

**Міністерство освіти і науки України
Дніпровський національний університет
імені Олеся Гончара
Сумський національний аграрний університет**

**До 100-річчя Дніпровського
національного університету
імені Олеся Гончара**

**Ю.В. Лихолат, Н.О. Хромих, Л.В. Шупранова,
І.М. Коваленко, В.С. Феденко, А.А. Алексєєва**

**ЗАКОНОМІРНОСТІ АДАПТАЦІЇ
АБОРИГЕННИХ ТА ІНТРОДУКОВАНИХ ВИДІВ
ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ДО МІНЛИВИХ УМОВ
СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я**

Монографія

Суми – 2018

УДК 581.522.4:634.9(477.60)

Л 71

*Рекомендовано вченою радою Дніпровського національного університету
ім. Олеся Гончара (протокол № 6 від 21 грудня 2017 р.)*

*Рекомендовано вченою радою Сумського національного аграрного університету
(протокол № 8 від 01 березня 2018 р.)*

Рецензенти:

В. М. Зверковський, д-р біол. наук, професор;

В. Г. Скляр, д-р біол. наук, професор;

Ю. І. Ткаліч, д-р с.-г. наук, професор

Авторський колектив:

Ю. В. Лихолат, д-р біол. наук, професор;

Н. О. Хромих, канд. біол. наук., ст. наук. співроб.;

Л. В. Шупранова, канд. біол. наук., ст. наук. співроб.;

І. М. Коваленко, д-р біол. наук, професор;

В. С. Феденко, канд. хім. наук., пров. наук. співроб.;

А. А. Алексєєва, аспірант

Лихолат Ю.В.

Л 71 Закономірності адаптації аборигенних та інтродукованих видів деревних рослин до мінливих умов степового Придніпров'я: монографія / Ю.В. Лихолат, Н.О. Хромих, Л.В. Шупранова та ін. – Суми : ФОП Цьома С.П., 2018. – 186 с.

ISBN 978-617-7487-31-8

У монографії розглядаються фізіолого-біохімічні аспекти адаптаційних реакцій аборигенних та інтродукованих у степове Придніпров'я деревних рослин (зокрема інвазійних) та плодово-ягідних культур до комплексної дії абіотичних факторів середовища. Аналізуються результати досліджень функціонування антиоксидантної, білкової систем, метаболітів вторинного походження в різних органах рослинного організму в умовах температурних та техногенних стресів, різного рівня освітленості. Розглянуто питання пристосування різних за стійкістю генотипів аборигенних та інтродукованих видів на рівні білкового і вуглеводного обміну.

Для наукових працівників, викладачів, аспірантів і студентів біологічних й сільськогосподарських закладів вищої освіти, спеціалістів зеленого будівництва.

УДК 581.522.4:634.9(477.60)

© Лихолат Ю.В., Хромих Н.О.,
Шупранова Л.В., Коваленко І.М.,
Феденко В.С., Алексєєва А.А. 2018
© ФОП Цьома С.П., 2018

ISBN 978-617-7487-31-8

ВСТУП

Біологічні інвазії, які останніми десятиліттями стали глобальною проблемою, загрожують збереженню біологічного різноманіття біосфери, викликають значні економічні втрати і впливають на здоров'я людини. Наслідки адвентизації регіональних флор є настільки суттєвими, що постала необхідність урахування процесів проникнення й натуралізації чужорідних видів деревних рослин, їх впливу на природний рослинний покрив і взаємовідносини з місцевими видами. Важливість завдань зростає в умовах антропогенного тиску на екосистеми, оскільки саме адвентивні рослини є найстійкішими до різних впливів (Мицик та ін., 2000; Лихолат та ін., 2001; Остапко, Еременко, 2010). Їх натуралізації сприяє різноманіття специфічних екотопів. Деревні рослини відрізняються довговічністю, ефективними способами розповсюдження насіння, високою ценотичною пластичністю. Особливу небезпеку становлять інвазійні види, які здатні до успішної конкуренції з місцевими видами й укорінення в природних угрупованнях. Такі рослини порушують вироблену тисячоліттями динамічну рівновагу між видами в рослинних угрупованнях, незворотно змінюють їхню структуру. Ці процеси створюють реальну загрозу біологічному різноманіттю та генетичній цілісності природної флори, загострюють екологічні проблеми регіону (Протопопова та ін., 2002; Richardson et al., 2000). Міжнародним документом, що регулює заходи щодо збереження біорізноманіття, стала Конвенція ООН про біорізноманіття, ратифікована Україною в 1994 р. Конвенція закликає до запобігання інвазій, контролю або знищення тих чужорідних видів, які загрожують екосистемам, місцям існування та видам (ст. 8, п. h). Пропонується здійснення інвентаризації існуючих колекцій ботанічних садів з метою визначення ступеня ризику інвазій.

В Україні процес поширення чужорідних видів виявився дуже чітко в регіонах, що мають тривалу історію антропогенного перетворення.

У Дніпропетровській області, яка розташована в межах географічного району Північного Степу Дніпра, потужний антропогенний тиск призводив до порушень природних ландшафтів. За таких обставин корінна флора зазнає глибокої деструкції, швидкої деградації, а втрата типових компонентів супроводжується зміною на синантропні види, у тому числі на чужорідні (Мицик, Лихолат, 1997; Лихолат, 1999; Лихолат та ін., 2001;

Барановський з співав., 2012; Тарасов, 2005). Механізми, завдяки яким інвазійні види пристосовуються до нових місць існування на різних рівнях організації рослинного організму, вивчені недостатньо. Тому з'ясування їх адаптивного потенціалу на основі дослідження метаболічних процесів можуть дати уявлення, як відбувається пристосування чужорідних і аборигенних видів до несприятливих абіотичних факторів довкілля.

Клімат відіграє ключову роль у формуванні й географічному розташуванні деревних видів (Долгова, 2004; Ramirez-Valiente et al., 2015), справляє визначальний вплив на ріст дерев і лісову продуктивність (Mund, et al., 2010; Harfouche et al., 2014), тому увага науковців приділена прогнозуванню наслідків впливу зміни клімату на деревні угруповання. Наприклад, очікується, що південні генотипи можуть витіснити лісові види в Західній і Центральній Європі (Bussotti et al., 2015). Прогнозується (Talbi et al., 2015), що підвищення температури і посухи загострять проблему виживання рослин, особливо в аридних регіонах. Зазначені проблеми є актуальними для степової зони України, де лісові екосистеми перебувають в умовах географічної невідповідності (Бельгард, 1971), а отже, надзвичайно чутливі до будь-яких екологічних змін. Локальні умови існування природних лісових біогеоценозів створюються завдяки геоморфологічній різноманітності в степовій зоні. Зокрема, природні ліси правобережних крутосхилів степових річок є аналогами байрачних лісів. На сьогодні територія України характеризується як лісодефіцитна, оскільки має показник лісистості близько 15,9%, що є одним з найнижчих серед європейських країн (Ткач, 2012).

Збереження наявних типів лісів за кліматичних змін передбачає акліматизацію деревних видів завдяки генетичній і фенотиповій варіативності популяцій (Bussotti et al., 2015), тому актуальним є вивчення особливостей пристосування деревних рослин до асоційованих з певним місцезростанням екологічних факторів. Небажані наслідки екстремальних впливів кліматичних факторів у сполученні з дією аерополітантів можна виявити в зелених насадженнях, використовуючи для цього методи екології, фізіології та біохімії рослин (Лихолат, Григорюк, 2005; Григорюк та ін., 2014; Зайцева, Долгова, 2010).

Такі дослідження дозволять поглибити теоретичні основи адаптації як аборигенних, так і інтродукованих у степове Придніпров'я рослин, а також розробити критерії добору рослин з підвищеною толерантністю до мінливих умов середовища в природних популяціях і в штучних насадженнях.

РОЗДІЛ 1

РЕАКЦІЯ АБОРИГЕННИХ ТА АДВЕНТИВНИХ ДЕРЕВНИХ ВИДІВ НА ЗМІНИ КЛІМАТИЧНИХ УМОВ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

Зміни природних умов у поєднанні з забрудненням довкілля спричиняють порушення функціонування популяцій (рослин, тварин, людини): складу та структури угруповань, трофічних зв'язків, функціонування всіх компонентів у цілому (Gritti et al., 2006; Mund et al., 2010; Linder et al., 2014; Kul'bachko et al., 2011; 2015; Lykholat et al., 2016^a; Lykholat et al., 2016^b; Brygadyrenko, 2016, Yermishev et al., 2017; Prisedsky et al., 2017^a; 2017^b). Межі розповсюдження корінних видів рослин за впливу кліматичних флуктуацій охоплюють процеси, близькі до тих, що відбуваються під час розповсюдження чужорідних видів (Thuiller, 2007). Більше того, Walther et al. (2009) наголошують, що зміни клімату та біологічні інвазії – ключові процеси, які впливають на глобальне біорізноманіття та вказують на наявність зв'язку між двома процесами. Оскільки впливу кліматичних змін зазнають усі рослини певного місцезростання, то цілком ймовірно, що деякі види, як аборигенні, так і чужорідні, можуть за таких умов отримати переваги для свого розселення. Нині вже існують свідчення того, що кліматичні зміни останніх десятиліть виявилися сприятливим для деяких адвентивних видів і дозволили їм розповсюджуватися в регіонах, де раніше вони не мали шансів на виживання й відтворення. Так, аналіз розплідників рослин у Європі виявив численні садові різновиди, які виживали в регіонах, розташованих на 1000 км північніше, ніж вони раніше могли бути висаджені (Van der Veken et al., 2008). Багаторічні дослідження кількох останніх десятиліть узгоджуються з трендом розширення з півдня на північ потенційних діапазонів та збільшення кількості вічнозелених широколистяних порід, імовірним наслідком чого виявиться значна зміна складу та структури широколистяних лісів у різних частинах Європи. Тому доцільним, на нашу думку, є аналіз поширення та передбачення інвазійності деревних рослин, інтродукованих у степове Придніпров'я.

1.1. Оцінка та передбачення ступеня інвазійності інтродукованих деревних рослин в умовах кліматичних змін у степовому Придніпров'ї

1.1.1. Аналіз поширення інвазійних рослин у складі регіональної флори

Біологічні інвазії визначено як один з основних чинників деградації екосистем (Pyšek & Richardson, 2010; Schindler et al., 2016). Тому логічним є зростання протягом останніх років кількості досліджень, присвячених вивченню розповсюдження чужорідних рослин у різних регіонах світу (Richardson et al., 2000; Pyšek et al., 2012).

Аналізуючи негативні наслідки рослинних інвазій, Blackburn et al. (2014) наголошують на таких небезпечних для місцевої флори аспектах, як зростання ймовірності вимирання видів, зниження щільності і чисельності; значні зміни в генетичному складі природних популяцій, зниження філогенетичного й таксономічного різноманіття, продуктивності екосистем тощо. Аналіз композиції та динаміки чужорідної флори є важливим елементом для оцінки ступеня зараження різних таксонів (Pyšek, 2003). Blackburn та співавтори (2011) вказують на необхідність створення інтегрованої моделі, яка могла б уточнити історію та спосіб інвазій, а також передбачати час і способи їх зупинки.

Процес поширення чужорідних видів в Україні дуже чітко виявився в областях, що мають давню історію антропогенних перетворень. У Дніпропетровській провінції, розташованій у межах географічного району північного степового Дніпра, потужний антропогенний вплив на природні ландшафти здійснювався шляхом надмірного випасання худоби, видобування корисних копалин кар'єрним способом та дії забруднювальних речовин. За таких умов автохтонна флора зазнає глибокого руйнування, швидкої деградації та втрати типових компонентів, що замінюються синантропними видами, у тому числі й чужорідними (Protopopova, 1991, 1999). На жаль, з різних причин процес вторгнення чужорідних видів у регіональну флору не отримував достатньої уваги дослідникам.

Нині не існує повних каталогів адвентивних видів, що містяться в Дніпропетровській провінції. Водночас чужорідні види, виявлені в регіональній флорі, не були рідкісною подією 35 років тому (Тарасов, 1981), а також в подальші роки (Тарасов, 2012; Baranowski et al., 2012). Європейські дослідники (Rušek et al., 2012) наголошують на важливості вивчення чужорідної флори в регіонах, щоб краще зрозуміти процес інвазії.

У цьому дослідженні ми ставимо перед собою такі завдання: 1) надати перший контрольний перелік чужорідних видів, виявлених у регіональній флорі і 2) оцінити поточний стан процесу інвазій.

Значне місце серед регіонів з чітко вираженою чужорідною флорою посідає Дніпропетровська область. Її територія охоплює 31,974 км², це розораний степ (більш ніж 80% території) із незначними лісовими територіями на берегах річок. Континентальний клімат характеризується різкими коливаннями температури, нестабільною вологістю та періодами сезонної посухи. Річна сума випаровування перевищує опади в 2–3 рази; середня кількість опадів становить 472 мм, а в посушливі роки – 250 мм (Furdychko et al., 2006). Густота населення в регіоні досягає 103 людини на км²; щільність залізниць та автомобільних доріг становить 49,5 км та 283 км на 1000 км² відповідно.

Екологічна ситуація загострюється викидами 587 промислових підприємств, у тому числі 57 гірничо-металургійних та 17 хімічних підприємств. Крім того, два міжнародні аеропорти та два річкові порти сприяють процесу проникнення та поширення чужорідних видів на території Дніпропетровської області.

Контрольний перелік чужорідної флори складався з 286 видів, які належать до 61 різних родин та 210 родів. З огляду на загальну чисельність регіональної флори, яка охоплює 1714 видів (Тарасов, 2012), на сьогодні частка чужорідних видів перевищує 16,7%. Беручи до уваги площу Дніпропетровської області, можна оцінити щільність близько 9 чужорідних видів на км².

Цей показник набагато вищий, ніж дані Rušek (2003) для чужорідної флори Чехії (близько 4 чужорідних видів на квадратний кілометр). Велику кількість адвентивних видів можна пояснити поєднанням таких регіональних факторів, як складна геоморфологічна структура та придатні кліматичні умови, а також активна антропогенна трансформація та транспортне

сплетіння. Отримані результати відповідають висновкам Fuentes за співавторами (2015), що економічна діяльність та клімат є суттєвими факторами, які сприяють вторгненню та інвазії чужорідних рослин.

Більшість чужорідних видів представлені трав'янистими рослинами (252 таксони, або 88% загальної кількості); з них основна позиція була зайнята однорічними видами (табл. 1.1).

Таблиця 1.1.

Поширення чужих видів у флорі Дніпропетровської області згідно з життєвим станом (Baranovski et al., 2016)

Показник	Однорічники	Дворічники	Багаторічники	Чагарники	Дерева
Кількість видів	144	52	56	21	13
% від загальної кількості	50,3	18,2	19,6	7,3	4,6

Наші дослідження показали, що розподіл чужорідних видів між різними родинami не був однорідним, встановлено було лише сім родин з великою кількістю (10 і більше) адвентивних рослинних видів (рис. 1.1).

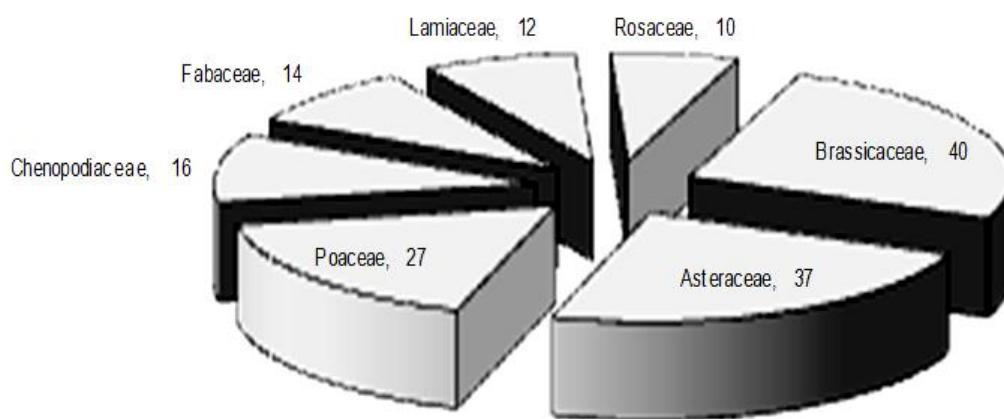


Рис. 1.1. Родини з найвищою кількістю чужих видів у Дніпропетровській області (нумерація видів подається після назви родини) (Baranovski et al., 2016)

Було виявлено, що кількість родин з найвищою кількістю чужорідних видів становить лише 12% загальної суми, проте вона складається зі 156 чужорідних видів, що дорівнює 55% загальної кількості. У межах цієї групи три родини (*Brassicaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae*) були явно домінуючими та охопили більш ніж 36% загальної кількості чужорідних видів.

Значна частина родин (30% або 49% загальної кількості) була представлена меншою кількістю чужорідних видів (2–9 таксонів), а 24 родини (39% загальної кількості) мали лише один чужорідний вид (табл. 1.2).

Дослідження дозволило встановити відсоток археофітів і неофітів від загальної кількості чужорідних рослинних видів. Так, археофіти становлять 40% загальної кількості чужорідних видів, а неофіти – 60% (рис. 1.2).

Таблиця 1.2.

**Родини із середньою і низькою наявністю чужорідних видів у
Дніпропетровській області (Baranovski et al., 2016)**

Родини, які містять 2–9 чужих видів		Родини, які містять тільки один чужий вид	
<i>Aceraceae</i>	<i>Onagraceae</i>	<i>Araceae</i>	<i>Peganaceae</i>
<i>Amaranthaceae</i>	<i>Orobanchaceae</i>	<i>Cyperaceae</i>	<i>Portulacaceae</i>
<i>Apiaceae</i>	<i>Oxalidaceae</i>	<i>Liliaceae</i>	<i>Rubiaceae</i>
<i>Boraginaceae</i>	<i>Papaveraceae</i>	<i>Anacardiaceae</i>	<i>Rutaceae</i>
<i>Caprifoliaceae</i>	<i>Polygonaceae</i>	<i>Apocynaceae</i>	<i>Simarubaceae</i>
<i>Caryophyllaceae</i>	<i>Primulaceae</i>	<i>Asclepiadaceae</i>	<i>Thymelaeaceae</i>
<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Ranunculaceae</i>	<i>Balsaminaceae</i>	<i>Urticaceae</i>
<i>Cuscutaceae</i>	<i>Resedaceae</i>	<i>Caesalpiniaceae</i>	<i>Valerianaceae</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Salicaceae</i>	<i>Cannabaceae</i>	<i>Verbenaceae</i>
<i>Fumariaceae</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Convolvulaceae</i>	-
<i>Geraniaceae</i>	<i>Solanaceae</i>	<i>Elaeagnaceae</i>	-
<i>Hydrocharitaceae</i>	<i>Ulmaceae</i>	<i>Grossulariaceae</i>	-
<i>Juglandaceae</i>	<i>Violaceae</i>	<i>Hydrangeaceae</i>	-
<i>Malvaceae</i>	<i>Vitaceae</i>	<i>Moraceae</i>	-
<i>Oleaceae</i>	<i>Zygophyllaceae</i>	<i>Nyctaginaceae</i>	-

Очевидно, що таке співвідношення свідчить про подальше активне проникнення чужорідних рослин у флору Дніпропетровської області.

