

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

30.12.2019

ЗВІТ
ПРО НАУКОВО-ДОСЛІДНУ РОБОТУ
Адаптації водних і наземних рослин та їх угруповань до кліматичних змін і
антропогенного впливу (*in vivo, in vitro*)
ФІТОІНДИКАЦІЙНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ОКРЕМИХ ВИДІВ РОСЛИН ТА ЇХ
УГРУПОВАНЬ ДО КЛІМАТИЧНИХ І АНТРОПІЧНИХ ЧИННИКІВ
Том 3
(проміжний)

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

В. Жмурко

(підпис)
(дата)

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

Т. Догадіна

(підпис)
(дата)

2019

Рукопис закінчено 18 грудня 2019 р.

Результати роботи розглянуто Вченою радою біологічного факультету, протокол від 18 грудня 2019 р. №11

СПИСОК АВТОРІВ

Керівник НДР Професор кафедри 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)	О. Горбулін (підрозд. 1.1, 1.3, додаток)
Доцент канд. біол. наук, доцент	_____ (особистий підпис, дата)	А. Громакова (підрозд. 2.2)
Доцент канд. біол. наук	_____ (особистий підпис, дата)	К. Звягінцева (підрозд. 2.3)
Доцент канд. біол. наук	_____ (особистий підпис, дата)	Г. Казарінова (підрозд. 1.2)
Погоджено Головний метролог	_____ (особистий підпис, дата)	О. Гостєв (Структура та правила оформлювання)

РЕФЕРАТ

Звіт про НДР: 84 с., 3 табл., 15 рис., 91 джерело, додаток (табл.)

ВОДОРОСТІ, ЛИШАЙНИКИ, СУДИННІ РОСЛИНИ, ФЛОРА, ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ, КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ, АБІОТИЧНІ СТРЕСОРИ, АНТРОПІЧНИЙ ВПЛИВ, АНТИОКСИДАНТНА СИСТЕМА, *DUNALIELLA SALINA* TEODOR., ×*TRITICOSECALE* WITTM.

Об'єкти досліджень – альгофлора; ліхенофлора; флора судинних рослин; мікроводорість *Dunaliella salina* Teodor., проростки ×*Triticosecale* Wittm.

Мета етапу – проведення фітоіндикаційного аналізу за основними показниками середовища, уточнення екологічних амплітуд видів і синтаксонів по відношенню до провідних екологічних факторів, ординація синтаксонів в межах класів рослинності.

Проведено обробку оригінальних матеріалів багаторічних досліджень фітопланктону заплавних водойм р. Сіверський Донець відносно групи *Cyanoprokaryota*; опрацьовано базу даних еколого-біологічних характеристик представників *Chrysophyta* континентальних водойм України; виявлено закономірності розміщення рослинних угруповань двох класів вищої водної рослинності долини р. Сіверський Донець, а також ксеро-мезофільних і мезофільних біотопів фанерофітного типу долини р. Мерла; проведено ревізію ліхенологічних матеріалів гербаріїв CWU і KW; складено анотований список інвазійних видів рослин, поширених на території Харківської області; проведено аналіз відкритих баз даних біологічної інформації щодо можливих механізмів регуляції синтезу вторинних каротиноїдів у водоростей-надсинтетиків; досліджено вплив холодового загартовування на стан антиоксидантної системи

(АОС) проростків сортів тритикале ($\times$ *Triticosecale* Wittm.), що розрізняються за морозостійкістю.

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.....	9
1.1 Синьозелені водорості (<i>Cyanoprokaryota</i>) літнього фітопланктону заплавних водойм.....	9
1.2 Ординаційний аналіз фітоценозів вищої водної рослинності долини р. Сіверський Донець.....	13
1.3 Еколого-біологічна характеристика <i>Chrysophyta</i> континентальних водойм України.....	23
2 Еколого-флористичні дослідження наземних біоценозів.....	26
2.1 Еколого-ценотичні особливості ксеро-мезофільних і мезофільних біотопів фанерофітного типу.....	26
2.2 Рідкісні види лишайників національного природного парку «Слобожанський».....	35
2.3 Еколого-біологічна характеристика інвазійних видів рослин поширених на території Харківської області.....	38
3 Аналіз відкритих баз даних біологічної інформації щодо регуляції синтезу вторинних каротиноїдів у водоростей-надсинтетиків.....	46
4 Дослідження впливу факторів середовища на функціонування антиоксидантної системи рослин та їх стійкість до абіотичних стресорів...	53
Висновки.....	63
Перелік джерел посилання.....	65
Додаток А	

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ, УМОВНИХ ПОЗНАК, ОДИНИЦЬ І ТЕРМІНІВ

АОС – антиоксидантна система

АТФ – аденозинтрифосфат

АФК – активні форми кисню

Г – гуанін

ГПО – глутатіонпероксидаза, КФ: 1.11.1.9

ЕДТА – етилендіамін тетраацетат

КФ – класифікація ферментів

МДА – малоновий діальдегід

мРНК – матрична рибонуклеїнова кислота

НАДН – нікотинамід аденін динуклеотид відновлений

НПП – Національний Природний Парк

НСР – найменша суттєва різниця

оз. – озеро

ПОЛ – перекисне окислення ліпідів

р. – річка

СОД – супероксиддисмутаза, КФ: 1.15.1.1

УФ-В – ультрафіолетове випромінювання, область В (280 – 315 нм)

Ц – цитозин

ANOVA – дисперсійний аналіз

CWU – Гербарій Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна

GBIF – Глобальна база даних з біорізноманіття

KW – Національний гербарій України

ВСТУП

Основою для фітоіндикаційних досліджень є масив даних з аутоекології видів, який дозволяє встановити види рослин з індикаторним значенням. Наприклад, у умовах антропогенного впливу на водне середовище велике значення має індикація сапробності природних вод за присутністю в альгофлорі певних індикаторних видів водоростей. Розширення спектру індикаторних видів та умов середовища, на які вони вказують, потребує еколого-біологічних досліджень різних груп водоростей по відношенню до різних параметрів води, зокрема, температури, мінералізації, тощо.

Важливе індикаторне значення також має видовий склад та інші характеристики рослинних угруповань, зокрема, вищої водної та наземної рослинності. Впровадження в практику фітоіндикації за допомогою рослинних угруповань потребує дослідження впливу умов місцезростання на рослинність, розробки детальної класифікації рослинних угруповань (синтаксономії), вивчення трансформації рослинних угруповань під впливом змінення різних факторів середовища, зокрема кліматичних змін та антропогенного впливу.

Окрім трансформації рослинності, зміни клімату та діяльність людини призводять до скорочення ареалів рідкісних видів рослин та, навпаки, поширення інвазивних видів, які не є природними для певного географічного регіону. Постійний моніторинг цих двох груп видів рослин має велике теоретичне і природоохоронне значення.

Важливим наслідком глобального потеплення є змінення умов зростання культурних рослин та рослин-об'єктів біотехнології, наприклад, підвищення солоності природних вод внаслідок інтенсивного випаровування влітку та різке зниження температур взимку. Експериментальні дослідження екологічних амплітуд та механізмів стійкості різних сортів культурних злаків до низьких температур мають на меті попередження катастрофічних наслідків кліматичних змін для забезпечення людства продовольством. Ефективному плануванню експериментальних досліджень сприятиме вивчення баз даних біологічної

інформації стосовно впливу стресових значень екологічних факторів на рослинні об'єкти.

Мета третього етапу виконання НДР - проведення фітоіндикаційного аналізу за основними показниками середовища, уточнення екологічних амплітуд видів і синтаксонів по відношенню до провідних екологічних факторів, ординація синтаксонів в межах класів рослинності.

До завдань етапу входило: обробити оригінальні матеріали багаторічних досліджень фітопланктону заплавних водойм р. Сіверський Донець відносно групи *Cyanoprokaryota*; опрацювати базу даних еколого-біологічних характеристик представників *Chrysophyta* континентальних водойм України; виявити закономірності розміщення рослинних угруповань двох класів вищої водної рослинності долини р. Сіверський Донець, а також ксеро-мезофільних і мезофільних біотопів фанерофітного типу долини р. Мерла; провести ревізію ліхенологічних матеріалів гербаріїв CWU і KW; скласти анотований список інвазійних видів рослин, поширених на території Харківської області; провести аналіз відкритих баз даних біологічної інформації щодо можливих механізмів регуляції синтезу вторинних каротиноїдів у водоростей-надсинтетиків; дослідити вплив холодового загартовування на стан антиоксидантної системи (АОС) проростків сортів тритикале (*×Triticosecale* Wittmack), що розрізняються за морозостійкістю.

1 ЕКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ВОДНИХ БІОЦЕНОЗІВ

1.1 Синьозелені водорості (*Cyanoprokaryota*) літнього фітопланктону заплавних водойм

За термін звіту проведена обробка матеріалів багаторічних досліджень фітопланктону заплавних водойм річки Сіверський Донець. Матеріали є оригінальними зборами авторів і раніше не були оприлюднені. Всього проаналізовано 70 протоколів проб відстійного (0,5 л) фітопланктону, оброблених камерно-лічильним методом [1]. Для кожного виду результати підрахунку чисельності супроводжуються паралельно отриманими даними (синхронний відбір проб) з найбільш консервативних для водного середовища [2] фізико-хімічних показників – температура, рН, мінералізація води. За результатами обробки всього масиву даних для кожного виду розраховано рівень трапляння за методом, запропонованим для оцінки розподілу окремих видів водоростей у складі фітопланктону [3].

Синьозелені водорості є невід’ємною складовою фітопланктону прісноводних водойм. У флористичних спектрах ця група часто займає третє місце за кількістю видів і перше – за інтенсивністю розвитку (чисельністю). Саме в межах цієї групи водоростей знаходиться більшість видів – збудників «цвітіння» води. Наразі залишаються актуальними дослідження з інвентаризації видового складу *Cyanoprokaryota* у різних типологічних групах водойм, виявлення рідкісних видів, їх ареалів, накопичення даних з аутоекології [4].

В ході обробки матеріалів у складі літнього фітопланктону заплавних водойм визначено 28 видів синьозелених водоростей з 13 родів (табл. 1.1).

Таблиця 1.1 – Фізико-хімічні показники і трапляння *Cyanoprokaryota* заплавних водойм

Види	Траплян- ня, %	T, °C	pH	Мінералі- зація, г/л
<i>Anabaena constricta</i> (Szafer) Geitler	14,3	16,0 – 25,0	5,4 – 7,8	0,4 – 0,8
<i>Anabaena contorta</i> H. Bachm.	10,0	18,0 – 24,0	5,5 – 7,8	0,4 – 0,6
<i>Anabaena flos-aquae</i> Bréb.	10,0	14,0 – 31,0	5,8 – 6,5	0,5 – 0,7
<i>Anabaena scheremetievi</i> Elenkin	11,4	19,0 – 31,0	5,4 – 6,5	0,4 – 0,5
<i>Anabaena spiroides</i> Kleb.	17,1	16,0 – 28,0	5,4 – 7,8	0,4 – 0,6
<i>Anabaena variabilis</i> Kütz.	12,8	14,0 – 28,0	5,8 – 7,8	0,5 – 0,7
<i>Anabaenopsis elenkinii</i> V.V. Mill.	1,4	24,0	6,8	0,5
<i>Aphanizomenon elenkinii</i> Kisselev	28,6	14,0 – 28,0	5,5 – 7,8	0,5 – 0,6
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs	35,7	14,0 – 31,0	5,5 – 7,8	0,4 – 0,6
<i>Aphanothece clathrata</i> W. West et G.S. West	2,8	24,0 – 28,0	6,0 – 6,5	0,6
<i>Chroococcus minutus</i> (Kütz.) Nägeli	2,8	18,0 – 21,0	6,0	0,5
<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Nägeli) Komarek	1,4	19,0	6,0	0,6
<i>Lyngbya martensiana</i> Mehegh. ex Gomont	4,3	19,0 – 25,0	6,0	0,5-0,6
<i>Merismopedia elegans</i> A. Braun	20,0	12,0 – 31,0	5,5 – 7,8	0,3 – 0,6
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenb.) Kütz.	1,4	19,0	6,0	0,6
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmerm.	37,1	14,0 – 31,0	5,4 – 7,8	0,4 – 0,6
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz.	1,4	25,0	6,0	0,5
<i>Microcystis pulvereae</i> (Wood) Forti em. Elenkin	11,4	14,5 – 24,0	5,5 – 7,8	0,5 – 0,6
<i>Oscillatoria amphibia</i> J. Agardh ex Gomont	4,3	23,5 – 24,0	6,0 – 6,8	0,5
<i>Oscillatoria planctonica</i> Wolosz.	42,8	12,0 – 31,0	5,5 – 7,8	0,4 – 0,6
<i>Oscillatoria simplicissima</i> Gomont	14,3	15,0 – 25,0	5,4 – 6,5	0,4 – 0,6
<i>Oscillatoria tenuis</i> J. Agardh ex Gomont	8,5	14,0 – 26,0	5,5 – 6,5	0,3 – 0,6
<i>Phormidium mucicola</i> Hub.-Pest. et Naum.	1,4	15,0	5,0	0,4
<i>Phormidium tenue</i> (Menegh.) Gomont	7,1	13,0 – 15,0	5,5 – 5,8	0,4 – 0,5
<i>Snowella lacustris</i> (Chodat) Komarek et Hindak	4,3	14,0 – 29,0	5,8 – 6,5	0,4 – 0,5
<i>Snowella rosea</i> (J. Snow) Elenkin	4,3	13,0 – 16,0	5,4 – 6,0	0,4 – 0,5
<i>Spirulina subtilissima</i> Kütz. ex Gomont	5,7	16,0 – 26,0	5,5 – 6,0	0,6
<i>Synechococcus nidulans</i> (Pringsheim) Komarek	2,8	24,0 – 28,0	6,0 – 6,5	0,6

Окрім типово плактонних форм з родів *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Merismopedia*, *Microcystis*, *Snowella*, у складі фітопланктону зареєстровані також і

факультативно-планктонні види. Це представники бентосних форм, які потрапляють у відстойні проби у разі масового розвитку, особливо на мілководних ділянках узбережжя водойм. Наприклад, вид *Oscillatoria tenuis*, зареєстрований з чисельністю до 100 – 240 тис. кл./л і загальною частотою трапляння 8,5 %.

В цілому, загальне трапляння представників *Cyanoprokaryota* в оброблених матеріалах, було невисоким. Розподіл отриманих результатів за класами [3] показав відсутність значень, що є відповідними класам D (61 % – 80 %) та E (81 % – 100 % трапляння). Тобто, у літньому фітопланктоні заплавних водойм у складі синьозелених водоростей відсутні домінантні та субдомінантні види. Клас C (41 % – 60 %) представлений лише одним видом *Oscillatoria planctonica*, чисельність якого сягала значень «гіперцвітіння» (217 млн. кл./л; $t = 23\text{ }^{\circ}\text{C}$, $\text{pH} = 7.8$, мінералізація – 0,60 г/л) у розпалі рекреаційного навантаження (липень). Клас B (21 % – 40 %) включає види *Aphanizomenon elenkinii* (28,6 %), *A. flos-aquae* (35,7 %), *Merismopedia tenuissima* (37,1 %). Це типово планктонні форми, які здатні викликати «цвітіння» води, проте у визначених матеріалах масовий розвиток цих видів не спостерігався. Таким чином, більшість представників синьозелених водоростей виявлених у фітопланктоні заплавних водойм, за рівнем трапляння відносяться до класу A (0 % – 20 %), що відповідає загальним положенням [3]. Для 10 видів синьозелених водоростей отримані результати додатково ввійшли до бази даних [5].

Вивчення водоростей заплавних водойм району дослідження було розпочато вченими Харківського університету понад 100 років тому і більш менш регулярно продовжується до сьогодення (особливо регулярно влітку, під час польової практики студентів-біологів). З усього різноманіття заплавних водойм найбільш детально вивчалось оз. Біле (біля с. Задонецьке, Зміївського р-ну), що також входить до водойм, матеріали по яких представлені за термін звіту. Було проведено порівняння отриманих результатів з літературними джерелами щодо хімічного складу води озера [6] і даними вивчення планктону водойми [7].

За результатами стаціонарних робіт 1935 – 1936 років було встановлено, що оз. Біле є найменш мінералізованим у системі вивчених водойм (р. Сіверський

Донець – затока Косач – оз. Кругле – оз. Біле); крайні річні коливання мінералізації води становили 0,20 – 0,40 г/л [6]. За даними на кінець 80-х – початок 90-х років у літні місяці мінералізація води в озері не опускалася нижче 0,40 г/л, а найчастіше становила 0,50 – 0,60 г/л. Крім того, озеро вже понад 50 останніх років активно використовується як зона рекреації.

Порівняння результатів обробки авторських матеріалів з даними Л.А. Шкорбатова дозволило виявити суттєві зміни у складі синьозелених водоростей. З 32 видів, зареєстрованих в озері на початок 50-х тільки 10 видів продовжують вегетувати в означеній водоймі: *Anabaena flos-aquae*, *A. scheremetievii*, *A. spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Merismopedia elegans*, *M. glauca*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, *Oscillatoria amphibia*, *O. tenius*. При цьому тільки один вид – *Aphanizomenon flos-aquae* зберігає значний рівень трапляння. Саме ці 10 видів можна віднести до фонових *Cyanoprokaryota* заплавної водойми.

Результати обробки матеріалів багаторічних досліджень фітопланктону заплавної водойми відносно групи *Cyanoprokaryota* і порівняння отриманих даних з літературними джерелами дозволяють зробити такий висновок. Синьозелені водорості у досліджених водоймах представлені 28 видами, 10 з яких довгий час зберігають вегетацію і є фоновими. У складі визначеної групи відсутні домінантні та субдомінантні види; за частотою трапляння переважають представники класу А (0 % – 20 % трапляння). Відносна збідненість групи може бути пов'язана з підвищенням мінералізації води і значним рекреаційним навантаженням на заплавні водойми району дослідження.

1.2 Ординаційний аналіз фітоценозів вищої водної рослинності долини р. Сіверський Донець

Продовжено дослідження вищої водної рослинності різних типів водойм долини р. Сіверський Донець. Виявлення провідних факторів, які визначають формування різних типів рослинних угруповань є важливим питанням, оскільки дозволяє підтвердити коректність проведеної класифікації рослинності, а також відобразити екологічну своєрідність виділених синтаксонів, провести моделювання або розробити прогноз розвитку екосистем [8]. Для досягнення цієї мети нами було використано метод ординації, сутність якого полягає в упорядкуванні фітоценозів вздовж умовних осей координат, які відображають фактори впливу на рослинність [9].

Матеріалами для проведення ординаційного аналізу слугували отримані в результаті польових досліджень 395 геоботанічні описи. Для виявлення закономірностей розміщення угруповань в багатовимірному просторі екологічних факторів був використаний метод DCA-ординації [10] за допомогою програми R-PROJECT 2.11, інтегрованої до програмного пакету JUICE 7.0 [11]. Для з'ясування екологічних амплітуд угруповань за відношенням до провідних факторів середовища використовувалися екологічні шкали Я.П. Дідуха [12] із застосуванням базового статистичного аналізу в програмі STATISTICA 8.0.

Проведений ординаційний аналіз отриманих синтаксонів вищої водної рослинності долини р. Сіверський Донець засвідчив, що виділити єдиний фактор, який визначав би екологічну специфіку фітоценозів досить важко. Це зумовлено, в першу чергу, особливостями самого об'єкту досліджень, а саме евритопністю угруповань, їх екологічною спорідненістю, а також значним перекриттям екологічних амплітуд. В першу чергу це стосується угруповань справжньої водної рослинності.

Екологічна відокремленість угруповань класу *Lemnetea* долини р. Сіверський Донець визначається комплексною дією факторів середовища, що характерно для вільноплаваючих ценозів, утвореними видами з широкою

екологічною амплітудою у подібних екологічних умовах. Провідну роль відіграє вміст сполук азоту, який корелює з евтрофністю водойм (рис. 1.1 А). За провідним фактором відокремлюються ценози *Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Ceratophyllo-Hydrocharitetum*, *Salvinio-Hydrocharitetum* відповідно до зростання концентрації сполук азоту. За сольовим режимом диференціюються угруповання з домінуванням *Lemna minor* і *Pistia stratiotes*, за терморезимом і ступенем континентальності – *Lemno minoris-Salvinietum natantis*, за вмістом карбонатів та омброрезимом – *Lemnetum minoris* та *Spirodeletum polyrrhizae*, за змінністю зволоження та світловим режимом – *Lemno minoris-Hydrocharitetum morsus-ranae*. Ценози *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrrhizae* розташовані у центрі ординаційної діаграми і займають проміжне положення за проаналізованими факторами. На відміну від вільноплаваючої рослинності, провідну роль в екологічній диференціації синтаксонів класу *Potametea* відіграють вологість та змінність зволоження, вектори яких наближені до першої осі ординації (рис. 1.1 Б). Менший вплив мають сольовий режим, вміст карбонатів та засвоюваних форм азоту, кріорезим, вектори яких майже співпадають з другою віссю ординації. За вектором континентальності клімату диференціюються *Lemno-Utricularietum*, *Myriophyllo-Nupharetum*. Найбільш екологічно відокремленим виявилася асоціація *Batrachietum rionii*, яка відділилася від решти за векторами змінності зволоження та світловим режимом. Ці ж фактори визначили відокремлення асоціації *Polygonetum amphibii*, яка, разом із тим, є більш екологічно близькою до решти синтаксонів класу. Диференціація ценозів *Potametum pectinati*, *Potametum perfoliati* відбувається під впливом кислотного режиму екотопу і терморезиму. Угруповання *Myriophylletum spicati*, *Potametum pusilli* відокремлюються за комплексним впливом сольового режиму, вмісту карбонатів та нітратів. Екологічну диференціацію ценозів *Potametum lucentis* визначають карбонатність та сольовий режим середовища. Угруповання *Ceratophylletum demersi* відокремлюються за комплексною дією проаналізованих факторів, що ілюструє його центральне положення на ординаційній діаграмі.

