* L., *Eragrostis pilosa* (L.) Beauv. та ін.) складають, відповідно, 16,0 % і 10,0 % (12,4 %).

Найменше число видів припадає на палеоарктичний – 2,6 % (наприклад, *Chenopodium urbicum* L., *Plantago media* L., *Vicia sepium* L.) та західнопалеоарктичний – 1,1 % (наприклад, *Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr., *E. viscosa* (L.) Rupr., *Myosurus minimus* L.) ареали. На другому місці знаходяться види європейськоазійської групи (30,9 %). До цієї групи належать види, які розповсюджені по нетропічній Євразії, більшість з них мають широку екологічну амплітуду та належать до лісостепових елементів флори (наприклад, *Leonurus villosus* Desf. ex D'Urv., *Galium verum* L., *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev., *Hordeum leporinum* Link., *Solanum dulcamara* L.). До європейської групи (18,9 %), яка займає третє місце, належать лісостепові і степові

види неморального елементу флори (наприклад, *Epilobium roseum* Schreb., *Medicago romanica* Prod., *Eryngium campestre* L. та ін.). На останній сходинці розміщена кавказька група (1,8 %) – петрофітні види лучних степів, основним ареалом котрих є передгірні та горні райони Кавказу, Закавказзя і степові ділянки Середньої Азії (наприклад, *Medicago falcata* L., *Bryonia alba* L., *Salvia nutans* L. та ін.).

Проведений фракційний аналіз флори залізниць м. Харкова показав, що найбільш численною є адвентивна фракція (50,9 %), апофіти складають 37,7 %, види природної флори – 11,5 %. Адвентивна фракція досліджуваної флори представлена 137 видами, що належать до 100 родів та 30 родин. За часом занесення на групу кенофітів припадає 55,4 % видів, решта – належить до археофітів (44,6 %) (рис. 2.14).

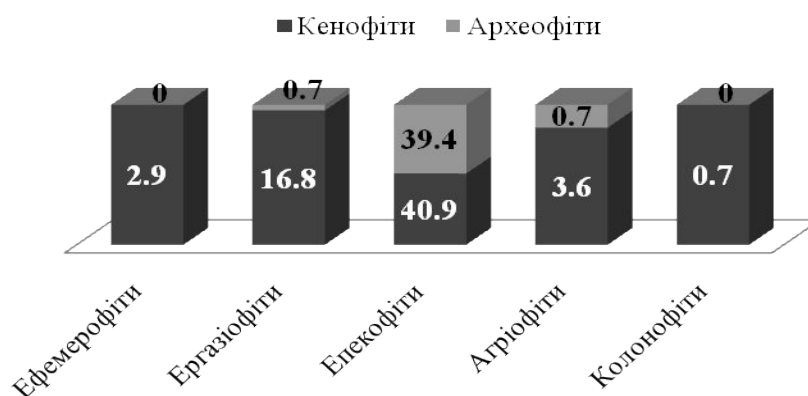


Рисунок 2.14 – Структура флори залізниць м. Харкова за часом занесення і ступенем натуралізації адвентивних видів, %

За способом занесення в адвентивній фракції дослідженої флори представлені аколотофіти (56,1 %), спонтанно занесені види рослин, які поступово заселили антропогенно-трансформовані екотопи, наприклад *Anisantha tectorum* (L.) Nevski., *Apera spica-venti* (L.) Beauv., *Bromus arvensis* L. та ін. До ергазіофітів (24,5 %) належать види, здичавілі з культури, наприклад *Solidago serotinoidea* A. Löve & D. Löve., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai та ін.; до ксенофітів (17,3 %) – види, випадково занесені з культурними рослинами як бур'яни завдяки сільськогосподарській діяльності людини: *Tribulus terrestris* L., *Avena fatua* L., *Agrostemma githago* L. та ін.

Таблиця 2.12 – Географічна структура флори залізниць м. Харкова

Тип ареалу	Кількість видів	
	абс.	%
Плюризональна група (47,2 %)		
Голарктичний	47	17,5
Космополіт	43	16,0
Гемікосмополіт	27	10,0
Палеоарктичний	7	2,6
Західнопалеоарктичний	3	1,1
Європейськоазійська група (30,9 %)		
Євразійський	35	13,0
Європейсько-західноазійський	8	3,0
Європейсько-західносибірський	5	1,8
Європейсько-середземноморсько-передньоазійський	5	1,8
Європейсько-середземноморсько-ірано-туранський	5	1,8
Середземноморсько-євразійський	3	1,1
Євросибірсько-древньосередземноморський	3	1,1
Євросибірсько-древньосередземноморсько-східноазійський	3	1,1
Європейсько-середземноморсько-ірано-турансько-східноазійський	2	0,7
Євросибірсько-середземноморсько-ірано-туранський	2	0,7
Євросибірський	2	0,7
Східноазійський	2	0,7
Європейсько-північноамерикансько-середземноморсько-передньоазійський	2	0,7
Європейсько-західноазійсько-сибірський	1	0,4
Середземноморсько-передньоазійський	1	0,4
Європейсько-ірано-туранський	1	0,4
Середземноморсько-ірано-туранський	1	0,4
Євросибірсько-північноамериканський	1	0,4
Понтично-древньосередземноморсько-східноазійський	1	0,4
Європейська група (18,9 %)		
Європейсько-середземноморський	15	5,6
Європейсько-північноамериканський	13	4,8
Європейський	11	4,1
Європейсько-древньосередземноморський	7	2,6
Європейсько-північноамерикансько-древньосередземноморський	2	0,7
Центральноамериканський	1	0,4
Древньосередземноморський	1	0,4
Кавказька група (1,8 %)		
Європейсько-кавказький	2	0,7
Європейсько-кримсько-кавказький	1	0,4
Понтично-казахстанський	1	0,4
Понтично-середземноморський	1	0,4

За ступенем натуралізації у досліджуваній флорі домінують епекофіти (93 види, з них 56 археофіти і 54 кенофіти), тобто види, що повністю натуралізувалися на антропогенних екотопах і лише інколи можуть входити до складу напівприродних рослинних угруповань (*Consolida regalis* S.F. Gray., *Nigella arvensis* L., *Fumaria parviflora* Lam. та ін.). Другу позицію за кількістю видів займають ергазіофіти (20 видів, з них 1 археофіт і 23 кенофіти), здичавілі види, які локалізуються поруч з місцем їх культивування, наприклад *Consolida ajacis* (L.) Schur., *Nigella sativa* L., *Saponaria officinalis* L. та ін. Третю позицію займають агріофіти (6 видів, з них 1 археофіт і 5 кенофіти), види, які натуралізувалися у природних і напівприродних місцезростаннях і утворюють стійкі популяції на цих екотопах (*Oenothera biennis* L., *Phalacrologium annuum* (L.) Dumort., *Salix fragilis* L. та ін.). Один вид, кенофіт *Cynodon dactylon* (L.) Pers., є колонофітом, росте в окремих локалітетах довгий час, але не виявляє тенденції до подальшого розповсюдження. Найменше число видів припадає на ефемерофіти (4 види, усі кенофіти), які мають пульсуюче поширення і утримуються у флорі нетривалий час (*Malva crispa* (L.) L., *M. verticillata* L., *Alcea rosea* L. та ін.).

У ході дослідження таких типів екотопів нами знайдено такі нові види, як *Euphorbia davidii* Subils, *Cynodon dactylon*, *Tribulus terrestris*, *Citrullus lanatus*, *Elaeagnus angustifolia* L., *Ulmus pumila*, *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Solanum schultesii*, *Oenothera villosa*, *Impatiens parviflora* DC., *Rudbeckia laciniata* L., *R. hirta* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray., *Echinochloa tzvelevii* Mosyakin ex Mavrodiev & H. Scholz. [68].

Для залізниць м. Харкова характерне формування так званих "зон відчуження" з фрагментами природного рослинного покриву, в якому збереглися види аборигенної фракції флори, наприклад *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Polygala comosa* Schukhr. та ін., у т.ч. і рідкісні, які занесені до Червоної книги України: *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó., *Orchis coriophora* L. [69].

Отже, для флори залізниць м. Харкова (як і для інших регіонів та міст) характерні наступні риси: збіднення видового складу, специфічність спектру

провідних родин та родів; наявність у флорі великої кількості ергазіофітофітів та ефемерофітів; домінування трав'янистих монокарпиків; переважання широкоареальних видів; зменшення частки гідрофільних видів та збагачення ксерофільними.

3 КІЛЬКІСНЕ ВИЗНАЧЕННЯ ВНЕСКУ СОЛОНОСТІ, ОСВІТЛЕННЯ ТА ДЕФІЦИТІВ ПОЖИВНИХ РЕЧОВИН У ВИХІД КЛІТИН ТА НАКОПИЧЕННЯ β -КАРОТИНУ В КУЛЬТУРІ *DUNALIELLA SALINA* TEOD (*CHLOROPHYTA*)

Мікроводорість *Dunaliella salina* Teod. зустрічається в гіпергалінних водах (континентальні солоні озера, прибережні лагуни, солепромисли). Її масовий розвиток і внутрішньоклітинне накопичення β -каротину часто викликають червоне "цвітіння" цих водойм [70].

Мікроводорість має велике практичне значення як джерело β -каротину. У харчовій промисловості використовують біомасу як функціональну добавку (провітамін А, антиоксидант) та екстрагують змішані каротиноїди (переважно β -каротин) - як барвник E160a(i). Попит на них на світовому ринку неухильно зростає [71].

Відкрита культура залишається єдиним практично можливим способом виробництва біомаси водоростей. На даний час *D. salina* вирощується в основному в Австралії - екстенсивно, в природних лагунах, розділених на великі ставки (100-250 га), при перемішуванні вітром [72], та в Ізраїлі - інтенсивно, у відкритих штучних басейнах (до 3000 м²), за примусового перемішування та постачання CO₂, у відносно контрольованому середовищі [73]. Чим більше площа ставка, тим нижче контроль умов культивування [74].

У середземноморському та чорноморському басейнах збереглося багато солепромислів, частково або повністю покинутих, які можуть бути відновлені для культивування *D. salina* [75]. Чим далі на північ і чим коротше теплий та сонячний сезон, тим більш можливості розвитку культури залежать від оптимізації та контролю умов культивування [76].

Теорія та практика довели ефективність двостадійної процедури вирощування *D. salina*, оскільки оптимізувати ріст біомаси та накопичення β -каротину не збігаються. На першому етапі вирощується біомаса, а на другому етапі

індукується накопичення β -каротину через підвищену солоність, високу інтенсивність освітлення та вичерпання поживних речовин [77].

Натуральні розсоли містять дуже низький вміст поживних речовин. У відкритій культурі можна було б легше контролювати поживні речовини, ніж солоність та освітленість. Швидкість випаровування ропи та інтенсивність освітлення залежать від клімату та піддаються сезонним і добовим коливанням та змінам погоди. До певної міри освітленість можна було б регулювати, змінюючи глибину ставків, а солоність - шляхом додавання прісної води або розсолу; але велика площа ставка робить це технічно складним.

Солоність, освітленість, постачання нітратів та фосфатів однозначно мають різний вплив на ріст біомаси та накопичення β -каротину. Виходячи з фундаментального принципу організації живих систем як безмасштабних мереж [78], клітини *D. salina* повинні суттєво реагувати на деяку невелику кількість факторів навколишнього середовища, помірно - на деяку середню кількість факторів та мінімально – на багато інших, що можна вважати шумом. У біологічних системах ефекти факторів дуже часто взаємодіють, тобто відповідь на один фактор залежить від рівнів інших факторів. Для економічно обґрунтованого управління біосинтезом у відкритій культурі *D. salina* слід вибирати фактори та їх комбінації, які є найбільш потужними та легко регулюються.

Літературні дані щодо внеску різних факторів у біосинтез β -каротину в *D. salina* не узгоджені. Деякі дослідження приділяють велике значення впливу солоності та освітлення [79], деякі інші - вичерпання поживних речовин [80-81]. Не всі експерименти підтверджують дію дефіциту фосфору [82]. Дані літератури є фрагментарними: були досліджені деякі різні комбінації різних факторних діапазонів, іноді на природних, іноді на культуральних матеріалах. Як правило, водорості культивували в періодичному режимі, що неминуче призводило до змішування впливу факторів-умов (солоність і освітлення) з ефектами факторів-ресурсів (нітрат та фосфат), що вичерпуються.