Підтверджуючи це, Тарасов (1981) виявив 51 новий чужорідний вид у регіональній флорі в 1970-х рр.; а вже через два десятиліття він повідомив про 75 нових чужорідних видів (Тарасов, 2005). У цілому протягом останніх 40 років Тарасов (2012) виявив велику кількість чужорідних видів у регіональній флорі.

До них належать *Impatiens parviflora*, *Artemisia annua*, *Petrorhagia saxifrage*, *Hibiscus trionum*, *Malva mauritiana*, *Echinocystis lobata*, *Althaea armeniaca*, *Solidago serotinoidea*, *Galinsoga parviflora*, *Galinsoga ciliata*, *Nicandra physaloides*, *Bidens frondosa*, *Solanum cornutum*, *Zygophyllum fabago*, *Artemisia tournefortiana*, *Ambrosia trifida*. Частка натуралізованих

видів досягла 58% загальної кількості чужорідних видів. Однак серед археофітів індекс зріс до 73%, тоді як серед неофітів він досяг лише 48%. Частка казуальних видів у чужорідній флорі (42% загальної кількості адвентивних видів) зменшилася до 27% серед археофітів і становила 52% неофітів. Отримані результати набагато вищі, ніж дані, наведені Rušek (2003, де показано, що частка натуралізованих чужорідних видів у флорі Чеської Республіки менша (лише 41%).

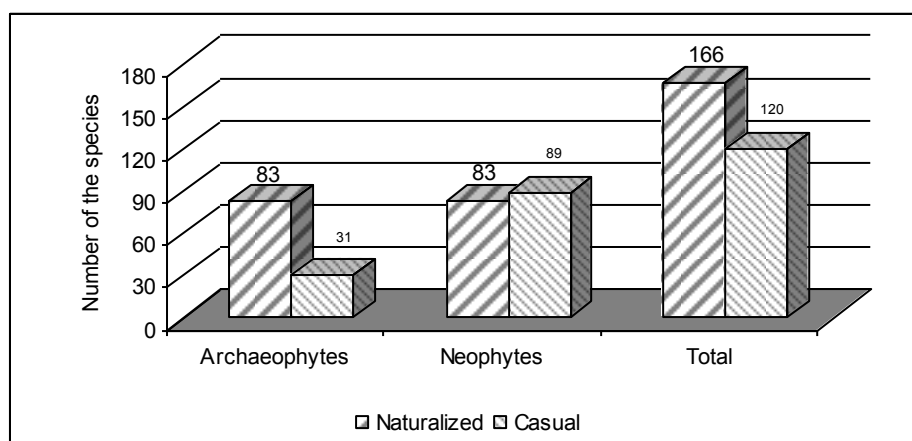


Рис. 1.2. Розподіл чужорідних видів згідно з інвазійним статусом (випадковий, натуралізований) серед археофітів, неофітів і всіх чужинців Дніпропетровської області (Baranovski et al., 2016)

Встановлено, що чужорідні види проникли на територію Дніпропетровської області з п'яти основних областей (рис. 1.3). З-поміж них найбільший внесок у регіональну чужорідну флору було зроблено видами, що походять із Середземномор'я. У той самий час визначення регіонів походження деяких чужорідних видів було неможливим, тому вони були об'єднані в одну групу (cryptogenic).

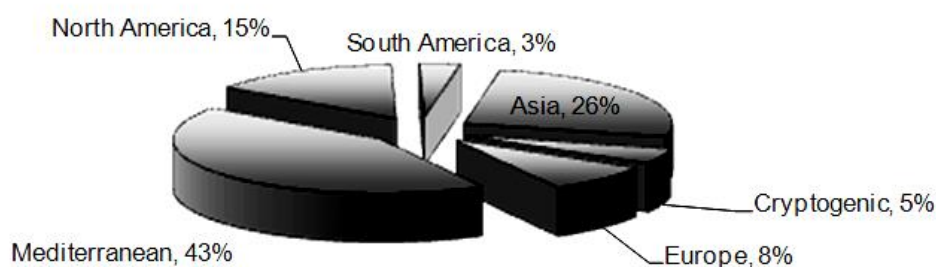


Рис. 1.3. Розподіл чужорідних видів у Дніпропетровській області за природними ареалами (пропорції чужорідних видів подані після назви оригінального ареалу) (Baranovski et al., 2016)

Використовуючи підхід, описаний Walter et al. (2009), ми визначили такі види як криптогенні (тобто, вид невідомого походження чи засобу занесення).

Нами виявлені різні шляхи поширення чужорідних видів. Зокрема, Барановський (1998, 2000) показав, що розподіл чужорідних дерев та чагарників пов'язаний з введенням та подальшою натуралізацією в таких місцях існування, як прибережні райони, яри, природні та насаджені ліси.

На цей час найпоширенішими адвентами в арбореальній регіональній флорі є *Acer negundo*, *Robinia pseudacacia*, *Ulmus pumila*, *Ailanthus altissima*, *Amorpha fruticosa* та *Partenocissus quinquefolia*.

Уперше було виявлено чужорідні види *Cenchrus pauciflorus*, *Zizania latifolia* та *Juncellus serotinus* (Baranovski, 2000) поблизу річки Дніпро, що свідчить про водний шлях проникнення. Показано, що *Viola hissarica* (Тарасов, 2005) та *Thladiantha dubia* (Мыщук, Барановский, 2006) поширилися по регіону, вийшовши поза межі території ботанічного саду Дніпровського національного університету ім. О. Гончара.

Відповідно до підходу Rušek et al. (2012), ми дослідили здатність натуралізованих видів розповсюджуватися на великі відстані від місць існування батьківських рослин, щоб визначити підмножину чужорідних видів з очевидною тенденцією до інвазивності.

Натуралізовані чужорідні рослини, що демонструють потужний потенціал для розповсюдження на великі відстані, були визначені як інвазивні види в Дніпропетровському регіоні.

Отримані результати (Лихолат, 1999; Тарасов та ін., 2000) дозволили визначити групу інвазивних чужорідних рослин, що складалася з 28 видів, які належать до 15 різних родин: *Cenchrus longispinus* (Hack.) Fernald, *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Hordeum murinum* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv. – *Poaceae*; *A. negundo* L. – *Aceraceae*; *Asclepias syriaca* L. – *Asclepiadaceae*; *Ambrosia artemisifolia* L., *Artemisia absinthium* L., *Carduus acanthoides* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Coniza canadensis* (L.) Cronq., *Lactuca serriola* Torner, *Onopordum acanthium* L. – *Asteraceae*; *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Descurainia sophia* (L.) Webb et Plantl, *Sisymbrium loeselii* L. – *Brassicaceae*; *Sambucus racemosa* L. – *Caprifoliaceae*; *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray – *Cucurbitaceae*; *A. fruticosa* L., *R. pseudacacia* L. – *Fabaceae*; *Ballota nigra* L. – *Lamiaceae*; *Prunus serotina*

Ehrh. – *Rosaceae*; *Salix fragilis* L. – *Salicaceae*; *A. altissima* (Mill.) Swingle – *Simarubaceae*; *Celtis occidentalis* L., *U. pumila* L. – *Ulmaceae*; *P. quinquefolia* (L.) Planch. – *Vitaceae*; *Tribulus terrestris* L. – *Zygophyllaceae*. Зауважимо, що найбільшу кількість інвазивних адвентивних рослин було знайдено в родини із найбільшою кількістю чужорідних видів, таких як *Asteraceae* (7 видів), *Poaceae* (4 види) та *Brassicaceae* (3 види). З них найбільший внесок у число інвазивних адвентів було здійснено щорічними та дворічними трав'янистими рослинами. Частка деревних інвазивних рослин у регіональній флорі була представлена *R. pseudacacia* (Khromykh та ін., 2015) і *A. negundo* (Lykholat et al., 2016^c ; Lykholat et al., 2016^d). Наше дослідження показало тенденцію зростання до інвазивності деяких чужорідних рослин протягом останніх років.

За даними Барановського (1998), *A. fruticosa* набув статусу інвазії протягом останніх 30 років; нині розповсюдження цього виду призвело до значного спотворення природної структури рослинних середовищ існування низовин. Крім того, молоді рослини *P. serotina* і *C. occidentalis* були виявлені в старих міських рослинних угрупованнях, а також у природних лісах; *A. syriaca* міг поширюватися не тільки на рудеральних ареалах, а й проникати в пшеницю та інші культури. У цьому контексті ми схильні враховувати кліматичні зміни, що відбувалися протягом останніх років (Lykholat et al., 2016^c), і погодитися з Walter et al. (2009) щодо того, що ці коливання можуть сприяти посиленню інвазивності чужорідних рослин.

Отже, на цей час чужорідні види становлять близько 17% у флористичному складі Дніпропетровської області внаслідок комбінації екологічних та антропогенних чинників. Показано нерівномірне поширення чужорідних видів між родинами за переважання *Brassicaceae*, *Asteraceae* і *Poaceae*. Дослідження дозволило виявити різні способи проникнення чужорідних видів у регіональну флору (цілеспрямоване введення, ненавмисне входження, вихід із культури). Кількість неофітів значно перевищувала кількість археофітів, що свідчить про подальше проникнення чужорідних видів у регіональну флору. Результати дослідження є остаточним доказом порушення природного біорізноманіття в Дніпропетровській області. Підвищення інвазивності деяких чужорідних видів протягом останніх років можна пояснити впливом кліматичних змін на склад рослин.

1.1.2. Оцінка наслідків впливу кліматичних змін на розповсюдження деяких адвентивних видів рослин на Дніпропетровщині

Як було зазначено вище, у флорі Дніпропетровської області сьогодні близько 17% видового складу припадає на фракцію адвентивних рослин, причому для деяких із них зафіксовано зростання рівня інвазійності протягом останніх 30–40 років (Baranovski et al., 2016). Аналогічна тенденція для чужорідних видів рослин виявлена в різних частинах світу (Thuiller et al., 2007; Bergstrom et al., 2009; Vila et al., 2009), що вказує на наявність загальних закономірностей виникнення феномену.

Онтогенез рослин і просторове розповсюдження рослинних видів жорстко детермінується кліматом (Ramirez-Valiente et al., 2015).

Отже, актуальні упродовж останніх десятиліть кліматичні зміни в напрямку підвищення температури та посушливості здатні внести суттєві корективи в розселення видів рослин (Bahuguna and Jagadish, 2015; Sperlich et al., 2015).

З'ясовано (Thuiller, 2007), що попри різноманіття аспектів впливу кліматичних змін на природні угруповання, екосистеми та місцезростання, найбільш безпосередня дія – зсув географічних діапазонів. Прогнозується (Pompe et al., 2010; Araujo et al., 2011; Jochner and Menzel, 2015), що в Західній і Центральній Європі внаслідок зростання температури та посухості загостриться проблема виживання рослин. Зокрема, у Середземноморському регіоні може відбутися витіснення автохтонних лісових видів південними генотипами (Bussotti et al., 2015), у тому числі вічнозеленими видами рослин (Niinemets and Penuelas, 2008).

Дослідження проведені протягом 2013–2016 рр. на території Дніпропетровської області (47°32' – 49°11'N, 33° – 33°56'E), яка повністю знаходиться в межах географічної зони степового Придніпров'я, а також на території міста Дніпро. Об'єктами дослідження обрані адвентивні деревні та чагарникові види, які були висаджені в регіоні дослідження в штучних лісонасадженнях різного призначення більш ніж 50 років тому: черемха пізня (*Padus serotina* Ehrh.), липа широколиста (*Tilia platyphyllos* Scop.), каркас західний (*Celtis occidentalis* L.), скумпія звичайна (*Cotinus coggygia* Scop.).

Біолого-екологічна характеристика та таксономія рослинних видів наведена відповідно до сучасної номенклатури, прийнятої в Україні (Мосякін і Федорончук, 1999; Barbarich and Horhota, 1952).

Згідно із загальноприйнятими підходами (Blackburn et al., 2014) адвентивними вважали такі види, які внаслідок діяльності людини розселялись у регіонах, де раніше були відсутні. Інвазійність адвентивних рослин визначали за критерієм (Richardson et al., 2000), відповідно до якого інвазійними вважали натуралізовані в регіоні види, які виявили спроможність до розселення на далекі відстані від материнських рослин.

Відповідно до поставленої мети щодо оцінки та прогнозування наслідків впливу кліматичних змін на розповсюдження адвентивних рослинних видів, необхідно конкретизувати напрями та діапазон флуктуацій кліматичних параметрів для регіону досліджень у відповідний період. Подібні дослідження (Rompre et al., 2014) виявили складні ефекти взаємодії між значеннями температури та вологості та розширенням ареалу. Зважаючи на те, що більшість досліджень кліматичних змін орієнтована на наслідки підвищення температури (Walther et al., 2009; Bahuguna and Jagadish, 2015), у нашій роботі здійснено порівняльний аналіз температурного режиму протягом вегетації рослин за період з 2013 по 2016 рік. За основу брали дані Гідрометеослужби в Дніпропетровській області. Флуктуації температури протягом останніх років реєстрували у відношенні до усереднених значень багаторічних досліджень (рис. 1.4).

Аналогічний аналіз проведено для виявлення напрямків та діапазону коливань місячної кількості опадів (рис. 1.5) та кількості посушливих днів (коли рівень відносної вологості був нижчим ніж 30%) упродовж періоду вегетації за останні роки (рис. 1.6).

Відомо (Bowler et al., 2015), що вплив кліматичних змін на розвиток популяцій різних видів має варіативний характер. Це пояснюється видовими особливостями, такими як швидкість відтворення та пристосованість до певних умов середовища, зокрема надання переваги певному температурному режиму.

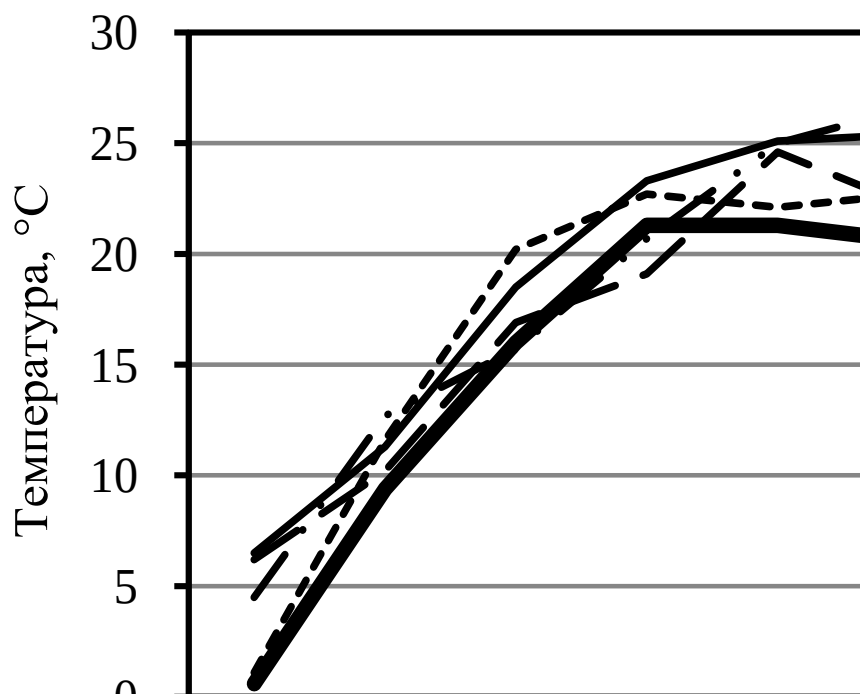


Рис. 1.4. Флуктуації температури повітря протягом періоду досліджень порівняно із середніми показниками багаторічних досліджень: потім – усереднені значення за багаторічний період досліджень (тут і далі) (Лихолат зі співав., 2017)

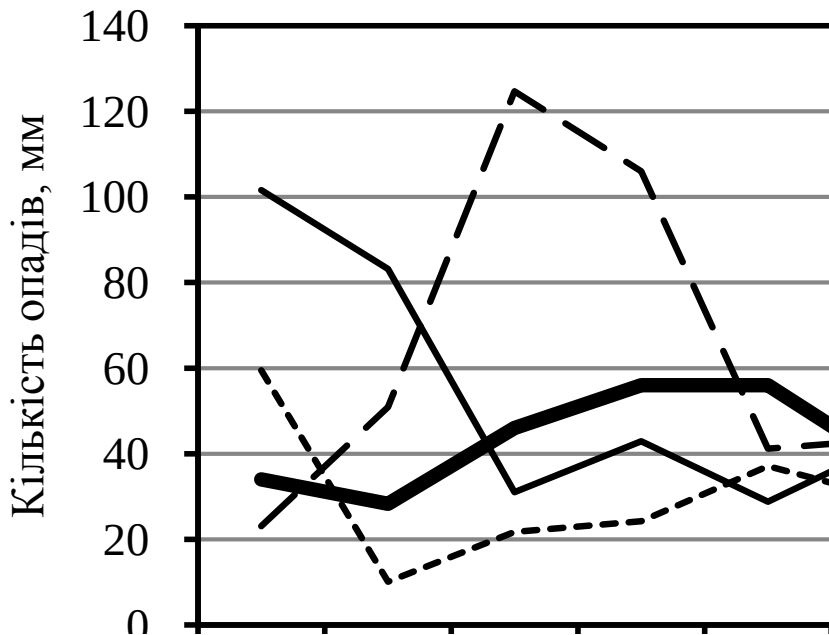


Рис. 1.5. Динаміка кількості опадів протягом періоду досліджень порівняно із середніми показниками багаторічних досліджень (Лихолат зі співав., 2017)

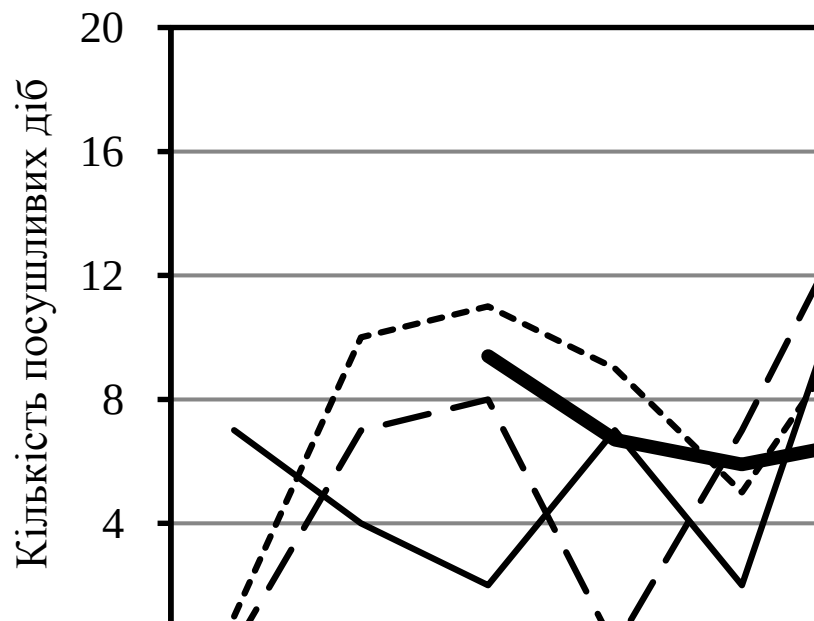


Рис. 1.6. Кількість посушливих діб за період досліджень порівняно із середніми показниками багаторічних досліджень (Лихолат зі співав., 2017)

З огляду на такий феномен ми аналізували стан інвазійності досліджених адвентивних видів з урахуванням регіонів їх походження та еколого-біологічних особливостей.