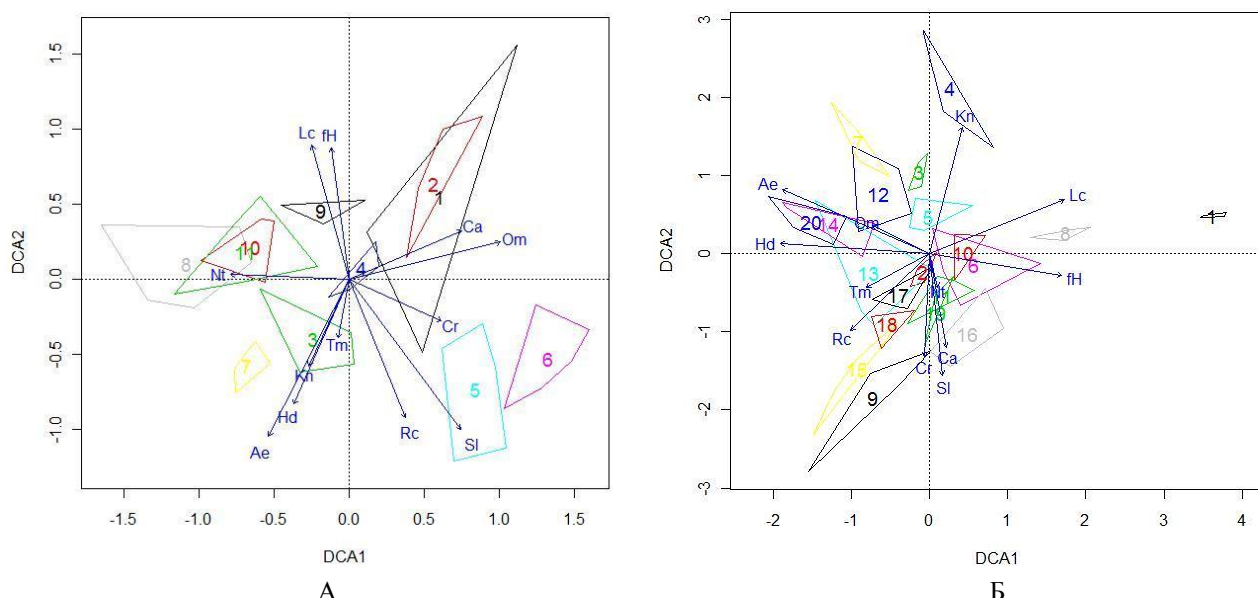


Рисунок 1.1 – Результати DCA-ординачії рослинних угруповань класів *Lemnetaea* та *Potametea* долини р. Сіверський Донець. Умовні позначення до рис. 1.1 А: 1 – *Lemnetum minoris*; 2 – *Spirodeletum polyrrhizae*; 3 – *Lemno minoris-Salvinietum natantis*; 4 – *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrrhizae*; 5 – угруповання з домінуванням *Lemna minor* і *Pistia stratiotes*; 6 – *Lemnetum gibbae*; 7 – *Lemnetum trisulcae*; 8 – *Hydrocharitetum morsus-ranae*; 9 – *Lemno minoris-Hydrocharitetum morsus-ranae*; 10 – *Ceratophyllo-Hydrocharitetum*; 11 – *Salvinio-Hydrocharitetum*; до рис. 1.1 Б: 1 – *Batrachietum rionii*; 2 – *Ceratophylletum demersi*; 3 – *Ceratophylletum submersi*; 4 – *Lemno-Utricularietum*; 5 – *Myriophyllo-Nupharetum*; 6 – *Nymphaeo albae-Nupharetum luteae*; 7 – *Nymphaeetum candidae*; 8 – *Polygonetum amphibii*; 9 – *Potametum natantis*; 10 – *Elodeetum canadensis*; 11 – *Myriophylletum spicati*; 12 – *Myriophylletum verticillati*; 13 – *Najadetum marinae*; 14 – *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis*; 15 – *Potametum crispum*; 16 – *Potametum lucentis*; 17 – *Potametum pectinati*; 18 – *Potametum perfoliati*; 19 – *Potametum pusilli*; 20 – *Potametum trichoidis*. Тут і на рис. 1.2 – 1.5: Hd – вологість екотопу; fH – змінність зволоження; Rc – кислотність середовища; Sl – сольовий режим екотопу; Ca – вміст карбонатів у субстраті; Nt – вміст сполук азоту в субстраті; Ae – ступінь аерації екотопу; Tm – терморегим; Om – омброрегим; Kp – континентальність клімату; Cr – кріорегим; Lc – світловий режим; DCA1, DCA2 – осі ординачії

Результати фітоіндикаційного аналізу за основними показниками середовища показали, що угруповання класу *Lemnetea* формуються в умовах нейтральної реакції середовища, значного вмісту солей та засвоюваних форм азоту, невисокого вмісту карбонатів, в освітлених ектопах (рис. 1.2, 1.3).

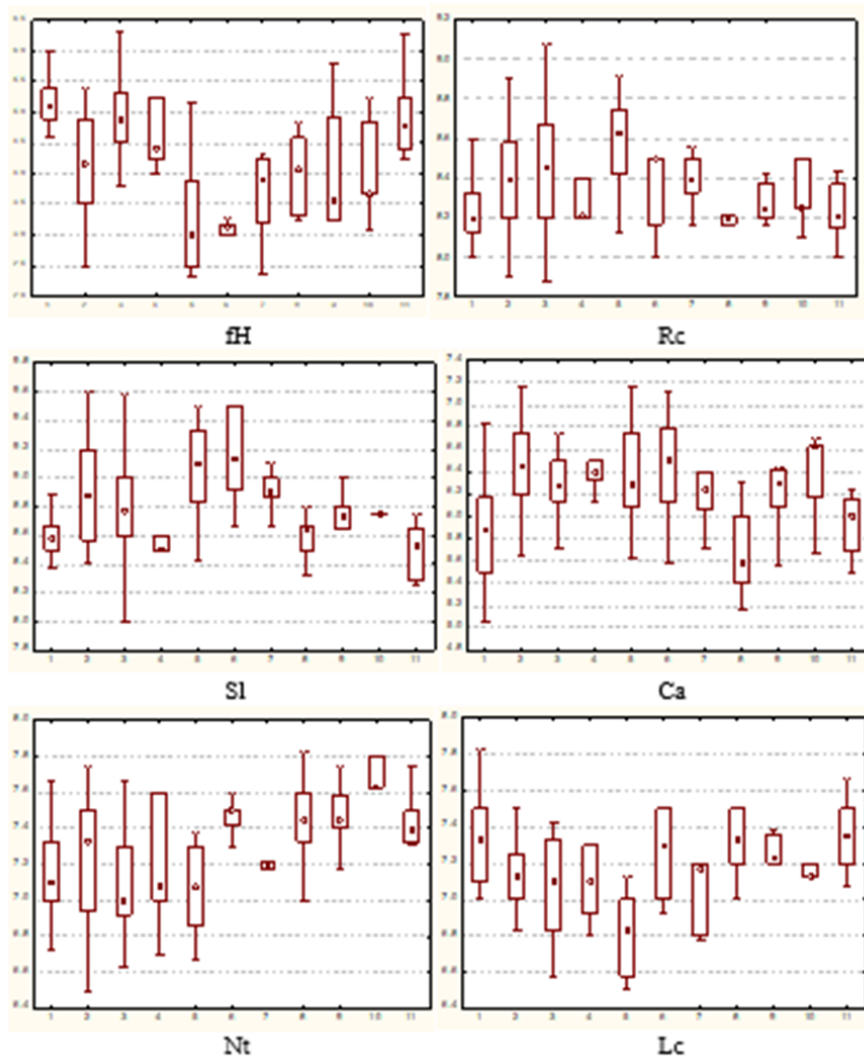


Рисунок 1.2 – Розподіл ценозів класу *Lemnetea* за основними едафічними факторами та світловим режимом. Умовні позначення: див. рис. 1.1 А

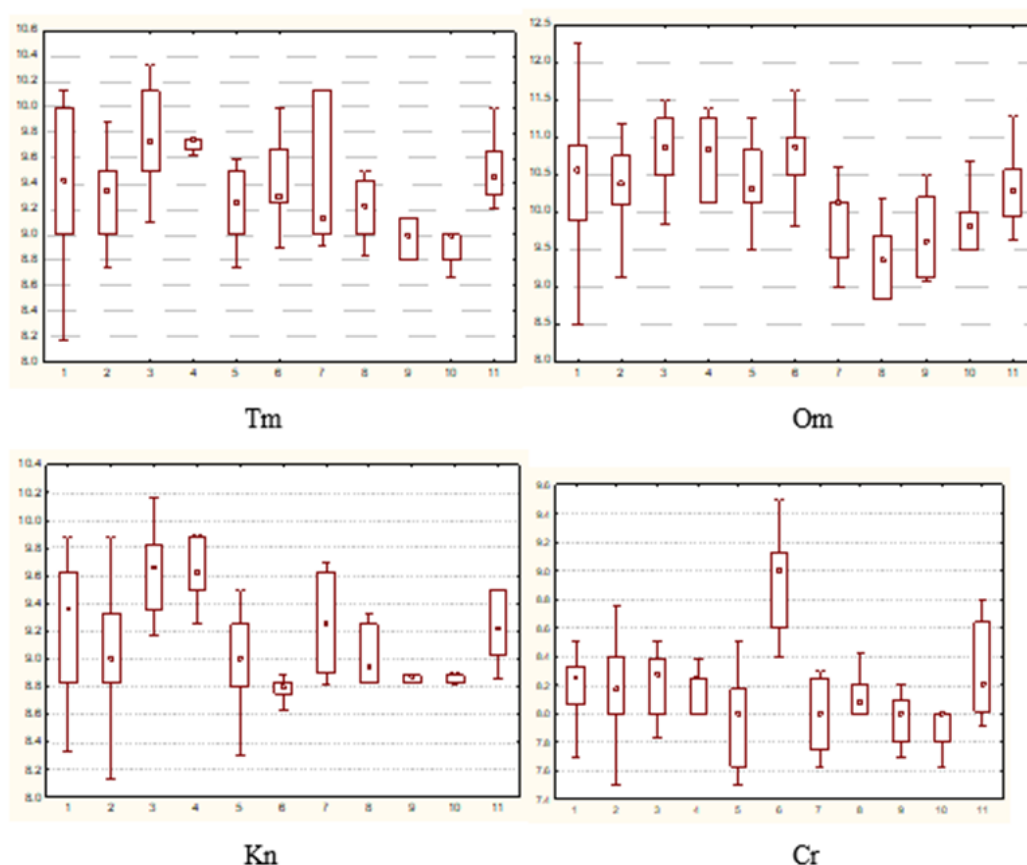


Рисунок 1.3 – Розподіл ценозів класу *Lemnetea* за основними кліматичними факторами. Умовні позначення: див. рис. 1.1 А

За змінністю зволоження амплітуди угруповань *Lemnetum trisulcae*, *Lemnetum gibbae* відповідають гідроконтрастофобам, тобто приурочені до екотопів із рівномірно стабільним ступенем зволоження ґрунтовими та поверхневими водами. Від них відрізняються ценози *Lemnetum minoris*, *Lemno minoris-Salvinietum natantis*, *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrrhizae*, *Salvinio-Hydrocharitetum*, які адаптовані до місцезростань із помірно нерегулярною змінністю зволоження (гемігідроконтрастофоби). Решта займає проміжне положення між цими двома групами. За ступенем кислотності угруповання класу є нейтрофілами (pH=6,5–7,1). Найбільш вузькими амплітудами за даним фактором характеризуються ценози *Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Lemno minoris-Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrrhizae*. За сольовим режимом угруповання класу є евтрофними, здатними формуватися в умовах екотопів зі значним вмістом мінеральних солей. За винятком *Ceratophyllo-Hydrocharitetum* та *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrrhizae*, всі

угруповання можуть існувати в широкому діапазоні значень цього фактору. За градієнтом карбонатofilності всі ценози демонструють широку екологічну амплітуду у діапазоні між гемікарбонатофобами та акарбонатофілами. За вмістом сполук азоту угруповання є нітрофільними, найчутливішими виявилися *Lemnetum gibbae* та *Lemnetum trisulcae*. За континентальністю клімату угруповання *Lemnetum minoris*, *Spirodeletum polyrrhizae*, *Lemnetum trisulcae*, *Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Salvinio-Hydrocharitetum* формуються в умовах геміконтинентального клімату. Угруповання *Lemnetum gibbae*, *Lemno minoris-Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Ceratophyllo-Hydrocharitetum* мають вузькі екологічні амплітуди та розподіляються у напрямку зменшення континентальності клімату, а ценози *Lemno minoris-Salvinietum natantis* та *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrrhizae* – його збільшення. За кріорежимом більшість угруповань є субкріофітними (-10 – -15 °C), лише ценози *Lemnetum gibbae* розвиваються у діапазоні гемікріофітних умов клімату (-2 – -6 °C). Розподіл ценозів класу за градієнтами рівня радіаційного балансу (терморежиму) та ступеня аридності-гумідності клімату (омброрежиму) виявив їх здатність розвиватися в досить широкому діапазоні значень. Серед них, угруповання *Lemno minoris-Salvinietum natantis*, *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrrhizae* та *Salvinio-Hydrocharitetum* мають вищі показники терморежиму, що пояснюється участю *Salvinia natans* у формуванні ценозів. Розподіл угруповань класу за світловим режимом підтверджує їхню здатність розвиватися в умовах незначного затінення, на прибережних ділянках разом з високотравними повітряно-водними ценозами, а також у лісових водоймах.

За результатами фітоіндикаційного аналізу угруповання класу *Potametea* приурочені до прісноводних екотопів із незначною змінністю зволоження, з нейтральною реакцією середовища, мінімальною аерацією, досить забезпечених сполуками азоту та з незначним вмістом карбонатів (рис. 1.4, 1.5).

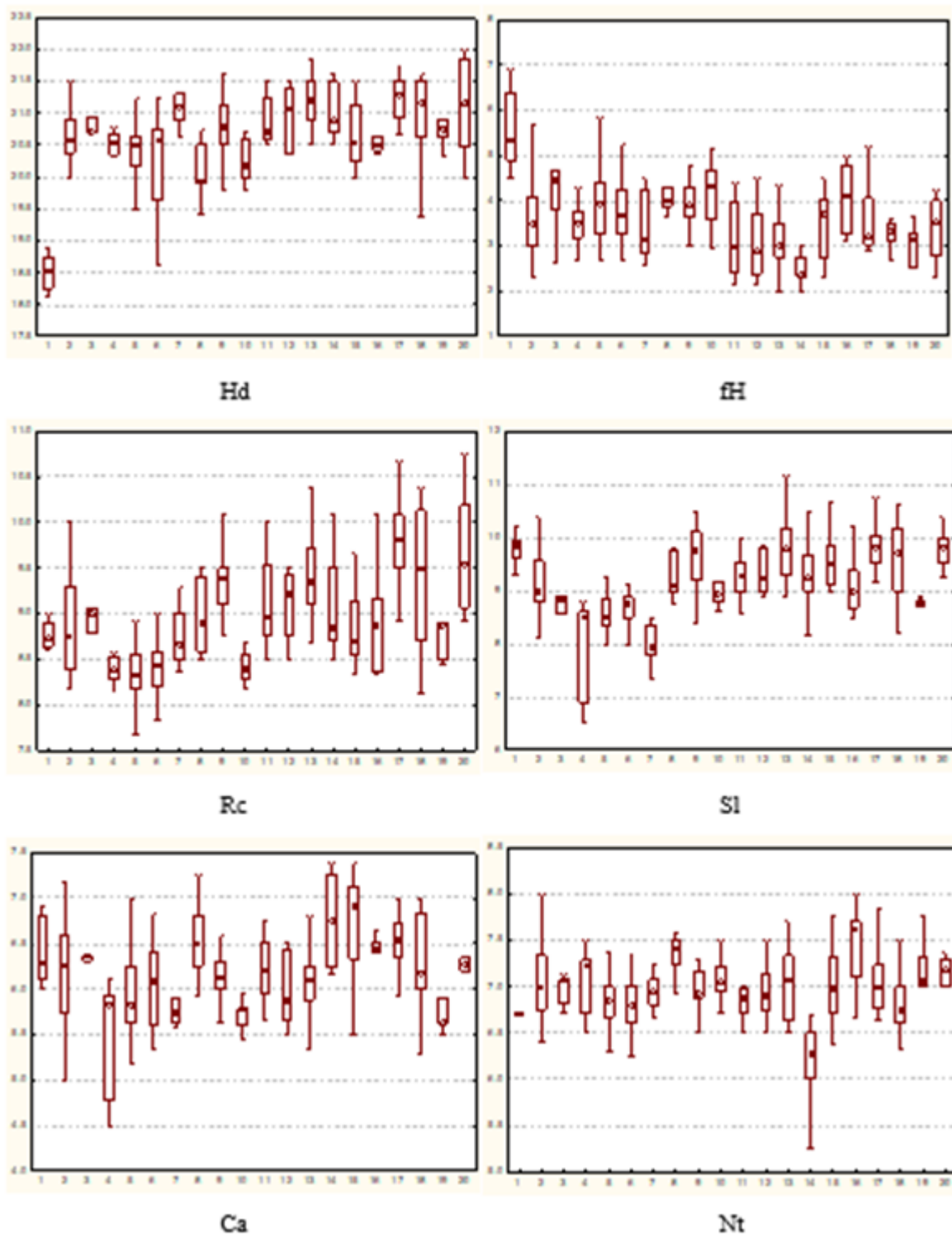


Рисунок 1.4 – Розподіл ценозів класу *Potametea* за основними едафічними факторами. Умовні позначення: див. рис. 1.1 Б

Ценози *Batrachietum rionii* чітко диференціюються за змінністю зволоження та ступенем аерації субстрату, вони здатні зростати в умовах значного коливання рівня води. За фактором кислотності більшість угруповань класу *Potametea* зростають у нейтрофільних умовах.

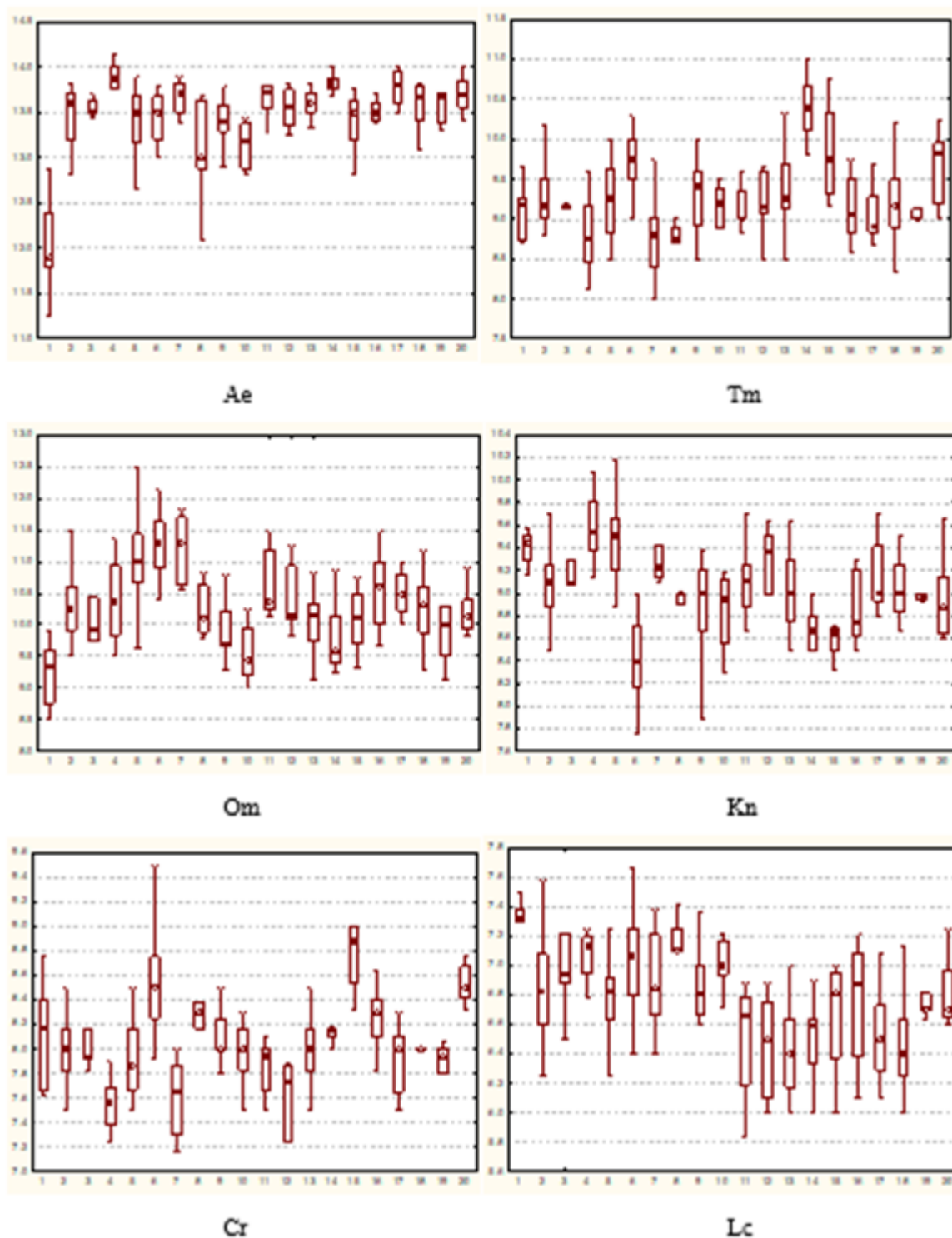


Рисунок 1.5 – Розподіл ценозів класу *Potametea* за основними екологічними факторами. Умовні позначення: див. рис. 1.1 Б

За ступенем засолення ценози *Ceratophylletum submersi*, *Lemno-Utricularietum*, *Myriophyllo-Nupharetum*, *Nymphaeo albae-Nupharetum luteae*, *Nymphaeetum candidae*, *Potametum pusilli* є семієвтрофними, решта – евтрофні. За вмістом карбонатів у субстраті більшість угруповань класу проявляють

гемікарбонатофобність (CaO , MgO = 0,5 %). Особливо чутливими до вмісту карбонатів є ценози *Ceratophylletum submersi*, *Potametum lucentis*, *Potametum trichoidis*, які характеризуються вузькими екологічними амплітудами за цим фактором (рис. 1.4). За вмістом сполук азоту угруповання класу є нітрофільними, лише *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis* демонструють приуроченість до гемінітрофільних умов середовища. Вузьку екологічну амплітуду за цим фактором мають ценози *Batrachietum rionii*. За континентальністю клімату угруповання класу формуються у геміконтинентальних умовах, ценози *Polygonetum amphibii* та *Potametum pusilli* мають вузькі амплітуди за цим фактором (рис. 1.5). За кріорежимом більшість угруповань зростають у діапазоні від субкріофітних до гемікріофітних умов клімату. Нижчі температури здатні витримувати ценози *Lemno-Utricularietum*, *Nymphaeetum candidae*, *Myriophylletum verticillati*. Екологічні амплітуди ценозів *Nymphaeo albae-Nupharetum luteae*, *Potametum crispum*, *Potametum trichoidis* відповідають гемікріофітним умовам. Найбільш вузькими екологічними амплітудами за цим фактором характеризуються *Potametum perfoliati* та *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis*. За терморежимом угруповання класу є субмезотермними. До мезотермних умов тяжіють угруповання *Potameto perfoliati-Vallisnerietum spiralis*, *Potametum crispum*. За омброрежимом диференціація синтаксонів відбувається у широкому діапазоні. Угруповання *Batrachietum rionii* приурочені до мезоаридофітних умов клімату, фітоценози *Myriophyllo-Nupharetum*, *Nymphaeo albae-Nupharetum luteae*, *Nymphaeetum candidae* – до субаридофітних. Інші ценози мають проміжні показники. За світловим режимом екотопу простежується чітка диференціація угруповань союзів *Nymphaeion albae*, *Utricularion vulgaris*, *Ceratophyllion demersi*, *Ranunculion aquatilis*, які розвиваються в умовах відкритих для прямих сонячних променів водойм, від ценозів союзу *Potamion*, які витримують затінення.

Таким чином встановлено, що фітоценози класів *Lemnetea* та *Potametea* диференціюються вздовж градієнтів факторів змінності зволоження, вмісту сполук азоту, сольового режиму екотопів. Додатково на подальший їх розподіл впливають вміст карбонатів, термо-, кріо- та омброрежими клімату. Водні

угруповання долини р. Сіверський Донець формуються в умовах змінності зволоження, мінімальної аерації середовища, його нейтральної реакції, евтрофування, забезпеченості сполуками азоту та незначного вмісту карбонатів. Фітоіндикація за кліматичними факторами показує пристосування до геміконтинентальних, субмезотермних, субаридофітних та субкріофітних умов. Провідна роль факторів змінності зволоження (його зростання), вмісту карбонатів у субстраті, омброрежиму (зниження показників) у розподілі фітоценозів вказує на пристосування угруповань до кліматичних та гідрологічних умов долини р. Сіверський Донець, значна роль фактору нітрофільності (вмісту сполук азоту) – на антропогенний вплив.