Мета даного етапу дослідження полягала у кількісному визначенні впливу солоності, освітлення, нітрату та фосфату та взаємодії цих факторів на кількість клітин та накопичення β -каротину в культурі *D. salina*.

Сила ефекту η^2 - внесок фактору в загальну дисперсію змінної - була запропонована як статистичний індекс. Для вивчення всіх можливих комбінацій факторів та оцінки їх основних ефектів та ефектів взаємодій використовувалася повна факторна експериментальна схема. Для дослідження діапазону факторів було обрано два рівні кожного фактора: сприятливий для росту культури та сприятливий для накопичення β -каротину. Щоб уникнути змішування впливу факторів-умов з вичерпанням факторів-ресурсів, водорості вирощували в періодичній культурі з добавками: нітрат та фосфат додавали відповідно до відомої динаміки їх поглинання. Для врахування потенційного впливу поживного статусу інокулята експерименти проводились за двома варіантами: на „стандартному” інокуляті, попередньо вирощеному в лабораторному середовищі, що містило поживні речовини, і на „голодному” інокуляті, що підтримувався в середовищі, дефіцитному за поживними речовинами, близькому до природних розсолів за складом.

Об'єктом дослідження була *D. salina*, штам IBSS1. „Стандартний” інокулят вирощували в середовищі Артарі в модифікації Н.П. Масюк, що містило 116 г/л NaCl, 50 г/л $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 2,5 г/л KNO_3 , 0,2 г/л K_2HPO_4 . „Голодний” інокулят вирощували в розчині натуральної морської солі зі густиною 1,15 г/см³. Інокуляти культивували за освітленості 5 клк, фотоперіоду 16 годин і температури 27 °С.

Культуральні середовища для експериментів готували з NaCl та $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$. Азот і фосфор додавали у формі KNO_3 і K_2HPO_4 , відповідно.

При інокуляції додавали мікроелементи до наступних кінцевих концентрацій: 3,1 мг/л H_3BO_4 , 1,94 мг/л $\text{MnSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0,287 мг/л $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,088 мг/л $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0,146 мг/л $\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0,119 мг/л KBr, 0,083 мг/л KI, 0,048 мг/л $\text{NiSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,08 мг/л $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$.

Експерименти проводились за повною факторною схемою, загалом 16 варіантів. Схема передбачала всі можливі комбінації з 4 факторів, взятих на 2 рівнях: K_2HPO_4 - без додавання (0 мг/л) та 10 мг/л; KNO_3 - без додавання (0 мг/л) та 80 мг/л; солоність - 1 М NaCl і 0,1 М $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ та 4 М NaCl і 0,4 М $MgSO_4 \cdot 7H_2O$; освітленість - 2 клк та 8 клк.

Культури періодично (кожні 3 дні) годували половиною початкових доз поживних речовин (відповідно до раніше вивченої динаміки поглинання поживних речовин клітинами *D. salina* при 5 клк та 2 М NaCl і 0,2 М $MgSO_4 \cdot 7H_2O$).

Джерелами світла були лампи "Maxus" з кольоровою температурою 2700 К: дві лампи 32 Вт давали освітленість 2 клк та чотири лампи 50 Вт - 8 клк.

Культури інокулювали з вихідною кількістю клітин приблизно 25 тис на 1 мл та культивували в колбах Ерленмейера на 25 мл, 15 мл культури в кожній, за 16 годин фотоперіоду та температури 27 °С.

Врожай клітин реєстрували на 42-у добу культивування шляхом підрахунку клітин у гемоцитометрі Горяєва. Концентрації клітин розраховували, використовуючи формулу для гемоцитометра, і виражали в мільйонах на 1 мл.

Був використаний експрес-метод визначення кількості каротиноїдів, оскільки він швидкий, недорогий та може бути легко застосований у польових умовах та при відкритому вирощуванні мікроводоростей. Отримані результати інтерпретували як вміст β -каротину, оскільки відомо, що *D. salina* накопичує в основному β -каротин [83]. Екстракцію проводили на 42-у добу культивування шляхом інтенсивного змішування аліквоти культури (1 мл) з 2 мл етилацетату з подальшим відстоюванням фаз. Вміст β -каротину визначали за поглинанням фази етилацетату при 440 нм, обчислювали з використанням еталонного значення екстинкції $E^{1cm}_{1\%} = 2500$ [84] і виражали в пг на клітину.

Відповідно до критерію Шапіро-Уїлка, розподіл даних не відрізнявся значуще від нормального. Використовували методи параметричної статистики: дисперсійний аналіз – для оцінки значущості впливу окремих факторів та їх взаємодій за критерієм F, силу ефектів η^2 (округлену до 2 десяткових знаків) - для

оцінки їх вкладу в загальну дисперсію змінних. Графіки показують середні значення та найменшу суттєву різницю Фішера (НСР), яку використовували для порівняння середніх. Обговорювані відмінності значущі на рівні 95 %.

Клітини *D. salina* виживали та зберігали вегетативний стан протягом 42 діб у всіх експериментальних варіантах, у тому числі навіть „голодний” інокулят у середовищі з дефіцитом поживних речовин. „Голодний” і „стандартний” інокуляти як були схожі, так і відрізнялися один від одного силами ефектів факторів та їх взаємодій (табл. 3.1).

У культурі, що була вирощена зі „стандартного” інокуляту, всі фактори та взаємодії вплинули на вихід клітин, хоча їх більшість внесла до загальної дисперсії не більше ніж по 3 % (табл. 3.1). Нітрат, фосфат та їх комбінація впливали на вихід клітин найсильніше (табл. 3.1).

У культурі, що була вирощена з „голодного” інокуляту, поживні речовини також спричиняли найбільший ефект на вихід клітин. Вплив солоності збільшився; ефекти нітрату та його взаємодія з солоністю збереглися на тому ж рівні (табл. 3.1). Всі ефекти, пов'язані з фосфатом, зменшились у порівнянні зі „стандартним” інокулятом (табл. 3.1). Ефекти та взаємодії, пов'язані з освітленням, випали зі спектра факторів, що значуще впливали на врожай клітин (табл. 3.1).

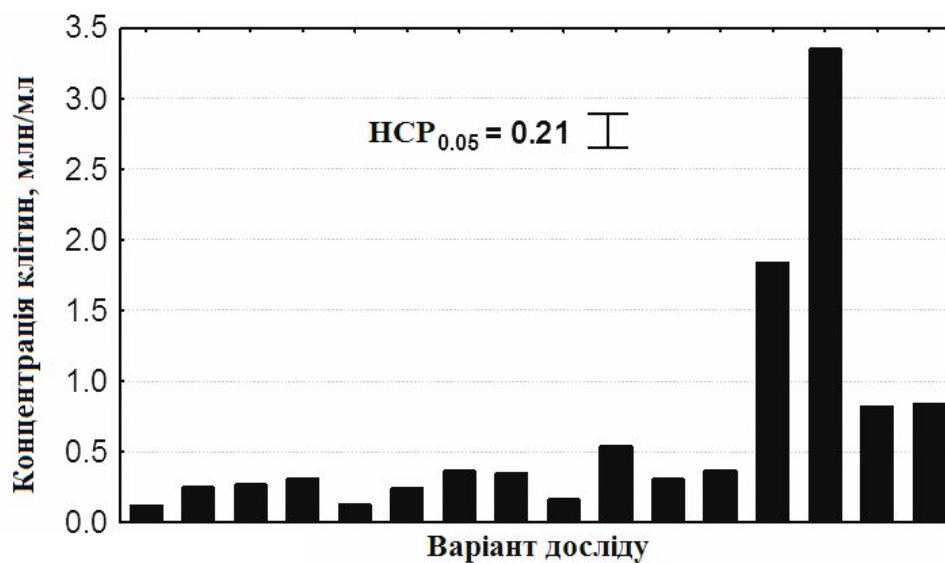
Дані щодо абсолютного виходу клітин підтверджували та деталізували дані про силу ефектів факторів.

Таблиця 3.1 – Сила дії η^2 факторів KNO_3 , K_2HPO_4 , солоність, інтенсивність світла та їх взаємодій на концентрацію клітин та вміст в них β -каротину на 42 добу культивування *D. salina* з „стандартного” та „голодного” інокуляту

Змінна Фактор	Концентрація клітин				Вміст β -каротину			
	„Стандартний” інокулят		„Голодний” інокулят		„Стандартний” інокулят		„Голодний” інокулят	
	η^2	F	η^2	F	η^2	F	η^2	F
KNO_3	0,19*	422,48	0,18*	23,59	0,07*	24,80	0,01	3,53
K_2HPO_4	0,23*	512,66	0,13*	16,36	0,56*	187,63	0,36*	98,67
KNO_3 та K_2HPO_4	0,17*	379,86	0,12*	14,91	0,08*	26,51	0,21*	58,80
Солоність	0,05*	120,85	0,09*	12,14	0,01	3,19	0,05*	13,59
Солоність та KNO_3	0,07*	150,39	0,07*	9,58	0,00	0,11	0,13*	35,49
Солоність та K_2HPO_4	0,10*	226,63	0,05*	5,88	0,10*	33,35	0,01*	3,71
Солоність, KNO_3 та K_2HPO_4	0,08*	175,68	0,04*	5,40	0,01	2,59	0,00	0,00
Світло	0,03*	66,83	0,00	0,26	0,08*	28,16	0,00	1,30
Світло та KNO_3	0,01*	14,08	0,00	0,35	0,00	0,18	0,03*	8,48
Світло та K_2HPO_4	0,02*	37,95	0,00	0,00	0,02*	7,82	0,05*	13,73
Світло, KNO_3 та K_2HPO_4	0,01*	17,99	0,00	0,01	0,00	1,03	0,02*	4,17
Солоність та світло	0,02*	54,80	0,03	3,88	0,01	2,23	0,00	0,62
Солоність, світло, KNO_3	0,01*	19,90	0,02	3,10	0,00	0,20	0,00	0,02
Солоність, світло, K_2HPO_4	0,02*	34,06	0,00	0,42	0,00	0,35	0,01	1,60
Солоність, світло, KNO_3 та K_2HPO_4	0,01*	16,96	0,00	0,62	0,00	0,04	0,00	0,09
* - $F \geq F_{\text{tabl.}}$ ($p \leq 0.05$, $df_1=1$, $df_2=32$, $F_{\text{tabl.}}=4.15$)								

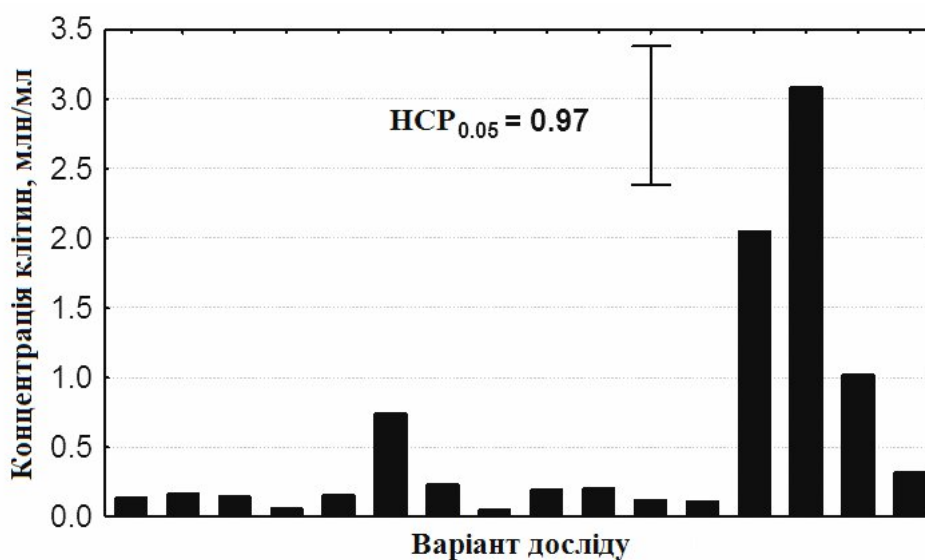
Для обох інокулятів дефіцит однієї або двох поживних речовин значно знижував вихід клітин (рис. 3.1, 3.2). У варіантах з обома поживними речовинами,

висока солоність інгібувала зростання числа клітин, але менше, ніж дефіцит поживних речовин (рис. 3.1, 3.2).