Скумпія звичайна (*Cotinus coggygri* Scop.) – чагарник або невелике дерево з родини Сумахові (Anacardiaceae). Вид походить із Середземноморського регіону, а його сучасний природний ареал має диз'юнктивний характер у межах південної та східної частин Європи й Азії, у тому числі в Україні в Поліссі, Лісостепу, Криму. У степовій зоні України виявлено локальні природні ценопопуляції скумпії на території долини р. Сіверський Донець від м. Ізюм (Харківська область) до с. Криві Луки (Донецька область) (Barbarich and Horhota, 1952; Tarasov, 2005). Для степового Придніпров'я *C. coggygria* не є компонентом природної флори, а її наявність у складі насаджень різного призначення – результат уведення в культуру. За класифікацією адвентивних видів скумпія звичайна у степовому Придніпров'ї – кенофіт (неофіт), ергазіофіт, епекофіт.

Деревний вид **черемха пізня** (*Padus serotina* (Ehrh.) Ag.) належить до родини Розові (Rosaceae) та має північно-американське походження (Barbarich and Horhota, 1952; Tarasov, 2005). Черемха пізня – кенофіт (неофіт), ергазіофіт, агріофіт.

Північно-американське походження має також **каркас західний** (*Celtis occidentalis* L.), який належить до родини В'язові (*Ulmaceae*) та характеризується як посухостійкий та морозовитривалий вид (Barbarich and Horhota, 1952; Tarasov, 2005). Для території Європи – адвентивний вид, відомий у культурі з 1856 року. Має тенденцію до експансії (Barbarich and Horhota, 1952; Ryšek et al., 2012). За класифікацією адвентивних видів каркас західний – кенофіт (неофіт), ергазіофіт, колонофіт.

Геоботанічні дослідження проведені польовим маршрутним методом у складі Комплексної експедиції з вивчення лісів степової зони України Дніпровського національного університету ім. О. Гончара. Статистичне опрацювання даних здійснювали шляхом розрахунку середнього арифметичного та його стандартної помилки.

Порівняльний аналіз виявив суттєві зміни меж розповсюдження досліджуваних рослинних видів на території Дніпропетровської області та міста Дніпро упродовж останніх 30–40 років. На фоні кліматичних флуктуацій у багатьох районах області адвентивні види виявили тенденцію до збільшення чисельності та до розселення в нових місцезростаннях (рис. 1.7).

Актуальність проблеми підтверджується застереженням (Niinemets and Penuelas, 2008) щодо необхідності кількісних оцінок глобальних наслідків садівництва та міського озеленення.

На території міста Дніпро дослідження дозволили зафіксувати початкові етапи процесу розширення меж розповсюдження **липи широколистої** (*T. platyphyllos* Scop.). Цей адвентивний для степового Придніпров'я вид виявив здатність до формування насінневої порослі, яка знайдена в штучних фітоценозах парку Дружби народів та парку Зелений Гай (рис. 1.8) на відстані кількох десятків метрів від дорослих рослин.

На території обох парків молоді рослини липи широколистої виявлені на ділянках зі свіжуватими та свіжими гігротопами на ґрунтах із високою трофністю – чорноземах звичайних лісопокращених (парк Зелений Гай) та лучно-чорноземних (парк Дружби народів). Материнські дерева виду *T. platyphyllos* висаджені більш ніж 45 років тому, під час дослідження вони мали задовільний життєвий стан та успішно проходили всі фенофази від цвітіння до утворення насіння.

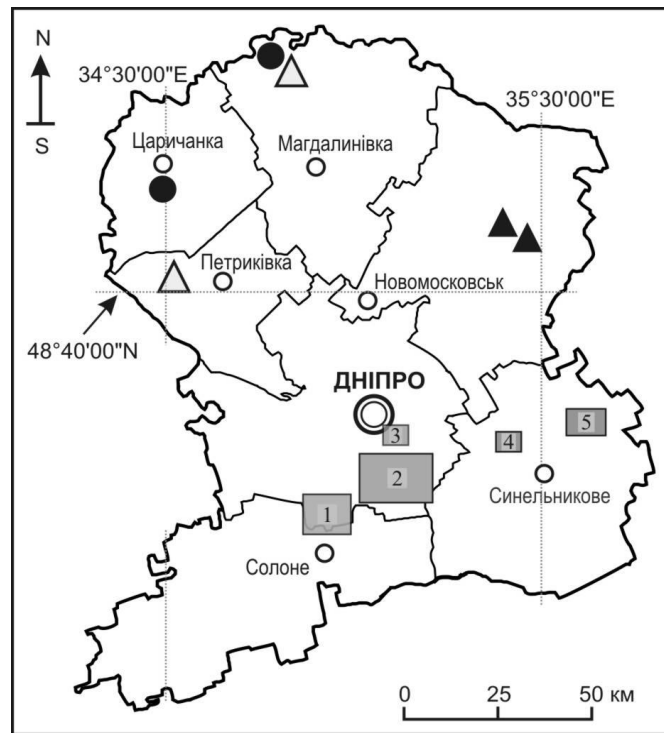


Рис. 1.7. Природні, напівприродні та штучні місцезростання Дніпропетровської області, у яких виявлено посилення інвазійності адвентивних рослинних видів: ▲ – *скупія звичайна*; ● – *каркас західний*; Δ – *черемха пізня*; площа зі знахідкою: 1 – 50 га, 2 – понад 100 га, 3 – 6 га, 4 – 5–6 га, 5 – 20 га (Лихолат зі співав., 2017)

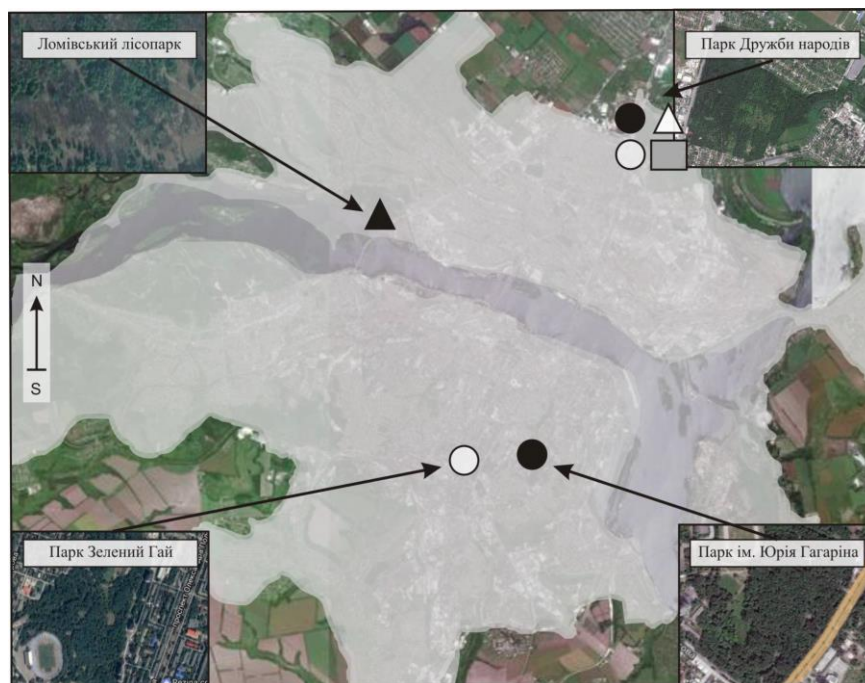


Рис. 1.8. Локалітети насінневої порослі адвентивних видів на території міста Дніпро: ▲ – *скупія звичайна*; Δ – *черемха пізня*; ● – *каркас західний*; ○ – *липа широколиста* (Лихолат зі співав., 2017)

Віковий стан молодих дерев у складі насінневої порослі липи широколистої коливався в досить широкому діапазоні (табл. 1.3).

Таблиця 1.3.

**Розподіл насіннєвого покоління липи широколистої
за онтогенетичними групами (парк Зелений Гай)
(Лихолат зі співав., 2017)**

Показник	Онтогенетична група		
	ювенільні	віргінільні	генеративні
Вік, роки	1–2	5–8	11–12
Висота, м	$0,51 \pm 0,12$	$1,8 \pm 0,45$	$4,1 \pm 0,48$
Чисельність, %	30	65	5

Отримані результати вказують, що сприятливі умови для проростання насіння та виживання паростків *T. platyphyllos* склалися саме останніми роками. Ми вважаємо, що ключову роль в ініціації інвазійності натуралізованого в регіоні адвентивного виду відіграли зміни температури та рівня зволоженості упродовж періоду вегетації, оскільки едафічні та гідрологічні умови протягом минулих десятиліть помітних змін не зазнали.

Припускаємо, що вплив підвищеної температури повітря (рис. 1.5) та кількості опадів у березні та червні упродовж попередніх років (рис. 1.6) виявився сприятливими для проростання насіння та успішного розвитку проростків липи широколистої. Кліматичні флуктуації під час вегетаційного періоду могли спричинити певні зсуви фенофаз у дорослих дерев *T. platyphyllos*, унаслідок чого вони утворили більш життєздатне насіння. Отримані результати узгоджуються з даними фенологічних досліджень 542 рослинних видів, проведених у 19 європейських країнах (Menzel et al., 2006).

Виявлено, що загальні реакції рослин на зростання температури середовища полягали в більш ранньому розкритті бруньок (у 78% видів рослин) та затриманні настання періоду зміни кольору й опадання листя. Ті самі дослідження показали, що під час зростання температури в попередні місяці на 1 °C весняні фенологічні фази починалися на 2,5 доби раніше, тоді як осінні фенофази наступали пізніше на одну добу. Аналогічні результати дав аналіз динаміки урбанofлори в Німеччині протягом останніх трьох століть, який вказує, що на цей час у багатьох видів рослин цвітіння починається раніше та закінчується пізніше; при цьому зросла частка видів, яким властиве раннє утворення листків навесні (Knapp et al., 2009).

Під час геоботанічних досліджень у протиерозійних і ползахисних насадженнях і в міських рекреаційних зонах зареєстровано зростання

ступеня натуралізації та інвазійної здатності **скупії звичайної**, яке відбулося протягом останніх років. У Новомосковському районі на околиці с. Андріївка (рис. 1.7) у штучних лісонасадженнях головного моніторингового профілю Присамарського науково-навчального біосферного стаціонару імені О.Л. Бельгарда виявили масове формування куртин молодих рослин скупії звичайної чисельністю до 10 рослин та віком не більше семи років. Куртини *C. coggygia* знайдені під наметом дубово-ясеневих насаджень (*Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L.) по схилах балки Баштанна (N 48°46'40.10" E 35°27'26.90") і масивних 60-річних мономініантних насаджень дубу звичайного (табл. 1.4) на плакорі (N 48°45'26.26" E 35°30'03.63").

Таблиця 1.4.

Розподіл насіннєвого покоління скупії звичайної за онтогенетичними групами в насадженні дубу звичайного (Лихолат зі співав., 2017)

Показник	Онтогенетична група		
	ювенільні	віргінільні	генеративні
Вік, роки	0,5–1	3–5	11–12
Висота, м	0,17 ± 0,07	0,80 ± 0,23	1,50 ± 0,35
Чисельність, %	30	60	10

За просторовим розміщенням куртини молодих рослин *C. coggygia* тяжіють до ділянок із деструкцією деревного пологу та посиленою освітленістю нижніх фітогоризонтів на рівні 10,3% відкритих ділянок. За нашими даними, в зазначених штучних насадженнях скупію звичайну висадили більш ніж 50 років тому в перших зовнішніх рядах для зниження бічного освітлення.

Відстань від локалітетів молодих рослин скупії звичайної до дорослих особин становила 10–50 м, що свідчить про насіннєве походження порослі. Слід зауважити, що під час досліджень, проведених упродовж 2000–2005 років, наявність насіннєвої порослі скупії звичайної під наметом тих самих лісонасаджень не зафіксовано.

На території міста Дніпро активне насіннєве відтворення *C. coggygia* виявлено в проектованому ландшафтному заказнику «Лівобережний» на території житлових масивів Кам'янський і Ломівський (рис. 1.8).

Насіннєва та коренева поросль скупії звичайної витримує досить значне затінення під наметом дубових і дубово-ясеневих насаджень.

Зважаючи на високу толерантність скумпії звичайної до едафічних умов у місцезростаннях степової зони, вважаємо, що підвищення рівня інвазійності *C. coggugria* упродовж останніх десятиліть асоційовано зі сприятливими для адвентивного виду кліматичними змінами, зокрема зростанням температури та освітленості. Наші висновки наближені до результатів досліджень, згідно з якими рослинні види, що походять із теплих регіонів, у місцях із помірним кліматом через подовження періоду вегетації набули здатність утворювати плоди (Niinemets and Penuelas, 2008) або конкурувати з місцевими видами, такими як *Prunus laurocerasus* у Центральній Європі (Berger et al., 2007).

На території Дніпропетровської області на піщаній терасі річки Оріль знайдені ділянки з численною насінневою порослю **черемхи пізньої** (*P. serotina*). У Петриківському районі в південно-східному напрямку від села Сорочине (рис. 1.7) під наметом насаджень сосни звичайної (*P. sylvestris*) виявлено підріст черемхи пізньої, який складали ювенільні, віргінільні та генеративні рослини з максимальним віком 10–12 років.

Джерелами розповсюдження насіння та фітоінвазії *P. serotina* були, імовірно, 30–35-річні водозахисні насадження цього виду, розташовані уздовж Орільського каналу на відстані 50–100 м від куртин насінневої порослі.

У Магдалинівському районі зафіксували незначну кількість молодих віргінільних рослин черемхи пізньої в натуралізованому масивному 70-річному сосновому насадженні (Шагарівський ліс) на піщаній терасі річки Оріль (рис. 1.7). Джерело розповсюдження насіння *P. serotina* у Шагарівському лісі не встановлено, оскільки дорослих рослин черемхи в насадженні під час досліджень не знайдено. Наявність генеративних рослин у складі насінневої порослі *P. serotina* підтверджує, що кліматичні зміни в степовому Придніпров'ї протягом останніх десятиліть сприяли зростанню рівня інвазійності адвентивного натуралізованого деревного виду та його розселенню в напівприродному середовищі.

Подібну тенденцію зафіксовано (Walther et al., 2007) для пальмової рослини *Trachycarpus fortunei*, яка внаслідок пом'якшення зимових умов і підвищення середньої температури найхолоднішого місяця протягом попереднього періоду на 2,0–2,8 °C виявилася здатною створити плодючі популяції в дикій природі. Ділянки, на яких спостерігали численні молоді

рослини черемхи пізньої, знайдені також на території міста Дніпро в парку Дружби народів (рис. 1.8), розташованого в межах IV надзаплавної тераси Дніпра на лучно-чорноземних середньовилужених потужних малогумусних важкосуглинистих ґрунтах.

Вік деревних насаджень парку, у тому числі дорослих рослин *P. serotina*, становить близько 50–60 років. Масова насіннева поросль черемхи пізньої локалізувалася на території парку у свіжуватих та свіжих умовах зволоження ґрунту під наметом акацієво-ясеневих насаджень з освітленістю нижніх фітогоризонтів на рівні 12,8% відкритих ділянок. У той самий час насіннева поросль була відсутня на ділянках із сухуватими умовами та високою освітленістю через деструкцію деревостану (70,4% відкритих ділянок) навіть за наявності значної кількості генеративних особин *P. serotina*. Зважаючи на високий рівень задерніння ґрунту травостоєм на зазначених ділянках (проективне покриття становить 70–100%), вважаємо задерніння ґрунту одним із важливих факторів, що лімітують формування насінної порості черемхи пізньої в мезоксерофільних умовах. Склад підросту черемхи пізньої, віддаленого на 10–50 м від материнських рослин, представлений усіма онтогенетичними групами з максимальним віком особин 14–15 років, що свідчить про насіннєве відтворення адвентивного виду в урбанізованих умовах (табл. 1.5). Локальна популяція черемхи пізньої в парку Дружби народів має прогресивний тип із переважанням рослин віргінільної групи та наявністю значної кількості генеративних особин, що свідчить про її потенційну спроможність до подальшого розселення в парку та на прилеглих територіях.

Таблиця 1.5.

Розподіл насіннєвого покоління черемхи пізньої за онтогенетичними групами (парк Дружби народів) (Лихолат зі співав., 2017)

Показник	Онтогенетична група		
	ювенільні	віргінільні	генеративні
Вік, роки	1–2	3–8	7–15
Висота, м	0,55 ± 0,11	1,30 ± 0,25	2,80 ± 0,58
Чисельність, %	32	53	15

У країнах Західної та Східної Європи *P. serotina* занесена до «чорного списку» (Genovesi and Scalera, 2007), оскільки проявляє значну інвазійну здатність і масово вторгається в приміські ліси та заселяє перелоги

(Chabrerie et al., 2010; Wołkowyski, 2015). В Україні черемху пізню ввели в культуру і тривалий час широко використовували під час створення рекреаційних зон і захисних лісонасаджень у лісовій та лісостеповій зонах, де упродовж останніх десятиліть адвентивний вид виявив інвазійну активність у природних, напівприродних і штучних екосистемах. У степовому Придніпров'ї черемху пізню рідко використовували в рекреаційних і захисних насадженнях і до цього часу розповсюдження виду поза межами території інтродукції не досліджували.

Отримані результати свідчать про на зростання ступеня інвазійності натуралізованого адвентивного виду *P. serotina*, яке не детерміноване едафічними умовами, оскільки черемха пізня виказала високу толерантність до умов зволоження місцезростань на території Дніпропетровської області. Отже, поява численної насінневої порослі черемхи пізньої пов'язана з тим, що зміни кліматичних умов у степовому Придніпров'ї, які відбулись упродовж останніх десятиліть, виявилися сприятливими для помітного зростання ступеня інвазійності адвентивного виду *P. serotina*.

Каркас західний для території Європи – адвентивний вид. Він має тенденцію до експансії (Pyšek et al., 2012). В Україні *C. occidentalis*, інтродукований понад 200 років тому, останніми роками виявив здатність до успішного самовідтворення в степовій зоні.

На території Дніпропетровської області існують нечисленні рекреаційні та захисні лісонасадження, у яких є каркас західний, що знижує кількість джерел інвазії даного адвентивного виду. Під час маршрутних досліджень у Царичанському районі поблизу села Могилів у заплаві річки Оріль у природній берестово-липовій діброві виявлено молоді рослини *C. occidentalis* віком до 7 років (рис. 1.7). Найближчі до цієї ділянки дорослі дерева каркасу західного знаходилися на відстані близько 400 м у прилеглому лісонасадженні, де також виявлено молоду насінневу поросль цього виду. У Магдалинівському районі поблизу села Чернеччина в підвищеній прирусловій зоні річки Оріль також зафіксували нечисленний підріст *C. occidentalis* (рис. 1.7). Насіннева поросль каркасу західного сформувалась у природній липово-в'язовій діброві зі свіжуватим гігروتпом і складалась із молодих рослин віком від 4 до 6 років. У ході маршрутних досліджень, здійснених на території міста Дніпро, виявили

насіннєву поросль каркасу західного на відстані не менше 100 м від дорослих рослин у парку Дружби народів (табл. 1.6) і парку імені Юрія Гагаріна (рис. 1.8).