1.3 Еколого-біологічна характеристика *Chrysophyta* континентальних водойм України

У результаті багаторічних регулярних альгофлористичних робіт вченими Харківського університету накопичено великий обсяг фактичного матеріалу, обробка якого дозволяє доповнити і розширити еколого-біологічні характеристики значного числа видів водоростей всіх систематичних груп. За термін звіту розширено та доповнено список представників групи *Chrysophyta* до попередньої публікації [13].

Еколого-біологічні характеристики видів складені за формою, запропонованою в літературі [14] з деякими змінами і доповненнями: графі приуроченості до місцезростання і ставлення до плинності замінені графами коефіцієнта трапляння й чисельності видів у водоймах різного типу. При оцінці наявних даних використані характеристики екологічних груп [15].

Встановлено, що *Chrysophyta*, що мешкають в континентальних водоймах України, характеризуються досить широкою екологічною амплітудою. Переважна більшість золотистих водоростей є планктонними формами, але можуть розвиватися і в інших біотопах. У перифітонних спільнотах і в придонних шарах води за оригінальними і літературними даними неодноразово зазначаються види *Chrysococcus rufescens*, *Dinobryon bavaricum*, *D. cylindricum*, *D. divergens*, *D. sertularia*, *Kephyrion inconstans*, *K. rubri-claustri*, *Pseudokephyrion schilleri*, *Synura sphagnicola* [16-20].

Досить різноманітно серед *Chrysophyta* представлені типові епіфіти, що мешкають на різних субстратах. Так, види *Chrysopyxis urna*, *Epiyxis utriculus*, *Kybotion globosum*, *Lagynion ampullaceum*, *L. scherffelii*, *L. triangulare*, масово обростаючи нитчасті водорості (*Mougeotia*, *Oedogonium*, *Tribonema*), потрапляють в згущені проби фітопланктону і дають високі значення чисельності (Додаток А, табл. А.1).

Відносно типології водойм *Chrysophyta* віддають переваги озерам (в тому числі з улоговинами техногенного походження) і болотам, де видове різноманіття

представників групи є максимальним [21 – 23]. Частина космополітичних видів зустрічаються у великих і малих водосховищах, каналах, басейнах оранжерей і храмових комплексів, калюжах на кам'янистих субстратах [20, 24 – 26].

Відомості про частоту трапляння є для 74 таксонів. Як правило, представники *Chrysophyta* зустрічаються рідко і відносяться, в більшості випадків до класу трапляння А (до 10 %).

Температура відноситься до найважливіших екологічних факторів для золотистих водоростей [27]. Із загальної кількості *Chrysophyta*, виявлених у водоймах України, група оліготермних включає 14 видів. Більшість представників *Chrysophyta* водойм України складають мезотермні (temp) форми (36), які віддають перевагу помірним температурам і розвиваються зазвичай протягом тривалого періоду відкритої води. Група евритермних (eterm) форм включає 17 видів, здатних розвиватися в широкому діапазоні температур: від 0,0-10,0 °С в озерах і болотах тундри і лісотундри [28 – 31] до 29,0 – 39,0 °С зрідка в озерах і ставках [32 – 34], найчастіше у водоймах-охолоджувачах ТЕС і АЕС за опублікованими [35] і раніше неопублікованими оригінальними даними із Запорізької АЕС.

В якості одного з найважливіших екологічних чинників для золотистих водоростей вказується електропровідність [27] – непрямий показник ступеню мінералізації води. У відповідному визначнику [36] відзначається неоднорідність групи за відношенням до фактору галобності – від евригалобних до стеногалобних форм. Обробка наявних матеріалів показала, що фактичні дані по мінералізації води наводяться для 40 видів *Chrysophyta* водойм України, ще для 10 видів є посилання на групу галобності без зазначення конкретних цифрових даних (Додаток А, табл. А.1).

В цілому, незважаючи на істотні розбіжності даних різних авторів для одного і того ж виду, *Chrysophyta* континентальних водойм України в більшості своїй є олігогалобами (oh), з переважанням індиферентів (i) – 29 видів і галофобів (hb) – 14 видів. Найбільш типовим представником індиферентних форм є *Chrysococcus biporus*, що зустрічається в широкому діапазоні галобності – від мінералізованих

гірських озер [37] до високомінералізованих степових річок Приазов'я [38 – 39]. Виняток становлять види *Chrysocrinus hydra* і *Stephanoporus tubulosus*, зареєстровані в солоних озерах зі значеннями солоності вище верхньої межі мезогалобності – 20 ‰ [40].

По відношенню до рН найбільш численні (32 види) ацидобіонти (*acb*), досить часто реєструються при рН <7, але дають більш високі значення трапляння й чисельності при рН <5,5. Досить представленою (22 види) виявилася і група індиферентів (*ind*), мало чутливих, здатних успішно вегетувати в широкому діапазоні значень рН – від 3,4 – 4,8 в дистрофних і оліготрофних болотах і озерах до 8,7 – 10,2 в ставках, водосховищах, солонцюватих озерах [23, 28, 41 – 42]. Ацидофіли (*acf*) і алкалібіонти (*alb*), які віддають перевагу рН ≥ 7 або розвиваються виключно в лужних водах, представлені невеликим числом видів (Додаток А, табл. А.1).

На підставі визначення індексу сапробності в місцях мешкання конкретних видів, для 25 з них вперше вказується індикаторне значення (Додаток А, табл. А.1). Збіг оригінальних даних індексу сапробності для різнотипних водойм України з літературними даними індикаторного значення відзначено для 7 видів: *Chromulina conica*, *Chrysococcus biporus*, *Dinobryon divergens* (всі різновиди), *D. sociale*, *Kephyrion moniliferum*, *Mallomonas acaroides*, *M. tonsurata*. Уточнено показове значення для 10 видів: *Chrysococcus klebsianus*, *Ch. punctiformis*, *Ch. rufescens*, *Ch. triporus*, *Epipyxis borgei*, *E. utriculus*, *Kephyrion inconstans*, *K. rubri-claustri*, *Mallomonas caudata*, *Synura petersenii*.

За результатами обробки і порівняльного аналізу складено еколого-біологічні характеристики 81 таксона *Chrysophyta* континентальних водойм України. Для кожного виду наводиться екологічна група відповідно до факторів температури, рН, мінералізації води; оцінюється індикаторне значення по відношенню до санітарного стану водойм.

2 ЕКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ НАЗЕМНИХ БІОЦЕНОЗІВ

2.1 Еколого-ценотичні особливості ксеро-мезофільних і мезофільних біотопів фанерофітного типу

Як відомо, побудова ординаційних матриць у координатах взятих попарно екологічних факторів наочно демонструє особливості екопросторів певних типів рослинних угруповань, разом із тим, диференціацію цих типів можна спостерігати не завжди (внаслідок значного перекриття екологічних амплітуд). Наразі залишається актуальними пошук саме тих факторів, які, по-перше, визначають специфіку певного типу угруповання порівняно із іншими (тобто відіграють провідну роль у його існуванні), по-друге, дозволяють найкращим чином провести розмежування екопросторів усіх типів угруповань, що аналізуються [8 – 9, 12]. Накопичення таких даних є підґрунтям для подальшої розробки еколого-флористичної класифікації рослинних угруповань і класифікації біотопів, особливо до 6 – 7 рівня, що стане віддзеркаленням особливостей біотопічного різноманіття саме території НПП «Слобожанський». У попередньому томі наводилися результати вивчення еколого-ценотичних особливостей рослинних угруповань гігро-гідрофільних біотопів трав'яного типу і мезо-гігрофільних біотопів фанерофітного типу. У вегетаційний період 2019 року дослідженням були охоплені також ксеро-мезофільні і мезофільні біотопи фанерофітного типу.

На території НПП «Слобожанський» переважають ліси із *Pinus sylvestris* L. штучного походження, між якими зустрічаються невеликі за площею ділянки природних лісів (переважно навколо боліт). Разом із тим, якщо середньо- та старовікові культури за флористичним складом, структурною організацією, умовами едафотопу і кліматопу наближаються до лісів природного походження, на нашу думку, доцільним є віднесення таких ділянок до типу Д2.2 Ацидофільні і нейтрофільні соснові ліси Національного каталогу біотопів, а не до типу Д2.6 Антропогенні хвойні ліси. До останнього типу повинні належати лише мало- або середньовікові культури із структурою, що не відповідає природним лісам.

Методичні підходи, що застосовуються для класифікації біотопів,

передбачають використання як цено- та біоморфічних характеристик угруповань, так і даних фітоіндикації. На першому етапі після попередньої камеральної обробки 47 геоботанічних описів рослинних угруповань були розподілені за кількома групами. Певні групи відповідали окремому типу або підтипу біотопу із Національного каталогу, але були й такі, що об'єднували описи, на підставі яких доцільно виділяти окремий тип біотопу, але його місцеположення у класифікаційні схеми потребує уточнення. Усього було виділено 7 груп описів:

- 1) сосновий ліс із остепненим травостоєм (Д2.2.4 – остепнені соснові ліси);
- 2) сосновий ліс конвалієво-орляковий (Д2.2.2 – ацидофільні свіжі та вологі ліси сосни звичайної);
- 3) мокрий заболочений сосновий ліс (Д2.5.2 – оліготрофні болота із ярусом сосни та Д2.2.3 – сирі ліси сосни звичайної);
- 4) кленово-липово-дубовий ліс (Д1.2 – мезофільні евтрофні ліси з домінуванням граба, дуба, та інших широколистяних дерев);
- 5) заболочений березовий ліс (Д1.5.3 – сирі олігомезотрофні березові ліси та Д1.7.2 – мезотронні болота з ярусом берези);
- 6) вільховий евтрофний заболочений ліс (Д1.7.1 – евтрофні болота з ярусом вільхи чорної або берези);
- 7) сосново-дубовий ліс (Д1.4 – термофільні широколистяні і хвойно-широколистяні ліси).

Застосування комп'ютерної програми Turboveg for Windows дозволило розрахувати показники 12 екологічних режимів, що характеризували особливості кліматопу і едафотопу досліджених місцезростань. У подальшому на підставі аналізу даних ординації, виконаної із застосуванням програми Excel 2016 склад деяких груп дещо змінився, але не суттєво.

В результаті здійснення ординаційного аналізу було виявлено наступне. Для таких екологічних режимів кліматопу як кріорежим, терморежим, континентальність клімату діапазон варіювання показників складав 2 – 2,5 бали, тому диференціація угруповань в координатах цих факторів є дуже слабкою.

Відповідно до показників терморежиму (рис. 2.1) всі угруповання можна розподілити на ті, для яких оптимальними є субмезотермні або наближені до них умови кліматопу (переважна більшість), і ті, для яких оптимальними можна вважати субмікротермні умови. Останні презентують біотопи, що відповідають мокрому заболоченому сосновому лісу та заболоченому березовому лісу. Проміжне положення між цими двома групами займають угруповання соснового лісу конвалієво-орлякового. Кріорежим усіх досліджених місцезростань є сприятливим для субкріофітів, разом із тим, умови біотопів дубового лісу і сосново-дубового певним чином підходять для більш термофільних гемікріофітів.

У координатах омброрежим – терморежим клімату (рис. 2.1) доволі чітко відокремлюються біотопи соснового лісу із остепненим травостоєм (група 1), що характеризуються субарідними мікрокліматичними умовами, в той час як в інших біотопах клімат більш вологий. Закономірно, що найбільш вологий клімат у біотопах мокрого заболоченого соснового лісу (група 3), що є лісо-болотними ценозами.

Розмежування екопросторів набагато краще відбувається в координатах факторів омброрежим – режим освітлення (рис. 2.1). Наприклад, відокремлюються із незначним перекриттям екопросторів дуже схожі за показниками омброрежиму групи 2, 4, 6 і 7 (показники режиму освітлення зменшуються у напрямку вільхові і конвалієво-орлякові ліси → сосново-дубові ліси → дубові ліси). Найбільші ж показники освітлення характерні для біотопів груп 3 і 5, де внаслідок заболочення деревостан розріджений, невисокий, а також біотопів групи 1, де деревний ярус має невисокі показники зімкнутості. Чагарниковий ярус у першому випадку дуже розріджений, а в другому – часто зовсім відсутній.

Дослідження показало, що у координатах едафічних факторів (рис. 2.2 і 2.3) – гідрологічного, загально сольового, азотного режимів, а також режимів змінності зволоження, аерації, кислотності – переважна більшість угруповань набагато краще розподіляється на окремі кластери порівняно із розподілом у координатах кліматичних факторів, за виключенням режиму освітлення (рис. 2.1).

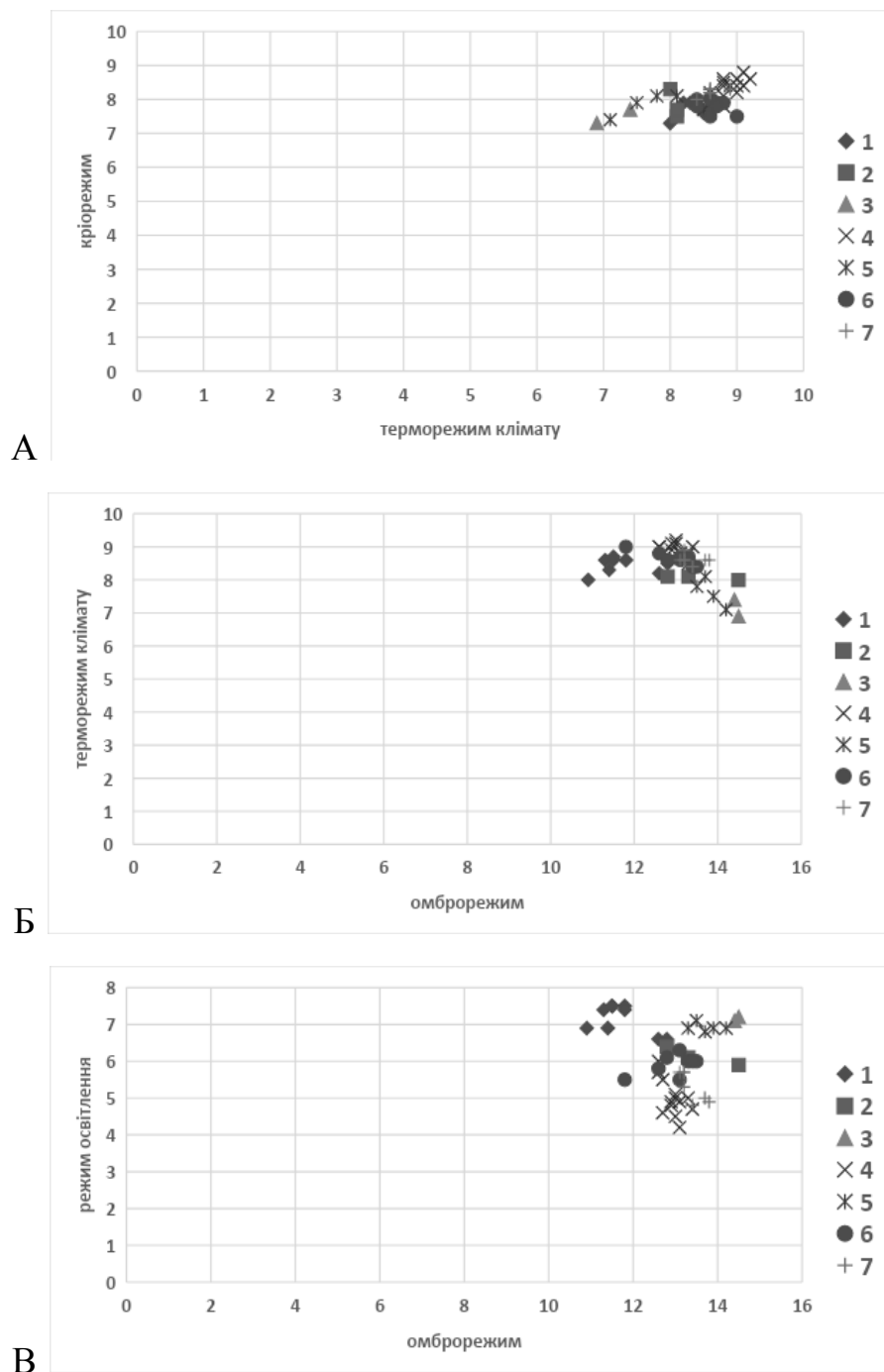


Рисунок 2.1 – Ординація рослинних угруповань у координатах: А – температурний режим і кріорегим; Б – омброрегим і температурний режим; В – омброрегим і режим освітлення; 1 – сосновий ліс із остепненим травостоєм; 2 – сосновий ліс конвалієво-орляковий; 3 – мокрий заболочений сосновий ліс; 4 – кленово-липово-дубовий ліс; 5 – заболочений березовий ліс; 6 – вільховий евтрофний заболочений ліс; 7 – сосново-дубовий ліс

В ординаційному полі таких факторів, як зволоження ґрунту і його змінність (рис. 2.2) утворюються три окремих кластери.

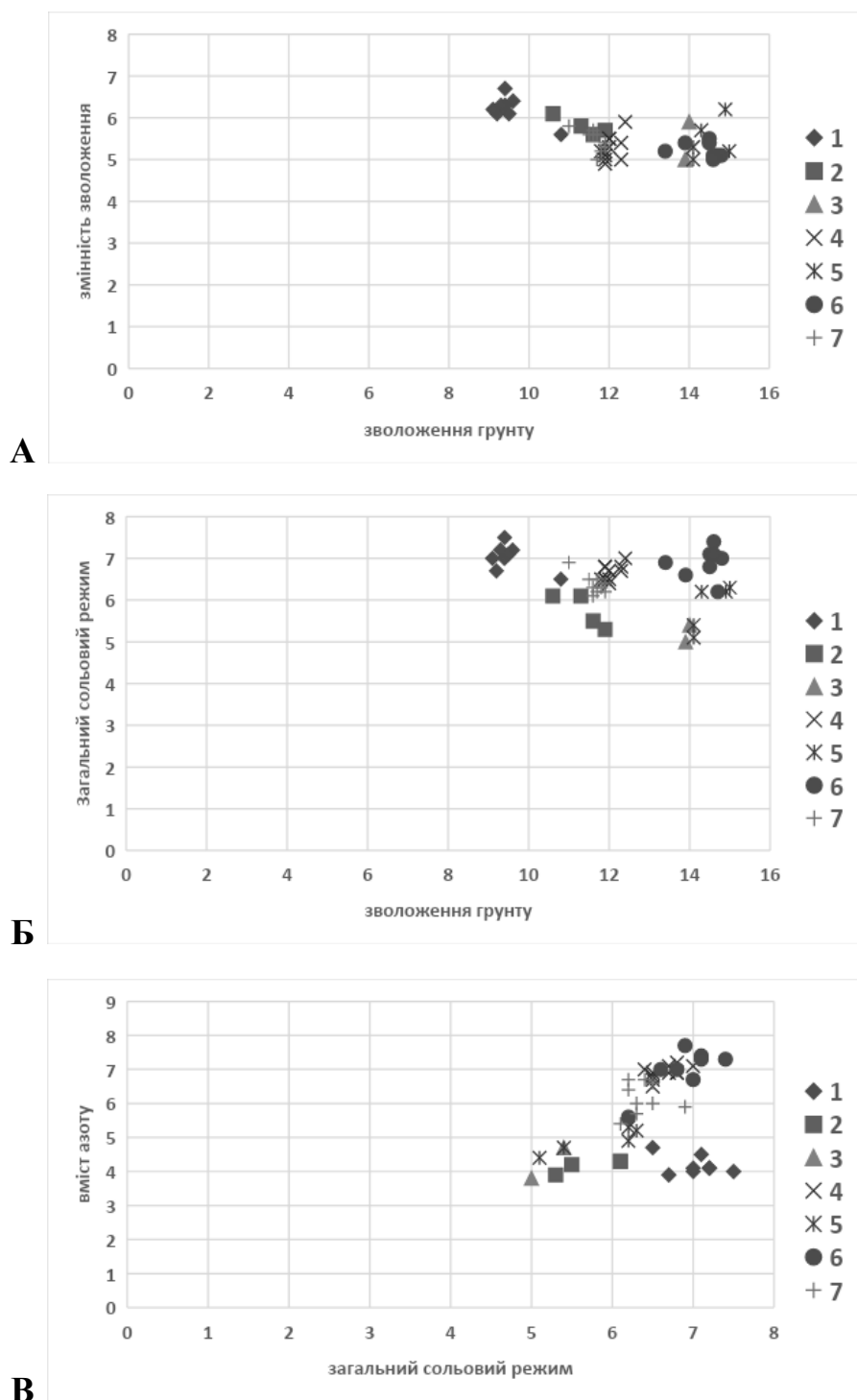


Рисунок 2.2 – Ординація рослинних угруповань у координатах: А – зволоження і його змінності; Б – зволоження і загальний сольовий режим; В – загальний сольовий режим і вміст азоту. Інші позначення: див. рис. 2.1

Найбільш чітко відокремлюються (з утворенням окремого кластеру) угруповання соснового лісу із остепненим травостоєм (група 1). Цьому типу біотопів притаманні сухуваті ґрунти із нерівномірним зволоженням кореневмісного шару при помірному або незначному промочуванні його опадами і

талими водами. Другий кластер утворюють групи 2,4 і 7 – умови зволоження ґрунту від свіжих до вологих, до третього кластеру входять групи 3,5,6 – умови зволоження ґрунту від вологих до сирих. За показниками режиму змінності зволоження біотопи, що увійшли до другого і третього кластеру, характеризуються помірно нерівномірним або нерівномірним (тимчасово надмірним – групи 3,5,6) зволоженням кореневмісного шару ґрунту при повному промочуванні його опадами і талими водами. Взагалі, показники зволоження ґрунту змінювалися від 9.2 до 15 балів, а режиму змінності зволоження від 4.9 до 6.7 балів.

У координатах зволоження – загальний сольовий режим (рис. 2.2) можна простежити подальшу диференціацію окремих груп (лише із незначним перекриттям екопростерів у деяких із них). Певна прямо пропорційна залежність між цими факторами спостерігається для груп 2,4 і 7 – від біотопів конвалієво-орлякового соснового лісу з ґрунтами менш зволженими і небагатими на мінеральні солі до біотопів кленово-липово-дубового лісу із більш зволженими і збагаченими солями ґрунтами. Закономірно, що між цими біотопами проміжне положення займають саме біотопи сосново-дубового лісу. У координатах зволоження – загальний сольовий режим також спостерігається і відокремлення від заболочених біотопів березового і соснового лісів (групи 3 і 5) біотопів заболоченого вільхового евтрофного лісу (група 6).

Необхідно зауважити, що останні є не тільки найбільш зволженими у порівнянні із усіма іншими, але й характеризуються найбільш збагаченими солями ґрунтами (трохи нижчі показники мають ґрунти дубового лісу). Цікавим є той факт, що такі ж збагачені солями ґрунти утворюються і в сухуватих умовах зволоження в біотопах соснового лісу із остепненим травостоєм.

Як відомо, важливою складовою, від якої залежить родючість ґрунту і яка лімітує поширення багатьох видів, є наявність у ньому засвоюваних форм азоту. У координатах вміст азоту – загальний сольовий режим чітко проявляється екологічна специфіка усіх місцезростань соснового лісу (групи 1, 2, 3), ґрунти яких відносно бідні або бідні щодо мінерального азоту (рис. 2.2). Найбіднішими (як на мінеральні солі взагалі, так і на мінеральний азот) є ґрунти мокрого

заболоченого соснового лісу (група 3), сприятливі тільки для оліготрофів (насамперед, видів сфагнуму). Кількість мінерального азоту може коливатися в межах 5 – 20 мг на 100 г ґрунту. Відносно забезпеченими мінеральним азотом можна вважати ґрунти дубового лісу і вільхового (30 – 40 мг на 100 г ґрунту), а найбагатшими є ґрунти деяких угруповань вільхового евтрофного заболоченого лісу.

