

**СКЛАД ПУГОЛОВКІВ ЗЕЛЕНИХ ЖАБ
(*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX)
В ІСЬКОВОМУ СТАВІ (НПП «ГОМІЛЬШАНСЬКІ ЛІСИ»)**

**Макарян Р. М., Бірюк О. В., Коришунів О. В., Кравченко М. О.,
Мелешко О. В., Трохимчук Р. Р., Шабанов Д. А.**

*Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна
d.a.shabanov@gmail.com*

Іськів ставок, що розташований у Зміївському районі Харківської області в Національному природному парку «Гомільшанські ліси» (49°37'33'' пн. ш.; 36°17'09'' сх. д.) є водоймою з тривалою історією батрахологічних досліджень. Як зазначено в розміщеній у цьому ж збірнику роботі В.О. Стах зі співавторами, що присвячена Коряковому яру, дослідження зелених жаб на цьому ставку розпочато в 1995 р. Г.А. Ладую. Він описав тут «чисту» популяційну систему, що складалася майже виключно з диплоїдних *Pelophylax esculentus*. З 2000 р. Г.В. Шабанова та Д.А. Шабанов почали моніторинг складу популяції сірих ропах, що нереститься на цьому ставку. У 2000 р. Іськів ставок було спущено, а з 2001 р. — відновлено. Імовірно, саме це призвело до змін ГПС *Pelophylax esculentus* complex на цьому ставку; вона перетворилася на R-Em-HPS (склад *Pelophylax esculentus* complex і типологія його популяційних систем обговорюються у роботі В.О. Стах зі співавторами). За минулі з того часу роки ГПС зелених жаб Іськівського ставка зазнала кількох змін [6].

ГПС зелених жаб Іськівського ставка стала одною з перших ГПС у басейні Сіверського Дінця, що були досліджені сучасними методами. Унаслідок багаторічних досліджень було описано Сіверсько-Донецький центр різноманіття *Pelophylax esculentus* complex [3, 4]. Унікальність цього центру пов'язана з такими його особливостями:

- на частині його території поширені триплоїдні *P. esculentus* з обома можливими геномними композиціями (LLR і LRR);
- у ньому переважають R-E-HPS і R-E-Ep-HPS;
- у ньому немає статевозрілих *P. lessonae*; особини цього виду, які виникають у результаті гібридолізу (схрещування гібридів), гинуть на початкових етапах онтогенезу;
- у ньому реєструється значна кількість особин *P. esculentus* з гібридною амфіспермією (продукуванням статевих клітин обох батьківських видів);
- значна частина особин *P. esculentus* демонструє порушення фертильності.

Зміни ГПС Іськівського ставка та інших ГПС цього центру стали об'єктом імітаційного моделювання: спочатку засобами Microsoft Excel [1], а згодом — із застосуванням консольного додатку для Java, розробленого А.О. Леоновим [3, 8]. Моделювання проводили для ГПС, що складаються з диплоїдних жаб, які належать до форм, поширених у Сіверсько-Донецькому центрі різноманіття *Pelophylax esculentus* complex. Завдяки моделюванню встановлено, які ГПС зелених жаб є

стійкими (зберігають у часі свою приналежність до певного типу). Такі ГПС можуть існувати лише в чотирьох стійких станах, у яких до їх складу входять представники *P. esculentus*. Два із цих станів належать до R-E-HPS, два — до E-HPS.

Для запису складу E-HPS і результатів схрещування, що в них відбувається, ми застосуємо таку систему. Геном *P. lessonae* позначається літерою L, *P. ridibundus* — R. Чоловічий геном позначається індексом Y, жіночий — X (у жаб така ж система спадкування статі, як у людей; гетерогаметною статтю є чоловіча). Клональність геному позначається взяттям його символу в дужки; у особин із гібридною амфіспермією обидва геноми клонально переходять у гамети і тому беруться у дужки. Можливі склади E-HPS є такими (символи особин батьківських видів, що виникають унаслідок схрещування гібридів та є нежиттєздатними, закреслені):

E-HPS type I:

$$\begin{aligned} \text{♀}^{(X)L}(^{X}R) \times \text{♂}^{(X)L}(^{Y}R) &\rightarrow \text{♀♀}^{(X)L}(^{X}L) : \text{♀♀}^{(X)L}(^{X}R) : \text{♂♂}^{(X)L}(^{Y}R) : \text{♂♂}^{(X)L}(^{Y}R) \rightarrow \\ &\rightarrow \text{♀♀}^{(X)L}(^{X}R) : \text{♂♂}^{(X)L}(^{Y}R); \end{aligned}$$