Молоді рослини каркасу західного віком до 6–7 років знаходилися під наметом 50–60-річних акацієвих та акацієво-ясеневих насаджень із досить значною світлопроникністю. Отримані результати дають підставу вважати, що насіннєве самовідтворення *C. occidentalis* упродовж останніх років у природних і антропогенних екотопах свідчить про успішну натуралізацію виду та потенційну загрозу його інвазійності в степовому Придніпров'ї за умов подальших кліматичних змін.

Таблиця 1.6.

Розподіл насіннєвого покоління каркасу західного за онтогенетичними групами (парк Дружби народів) (Лихолат зі співав., 2017)

Показник	Онтогенетична група		
	ювенільні	віргінільні	генеративні
Вік, роки	1	4–7	відсутні
Висота, м	0,32 ± 0,08	1,80 ± 0,45	-
Чисельність, %	60	40	-

В урбофітоценозах процес самовідтворення каркасу західного відбувається за умов відсутності належного догляду за зеленими насадженнями, включаючи вирубку насіннєвої порості.

Отже, зростання рівня інвазійності досліджених адвентивних рослинних видів свідчить про їхню особливу чутливість до кліматичних змін, які протягом останніх десятиліть мали вплив на всю регіональну рослинність. Подібні результати отримані в експериментах із модельованими умовами потепління (Prieto et al., 2009), під час яких у восьми чагарникових і трав'янистих видів рослин у різних країнах Європи виявили прискорення весняного росту. Найчутливішими до змін температури були *Vassinium vulgaris* та *Empetrum nigrum* в Уельсі, *Deschamsia flexuosa* у Данії, *Calluna vulgaris* у Нідерландах, *Populus alba* в Угорщині та *Erica multiflora* в Іспанії. Виявлені тенденції розширення меж розповсюдження адвентивних рослинних видів у степовому Придніпров'ї на фоні кліматичних змін узгоджуються із загальновідомими прогнозами (Suarez and Tsutsui, 2008) щодо загрози природному біорізноманіттю, яка посилюється в разі зростання рівня інвазійності багатьох чужорідних видів. Фахівці наголошують на

необхідності кількісних оцінок і прогнозування глобальних наслідків садівництва та міського озеленення, серед яких посилення біологічних інвазій посідає перше місце (Niinemets and Penuelas, 2008).

Таким чином, кліматичні флуктуації останніх десятиліть виявилися пусковим механізмом для ініціації інвазійної здатності досліджених адвентивних рослинних видів у степовому Придніпров'ї. Наявність життєздатної порослі насіннєвого походження в натуралізованих деревних адвентивних видів далеко за межами вихідних штучних насаджень свідчить про настання сприятливіших умов середовища для формування та проростання насіння і виживання підросту. Ураховуючи значну сталість едафічного фактору, ми вважаємо, що ключову роль у зростанні інвазійної здатності адвентивних видів відіграли зміни кліматичних чинників, зокрема температури та зволоження.

Імовірно, *T. platyphyllos* у мінливих кліматичних умовах здатна розширити межі розповсюдження у зволжених екотопах і, можливо, витіснити аборигенні види. Вид *C. coggugria* натуралізувався упродовж кількох десятиліть і нині виявляє здатність до утворення насіннєвої порослі в напівприродних і штучних фітоценозах. Наявність віргінільних і генеративних рослин у складі насіннєвого підросту *P. serotina* свідчить про успішне відтворення адвентивного виду в умовах напівприродних і урбанізованих екотопів. *C. occidentalis* виявився найменш чутливим до впливу кліматичних змін, однак наявність молоді насіннєвої порослі в природних й антропогенних екотопах вказує на успішну натуралізацію виду та потенційну загрозу його інвазійності у Степовому Придніпров'ї за умов подальших кліматичних змін. Виявлені закономірності необхідно враховувати під час створення штучних фітоценозів на території міста Дніпро та Степового Придніпров'я в цілому.

1.2. Метаболічні зміни у деревних рослин у зв'язку з альтитуд-асоційованими локальними змінами навколишнього середовища

Збереження наявних типів лісів за кліматичних змін передбачає акліматизацію деревних видів завдяки генетичній і фенотиповій варіативності популяцій (Bussotti et al., 2015), тому актуальним є вивчення

особливостей пристосування деревних рослин до асоційованих з певним місцезростанням екологічних факторів.

Установлено (Bahuguna and Jagadish, 2015), що мікрокліматичні умови мають суттєвий вплив на фази розвитку рослин, зокрема, перехід від вегетативної до генеративної стадії. З'ясовано, що в змішаних лісах листя, пристосоване до затінених умов, має нижчий фотосинтетичний потенціал, проте менші негативні наслідки під час посухи (Sperlich et al., 2015).

При вивченні впливу асоційованих з висотою схилу кліматичних умов у листках *Fagus silvatica* на нижній частині схилу виявлено меншу продихову провідність, швидкість асиміляції вуглекислого газу, відношення маси листка до його площі, натомість більш високу фотохімічну активність та ефективність використання води (Rajsnerova et al., 2015). Показано (Morales et al., 2015), що ріст і фізіологічні процеси бразильського ендемічного виду *Vellozia gigantea* жорстко детерміновані сезонними умовами періоду дощів та посухи. При вивченні ролі адаптованості до сонячної радіації всередині крони двох екотипів *Eucalyptus globulus* знайдено листки, адаптовані до різних рівнів освітленості (James and Bell, 2000).

Пристосування рослин до впливу екологічних факторів реалізується шляхом установлення оптимального рівня генетично детермінованих метаболічних процесів, що на клітинному рівні передбачає, зокрема, зміни рівня активності антиоксидантних ферментів (Guo et al., 2015). Тому виявлення варіювання інтенсивності фотосинтезу та антиоксидантних процесів у листі дерев залежно від локальних умов мікроклімату й освітленості є досить актуальним і доцільним.

Екологічна та економічна важливість лісів в усьому світі вимагає їх консервації через кліматичні зміни в бік підвищення аридності (Bussotti et al., 2015) та визначає доцільність вивчення адаптивної здатності дерев. Talbi et al. (2015) підтверджує загострення проблеми виживання рослин з підвищенням посухи в багатьох регіонах світу, особливо в аридних регіонах. Bussotti et al. (2015) наголошує, що через підвищення температури й посухи південні генотипи переміщуються в Західну і Центральну Європу. Mokria et al. (2015) погоджуються, що саме кліматичні зміни, зокрема підвищення спеки, могли сприяти вимиранню лісів у північній Ефіопії. Слід звернути увагу, що Хадж Ель та ін. (2014)

наголошують на ймовірних жорстких наслідках кліматичних відхилень для лісових екосистем, незважаючи на повільний вплив і невелику низку змін.

Збереження і консервація природного лісу є суттєвою проблемою для України. Відсоток лісових земель у нашій країні сягає 16,0% (Tkach, 2012). Цей показник – один із найнижчих серед європейських країн. Відомо, що на Степову зону припадає близько 40% території України. Розповсюдження лісів ускладнюється несприятливими умовами через географічну невідповідність для лісових екосистем. Клімат Степу характеризується сезонними періодами посухи, які супроводжуються високою температурою і суховіями. Середні річні опади знаходяться на рівні 472 мм, у той час як у посушливі роки тільки 250 мм; річна кількість випаровування перевищує опади у 2–3 рази. Існуюче рослинне угруповання в Степовій зоні підтримується завдяки геоморфологічному різноманіттю, яке сприяє формуванню специфічних локальних умов навколишнього середовища на крутосхилах річок. Степові лісові екосистеми можуть бути високочутливими до будь-яких відхилень у довкіллі через такі обставини. Згідно з Ramirez-Valiente et al. (2015), клімат – це головна селективна сила в природі.

Відповіді рослин і адаптація до умов довкілля є комплексним біологічним процесом, який включає фізіолого-біохімічні зміни (Harfouche et al., 2014; Granda et al., 2014; Parviz, 2016). Механізм метаболічної адаптації дерева на локальні чинники навколишнього середовища є важливим аспектом загальної проблеми консервації лісу, яка інтенсивно вивчалась упродовж недавніх років. Так, Aranda et al. (2015) показали суттєві фізіологічні відмінності серед шести популяцій *Fagus sylvatica*, адаптованих до специфічної локальної забезпеченості водою. Zadworny et al. (2015) виявили сувору сезонну мінливість концентрації Нітрогену в коренях дерев дуба, які ростуть у двох контрастних типах ґрунту. Sperlich et al. (2015) показали відмінності в потенціалі фотосинтезу і посухотолерантність в освітлених і затінених листках чотирьох видів середземноморських дерев.

Значний вплив мікроклімату на перехідні процеси в генеративній фазі розвитку рослини описано у Bahuguna and Jagadish (2015).

Наступним етапом є вивчення впливу висоти на розподіл видів дерев. Rezende et al. (2015) дійшли висновку, що висотність належить до основних параметрів довкілля, які можуть бути використані для стратегії розвитку лісової консервації.

1.2.1. Зміни метаболізму домінантних видів І ярусу природного лісу у зв'язку з альтитуд-асоційованими умовами середовища

Виявлення впливу абіотичних чинників (локальна температура, відносна вологість і освітленість) на фотосинтетичні й антиоксидантні системи прибережних лісових дерев *Quercus robur* L. (дуб звичайний) і *Fraxinus excelsior* L. (ясен звичайний) асоційованими з різною висотою схилів річки становило основну мету дослідження, що здійснювалося на території Присамарського міжнародного біосферного заповідника ім. Бельгарда, розташованого в північній частині степової зони Дніпропетровської області (47°32'–49°11'N, 33°–33°56'E). Досліджені ділянки розташовані на південному схилі р. Самара. Оглядові ділянки розміщені на правому крутосхилі нижньої (52 м н.м.), середньої (74 m a.s.l.) і верхньої (96 m a.s.l.) частини схилу в старому за віком (більш ніж 85 років) змішаному листопадному природному лісі.

Рослинне угруповання прибережного лісу представлене кількома видами дерев і чагарників з дубом (*Quercus robur* L.) і ясенем (*Fraxinus excelsior* L.), домінантними вздовж схилу. Як *Q. robur*, так і *F. excelsior* є автохтонними та едифікаторними видами природного лісу. Перелік кодомінантних видів включає липу (*Tilia cordata* Mill.), два види роду *Acer* (*Acer platanoides* L. і *Acer campestre* L.), ільм (*Ulmus laevis* Pall.) і *Corylus avellana* (L.) H. Karst. Підлісок лісу сформований молодими деревами *Acer platanoides* і видами чагарників *Sambucus nigra* L. і *Euonymus europaeus* L.

Дані мікроклімату дослідженого ареалу зібрані впродовж періоду вегетації дерев (квітень-серпень 2015 р.).

Результати рівня температури повітря і відносної вологості під пологом дерев отримані за допомогою портативного стаціонарного вимірювача погоди Assmann psychrometer (модель 225-5230, Німеччина). Рівні освітленості під пологом вимірювалися люксометром (model Y u16, Russia) на висоті 2 м, що відповідає рівню найнижчих гілок дерев. Одночасно вимірювався рівень освітленості кожної вивченої висоти на відкритих ділянках. Листки *Quercus robur* і *Fraxinus excelsior* збирали в середині травня 2015 р. від 3–5-річних дерев по три групи на кожній ділянці і заморозували.

Вміст хлорофілу і активність антиоксидантних ферментів (каталаза, гваякол- і бензидин-пероксидази) вимірювалися спектрофотометричними методами. Вміст хлорофілу (Хл а, Хл b і загальний хлорофіл) вимірювали за методом Wintermans і De Mots (1965) в етанольних екстрактах листків дерев і виражали в мкг хлорофілу на 1 г сирової речовини (мкг/г СР). Активність антиоксидантних ензимів визначали в супернатантах, отриманих центрифугуванням (15000 g протягом 20 хв і 4 °С) грубих екстрактів (100 мг свіжого листа гомогенізували 0,2 М TRIS-HCl буфером, рН 7,0 з додаванням 0,1% полівінілпіролідону, 250 мМ цукрози і 1 мМ MgCl₂).

Активність каталази (САТ) оцінювали згідно з Goth (1991) шляхом вимірювання оптичної густини при 410 нм в реакційній суміші з 0,2 мл ферментного препарату, 0,1% H₂O₂ і 4% молібдатом амонію. Результати розраховували за калібрувальним графіком і виражали в мМ H₂O₂/г СР.

Активність гваякол-пероксидази (GPOD) оцінювали згідно з Ranieri *et al.* (2001) шляхом визначення окису гваяколу при 470 нм у реакційній суміші, яка містила оцтовий буфер (рН 6,0), 2 мМ гваяколу, 0,2 мл зразка, і 0,15% H₂O₂. Результати розраховували з урахуванням молярного коефіцієнта екстинкції і виражали в мМ гваякол/г СР. Активність бензидин-пероксидази (BPOD) визначали на основі методу, запропонованого Gregory (1966). Усі визначення температури повітря, відносної вологості й освітленості (під пологом і на відкритих ділянках) проведені в шести повторах на кожній вивченій ділянці.

Вимірювання біохімічних параметрів у листках дуба і ясеня здійснювали в п'яти повторах. Дані представляють середні значення і стандартні відхилення ($\pm$ SD). Значущі відмінності оцінювали з використанням t-тесту Стьюдента ($P < 0,05$).

На ділянці ПП 207-3N були найбільш сприятливі лісорослинні умови, у видовому складі збільшилася частка дубу звичайного, липи серцелистої, клену польового. Зімкнутість деревного пологу в межах 0,8–0,9; тип світлової структури – напівтіньовий, світловий стан – послаблений, ґрунтово-гідрологічні лісорослинні умови – свіжі. Виявлені особливості видового складу і стану деревостою відбилися на показниках освітленості під пологом (табл. 1.7).

Таблиця 1.7.

Актинометричні і мікрокліматичні умови під пологом лісу на різній висоті берега р. Самара (Lykholat et al., 2016a)

Параметр, одиниці	Нижня частина схилу	Середня частина схилу	Верхня частина схилу
Освітленість, Lx	1745,0±95,3	2190,0±115,4	4154,0±204,7
Освітленість під пологом	3,5±0,2	4,3±0,3	8,2±0,7
Освітленість на відкритій ділянці, %	3,5±0,2	4,3±0,3	8,2±03,7
Середня температура повітря, °C	25,5±0,4	26,8±0,4	27,7±0,3
Середня відносна вологість повітря, %	63,60±1,14	59,90±1,48	55,94±1,49

Рівні температури, відносної вологості та освітленості під пологом лісу варіювали з підвищенням висоти прибережного схилу. Підвищення рівня освітленості було в 1,3 разу на середній висоті і в 2,4 разу у верхній частині більше порівняно з нижньою ($P < 0,05$). Підвищення температури повітря, а також скорочення відносної вологості під пологом відбувалося з набуттям градієнта в напрямку руху вгору по схилу.

Дане дослідження визначає ці локальні зміни мікроклімату й освітленості як звичайну рису посилення посушливості з підвищенням висоти.

Встановлено фізіологічні і біохімічні відповіді рослин на екологічні зміни. Загальний вміст хлорофілу і співвідношення форм хлорофілу (Chl *a*/Chl *b*) варіювали залежно від альтитуд-асоційованих умов мікроклімату в листках як дуба, так і ясеня (табл. 1.8).

Зазначено, що підвищення температури й освітленості поряд зі зменшенням відносної вологості вгору по схилу супроводжується зростанням загального вмісту хлорофілу в листках *Q. robur* у середній і верхній частинах схилу порівняно з нижньою (на 8 і 13% відповідно, $P < 0,05$). У той самий час скорочення кількості хлорофілу (17 і 38% на середніх і верхніх висотах порівняно з нижніми, $P < 0,05$) виявлено в листках *F. excelsior*. Отримані результати узгоджуються із зауваженням Ramirez-Valiente et al. (2015), що фотосинтез – це один із найбільш чутливих процесів до стресів навколишнього середовища. Зокрема,

інтенсивність біосинтезу фотосинтетичних пігментів залежить від освітленості й вологості. У листках дубу акумуляція як хлорофілу *a*, так і хлорофілу *b* роблять свій внесок у підвищення загального хлорофілу з підвищенням висоти.

Таблиця 1.8.

Ефект екологічного асоційованого з висотою градієнта на листя дерев прибережного лісу (Lykholat et al., 2016^c)

Вид	Уміст Chl <i>a</i> , Мкг/г	Уміст Chl <i>b</i> , Мкг/г	Загальний вміст Chl	<u>Chl <i>a</i></u> Chl <i>b</i>
Нижня частина схилу				
<i>Quercus robur</i> L.	1,95±0,06	0,78±0,02	2,73±0,06	2,50
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	2,30±0,08	1,29±0,04	3,59±0,08	1,77
Середня частина схилу				
<i>Quercus robur</i> L.	2,03±0,06	0,92±0,05	2,95±0,06	2,21
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	2,15±0,08	0,91±0,05	3,06±0,08	2,38
Верхня частина схилу				
<i>Quercus robur</i> L.	2,11±0,07	0,97±0,03	3,08±0,07	2,18
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	1,85±0,07	0,75±0,03	2,60±0,07	2,46

Однак зменшення співвідношення Chl *a*/Chl *b* вказує на підвищення кількості Chl *b*. Навпаки, більш значну редукцію вмісту хлорофілу *b* зафіксовано в листках ясеня в середній і верхній частинах схилу, що підвищує відношення Chl *a*/Chl *b*. Згідно з Caudle et al. (2014), високе відношення Chl *a*/Chl *b* є показником адаптації рослин до посухи.

Отже, дерева *Quercus robur* показали високу адаптованість до зменшення відносної вологості, а також до комплексу екологічних змін з тенденцією до підвищення рис аридності вгору по схилу. Кореляційний аналіз виявив сильний позитивний коефіцієнт між змінами вмісту загального хлорофілу в листках *Quercus robur* і температурою ($r = 0,92$) разом з освітленістю ($r = 0,86$), тоді як взаємодія зі змінами відносної вологості була негативною ($r = -0,86$). Листя *F. excelsior*, навпаки, показало позитивний взаємозв'язок між вологістю і вмістом хлорофілу ($r = 0,92$), тоді як кореляція ставала негативною по відношенню до температури ($r = -0,89$) й освітленості ($r = -0,90$), які змінювалися з висотою. Крім того, темп біосинтезу хлорофілу в листках дубу стимулювався підвищенням температури й освітленості, незважаючи на зменшення відносної вологості; у той самий час акумуляція вмісту хлорофілу в листках ясеня була пригнічена через зміни в навколишньому середовищі. Ці висновки

резонують з даними Caudle et al. (2014), згідно з якими посухо-толерантні види здатні підтримувати високу інтенсивність фотосинтезу й захистити фотосистему II у періоди посухи. Крім того, наші дослідження збігаються з даними Rajsnerova et al. (2015) щодо значного зростання вмісту загального хлорофілу в нижніх під пологом листках *Fagus sylvatica* тільки у верхній частині і за найвищої інтенсивності світла.