K ₂ HPO ₄ , мг/л	0								10							
KNO ₃ , мг/л	0				80				0				80			
NaCl, М	1		4		1		4		1		4		1		4	
Освітленість, клк	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8

Рисунок 3.1 – Концентрація клітин на 42 добу росту в культурі *D. salina* зі „стандартного” інокуляту у варіантах повного факторного експерименту



K ₂ HPO ₄ , мг/л	0								10							
KNO ₃ , мг/л	0				80				0				80			
NaCl, М	1		4		1		4		1		4		1		4	
Освітленість, клк	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8

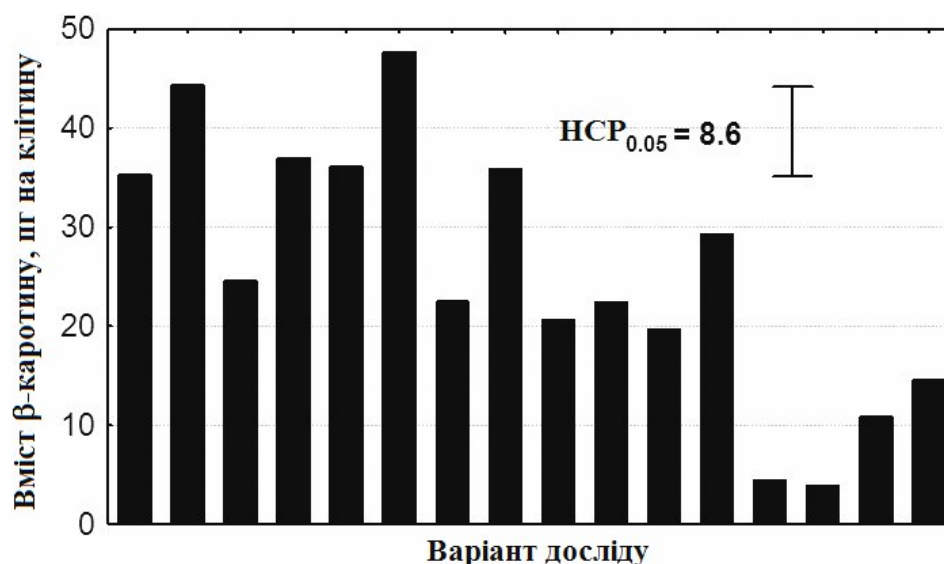
Рисунок 3.2 – Концентрація клітин на 42 добу росту в культурі *D. salina* з „голодного” інокуляту у варіантах повного факторного експерименту

Висока інтенсивність освітлення стимулювала зростання числа клітин при низькій солоності та постачанні обох поживних елементів, але цей ефект виявився статистично значущим лише для „стандартного” інокуляту (рис. 3.1).

Що стосується накопичення β -каротину, для „стандартного” інокуляту спектр значущих факторів та взаємодій звужувався в порівнянні зі впливом на врожай клітин. Поживні речовини зберігали лідерство, особливо фосфат, що викликав до 56 % дисперсії цієї змінної (табл. 3.1). Солоність впливала на накопичення β -каротину тільки в поєднанні з фосфатом (табл. 3.1). У порівнянні з впливом на вихід клітин головний ефект освітленості більш ніж подвоївся. Взаємодія з фосфатом залишалася єдиною значущою взаємодією освітленості (табл. 3.1).

У культурі, вирощеній з „голодного” інокуляту, поживні речовини зберігали лідерство, хоча ефект фосфату знизився на 20 %, а нітрати впливали незначуще, але взаємодія біогенів впливала сильніше (табл. 3.1). На відміну від „стандартного” інокуляту, головний ефект солоності набув значущості, а головний ефект освітленості втратив її (табл. 3.1). Солоність взаємодіяла сильніше з нітратами, ніж з фосфатом (табл. 3.1). Ефект освітленості залежав від рівня поживних речовин, причому освітленість взаємодіяла з фосфатом сильніше, ніж з нітратом або з обома поживними речовинами (табл. 3.1).

Для „стандартного” інокуляту абсолютні значення вмісту β -каротину показали, що відсутність будь-якої або обох поживних речовин викликала значне накопичення β -каротину в порівнянні з відповідними варіантами з поживними речовинами (рис. 3.3). За дефіциту фосфату або обох поживних речовин солоність мала більш негативний вплив на накопичення β -каротину (рис. 3.3). За внесення фосфату або обох поживних речовин вплив підвищеної солоності змінювався на нейтральний або, за високої освітленості, навіть на позитивний (рис. 3.3). За нестачі фосфору або дефіциту обох поживних речовин високий рівень освітленості стимулював накопичення β -каротину (рис. 3.3).

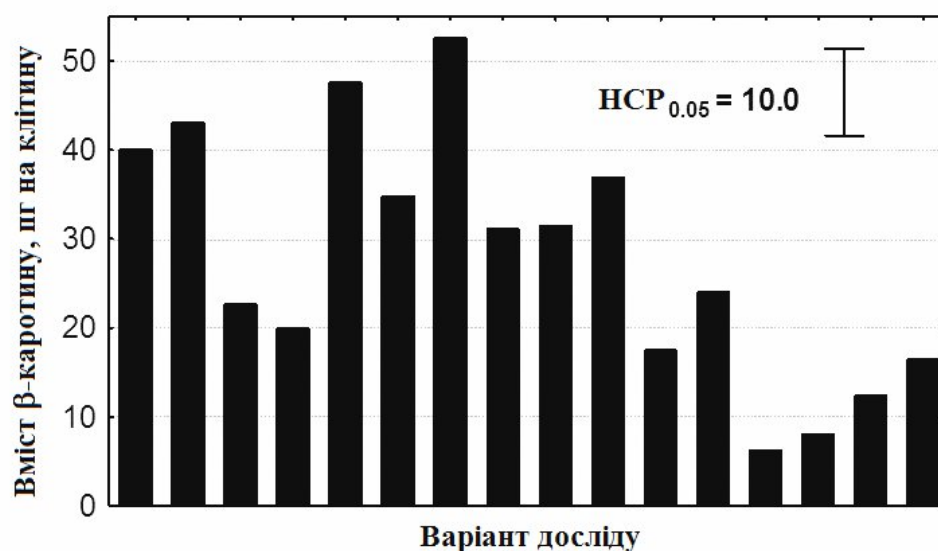


K ₂ HPO ₄ , мг/л	0								10							
KNO ₃ , мг/л	0				80				0				80			
NaCl, М	1		4		1		4		1		4		1		4	
Освітленість, клк	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8

Рисунок 3.3 – Вміст β-каротину в клітинах на 42 добу росту в культурі *D. salina* зі „стандартного” інокуляту у варіантах повного факторного експерименту

У „голодному” інокуляті дефіцит будь-якої чи обох поживних речовин також викликав накопичення β-каротину (рис. 3.4). Солоність погіршувала накопичення β-каротину за дефіциту нітратів або дефіциту обох поживних речовин (рис. 3.4). Стимулюючий ефект освітленості на накопичення β-каротину зникав у „голодному” інокуляті; за дефіциту фосфату інтенсивне світло навіть зменшувало накопичення β-каротину (рис. 3.4).

Для обох інокулятів варіанти з постачанням обох поживних речовин при високій солоності мали тенденцію до накопичення β-каротину. Цей ефект сягав статистичної значущості ($p < 0,05$) за високої освітленості (рис. 3.3, 3.4).



K ₂ HPO ₄ , мг/л	0								10							
KNO ₃ , мг/л	0				80				0				80			
NaCl, М	1		4		1		4		1		4		1		4	
Освітленість, клк	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8

Рисунок 3.4 – Вміст β-каротину в клітинах на 42 добу росту в культурі *D. salina* з „голодного” інокуляту у варіантах повного факторного експерименту

Ми встановили, що поживні речовини (азот і фосфор) сильніше впливають на продуктивність культури *D. salina* за врожаєм клітин і накопиченням β-каротину, ніж солоність та освітленість. Це означає, що дозування поживних речовин буде найбільш ефективним способом контролю біосинтезу у культурі *D. salina*. Ми усунули змішування впливу факторів-умов та факторів-ресурсів та оцінили незалежний внесок кожного фактора та взаємодії за η^2 . Так само, ми відокремили синергетичний ефект солоності та інтенсивності світла, не змішуючи його з впливом виснаження поживних речовин, хоча в цьому варіанті в клітинах накопичувалося менше β-каротину, ніж за дефіциту поживних речовин.

Як правило, сила дії солоності та освітлення поступалися їх взаємодії з поживними речовинами. Це означає, що зміни в режимі внесення поживних речовин можуть виправляти ефекти, спричинені погодою через зміни солоності та інтенсивності світла у відкритій культурі.

Попереднє забезпечення інокуляту поживними речовинами вплинуло на напрям взаємодії факторів-умов з нестачею факторів-ресурсів. У „стандартному”

інокуляті висока освітленість стимулювала накопичення β -каротину, у „голодному” - зменшувала або не впливала. Висока солоність в більшості випадків порушувала накопичення β -каротину, індукованого дефіцитом поживних речовин, особливо в „голодному” інокуляті. Надекстремальне зниження вмісту поживних елементів („голодний” інокулят за дефіциту поживних речовин), схоже, погіршує накопичення β -каротину за підвищених солоності або освітленості. Це означає, що в умовах відкритої культури за високої інтенсивності світла та солоності необхідно контролювати та постійно коригувати дозування поживних речовин.

У своєму класичному дослідженні Lerche [80] вперше показала, що клітини *D. salina* набувають червоного кольору внаслідок накопичення β -каротину у включеннях всередині хлоропласту за нестачі азоту, фосфору або за дефіциту обох поживних речовин.

У наступні роки досліджень *D. salina* майже вся наукова література не помічала визначальної ролі виснаження поживних речовин при накопиченні β -каротину в клітинах цієї мікроводорості. Здається, що унікальна екологічна ніша, яку займає *D. salina*, відвернула увагу дослідників на її екстремальні характеристики – високу солоність та освітленість. Здатність *D. salina* довго жити діяти за виснаження поживних речовин залишилася непоміченою; і поживні речовини завжди додавалися до середовища за замовчуванням, принаймні, в мікрокількостях. З цієї причини повідомлення про індукцію накопичення β -каротину високою солоністю [79], високою інтенсивністю світла [79] або їхньою синергетичною дією [74] не були вільними від впливу виснаження поживних речовин у періодичній культурі. У кращому випадку, автори обговорювали кооперативні ефекти солоності або освітленості з виснаженням поживних речовин [85].

Дуже мало експериментів проводилося з контролем концентрацій поживних речовин у середовищі, наприклад, аналіз експресії генів ключових ферментів шляхів біосинтезу ізопреноїдів (MEP - метилерітритолфосфатний шлях) та каротиноїдів. Дефіцит поживних речовин, особливо за підвищеної солоності або освітленості, стимулював синтез транскриптів *HDR* (4-гідрокси-3-метилбут-2-

енілдіфосфат редуктаза, EC: 1.17.1.2) [86], *Psy* (фітоїн синтаза, EC: 2.5.1.32) і *Pds* (фітоїн десатураза, EC: 1.3.5.5) [81], а також *Lcy-β* (лікопін бета-циклаза, EC: 5.5.1.19) [87]. Вміст β-каротину в основному мав таку ж тенденцію [81]. Наші дані про накопичення β-каротину в культуральних середовищах без поживних речовин підтвердили цю картину.

Ця серія досліджень привела авторів до висновку, що виснаження поживних речовин є необхідним та достатнім для індукції накопичення β-каротину в клітинах *D. salina* на рівні транскрипції [81]. Наші дані додають до цього висновку, що дефіцит поживних речовин вносить до накопичення β-каротину кількісно набагато більше, ніж солоність та інтенсивність світла.

Процитовані дослідження [81, 86-87] показали, що фактори-умови взаємодіють з факторами-ресурсами вже на рівні транскрипції. Можна передбачити існування мережі передачі сигналу, що забезпечує взаємодію сигналів факторів та модуляцію ефекту.