E-HPS type II:

$$\begin{aligned} \text{♀}^{(X)L}(^{X}R) \times \text{♂}^{(Y)L}(^{X}R) &\rightarrow \text{♂♂}^{(X)L}(^{Y}L) : \text{♀♀}^{(X)L}(^{X}R) : \text{♂♂}^{(Y)L}(^{X}R) : \text{♀♀}^{(X)L}(^{X}R) \rightarrow \\ &\rightarrow \text{♀♀}^{(X)L}(^{X}R) : \text{♂♂}^{(Y)L}(^{X}R). \end{aligned}$$

В обох випадках сталий склад E-HPS характеризується кількома незвичайними особливостями:

— нерестове стадо в таких ГПС складається з представників двох клонів (чоловічого і жіночого), кожен із яких характеризується гібридною амфіспермією;

— у цих ГПС передається по три клональних геноми: геноми одного з батьківських видів обох статей і жіночий геном іншого батьківського виду;

— половина потомства в цих ГПС виникає внаслідок гібридолізу та гине до статевої зрілості;

— якщо гібридолізні представники хоча б одного батьківського виду доживають до віку, в якому можна визначити їх вид і стать, за нею можна розрізнити ці два типи ГПС.

Можна припустити, що більш імовірним є E-HPS type II. Гібриди, що клонально передають чоловічий геном *P. lessonae*, виникають частіше, ніж такі, що передають чоловічий геном *P. ridibundus*. Річ у тім, що самці *P. lessonae* під час нересту поведуться агресивніше й частіше утворюють пари з більш крупними самицями *P. ridibundus*.

Спостереження за ГПС Іськівського ставка [2, 6] доводять, що в ньому зменшується частка триплоїдів і знижується ефективність відтворення. Це може свідчити про повернення до одного з двох можливих типів E-HPS.

Щоб визначити, до якого типу E-HPS наближається ГПС Іськівського ставка зараз (і, ймовірно, до якого типу вона належала у 1995 р., коли її досліджував Г. А. Лада), ми у серпні 2013 р. зібрали випадкову вибірку пуголовків і метаморфів із цього ставка. Ці пуголовки та жаби були дорощені до стану, коли їхню таксономічну приналежність можна було впевнено визначити за зовнішніми ознаками. Таке визначення дає надійний результат, коли стосується диплоїдів, і є недостатнім для

точного визначення триплоїдів. Тому в усіх цих особин була визначена плоїдність із застосуванням непрямого (вимір розмірів еритроцитів) та прямого (каріоаналіз клітин кишечника) методів. Усі особини виявилися диплоїдними, що дає підстави вважати надійними результати визначення їх приналежності до *P. ridibundus* або *P. esculentus*. Стать молодих жаб визначали при розтині за морфологією гонад.

У тому разі, якщо б серед потомства було зареєстровано переважання самиць *P. lessonae* і самців *P. ridibundus*, можна було би зробити висновок, що ГПС Іськівського ставка наближається до E-HPS type I. E-HPS type II відповідає переважання $\sigma\sigma$ *P. lessonae* і $\phi\phi$ *P. ridibundus*. Зареєстрований варіант відповідає E-HPS type II, за винятком, що *P. lessonae* серед потомства не зареєстровано. Склад дослідженої вибірки був таким: 21 $\phi\phi$ *P. ridibundus* (68%), 2 $\phi\phi$ *P. esculentus* (6%), 8 $\sigma\sigma$ *P. esculentus* (26%). Ми вважаємо, що відсутність *P. lessonae* серед потомства є наслідком того, що представники цього батьківського виду, які виникли внаслідок гібридолізу, гинуть на ранніх стадіях онтогенезу й не доживають до метаморфозу. Відсів *P. ridibundus* відбувається пізніше, і представників цього виду можна зареєструвати серед метаморфів і незрілих жаб. Така різниця у термінах загибелі представників батьківських видів, що утворюються внаслідок гібридолізу, може бути пов'язана з різним рівнем змін геномів батьківських видів, що викликані їх клональним спадкуванням. Є два механізми, здатні забезпечувати нежиттєздатність особин батьківських видів, які виникають внаслідок гібридолізу. По-перше, це — накопичення в них мутацій, очищення від яких негативним добором при клональному спадкуванні виявляється неефективним унаслідок популяційно-генетичного феномена, що має назву храповика Мюлера [7]. По-друге, — може бути наслідком позитивного добору клональних геномів на їх здатність забезпе-чувати елімінацію іншого, рекомбінантного геному [3]. Звісно, ці два механізми можуть працювати одночасно. У будь-якому разі геноми *P. lessonae*, статевозрілих представників яких немає в Сіверсько-Донецькому центрі різноманіття *Pelophylax esculentus* complex, мають бути змінені клональним спадкуванням більш глибоко, ніж геноми *P. ridibundus*. Таким чином, ми вважаємо, що в Іськівському ставку переважно реалізується схрещування, схему якого показано на рисунку.