Різні зміни каталазної та пероксидазної активності були пов'язані з альтитуд-асоційованими модифікаціями температури, освітленості й відносної вологості в листках як *Q. robur*, як і *F. excelsior* (табл. 1.9).

Суттєве зменшення активності BPOD зафіксовано в листках дубу в середній і верхній альтитудах порівняно з нижньою (1,4 і 3,7 рази відповідно, $P < 0,05$), тоді як активність GPOD була спрямована до підвищення в середній частині схилу і зменшувалась у верхній (1,3 і 2,2 разу відповідно, $P < 0,05$).

Таблиця 1.9.

Ефект альтитуд-асоційованим градієнтом довкілля на активність антиоксидантних ензимів у листках дерев прибережного лісу (Lykholat et al., 2016a)

Вид	Активність GPOD, мм гваяколу/г	Активність BPOD, мМ бензидину/г	Активність CAT, (мМ H ₂ O ₂ /г)
Нижня частина схилу			
<i>Quercus robur</i> L.	0,19±0,02	6,07±0,17	13,22±0,61
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	9,91±0,14	1,52±0,06	1,42±0,29
Середня частина схилу			
<i>Quercus robur</i> L.	0,26±0,02	4,36±0,20	15,53±1,72
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	9,61±0,11	0,99±0,06	2,90±0,19
Верхня частина схилу			
<i>Quercus robur</i> L.	0,09±0,02	1,64±0,11	17,91±1,44
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	3,41±0,09	1,15±0,04	3,11±0,29

Активність BPOD у листках ясеня була знижена незначною мірою у той час як активність GPOD виявилася пригніченою в 2,9 разу ($P < 0,05$) у верхній частині схилу порівняно з нижньою. Halliwell (2006) зауважив, що функції пероксидази пов'язані з видаленням надмірної кількості перекису водню, накопиченого під час різних фізіологічних процесів. Тому отримані результати свідчать про суттєве регулювання метаболізму в листках дубу і ясеня з підвищенням по схилу і посиленням посушливості. Очевидно, що зміни можуть впливати на акумуляцію фенолів і цукрів. Так, Allison і

Schultz (2004) наголосили, що пероксидази, скоріш за все, відіграють важливу роль у цих метаболічних процесах.

Активність каталази на середній і верхній висотах перевищила більш низький рівень як у листках дубу (1,2 і 1,4 рази відповідно, $P < 0,05$), так і ясеня (у 2 і 2,2 разу відповідно, $P < 0,05$).

Разом з тим результати показали зростання пропорції каталази в загальній активності листків дерева з підвищенням висоти. Вона варіювала в листках дуба від 68% на нижній висоті до 77% у середній і 91% у верхній.

Внесок каталази в загальну антиоксидантну активність листків ясеня був на рівні 11, 22 і 41% до нижньої, середньої і верхньої висот відповідно.

Виявлено сильну позитивну кореляцію між активністю каталази і освітленням разом з температурою в листках дуба ($r = 0,83$ і $r = 0,93$ відповідно) і ясеня ($r = 0,78$ і $r = 0,82$).

Отже, наші дані збігаються з висновком Mhamdi зі співавторами (2010) про високу чутливість рослинних каталаз до світла. У цілому, згадані вище дані показали важливу роль каталази в антиокисних процесах у листках *Q. robur* і *F. excelsior* з підвищенням висоти і посиленням рисиарідності. Цей висновок збігається з думкою Queval's зі співавторами щодо важливої ролі каталази в елімінації перекису водню під час фотосинтезу, а також фотодихання, яке стимулюється сонячною радіацією та високою температурою. Крім того, отримані результати збігаються з даними Mhamdi зі співавторами (2010) про те, що каталази – високоактивовані ферменти. Це – інтегрована частина захисної системи рослини. Так, показано, що антиоксидантна захисна здатність, асоційована з активацією каталази, властива як листкам дуба, так і листкам ясеня з підвищенням висоти схилу і посиленням посушливості. Порівнюючи результати нашого дослідження метаболічних змін у листках бука при значних відмінах у висоті (400–1100 м) з даними Rajsnerova et al. (2015), можна зазначити високу чутливість листків *Q. robur* і *F. excelsior* до змін навколишнього середовища, асоційованого з невеликим висотним підвищенням.

Наведені результати дослідження підтвердили гіпотезу щодо високої чутливості метаболічних процесів у рослин *Q. robur* і *F. excelsior* навіть за невеликих змін у навколишнього середовища при підвищенні висоти.

Зменшення відносної вологості разом зі зростанням температури й

освітленості під пологом лісу були оцінені як звичайне підвищення посушливості схилу.

Суттєва активація каталази разом з підвищеним внеском ензиму в загальну антиоксидантну здатність була загальною рисою як у листі дуба, так і ясеня. Види, які детермінували відмінності в змінах метаболізму, були проявлені в мінливості фотосинтетичного процесу.

Акумуляція хлорофілу в листках дуба стимулювалася підвищенням температури й освітленості, незважаючи на зменшення відносної вологості; і пригнічувалася в листках ясеня через зміни навколишнього середовища. Результати дослідження можуть бути корисними для оцінки адаптивної здатності деревних видів при зростанні аридності й селекції видів для подальшого створення лісових плантацій у Степовій зоні.

1.2.2. Особливості впливу локальних умов освітлення і мікроклімату на метаболізм аборигенного й адвентивного видів дерев

Аналіз метаболічних процесів здійснювали в листках порід другого деревного ярусу клену гостролистого (*Acer platanoides* L.) та робінії псевдоакації (*Robinia pseudoacacia* L.).

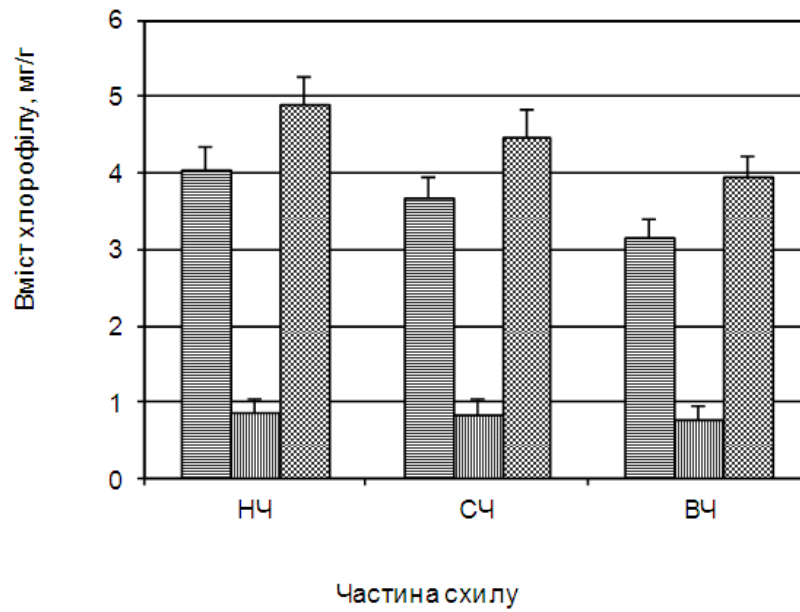
Дані про температуру та відносну вологість повітря, отримані протягом вегетації за ясної погоди на висоті 1,5 м від поверхні ґрунту, наведені за (Grytsan, 2000). З'ясовано, що варіювання екологічних умов місцезростань, асоційованих з альтитудою схилу, обумовили особливості структури й видового складу досліджених ділянок природної діброви та світлопроникненість їх пологів. На ділянці ПП 207-1N у верхньому деревному ярусі домінували дуб звичайний (*Quercus robur* L.) і ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.), у другому ярусі клен гостролистий, акація біла, в'яз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.) і липа серцелиста (*Tilia cordata* Mill.), у підліску розвинутий підріст клена, акації, в'яза, ясеня.

Деревостан дещо зріджений, зімкнутість деревного пологів в межах 0,6 – 0,7; тип світлової структури – напівтіньовий, світловий стан – посилений, ґрунтово-гідрологічні лісорослинні умови – свіжуваті. На ділянці ПП 207-2N росла частка липи серцелистої та з'явився клен

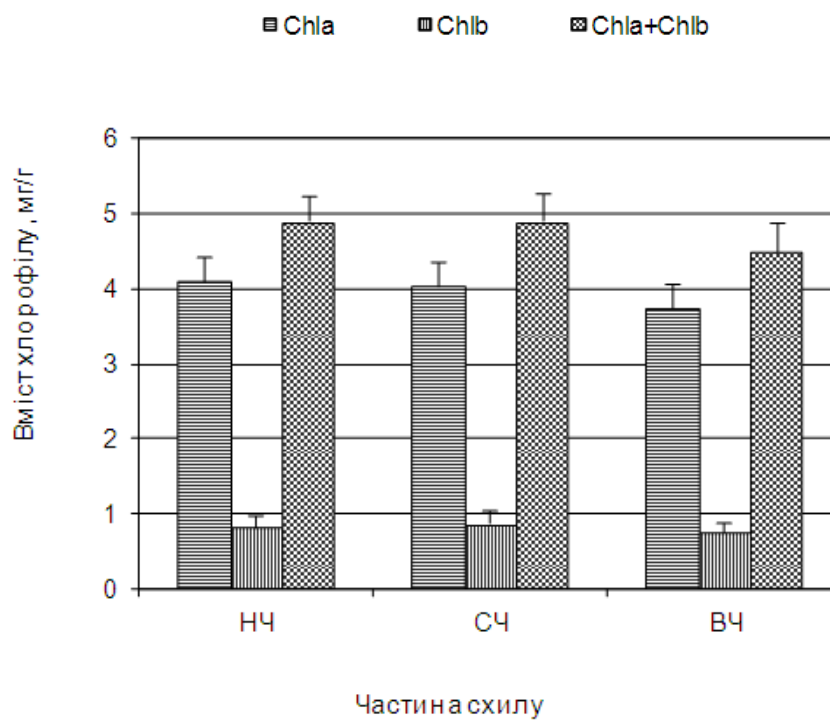
польовий (*Acer campestre* L.). Домінантами першого деревного ярусу були дуб звичайний та ясен звичайний, другого – клени гостролистий та польовий; акація біла виходила з деревного ярусу до складу підросту.

Зімкнутість деревного пологу в межах 0,8–0,9; тип світлової структури – напівтіньовий, світловий стан – нормальний, лісорослинні умови – свіжі. Посилений світловий стан діброви у верхній третині схилу, пов'язаний зі зрідженням деревостану та великою часткою напіважурнокронних порід, зумовив зростання освітленості під пологом до 8,2% відкритих ділянок що, за даними Іван'ко (2008; 2009), є характерним для насаджень напівосвітленого типу світлової структури. Збільшення частки щільнокронних порід та зімкнутості деревного пологу обумовило зниження освітленості в середній третині схилу до 4,3% та в нижній частині до 3,5%, характерних, для насаджень напівтіньового та тіньового типу відповідно. Показники відносної вологості повітря під пологом природної діброви зменшувалися, а значення температури збільшувалися зі зростанням альтitudи схилу (табл. 1.9). Отже, мікрокліматичні умови та рівень світлопроникненості деревного пологу обумовили асоційовані з альтitudою схилу зростання освітленості й температури на тлі зниження відносної вологості повітря. Такий напрямок локальних змін факторів середовища ми визначили як умовне посилення ознак аридності й дослідили реакції відповіді метаболічних систем на ці зміни в листі клену гостролистого, який є автохтонним видом, та робінії псевдоакації, яка є адвентивним видом і потрапила у природний ліс шляхом інвазії зі штучних місцезростань. Відомо, що одним із найчутливіших до впливу екологічних факторів метаболічних процесів у рослин є фотосинтез (Ramirez-Valiente et al., 2015), зокрема, усі процеси біосинтезу пігментів чутливі до умов вологозабезпеченості та освітленості (Pavlov, 2004).

Нами встановлено, що при зростанні альтitudи схилу і пов'язаних з нею змінах мікрокліматичних умов знижувався сумарний вміст хлорофілу і його молекулярних форм (Chl *a* та Chl *b*) як у листі клену гостролистого (рис. 1а), так і робінії (рис. 1.9б).



а)



б)

Рис. 1.9. Вміст хлорофілу а (Chla), хлорофілу b (Chlb) та сумарний вміст (Chla + Chlb) у листках *A. platanoides* (а) і *R. pseudoacacia* (б) у природній діброві на нижній (НЧ), середній (СЧ) і верхній (ВЧ) частинах правобережного схилу річки Самара (Хромих зі співав., 2015)

У листі клену гостролистого зниження сумарного вмісту хлорофілів становило на середній і верхній частинах схилу 8,8 та 19,5% від вмісту на нижній частині. Зі зростанням висоти схилу співвідношення $Chla/Chlb$ у листі клену знижувалося від 4,7 до 4,4 на середній та до 4,0 на верхній частині схилу. Кореляційний аналіз виявив високий ступінь зв'язку між вмістом хлорофілів у листках *A. platanoides* на різних частинах схилу і показниками освітленості ($r = -0,95$), температури ($r = -0,95$) та відносної вологості ($r = 0,91$).

У листі акації білої вміст хлорофілів на середині схилу не відрізнявся від такого на нижній частині, а на верхній знижувався всього на 8,5%.

Співвідношення $Chla/Chlb$ на нижній і верхній частинах схилу дорівнювало 5,1, тоді як на середній частині знижувалося до 4,7, що могло бути пов'язано з погіршенням умов освітленості через зазначений раніше вихід акації з деревного ярусу до складу підросту саме на середині схилу.

Залежність вмісту хлорофілів у листі акації від асоційованих з альтитудою схилу освітленості, температури і вологості підтверджено парними коефіцієнтами кореляції (відповідно $r = -0,98$; $r = -0,80$; $r = 79$).

Інакше кажучи, умовне посилення ознак аридності клімату в листі *A. platanoides* спричинювало помітне зниження інтенсивності фотосинтезу, а відносно зростання частки $Chlb$, роль якого є допоміжною і захисною (Pavlov, 2004), сприяло підтриманню фотосинтетичної функції. У листі *R. pseudoacacia* посилення ознак аридності на верхній частині схилу супроводжувалося незначним зниженням інтенсивності фотосинтезу без перерозподілу молекулярних форм хлорофілу. Отримані результати узгоджуються з даними Caudle et al. (2014) про різноспрямовані реакції фотосинтетичного комплексу рослин на вплив посухи: толерантні види посилювали фотосинтетичну продуктивність і захист фотосистеми II, тоді як пристосовані до умов більшого зволоження рослини мали менший вміст хлорофілу і менше співвідношення $Chla/Chlb$.

При зростанні альтитуди схилу рівень активності антиоксидантних ферментів у листі *A. platanoides* знижувався (рис. 1.10а), тоді як у листі *R. pseudoacacia* зазнав різноспрямованих змін (рис. 1.10б). У листках клену значно зменшувалась активність ВРОД: на 25,7 і 63,4% відповідно, на середній і верхній частинах схилу порівняно з нижньою. Активність ГРОД і САТ на середині схилу знижувалася несуттєво, а на верхній частині,

відповідно, на 31,4 і 37,4% від показників для нижньої частини схилу. Високим був кореляційний зв'язок між асоційованими з альтитудою схилу освітленістю, температурою і вологістю та активністю CAT (відповідно, $r = -0,98$; $r = -0,85$; $r = 83$), BPOD ($r = -0,96$; $r = -0,93$; $r = 90$) і GPOD ($r = -0,98$; $r = -0,82$; $r = 82$).

У листках клену гостролистого засвідчено тенденцію до збільшення внеску каталази в сумарну антиоксидантну активність від 76,6% на нижній частині до 78% на середній і 79% на верхній частині схилу.

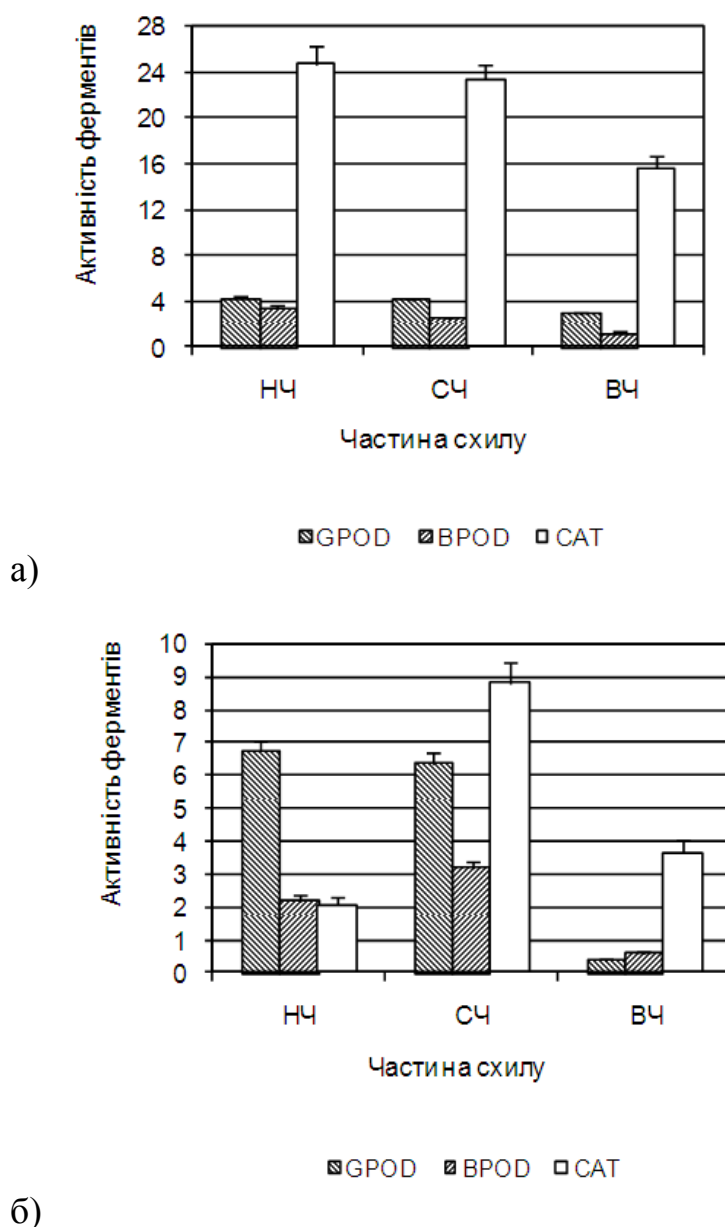


Рис. 1.10. Активність гваякол-пероксидази, бензидин-пероксидази, каталази в листках *A. platanoides* (а) і *R. pseudoacacia* (б) у природній діброві на нижній (НЧ), середній (СЧ) і верхній (ВЧ) частинах правобережного схилу річки Самара (Хромих зі співав., 2015)

У листках акації білої активність GPOD майже не змінювалася на середині схилу і різко (на 95%) знижувалася на верхній частині порівняно з нижньою.

Активність BPOD на середині схилу перевищувала на 46,8%, а на верхній частині знижувалась на 74,1% від показника на нижній частині схилу. Активність каталази при зростанні альтитуди схилу суттєво збільшувалася: у 4,3 та 1,8 разу, відповідно, на середній та верхній частинах схилу. Установлено високий ступінь зв'язку між рівнем освітленості, температури і вологості на різних частинах схилу та активністю GPOD (відповідно, $r = -0,99$; $r = -0,82$; $r = 82$), тоді як для BPOD значущим був лише зв'язок з рівнем освітленості ($r = -0,84$), а для САТ не встановлено значущих коефіцієнтів.