Поєднання високої солоності і світлового стресу на фоні поживних речовин викликало невелику експресію *Lcy-β* [87], але незмінними лишались *HDR* [86], *Psy* та *Pds* [81]. При цьому β-каротин накопичувався менше і не завжди. Наші експерименти показали чітке накопичення β-каротину при високій солоності і високій інтенсивності освітлення на фоні поживних речовин. Синергія ефектів солоності та освітленості не була досліджена на рівні експресії генів.

Вплив солоності та освітленості може бути опосередкований їх впливом на поглинання поживних речовин клітинами. Висока солоність уповільнювала поглинання нітратів [81, 87], а висока інтенсивність світла не впливала або прискорювала його [87]. Автори досліджували динаміку концентрації нітратів [81, 86-87], хоча розбавляли середовище водою і фактично створювали дефіцит кількох поживних речовин (фосфор потребує першочергової уваги як один з макронутрієнтів). Ми підтвердили після Lerche [80] накопичення β-каротину, індуковане виснаженням фосфору; механізми цього явища все ще залишаються не вивченими.

Згідно [86] занадто сильний дефіцит азоту (повне виключення азоту з середовища) призводить до зниження експресії *DXS* (1-дезоксиді-ксилоза 5-фосфат синтаза, EC: 2.2.1.7) - першого ферменту на шляху МЕП, і до нечутливості до факторів індукції *Psy* - першого ферменту в шляху біосинтезу каротиноїдів [88]. Це узгоджується з нашими даними, які показали, що поживний статус інокуляту змінює напрямок деяких ефектів солоності та освітленості на накопичення β -каротину.

Більшість механізмів, що беруть участь у накопиченні β -каротину в *D. salina*, залишаються неясними: рецепція екологічних сигналів, мережа передачі сигналів, механізми транскрипційної та пост-транскрипційної регуляції та функції накопиченого β -каротину [89].

Процес сигналіngu може включати реактивні форми кисню, наприклад синглетний кисень [90]. Генна експресія необхідна для індукування накопичення β -каротину [91]. Метаболічний механізм може брати участь у посттрансляційному регулюванні. Клітини *D. salina* накопичують β -каротин у ліпідних тілах всередині хлоропласту (пластоглобулах), що містять в основному триацилгліцериди [82]. Інгібування синтезу триацилгліцеридів запобігає накопиченню β -каротину. Таким чином, пластоглобули можуть депонувати β -каротин, уникаючи пригнічення каротиноїдного шляху кінцевим продуктом біосинтезу [92].

Багато видів водоростей, включаючи *D. salina* [93], накопичують триацилгліцериди за нестачі азоту. Ми припускаємо, що дефіцит не тільки азоту, але й фосфору, може перерозподіляти метаболічні потоки на накопичення триацилгліцеридів, коли співвідношення C:N:P зміщується на користь C. Наше припущення добре узгоджується з виявленим високим внеском дефіцитів поживних речовин в накопичення β -каротину.

Висловлено кілька гіпотез, що пояснюють роль β -каротину платоглобул в клітинах *D. salina*: екран проти надмірної інтенсивності світла та блакитної області спектру [94], гасіння вільних радикалів [90], попередник спорополеніну в клітинних стінках стадій спокою [95] чи сигнальної молекули, подібної до абсцизової кислоти [96], або поєднання декількох функцій.

Виходячи з нашого дослідження, функція накопиченого β -каротину, ймовірно, пов'язана з мінеральним живленням і, меншою мірою, з екстремальними умовами середовища, наприклад захистом запасних триацилгліцеридів від перекисного окислення.

Впродовж останніх 50 років через виникнення альтернативних технологій виробництва солі, зменшення прибутку та припинення роботи солепромислів в Середземномор'ї втрачено 57 % від 70000 га гіпергалінних озер [75]. Без постачання морської води басейни втрачають градієнти, страждають від збільшення солоності і висихання, а пізніше, через руйнування дамб без нагляду, – опріснюються. Цей процес призводить до втрати середовищ існування для багатьох гіпергалобних видів (археї, прокаріоти, водорості, безхребетні), а також місць відпочинку, годування і розмноження для мігруючих водних птахів [75]. Басейни солепромислів - унікальний вид екосистеми, яка регулюється людиною [97], єдиний приклад в історії людської діяльності, що не руйнує, а створює середовища існування. Впровадження технології культивування *D. salina* дозволить не тільки збільшити частку природних каротиноїдів в раціоні людини; а й може бути одним із засобів підтримки економічної привабливості солепромислів та їх збереження.

4 ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА НА ФУНКЦІОНУВАННЯ АНТИОКСИДАНТНОЇ СИСТЕМИ РОСЛИН ТА ЇХ СТІЙКІСТЬ ДО АБІОТИЧНИХ СТРЕСОРІВ

Антиоксидантна активність підвищується за дії на рослини стресорів, сигнальних посередників, а також стресових фітогормонів [98]. Індукування антиоксидантної системи (АОС) різними впливами викликає підвищення стійкості рослин до стрес-факторів. Припускають, що індукування АОС, яка є універсальною протекторною системою, може бути однією з основних причин формування перехресної стійкості рослин до стресорів різної природи [99-100].

Індукування антиоксидантної системи дією на рослинні об'єкти екзогенних активних форм кисню (АФК) видається цілком закономірним. Відомо, що у прокаріотів H_2O_2 може окислювати тіольні групи безпосередньо в білках – факторах регуляції транскрипції (наприклад, Оху R) [101]. У еукаріотичних організмів, в т.ч. рослин, механізм регуляції транскрипційної активності за участю АФК складніший і включає комплекс білків і пептидів [102]. У той же час у різних груп організмів прямі або опосередковані модифікації цистеїнових залишків факторів регуляції транскрипції можуть разом з фосфорилуванням забезпечувати функціонування комплексних сигнальних механізмів [103]. З іншого боку, пероксид водню може інактивувати тирозинові фосфатази, окислюючи залишок цистеїну до сульфенової кислоти, а також активувати шляхом окислювальної модифікації амінокислот різні типи протеїн-фосфатаз, що сприяє підтриманню білків у фосфорильованому стані. Кінцевими цілями такого регулювання можуть бути транскрипційні фактори, що регулюють експресію генів антиоксидантних ферментів.

Накопичена досить багата феноменологія ефектів підвищення активності антиоксидантних ферментів і посилення експресії відповідних генів в клітинах рослин при дії пероксиду водню та інших агентів окислювального стресу. Так, обробка зрізаних листків арабідопсису 10 мМ H_2O_2 викликала збільшення

активності каталази [104]. Агент окислювального стресу метилвіологен викликав підвищення кількості транскриптів цитозольної аскорбатпероксидази в листках шпинату, проте вміст мРНК хлоропластних форм ферменту при цьому не змінювався [105]. Порівняно недавно було встановлено, що активація експресії гена аскорбатпероксидази *APX2* в листі арабідопсиса відбувається за участю позаклітинного пулу H_2O_2 [106].

Разом з тим, учасники трансдукції сигналу пероксиду водню досліджені недостатньо. Останнім часом отримано відомості про участь транскрипційного фактора JIN1/MYC2 в передачі сигналів NO [107], а також жасмонової і абсцизової кислот [108-109], функціонально пов'язаних з АФК [110]. У зв'язку з цим можна припустити, що цей білок задіяний в трансдукції в генетичний апарат і сигналів пероксиду водню, в тому числі тих, які регулюють стан стрес-протекторних систем.

Для перевірки цієї робочої гіпотези порівнювали реакцію компонентів ферментативної антиоксидантної системи рослин арабідопсису дикого типу (*Col-0*) і мутантів *jin1* на обробку пероксидом водню і наступну дію сольового стресу.

В експериментах використовували 5-тижневі рослини *Arabidopsis thaliana* L. дикого типу (*Col-0*) і мутантної лінії *jin1*, дефектних за геном JIN1, що кодує білок транскрипційний фактор JIN1/MYC2. Рослини вирощували у водній культурі на середовищі Хогланда з модифікаціями [111] при температурі 22/17 °C (день/ніч), освітленні 6000 лк і фотоперіоді 10 год.

Пероксид водню в кінцевій концентрації 0,25 мМ вносили в живильне середовище і інкубували на ньому рослини протягом 24 год. Концентрацію H_2O_2 вибирали на підставі попередніх дослідів (результати не наводяться).

Після інкубації на середовищі з пероксидом водню рослини переносили на живильну суміш без H_2O_2 і частину з них піддавали сольовому стресу додаванням 200 мМ NaCl. Через 24 год. після інкубації в присутності хлориду натрію рослини переносили на звичайне живильне середовище.

Біомасу рослин визначали звичайним гравіметричним методом перед початком обробки пероксидом водню, через 1 добу після припинення екзогенного впливу H_2O_2 та/або через 1 добу після сольового стресу.

Для біохімічних аналізів використовували пластинки зрілих листків прикореневої розетки. Активність антиоксидантних ферментів визначали за методиками, докладно описаними раніше [112].

У звичайних умовах ростові характеристики рослин арабідопсису дикого типу і мутантів *jin1* майже не відрізнялися (табл. 4.1). Внесення пероксиду водню в живильне середовище збільшувало приріст надземної частини рослин дикого типу і викликало схожу тенденцію у рослин *jin1* (табл. 4.1).

Таблиця 4.1 – Приріст біомаси рослин арабідопсису (мг/рослину за 96 год.)

Варіант	Без сольового стресу	NaCl, 200 мМ, 24 год.
<i>Col-0</i> (контроль)	40,5 ± 1,6	19,5 ± 0,7
<i>Col-0</i> (H ₂ O ₂ , 0,25мМ)	39,9 ± 1,9	32,7 ± 1,1
<i>jin1</i> (контроль)	37,8 ± 1,2	12,2 ± 0,6
<i>jin1</i> (H ₂ O ₂ , 0,25мМ)	37,4 ± 1,2	11,4 ± 0,8

Вплив сольового стресу інгібував приріст біомаси рослин обох генотипів, при цьому негативний вплив засолення на рослини генотипу *jin1* було більш вираженим у порівнянні з рослинами дикого типу. Попередня обробка рослин *Col-0* пероксидом водню помітно знижувала подальшу ростінгібуючу дію солі. У той же час пероксид водню не чинив істотного впливу на ріст мутантів *jin1* при сольовому стресі (табл. 4.1).

Активність СОД у рослин *jin1* в звичайних умовах була трохи нижчою, ніж у рослин дикого типу (табл. 4.2). Під впливом обробки H₂O₂ у рослин дикого типу активність ферменту підвищувалася. Цей ефект спостерігався і через 24 год. після перенесення на живильне середовище без пероксиду водню. У той же час обробка пероксидом водню не чинила достовірного впливу на активність СОД у мутантів *jin1*.

Сольовий стрес викликав зниження активності СОД, особливо помітне у рослин *jin1*. Попередня обробка пероксидом водню істотно зменшувала прояв

ефекту зниження активності СОД при стресі у рослин дикого типу, але не у мутантів *jin1* (табл. 4.2).

Активність каталази в розеткових листках в звичайних умовах у рослин двох генотипів істотно не відрізнялася (табл. 4.2). За відсутності сольового стресу пероксид водню не впливав на активність ферменту у рослин дикого типу і мутантів *jin1*.

Після сольового стресу виявлялася тенденція до невеликого зниження активності каталази у рослин дикого типу і достовірне зменшення активності ферменту у мутантів *jin1*. Передобробка пероксидом водню сприяла збереженню близьких до значень контролю величин активності каталази у рослин дикого типу при сольовому стресі і не впливала на цей показник у рослин генотипу *jin1* (табл. 4.2).

Активність гваяколпероксидази в листках рослин обох генотипів у звичайних умовах майже не відрізнялася (табл. 4.2). Обробка пероксидом водню викликала підвищення активності ферменту у рослин дикого типу в 1,5 рази. У мутантів *jin1* під впливом H_2O_2 також відзначалося підвищення активності гваяколпероксидази, проте воно було менш істотним порівняно з таким у рослин дикого типу. Схожа картина спостерігалася і через 24 год. після перенесення рослин на середовище без пероксиду водню.