Хімічний склад ґрунту і його гідрологічний режим значною мірою впливають на кислотний режим едафотопу. На рис. 2.3 можна бачити розподіл досліджених угруповань в координатах факторів зволоження ґрунту – кислотність. Для більшої частини досліджених місцезростань характерні слабо кислі ґрунти (рН 5.5 – 6.5); ближче до нейтральних є ґрунти кленово-липово-дубового лісу, і тільки у біотопах мокрого заболоченого соснового лісу і на деяких ділянках заболоченого березового лісу наявні кислі ґрунти (рН 4.5 – 5.5). Фактором, що впливає на хімічні процеси (окислення) і визначає характер ґрунтоутворення, є аерація ґрунту, яка обумовлена, у свою чергу, механічним складом ґрунту і його обводненням. У екопросторі факторів зволоження ґрунту і режим аерації можна побачити майже прямо пропорційну залежність між цими факторами (рис. 2.3). Режим аерації змінюється наступним чином – від «значно аеровані ґрунти» (5 балів) до «слабко аеровані ґрунти» (9 балів).

Найкраще аерованими (але найбільш сухими) є біотопи соснового лісу із остепненим травостоєм. Помірно аерованими є ґрунти сосново-дубового лісу, у порівнянні з якими більш аерованими є ґрунти соснового лісу конвалієво-орлякового і менш аерованими – ґрунти дубового лісу. Хоча співставлення ординаційних матриць дозволило простежити доволі чітко розмежування певних груп у координатах тих або інших факторів, найкращим чином (майже без перекриття екопросторів) для всіх сімох це видно саме у координатах кислотності та аерації (рис. 2.3).

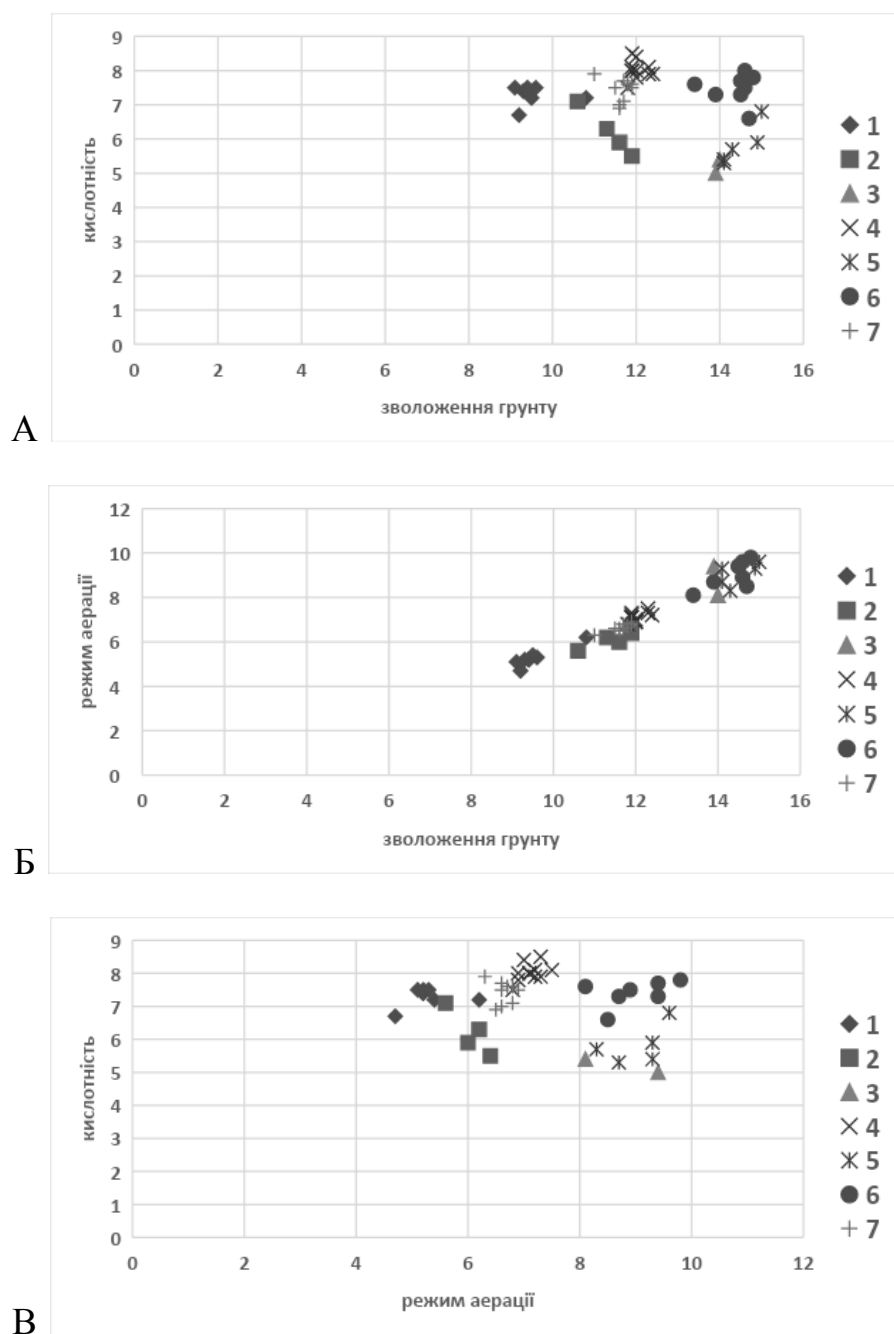


Рисунок 2.3 – Ординація рослинних угруповань у координатах: А – зволоження і кислотності; Б – зволоження і аерації; В – аерації і кислотності. Інші позначення: див. рис. 2.1

Одним із завдань ординаційного аналізу і є пошук закономірностей екологічної диференціації рослинних угруповань. Цікавим виявився той факт, що, хоча у екопросторі едафічних факторів еконіші угруповань мокрого заболоченого соснового лісу і березового лісу значною мірою співпадають, їхня диференціація добре помітна у екопросторі таких факторів кліматопу, як режим освітлення,

термо- і омброрежим (рис. 1.1). Необхідно також зазначити, що найбільший екопростір (у порівнянні із іншими угрупованнями фанерофітного типу) за факторами змінність зволоження, загальний сольовий режим, вміст азоту мають березняки. Це свідчить про їхню екологічну гетерогенність, яка потребує подальших досліджень.

Таким чином, застосування фітоіндикаційного аналізу дозволило розрахувати показники 12 екологічних режимів для 47 геоботанічних описів. На підставі отриманих даних, а також цено- та біоморфічних особливостей були виділені 7 груп, для яких виявлено параметри їхніх екопросторів за результатами аналізу ординаційних матриць у координатах взятих попарно екологічних факторів. Це дозволило виявити екологічну специфіку місцезростань кожної групи, що у подальшому може бути використано для розробки класифікаційної схеми біотопів НПП «Слобожанський». Встановлено, що екологічна диференціація досліджених рослинних угруповань найкращим чином проявляється у координатах кислотності та аерації ґрунту.

2.2 Рідкісні види лишайників національного природного парку «Слобожанський»

Важливою формою охорони рослинного світу є охорона рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення, видів рослин та типових природних рослинних угруповань. Саме природно-заповідні території є основою збереження генофонду рослинного і тваринного світу, типових і рідкісних ландшафтів, підтримання сприятливих екологічних умов.

Для території національного природного парку «Слобожанський» серед рідкісних видів лишайників наводяться *Fuscidea arboricola* Coppins & Tønsberg, *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb, *Usnea hirta* (L.) Weber ex F.H. Wigg. та *Placynthiella uliginosa* (Schrad.) Coppins & P. James, але без вказівок їх точного місцезнаходження [43 – 44]. У зв'язку з цим метою даного етапу роботи було проведення ревізії рідкісних видів лишайників на території НПП «Слобожанський».

Зразки лишайників збирали протягом 2018 року під час експедиційних виїздів на території парку у різних типах біотопів (сухі соснові ліси лишайникові, свіжі соснові ліси зеленомохові та сирі березові ліси). Визначення зразків проводилось на кафедрі ботаніки та екології рослин Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Гербарні зразки зберігаються в ліхенологічній колекції гербарію CWU. Назви лишайників та імена авторів при таксонах подано згідно з Index fungorum [45]. Під час експедиційних виїздів до національного природного парку «Слобожанський» були закладені пробні ділянки для подальших досліджень за рідкісними видами лишайників.

За результатами проведених досліджень було виявлено нові для території НПП «Слобожанський» види лишайників, що є рідкісними для Харківської області. Це *Chaenotheca stemonea* (Ach.) Müll. Arg., *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai, *Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng., *Ramalina farinacea* (L.) Ach. Для виду *Placynthiella uliginosa* встановлено точне місцезнаходження на території парку.

Відомості щодо виявлених рідкісних видів лишайників занесено до світової бази даних з біорізноманіття Global Biodiversity Information Facility (GBIF) за допомогою PlutoF Workbench та проведено їх картування (рис. 2.4).

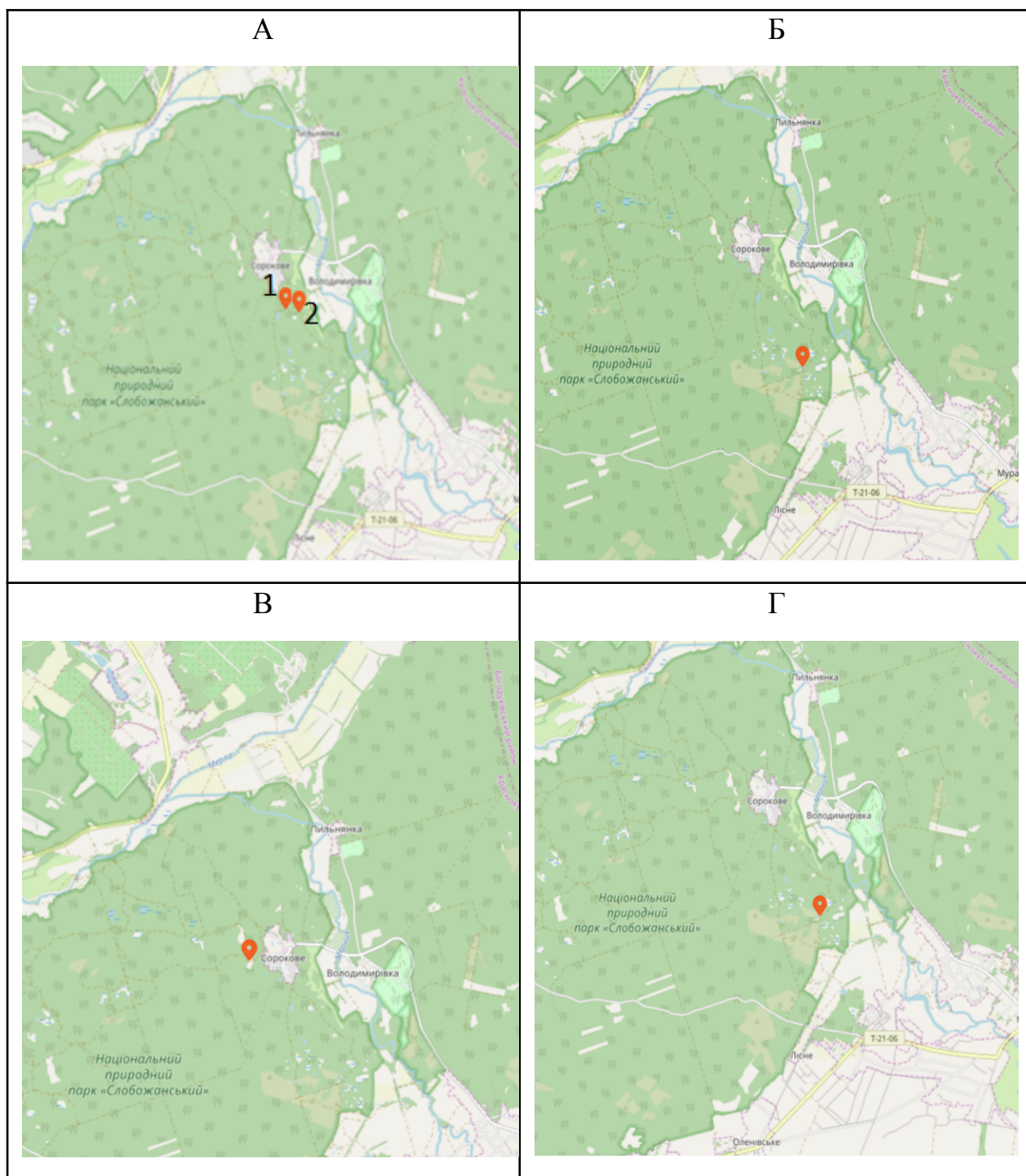


Рисунок 2.4 – Карти розповсюдження рідкісних видів лишайників на території НПП «Слобожанський»: А – *Vulpicida pinastri* (1) та *Placynthiella icmalea* (2); Б – *Ramalina farinacea*; В – *Cladonia cariosa*; Г – *Chaenotheca stemonea*

Нижче наводимо список виявлених лишайників із зазначенням їх точних місцезнаходжень, типу біотопу, екології та номери гербарного зразка у базі GBIF:

1) *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai

Місцезнаходження. Україна, Харківська область, Краснокутський район, окол. с. Володимирівка, НПП «Слобожанський», у свіжому сосновому лісі зеленомоховому, на корі берези разом з *Hypogymnia physodes*, у комлевій частині стовбура, 50.071849° N, 35.270870° E, 07.09.2019, А. Громакова, С. Ковальська (CWU 203040).

2) *Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng.

Місцезнаходження. Україна, Харківська область, Краснокутський район, окол. с. Володимирівка, НПП «Слобожанський», у сухому сосновому лісі, на піщаному ґрунті на відкритій галявині, 50,067539° N, 35,275578° E, 07.09.2019, А. Громакова, С. Ковальська (CWU 203228).

3) *Chaenotheca stemonea* (Ach.) Müll. Arg.

Місцезнаходження. Україна, Харківська область, Краснокутський район, окол. с. Володимирівка, НПП «Слобожанський», у свіжому сосновому лісі зеленомоховому, на стовбурі *Robinia pseudoacacia*, 50.07871° N, 35.26957° E, 07.09.2019, А. Громакова, С. Ковальська (CWU 203041).

4) *Ramalina farinacea* (L.) Ach.

Місцезнаходження. Україна, Харківська область, Краснокутський район, окол. с. Володимирівка, НПП «Слобожанський», у свіжому сосновому лісі зеленомоховому, на корі *Quercus robur*, 50.062139° N, 35.277231° E, 07.09.2019, А. Громакова, С. Ковальська (CWU 203036).

5) *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins & P. James

Місцезнаходження. Україна, Харківська область, Краснокутський район, окол. с. Володимирівка, НПП «Слобожанський», на ґрунті на галявині після пожежі у свіжому сосновому лісі зеленомоховому, 50,071849° N, 35,270870° E, 07.09.2019, А. Громакова, С. Ковальська.

Таким чином, було доповнено банк даних ліхенофлори Харківської області знахідками рідкісних видів лишайників та проведено картування цих видів.

2.3 Еколого-біологічна характеристика інвазійних видів рослин, поширених на території Харківської області

Продовжено дослідження неаборигенного елементу порушених територій. У термін звіту виявлено 15 інвазійних видів рослин на території Харківської області та складено їх еколого-біологічну характеристику, проведено екотопологічний аналіз. Зокрема, ще 5 видів рослин є потенційно інвазійними для досліджуваної території.

Проблема неаборигенних організмів визнається другою, а в деяких країнах навіть першою загрозою біорізноманіттю. Про важливість цього питання свідчить обговорення його на таких авторитетних міжнародних форумах як конференція ООН з проблем сталого розвитку (Ріо-де-Жанейро, Бразилія 1992) та конференція ООН з проблеми неаборигенних видів (Трондхейм, Норвегія, 1996), численних спеціальних форумах з фітоінвазій, оскільки екологічна ціна фітоінвазій – невинуваті збитки видам та екосистемам. Прямі економічна ціна (включаючи прямі та опосередковані збитки чи шкоду, втрату вигод тощо) у світовому масштабі виливається у мільярди доларів щорічно [46].

У березні 2002 р. Рада Європи визнала, що поява інвазійних чужинних видів спричиняє серйозних збитків економіці і шкоду здоров'ю людини, та є однією з головних причин збіднення біологічного різноманіття [47]. Наразі існують різноманітні наукові програми з вивчення інвазійних видів у Європі, результати яких оприлюднюються на численних конференціях, серед яких найвідомішими є: EMAP – Ecology and Management of Alien Plant Invasions; NEOBIOTA – Towards a Synthesis; BIOLIEF – Biological invasions and ecosystem functioning; DAISIE – Delivering Alien Invasive Species In Europe.

Інвазійний вид – чужинний вид, здатний до агресивного розростання, нестримного поширення та заміщення внаслідок цього аборигенних видів рослин. Поширення інвазійних видів становить загрозу природному біорізноманіттю та природним середовищам існування, виступаючи агентом їхніх змін або деградації [48].

Оскільки Україна є Стороною Конвенції з біорізноманіття (CITES) [49], то положення цього документу, рішення та рекомендації Конференції Сторін мають враховуватися нашою країною при прийнятті рішень та розробці далекоглядної природоохоронної, аграрної та будь-якої іншої політики, що зрештою має на меті перехід України на шлях сталого розвитку. Глобальна стратегія, як світова, так і європейська, чітко окреслює як загальні та специфічні виклики і загрози з боку неаборигенних організмів та сектори (галузі), котрих ці загрози стосуються, так і основні стратегічні відповіді (реакцію) на ці загрози. Серед цих реакцій, що мають бути справою кожної країни та світового співтовариства в цілому, виділено 10 основних елементів, в тому числі: розбудова загальної спроможності управління вирішенням проблеми (інституційна спроможність); розбудова наукової спроможності (наукові дослідження та експертиза тощо); сприяння обміну інформацією (як на міжнародному, так і на національному рівнях); розробка дієвих економічних механізмів та економічної політики; посилення національних, регіональних та міжнародних правових та інституційних механізмів та інструментів; розробка системи екологічного аналізу ризику (в тому числі ризиків, що викликані неаборигенними організмами); сприяння по інформованості та залученню громадськості; підготовка національних стратегій та планів дій; залучення питань стосовно неаборигенних організмів до ініціатив з питань глобальних змін (тут, зокрема, маються на увазі широкомасштабні та рамкові ініціативи, договори, конвенції тощо, котрі спрямовані на глобальні питання сталого розвитку); сприяння міжнародній співпраці з проблем неаборигенних організмів [47].

Однією з передумов виконання рішень Конвенції є прийняття списку та проведення комплексного дослідження інвазійних видів на регіональному рівні. Вперше в Україні подібний список був затверджений у 2018 році Закарпатською обласною радою [46]. Цю справу слід продовжити з метою створення у майбутньому загальноукраїнського списку.

На території Харківської області дослідження були розпочаті у 2017 році. Список інвазійних видів Харківської області підготовлений співробітниками

Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна та Інститутом ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Він нараховує 15 видів судинних рослин. Зокрема, 5 видів рослин знаходяться у стані активної експансії та можуть будь-коли перейти до рангу інвазійних. Усі інвазійні та потенційно інвазійні види рослин потребують моніторингу і контролю.

Пропонований в перелік складено з урахуванням рекомендаційних та регуляторних європейських документів щодо інвазійних чужорідних видів у рамках Конвенції ООН про біорізноманіття та Бернської конвенції і пропонується на розгляд та затвердження Харківською обласною радою. Назви видів рослин та синоніми, які широко використовуються у наукових публікаціях вченими різних країн наведені за Plant List [50]. Біотопи, що є характерними для розглянутих видів, наведені за Національним каталогом біотопів України [51]. Дослідження видів інвазійних рослин проводилося за класифікацією D. Richardson зі співавторами [52 – 53]. Гідроморфічний та географічний аналізи проведено за Ya. Didukh [12], А. Тахтаджяном [54]. Структурний аналіз інвазійних видів рослин здійснено за класифікацією J. Kornàs [55].

За результатами дослідження інвазійні види розділені на три групи за ступенем інвазійного потенціалу (табл. 2.1): 1 – висока інвазійна спроможність; 2 – середня інвазійна спроможність; 3 – потенційно інвазійні.

До першої групи було віднесено 12 адвентивних видів (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Bidens frondosa* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronquist, *Parthenocissus quinquefolia* (A. Kern.) Fritsch, *Erigeron annuus* (L.) Desf., *Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L., *Amaranthus retroflexus* L., *Galinsoga parviflora* Cav., *Portulaca oleracea* L., *Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet, *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun.), які поширені на території Харківської області у таких біотопах: рудеральних малорічників на бідних ґрунтах (С1.1.2) та багаторічних трав на бідних ґрунтах (С1.2.1), угруповань нітрофільної однорічної рослинності на мулистих берегах річок та обмілинах (В4.1.5), у антропогенних широколистяних (Д1.8) та хвойних лісах (Д2.6), заплавних вербових і тополевих лісах (Д1.6.1), у

просапних культурах трав'янистих рослин (C2.1.2) та дерев, чагарників та чагарникових ліан (C2.1.3), парках та скверах (C2.2.1), газонах (C2.2.2).

До другої групи належать три види (*Impatiens parviflora* DC., *Iva xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Solidago canadensis* L.), що приурочені до таких біотопів: вологі та періодично вологі ліси з домінуванням дуба звичайного або видів в'яза (Д1.6.2), нітрофільних рудеральних малорічників (C1.1.3, C1.2.1, Д1.8, Д2.6).

Третя група представлена п'ятьма видами (*Elodea canadensis* Michx., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray, *Helianthus tuberosus* L., *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Deer., *Elaeagnus angustifolia* L.), які зростають у високотравних окрайкових нітрофільних біотопах низинних річок (B4.1.6), мезотрофних та евтрофних водоймах з макрофітною рослинністю (B1.1.2) та мезотрофних водоймах з твердою (жорсткою) водою і угрупованнями харових водоростей (B1.1.3), у виразно неприродних водоймах та пов'язаних з ними структурах (C4), комплексах біотопів забудованих територій (C3.3, Д1.8, C1.2.1, Д1.6.1).

Фракційний аналіз досліджуваних видів рослин проведено за часом і способом занесення та ступенем натуралізації. Таким чином, за часом занесення інвазійні види рослин представлені тільки кенофітами (20 видів), які потрапили на території області після XX століття. За способом занесення (рис. 2.5) більшість інвазійних видів рослин є ксенофітами (8) – види, які були занесені випадково та характеризуються активними спалахами розповсюдження. Інші групи рослин розподілені таким чином: ергазіофіти (6) – рослини, які були занесені не випадково та потім здичавіли, агріофіти (4) – заносні рослини, які впроваджуються у природні ценози, аколотофіти (2) – це випадково занесені рослини, які активно розселяються у разі антропогенної трансформації рослинного покриву. За ступенем натуралізації (рис. 2.6) 11 видів є епекофітами, рудеральні рослини, що поширюються антропогенними екотопами; 7 – ергазіофіти, рослини, які були занесені навмисно з культури; по одному виду рослин належить до агріофітів та ефемерофітів (флюктуруючі види, які то з'являються, то зникають).