При зростанні висоти схилу в листках акації суттєво збільшувалася частка каталази в сумарній антиоксидантній активності: від 18,8% на нижній частині схилу до 48,1% на середній та до 80,2% на верхній частині схилу.

Відомо, що рослинні пероксидази і каталази знешкоджують переважну більшість пероксиду водню, утвореного в метаболічних процесах за несприятливих умов середовища (Luna et al., 2005) або за дії полютантів (Khromykh et al., 2014). Крім того, саме САТ контролюють рівень перекису водню, продукованого в процесах фотосинтезу і фотореспірації, яка посилюється внаслідок зростання сонячної радіації та температури (Queval et al., 2007). Отримані нами результати дають підстави вважати, що збільшення частки САТ у сумарній антиоксидантній активності листків свідчить про посилення ролі ферменту в захисті фотосинтетичного процесу *A. platanooides* і *R. pseudoacacia* при асоційованому зі зростанням висоти схилу зростанні освітленості й температури повітря. Високий конституційний рівень активності САТ у листках клену гостролистого був, імовірно, достатнім для забезпечення захисних функцій навіть за незначної активації ферменту, тоді як у листках акації білої необхідною була набагато суттєвіша активація каталази.

Рослинні пероксидази задіяні в широкому колі фізіологічних процесів (Ranieri et al., 2001), тому варіювання їх активності в листі *A. platanooides* і *R. pseudoacacia* свідчило про залежність метаболічних процесів від умов середовища на певній частині схилу. Зокрема, зниження активності BPOD у листках клену могло бути спричинене змінами едафічних умов при

зростанні альтитуду схилу, оскільки пероксидазна активність значною мірою залежить від складу ґрунту (Rogozhyn, 2004). Послаблення активності GPOD у листках клену та акації при зростанні альтитуду схилу могло бути пов'язане з перебудовами метаболізму фенольних сполук, адже відомо (Allison and Schultz, 2004), що активність GPOD позитивно корелює з їх вмістом. У листках акації на середині схилу високий рівень пероксидазної активності можна пов'язати з відомим (Lee et al., 2007) посиленням процесу лігніфікації за несприятливих умов середовища. Зниження активності пероксидаз у листках клену й особливо акації на верхній частині схилу могло вказувати на підвищення вмісту цукрів за умов більшої освітленості, що, як відомо (Allison and Schultz, 2004), супроводжується зменшенням пероксидазної активності.

Обумовлене змінами екологічних факторів варіювання активності ферментів свідчить про високу чутливість антиоксидантної системи листків *A. platanoides* і *R. pseudoacacia* навіть до незначних змін температури, освітленості та відносної вологості повітря.

Зроблений висновок узгоджується з даними Bahuguna and Jagadish (2015) про надійну мережу термальних сенсорів у рослин для забезпечення аклімації до короточасних коливань й адаптації до поступових змін температури, а також з даними Tikhonov (1999) про високу чутливість рослин до рівня освітленості і наявність тонких біохімічних механізмів, які дозволяють відстежувати зміни тривалості, інтенсивності та спектрального складу світла, щоб своєчасно регулювати різні фізіологічні процеси.

У листках *A. platanoides* та *R. pseudoacacia* виявлено різні рівні кореляції між активністю антиоксидантних ферментів та асоційованими з альтитудою схилу умовами мікроклімату й освітленості (високий ступінь зв'язку для всіх ферментів в автохтонного виду та лише окремі кореляції для інвазійного), виходячи з чого ми припустили, що зазначений рівень кореляцій може слугувати маркером пристосованості деревних видів до зміни локальних екологічних факторів природної діброви на прибережному крутосхилі.

Отже, встановлено високу чутливість метаболічних процесів у листках *A. platanoides* та *R. pseudoacacia* до асоційованого зі збільшенням висоти схилу зростання температури й освітленості та зниження вологості, яке було умовно визначене як посилення ознак аридності.

Загальні закономірності для обох деревних видів полягали в тому, що зростання альтitudи схилу супроводжувалося зменшенням сумарного вмісту хлорофілів, посиленням ролі каталази в захисті фотосинтетичного процесу, імовірними перебудовами фенольного метаболізму та посиленням накопичення цукрів у листках.

Видові особливості позначилися на співвідношенні *Chla/Chlb*, яке на верхній частині схилу помітно зменшувалося у листках клену гостролистого, але не змінювалося у листках робінії псевдоакації.

Інакше кажучи, за умовного посилення ознак аридності в листках *A. platanooides* оптимізація функціонування фотосинтетичного комплексу здійснювалась завдяки відносному зростанню частки *Chl b*, тоді як у листках *R. pseudoacacia* фотосинтетична продуктивність підтримувалася без перерозподілу молекулярних форм хлорофілу. У разі зростання альтitudи схилу в листках автохтонного виду зміни активності всіх антиоксидантних ферментів відбувалися за високого ступеня кореляції зі змінами температури, освітленості й вологості, тоді як у листках інвазійного виду виявлено лише вибіркові значущі зв'язки. Зроблено припущення, що рівень кореляційних зв'язків між параметрами мікроклімату й освітленості та активністю антиоксидантних ферментів у листках може бути маркером пристосованості деревних видів до асоційованих з альтitudою крутосхилу локальних екологічних умов природної діброви.

1.2.3. Вплив локальних умов на рівень метаболізму в листках автохтонних деревних видів

Дослідження варіювання інтенсивності фотосинтезу та антиоксидантних процесів у листках автохтонних видів залежно від локальних умов мікроклімату та освітленості природної діброви, асоційованих із різною висотою прибережного крутосхилу, проводили в листках *Tilia cordata* Mill. і *Fraxinus excelsior* L. Асоційовані з альтitudою схилу варіювання екологічних умов місцезростань зумовили особливості видового складу, структури та світлопроникність намету досліджуваних ділянок. На ділянці ПП 207-1N у верхньому деревному ярусі домінували дуб звичайний (*Quercus robur* L.) і ясен звичайний (*F. excelsior*), у другому

ярусі росли клен гостролистий, акація біла (*Robinia pseudoacacia* L.), в'яз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.) і липа серцелиста (*T. cordata*), у підліску розвинутий підріст клена, акації, в'яза, ясена. Деревостан виявився дещо зрідженим, зімкненість деревного намету була в межах 0,6–0,7, тип світлової структури – напівтіньовий, світловий стан – посилений, ґрунтово-гідрологічні лісорослинні умови – свіжуваті.

На ділянці ПП 207-2N зросла частка липи серцелистої та з'явився клен польовий (*Acer campestre* L.). Домінантами першого деревного ярусу були дуб звичайний та ясен звичайний, другого – клен гостролистий та польовий; акація біла виходила з деревного ярусу до складу підросту. Зімкненість деревного намету – у межах 0,8–0,9, тип світлової структури – напівтіньовий, світловий стан – нормальний, лісорослинні умови – свіжі. На ділянці ПП 207-3N зареєстровано найсприятливіші лісорослинні умови, у видовому складі збільшилася частка дуба звичайного, липи серцелистої, клена польового. Зімкненість деревного намету – у межах 0,8–0,9, тип світлової структури – напівтіньовий, світловий стан – послаблений, ґрунтово-гідрологічні лісорослинні умови – свіжі. Отже, асоційовані з альтитудою схилу зростання освітленості та температури на тлі зниження відносної вологості повітря були зумовлені мікрокліматичними умовами та рівнем світлопроникності деревного намету. Такий напрям локальних змін факторів середовища ми визначили як умовне посилення ознак аридності та дослідили реакції відповіді метаболічних систем на ці зміни в листках *T. cordata* і *F. excelsior*, які є автохтонними видами діброви. Одним із найчутливіших до впливу екологічних факторів метаболічних процесів у рослин є фотосинтез (Ramirez-Valiente et al., 2015), зокрема, усі процеси біосинтезу фотосинтезувальних пігментів чутливі до умов вологозабезпеченості та освітленості. За зростання альтитуди схилу та пов'язаних із нею змін мікрокліматичних умов знижувався сумарний вміст хлорофілу та його молекулярних форм (Chla та Chlb) у листках як липи серцелистої, так і ясена звичайного (табл. 1.10). У листках липи серцелистої зниження сумарного вмісту хлорофілів становило на середній і верхній частинах схилу 14,3 та 20% від вмісту на нижній частині. Зі зростанням висоти схилу співвідношення Chla/Chlb у листках липи підвищувалося з 1,5 до 2,1 на середній та до 2,2 на верхній частині схилу. Кореляційний аналіз виявив високий ступінь зв'язку між вмістом хлорофілів у листках *T. cordata*

на різних частинах схилу та показниками освітленості ($r = -0,83$), температури ($r = -0,98$) і відносної вологості ($r = 0,96$).

Таблиця 1.10.

Вміст хлорофілів у листках *T. cordata* і *F. excelsior* у природній діброві на верхній (ВЧ), середній (СЧ) і нижній (НЧ) частинах правобережного схилу р. Самара (Алексєєва зі співав., 2016)

Частина схилу	Показники вмісту хлорофілів, мг/мл		
	Chla	Chlb	Chla+Chlb
<i>T. cordata</i>			
ВЧ	8,538 ± 0,08	3,853 ± 0,06	12,391 ± 0,12
СЧ	9,028 ± 0,11	4,236 ± 0,05	13,264 ± 0,14
НЧ	9,382 ± 0,10	6,098 ± 0,04	15,480 ± 0,12
<i>F. excelsior</i>			
ВЧ	7,441 ± 0,08	2,314 ± 0,07	9,755 ± 0,14
СЧ	8,256 ± 0,10	2,957 ± 0,06	11,213 ± 0,15
НЧ	9,330 ± 0,09	5,200 ± 0,06	14,530 ± 0,16

У листі ясена звичайного вміст хлорофілів на середині схилу був нижчим від такого на нижній частині на 22,8 %, а на верхній знижувався навіть на 33%. Співвідношення Chla/Chlb у листках *F. excelsior* збільшилося з 1,8 до 2,8 в середині схилу та до 3,2 на верхній частині схилу. Залежність вмісту хлорофілів у листках ясена від асоційованих з альтитудою схилу освітленості, температури та вологості підтверджено парними коефіцієнтами кореляції (відповідно, $r = -0,83$; $r = -0,99$; $r = 0,97$). Інакше кажучи у листках, обох досліджуваних видів (*T. cordata* і *F. excelsior*) умовне посилення аридності клімату викликало помітне пригнічення інтенсивності фотосинтезу, у той час як відносне збільшення частки Chlb, що виконує захисну і допоміжну роль, сприяло підтриманню фотосинтетичної функції.

Активність САТ зі зростанням альтитуди схилу у листках *T. cordata* знижувалася, відповідно, на 26,7 і 51,0% на середній і верхній частинах схилу (табл. 1.11).

Установлено високий ступінь зв'язку між рівнем освітленості, температури та вологості на різних частинах схилу та активністю САТ (відповідно, $r = -0,93$; $r = -1,0$; $r = 1,00$).

Каталазна активність у листках ясена на середині схилу підвищувалася несуттєво, проте на верхній частині схилу була вищою на 50% від показників для нижньої частини схилу. Високим був кореляційний зв'язок між

асоційованими з альтитудою схилу освітленістю, температурою, вологістю та активністю САТ (відповідно, $r = 1,00$; $r = 0,89$; $r = -0,93$).

Таблиця 1.11.

Активність каталази в листках *T. cordata* і *F. excelsior* у природній діброві на верхній, середній і нижній частинах правобережного схилу р. Самара (Алексеева зі співав., 2016)

Частина схилу	Активність каталази, мкМ Н ₂ О ₂ / г·сек	
	<i>T. cordata</i>	<i>F. excelsior</i>
Верхня частина	7,440 ± 0,57	7,440 ± 0,32
Середня частина	11,160 ± 0,18	5,270 ± 0,31
Нижня частина	15,190 ± 0,14	4,960 ± 0,38

Каталази рослин беруть участь у знешкодженні переважної більшості пероксиду водню, утвореного в метаболічних процесах за несприятливих умов середовища або за дії полютантів (Alexeyeva et al., 2016). Крім того, саме САТ контролюють рівень перекису водню, продукowanego в процесах фотосинтезу та фотореспірації, яка посилюється внаслідок зростання сонячної радіації та температури.

Варіювання активності цього ензиму, зумовлене змінами екологічних факторів, свідчить про високу чутливість антиоксидантної системи листків *T. cordata* і *F. excelsior* навіть до незначних змін температури, освітленості та відносної вологості повітря. Отримані нами результати узгоджуються з даними А. Н. Тихонова про високу чутливість рослин до рівня освітлення та наявності тонких біохімічних механізмів, які дозволяють відстежувати зміни тривалості, інтенсивності та спектрального складу світла, щоб своєчасно регулювати різні фізіологічні процеси (Тихонов, 1999). Установлено високу чутливість метаболічних процесів у листках *T. cordata* і *F. excelsior* до асоційованого зі збільшенням висоти схилу зростання температури і освітленості та зниження вологості, яке було умовно визначено як посилення ознак аридності.

Загальні закономірності для обох деревних видів полягали в тому, що зростання альтитуди схилу супроводжувалося зменшенням сумарного вмісту хлорофілів, посиленням ролі каталази в захисті фотосинтетичного процесу.

Підвищення співвідношення Chla/Chlb у виду першого (*F. excelsior*) і другого (*T. cordata*) ярусів, імовірно, пов'язане з погіршенням водопостачання, підвищенням фотохімічної активності або високими адаптивними властивостями до підвищення інтенсивності освітлення.

Рівень кореляційних зв'язків між параметрами мікроклімату й освітленості та активністю каталази в листках дерев різного ярусу може бути маркером пристосованості видів до локальних екологічних умов природної діброви.

1.3. Функціональний стан аборигенних та інтродукованих рослин в умовах Степової зони України

Вивчення та збереження біологічного різноманіття, ідентифікація та контроль генетичної, фізіолого-біохімічної мінливості рослин-інтродуцентів визначає ефективність їх впровадження в нові для них умови існування, створює передумови добору бажаних геномів для селекційного покращення рослин (Коршиков и др., 2002; Лиманська, Гопцій, 2011). Значний науковий і практичний інтерес серед інтродукованих деревних рослин становлять представники родів *Quercus*, *Robinia*, *Acer* і *Tilia*, які можуть бути важливими елементами при створенні стійких високопродуктивних лісових культур, полезахисних і санітарних насаджень, а також в озелененні населених місць у посушливих умовах Степового Придніпров'я. З огляду на це важливим є вивчення адаптивного потенціалу дерев-інтродуцентів на основі порівняльних досліджень фізіолого-біохімічного спрямування.

1.3.1. Особливості функціонування метаболічних систем представників роду *Quercus* L. в умовах степового Придніпров'я

Рід Дуб (*Quercus* L.) нараховує близько 600 видів – найважливіших лісотвірних деревних порід помірних широт і гірських поясів Північної півкулі, компонентів тропічного і субтропічного лісу Південно-Східної Азії (Заячук, 2008).

В Україні росте три аборигенні види – дуб звичайний (розповсюджений по всій країні), дуб скельний і дуб пухнастий (Захід України, Крим). Серед інтродукованих видів тільки дуб червоний зустрічається в невеликій кількості в парках м. Дніпро і у вуличних

насадженнях. На основі обстеження більше 1500 дубів (Бадалов, 2005) за 21 показником (переважно, морфометричних) визначено найбільш перспективні види, різновиди та форми для вирощування в степових умовах. Серед них такі види, як *Q.rubra* Du Roi (дуб червоний), *Q.castaneifolia* G.A.M. (дуб каштанolistий), *Q.imeretina* Stev. (дуб імеретинський), *Q.macranthera* Fish et Mey (дуб великопиляковий), *Q.pubescens* Willd (дуб пухнастий), *Q.calcarea* Troitz (дуб вапняковий), *Q.macrocarpa* Michx (дуб великоплідний). Це свідчить про те, що в межах роду має місце широкий спектр пластичності реакцій різної амплітуди, пов'язаних з абіотичними факторами середовища, що робить їх зручними модельними об'єктами для з'ясування адаптивного потенціалу в посушливих умовах Степу.

1.3.1.1. Міжвидові особливості ізоферментного складу пероксидази в листових зачатках термінальних бруньок аборигенних та інтродукованих видів роду *Quercus* L. в умовах степової зони України

Важливість вивчення особливостей функціонального стану бруньок зумовлена тим, що їх меристематичні тканини, маючи підвищену чутливість до умов зими, значною мірою визначають виживання дерева в цілому. Тому механізми збереження життєздатності меристем є визначальними для адаптації деревних рослин в несприятливих умовах, а отже, можуть бути пов'язані з продуктивністю і загальним станом дерева (Алаудинова, Миронов, 2009; 2010). З огляду на це порівняльне дослідження дубів-інтродуцентів і аборигенного виду дуба звичайного на основі оцінки між- і внутрішньовидової мінливості ферментів окисно-відновної системи і вмісту легкорозчинних білків листових зачатків термінальних бруньок є актуальним і доцільним.

За масою бруньок виділено три групи дубів, що ростуть у ботанічному саду ДНУ, а саме: 1) дуби з найбільшою масою бруньок (дуби австрійський і звичайний); 2) дуби із середньою масою бруньок (дуби червоний і каштанolistий); 3) дуби з найменшою масою бруньок (дуб пилчастий) (табл. 1.12).

Таблиця 1.12.

**Морфофізіологічні показники термінальних бруньок
різних видів роду Дуб**

Види роду Дуб	Маса однієї термінальної бруньки, мг	Концентрація легкорозчинних білків, мг/мл	Активність пероксидази, од. опт. густ./г*с
Ботанічний сад ДНУ			
<i>Q.robur</i> L.	33,8 ± 1,53	0,63 ± 0,01	175,6 ± 1,33
<i>Q.rubra</i> L.	16,6 ± 0,29	0,87 ± 0,03	229,7 ± 2,78
<i>Q.castaneafolia</i> C.A.M.	19,4 ± 0,96	0,83 ± 0,01	215,2 ± 5,41
<i>Q.serrata</i> Thunb.	9,8 ± 0,33	1,77 ± 0,04	207,2 ± 3,51
<i>Q.cerris</i> L.	47,4 ± 0,78	1,43 ± 0,02	199,9 ± 10,11
сmt Царичанка			
<i>Q.robur</i> L.			
I дерево (близько 90 років)	19,5 ± 0,28	1,02 ± 0,06	-
II дерево (близько 30 років)	21,0 ± 1,12	0,98 ± 0,02	211,6 ± 2,03
III кущова форма	29,5 ± 1,17	1,36 ± 0,03	131,1 ± 1,22

При порівнянні цього показника в дуба звичайного, дерева якого ростуть у сmt Царичанка і ботанічному саду (м. Дніпро), зареєстровані суттєві відміни: у дерев дуба звичайного з сmt Царичанка бруньки мають більш низькі значення маси, приблизно в 1,7 разу порівняно з деревами ботанічного саду.

Найважливішу роль у процесах термоадаптації рослин відіграють водорозчинні білки.