У рослин дикого типу після сольового стресу спостерігалася підвищення активності гваяколпероксидази, а у мутантів *jin1* такого ефекту не виявлялося (табл. 4.2). У рослин *Col-0*, попередньо оброблених пероксидом водню, при сольовому стресі активність ферменту була значно вищою, ніж у необроблених. У той же час у рослин *jin1*, оброблених пероксидом водню, активність гваяколпероксидази при сольовому стресі слабо відрізнялася від такої у необроблених.

Таблиця 4.2 – Активність антиоксидантних ферментів у листках рослин арабідопсису

Варіант	Через 24 год. після обробки H_2O_2	Через 24 ч після переносу на живильне середовище без H_2O_2	Через 24 год. після перенесення на живильне середовище без H_2O_2 з додаванням 200 мМ NaCl
Супероксиддисмутаза (умов. од. / г сухоїмаси · хв.)			
<i>Col-0</i> (контроль)	78,4 ± 2,6	81,8 ± 2,4	50,5 ± 2,5
<i>Col-0</i> (H_2O_2 , 0,25мМ)	110,2 ± 2,8	122,5 ± 3,2	82,5 ± 3,0
<i>jin1</i> (контроль)	72,2 ± 2,8	71,1 ± 2,1	37,2 ± 1,4
<i>jin1</i> (H_2O_2 , 0,25мМ)	81,1 ± 3,1	60,5 ± 2,5	36,6 ± 2,0
Каталаза (ммоль H_2O_2 / г сухоїмаси · хв.)			
<i>Col-0</i> (контроль)	33,3 ± 1,3	33,6 ± 1,2	28,2 ± 1,0
<i>Col-0</i> (H_2O_2 , 0,25мМ)	34,0 ± 0,8	34,4 ± 1,8	35,5 ± 1,2
<i>jin1</i> (контроль)	34,2 ± 1,4	33,2 ± 1,5	26,5 ± 1,5
<i>jin1</i> (H_2O_2 , 0,25мМ)	31,5 ± 1,5	31,3 ± 1,3	25,3 ± 1,1
Гваяколпероксидаза (умов. од. / г сухоїмаси · хв.)			
<i>Col-0</i> (контроль)	398 ± 8	461 ± 11	613 ± 15
<i>Col-0</i> (H_2O_2 , 0,25мМ)	594 ± 14	619 ± 14	817 ± 17
<i>jin1</i> (контроль)	353 ± 7	343 ± 11	351 ± 9
<i>jin1</i> (H_2O_2 , 0,25мМ)	422 ± 12	402 ± 9	399 ± 13

Отримані нами результати свідчать про причетність транскрипційного фактора JIN1/MYC2 до трансдукції сигналу пероксиду водню в генетичний апарат клітини. Для з'ясування механізмів реалізації цих ефектів доцільні подальші дослідження реакції на пероксид водню поряд з мутантами *jin1* інших генотипів арабідопсису, дефектних за іншими ланками передачі жасмонатного сигналу. Такі порівняльні дослідження дозволять пов'язати відмінність реакції мутантів *jin1* на

пероксид водню саме є транскрипційним фактором JIN1, а не з можливою опосередкованою участю жасмонату в реалізації ефектів пероксиду водню.

Поряд з АФК в регуляції активності антиоксидантних ферментів і вмісту низькомолекулярних антиоксидантів може брати участь і оксид азоту як внутрішньоклітинний посередник. Ефекти NO можуть бути зумовлені прямою посттрасляційною модифікацією молекул ферментативних білків і впливом на експресію відповідних генів.

Добре відомо, що стійкість рослин до різних абіотичних стресорів може бути індукована обробкою донорами оксиду [113]. Показано, що під впливом цих сполук можлива активація стрес-протекторних систем, зокрема системи антиоксидантного захисту [114].

При дослідженні NO-залежних фізіологічних процесів у рослин як донори NO найчастіше використовують нітропрусид натрію, рідше S-нітрозоглутатіон (GSNO) і S-нітрозо-N-ацетилпеніциламін [102]. У той же час слабо вивчена можливість індукування стійкості рослин до стресових факторів екзогенними нітратом і L-аргініном, які є природними субстратами для ферментативних реакцій утворення NO.

У зв'язку з цим, одним із завдань роботи було дослідження впливу нітрату і L-аргініну на активність антиоксидантних ферментів в коренях етіольованих проростків та їх теплостійкість.

Для досліджень використовували чотиридобові (на момент початку експерименту) етіольовані проростки м'якої озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Досконала, вирощені за температури 18-20 °C на очищеній водопровідній воді. У середовище інкубації коренів додавали нітрат натрію (1-50 мМ) або L-аргінін (0,2-20 мМ) і витримували проростки протягом 24 год.

Для визначення теплостійкості проростків їх піддавали пошкоджуючому прогріванню у водяному ультратермостаті при температурі $(46,0 \pm 0,1)$ °C протягом 10 хв. Після цього проростки всіх варіантів переносили на очищену водопровідну воду. Через 3 доби після впливу пошкоджуючого прогріву оцінювали відносну виживаність проростків.

Активність антиоксидантних ферментів визначали за методиками, докладно описаними раніше [112].

Інкубація проростків на розчинах нітрату натрію в концентраціях 5, 20 і 50 мМ протягом 24 год. викликала підвищення їх теплостійкості (табл. 4.3). Найбільш істотний позитивний вплив виявлявся за обробки NaNO_3 в концентрації 20 мМ. Протекторна дія L-аргініну спостерігалася при використанні концентрацій 1, 5 і 20 мМ; найбільш вираженим був ефект інкубації в 5 мМ розчині (табл. 4.3). У зв'язку з цим в подальших експериментах були використані нітрат натрію і L-аргінін в концентраціях 20 і 5 мМ відповідно.

Таблиця 4.3 – Концентраційна залежність впливу нітрату натрію і L-аргініну на теплостійкість проростків пшениці (виживаність (%) після 10 хв. прогріву при 46 °C)

Нітрат натрію		L-аргінін	
Концентрація, мМ	Виживаність, %	Концентрація, мМ	Виживаність, %
0	$44,5 \pm 1,4$	0	$44,5 \pm 1,4$
1	$48,8 \pm 1,6$	0,2	$49,5 \pm 1,8$
5	$59,9 \pm 1,7$	1	$59,8 \pm 1,6$
20	$66,7 \pm 2,2$	5	$64,4 \pm 1,6$
50	$63,4 \pm 1,8$	20	$60,8 \pm 2,2$

Після 24-годинної обробки коренів нітратом активність СОД в них підвищувалася, але незначно, більш помітно активність ферменту зростала під впливом L-аргініну (табл. 4.4).

Таблиця 4.4 – Активність СОД, каталази і гваяколпероксидази в коренях проростків пшениці

Варіант	Активність СОД (умов. од. / (мг білка хв.))	Активність каталази (ммоль H ₂ O ₂ / (мг білка хв.))	Активність гваяколпероксидази, (умов. од. / (мг білка хв.))
1 – контроль	19,6 ± 0,46	0,86 ± 0,02	110 ± 2,5
2 – NaNO ₃ (20 мМ)	21,8 ± 0,48	1,04 ± 0,01	147 ± 3,8
5 – L-аргінін (5 мМ)	23,1 ± 0,50	1,16 ± 0,02	110 ± 3,0
6 - NaNO ₃ (20 мМ) + L-аргінін (5 мМ)	21,7 ± 0,39	1,00 ± 0,02	107 ± 2,7

Обробка коренів проростків обома джерелами оксиду азоту – нітратом і особливо L-аргініном – викликала підвищення активності каталази (табл. 4.4). Під впливом нітрату в коренях збільшувалася активність гваяколпероксидази, L-аргінін такого ефекту не виявляв (табл. 4.4).

Отже, встановлено, що екзогенні нітрат і L-аргінін, що можуть бути джерелами оксиду азоту, здатні індукувати теплостійкість проростків пшениці. Однією з причин такого ефекту є активація під впливом донорів оксиду азоту антиоксидантних ферментів.

В останні роки активно досліджується участь сірководню як ймовірного нового сигнального посередника в регуляції окислювально-відновного статусу рослинних клітин в стресових умовах. Припускають, що одним з прямих механізмів впливу сірководню на стан білків є S-сульфгідрування їх тіольних груп ($-S-H \rightarrow -S-S-H$) [103]. Однак рослинні білки-мішені, які можуть зазнавати такої модифікації, залишаються практично невивченими. Також є припущення, що вплив сірководню на редокс-гомеостаз може бути опосередкований посиленням синтезу глутатіону [103].

В цілому механізми позитивного впливу донора сірководню на функціонування АОС рослин пояснити поки що складно. Не виключено, що його позитивний вплив на АОС є не прямим ефектом, а опосередкований дією на інші протекторні системи. Проте, накопичується певна феноменологія впливу сірководню на функціонування АОС в рослинних клітинах.

У зв'язку з цим оцінювали вплив донора сірководню NaHS на стійкість проростків пшениці до осмотичного стресу і функціонування ферментативної антиоксидантної системи та вміст низькомолекулярних антиоксидантів антоціанів. Можливість індукування накопичення останніх дією донорів сірководню у зв'язку зі змінами посухостійкості рослин досі залишалася не дослідженою.

Експерименти проводили на етіюльованих проростках озимої пшениці (*Triticum aestivum* L., сорт Досконала). Насіння знезаражували протягом 30 хв. 6 %-ним розчином перексиду водню і ретельно промивали дистильованою водою.

У варіантах з осмотичним стресом насіння протягом чотирьох діб пророщували на 12 %-ному розчині непроникного осмотика ПЕГ 6000 за температури 22 °С. У контрольному варіанті насіння пророщували на дистильованій воді. У варіантах з обробкою донором сірководню свіжоприготовані розчини NaHS у кінцевих концентраціях 0,1 мМ; 0,5 мМ і 1 мМ вносили у середовище пророщування насіння у першу і третю добу досліду. Через 4 доби пророщування насіння вимірювали довжину пагонів і коренів, визначали масу проростків та біохімічні показники.

Для біохімічних аналізів використовували пагони проростків. Активність антиоксидантних ферментів – цитозольних СОД (КФ: 1.15.1.1), каталази (КФ: 1.11.1.6) і гваяколпероксидази (КФ: 1.11.1.7) – визначали за методиками, описаними раніше [112].

Для визначення вмісту антоціанів наважку рослинного матеріалу гомогенізували в 1 %-ному розчині HCl в метанолі [115]. Після центрифугування гомогенату при 8000 g протягом 15 хв. визначали світлопоглинання супернатанту при 530 нм.

За звичайних умов обробка гідросульфідом натрію помітно не впливала на ростові показники проростків пшениці та їх біомасу (табл. 4.5). За умов росту проростків на 12 %-ному розчині ПЕГ 6000 відзначалося істотне зменшення розмірів коренів і особливо пагонів, а також біомаси проростків. При цьому обробка NaHS в концентраціях 0,1 мМ і 0,5 мМ помітно зменшувала інгібуючий вплив осмотика на ріст пагонів і накопичення біомаси проростків (див. табл. 4.5). Достовірний вплив донора сірководню на ріст коренів при осмотичному стресі спостерігався у концентрації 0,5 мМ. При використанні вищої концентрації (1 мМ) позитивна дія NaHS на ріст проростків проявлялася слабше.

Таблиця 4.5 – Морфометричні показники проростків пшениці

Варіант	Довжина пагона, мм	Довжина кореня, мм	Маса проростка, мг
Нормальне зволоження			
Контроль	47,3 ± 1,1	74,8 ± 1,8	85,0 ± 1,5
NaHS, 0,1 мМ	47,4 ± 1,4	75,0 ± 2,0	84,2 ± 1,6
NaHS, 0,5 мМ	49,0 ± 1,2	72,0 ± 1,5	85,3 ± 1,7
NaHS, 1 мМ	45,5 ± 1,0	69,6 ± 1,9	82,1 ± 2,3
ПЕГ 6000, 12 %			
Контроль	22,0 ± 0,6	57,5 ± 1,5	49,0 ± 1,0
NaHS, 0,1 мМ	28,3 ± 0,8	61,0 ± 1,2	57,9 ± 1,2
NaHS, 0,5 мМ	29,0 ± 0,5	66,7 ± 1,4	58,3 ± 1,3
NaHS, 1 мМ	26,2 ± 0,8	59,6 ± 1,6	55,5 ± 2,0

Зважаючи на те, що найбільш помітний позитивний вплив на ростові показники проростків за умов осмотичного стресу чинила обробка гідросульфідом натрію у концентрації 0,5 мМ саме її використовували у подальших експериментах зі з'ясування впливу донора H_2S на функціонування протекторних систем.