Таблиця 2.1 – Еколого-біологічна характеристика інвазійних видів рослин Харківської області

Назва виду	Походження*	Гідроморфа	Фракційна структура			Ступінь інвазійного потенціалу
			за часом занесення	за способом занесення	за ступенем натуралізації	
1	2	3	4	5	6	7
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	NAM	мезофіт	кенофіт	ксенофіт	ефемерофіт	1
<i>Bidens frondosa</i> L.	NAM	мезофіт	кенофіт	ксенофіт	епекофіт	1
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	NAM	мезофіт	кенофіт	ксенофіт	епекофіт	1
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	CAS	мезофіт	кенофіт	ксенофіт	агріофіт	2
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (A. Kern.) Fritsch	NAM	мезофіт	кенофіт	ергазіофіт	епекофіт	1
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Desf. (syn. <i>Stenactis annua</i> Nees, <i>Phalacroloma annuum</i> (L.) Dumort)	NAM	мезофіт	кенофіт	ергазіофіт	ергазіофіт	1
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	NAM	мезофіт	кенофіт	ергазіофіт	ергазіофіт	1
<i>Acer negundo</i> L.	NAM	мезофіт	кенофіт	агріофіт	ергазіофіт	1
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	NAM	мезофіт	кенофіт	аколютофіт	епекофіт	1
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	SAM	мезофіт	кенофіт	ксенофіт	епекофіт	1
<i>Portulaca oleracea</i> L.	MED-CAS	мезофіт	кенофіт	аколютофіт	епекофіт	1
<i>Solidago canadensis</i> L.	NAM	мезофіт	кенофіт	ергазіофіт	епекофіт	2
<i>Iva xanthiifolia</i> (Nutt.) Fresen.	NAM	мезофіт	кенофіт	ксенофіт	епекофіт	2

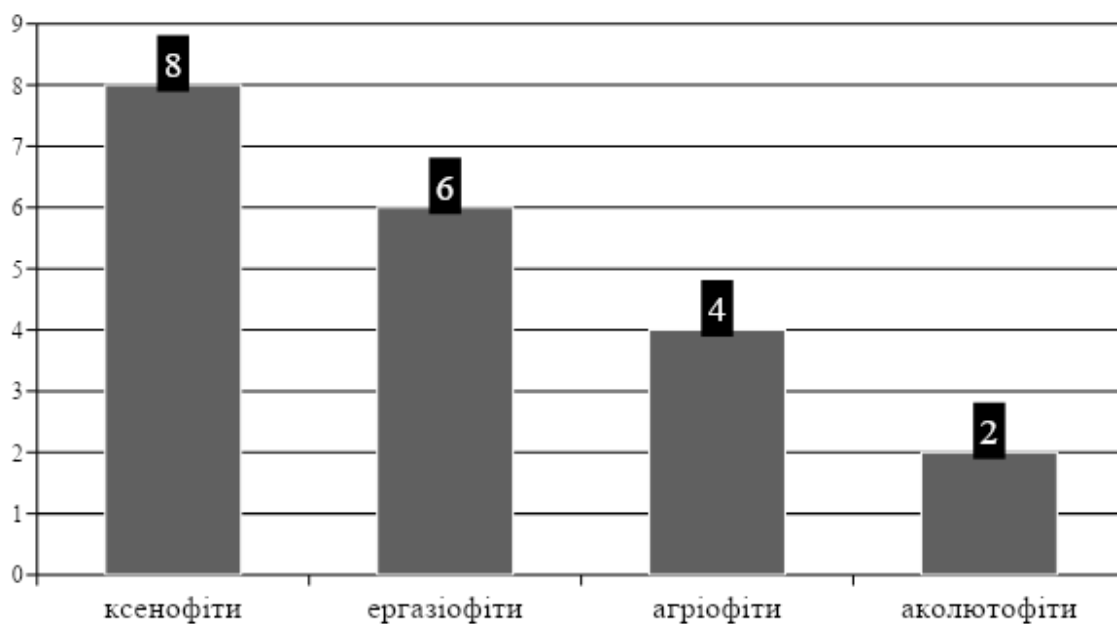


Рисунок 2.5 – Розподіл інвазійних видів рослин за способом занесення

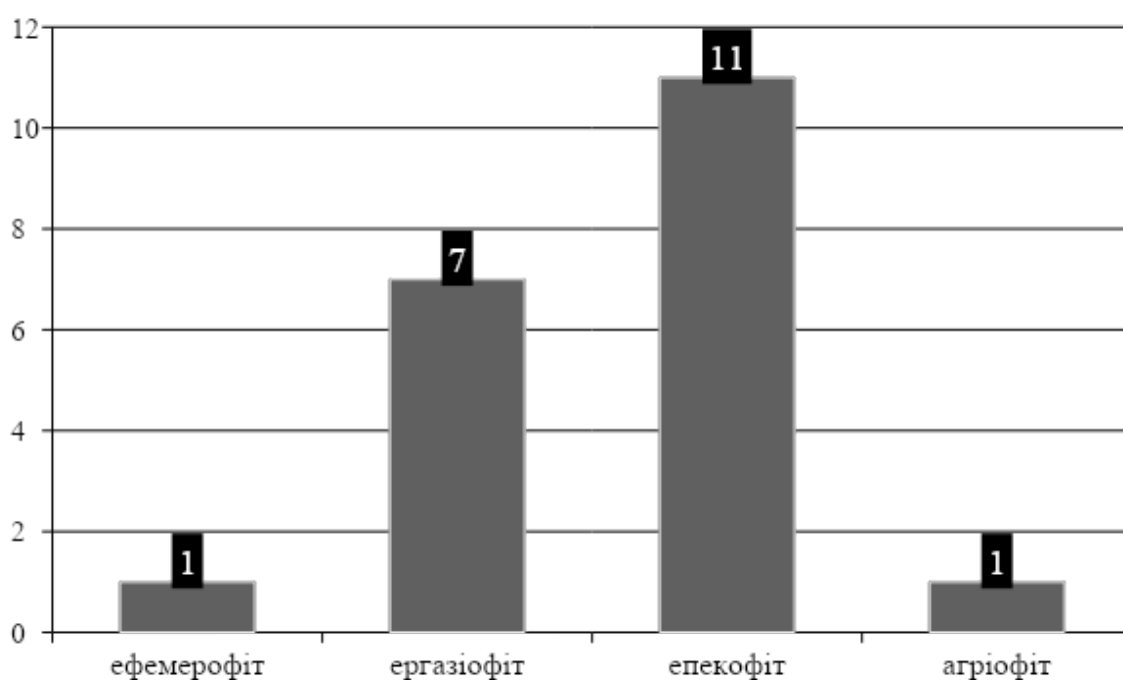


Рисунок 2.6 – Розподіл інвазійних видів рослин за ступенем натуралізації

Аналіз географічного елемента інвазійних видів рослин виявив 15 видів рослин північноамериканського походження (NAM). На інші геоелементи приходить по одному виду рослин (усього 5): середземноморський (MED), центральноазійський (CAS), середземноморсько центральноазійський (MED-CAS), східноазійський (EAS), південноазійський (SAM).

Таким чином, у звітній період проведено комплексне дослідження інвазійних видів рослин Харківської області, що включає аналіз екологічної, географічної, фракційної (за часом занесення, за способом занесення та ступенем натуралізації) та екотопологічної структури. Встановлено переважання видів рослин північноамериканського походження мезофільної групи, що зростають на антропогенно порушених ділянках, занесених після XX століття та які натуралізувалися за межами центру поширення. Серед біотопів найбільш представленими є рудеральні малорічники на бідних ґрунтах та багаторічні трави на бідних ґрунтах.

3 АНАЛІЗ ВІДКРИТИХ БАЗ ДАНИХ БІОЛОГІЧНОЇ ІНФОРМАЦІЇ ЩОДО РЕГУЛЯЦІЇ СИНТЕЗУ ВТОРИННИХ КАРОТИНОЇДІВ У ВОДОРОСТЕЙ-НАДСИНТЕТИКІВ

Одноклітинні водорості характеризуються відсутністю функціональної спеціалізації клітин та надзвичайною пластичністю обміну речовин. Контрольовано змінюючи фактори середовища в культурі можна домогтися спрямованого біосинтезу клітинами водоростей цільових сполук. Зокрема, культура одноклітинної мікроводорості *Dunaliella salina* Teodoresco є промисловим джерелом змішаних каротиноїдів (переважно бета-каротину). Підвищена солоність вважається одним із факторів, що викликають накопичення бета-каротину в клітинах *D. salina* [56 – 57], хоча, згідно з даними попередніх етапів дослідження, нестача азоту та фосфору є більш потужними індукторами каротиногенезу. Розуміння молекулярних механізмів індукції синтезу бета-каротину в клітинах *D. salina* є важливим для розробки ефективних заходів підвищення виходу бета-каротину в культурі цієї мікроводорості.

Фактори середовища поділяються на ресурси (джерела вуглецю, азоту, фосфору, сірки, тощо) та умови (солоність, освітленість, тощо). Фактори-ресурси можуть впливати на метаболізм клітин через доступність, обмеження і співвідношення субстратів для синтезу компонентів біомаси водоростей. Водночас стресові умови нестачі або надлишку ресурсів можуть діяти на клітини як сигнали. Фактори-умови можуть впливати на клітини опосередковано через вплив на доступність субстратів, або діяти через клітинні системи рецепції сигналів.

Регуляція біосинтезу клітин здійснюється на рівні метаболізму через залучення субстратів та активацію відповідних ферментів та на рівні експресії генів. Експресія генів складається з двох етапів: синтез мРНК (транскрипція) та синтез білків (трансляція). Відповідно, про експресію генів у клітині в певних експериментальних умовах можна судити за її протеомом (сукупністю білків) та транскриптомом (сукупністю мРНК).

Глобальні дані про експресію генів, доступні з баз даних відкритого доступу, містять велику кількість інформації, не повністю узагальненої в пов'язаних

публікаціях, часто присвячених лише конкретним аспектам клітинного метаболізму. Ці дані залишаються цінним матеріалом для подальших біоінформатичних досліджень.

Судячи з наявної в базі EMBL-EBI PRIDE [58] інформації на час звіту, тільки у двох дослідженнях вивчався протеом *D. salina* за умов короткострокового сольового стресу (табл. 3.1) [59 – 60]. Авторів опублікованих досліджень в першу чергу цікавили механізми адаптації мікрководорості до високої солоності [59], зокрема, формування пальмелеподібного стану [60]. Оскільки висока солоність вважається одним з чинників індукції накопичення β -каротину в клітинах *D. salina*, тому є доцільним пошук у дослідженому протеомі білків, пов'язаних з синтезом β -каротину.

Таблиця 3.1 – Первинні дані з протеому об'єктів дослідження в базі даних EMBL-EBI PRIDE [58]

Вид	Шифр набору даних	Умови досліду	Посилання на публікації
<i>D. salina</i>	PXD010739	Короткостроковий сольовий стрес (з 1 М у 3 М NaCl, 3 та 24 год)	[59]
	PXD005443	Короткостроковий сольовий стрес (з 1 М у 3 М NaCl, 6 год)	[60]
	PXD005501		

Дані щодо протеому були повністю проаналізовані у відповідних публікаціях [59 – 60]. Підвищення солоності з 1 М NaCl до 3 М NaCl за 3 та 24 години викликало диференційну експресію 141 білку, з яких 115 білків належали до 25 метаболічних шляхів згідно з функціональною анотацією за базою KEGG і референсним організмом *Chlamydomonas reinhardtii* [59]. За даними протеому через 3 години після початку сольового стресу відбувалася активація фотосинтезу, окислювального фосфорилування, синтезу хлорофіл-зв'язувальних білків та інших метаболічних шляхів, а також пригнічення метаболізму хлорофілів та інших порфіринів, ціаноамінокислот, гліюксилату та дікарбоксилату. Через 24 години додавалися активація метаболізму вітаміну B₆ та інгібування обміну

одновуглецевих груп за участю фолату [59].

Результати анотації того ж набору білків за генною онтологією (GO) збігалися за анотацією за KEGG [59]. В цьому дослідженні жоден фермент, пов'язаний з метаболізмом каротиноїдів, не змінював своєї експресії за умов короткострокового сольового стресу.

Більш детальні дослідження на 6 годину після сольового стресу виявили диференційну експресію 151 білку, що були віднесені до 13 функціональних категорій: підтримання структури мембран і транспорт, підтримання структури клітин (цитоскелет і джгутики), метаболізм вуглеводів і енергії, фотосинтез, інші метаболічні процеси (зокрема, синтез жирних кислот), транскрипція, синтез, утворення просторової структури, транспорт і деградація білків, тощо [60]. Майже в кожній з цих категорій були виявлені білки, що підвищують і зменшують експресію за сольового стресу, при чому, останні переважали. Зокрема, серед білків, що беруть участь у фотосинтезі, підвищували експресію ті з них, що пов'язані зі стабільністю фотосистем та поглинанням світла, транспортом електронів та синтезом АТФ. Білки, що пов'язані з асиміляцією вуглецю, навпроти, зменшували свою експресію [60]. В таких функціональних категоріях, як знешкодження активних форм кисню (зокрема, аскорбат пероксидаза), сигналінг та поділ клітин, усі виявлені білки зменшували свою експресію [60].

Збігаються дані двох досліджень щодо зменшення експресії білків, що беруть участь у синтезі хлорофілу та інших азотовмісних сполук: амінокислот, пуринів та піримідинів [59 – 60].

В контексті впливу солоності на біосинтез каротиноїдів, важливо, що 3 ферменти, задіяні в біосинтетичному шляху терпеноїдів, зменшували свою експресію: *DXPS* (1-деокси-D-ксилоулозо 5-фосфат синтаза), *DXR* (1-деокси-D-ксилоулозо 5-фосфат редуктоізомераза), *HDR* (4-гідрокси-3-метилбут-2-енил діфосфат редуктаза) [60].

Змінам у протеомі мають передувати зміни в транскриптомі. Подальше дослідження було спробою мета-аналізу даних про транскриптом *D. salina* за різних умов солоності. Мета дослідження полягає в тому, щоб встановити, які гени

зазнають найбільшої зміни експресії при підвищенні або зменшенні солоності та які їх профілі експресії. Для мета-аналізу був використаний набір даних PRJNA295823 з бази даних NCBI SRA. Набір даних містить дані транскриптому Illumina HiSeq 2000 для штаму *D. salina* CCAP 19/3 за зміни солоності в попередньо адаптованій культурі з 0,5 М NaCl до 2 М NaCl і навпаки, відібрані в три моменти часу (0, 4 і 24 години). У базі містяться результати трьох повторів досліду [61]. У цьому дослідженні “сирі” зчитування послідовності РНК із запису бази даних було опрацьовано за допомогою загальнодоступних серверів Biostars Galaxy. Перевірка якості зчитування за допомогою інструменту FastQC 0.11.7 показала надмірно представлений короткий 13-нуклеотидний ланцюжок (CGCGGGTGTGGGG) на початку зчитування. Пошук BLAST цієї послідовності за колекцією нуклеотидів NCBI (nr/nt) не виявив збігів. Отже, послідовність може належати якомусь праймеру чи адаптеру. Для виправлення цієї можливої критичної помилки 15 нуклеотидів від початку зчитування були обрізані за допомогою інструменту Trimmomatic 0.36.5. Інші попередження FastQC не були критичними для результатів секвенування РНК, наприклад, щодо вмісту ГЦ та ступеню дублювання послідовностей. Надпредставлена довга послідовність із 50 нуклеотидів GGGGGGTGTTGGTGCTGTAGGGTCCCAGCCACTTGTTGCGGTCG GGGGCCA за результатами пошуку BLAST виявилась ідентичною до мРНК основного хлорофіл-зв'язувального білка *D. salina*, повної кодувальної послідовності (загальний критерій 73,4; 98 % перекриття послідовностей, 95,92 % ідентичність, рівень статистичної значущості $E=3e-10$), що, очевидно, є природним для розглянутого транскриптому. *D. salina* належить до організмів, геном яких ще мало вивчений. Перший проект його геному, версія 1.0, був опублікований лише нещодавно [62]. Через це на наступному кроці нашого дослідження транскриптом був зібраний *de novo* за допомогою інструменту Trinity 2.4.0.0, замість того, щоб вирівнювати зчитування транскрипту з будь-яким референтним геномом. Всього було зібрано 214507 контигів. Статистика N50 дорівнювала 1619, що означає, що 50 % аналізованого транскриптому були зібрані в контиги довжиною 1619 основ або більше. Вирівнювання ридів та оцінку їхньої

кількості проводили за допомогою методу Bowtie 2 & RSEM. Ex90N50, статистика якості вирівнювання, склала 1672, що означає, що 50 % транскриптів, що пояснюють 90 % активності експресії, мали таку довжину або більше. Сумарна кількість таких генів, статистика Nx, дорівнювала 36076. Усі статистичні індекси показують хорошу якість збирання та вирівнювання ридів, оскільки такі довгі послідовності основ дозволяють надійно ідентифікувати велику кількість транскриптів, відповідальних за більшість експресійної активності в клітинах *D. salina* в умовах експерименту. Повтори також показали хорошу узгодженість. На наступному етапі було розраховано диференційну експресію за допомогою інструменту edgeR. Були вибрані транскрипти, які демонстрували зміни інтенсивності експресії вище порогового значення $\log_2 8$, тобто 256 разів, і $p \leq 0,001$. Це, як виявилось, 36 генів, об'єднаних у 4 кластери. Були описані профілі експресії для кожного з них. Функціональне анотування транскриптів, що утворювали кластери, було виконано за допомогою інструмента Trinotate 3.1.1 на основі результатів застосування кількох інструментів пошуку в різних базах даних. Далі наводимо найкращі функціонально анотовані 16 збігів за пошуком BLAST. Цифри в дужках означають: загальний критерій, відсоток перекриття, значення рівня значущості E та відсоток ідентичності.

Кластер 1, зниження експресії із зменшенням рівня солоності, підвищення із збільшенням солоності, обидві відповіді швидкі, 5 транскриптів, 4 з них ідентифіковані як: НАДН : убіхіноноксидоредуктаза *Chlamydomonas reinhardtii*, 7 кДа субодиниця (*NUOB12*) (53,6, 13 %, 0,72 %, 0,72 %), велика субодиниця рибосомної РНК *Dunaliella tertiolecta* (*rrnL6*), повна послідовність мРНК (709, 83 %, 0,0, 87,37 %); мРНК мітохондріальної дигідроксиацетонредуктази *Dunaliella salina* (*DAR1*), повна кодувальна послідовність (302, 23 %, 3e-77, 81,76 %); мРНК ферменту біосинтезу тіаміну *Monoraphidium neglectum* (365, 50 %, 2e-96, 77,23 %).

Кластер 2, повільне зменшення експресії з пониженням солоності, швидке збільшення з підвищенням солоності, потім адаптація (за 24 години), 9 транскриптів, 3 з них демонстрували ідентичність з такими послідовностями: пластидний/хлоропластний рибосомний білок L10 (*prpL10*), мРНК *Volvax carteri* f.

nagariensis (202, 56 %, 6e-47, 67,61 %); мРНК рибосомного білка *S11 D. tertiolecta* (875, 67 %, 0,0, 88,55 %); 60S рибосомний білок *L23*, часткова мРНК *Auxenochlorella protothecoides* (300, 94 %, 2e-77, 85,44 %).

Кластер 3, тимчасове невелике збільшення експресії при зниженні солоності, швидка активація при підвищенні солоності, 14 транскриптів, 5 з них збігалися з такими послідовностями: мРНК рибосомного білка *Chlamydomonas reinhardtii* *L3 (RPL3)*, (682, 57 %, 0,0, 86,71 %); мРНК малої субодиниці (*rbcS*) рибулозо-1,5-бісфосфат карбоксилази/оксигенази *Dunaliella parva*, повна кодувальна послідовність (479, 88 %, 9e-131, 79,23 %); мРНК мітохондріальної цитохром оксидази 1 *Dunaliella tertiolecta (cox1)*, повна кодувальна послідовність (352, 21 %, 2e-92, 92,50 %); РНК великої субодиниці мітохондріальної рибосоми *Dunaliella tertiolecta (rrnL6)*, повна послідовність (397, 28 %, 3e-77, 82,32 %); мРНК мітохондріальної цитохром оксидази 1 *Dunaliella tertiolecta (cox1)*, повна кодувальна послідовність (1720, 26 %, 0,0, 94,35 %).

Кластер 4, активація експресії із зниженням солоності, інгібування експресії із збільшенням солоності, повільні реакції, 8 транскриптів, 4 збігалися із послідовностями: мРНК бета-тубуліну *Dunaliella salina*, часткова послідовність (868, 62 %, 0,0, 83,03 %); РНК великої субодиниці мітохондріальної рибосоми *Dunaliella tertiolecta (rrnL6)*, повна послідовність (317, 43 %, 5e-82, 91,56 %); мРНК білка теплового шоку 90 *Haematococcus pluvialis* Flotow, штам NIES-144, повна кодувальна послідовність (746, 63 %, 0,0, 77,86 %); мРНК рибосомного білка 60S *Dunaliella salina (DSRPI)*, повна кодувальна послідовність (486, 87 %, 3e-133, 92,71 %).

Наш мета-аналіз додав деякі нові результати до раніше опублікованих на тому самому наборі даних [61]. Висока солоність активувала швидку і масивну експресію ще декількох генів, які беруть участь в осморегуляції - у кінцевій реакції біосинтезу гліцерину (*DARI*), у клітинному диханні - мітохондріальному дихальному ланцюгу (*NUOB12, cox1*), шляхах метаболізму вуглеводів - фіксації вуглецю (*rbcS*) і біосинтезі кофактору тіаміну, а також у біосинтезі білка – цитозольні, хлоропластні і мітохондріальні рибосомні білки (*L3, L6, L10, L23, S11*).

Деякі з останніх показали адаптацію з часом. Деякі гени рибосомних білків (*rrnL6*, *DSRPI*), навпаки, повільно зменшували експресію при підвищеній солоності, що означає, що *D. salina* може мати різні ізоформи рибосомних білків, які експресуються в різних умовах солоності. Висока солоність повільно інгібує експресію цитоскелетного білка бета-тубуліна. Результати нашого мета-аналізу підтвердили дані літератури (Fang et al., 2017) щодо зниження регуляції деяких білків теплового шоку. Серед найбільш диференційовано експресованих генів, таких, що пов'язані із синтезом бета-каротину, не виявлено. Включення більшої кількості транскриптів до мета-аналізу та його інтеграція з іншими наборами даних транскриптомів *D. salina* здається багатообіцяючим джерелом інформації про механізми індукції каротиногенезу.

Відкриті бази даних з омів містять тотальну інформацію про відповідь молекулярних систем клітин окремих видів на умови експерименту. Водночас, дослідників дуже часто цікавлять лише деякі аспекти біології об'єктів експерименту. Значна частина експериментального матеріалу, що міститься в базах даних, залишається поза аналізом. Дослідження цього матеріалу методами біоінформатики, особливо якщо воно інтегрує різні масиви даних, корисне для ефективної генерації гіпотез, які в подальшому будуть перевірені експериментально. Зокрема, у результаті проведеного аналізу деяких даних щодо протеому і транскриптому *D. salina*, не було виявлено молекулярних доказів, що підвищена солоність може бути потужним індуктором синтезу β -каротину. Вочевидь, спостережуване в експерименті накопичення каротиноїдів у відповідь на підвищення солоності є відтермінованою реакцією, яка запускається через триваліший час від початку сольового стресу, і може бути опосередкованою іншими механізмами, наприклад, зміненням доступності біогенів для клітин.

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

Тритикале (*×Triticosecale* Wittm.) використовується не лише як цінна продовольча культура, а й як джерело біопалива [63]. Цей міжродовий гібрид поєднує високу врожайність пшениці та високу морозостійкість жита. Однак багато сортів цієї культури дуже чутливі до морозів [64]. У зв'язку з цим актуальними є вивчення особливостей адаптації тритикале до переохолодження та пошук критеріїв скринінгу резистентних генотипів.