Це пояснюється тим, що внаслідок притаманних їм фізико-хімічних властивостей водорозчинні білки здатні виконувати захисну роль щодо інших конституційних білків клітини і щодо внутрішньоклітинних мембран (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003). При екстремальних ефектах разом зі зміною метаболізму відбувається зсув кислотно-лужної рівноваги, що впливає на стан білкової системи клітини. Доведено кріозахисні властивості водорозчинних білків у бруньках хвойних рослин (Алаудинова, Миронов, 2009).

У наших дослідженнях найбільший вміст легкорозчинних білків (ЛРБ) встановлено для дубів австрійського і пилчастого, а найменший – для дуба звичайного, що ростуть на території ботанічного саду ДНУ. Вміст ЛРБ бруньок дуба звичайного з сmt Царичанка більш суттєвий порівняно з деревами, які ростуть у ботанічному саду, – майже в 1,5–2,0 разу більший.

Одним із пояснень таких відмінностей може бути різний мікроклімат у м. Дніпро і смт Царичанка.

Зважаючи на поліфункціональність пероксидази, її участь у диханні рослин, особливо в зимовий період, проведено визначення активності та ізоферментного складу пероксидази в листових зачатках термінальних бруньок різних видів дубів.

За загальною активністю пероксидази досліджені види дубів відрізнялися незначною мірою. Діапазон активності був у межах 175,6 – 229,7 од. опт. густ./г хв. Серед вивчених дубів найменшу активність зареєстровано в дуба звичайного з ботанічного саду ДНУ, а найбільшу – у дуба червоного. Для виявлення більш суттєвої відмінності між видами проведено вивчення ізоферментного складу пероксидази (рис. 1.11).

Показано, що склад пероксидази є видоспецифічним для досліджених видів дубів. Так, дуб червоний у своєму складі має 16 компонентів з рІ в діапазоні рН від 4,10 до 4,85 (табл. 1.13).

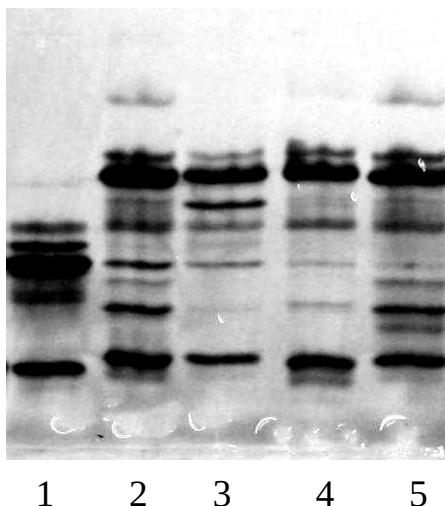


Рис. 1.11. Ізоферментні спектри сумарної пероксидази листових зачатків термінальних бруньок роду Дуб: 1 – *Q. rubra* L.; 2 – *Q. robur* L.; 3 – *Q. serrata* Thunb.; 4 – *Q. castaneaefolia* L.; 5 – *Q. cerris* L.

У дуба звичайного зареєстровано 17 ізопероксидаз – з рІ в діапазоні рН 4,12–5,11, а в дуба пилчастого – 9 в області рН 4,12–4,85. У пероксидазній системі дубів каштанолистого і австрійського виявлено по 11 ізоферментів.

Отже, за кількістю ізопероксидаз переважають дуби звичайний і червоний.

Таблиця 1.13.

**Значення рІ та інтенсивності забарвлення ізопероксидаз листкових
зачатків термінальних бруньок різних видів роду Дуб**

Значення рІ	Види роду Дуб				
	<i>Q.rubra</i> L.	<i>Q.robur</i> L.	<i>Q.serrata</i> Thunb.	<i>Q.castaneaefolia</i> L.	<i>Q.cerris</i> L.
4,08	-	-	-	++	-
4,10	++	-	-	++	-
4,12	-	++	++	-	+
4,15	+++	-	-	-	-
4,18	-	+	+++	+++	+++
4,20	сл.	-	-	-	-
4,25	сл.	++	-	-	-
4,26	-	+++	-	-	-
4,28	-	-	-	-	++
4,30	++	-	-	-	+++
4,32	-	сл.	-	-	-
4,33	-	сл.	-	-	-
4,34	++	сл.	++	сл.	-
4,35	++	-	-	-	-
4,36	-	-	-	++	-
4,40	++	++	сл.	сл.	++
4,42	-	-	-	-	++
4,44	-	++	++	-	-
4,45	+++	-	-	-	-
4,48	++	-	-	-	-
4,50	++	++	+	-	+
4,55	сл.	сл.	-	++	-
4,57	++	++	++	++	++
4,60	сл.	-	-	-	-
4,64	-	-	-	-	+
4,65	-	+	-	-	-
4,66	-	-	-	+	-
4,76	сл.	++++	++++	++++	++++
4,85	+++	+++	+++	+++	+++
4,94	-	+++	-	-	-
5,11	-	+++	-	-	+++

Примітка: сл. – сліди; інтенсивність забарвлення компонентів:
«+» – дуже слабка; «++» – слабка; «+++» – середня;
«++++» – сильна.

Найбільш подібні за компонентним складом виявились дуби австрійський і звичайний. Вони мали вісім спільних компонентів з рІ 4,12; 4,18; 4,40; 4,50; 4,57; 4,76; 4,85 і 5,11. Як видно з табл. 1.13, для кожного

виду дуба характерним був тільки йому притаманний розподіл рівнів активності ізопероксидаз. Так, спільний для видів дубів звичайного, пилчастого, каштанolistого і австрійського компонент з pI 4,18 однаково високу активність ферменту мав у трьох останніх, у той час як у дуба звичайного зареєстровано низький рівень його активності. Мінливість за рівнем активності виявила ізоформа пероксидази з pI 4,34, яка зустрічалась у чотирьох видів дубів: червоного, звичайного, пилчастого і каштанolistого, а також з pI 4,40, яка характерна для всіх видів дубів. Стабільність за рівнем активності пероксидази виявив інтенсивний компонент з pI 4,85. Найбільш активна ізопероксидаза з pI 4,76 знайдена в чотирьох видів дубів, у той час як у дуба червоного її активність проявлялась у слідових кількостях.

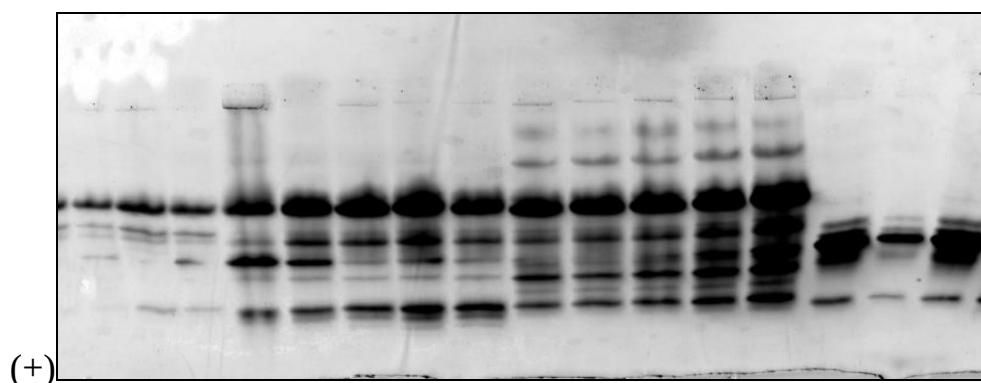
Таким чином, можна констатувати, що адаптивний потенціал різних видів дубів реалізується завдяки мінливості активності ферменту в межах норми реакції. При порівняльному вивченні мінливості ізоферментного складу пероксидази між аборигенним й інтродукованими видами дубів можна стверджувати, що за більшості критеріїв (вміст білків, кількість компонентів, рівень активності ізопероксидаз) аборигенному дубу звичайному притаманний більш високий рівень мінливості, ніж інтродукованим.

Адаптація виду до екстремальних умов середовища досягається завдяки модифікаційній та генотипній мінливості. Відкриття білкового поліморфізму й використання білків як генетичних маркерів є важливим внеском у розвиток популяційної біології та екофізіології рослин. Найбільш ефективними білками для маркування генотипу виявились ізоферменти, які є не тільки маркерами геному, й визначають його біохімічний статус та адаптивний потенціал живого організму (Алтухов, 1986).

Ізоферменти широко використовуються для порівняльного визначення генетичного різноманіття штучних і природних насаджень; виявлення природної і викликанної антропогенною і техногенною діями динаміки генетичної структури популяцій; з'ясування генетичних особливостей географічних культур, їх відмінностей від вихідних природних популяцій, а також змін у нових умовах існування тощо (Коршиков и др., 2002).

Для виявлення поліморфізму застосовують індивідуальний аналіз, наприклад, посім'яний. Нами проведено індивідуальний аналіз ізоферментного спектру пероксидази у вегетативних бруньках з метою виявлення внутрішньовидового поліморфізму пероксидази у видів дубів, що досліджуються. Відомо, що поліморфізм можна виявити навіть в 4–5 насінинах. ІЕФ – аналіз пероксидази в індивідуальних бруньках чотирьох видів дубів-інтродуцентів показав, що найбільший поліморфізм за наявністю-відсутністю ізопероксидаз притаманний дубу пилчастому (рис. 1.12).

(-)



1

2

3

4

Рис. 1.12 - Ізоферментні спектри ізопероксидаз листкових зачатків індивідуальних термінальних бруньок різних видів роду Дуб:
1 – *Q. serrata* Thunb.; 2 – *Q. cerris* L.; 3 – *Q. castaneaefolia* L.; 4 – *Q. rubra* L.

У нього розрізняють три фенотипи спектрів. В інших видів поліморфізм чітко виявляється за різним рівнем активності ферменту в білкових зонах. Практично в усіх зонах засвідчується різна експресія синтезу ізопероксидаз.

Досліджено поліморфізм за пероксидазою у вегетативних бруньках дуба звичайного із різних місць зростання (рис. 1.13–1.14). Детальний аналіз ІЕФ – спектрів пероксидази 60-річного дуба не виявив поліморфізму ензиму за ознакою «наявність-відсутність» компонента (рис. 1.13), той час як у 30-річного дуба чітко виявляються два фенотипи пероксидази.

Чіткість відмінностей в компонентному складі пероксидази між цими двома деревами дуба може свідчити про їх різне походження.

Індивідуальний аналіз бруньок дерев дуба звичайного показав таке (рис. 1.14).

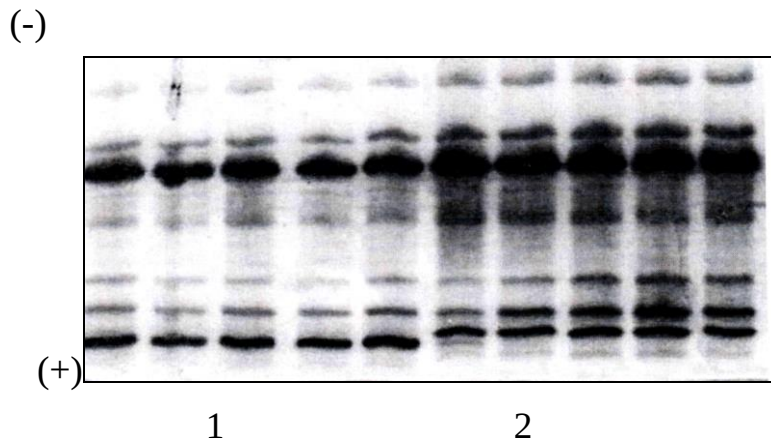


Рис. 1.13. Ізоферментні спектри пероксидази індивідуальних вегетативних бруньок дерев дуба звичайного, які ростуть у смт Царичанка:
1 – дерево № 1 (60-річне); 2 – дерево № 2 (30-річне)

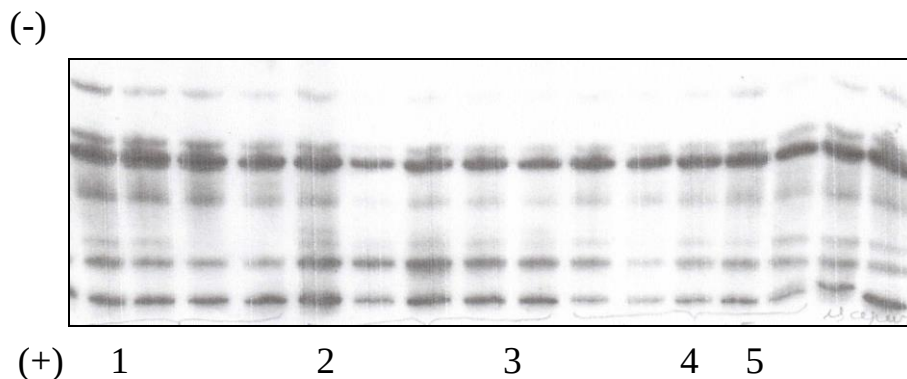


Рис. 1.14. Ізоферментні спектри пероксидази листкових зачатків індивідуальних вегетативних бруньок дерев дуба звичайного:
1 – бот. сад.; 2 – Кіровський лісгосп; 3 – смт Царичанка: 3 – кущова форма дуба; 4 – 30-річне дерево; 5 – 60-річне дерево

У дуба звичайного з ботанічного саду чітко виявляється поліморфізм за ознакою «наявність-відсутність» компонента: у п'яти бруньках виявлено два типи спектру. Крім того, засвідчується значна мінливість і за ознакою «рівень активності» ізопероксидази. Два типи спектру виявлено і в бруньках дуба звичайного з Кіровського лісгоспу, а також мінливість за ознакою «рівень активності» ізопероксидази. Генотип кущової форми дуба звичайного із смт Царичанка подібний до 60-річного дерева, і йому також притаманна мінливість за рівнем активності ізоферментів.

Отже, за рівнем активності і ізоферментним складом пероксидази можна говорити про різний функціональний стан дерев дуба звичайного, що ростуть у різних умовах Дніпропетровської області. Внутрішньовидову мінливість за цієї ознакою можна пояснити їх захисною роллю, яка

забезпечує рослині можливість у несприятливих умовах отримувати енергію, необхідну для підтримання життєдіяльності в зимовий період. Результати електрофоретичних досліджень свідчать про видоспецифічність ІЕФ-спектрів пероксидазної системи листкових зачатків термінальних бруньок різних видів дубів. Можна зазначити близьку подібність ізоферментних спектрів дубів звичайного і австрійського. У п'яти видів дубів кількість розчинного білка певною мірою корелює з їх стійкістю в умовах культури ботанічного саду.

1.3.1.2. Динаміка метаболічних змін у листках аборигенного та інтродукованих видів роду *Quercus* L. у культурі ботанічного саду ДНУ м. Дніпро

Лісова інтродукція рослин відіграє важливу роль у поліпшенні якісного складу та продуктивності лісів, створенні штучних лісових фітоценозів, які є більш стійкими до несприятливих абіотичних факторів та витримують більші рекреаційні навантаження, ніж місцеві (Калуцкий із співав., 1981; Дзиба, 2011). У цьому сенсі здатність до формування варіабельного фенотипу вважається важливим механізмом, завдяки якому рослина може підлаштовуватися під гетерогенність середовища.

Тому проблематика фенотипової мінливості посіла одну з центральних позицій в екології рослин (Стрельников, 2014; Coleman et al., 1994).

Можливість досліджувати екологічну пластичність рослин різного географічного походження в однакових умовах комплексу факторів створюється на базі ботанічних садів (Горницкая, Ткачук, 1999; Glukhov, Strelnikov, 2014). Це дозволяє тестувати генотипи в діапазоні мінливості факторів, які мають місце в природних умовах, і таким чином визначити ті якості рослинного організму, які будуть значущими для їх стійкості.

Представники роду *Quercus* L. є важливими елементами при створенні стійких високопродуктивних лісових культур, полезахисних і санітарних насаджень, а також в озелененні населених місць у посушливих умовах Степового Придніпров'я. Більшість наукових досліджень присвячена різнобічному вивченню дуба звичайного, що є цілком виправданим з огляду на те, що цей вид – один із головних лісотвірних порід в Україні (Кучеровский, 1988; Білоус, 1994;

Роговський, 2006; Полякова, 2011). Активно здійснюються еколого-ботанічні дослідження дуба червоного, але переважно в умовах Полісся (Полякова, 1997). У той самий час недостатньо вивченою проблемою інтродукції дубів є фізіолого-біохімічні аспекти їх адаптації до екстремальних факторів середовища, якими в степовій зоні є ліміт вологи і низькі зимові температури (Зайцева, Долгова, 2010).

Важливе місце в адаптації рослин до стресів належить пристосувальним змінам, які відбуваються з білками. Особливу увагу привертає система білкового захисту від оксидативного стресу, що є генетично контрольованим процесом і виявляється в експресивності ферментів, які виконують у клітині анаболічні, енергетичні та захисні функції (Sawano et al., 2007; Дьяченко із співав., 2012; Wang et al., 2004; Косаківська із співав., 2011; Миронов с соавт. 2007). З огляду на це метою роботи було вивчення експресивності деяких оксидоредуктаз і загального вмісту білків у листках аборигенних та інтродукованих видів дубів, альтернативних за стійкістю до посушливих і зимових умов степового Придніпров'я.

Експерименти проводили у 2015 р. в умовах Ботанічного саду ДНУ ім. Олеса Гончара (48°26'14.09"N, 35°02'35.11"E).

Матеріалом для аналізу слугували листки дерев. Як правило, для біохімічного аналізу використовується вибірка з 5–15 листків дерева (Wing et al., 2007). Для дослідження відбирали оптимально розвинуті непошкоджені листки *Q. robur* L., *Q. petraea* Liebl., *Q. castaneifolia* G.A.M., *Q. rubra* L., *Q. macranthera* Fisch. et Mey, *Q. imeretina* Stev. і *Q. dentata* L. на висоті 2,0–2,5 м у другій половині червня, липня і вересня. Листки збирали з нижніх пагонів південної експозиції крони. В аналіз включено по 10 листків з кожного дерева. Основні характеристики представників роду Дуб наведені нижче.

Q. robur L. – дуб звичайний, найбільш пристосований до місцевих умов з усіх інших видів дуба. Характеризується потужною середовищевірною дією (Joshi et al., 1997). Водночас він дуже повільно росте, піддається ураженню борошнистою россою, дубовою листовійкою тощо. Через зростання антропогенного тиску мають місце негативні тенденції в динаміці стану, поширенні й стійкості цього виду (Дегтярьов і Скляр, 2015; Thomas, 2008). Саме тому внесений до Червоного списку МСОП (IUCN Red List) як вид, що нині є досить розповсюдженим, однак через зменшення чисельності потребує

уважного ставлення, вивчення стану популяцій з метою їх збереження та недопущення втрати (Дегтярьов і Скляр, 2015).

Q. rubra Du Roi – у перші десятиріччя пригнічується дубом звичайним та супутніми породами. У подальшому їх висоти вирівнюються, але за діаметром стовбура дуб звичайний переважає. Ця порода меншою мірою порівняно з дубом звичайним пошкоджується дубовою листовійкою та дубовою блішкою, добре росте у вогнищах кореневої губки, проте частіше дуба звичайного уражується дубовим трутовиком (Полякова, 1998). Під наметом може давати життєздатний підріст.

Має нижчу якість деревини порівняно з дубом звичайним, тому використання його як головної породи в лісових культурах вважається недоцільним (Бадалов, 2005).