Як міг відбутися перехід від R-Em-HPS, що спостерігалася на ставку після його спуску та поновлення, до E-HPS type II? Для такого переходу достатньо було попадання у ставок однієї особини з гібридною амфіспермією. Ймовірний сценарій показано нижче. На етапі R-Em-HPS переважна кількість схрещувань була такою: $\phi \text{ }^X\text{R}^X\text{R} \times \sigma \text{ }^X\text{R}(\text{Y}\text{L}) \rightarrow \sigma\sigma \text{ }^X\text{R}(\text{Y}\text{L})$; ця ГПС могла існувати тільки завдяки потраплянню у ставок самиць *P. ridibundus* з інших місцеперебувань.

У разі попадання до ставка самиці з гібридною амфіспермією відбувалося таке схрещування: $\phi(\text{X}\text{L})(\text{X}\text{R}) \times \sigma\text{X}\text{R}(\text{Y}\text{L}) \rightarrow \sigma\sigma(\text{X}\text{L})(\text{Y}\text{L}) : \sigma\sigma(\text{X}\text{R})(\text{Y}\text{L}) \rightarrow \sigma\sigma(\text{X}\text{R})(\text{Y}\text{L})$. Схрещування $\sigma(\text{X}\text{R})(\text{Y}\text{L})$ з такого виводку зі самицями $\phi(\text{X}\text{L})(\text{X}\text{R})$ і є саме таким, що характерне для E-HPS type II. У разі виникнення такої ГПС вона виявляється певною мірою стійкою до попадання до неї інших геномів. Так, у разі, якщо деякі самиці *P. ridibundus* доживуть до статевої зрілості або потраплять

у ставок з інших місцеперебувань, відбудуться такі схрещування: ♀ $X^R X^R \times \times \textcircled{Y}^L \textcircled{X}^R \rightarrow \textcircled{Y}^L \textcircled{X}^R$: ♀♀ $X^R X^R$. Життєздатність самиць з такого потомства також, імовірно, має бути зниженою. Наявність певної частки $\textcircled{Y}^L \textcircled{X}^R$ може бути причиною переважання чисельності самців над самицями, що реєструється у ході спостережень за ставком.

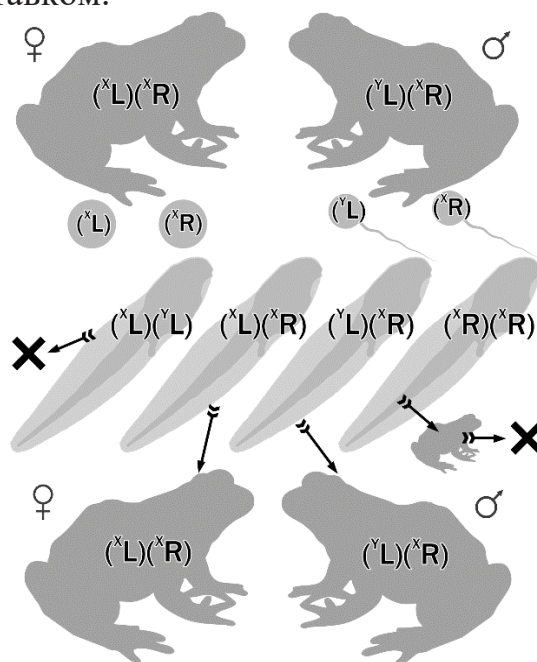


Схема схрещування двох амфіспермічних клонів, що характерне для E-HPS type II і переважає, за нашими даними, на Іськівому ставку

Втім, якщо інші типи схрещування в такій ГПС будуть відбуватися систематично, інші форми жаб можуть витіснити два клони, що характерні для E-HPS type II. Річ у тім, що відтворення в обох типах E-HPS відбувається із нижчою ефективністю внаслідок того, що половина нащадків гине внаслідок гібридолізу.