Обробка проростків NaHS достовірно не впливала на активність СОД (табл. 4.6). Осмотичний стрес спричиняв зниження активності ферменту. За дії осмотика активність СОД під впливом донора сірководню мала тенденцію до підвищення, але цей ефект не був достовірним при $P \leq 0,05$.

Таблиця 4.6 – Вплив донора сірководню та осмотичного стресу на активність антиоксидантних ферментів і вміст антоціанів у проростках пшениці

Варіант	СОД, відн. од. / (г сухої речовини · хв.)	(Каталаза, мМ H_2O_2 / (г сухої речовини · хв.)	Гваяколпероксидаза, відн. од. / (г сухої речовини · хв.)	Антоціани (A_{530} / г сухої речовини)
контроль	$98,2 \pm 3,8$	$10,6 \pm 0,2$	$8,52 \pm 0,18$	$0,85 \pm 0,03$
NaHS (0,5 мМ)	$90,0 \pm 4,0$	$11,9 \pm 0,25$	$10,24 \pm 0,20$	$1,10 \pm 0,02$
ПЕГ (12 %)	$71,2 \pm 4,8$	$8,1 \pm 0,15$	$8,00 \pm 0,20$	$0,51 \pm 0,01$
NaHS (0,5 мМ) + ПЕГ (12 %)	$78,8 \pm 4,6$	$9,6 \pm 0,2$	$9,40 \pm 0,22$	$0,66 \pm 0,03$

Під впливом гідросульфиду натрію активність каталази у проростках пшениці підвищувалася (табл. 4.6). За обробки ПЕГ 6000 активність ферменту знижувалася. При цьому у варіанті з обробкою донором сірководню вона залишалася близькою до величин контролю.

Активність гваяколпероксидази у пагонах проростків під впливом донора сірководню підвищувалася (табл. 4.6). За умов осмотичного стресу, спричинюваного ПЕГ 6000, активність ферменту істотно не змінювалася. Обробка NaHS за таких умов сприяла її підвищенню.

Вміст антоціанів у проростках пшениці під впливом донора сірководню дещо підвищувався за звичайних умов (табл. 4.6). За дії осмотичного стресу він помітно зменшувався, що може бути зумовлено їх окиснювальною деградацією. При цьому обробка проростків NaHS сприяла стабілізації їх пулу.

Таким чином, обробка гідросульфідом натрію спричиняла підвищення стійкості проростків до осмотичного стресу. Цей ефект може бути зумовлений позитивним впливом донора сірководню на окремі компоненти антиоксидантної системи: ферментативні антиоксиданти – каталазу і гваяколпероксидазу, а також накопичення низькомолекулярних антиоксидантів антоціанів.

ВИСНОВКИ

1. Обґрунтовано доцільність проведення альгофлористичних досліджень заплавних водойм у наступних напрямках:

- моніторингові роботи з вивчення складу, інтенсивності розвитку, сезонної динаміки фонових видів. Подібна інформація є показником стабільності режиму досліджених водойм; дає досить репрезентативну оцінку впливу комплексу факторів, в тому числі антропогенного характеру.

- виявлення раритетних і нових видів, опис біотопів, складання аутоекологічних характеристик, з метою складання червоних списків або кадастрів рідкісних видів водоростей.

2. Досліджено флору заплавних водойм долини р. Сіверський Донець, у її складі виявлено 59 видів судинних рослин з 44 родів, 28 родин, 3 класів і 2 відділів; провідними родинами є *Cyperaceae*, *Lamiaceae* і *Lemnaceae*. Специфічною рисою гідрофільних комплексів є значна частка однодольних рослин; переважання довгокореневищних, вегетативно рухливих безрозеткових багаторічних рослин (більшість з яких гемікриптофіти); формування флори за рахунок широкоареальних плюризональних циркумполярних і євро-азійських видів.

3. Встановлено, що екологічна структура флори заплавних водойм свідчить про процеси евтрофування, в тому числі внаслідок значного антропогенного впливу на заплавні водойми досліджуваної території. Співвідношення груп рослин за характером перебігу життєвого циклу вказує на їх розвиток в умовах динамічних прибережних і заболочених екотопів з постійною зміною екофаз і екоперіодів.

4. Розроблена узагальнена інформаційна модель бази гідробіологічних даних, яка складається з двох типів таблиць: таблиць-довідників умовно-постійного призначення, необхідних для точної рубрикації збережених показників, і інформаційних таблиць з первинними результатами спостережень в період експедиційних досліджень. Сукупності кількісних гідробіологічних показників,

визначених для кожного вимірювання, ставиться у відповідність деяка множина гідрометеорологічних, гідрологічних і гідрохімічних даних, пов'язаних з точками і часом взяття проби.

5. Досліджено мезо-гігрофільні угруповання фанерофітного типу з домінуванням *Alnus glutinosa* долини р. Мерло (в межах Харківської області). На підставі результатів фітоіндикаційного аналізу встановлено, що досліджені угруповання репрезентують евтрофні заболочені ліси, але носять більш мезофітний характер ніж вільшняки в заплавах річок Псел і Ворскла, а за показниками кислотного режиму (і в деяких випадках загальносольового) наближаються до заболочених сфагнових вільхових лісів.

6. У флорі мезо-гігрофільних угруповань фанерофітного типу виявлено 61 вид судинних рослин, частина з яких потребує рівномірно стійкого зволоження коревмісного шару ґрунту, інші - витримують помірно нерівномірне зволоження. Специфікою флори є переважання у видовому складі видів, що характерні для кислих, доволі багатих і багатих ґрунтів з дуже незначним вмістом карбонатів, але забезпечених мінеральним азотом.

7. Підтверджено, що флора суходільних луків Зміївсько-Валківсько-Дергачівського району Середньоруської провінції досить різноманітна; у її складі виявлено 183 види вищих судинних рослин, що відносяться до 34 родин. За основними пропорціями флора досліджених ділянок досить типова для флори суходільних луків Північно-східного лісостепу України, значною мірою трансформованих.

8. Встановлено, що ліхенобіота рослинних угруповань крейдяних відслонень досить різноманітна та нараховує 96 видів лишайників і 2 види ліхенофільних грибів. Більшість виявлених рідкісних видів лишайників були приурочені до вапняків, кабонатних ґрунтів та здерев'янілих стовбурів напівчагарничків (*Thymus calcareus*, *Artemisia hololeuca*, *Hyssopus cretaceus*), що ростуть виключно на крейдяних відслоненнях.

9. Досліджено флору залізниць м. Харкова, для якої характерні наступні риси: збіднення видового складу, специфічність спектру провідних родин та родів;

наявність у флорі великої кількості ергазіофітофітів та ефемерофітів; домінування трав'янистих монокарпиків; переважання широкоареальних видів; зменшення частки гідрофільних видів та збагачення ксерофільними.

10. У досліджуваних діапазонах чинників (освітленість 2-8 клк, солоність 1-4 М NaCl, KNO₃ 0-80 мг/л, K₂HPO₄ 0-10 мг/л) поживні речовини (азот і фосфор) сильніше впливають на продуктивність культури *D. salina* за кількістю клітин і накопичення β-каротину, ніж солоність та освітленість.

11. Комбінована висока солоність та освітленість мають власний, окремий від дефіциту поживних речовин, але менший індукуючий ефект на накопичення β-каротину, але цей ефект може бути опосередкований впливом цих факторів на поглинання поживних речовин клітинами.

12. Вплив окремо солоності та освітленості на кількість клітин та кількість внутрішньоклітинного β-каротину залежить від поживних речовин та попередньої забезпеченості інокуляту ними.

13. Обробка рослин арабідопсису і пшениці екзогенним пероксидом водню, донорами оксиду азоту (L-аргінін, нітрат), а також донором сірководню (гідросульфід натрію) спричиняє підвищення їх стійкості до гіпертермії, осмотичного і сольового стресів.

14. Принаймні частково позитивний ефект сигнальних сполук пояснюється їх здатністю активувати антиоксидантну систему рослин, причетну до стійкості рослин до дії стресорів різної природи.

ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАННЯ

1. Никаноров А.М. Гидрохимия / А.М. Никаноров. – СПб: Гидрометеоиздат, 2001. – 444 с.
2. Водно-болотні угіддя України. Довідник / [під ред. Г.Б. Марушевського, І.С. Жарук]. – К.: Чорноморська програма Ветландс Інтернешнл, 2006. – 312 с.
3. Вассер С.П. Водоросли. Справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк [и др.]. – Киев: Наукова думка, 1989. – 608 с.
4. Общая и экспериментальная альгология / Т.В. Догадина, В.П. Комаристая, О.С. Горбулин, А.Н. Рудась. – Харьков: ХНУ им. В.Н. Каразина, 2013. – 148 с.
5. Комулайнен С.Ф. Структурно – функциональная организация речного фитоперифитона как экотонного сообщества / С.Ф. Комулайнен // Тез. докл. VIII съезда ВГБО: – Калининград, 2001. – Т.1. – С. 182 – 183.
6. Водна Рамкова Директива ЄС 2000/60/EC Water Framework Directive 2000/60/EC: Основні терміни та їхнє визначення / [Підгот. Алієв К.; Пер. Лозанський В.]. – К.: Б.в., 2006. – 240 с.
7. Шарипова М.Ю. Водоросли экотонных сообществ : [монография] / М.Ю. Шарипова. – Уфа: РИО БашГУ, 2006. – 182 с.
8. Догадина Т.В. Водоросли естественных стоячих водоемов бассейна р. Сев. Донец / Т.В. Догадина // Вестник Харьк. ун-та, № 308. Флора и растительность среднего течения р. Сев. Донец и вопросы ее охраны. – Харьков: Изд-во ХГУ ИО «Вища школа», 1987. – С. 28 – 32.
9. Догадина Т.В. Фоновые виды водорослей разнотипных водоемов Гомольшанского природного парка / Т.В. Догадина, О.С. Горбулин // Биол. исследования на природоохр. территориях и биол. стационарах: Тез. докл. Юбилейной конф., посвящ. 85-летию биол. ст-ции Харьк. гос. ун-та. – Харьков: ХГУ, 1999. – С. 49 – 50.

10. Горбулин О.С. Комплексы доминантных форм фитопланктона разнотипных водоемов / О.С. Горбулин. – Альгология. – 2012. – Т. 22, № 3. – С. 303 – 315.
11. Sieminska J. Red list of algae in Poland // Red list of plants and fungi in Poland / Ed. Z. Mirek, K. Zarzycki, W. Wojewoda, Z. Szelag. – Krakow, 2006. – P. 37 – 52.
12. Комулайнен С.Ф. Пресноводные водоросли в Красных книгах: состояние и проблемы / С. Ф. Комулайнен // Материалы по ведению Красной книги Республики Карелия. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. – (Труды КарНЦ РАН. N 1). – (Биогеография; вып. 8). – С. 57 – 61.
13. Новосельцев В.Н. Техногенное загрязнение речных экосистем / В.Н. Новосельцев, И.Б. Бесфамильный, Б.М. Кизяев [и др.]. – М.: Научный мир, 2002. – 140 с.
14. Gorbulin O.S. *Xanthophyta* / O.S. Gorbulin // Algae of Ukraine [Ed. by P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo]. – Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G., 2006. – Vol. 1. – P. 383 – 450.
15. Материалы Харьковского отдела Географического общества Украины. – Вып. VIII: Харьковская область. Природа и хозяйство. – Харьков: Изд-во ХГУ, 1971. – С. 52.
16. Папченков В.Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины: Проект / В.Г. Папченков, А.В. Щербаков, А.Г. Лапиров. – Рязань, 2003. – 21 с.
17. Голубев В.Н. Принцип построения и содержания линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений / В.Н. Голубев // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1972. – Т. 72, № 6. – С. 72 – 80.
18. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л.Г. Раменский. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
19. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Системный подход к изучению флоры / Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух // «Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики»: Мат-лы II раб. совещ. по сравнит. флористике (г. Неринга, 1983 г.). – Л.: Наука, 1987. – С. 30 – 36.