Однією з причин ураження рослин під впливом низьких температур є підвищення в'язкості біомембран і, як наслідок, порушення мембранозв'язаних процесів, насамперед фотосинтезу та дихання [65]. В умовах гіпотермії ймовірність акцептування електронів від носіїв ланцюга транспорту електронів молекулярним киснем зростає з утворенням активних форм кисню (АФК) [66]. У зв'язку з цим функціонування антиоксидантної системи (АОС), яка запобігає вторинному окисному пошкодженню, є важливим для виживання рослин [67 – 68].

У ряді досліджень встановлено підвищення активності антиоксидантних ферментів у процесі холодного загартовування рослин пшениці [69 – 70]. Є також відомості про зв'язок між активністю антиоксидантних ферментів та стійкістю до переохолодження рослин пшениці та жита різних генотипів [71 – 72].

Вважається, що значний внесок в антиоксидантний захист вносять не тільки антиоксидантні ферменти і такі відомі низькомолекулярні антиоксиданти, як аскорбат і глутатіон, а й багато інших низькомолекулярних сполук. Серед них такі, що накопичуються, коли злаки адаптуються до холоду, — цукри, пролін [73 – 74], а також флавоноїдні сполуки, особливо антоціани та безбарвні флавоноїди, що поглинають УФ-В [75 – 76]. Раніше ми показали, що вища морозостійкість проростків жита порівняно з проростками пшениці та інших злаків може бути пов'язана з підвищеним вмістом антоціанів та проліну [77 – 78]. Примітно, що

проростки жита навіть у незагартованій формі мали високу стійкість до дії екзогенних агентів окисного стресу — H_2O_2 та FeSO_4 [78]. Показано також зв'язок між вмістом антоціанів у надземній частині та морозостійкістю сортів пшениці [79].

Функціонування АОС тритикале у зв'язку з морозостійкістю недостатньо вивчено. Низка досліджень показала підвищення активності супероксиддисмутази (СОД), каталази, неспецифічної пероксидази та аскорбатпероксидази під час холодової адаптації [80 – 82]. У той же час детального вивчення змін стану АОС, особливо вмісту низькомолекулярних антиоксидантів під час адаптації до переохолодження різних генотипів тритикале, досі не проводилося.

Досліджували вплив холодового загартовування на стан антиоксидантної системи (АОС) проростків сортів тритикале ($\times$ *Triticosecale* Wittmack), що розрізняються по морозостійкості: Букет і Раритет (озимі високоморозостійкі) і Олександра і Підзимок Харківський (менш стійкі, що належать до т.зв. дворучок).

Насіння поверхнево стерилізували в 6% перекисі водню протягом 40 хв і пророщували в темряві при 20 – 22 °С у чашках Петрі на фільтрувальному папері, змоченому очищеною водопровідною водою. Для холодного загартовування 3-денну етіольовану розсаду поміщали на 6 днів у холодильну камеру Danfoss (Нідерланди) за температури 2 – 4 °С (без світла). Оптимальний режим був розроблений раніше [77 – 78]. Як контроль ми використовували 4-денну етіольовану розсаду, не піддану загартовуванню. Оскільки низька температура уповільнювала розвиток сходів, 9-денні загартовані рослини виглядали як 4-денні контрольні, вирощені за 20 – 22 °С.

Розсаду заморожували без світла за заданих температур протягом 6 год із зниженням температури зі швидкістю 1 °С/год. Для розморожування розсади температуру в камері підвищували на 1 °С/год до 2 °С. Потім сіянці вирощували протягом 3 діб при температурі 20 – 22 °С та інтенсивності світла 6 клк та оцінювали їхню виживлюваність.

Активність антиоксидантних ферментів — СОД (КФ:1.15.1.1), каталази (КФ:1.11.1.6) та гваяколпероксидази (ГПО — КФ:1.11.1.7) — визначали за протоколами, описаними раніше [83]. Зразки проростків гомогенізували в холодному 0,15 М К₂Na-фосфатному буфері (рН 7,6) з додаванням Тритону Х-100, ЕДТА (0,1 мМ) та дитіотреїтолу (1 мМ). Гомогенат центрифугували 15 хв у центрифугі MPW 350R («MedInstruments», Польща) за 8000 g за температури не вище 4 °С для приготування супернатанту, який потім аналізували. Активність СОД визначали в реакційній суміші при рН 7,6 методом, заснованим на здатності ферменту конкурувати з нітросинім тетразолієм за супероксидні аніони, що утворюються в результаті аеробної взаємодії НАДН з феназинметосульфатом. Активність каталази оцінювали за кількістю перекису водню, що розкладається за одиницю часу. Активність ГПО оцінювали з використанням гваяколу як донора водню та перекису водню як субстрату.

Загальний вміст цукру в проростках визначали за методом Морріса – Роу з використанням антронного реагенту з модифікаціями, описаними раніше [77]. Вміст проліну оцінювали за допомогою реагенту нінгідрину [84]. Для визначення вмісту антоціанів та флавоноїдів, що поглинають УФ-В, зразки пагонів гомогенізували в 1 % HCl в метанолі. Після центрифугування гомогенату при 8000 g протягом 15 хв оцінювали оптичну густину супернатанту за довжини хвилі 530 нм та 300 нм [85].

Швидкість перекисного окислення ліпідів (ПОЛ) у тканинах проростків оцінювали за вмістом продуктів взаємодії з 2-тіобарбітуровою кислотою (переважно малоновий діальдегід—МДА) [86].

Експерименти мали 3 – 4 біологічні повторності. Дані з кожного параметру були проаналізовані статистично за допомогою аналізу Фішера (ANOVA та тест найменшої різниці НСР на рівні ймовірності 5 %).

Незагартовані 4-денні сходи тритикале всіх досліджених сортів практично не мали властивостей морозостійкості: вони повністю загинули після

заморожування при -5°C протягом 6 год. У зв'язку з цим у всіх дослідах з порівняльного вивчення морозостійкості використовували тільки загартовані сіянки. Після заморожування загартованих сходів при -7°C збереглося понад 50 % зразків високоморозостійких сортів Букет і Раритет (рис. 4.1). Сорт Олександра виявив меншу стійкість, і в Підзимку Харківського за таких умов вижило не більше 15 % сіянок. Після витримки -9°C виживаність проростків була дуже низькою (рис. 4.1).

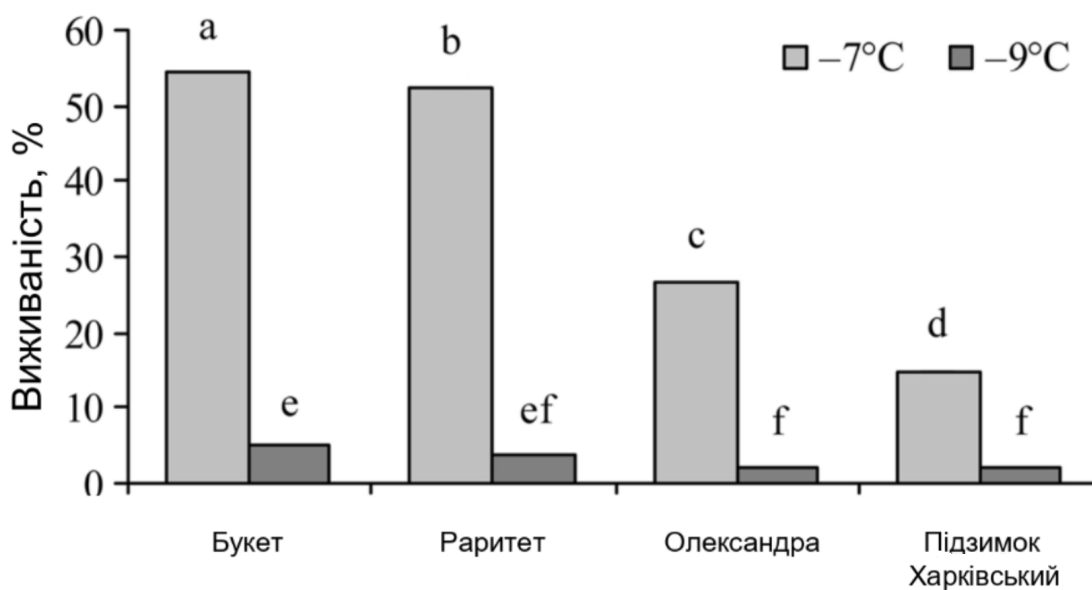


Рисунок 4.1 – Виживаність (%) загартованих сходів тритикале після 6-годинного заморожування при -7 і -9°C . Наведено середні значення біологічних повторів.

Різні літери вказують на значущі відмінності між середніми на рівні 5 %

Без загартовування активність СОД у різних сортів тритикале відрізнялася незначно, за винятком меншої активності в Олександрі (рис. 4.2). Загартовування спричинило значне підвищення активності ферментів лише у морозостійких сортів Букет та Раритет, тоді як їхні абсолютні значення активності СОД значно перевищували показники у сортів Олександра та Підзимок Харківський. Слід зазначити, що найчутливіший сорт Підзимок Харківський після загартовування, на відміну від інших, мав знижену активність СОД.

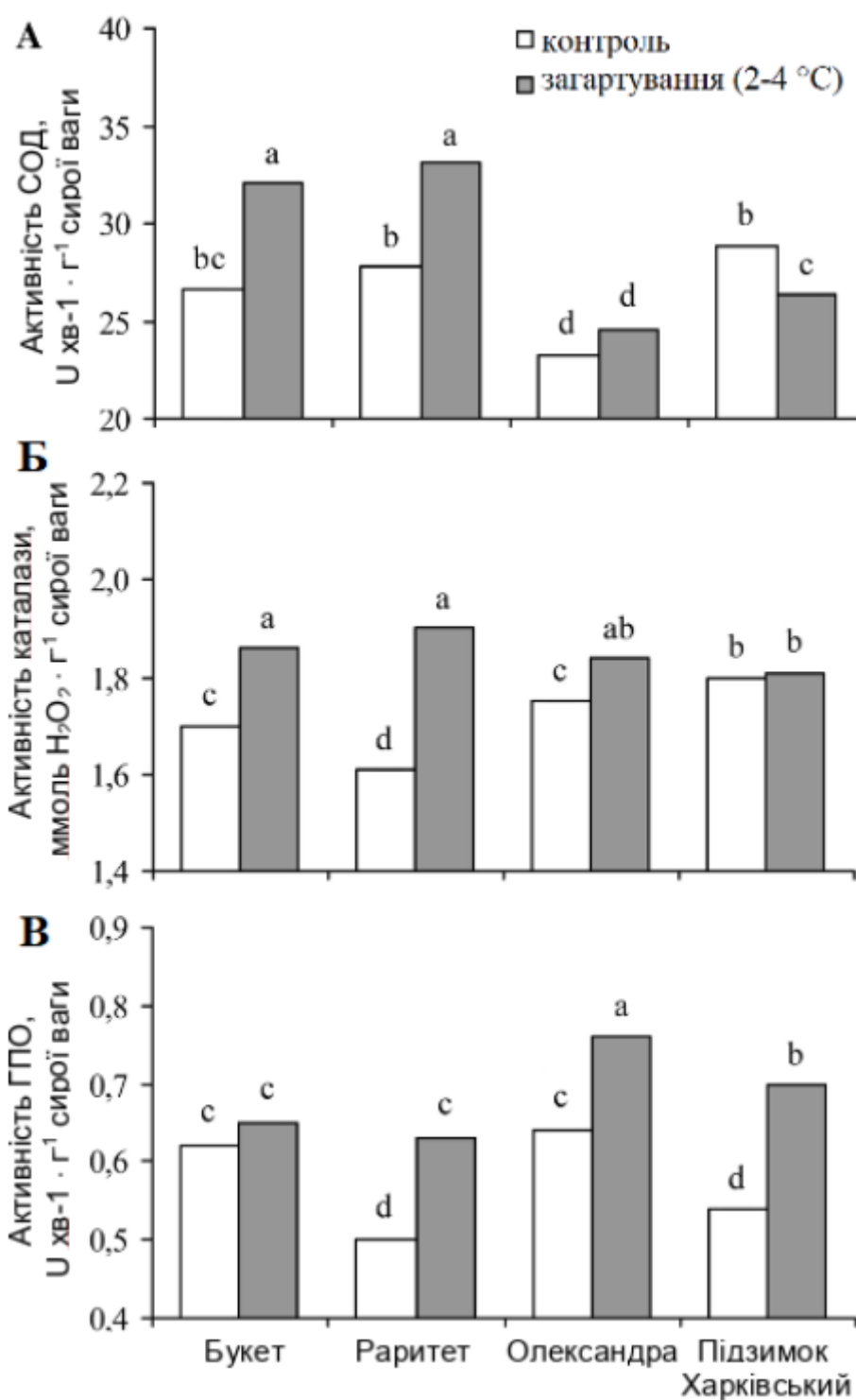


Рисунок 4.2 – Активність СОД (А), каталази (Б) і ГПО (В) у проростків тритикале. Наведено середні значення біологічних повторів. Різні літери вказують на значущі відмінності між середніми на рівні 5 %

Активність каталази у незагартованих сіянців усіх сортів була дещо різною (рис. 4.2). Нижчі значення були характерні для сорту Раритет, проте він показав найбільш значне підвищення активності ферменту після загартовування.

Підвищення активності каталази під час загартовування спостерігалось також у Букета та Олександри. У той же час у сорту Підзимок Харківський активність ферменту істотно не змінилася. Загалом абсолютні значення активності каталази після загартовування у різних сортів суттєво не відрізнялися (рис. 4.2).

За відсутності загартовування більш високі значення активності ГПО були характерні для сортів Букет та Олександра (рис. 4.2). Холодове загартовування спричинило підвищення активності ферментів у всіх сортів, крім Букета. При цьому вищі значення активності ГПО відмічено у неморозостійких сортів Олександра та Підзимок Харківський.

Найвищою цукристістю відзначалися незагартовані сіянци сорту Олександра, а найнижчою – підзимок Харківський (рис. 4.3). Після загартовування цукристість підвищилася у всіх сортів, але в Підзимку Харківського вона була помітно нижчою, ніж в інших генотипах. Без загартування в Раритету спостерігали вищі значення проліну в порівнянні з іншими сортами (рис. 4.3). Після загартовування він підвищувався у всіх сортів, однак у Олександра значення були значно нижчими, ніж у інших трьох сортів.

Вміст антоціанів у проростках за нормальних умов був найвищим у Букеті (рис. 4.3). Під час загартовування він збільшувався у всіх сортів. При цьому в сорті Підзимок Харківський кількість антоціанів була значно нижчою, ніж в інших генотипах.

У сорту Підзимок Харківський вміст флавоноїдів, що поглинають УФ-В, до загартовування був нижчим, ніж в інших (рис. 4.3). Під впливом низькотемпературного загартування він збільшувався у всіх зразках. Однак у Підзимку Харківського цей показник залишився найнижчим серед усіх.

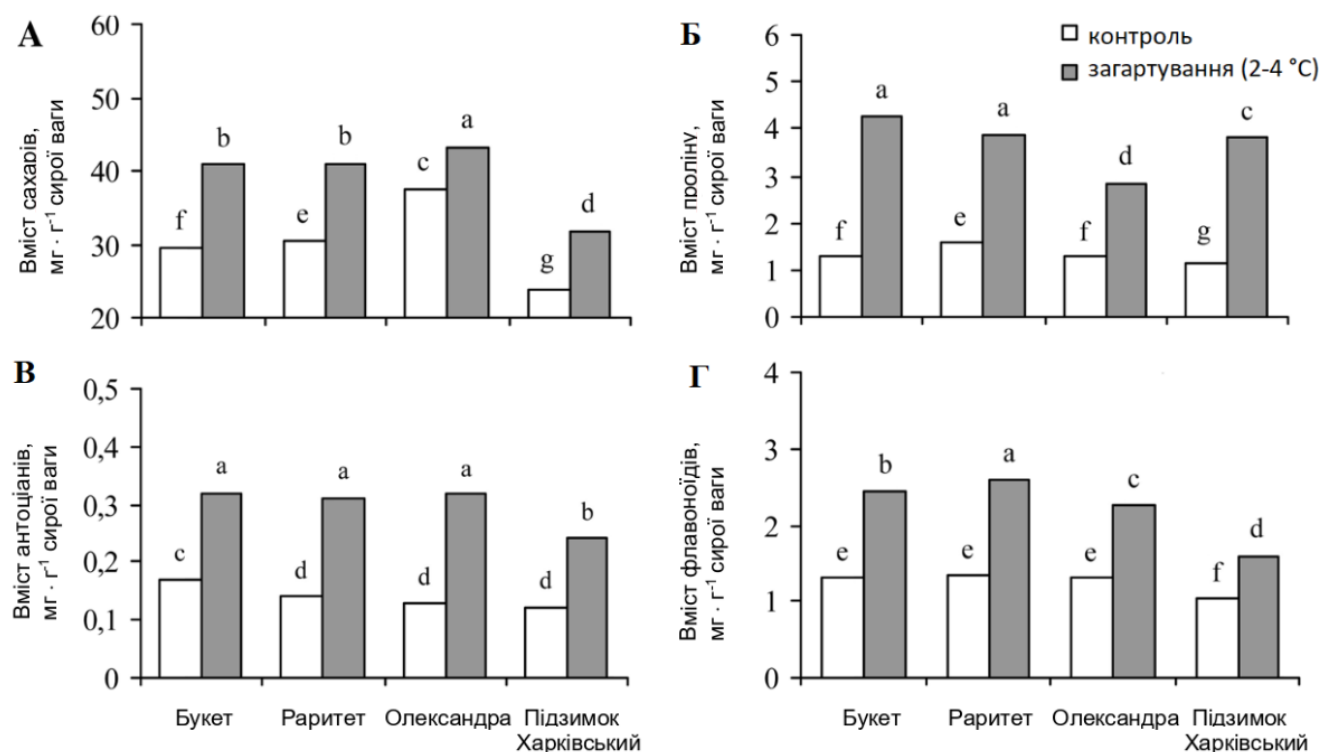


Рисунок 4.3 – Вміст цукрів (А), проліну (Б), антоціанів (В) і флавоноїдів, що поглинають УФ-В (Г) у проростках тритикале. Наведено середні значення біологічних повторів. Різні літери вказують на значущі відмінності між середніми на рівні 5 %

Вміст МДА в незагартованих проростках різних сортів дещо відрізнявся (рис. 4.4). Після загартування він зменшився у всіх сортів, але цей ефект був більш помітний у стійких Букет і Раритет. Оскільки пошкодження і загибель сіянців з'являлися не відразу після заморожування, вміст МДА в проростках аналізували через 1 добу після холодового стресу, коли візуальних пошкоджень не спостерігалось. При цьому у високоморозостійких сортів кількість МДА не змінювалась або дещо збільшувалася, а у менш стійких факультативних – збільшувалася більш помітно, що свідчить про розвиток окислювальних пошкоджень (рис. 4.4).



Рисунок 4.4 – Вміст МДА в загартованих проростках тритикале. Наведено середні значення біологічних повторів. Різні літери вказують на значущі відмінності між середніми на рівні 5 %

Як показало дослідження, незагартовані проростки тритикале різних генотипів не мають взаємозв'язку між досліджуваними параметрами ферментативної антиоксидантної активності та морозостійкістю. Так, конститутивна активність СОД і каталази була високою у найменш стійкого сорту Підзимок Харківський, а висока активність ГПО спостерігалася як у високоморозостійкого Букета, так і у факультативної Олександри (рис. 4.2). Не виявлено зв'язку і при порівнянні цукристості: найбільшу конститутивну кількість зафіксовано у сорту Олександра, який не характеризується високою морозостійкістю (рис. 4.3). Вміст проліну збільшено лише в одному з двох морозостійких сортів – Раритет (рис. 4.3). З іншого боку, базовий вміст антоціанів був вищим у іншого озимого сорту – Букет (рис. 4.3).

Примітно, що всі досліджені сорти тритикале не виявили помітного конститутивного рівня морозостійкості. Як зазначалося, незагартовані сходи всіх сортів загинули при $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$. За цим тритикале відрізняється від жита, проростки якого мають базовий рівень морозостійкості [78]. Очевидно, морозостійкість у

проростків тритикале формується лише при температурах загартовування, що характерно для пшениці та більшості інших зернових культур [77]. У цих рослин загартовування викликає активацію основних захисних систем, включаючи систему антиоксидантного захисту. У наших дослідках підвищення активності СОД та вмісту окремих низькомолекулярних антиоксидантів, що відбувалося в морозостійких сортах тритикале, відбувалося саме внаслідок загартовування (рис. 4.2, 4.3).

Проте зв'язок між значеннями деяких показників АОС і морозостійкістю не виявлявся навіть при загартованому стані проростків. Ідеться про активність каталази та ГПО, вміст цукрів та проліну (рис. 4.2, 4.3). Причиною цього, мабуть, є наявність в АОС багатьох компонентів, які можуть бути функціонально пов'язаними [68]. При аналізі наших результатів, наприклад, можна відзначити, що сорт Олександра, який не дуже морозостійкий, мав високий вміст цукру, але також характеризувався відносно низьким вмістом проліну та низькою активністю СОД (рис. 4.2, 4.3). Найменш стійкий із досліджених сортів Підзимок Харківський мав відносно високий вміст проліну після загартовування, але це поєднувалося з низьким вмістом цукрів, флавоноїдних сполук та відсутністю підвищення активності СОД після загартовування. З іншого боку, високоморозостійкі сорти Букет і Раритет відрізнялися досить низькою активністю ГПО при досить високих значеннях інших показників АОС.

Приклади таких взаємних зв'язків між компонентами АОС описані в літературі для інших об'єктів. Так, у мутанта ячменю дефіцит каталази компенсувався збільшенням вмісту глутатіону та аскорбатпероксидази, а також появою додаткової мітохондріальної ізоформи Mn-СОД [87]. Рослини картоплі, трансформовані геном інвертази дріжджів, що накопичували підвищену кількість цукрів у листках, показали нижчу активність СОД, ніж контрольні [88]. У цьому дослідженні подібний ефект також показали рослини дикого типу, вирощені на середовищі з сахарозою. Автори вважають, що це пов'язано зі здатністю сахарози зв'язувати радикали АФК. Тобто СОД і цукри розглядаються як функціонально

взаємозамінні компоненти антиоксидантної системи. Очевидно, можлива також функціональна взаємозамінність антиоксидантних ферментів і проліну. Наприклад, сорти пшениці з високою активністю СОД характеризувались низьким вмістом проліну і навпаки [89].

Досліджувані в цій роботі показники АОС не є вичерпними. Зокрема, було показано, що аскорбатпероксидаза та глутатіонредуктаза беруть участь у формуванні морозостійкого стану пшениці [90]. Також повідомлялося про зв'язок між морозостійкістю сортів пшениці та вмістом ліпідних антиоксидантів токоферолів у листках [91]. Проте отримані результати дозволяють зробити висновок про взаємозв'язок досліджуваних показників стану АОС та морозостійкості сортів тритикале.

ВИСНОВКИ

1. Синьозелені водорості у заплавних водоймах р. Сіверський Донець представлені 28 видами, 10 з яких довгий час зберігають вегетацію і є фоновими. У складі визначеної групи відсутні домінантні та субдомінантні види; за частотою трапляння переважають представники класу А (0 % – 20 % трапляння). Відносна збідненість групи може бути пов'язана з підвищенням мінералізації води і значним рекреаційним навантаженням на заплавні водойми району дослідження.

2. Фітоценози класів *Lemnetea* та *Potametea* долини р. Сіверський Донець диференціюються вздовж градієнтів факторів змінності зволоження, вмісту сполук азоту, сольового режиму екотопів. Додатково на подальший їх розподіл впливають вміст карбонатів, термо-, кріо- та омброрежими клімату.