Викладене дає підстави вважати, що подальші спостереження за ГПС зелених жаб Іськівому ставку становлять винятковий інтерес. Ми очікуємо, що ставок може вийти у стійкий E-HPS type II. На жаль, якщо відтворення жаб виявиться недостатньо ефективним, ця ГПС може загинути або, ймовірніше, зазнати витіснення формами жаб іншого складу.

1. Кравченко М.А., Шабанов Д.А. Моделирование трансформаций гемиклональных популяционных систем зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с помощью рекуррентных разностных уравнений // Вісник Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер.: Біологія. 2010. Вип.12 (№920). С. 70–82.

2. Черепашук І. В., Кочнева Е. П., Лаврикова С.С. и др. Исследование структуры популяционной системы зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) Іськового пруда Змиевского района Харьковской области // Біологія: від молекули до біосфери: матеріали X Міжнар. конф. молодих учених (2–4 грудня 2015 р., м. Харків, Україна). Х.: ФОП Шаповалова Т. М., 2015. С. 185-186.

3. Шабанов Д.А. Еволюційна екологія популяційних систем гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex) Лівобережного лісостепу України: автореф. дис. ... д-ра біол. наук за спец. 03.00.16 — екологія // Дніпропетровськ, 2015. 36 с.

4. Шабанов Д.А. Коришун О.В., Кравченко М.О. Які ж зелені жаби населяють Харківську

область? Термінологічний і номенклатурний аспекти проблеми // Біологія та валеологія. 2009. Вип. 11. С. 116–125.

5. Biriuk O., Shabanov D., Korshunov O. et al. Gamete production patterns and mating systems in water frogs (hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex) in North-Western Ukraine // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 2015. V. 54. I. 3. P. 215–225.

6. Meleshko O.V., Korshunov O.V., Shabanov D A. The study of three hemiclinal population systems *Pelophylax esculentus* complex from the Seversko-Donetskiy center of green frogs diversity // Вісник Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер. Біологія. 2014. Вип.20, №1100. С. 153-158.

7. Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche / Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. 161 S.

8. Shabanov D., Vladymyrova M., Leonov A. et al. Simulation as a Tool to Identify Dynamical Typology of Water Frog Hemiclinal Population Systems // Accepted to Acta Biotheoretica, 2016 (in press).

СИНАНТРОПНА БРІОФЛОРА НА ТЕРИТОРІЇ ШАЦЬКОГО БІОЛОГО-ГЕОГРАФІЧНОГО СТАЦІОНАРУ (ОЗЕРО ПІСОЧНЕ, ШАЦЬКИЙ НПП)

Мамчур З. І., Драч Ю. А., Чуба М. В.

Львівський національний університет імені Івана Франка

dzvinkamamchur@gmail.com

Шацький біолого-географічний стаціонар заснований у 1958 р. в урочищі озера Пісочне на земельній ділянці площею 4,74 га, має розвинену інфраструктуру як для проведення практик, так і для відпочинку. Інтенсивний понад півстолітній антропогенний вплив спричинив зміни природних умов, у тому числі рослинного покриву. Метою дослідження було виявити видовий склад, а також залежності поширення синантропних видів мохоподібних від ступеня трансформованості їх місцевиростань.

Видову різноманітність вивчали маршрутним методом. Збір і визначення матеріалу здійснено за загальноприйнятими методиками. Екологічні групи рослин виділяли на основі власних спостережень, використовуючи шкали, розроблені Я. Дідухом, Р. Дюлем, М. Бойком [2-3, 6-7].

У результаті наших досліджень виявлено 32 види мохоподібних із двох відділів, чотирьох класів, 16 родин, 25 родів, у тому числі відділ Marchantiophyta – 1 вид, Bryophyta – 31 вид із трьох класів (Sphagnopsida, Polytrichopsida, Bryopsida), 15 родів і 24 родин [1].

Бріофлору України (відділи Anthocerotophyta, Marchantiophyta, Bryophyta) складають дві фракції: індигенофіти й апофіти, оскільки на сьогодні немає даних про мохи-антропофіти [2, 5].

Незначний відсоток (15,6%) мохоподібних, знайдених на території й околицях стаціонару, можна віднести до індигенофітів. Це види, які ростуть у природних ценозах, і, якщо траплялися в антропогенно змінених екотопах, то умови за часом давності або незначного антропогенного втручання максимально наближені до природних: це стосується видів роду *Sphagnum* L. і *Polytrichum commune* Hedw. (на дні давно виритої канами, де є достатнє зволоження), *Lophocolea heterophylla*

Міністерство освіти і науки України
Львівський національний університет імені Івана Франка
Шацький національний природний парк
Інститут екології Карпат НАН України



МАТЕРІАЛИ НАУКОВОЇ КОНФЕРЕНЦІЇ

***„Стан і біорізноманіття
екосистем Шацького національного
природного парку та інших
природоохоронних територій”***

с.м.т. Шацьк
8–11 вересня 2016 р.