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

21. Meusel H. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora / H. Meusel, E. Jäger, E. Weinert. – Jena: Fischer, 1965. – 583 s.

22. Голуб В.М. Структурно-порівняльний аналіз флори водних макрофітів Правобережного Лісостепу України / В.М. Голуб // Укр. ботан. журн. – 1998. – Т. 55, № 1. – С. 57 – 62.

23. Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис / А.И. Кузьмичев. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 216 с.

24. Дубина Д.В. Географічна структура флори водойм України / Д.В. Дубина, Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Укр. ботан. журн. – 1984. – Т. 41, № 6. – С. 1 – 7.

25. Kazarinova G.O. Geographical analysis of higher aquatic flora of Seversky Donets valley / G.O. Kazarinova // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2014. – Вип. 20, № 1100. – С. 295 – 299.

26. Чорна Г.А. Флора водойм і боліт Лісостепу України. Судинні рослини / Г.А. Чорна. – К.: Фітосоціоцентр, 2006. – 184 с.

27. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И.Г. Серебряков // Полевая геоботаника. – М.–Л: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146 – 205.

28. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды / Д.В. Дубына, С. Гейны, З. Гроудова и др.; [под ред. С. Гейны, К.М. Сытника]. – К.: Наук. думка, 1993. – 434 с.

29. Шайтура С.В. Геоинформационные системы и методы их создания / С.В. Шайтура. – М.: МосГУГК, 1998. – 252 с.

30. Айвазян С.А. Инструменты статистического анализа данных / С.А. Айвазян, В.С. Степанов // Мир ПК. – 1997. – № 8. – С. 32 – 41.

31. Айвазян С.А. Программное обеспечение по статистическому анализу данных: методология сравнительного анализа и выборочный обзор рынка [Электронный ресурс] / С.А. Айвазян, В.С. Степанов // ТВП (Теория Вероятностей

и ее Применения). – 1997. – Режим доступа до ресурсу: <http://www.cemi.rssi.ru/rus/publicat/e-pubs/ep97001t.htm>.

32. Дейт К. Введение в системы баз данных / К. Дейт. – Киев: Диалектика, 1998. – 784 с.

33. Дідух Я. П. Біотопи лісової та лісостепової зон України / Я. П. Дідух, Т. В. Фіцайло, І. А. Коротченко [та ін.], ред. чл.-кор. НАН України Я. П. Дідух. – Київ: ТОВ «МАКРОС», 2011. – 288 с.

34. Фіцайло Т.В. Синфітоіндикаційна характеристика лісової рослинності Правобережного Київського Лісостепу / Т.В. Фіцайло // Укр. фітоцен. зб. – Київ, 2003. – Сер. С, вип. 1 (20). – С. 74 – 82.

35. Філатова О.В. НПП Слобожанський / О.В. Філатова, Н.Б. Саїдахмедова, О.В. Клімов // В кн.: Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.2. Національні природні парки / Під ред. В.А. Онищенка і Т.Л. Андрієнко. – Київ: Фітосоціоцентр, 2012. – С. 486 – 495.

36. Горелова Л. Н. Флора и растительность в районе северного течения р. Северский Донец / Л. Н. Горелова // Вестн. Харьк. ун-та. – 1987. – № 308. – С. 8 – 16.

37. Саїдахмедова Н.Б. НПП Гомільшанські ліси / Н.Б. Саїдахмедова, О.В. Філатова, О.В. Клімов, О.В. Прилуцький, О.Ю. Акулов, А.П. Біатов // В кн.: Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 2. Національні природні парки / Під ред. В.А. Онищенка і Т.Л. Андрієнко. – Київ: Фітосоціоцентр, 2012. – С. 191 – 205.

38. Гончаренко І. В. Аналіз рослинного покриву північно-східного Лісостепу України / І. В. Гончаренко // Укр. фітоцен. зб. – Київ: Фітосоціоцентр, 2003. – Сер. А, Вип. 1 (19). – 203 с.

39. Стецюк Н.О. Оцінка методом фіто індикації екологічної диференціації рослинного покриву пониззя Ворскли / Н.О. Стецюк, О. М. Байрак // Укр. фітоцен. зб. – К., 1997. – Сер. С, Вип. 2 (15). – С. 35 – 46.

40. Дідух Я.П. Екофлора України / Я.П.Дідух, П.Г.Плюта, В.М. Єрмоленко [та ін.], відп. редактор Я. П. Дідух. – Т. І. – Київ: Фітосоціоцентр, 2000. – 284 с.

41. Горелова Л.Н. Растительный покров Харьковщины: Очерк растительности, вопросы охраны, аннотированный список сосудистых растений / Л.Н. Горелова, А.А. Алехин. – Харьков: Изд. центр ХНУ им. В. Н. Каразина, 2002. – 231 с.
42. Дідух Я.П. Геоботанічне районування України та суміжних територій / Я.П. Дідух, Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Укр. Ботан. журн. – 2003. – №1. – С. 60 – 67.
43. Полевая геоботаника. – Л.: Наука. – Т.I – V. – 1959 – 1976.
44. Программа и методика биогеоценологических исследований / отв. ред. Н. В. Дылис. – М.: Наука, 1974. – 404 с.
45. Толмачев А. И. О некоторых соотношениях во флорах земного шара / А. И. Толмачев // Вестн. Ленинград. ун-та: Сер. Биол. – 1970. – Вып. 3. – № 15. – С. 62–74.
46. Бельгард, А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард. – К: Изд-во Киевского гос. университета им. Т. Г. Шевченко, 1950. – 263 с.
47. Mosyakin S.L. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S.L. Mosyakin, M.M. Fedoronchuk. – Kiev: M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 1999. – 345 p.
48. Афанасьев Д.Я. Природні луки УРСР. Рослинність УРСР / Д. Я. Афанасьев. – К.: Наук. думка, 1968. – 225 с.
49. Балашев Л.С. Типология лугов Украины и их рациональное использование / Л. С. Балашев, Л. М. Сипайлова, В. А. Соломаха, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. – К.: Наук. думка, 1988. – 225 с.
50. Громакова А.Б. Новые местонахождения редких видов лишайников в Харьковской области / А.Б. Громакова // Вісник ХНУ ім. В.Н. Каразіна. Серія: Біологія. – Харків. – 2006. – № 729, вип. 3. – С. 25 – 31.
51. Громакова А.Б. Лишайники ботанического заказника «Волчанский» (Харьковская область, Украина) / А.Б. Громакова // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: Біологія. – 2011. – № 947, вип.13. – С. 57 – 62.

52. Громакова А.Б. Нові та рідкісні для Лівобережної України види лишайників із крейдяних відслонень / А.Б. Громакова // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 5. – С. 664 – 668.

53. Громакова А.Б. Нові та рідкісні для Лівобережної України лишайники та ліхенофільні гриби з басейну річки Сіверський Донець / А.Б. Громакова // Чорноморськ. бот. ж. – 2014. – Т. 10, № 4. – С. 506 – 514.

54. Kondratyuk S.Y. *Agrestia zerovii* sp. nov. (*Megasporaceae*, lichen-forming *Ascomycetes*), a new species from eastern-south Europe proved by phylogenetic analysis / S.Y. Kondratyuk, A.B. Gromakova, A.Y. Khodosovtsev, J.A. Kim, A.S. Kondratyuk, J.-S. Hur // *Studia bot. Hung.* – 2015. – Vol. 46, iss. 2. – P. 69 – 94.

55. Gromakova A.B., Kondratyuk S.Y. *Involucropyrenium breussii* (*Verrucariaceae*, lichen-forming *Ascomycota*), a new lichen species from chalk soil of Eastern Ukrainian steppes / A.B. Gromakova, S.Y. Kondratyuk // *Acta Bot. Hung.* – 2017. – Vol. 50, iss. 3–4. – P. 335 – 342.

56. Haji Moniri M. New members of the *Megasporaceae* (*Pertusariales*, lichen-forming *Ascomycota*): *Megaspora iranica* spec. nova and *Oxneriaria* gen. nova. / M. Haji Moniri, A.B. Gromakova, L. Lőkös, S.Y. Kondratyuk // *Acta Bot. Hung.* – 2017. – Vol. 50, iss. 3 – 4. – P. 343 – 370.

57. Кондратюк С.Я. Індикація стану навколишнього середовища України за допомогою лишайників / С. Я. Кондратюк. – К.: Наук. думка, 2008. – 335 с.

58. Громакова А.Б. Рід *Didymellopsis* (Sacc.) Clem. & Shear (*Xanthopyreniaceae*, *Ascomycota*) на сході України / А.Б. Громакова // Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства (м. Київ, 25–26 квітня 2017 р.). – Київ, 2017. – С. 97.

59. Jehlík V. Influence of railway transport in the South-East of Slovakia on formation of adventives flora in Central Europe / V. Jehlík, J. Dostálek // *Biodiv. Res. Conserv.* – 2008. – № 11 – 12. – P. 28 – 32.

60. Шевера М.В. Тенденція до експансії адвентивних рослин по залізницях у Закарпатті / М. В. Шевера // Укр. ботан. журн. – 1996. – Т. 53, № 1 – 2. – С. 136 – 138.

61. Дрель В. Ф. Адвентивна флора залізниць Луганської області (загальний аналіз та проблеми натуралізації) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.05 "Ботаніка" / В.Ф. Дрель; НАН України. Центр. ботан. сад ім. М.М.Гришка. – К., 1999. – 19 с.
62. Latowski K. Characteristics of the vascular flora on a local railway line in Western Poland / K. Latowski, K. Nowak-Szwarc // Укр. ботан. журн. – 2012. – Vol. 69, № 5. – С. 694 – 707.
63. Голиков А.П. Харьковская область, региональное развитие: состояние и перспективы : [монографія] / А.П. Голиков, Н.А. Казакова, М.В. Шуба. – Харьков.: ХНУ им. В.Н.Каразіна, 2012. – 224 с.
64. Бурда Р.І. Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі / Р.І. Бурда, О.А. Ігнатюк. – К: НЦЕБМ НАН України, ЗАТ «Віпол», 2011. – 112 с.
65. Ніколайчук В.І. Комплексне вивчення екологічного стану залізничних примігистральних екосистем Закарпаття / В.І. Ніколайчук, М.В. Кривцова, Л.Ю. Симочко [та ін.] // Ґрунтознавство. – 2009. – Т. 10, № 3 – 4. – С. 13 – 21.
66. Устинов И.Д. Экспансия карантинных сорняков на территории Украины и меры борьбы с ними / И.Д. Устинов, А.Ф. Устинова, Л.Е. Сизовенко // Информ. бюл. ВПРС МОББ. – 2004. – № 34. – С. 212 – 218.
67. Гамуля Ю.Г. Особенности зонирования местообитаний природной и антропогенной растительности г. Харькова / Ю.Г. Гамуля, К.А. Звягинцева // Вісник національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2010. – Вып. 11, № 905. – С. 43 – 54.
68. Звягінцева К.О. Знахідки адвентивних рослин у флорі м. Харкова / К. О. Звягінцева // Укр. бот. журн. – 2013. – Т. 70, № 6. – С. 772 – 775.
69. Звягінцева К.О. Рідкісні види урбанофлори Харкова / К.О. Звягінцева // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали Міжнародної конференції молодих учених. – Ужгород: Видавництво ФОП Бреза А.Е., 2012. – С. 87 – 88.
70. Oren A. The ecology of *Dunaliella* in high-salt environments / A. Oren // Journal of Biological Research-Thessaloniki. – 2014. – Vol. 21, № 1. – P. 23 – 40.