3. Водні угруповання долини р. Сіверський Донець формуються в умовах змінності зволоження, мінімальної аерації середовища, його нейтральної реакції, евтрофування, забезпеченості сполуками азоту та незначного вмісту карбонатів. Фітоіндикація за кліматичними факторами показує пристосування до геміконтинентальних, субмезотермних, субаридофітних та субкріофітних умов. Провідна роль факторів змінності зволоження (його зростання), вмісту карбонатів у субстраті, омброрежиму (зниження показників) у розподілі фітоценозів вказує на пристосування угруповань до кліматичних та гідрологічних умов долини р. Сіверський Донець, значна роль фактору нітрофільності (вмісту сполук азоту) – на антропогенний вплив.

4. За результатами обробки і порівняльного аналізу складено еколого-біологічні характеристики 81 таксона *Chrysophyta* континентальних водойм України. Для кожного виду наводиться екологічна група відповідно до факторів температури, рН, мінералізації води; оцінюються індикаторне значення по відношенню до санітарного стану водойм.

5. Розраховано показники 12 екологічних режимів для 47 геоботанічних описів ксеро-мезофільних і мезофільних біотопів фанерофітного типу. Були виділені 7 груп, для яких виявлено параметри їхніх екопросторів. Виявлена

екологічна специфіка місцезростань кожної групи може бути використаною для розробки класифікаційної схеми біотопів НПП «Слобожанський». Встановлено, що екологічна диференціація досліджених рослинних угруповань найкращим чином проявляється у координатах кислотності та аерації ґрунту.

6. Було доповнено банк даних ліхенофлори Харківської області знахідками рідкісних видів лишайників та проведено картування цих видів.

7. Серед інвазійних рослин Харківської області встановлено переважання видів північноамериканського походження мезофільної групи, що зростають на антропогенно порушених ділянках, занесених після ХХ ст. та які натуралізувалися за межами центру поширення. Серед біотопів найбільш представленими є рудеральні малорічники на бідних ґрунтах та багаторічні трави на бідних ґрунтах.

8. У результаті проведеного аналізу баз даних щодо протеому і транскриптому *D. salina*, не було виявлено молекулярних доказів, що підвищена солоність може бути потужним індуктором синтезу β -каротину. Вочевидь, спостережуване в експерименті накопичення каротиноїдів у відповідь на підвищення солоності є відтермінованою реакцією, яка запускається через триваліший час від початку сольового стресу, і може бути опосередкованою іншими механізмами, наприклад, зміненням доступності біогенів для клітин.

9. Виявлений позитивний зв'язок між активністю АОС і морозостійкістю проростків тритикале в загартованому стані. Найбільш чітко цей зв'язок виявлялася для показників активності СОД і вмісту флавоноїдів.

ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАННЯ

1. Вассер С.П. Водоросли. Справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. – Киев: Наукова думка, 1989. – 608 с.
2. Никаноров А.М. Гидрохимия / А.М. Никаноров. – СПб: Гидрометеиздат, 2001. – 444 с.
3. Девяткин В.Г. О соотношении встречаемости и численности видов в фитопланктоне / В.Г. Девяткин, И.В. Митропольская // Альгология. – 1994. – Т. 4, № 2. – С. 34 – 38.
4. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Прокариотические водоросли (*Procaryobionta*). Вып. 1. Общая характеристика. Ч. 2. Экология, значение, вопросы систематики / Н.В. Кондратьева. – Киев: Академперіодика, 2001. – 342 с.
5. Горбулин О.С. Эколого-биологические характеристики *Cyanoprokaryota* (*Cyanophyta*) континентальных водоемов Украины / О.С. Горбулин // Альгология. – 2014. – Т. 24, № 2. – С. 163 – 181.
6. Пашкова Т.А. К гидрохимии озер Лиманской группы / Т.А. Пашкова // Учен. зап. Харьковск. гос. ун-та, Гидробиол. сб. – 1956. – Т. 67. – С. 211 – 220.
7. Шкорбатов Л.А. Планктон озера Белого Змиевского района Харьковской области / Л.А. Шкорбатов // Там же. – 1956. – Т. 67. – С. 157 – 210.
8. Куземко А.А. Лучна рослинність лісової та лісостепової зон рівнинної частини України: структура та антропогенна трансформація: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. біол. наук: спец. 03.00.05 – ботаніка / А.А. Куземко. – Київ, 2012. – 38 с.
9. Дідух Я.П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я.П. Дідух, П.Г. Плюта. – Київ: Наук. думка, 1994. – С. 135 – 145.
10. Hill M.O. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique / M.O. Hill, H.G. Gauch // Vegetatio. – 1980. – Vol. 42. – P. 47 – 58.
11. Venables W.N. An introduction to R Notes on R: A Programming Environment for Data Analysis and Graphics. Version 3.6.1 / W.N. Venables, D.M.

Smith. – 2019. – 99 p.

12. 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.

13. Горбулин О.С. Эколого-биологическая характеристика Chrysophyta континентальных водоемов Украины / О.С. Горбулин // Гидробиол. журн. – 2013. – Т. 49, № 3. – С. 3 – 12.

14. Баринаова С.С. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / С.С. Баринаова, Л.А. Медведева, О.В. Анисимова – Тель Авив: PiliesStudio, 2006. – 498 с.

15. Тавасси М. Водоросли-индикаторы природных условий в бассейне реки Яркон (Центральный Израиль) / М. Тавасси, С.С. Баринаова, О.В. Анисимова, Э. Нево, С.П. Вассер // Альгология. – 2005. – Т. 15, № 1. – С. 51 – 77.

16. Владимирова К.С. До питання про вивчення донних водоростей Дніпровсько-Бузького лиману / К.С. Владимирова // Дніпровсько-Бузький лиман. – К.: Наук. думка, 1971. – С. 155 – 202.

17. Костикова Л.Є. Вивчення перифітону Кременчуцького водосховища / Л.Є. Костикова // Укр. ботан. журн.. – 1977. – Т. 34, № 4. – С. 372 – 388, 440.

18. Науменко Ю.В. Первые сведения о водорослях природного парка «Сибирские Увалы» (Западная Сибирь, Россия) / Ю.В. Науменко // Альгология. – 2007. – Т. 17, № 2. – С. 230 – 236.

19. Bohr R. Zbiorowska glonow perifitonowych jezior Polski polnocnej / R. Bohr // Zeszyty Nauk. Uniwer. Mikolaja Kopernika w Torunin. Nauki mat.-przyrod. – Zesz. 17. – Biologia, X.. – 1967. – S. 33 – 104.

20. Wawrik F. Beitrag zur fernöstlichen planktonkunde / F. Wawrik // Verh. Internat. Verein. Limnol. – 1973. – Bd. 18. – P. 1348 – 1358.

21. Матвієнко О.М. Матеріали до вивчення водоростей УРСР. I. Водорості Клюквеного болота / О.М. Матвієнко // Уч. зап. Харк. держ. ун-ту. Кн. 14. Тр. НДІ ботаніки. – Харків, 1938. – III. – С. 29 – 78.

22. Матвієнко О.М. Водорості болот Харківської області / О.М. Матвієнко // Там же. Кн. 22. – Харків, 1941. – IV. – С. 20 – 73.

23. Kristiansen J. Flagellates from Finnish Lapland / J. Kristiansen // Bot. Tidsskr.. – 1964. – Vol. 59. – P. 315 – 333.
24. Гаухман З.С. Формирование фитопланктона Днепровского водохранилища после его восстановления / З.С. Гаухман // Вестн. Днепропетр. НИИ гидробиологии. – 1955. – Т. 11. – С. 29 – 55.
25. Майстрова Н.В. Новые флористические находки в планктоне Каневского водохранилища / Н.В. Майстрова // Альгология. – 2002. – Т. 12, № 4. – С. 451 – 459.
26. Ertl M. K poznaniu planktonu Velkeho a Maleho Hincovho plesa / M. Ertl, Š. Juriš, M. Vranovsky // Sbornik prac o Tatranskom Narodovom parku. – 1965. – Vol. 8. – S. 57 – 69.
27. Chrysophyte Algae: ecology, phylogeny and development / Ed. by Craig D. Sandgren, John P. Smol & Jørgen Kristiansen. – Cambridge Univ. Press, 1995. – 403 p.
28. Догадина Т.В. Водоросли Мурманской области (Россия) / Т.В. Догадина, О.С. Горбулин // Альгология. – 1994. – Т. 4, № 3. – С. 39 – 44.
29. Berg K. Studies on the plankton in the lake of Frederiksborg Gastle / K. Berg, G. Nygaard // Memories de l'Academie Royale des Scinces et des Lettres de Danemark, Copenhagen. Section des Science 9me serie. – 1929. – Vol. I, N 4. – P. 227 – 316.
30. Nygaard G. Freshwater phytoplankton from the Narssaq area, South Green-Land / G. Nygaard // Bot. Tidsskr. – 1978. – Vol. 73, N 3-4. – S. 191 – 238.
31. Willen T. Phytoplankton from Lakes and Ponds on Vestspitsbergen / T. Willen // Acta Phytogeogr. Suec. – 1980 – 1981. – Vol. 67 – 69. – P. 173 – 188.
32. Milovanović D. Populaciona struktura i karakter alga makrofitske zone Skadarskog jezera / D. Milovanović // Arch. biol. nauka, Beograd. – 1967. – 19 (1 – 2). – S. 75 – 83.
33. Uherkovich G. Adatok a Tisza holtagainak microvegetaciojahoz. II. / G. Uherkovich // Botan. közlem. – 1963. – Vol. 50, f. 3. – S. 117 – 123.
34. Woodson B.K. Additions to fresh-water algae in Virginia / B.K. Woodson, V. Holoman // Virginia Journ. of Science. – 1965. – Vol. 16, New Series, № 2. – P. 146 –

164.

35. Догадина Т.В. Видовой состав и сезонная динамика водорослей Ташлыкского водохранилища (Украина) / Т.В. Догадина, О.С. Горбулин, Т.Г. Онисько // Альгология. – 1993. – Т. 3, № 1. – С. 75 – 79.

36. Матвієнко О.М. Золотисті водорості – *Chrysophyta* / О.М. Матвієнко // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. III, ч. 1. – К.: Наук. думка, 1965. – 367 с.

37. Сафонова Т.А. Материалы к изучению видового состава водорослей озера Телецкого (Горный Алтай, Россия) / Т.А. Сафонова, Е.Ю. Митрофанова // Альгология. – 1998. – Т. 8, № 1. – С. 3 – 10.

38. Дедусенко-Щеголева Н.Т. Альгофлора реки Молочной / Н.Т. Дедусенко-Щеголева // Уч. зап. Т. 67. Тр. НИИ биол. и биол. фак-та. Т. 23 / Гидробиол. сб. – Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1956. – С. 49 – 63.

39. Матвиенко А.М. Альгофлора притоков реки Молочной / А.М. Матвиенко // Уч. зап. Т. 67. Тр. НИИ биол. и биол. фак-та. Т. 23. Гидробиол. сб. – Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1956. – С. 65 – 79.

40. Горбулин О.С. Водоросли техногенных соленых озер Донбасса / О.С. Горбулин, Т.В. Догадина, Е.Л. Косик // Вісн. Харк. нац. аграр. ун-ту. – 2003. – № 5(3): Сер. Біологія. – С. 28 – 35.

41. Kiss I. A Szabadszállási szikes tavak algaflorájának és egyes taxonok özmotikus karosodásának vizsgálata / I. Kiss. – Szegedi Tanárképző Főiskola Tudományos Közleményei, 1978. – S. 63 – 80.

42. Kristiansen J. Phytoplankton of the Tystrup-Bavelse Lakes, Primary Production and Standing Crop / J. Kristiansen, H. Mathiesen // Oikos. – 1964. – Vol. 15, Fase 1. – P. 1 – 43.

43. Громакова А.Б. Новые местонахождения редких видов лишайников в Харьковской области / А.Б. Громакова // Вісник ХНУ імені В.Н. Каразіна. Серія: Біологія. – Харків. – 2006. – № 729, Вип. 3. – С. 32 – 36.

44. Громакова А.Б. Материалы к изучению лишенофлоры национального природного парка «Слобожанский» / А.Б. Громакова, Ю.В. Земляченко //

Каразінські природознавчі студії: Матеріали міжнародної конференції (1 – 4 лютого 2011, м. Харків). – Харків: ХНУ імені В.Н. Каразіна, 2011. – С. 100 – 102.

45. Index Fungorum. URL: <http://www.indexfungorum.org/> (дата звернення 15.12.2019).

46. Шевера М.В. Перший в Україні офіційний регіональний список інвазійних видів рослин Закарпаття / М.В. Шевера, В.В. Протопопова, Д.Є. Томенчук, Є.Й. Андрик, Р.Я. Кіш // Вісн. НАН України. – 2007. – № 10. – С.53 – 61.

47. Протопопова В.В. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє / В.В. Протопопова, С.Л. Мосякін, М.В. Шевера. – К.: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2002. – 28 с.

48. Genovesi P. European strategy on invasive alien species. Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention) / P. Genovesi , C. Shine // Nature and environment, № 137. – Strasbourg: Council of Europe Press, 2004. – 68 p.

49. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES). URL: <http://www.cites.org/> (дата звернення 15.12.2019).

50. Plant List. Version 1.1. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата звернення 15.12.2019).

51. Національний каталог біотопів України / За ред. А.А. Куземко, Я.П. Дідуха, В.А. Онищенко, Я. Шеффера. – К.: ФОП Кліменко Ю.Я, 2018. – 442 с.

52. Richardson D.M. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions / D.M. Richardson, P. Pyšek, M. Rejmánek, M.G. Barbour, F.D. Panetta, C.J. West // Diversity Distrib. – 2000. – № 6. – P. 93 – 107.

53. Richardson D.M. A compendium of essential concepts and terminology in Invasion Ecology / D.M. Richardson, P. Pysek, J.T. Carlton // Fifty Years of Invasion ecology: The Legacy of Charles Eton [Ed. by David M. Richardson]. – Blackwell Publishing, 2011. – P. 409 – 420.

54. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли / А.Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.

55. Kornás J. A geographical-historical classification of synanthropic plants / J. Kornás/ Mater. Zakl. Fitosoc. Stos. UW. – 1968. – Vol. 25. – S. 33 – 41.
56. 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.
57. 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. – C. 65 – 68.
58. Perez-Riverol Y. The PRIDE database and related tools and resources in 2019: improving support for quantification data / Y. Perez-Riverol, A. Csordas, J. Bai et al. // Nucleic Acids Res. – 2019. – Vol.47, № D1. – P. D442 – D450.
59. Wang Y. Identification of Early Salinity Stress-Responsive Proteins in *Dunaliella salina* by isobaric tags for relative and absolute quantitation (iTRAQ)-Based Quantitative Proteomic Analysis / Y. Wang, Y. Cong, Y. Wang et al. // Int J Mol Sci. – 2019. – Vol. 20, № 3. – 14 p.
60. Wei S. Salinity-Induced Palmella Formation Mechanism in Halotolerant Algae *Dunaliella salina* Revealed by Quantitative Proteomics and Phosphoproteomics / S. Wei, Y. Bian, Q. Zhao et al. // Front Plant Sci. – 2017. – Vol. 8, № 810. – 27 p.
61. Fang L. *De novo* transcriptomic profiling of *Dunaliella salina* reveals concordant flows of glycerol metabolic pathways upon reciprocal salinity changes / L. Fang, S. Qi, Z. Xu et al. // Algal Res. – 2017. – Vol. 23. – P. 135 – 149.
62. Polle J.E. Draft nuclear genome sequence of the halophilic and beta-carotene-accumulating green alga *Dunaliella salina* strain CCAP 19/18 / J.E. Polle, K. Barry, J. Cushman et al. // Genome announcements. – 2017. – Vol. 5, № 43. – e01105 – e01117.
63. McGoverin C.M. A review of triticale uses and the effect of growth environment on grain quality / C.M. McGoverin, F. Snyders, N. Muller et al. // J Sci Food Agric. – 2011. – Vol. 91, № 7. – P. 1155 – 1165.

64. Tshewang S. Effect of frost on triticale and wheat varieties at flowering in the north Eastern Australian cereal belt / S. Tshewang, R. Jessop, C. Birchall // *Cereal Res Commun.* – 2017. – Vol. 45, № 4. – P. 655 – 664.
65. Awasthi R. Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops / R. Awasthi, K. Bhandari, H. Nayyar // *Front Environ Sci.* – 2015. – Vol. 3, № 11. – p. 24.
66. Piotrovskii M.S. Activation of plasmalemmal NADPH oxidase in etiolated maize seedlings exposed to chilling temperatures / M.S. Piotrovskii, T.A. Shevyreva, I.M. Zhestkova, M.S. Trofimova // *Russ J Plant Physiol.* – 2011. – Vol. 58, № 2. – P. 234 – 242.
67. Foyer C.H. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications / C.H. Foyer, G. Noctor // *Antioxid Redox Signal.* – 2009. – Vol. 11, № 4. – P. 861 – 906.
68. Kolupaev Y. Antioxidative system of plants: cellular compartmentation, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (Review) / Y. Kolupaev, Y. Karpets, L.F. Kabashnikova // *Appl Biochem Microbiol.* – 2019. – Vol. 55, № 5. – P. 441 – 459.
69. Baek K.H. Alteration of antioxidant enzyme gene expression during cold acclimation of near isogenic wheat lines / K.H. Baek, D.Z. Skinner // *Plant Sci.* – 2003. – Vol. 165, № 6. – P. 1221 – 1227.
70. Zhang B. Physiological responses to low temperature in spring and winter wheat varieties / B. Zhang, D. Jia, Z. Gao, Q. Dong, L. He // *J Sci Food Agric.* – 2016. – Vol. 96, № 6. – P. 1967 – 1973.
71. Janda T. Comparative study of frost tolerance and antioxidant activity in cereals / T. Janda, G. Szalai, M. Rios et al. // *Plant Sci.* – 2003. – Vol. 164, № 2. – P. 301 – 306.
72. Dzhavadian N. Cold-induced changes of enzymes, proline, carbohydrates, and chlorophyll in wheat / N. Dzhavadian, G. Karimzade, S. Mafuzi, F. Ganati // *Russ J Plant Physiol.* – 2010. – Vol. 57, № 4. – P. 540 – 547.

73. Ramel F. Differential patterns of reactive oxygen species and antioxidative mechanisms during atrazine injury and sucrose-induced tolerance in *Arabidopsis thaliana* plantlets / F. Ramel, C. Sulmon, M. Bogard et al. // BMC Plant Biol. – 2009. – Vol. 9, № 1. – 18 p.
74. Kocsy G. Regulation of free amino acid and polyamine levels during cold acclimation in wheat / G. Kocsy, L. Simon-Sarkadi, Z. Kovacs et al. // Acta Biol Szeged. – 2011. – Vol. 55, № 1. – P. 91 – 93.
75. Gould K.S. Flavonoid functions in plants / K.S. Gould, C. Lister // Flavonoids: chemistry, biochemistry, and applications. Eds. O.M. Andersen, K.R. Markham. – Boca Raton: CRC Press, 2006. – P. 397 – 442.
76. Khlestkina E.K. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals / Khlestkina E.K. // Cereal Res Commun. – 2013. – Vol. 41, № 2. – P. 185 – 198.
77. Kolupaev Y. Antioxidant enzyme activity and osmolyte content in winter cereal seedlings under hardening and cryostress / Y. Kolupaev, N.I. Ryabchun, A.A. Vayner, T.O. Yastreba, A.I. Oboznyi // Russ J Plant Physiol. – 2015. – Vol. 62, № 4. – P. 499 – 506.
78. Kolupaev Y. Constitutive and cold-induced resistance of rye and wheat seedlings to oxidative stress / Y. Kolupaev, T.O. Yastreba, A.I. Oboznyi, N.I. Ryabchun, V.V. Kirichenko // Russ J Plant Physiol. – 2016. – Vol. 63, № 3. – P. 346 – 358.
79. Klykov A.G. Comparative analysis of different genotypes of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) on flavonoids content in conditions of Primorsky Krai / A.G. Klykov, L.M. Moiseenko, Y.L. Chaikina, M.M. Anisimov, P.M. Bogdan // Russ Agric Sci. – 2015. – Vol. 41, № 5. – P. 305 – 308.
80. Golebiowska G. The responses of pro- and antioxidative systems to cold-hardening and pathogenesis differ in triticales (*Triticosecale* Wittm.) seedlings susceptible or resistant to pink snow mould (*Microdochium nivale* Fr., Samuels & Hallett) / G. Golebiowska, M. Wedzony, A. Plazek // J Phytopathol. – 2011. – Vol. 159, № 1. – P. 19–27.
81. Szechynska-Hebda M. Effect of cold-induced changes in physical and chemical leaf properties on the resistance of winter triticales (*Triticosecale*) to the

fungal pathogen *Microdochium nivale* / M. Szechynska-Hebda, M. Hebda, D. Mierzwinski et al. // Plant Pathol. – 2013. – Vol. 62, № 4. – P. 867–878.

82. Gawronska K. The effects of cold-hardening and *Microdochium nivale* infection on oxidative stress and antioxidative protection of the two contrasting genotypes of winter triticale / K. Gawronska, G. Golebiowska-Pikania // Eur Food Res Technol. – 2016. – Vol. 242, № 8. – P. 1267–1276.

83. Karpets Y. Effect of jasmonic acid on the pro-/antioxidant system of wheat coleoptiles as related to hyperthermia tolerance / Y. Karpets, Y. Kolupaev, A.A. Lugovaya, A.I. Oboznyi // Russ J Plant Physiol. – 2014. – Vol. 61, № 3. – P. 339–346.

84. Bates L.S. Rapid determination of free proline for water stress studies / L.S. Bates, R.P. Walden, G.D. Tear // Plant Soil. – 1973. – Vol. 39, № 1. – P. 205–210.

85. Yastreb T.O. Content of osmolytes and flavonoids under salt stress in *Arabidopsis thaliana* plants defective in jasmonate signaling / T.O. Yastreb, Yu. Kolupaev, A.A. Lugovaya, A.P. Dmitriev // Appl Biochem Microbiol. – 2016. – Vol. 52, № 2. – P. 210–215.

86. Fazlieva E.R. Antioxidant activity in the leaves of *Melilotus albus* and *Trifolium medium* from man-made disturbed habitats in the Middle Urals under the influence of copper / E.R. Fazlieva, I.S. Kiseleva, T.V. Zhuikova // Russ J Plant Physiol. – 2012. – Vol. 59, № 3. – P. 333–338.

87. Palatnik J.F. Status of antioxidant metabolites and enzymes in a catalase-deficient mutant of barley (*Hordeum vulgare* L.) / J.F. Palatnik, E.M. Valle, M.L. Federico et al. // Plant Sci. – 2002. – Vol. 162, № 3. – P. 363–371.

88. Sin'kevich M.S. Characteristics of oxidative stress in potato plants with modified carbohydrate metabolism / M.S. Sin'kevich, A.N. Deryabin, T.L. Trunova // Russ J Plant Physiol. – 2009. – Vol. 56, № 2. – P. 168–174.

89. Yang Y. Comparative antioxidative responses and proline metabolism in two wheat cultivars under short term lead stress / Y. Yang, Y. Zhang, X. Wei et al. // Ecotoxicol Environ Saf. – 2011. – Vol. 74, № 4. – P. 733–740.

90. Janda T. Factors contributing to enhanced freezing tolerance in wheat during frost hardening in the light / T. Janda, G. Szalai, K. Leskó et al. // *Phytochemistry*. – 2007. – Vol. 68, № 12. – P. 1674–1682.