Львів
СПОЛОМ
2016

УДК 574.4:502.4(477.83-21)Шацьк «2016»(063)
ББК 28.088.16
С 76

С 76 Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій”, наукова конференція (Львів, 2016).

Матеріали наукової конференції “Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій” (сmt Шацьк, 8–11 вересня 2016 р.) [Текст]. – Львів: СПОЛОМ, 2016. – 126 с.

Бібліогр. у кінці ст

Подано роботи дослідників, які працюють над вивченням екологічного стану довкілля та розв’язанням проблем збереження біорізноманіття й оптимального використання територій природно-заповідного фонду України, зменшення негативних антропогенних впливів і рекреаційного навантаження на природні екосистеми, формуванням національної екомережі. До збірника також увійшли результати наукових досліджень у сфері екології, гідрохімії, гідробіології, токсикології, біологічного різноманіття, охорони і раціонального використання природних ресурсів.

Для екологів, біологів, геологів, географів, працівників лісового господарства, заповідників, національних парків та інших природоохоронних установ.

За достовірність викладених наукових фактів відповідальність несуть автори.

<i>Кузьо Г.О., Дубовик О.А.</i> ОРНІТОФАУНА ДІЛЯНОК РІЗНОГО ТИПУ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКОГО ВИКОРИСТАННЯ В ПЕРЕДМІСТІ ЛЬВОВА	49
<i>Ларіонова Д.П.</i> ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ МІКРОФІТОБЕНТОСУ ВОДОЙМИ З ВИСОКИМ СТУПЕНЕМ АНТРОПОГЕННОГО НАВАНТАЖЕННЯ	53
<i>Ларіонова Д.П., Давидов О.А.</i> ОЦІНКА ТРОФІЧНОГО СТАТУСУ ПРИРОДНОГО ВОДОТОКУ М. КИЄВА	54
<i>Леневич О.І.</i> ВПЛИВ ВИТОПТУВАННЯ НА ВОДНО-ФІЗИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ БУРИХ ЛІСОВИХ ҐРУНТІВ ТУРИСТИЧНИХ МАРШРУТІВ НПП «СКОЛІВСЬКІ БЕСКИДИ» (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ).	55
<i>Леснік В.В.</i> РИБНІ УГРУПОВАННЯ Р.СТРИЙ В ОКОЛИЦЯХ М. ТУРКА	56
<i>Лисачук Т.І.</i> МОНІТОРИНГ ЗАСЕЛЕНОСТІ ШТУЧНИХ ГНІЗДІВЕЛЬ ПТАХАМИ У ШАЦЬКОМУ НПП У 2016 р.	58
<i>Лисогор Л.П.</i> ВІДТВОРЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ <i>ASTRAGALUS PONTICUS</i> PALL. НА ТЕРИТОРІЇ ПРАВОБЕРЕЖНОГО СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я.	59
<i>Макарян Р.М., Бірюк О.В., Коршунов О.В., Кравченко М.О., Мелешко О.В., Трохимчук Р.Р., Шабанов Д.А.</i> СКЛАД ПУГОЛОВКІВ ЗЕЛЕНИХ ЖАБ (<i>PELOPHYLLAX ESCULENTUS</i> COMPLEX) В ІСЬКОВОМУ СТАВІ (НПП «ГОМІЛЬШАНСЬКІ ЛІСИ»).	61
<i>Мамчур З.І., Драч Ю.А., Чуба М.В.</i> СИНАНТРОПНА БРІОФЛОРА НА ТЕРИТОРІЇ ШАЦЬКОГО БІОЛОГО- ГЕОГРАФІЧНОГО СТАЦІОНАРУ (ОЗЕРО ПІСОЧНЕ, ШАЦЬКИЙ НПП) ...	65
<i>Микітчак Т.І.</i> ФАУНА ВОДОЙМ ДОМБРОВСЬКОГО КАР'ЄРУ В ПЕРІОД ЗАТОПЛЕННЯ.	67
<i>Назарук К.М.</i> ВПЛИВ ЧУЖОРІДНИХ ОРГАНІЗМІВ НА ФУНКЦІОНУВАННЯ ЕКОСИСТЕМ	71