71. März U. FOD025C-The Global Market for Carotenoids / U. März. – Wellesley: BCC Research, 2008. – 153 p.
72. Curtain C. Plant Biotechnology – the growth of Australia's algal β -carotene industry / C. Curtain // Australasian Biotechnology. – 2000. – Vol. 10, № 3. – P. 19 – 23.
73. Ben-Amotz A. Industrial production of microalgal cell-mass and secondary products – major industrial species / A. Ben-Amotz / Handbook of microalgal culture: Biotechnology and Applied Phycology [ed. A. Richmond]. - Oxford: Blackwell Science, 2004. – P. 273 – 280.
74. Ben-Amotz A. The biotechnology of cultivating the halotolerant alga *Dunaliella* / A. Ben-Amotz, M. Avron // Trends in Biotechnology. – 1990. – Vol. 8. – P. 121 – 126.
75. López E. Selection of ecological indicators for the conservation, management and monitoring of Mediterranean coastal Salinas / E. López, P.A. Aguilera, M.F. Schmitz [et al.] // Environmental monitoring and assessment. – 2010. – Vol. 166, № 1 – 4. – P. 241 – 256.
76. Borowitzka M.A. Commercial production of microalgae: ponds, tanks, and fermenters / M.A. Borowitzka / Progress in industrial microbiology. – 1999. – Vol. 35. – P. 313 – 321.
77. Ben-Amotz A. New mode of *Dunaliella* biotechnology: two-phase growth for β -carotene production / A. Ben-Amotz // Journal of applied phycology. – 1995. – Vol. 7, № 1. – P. 65 – 68.
78. Wolf Y.I. Scale-free networks in biology: new insights into the fundamentals of evolution? / Y.I. Wolf, G. Karev, E.V. Koonin // Bioassays. – 2002. – Vol. 24, № 2. – P. 105 – 109.
79. Loeblich L.A. Photosynthesis and pigments influenced by light intensity and salinity in the halophile *Dunaliella salina* (Chlorophyta) / L.A. Loeblich // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1982. – Vol. 62, № 3. – P. 493 – 508.

80. Lerche W. Untersuchungen über Entwicklung und Fortpflanzung in der Gattung *Dunaliella* / W. Lerche // Archiv für Protistenkunde. – 1936 / 1937. – Vol. 88. – P. 236 – 268.

81. Coesel S.N., Baumgartner A.C., Teles L.M. Nutrient limitation is the main regulatory factor for carotenoid accumulation and for Psy and Pds steady state transcript levels in *Dunaliella salina* (Chlorophyta) exposed to high light and salt stress / S.N. Coesel, A.C. Baumgartner, L.M. Teles [et al.] // Marine Biotechnology. – 2008. – Vol. 10, № 5. – P. 602 – 611.

82. Ben-Amotz A. Accumulation of β -carotene in halotolerant algae: purification and characterization of β -carotene-rich globules from *Dunaliella bardawil* / A. Ben-Amotz, A. Katz, M. Avron // Journal of Phycology. – 1982. – Vol. 18, № 4. – P. 529 – 537.

83. Jimenez C. Differential stereoisomer compositions of β,β -carotene in thylakoids and in pigment globules in *Dunaliella* / C. Jimenez, U. Pick // Journal of plant physiology. – 1994. – Vol. 143, № 3. – P. 257 – 263.

84. IARC Working Group on the Evaluation of Cancer Preventive Agents. IARC Handbook on Cancer Prevention / Vol.2: Carotenoids. - Lyon: IARC, 1998. - 326 pp.

85. Ben-Amotz A. Effect of irradiance and nutrient deficiency on the chemical composition of *Dunaliella bardawil* Ben-Amotz and Avron (Volvocales, Chlorophyta) / A. Ben-Amotz // Journal of plant physiology. – 1987. – Vol. 131, № 5. – P. 479 – 487.

86. Ramos A.A. Molecular and functional characterization of a cDNA encoding 4-hydroxy-3-methylbut-2-enyl diphosphate reductase from *Dunaliella salina* / A.A. Ramos, A.R. Marques, M. Rodrigues [et al.] // Journal of plant physiology. – 2009. – Vol. 166, № 9. – P. 968 – 977.

87. Ramos A. Isolation and characterization of a stress-inducible *Dunaliella salina* *Lcy- β* gene encoding a functional lycopene β -cyclase / Ramos A, Coesel S, Marques A, [et al.] // Applied microbiology and biotechnology. – 2008. – Vol. 79, № 5. – P. 819 – 828.

88. Sánchez-Estudillo L. Regulation of two photosynthetic pigment-related genes during stress-induced pigment formation in the green alga, *Dunaliella salina* / L.

Sánchez-Estudillo, Y. Freile-Pelegrin, R. Rivera-Madrid [et al.] // Biotechnology letters. – 2006. – Vol. 28, № 11. – P. 787 – 791.

89. Lamers P.P. Exploring and exploiting carotenoid accumulation in *Dunaliella salina* for cell-factory applications / P.P. Lamers, M. Janssen, R.C. De Vos [et al.] // Trends in biotechnology. – 2008. – Vol. 26, №11. – P. 631 – 638.

90. Shaish A. Are active oxygen species involved in induction of β -carotene in *Dunaliella bardawil*? / A. Shaish, M. Avron, U. Pick [et al.] // Planta. – 1993. – Vol. 190, № 3. – P. 363 – 368.

91. Ben-Amotz A. Stereoisomers of β -carotene and phytoene in the alga *Dunaliella bardawil* / A. Ben-Amotz, A. Lers, M. Avron // Plant physiology. – 1988. – Vol. 86, № 4. – P. 1286 – 1291.

92. Rabbani S. Induced β -carotene synthesis driven by triacylglycerol deposition in the unicellular alga *Dunaliella bardawil* / S. Rabbani, P. Beyer, J. Lintig [et al.] // Plant Physiol. – 1998. – Vol. 116, № 4. – P. 1239 – 1248.

93. Giordano M. Taxonomy and growth conditions concur to determine the energetic suitability of algal fatty acid complements / M. Giordano, M. Palmucci, A. Norici // Journal of Applied Phycology. – 2014. – P. 1 – 13.

94. Ben-Amotz A. Mode of action of the massively accumulated β -carotene of *Dunaliella bardawil* in protecting the alga against damage by excess irradiation / A. Ben-Amotz, A. Shaish, M. Avron // Plant Physiology. – 1989. – Vol. 91, № 3. – P. 1040 – 1043.

95. Komaristaya V.P. Sporopollenin in the composition of cell walls of *Dunaliella salina* Teod. (Chlorophyta) zygotes / V.P. Komaristaya, O.S. Gorbulin // International Journal on Algae. – 2006. – Vol. 8, № 1. – P. 43 – 52.

96. Cowan A.K. Absciscic acid metabolism in salt-stressed cells of *Dunaliella salina*. Possible interrelationship with β -carotene accumulation // A.K. Cowan, P.D. Rose // Plant physiology. – 1991. – Vol. 97, № 2. – P. 798 – 803.

97. Bellisario B. The ecological restoration of the Tarquinia salterns drives the temporal changes in the benthic community structure / B. Bellisario, C. Novelli, F. Cerfolli [et al.] // Transitional Waters Bulletin. – 2011. – Vol. 4, № 2. – P. 105 – 114.

98. Paciolla C. Cellular redox homeostasis as central modulator in plant stress response / C. Paciolla, A. Paradiso, M.C. de Pinto // *Redox State as a Central Regulator of Plant-Cell Stress Responses*; eds. D.K. Gupta et al. – Springer International Publishing Switzerland, 2016. – P. 1 – 23.

99. Радюкина Н.Л. Участие низкомолекулярных антиоксидантов в кросс-адаптации лекарственных растений к последовательному действию UV-B облучения и засоления / Н.Л. Радюкина, В.И.М. Тоайма, Н.Р. Зарипова // *Физиология растений*. – 2012. – Т. 59, № 1. – С. 80 – 88.

100. Zhong-Guang L. Mechanical stimulation-induced cross-adaptation in plants: An overview / L. Zhong-Guang, G. Ming // *J. Plant Biol.* – 2011. – Vol. 54. – P. 358 – 364.

101. Vranova E. Signal transduction during oxidative stress / E. Vranova, D. Inze, F. Breusegem // *J. Exp. Bot.* – 2002. – Vol. 53. – P. 1227 – 1236.

102. Mur L.A.J. The outcomes of concentration-specific interactions between salicylate and jasmonate signaling include synergy, antagonism, and oxidative stress leading to cell death / L.A.J. Mur, P. Kenton, R. Atzorn [et al.] // *Plant Physiol.* – 2006. – Vol. 140. – P. 249 – 262.

103. Остапченко Л.І. Біологічні мембрани та основи внутрішньоклітинної сигналізації. Теоретичні аспекти / Л.І. Остапченко, Т.Б. Синельник, І.В. Компанець. – К.: ВПЦ «Київський університет», 2016. – 639 с.

104. Rao M.V. Influence of salicylic acid on H₂O₂ production, oxidative stress, and H₂O₂-metabolizing enzymes (salicylic acid-mediated oxidative damage requires H₂O₂) / M. V. Rao, G. Paliyaht, D. P. Ormrod [et al.] // *Plant Physiol.* – 1997. – Vol. 115. – P. 137 – 149.

105. Yoshimura K. Expression of spinach ascorbate peroxidase isoenzymes in response to oxidative stresses / K. Yoshimura, Yu. Yabuta, T. Ishikawa, S. Shigeoka // *Plant Physiol.* – 2000. – Vol. 123. – P. 223 – 233.

106. Bechtold U. Impact of chloroplastic- and extracellular-sourced ROS on high light-responsive gene expression in Arabidopsis / U. Bechtold, O. Richard, A. Zamboni [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2008. – Vol. 59. – P. 121 – 133.

107. Yastreba T.O. Effect of nitric oxide donor on salt resistance of *Arabidopsis jin1* mutants and wild-type plants / T.O. Yastreba, Yu.E. Kolupaev, Yu.V. Karpets, A.P. Dmitriev // Russ. J. Plant Physiol. – 2017. – Vol. 64, №2. – P. 207 – 214.

108. Yastreba T.O. Salt stress response in *Arabidopsis thaliana* plants with defective jasmonate signaling / T.O. Yastreba, Yu.E. Kolupaev, N.V. Shvidenko, A.A. Lugovaya, A.P. Dmitriev // Appl. Biochem. Microbiol. – 2015. – Vol. 51, № 4. – P. 451 – 454.

109. Yastreba T.O. Formation of Adaptive Reactions in *Arabidopsis Thaliana* Wild-Type and Mutant *jin1* Plants under Action of Abscissic Acid and Salt Stress / T.O. Yastreba, Yu.E. Kolupaev, A.A. Lugovaya, A.P. Dmitriev // Cytol. Genet. – 2017. – V. 51, № 5. – P. 325 – 330.

110. Dai H. Jasmonic acid-induced hydrogen peroxide activates MEK1/2 in upregulating the redox states of ascorbate and glutathione in wheat leaves / Dai H., Jia G., Shan C. // Acta Physiol. Plant. – 2015. – Vol. 37, № 10. – P. 200.

111. Gibeaut D.M., Hulett J., Cramer G.R., Seemann J.R. Maximal biomass of *Arabidopsis thaliana* using a simple, low-maintenance hydroponic method and favorable environmental conditions / D.M. Gibeaut, J. Hulett, G.R. Cramer, J.R. Seemann // Plant Physiol. – 1997. – Vol. 115. – P. 317 – 319.

112. Карпец Ю.В. Влияние экзогенной жасмоновой кислоты на про-/антиоксидантную систему колелоэпителий пшеницы в связи с устойчивостью к гипертермии / Ю.В. Карпец, Ю.Е. Колупаев, А.А. Луговая, А.И. Обозный // Физиология растений. – 2014. – Т. 61. – С. 367 – 375.

113. Karpets Yu.V. Possible pathways of heat resistance induction in plant cells by exogenous nitrogen oxide / Yu. V. Karpets, Yu. E. Kolupaev, T. O. Yastreba, A. P. Dmitriev // Cytol. Genet. – 2012. – Vol. 46. – P. 354 – 359.

114. Boogar R.A., Salehi H., Jowkar A. Exogenous nitric oxide alleviates oxidative damage in turf grasses under drought stress / R.A. Boogar, H. Salehi, A. Jowkar // South Afr. J. Bot. – 2014. – Vol. 92. – P. 78 – 82.

115. Nogues S. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under UV-B radiation / S. Nogues, N. R. Baker // J. Exp. Bot. – 2000. – Vol. 51. – P. 1309 – 1317.