91. Janeczko A. Increased leaf tocopherol and β -carotene content is associated with the tolerance of winter wheat cultivars to frost / A. Janeczko, M. Dziurka, E. Pociecha // *Journal of Agronomy and Crop Science*. – 2018. – Vol. 204, № 6. – P. 594–602.

Додаток А

Таблиця А.1 – Значення екологічних факторів місцезростань і аутоекологія *Chrysophyta* континентальних водойм України (за оригінальними і літературними даними)

Види	T, °C	Галоб-ність	pH	Сапроб-ність	Індекс сапробності	Геоеле-менти	Коефіцієнт трапляння, %	Чисельність, тис. кл/л
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Bicosoeca oculata</i> O. Zacharias	12,2 – 17,9 15,5 cool	–	6,0	β	1,7	Ne	3. 2,8 4. –	– 5 – 22
<i>Bitrichia ochridana</i> (Fott) Bourr.	20,0 17,5 temp	–	6,3 6,0 acb	o	1,1	Ne	4. 0,4	–
<i>Chromulina conica</i> J. Schiller	12,0 – 15,8 cool	–	6,2 – 6,7 acb	o-β	0,8 – 1,75	Ne	1. 1,4 2. 30,4	6,8 – 10,8 22,2 – 114,4
<i>Ch. nebulosa</i> Cienk.	16,8	–	7,3	o	1,1 – 1,4	b	2. 3,3	–
<i>Ch. rosanoffii</i> (Woronin) Bütschli	12,5 – 20,7 temp	166 – 172 hb	5,4 – 7,6 5,8 – 7,6 acb	o, β	1,0 1,68 – 2,50	k	1. 0,8 2. 5,5 – 22,9 3. 6,3	– – 23000
<i>Chrysoamphitrema brunnea</i> Scherff.	21,0	–	6,6	β	1,73 – 1,95	b	3. 1,5 – 5,6	–
<i>Chrysobotriella spondylomorum</i> (Conrad) Strand	17,5	224 hb	6,2	o	0,91	b	4. 0,1	–
<i>Chrysococcus biporus</i> Skuja	2,0 – 25,0 11,0 – 36,0 eterm	87,9 – 1400 hb 240 – 1566 i	5,5 – 7,7 3,4 – 8,55 ind	o – β	0,8 – 2,67	k	1. 0,5 – 46,9 2. 2,0 – 51,9 3. 5,0 – 89,6 4. 1,0 – 13,0	5,2 – 3643,6 5,3 – 1866,5 5,3 – 4997,0 9,4 – 617,1

Продовження таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ch. klebsianus</i> Pascher	3,3 8,0 – 12,5 cool	87,9 – 670 hb	6,8 – 7,7 6,0 – 6,7 acb	o – β β – α	1,4 1,68 – 3,4	<i>Ne</i>	1. 1,0 – 3,4 2. 2,5	4,0 – 245,1 –
<i>Ch. punctiformis</i> Pascher	17,0 19,0 temp	hb	8,28 6,5 alb	o – β β	1,8 – 2,7	<i>Ha</i>	2. 6,0	–
<i>Ch. rufescens</i> G.A. Klebs	0,0 – 28,9 11,0 – 39,0 eterm	87,9 – 3408 hb 224 – 1559 i	5,5 – 7,9 3,4 – 8,55 ind	o – β o – α	1,4 0,8 – 3,3	k	1. 1,7 – 66,6 2. 2,8 – 100,0 3. 3,5 – 95,2 4. 1,5 – 66,7	5,3 – 1014,0 5,0 – 356,3 5,0 – 9235,1 5,4 – 3000000,0
<i>Ch. triporus</i> Matv.	12,0 – 25,0 temp	hb 408 – 1003 i	8,25 – 8,55 alb	o – β β	1,4 1,24 – 2,7	<i>Ne</i>	1. 0,7 – 9,0 2. 1,0 – 8,0 3. 2,0 – 3,0	5,5 – 43,6 8,3 – 32,1 –
<i>Chrysocrinus hydra</i> Pascher	10,0 – 19,0	22,08 – 26,5‰	7,6 – 7,9	–	–	<i>Ne</i>	4. 17,7	–
<i>Chrysopyxis urna</i> Korschikov	8,0 – 24,0 12,5 – 17,8 eterm	600 hb	6,0 6,7 – 8,2 alb	–	–	<i>b</i>	1. 1,4 – 1,7	18,5 – 67,8
<i>Chrysosphaerella brevispina</i> Korschikov	10,0 – 22,0 10,0 – 12,5 temp	–	5,5 – 7,66 5,8 – 6,7 acb	o	0,8	<i>Ha</i>	1. 1,4	206,7 – 4443,7
<i>Dinobryon bavaricum</i> O.E. Imhof	6,0 – 29,0 12,0 – 21,0 eterm	i	5,5 – 8,08 4,8 – 6,1 ind	o	1,5; 1,1 1,7	a-a, b k	4. 2,6 – 6,1	5,4 – 32,3

Продовження таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>D. cylindricum</i> O.E. Imhof var. <i>cylindricum</i>	1,0 – 25,0 10,0 – 16,0 eterm	i	5,97 – 8,08 7,2 – 7,6 alb	o – β	1,7 – 1,9	k	1. 2,0 – 12,2 2. 1,3 3. 5,6 4. 0,4 – 12,9	– – – 260 – 650
<i>D. cylindricum</i> O.E. Imhof var. <i>alpinum</i> (O.E. Imhof) H. Bachmann	6,0 – 12,5 16,0 cool	–	5,5 – 8,25 5,8 ind	β	1,9 – 2,5	k	3. 3,6 4. 0,4	– –
<i>D. divergens</i> O.E. Imhof var. <i>divergens</i>	5,0 – 29,0 10,0 – 26,5 eterm	149 – 900 436 – 1472 i	5,5 – 10,2 4,8 – 8,5 ind	β, o – α	1,85 0,8 – 3,3	b, k	1. 0,8 – 30,4 2. 4,0 – 33,3 3. 3,0 – 73,8 4. 4,0 – 17,2	5,8 – 1056 10,3 – 59,6 5,8 – 2108,5 5,3 – 1300000,0
<i>D. divergens</i> O.E. Imhof var. <i>angulatum</i> (Seligo) Brunnth.	19,0 – 25,0 temp	i 1320 – 1472	7,3 – 7,94 4,8 – 5,6 acb	β	1,9	k	2. 1,5 3. 40	– –
<i>D. divergens</i> O.E. Imhof var. <i>schauinslandii</i> (Lemmerm.) Brunnth.	5,0 – 12,5 15,0 cool	oh	5,5 6,0 acb	β	1,7	k	3. 2,7–8,3 4. –	– 7000
<i>D. sertularia</i> Ehrenb.	6,0 – 24,6 10,0 – 25,0 temp	i 162 – 670 760 – 856	5,4 – 10,2 3,4 – 8,55 ind	o – α β	1,3 1,5 – 2,7	k	1. 1,4 – 36,0 2. 4,0 – 27,7 3. 1,8 – 10,0 4. 4,0 – 11,0	5,2 – 100,0 16,0 – 1303,3 7,0 – 13,0 8,0 – 1269,8
<i>D. sociale</i> Ehrenb. var. <i>sociale</i>	7,2 – 19,0 19,0 – 25,0 temp	87,9 – 206 i	6,0 – 7,94 6,0 – 7,0 acb	o; β	1,4 – 2,4	k	1. 3,4 2. 1,0 – 27,7 3. 1,8 – 4,0 4. 2,1	10,0 – 40,0 – – 6,0 – 10000,0

Продовження таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>D. sociale</i> Ehrenb. var. <i>stipitatum</i> (Stein) Lemmerm.	14,9 – 16,3 16,5 – 18,0 temp	204 – 206 i	7,3 – 7,8 6,6 – 6,7 acb	o; β	1,2	k	1. 3,5 3. 2,8 – 5,7	288 –
<i>D. urceolatum</i> Reverdin	15,0 13,5 cool	600	5,8 6,0 acb	–	–	<i>a-a</i>	1. 0,7 – 1,0	30,2
<i>Epipyxis borgei</i> (Lemmerm.) D.K. Hilliard et Asmund	18,0 21,3 temp	–	3,4 5,5 – 6,0 acf	o – β β	1,9 – 2,5	<i>Ne</i>	3. 6,3 4. 0,4	– –
<i>E. polymorphum</i> (Land) D.K. Hilliard et Asmund	16,5 temp	–	5,8	β	1,9 – 2,5	<i>b</i>	4. 4,5	–
<i>E. ramosa</i> (Lauterborn) D.K. Hilliard et Asmund	22,0 – 25,0 17,5 – 23,0 temp	166 – 172 hb	5,4 – 8,0 6,6 – 6,7 ind	x – β	–	<i>Ha</i>	4. 0,4	–
<i>E. utriculus</i> Ehrenb.	15,0 – 29,0 12,0 – 25,0 eterm	166 – 172 436 – 1320 i	5,4 – 8,08 3,4 – 8,5 ind	o o – α	1,2 0,8 – 2,75	k	1. 1,7 – 5,0 3. 0,8 4. 3,5 – 17,0	– 17,0 18,0 – 74,8
<i>Kephyrion amphorula</i> W. Conrad	18,0	–	6,6	–	0,8 – 2,0	<i>b</i>	2. 0,7	–
<i>K. cupuliforme</i> W. Conrad	20,0 14,4 – 26,0 temp	600 1236 i	6,0 3,4 – 6,7 acf	β	1,68 – 2,44	<i>b</i>	1. 0,7 – 6,2 3. 2,0 – 23,9 4. 2,0	5,2 – 51,3 6,1 – 237,1 5,9 – 136,2
<i>K. doliolum</i> W. Conrad	16,5 – 21,0 temp	–	5,8 – 7,2 acb	β	1,68 – 2,44	<i>Ne</i>	1. 1,7 – 2,9 3. 4,8 – 20,5	5,4 –

Продовження таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>K. inconstans</i> (Schmid) Bourr.	1,0 – 7,0 18,0 – 21,0 eterm	oh	7,3 – 8,25 6,0 – 6,6 alb	o – α o – β	1,0 – 2,36	k	1. 7,5 2. 0,5 – 22,2 3. – 4. –	– – 3 – 1240 3 – 128
<i>K. laticollis</i> (W. Conrad) Bourr.	16,2 – 19,0 temp	–	5,8 – 6,7 acb	o – β	0,8 – 2,0	<i>Ne</i>	1. 0,8 2. 0,7 3. 4,0	– – –
<i>K. moniliferum</i> (Schmid) Bourr.	0,2 – 26,0 9,6 – 28,0 eterm	500 – 1400 302 – 1807 i	5,5 – 8,6 3,4 – 8,55 ind	o – β	1,3 0,8 – 2,44	k	1. 5,0 – 10,0 2. 0,9 – 25,0 3. 5,0 – 19,0 4. 8,1 – 20,7	5,0 – 182,7 6,6 – 41,7 5,6 – 293,0 1 – 384
<i>K. ovum</i> Pascher	10,5 – 20,0 13,2 – 23,0 temp	279 – 3344 444 – 1320 i	6,0 – 8,0 4,8 – 7,7 ind	β – o o – β	0,8 – 2,0	<i>Ne</i>	1. 1,2 – 9,6 2. 2,8 – 7,3 3. 1,0 – 13,9 4. 4,9 – 8,6	5,2 – 39,7 8,6 6,8 – 118,5 6,4 – 30,3
<i>K. rubri-claustri</i> W. Conrad	10,5 – 25,0 12,0 – 25,0 temp	oh 279 – 1200 224 – 1592	5,5 – 7,7 3,4 – 8,5 ind	o o – α	0,8 – 2,88	k	1. 1,0 – 30,0 2. 0,9 – 24,6 3. 4,0 – 79,0 4. 11,0 – 15,7	5,4 – 391,1 8,3 – 83,8 5,0 – 193,3 5,4 – 92,6
<i>K. schmidii</i> (Schmid) Bourr.	21,0	–	6,5	o – β	0,8 – 2,0	<i>Ne</i>	2. 0,7	–
<i>K. sitta</i> Pascher	19,0 – 25,0 temp	–	5,4 – 6,6 acb	o – β	0,97	<i>b</i>	2. 3,5	32,1
<i>K. spirale</i> (Lackey) W. Conrad	0,0 – 14,9 cool	87,9 i	5,5 – 7,9 acb	β – o	–	<i>Ha</i>	3. –	4 – 109
<i>K. starmachii</i> (Czosn.) Bourr.	17,0 – 21,5 temp	–	6,0 – 7,0 acb	o	1,2	<i>b</i>	3. 1,7 – 8,3	–

Продовження таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>K. tubuliforme</i> Fott	13,4 – 15,0 10,0 cool	–	7,4 – 7,5 6,6 acb	–	–	<i>Ne</i>	3. – 4. 0,9 – 5,7	12 – 25 66,6
<i>Kybotion globosum</i> (Matv.) Bourr.	14,0 – 28,5 17,5 – 25,0 temp	166 – 1200 i	5,4 – 8,0 5,3 – 7,8 ind	β	1,3 – 2,65	<i>Ha</i>	1. 1,4 – 10,0 2. 4,9 4. 1,0 – 1,3	5,9 – 135,0 1111,0 –
<i>Lagynion ampullaceum</i> Pascher	12,0 – 26,0 17,0 – 24,0 temp	600 444 hb	5,7 – 6,0 5,8 – 6,9 acb	–	–	<i>Ha</i>	1. 0,8 3. 8,6 4. 0,8	5,5 – 48,1 8,0 – 437,0 6,3 – 1111,0
<i>L. fulvum</i> (Scherff.) Bourr.	18,0 – 21,0 temp	–	5,4 – 6,7 acb	β	1,8 – 2,7	<i>Ne</i>	1. 1,0 2. 2,0 3. 0,8 – 8,3 4. 0,5	6,0 – – –
<i>L. scherffellii</i> Pascher	20,0 9,6 – 23,0 temp	500 302 hb	6,5 5,8 – 6,0 acb	o – x	–	k	1. 0,7 3. 7,8 4. 3,1	– 11,8 – 747,7 5,4 – 327,3
<i>L. triangulare</i> Pascher	14,0 – 21,0 temp	–	5,4 – 6,6 acb	β	1,0 – 2,36	Ha	1. 0,7 – 2,0 2. 1,3 – 21,3 3. 0,8 4. 0,9	5,4 – 11,0 10,7 – 16,5 8,3 6,1
<i>Mallomonas acaroides</i> Perty	5,6 – 27,4 20,5 eterm	244 – 3960 436 – 1320 i	5,4 – 8,45 6,8 – 8,5 ind	o – α β	1,8 0,8 – 2,75	k	1. 0,7 – 9,9 2. 2,5 – 12,1 4. 2,0	1,0 – 10,0 – 1,0 – 100,0
<i>M. akrokomos</i> Ruttner	2,5 – 22,0 cool	i	5,96 – 8,0 alb	o	1,25	k	4. –	4,0 – 5500,0

Продовження таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>M. allorgei</i> (Doflein) W. Conrad	20,5	i	5,8 – 7,6 6,0 acb	o	1,97	Ha	2. 0,7	–
<i>M. caudata</i> L.A. Ivanov	2,5 – 29,0 12,0 – 25,0 eterm	149 – 670 224 – 1472 i	4,6 – 8,08 3,4 – 8,5 ind	o o – β	1,00 0,8 – 2,44	k	1. 1,4 – 7,0 2. 1,1 – 22,2 3. 4,0 – 7,0 4. 2,6 – 4,3	1,0 – 14,1 10,7 – 27,2 2 – 170 5,0 – 104,2
<i>M. coronata</i> Boloch.	14,2	i	6,3	o – β	0,8 – 2,0	a-a	2. 2,0 4. 2,9	– –
<i>M. elegans</i> Lemmerm.	22,0	i	6,0	o – β	1,4	k	1. – 3. 0,8	4,0 5,7
<i>M. majorensis</i> Skuja	18,0	–	6,7	o	1,35	Ha	1. 0,7	17,0
<i>M. producta</i> L.A. Ivanov	19,2 – 22,5 temp	166 – 172 256 hb	5,4 – 7,6 8,4 ind	o	1,9	k	2. 0,8	–
<i>M. radiata</i> W. Conrad	17,5	hl	5,3	–	–	b, mt	1. – 4. 2,0	2,0 – 10,0
<i>M. tonsurata</i> Teiling var. <i>tonsurata</i>	8,7 – 29,0 10,0 – 25,0 eterm	204 – 1400 224 – 512 i	5,5 – 8,4 3,4 – 8,5 ind	o – α β	1,85; 1,75 0,8 – 2,44	k	1. 0,7 – 7,7 2. 0,5 – 27,7 3. 21,1 4. 2,0 – 2,9	5,4 – 99,0 16,5 – 104,8 5,0 – 122,2 5,3 – 100,0
<i>M. tonsurata</i> Teiling var. <i>alpina</i> (Pascher et Ruttner) Willi Krieger	6,6 – 6,9 cool	i	8,25 alb	–	–	k	1. –	1,0 – 3,0
<i>Microglena punctifera</i> (O. Müll.) Ehrenb.	21,0	166 – 172 hb	5,6 – 7,6 6,9 acb	o – β	–	Ne	3. 0,8	17,3

Продовження таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ochromonas margaritata</i> Skuja	15,0 – 17,5 temp	–	4,8 – 6,2 acb	–	–	<i>b</i>	4. 0,5	–
<i>Pseudokephyrion cinctum</i> (J. Schiller) Schmid	6,1 – 12,2 cool	–	7,3 – 8,3 alb	–	–	<i>a-a</i>	3. –	240,0
<i>P. conicum</i> (J. Schiller) Schmid	5,0 – 20,3 temp	–	6,3 – 8,3 alb	β – o	–	<i>a-a</i>	3. –	6,5 – 80,0
<i>P. cylindricum</i> (Lackey) Bourr.	8,0 12,3	–	6,6 – 6,7 acb	β – o	1,31	<i>Ha</i>	3. 1,5 – 2,8	–
<i>P. depressum</i> Schmid	17,0 – 18,5 temp	–	7,0 – 7,2 acb	o – β	0,8 – 2,0	<i>Ne</i>	2. 1,3	–
<i>P. entzii</i> W. Conrad	5,0 – 17,0 8,6 cool	oh	5,5 – 8,3 6,9 ind	o – β	1,4	<i>k</i>	3. – 4. 0,8	540,0 – 1450,0 –
<i>P. latum</i> (J. Schiller) Schmid	21,0 – 23,0 temp	–	7,2 – 7,8 acb	–	–	<i>Ne</i>	2. 2,7 3. 2,0	– –
<i>P. minutissimum</i> W. Conrad	15,0 – 22,8 temp	oh	5,9 – 7,9 acb	–	–	<i>Ne</i>	2. 3,7 3. 38,1	– –
<i>P. ovum</i> (Pascher et Ruttner) Schmid	21,0 – 28,2 temp	830 – 1764 i	7,3 – 7,6 7,2 – 8,3 alb	β	1,7 – 2,8	<i>Ne</i>	2. 0,9 – 11,1 3. 14,0	– –
<i>P. pilidium</i> J. Schiller	14,0 – 24,0 17,0 – 24,0 temp	500 – 800 i	5,5 – 6,0 5,8 – 6,9 acb	o – β	0,8 – 2,44	<i>Ne</i>	1. 0,8 – 4,3 2. 2,0 – 7,5 3. 2,0 – 5,4 4. 2,5	5,3 – 123,7 – 6,3 – 48,4 17,1 – 275,2

Продовження таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>P. poculum</i> W. Conrad	12,2 – 20,0 17,0 – 22,5 temp	600	6,0 – 8,3 5,4 – 6,7 ind	β	1,8 – 2,7	<i>Ne</i>	1. 0,8 – 4,3 2. 6,0 3. 1,0 – 20,3 4. 1,0	12,3 – 200,0 –
<i>P. schilleri</i> (J. Schiller) W. Conrad	2,0 – 26,0 14,0 – 26,0 eterm	279 – 1200 308 – 1807 i	5,5 – 7,7 5,2 – 8,5 ind	β	0,8 – 2,44	<i>k</i>	1. 1,5 – 33,3 2. 1,0 – 25,9 3. 1,0 – 4,8 4. 1,0 – 8,2	5,4 – 375,7 2,0 – 41,9 5,5 – 158,4 5,3 – 259,2
<i>Stephanoporos tubulifera</i> (Matv.) Matv.	16,0 – 18,7 temp	–	5,8 – 6,6 acb	β	1,7 – 1,9	<i>b</i>	2. 1,1 4. 0,8	– –
<i>S. tubulosus</i> Pascher	12,0 – 14,0 cool	22,08‰	7,6 – 7,9	–	–	<i>Ha</i>	4. 11,7	–
<i>Syncrypta perlata</i> (Skuja) Starmach	17,2	–	5,8	–	1,15	<i>b</i>	1. 0,7	–
<i>Synura echinulata</i> Korschikov	10,0 – 16,0 15,0 – 17,5 cool	hb 166 – 172	5,4 – 7,92 5,8 – 7,2 acb	o – β	–	<i>Ha</i>	1. 2,1 2. 3,7	21,8 – 179,7 –
<i>S. petersenii</i> Korschikov	6,0 – 24,0 15,0 – 23,5 eterm	hb 166 – 1000 i	5,4 – 7,78 3,4 – 8,2 ind	β o – α	2,25 0,8 – 3,3	<i>k</i>	1. 1,4 – 15,0 2. 1,5 – 20,0 3. 4,0 – 41,2 4. 2,0	5,4 – 1386,3 288,5 – 4659,6
<i>S. sphagnicola</i> Korschikov	10,0 – 22,0 12,0 – 23,0 temp	166 – 172 hb	5,4 – 7,6 3,4 – 6,9 acb	o	–	<i>Ha</i>	1. 1,4 3. 2,3 4. 2,6 – 3,9	5,4 – 116,8 12,1 – 53,3 5,4 – 26,3

Кінець таблиці А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>S. uvella</i> Ehrenb.	2,0 – 29,0 10,0 – 36,0 eterm	149 – 1200 302 – 1236 26,5‰ i	4,5 – 9,0 4,8 – 8,7 ind	o – α o; β	1,00 1,13 – 2,55	Ha k	1. 2,0 – 39,0 2. 0,9 – 13,0 3. 8,0 – 21,2 4. 4,9 – 10,0	5,3 – 8564,8 5,4 – 35,0 15,9 – 2970,8 5,6 – 1629,6
<i>Uroglena americana</i> G.M. Calc.	5,0 – 23,0 21,0 – 22,0 eterm	172 hb	5,4 – 7,6 6,4 – 6,7 acb	β – o	1,00	k	4. 0,8	–
<i>U. glabra</i> Matv.	17,5 – 21,0 temp	166 – 172 436 – 1320 i	5,4 – 7,6 6,3 – 8,5 ind	o – α	0,8 – 2,75	<i>b</i>	1. 0,7 – 1,7	–
<i>U. volvox</i> Ehrenb.	5,0 – 29,0 eterm	–	6,75 – 8,08 alb	o; β	2,0	k	1. – 2. –	20,0 80,0

Примітка. Літературні дані виділені жирним; мінералізація вказана у мг/л, солоність в ‰; геоелементи: а-а – арктоальпійський, b – бореальний, Ha – голарктичний, Ne – неморальний, k – космополіт; типи водойм: 1 – річки, 2 – водосховища, 3 – ставки, 4 – природні водойми сповільненого стоку; відношення до температурних умов: cool – холодноводний, eterm – евртермний, temp – помірний; категорія галобності: hb – галофоб, oh – недиференційований олігогалоб, i – олігогалоб-індиферент, hl – галофіл; рН-категорія: alf – алкаліфіл, alb – алкалібіонт, ind – індиферент, acb – ацидобіонт, acf – ацидофіл; «–» – дані відсутні.