Q. castaneifolia G.A.M. (дуб каштанolistий) є стійким до повітряних і ґрунтових посух. Узимку частина гілочок засихає і нерідко має морозобійні тріщини. Плодоносить, можливий самосів. Рекомендується як декоративна порода для групових і поодиноких посадок у парках і захисних насадженнях.

Q. imeretina Stev. (дуб імеретинський) росте енергійніше за дуб звичайний, але після кожної зими гинуть або верхівкові бруньки, або кінцівки пагонів. Плодоносить щорічно. Рекомендується для вирощування в парках і масивних насадженнях.

Q. macranthera Fish et Mey (дуб великопиляковий) – це виключно посухостійка порода, плодоносить щорічно й стійка до шкідників-листогризів та борошнистої роси. Рекомендується випробувати в прияружно-балкових посадках і вважається цінною породою для паркових насаджень.

Q. petraea Liebl. (дуб скельний) – ареал дуба скельного на території України обмежений південними схилами Українських Карпат, лісами гірського Криму, зустрічається на південному заході Лісостепу і дуже рідко – на Поліссі. Цей вид менш вимогливий до родючості ґрунту, тепло- і світлолюбний вид, посухостійкий.

Q. dentata L. (дуб зубчастий). Походження – Східна Азія. В природних умовах росте на Далекому Сході, у Японії, на Корейському півострові і в Китаї. Зимо- і посухостійкий.

Оцінка міжвидової мінливості різних видів дубів здійснювалася кількома методами: визначення вмісту легкокорозчинних білків (Bradford,

1976), активність бензидин-пероксидази та каталази (Gregory, 1966; Goth, 1991). Ізоензимний склад пероксидази визначали методом аналітичного ізоелектричного фокусування (ІЕФ) в поліакриламідному гелі (ПААГ) у діапазоні рН 3,5–6,5 за Righetti et al. (2007).

Багаторічні спостереження в умовах ботанічного саду ДНУ показали, що практично всі види дубів виявились добре пристосованими до умов посушливого клімату (табл. 1.14).

Таблиця 1.14.

**Характеристика різних видів роду Дуб
до абіотичних факторів середовища**

Види роду Дуб	Посухостійкість	Зимостійкість
Східна і Північна Європа		
<i>Q. robur</i> L. (дуб звичайний)	посухостійкий (I-II)	добре зимостійкий (I)
<i>Quercus petraea</i> Liebl. (дуб скельний)	дуже посухостійкий (I)	досить зимостійкий (II)
Кавказ		
<i>Q. castaneifolia</i> C.A.M. (дуб каштанolistий)	дуже посухостійкий (I)	недостатньо зимостійкий (II-III)
<i>Q. macranthera</i> Fisch. et Mey (дуб великопиляковий)	посухостійкий (I-II)	зимостійкий (I-II)
<i>Q. imeretina</i> Stev. (дуб імеретинський)	посухостійкий (I-II)	недостатньо зимостійкий (II-III)
Східна Азія		
<i>Quercus dentata</i> Thunb. (дуб зубчастий)	недостатньо посухостійкий (II)	досить зимостійкий (II)
Північна Америка		
<i>Q. rubra</i> L. (дуб червоний)	посухостійкий (I-II)	добре зимостійкий (I)

За рівнем посухостійкістю дубів можна побудувати такий ряд у бік зменшення: *Q. petraea* = *Q. Castaneifolia* > *Q. robur* = *Q. Macranthera* > *Q. Rubra* > *Q. dentata*, а за рівнем морозостійкості такий: *Q. robur* = *Q. rubra* > *Q. Macranthera* > *Q. petraea* = *Q. Dentata* > *Q. castaneifolia*. Отже, із досліджуваних видів недостатньо зимостійкими в умовах культури ботанічного саду є дуби каштанolistий та імеретинський, а недостатньо посухостійким – дуб зубчастий.

Динаміка накопичення легкорозчинних білків (ЛРБ) у листках різних видів дубів відрізнялася протягом вегетації (рис. 1.15). Порівняно з аборигенним видом як найбільш адаптованим до місцевих умов у червні два види (дуби червоний і каштанolistий) показали незначне зменшення

величини цього параметру (на 5,6%), у той час як *Q. macranthera* і *Q. dentata* – більш суттєве (на 58,3 і 13,9% відповідно).

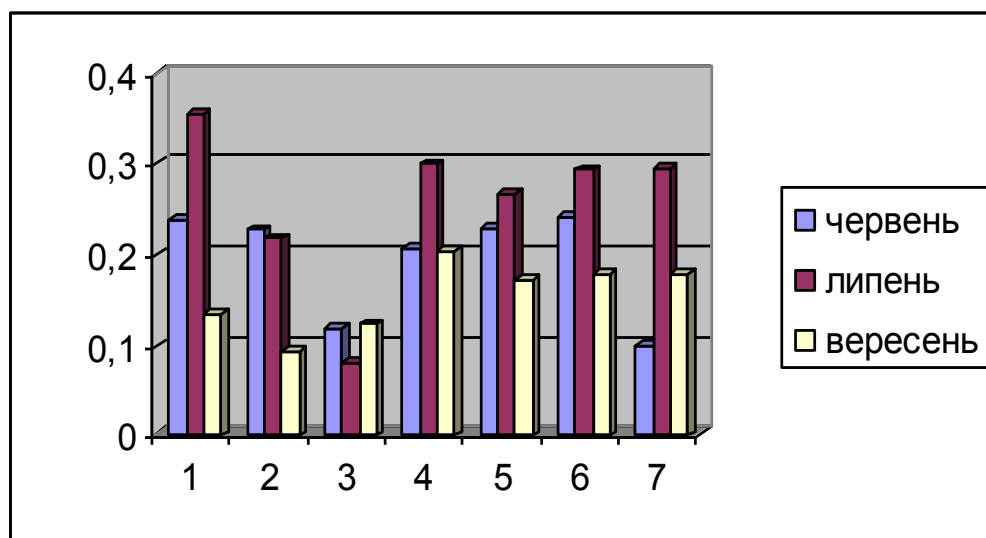


Рис. 1.15 – Зміни вмісту легкокорозинних білку в листках різних видів дубів протягом вегетаційного періоду (мг/мл): 1 – *Q. robur* L.; 2 – *Q. rubra* Du Roi; 3 – *Q. imeretina* Stev.; 4 – *Q. dentata* L.; 5 – *Q. castaneifolia* C.A.M.; 6 – *Q. petraea* Liebl.; 7 – *Q. macranthera* Fisch. et Mey

Тільки в листках дуба скельного в цей період зафіксовано підвищення вмісту білків на 19,4%. У листках дубів звичайного, зубчастого, скельного і великопилякового найвищий рівень накопичення ЛРБ мав місце в липні в найбільш посушливий період вегетації, рівень якого варіював від 0,45% (дуб червоний) до 0,79% (дуб звичайний) (рис. 1.15).

Менше накопичення вмісту білків у листках порівняно з дубом звичайним засвідчувалося в усіх інтродукованих видів у найбільш посушливий період і варіювало від 21,5 (*Q. dentata*) до 43,0% (*Q. rubra*).

Підвищений рівень акумуляції білків у вересні в період підготовки рослин до спокою порівняно з аборигенним видом показали практично всі досліджені види-інтродуценти, за винятком дуба червоного. У дуба великопилякового і особливо в дуба зубчастого підвищення фіксувалося на рівні 50,0 і 66,7% відповідно. У дубів скельного і каштанolistого підвищення цього параметру було на рівні 41,5%. Зареєстровано достовірно менший вміст білків листків дуба червоного порівняно з дубом звичайним (на 25%). Отже, у період підготовки дерев до спокою найменший вміст білків у листках показали дуби червоний і звичайний.

Зменшення кількості білків у листках відзеркалює своєчасний відтік речовин до пагонів, що може свідчити про більш високу підготовленість цих

видів до перезимівлі. Рівні акумуляції/дезінтеграції білків у листках вивчених видів суттєво відрізнялися протягом різних періодів росту і розвитку рослин. Так, підвищення білка від червня до липня у дуже посухостійких видів відбувалося на рівні 40% у дуба звичайного і 62% у дуба червоного, а у великопилякового засвідчувалося різке підвищення цього параметра в 4,1 разу. Редукція вмісту протеїнів у вересні в цих видів була приблизно однаковою (у 3,2–3,6 разу). Інша закономірність виявлена для видів із середнім рівнем посухостійкості (дуб звичайний і дуб червоний), у яких вміст білків підвищувався в першій фазі росту рослин в 2,2 і 1,3 разу відповідно і зменшувався у фазу підготовки до осінньо-зимового періоду більш гостро – у 6,1 і 5,0 разів відповідно. Швидкість акумуляції і дезінтеграції білків у листках *Q. dentata* як нестабільного до умов посухи відрізнялася від інших видів. Так, протягом першого періоду (від червня до липня) рівень протеїну підвищувався в 2,0 рази (приблизно як у дубів із середньою стійкістю), а у другий період (від липня до вересня) – у 3,1 разу (як у видів з високою стійкістю до посухи). Аналіз активності пероксидази різних представників роду Дуб показав, що найвища пероксидазна активність у червні була притаманна дубам зубчастому і червоному (рис. 1.16).

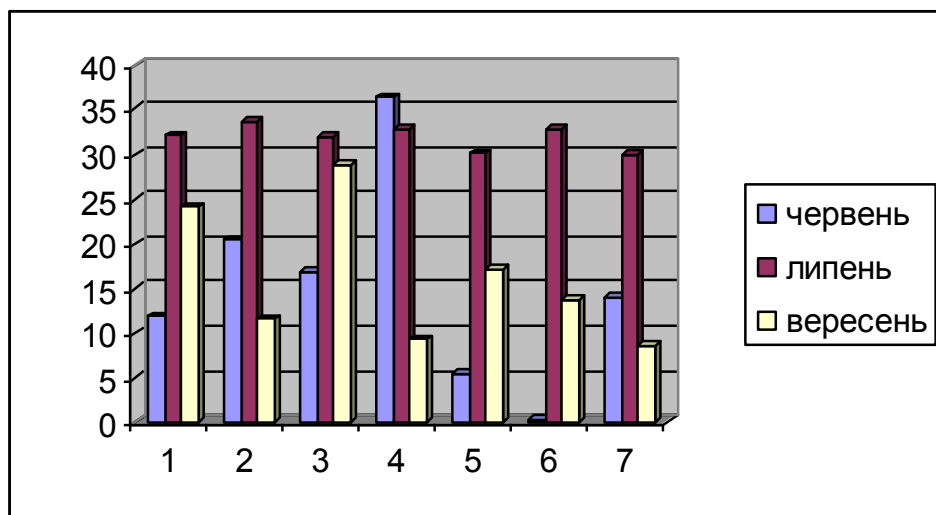


Рис. 1.16. Динаміка активності пероксидази в листках різних видів дубів протягом онтогенезу: 1 – *Q. robur* L.; 2 – *Q. rubra* Du Roi; 3 – *Q. imeretina* Stev.; 4 – *Q. dentata* L.; 5 – *Q. castaneifolia* C.A.M.; 6 – *Q. petraea* Liebl.; 7 – *Q. macranthera* Fisch. et Mey

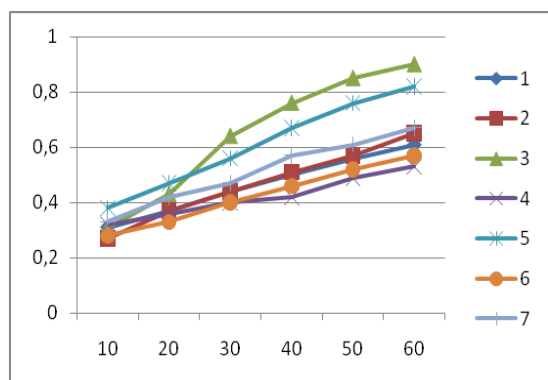
Середній рівень активності в листках мали дуби імеретинський, великопиляковий і звичайний, а найменший – дуби скельний і каштанolistий. Загальною закономірністю для більшості дубів

виявилася підвищена активність ферменту в липні місяці, коли рівень метаболічних процесів є найбільш високим. Це також може бути пов'язано і з несприятливими в цей період посушливими умовами, що потребує активізації захисту рослинної клітини від пошкоджувальної дії активних форм кисню.

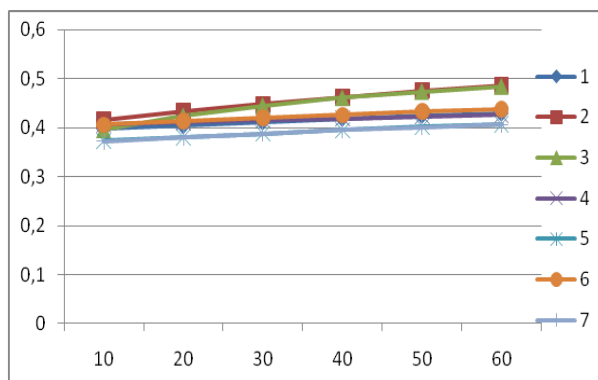
У період уповільнення метаболічних процесів у листках дубів у вересні відбуваються також достатньо суттєві відмінності в активності пероксидазної системи. Порівняно з аборигенним видом у досліджуваних інтродуцентів засвідчувалося значне зниження активності ензиму на 28,0–61,0%. Тільки дуб імеретинський показав у цей період підвищену активність пероксидази порівняно як із дубом звичайним (на 16,0%), так і з іншими представниками дубів.

Отже, у листках різних видів роду Дуб виявлена висока ферментативна активність бензидин-пероксидази, яка змінювалася протягом вегетаційного сезону. Зміни активності пероксидази на різних фазах розвитку свідчить про її активну участь у метаболічних процесах. На це вказує також і проведений аналіз швидкості окиснення бензидину пероксидазою листя дубів. Найвищу швидкість окиснення бензидину у червні мала пероксидаза листя дубів каштанолистого і імеретинського (рис. 1.17а).

В інших видів-інтродуцентів цей показник був приблизно однаковим з аборигенним видом дубом звичайним. У липні в усіх видів швидкість окиснення бензидину була приблизно однаковою (рис. 1.17б). Дещо вищу здатність до окиснення в цей період показала пероксидаза в дубів звичайного і червоного. Рівень швидкості окиснення бензидину пероксидазою у вересні був різним для всіх видів дубів (рис. 1.17в).



а



б

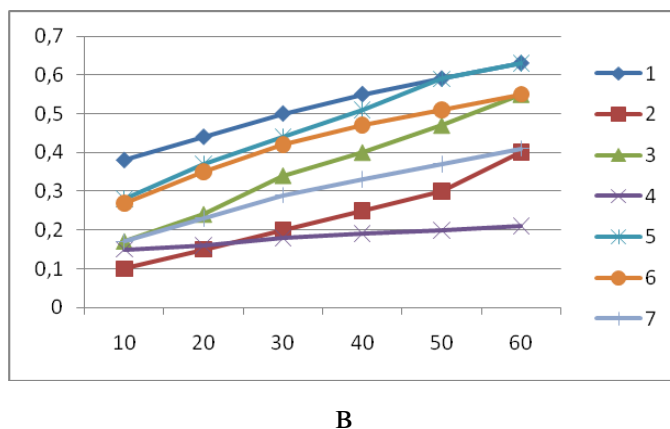


Рис. 1.17. Швидкість окиснення бензидину пероксидазою листя різних видів дубів: 1 – *Q. robur* L.; 2 – *Q. rubra* Du Roi; 3 – *Q. imeretina* L.; 4 – *Q. dentata* L.; 5 – *Q. castaneifolia* C.A.M.; 6 – *Q. petraea* Liebl.; 7 – *Q. macranthera* Fisch. et Mey.; а – червень; б – липень; в – вересень

Найвищу швидкість окиснення показала пероксидаза дубів звичайного і каштанолистого. В інших видів цей процес був значно повільнішим (дуби скельний, імеретинський, червоний, крупнопіляковий). Найменшою швидкістю окиснення відзначалася пероксидаза дуба зубчастого.

Отже, динаміка окисно-відновних процесів у листках п'яти видів дубів-інтродуцентів порівняно з *Q. robur* L. здебільшого збігається, у той час як рівень цього процесу суттєво відрізнявся в дубів у червні і вересні, а в липні був досить повільним в усіх досліджених видів.

Одним із механізмів адаптації рослин до несприятливих умов є зміна експресивності ген-ензимних систем оксидоредуктаз, що відбивається в рівні активності й питомої ваги окремих ізоформ ферментів (Топтіков із співав., 2005).

На тлі зміни загальної експресивності пероксидази листків різних видів дубів відбувався перерозподіл активності між її окремими ізоформами протягом вегетації. Однак при формуванні реакції-відповіді при зміні фаз розвитку листків ступінь змін експресивності окремих ізоформ пероксидази в різних видів дубів була різною, що залежало від генотипу рослин дуба.

Підвищення або зниження активності може відбуватися як за рахунок вже існуючих ферментів, так і за рахунок збільшення або зменшення синтезу білок-ферментних молекул (Землянухина с соавт., 2012). Наші дослідження показали, що більша частина ізоформ пероксидази в листі

досліджуваних видів у червні локалізується в досить вузькому діапазоні рН 3,87–3,89 і 4,27–4,39 (табл. 1.15).

Таблиця 1.15.

**Значення рІ та відносного вмісту ізопероксида
з листків різних видів дубів (червень)**

Значення рІ	Види дубів						
	Q. <i>robur</i>	Q. <i>rubra</i>	Q. <i>imeretica</i>	Q. <i>dentate</i>	Q. <i>castaneifolia</i>	Q. <i>petraea</i>	Q. <i>macranthera</i>
4,39	-	-	сл.	-	-	-	-
4,30	-	-	+++	+	++	+	+
4,27	++	-	-	-	-	-	+++
4,25	-	-	-	+	-	-	-
4,02	сл.	++	-	-	-	-	-
4,00	-	сл.	-	-	-	-	-
3,98	сл.	++	+	-	+	-	+
3,99	-	-	+	-	-	-	-
3,95	-	сл.	-	-	-	-	-
3,90	-	-	-	-	-	-	сл.
3,89		сл.				сл.	-
3,88	+	-	++	+	++	+	-
3,87	-	-	+	-	сл.	сл.	+++
3,85	-	-	-	-	-	-	+

Примітка: сл. – сліди компоненту; інтенсивність ізоформ ензиму: «+» – слабка; «++» – середня; «+++» – сильна.

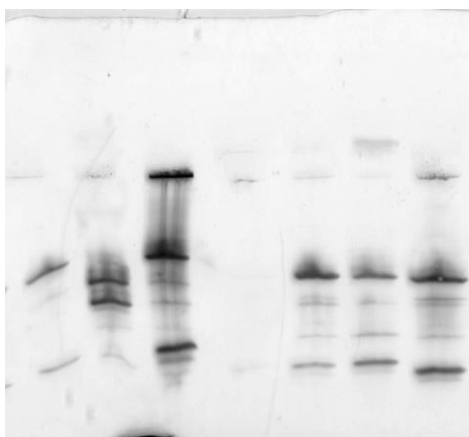
Усього в системі цього ферменту в червні зареєстровано 14 ізопероксидаз у діапазоні рН від 3,85-4,39. Кожному виду дуба притаманний тільки йому спектр ізоформ пероксидази (рис. 1.18).

У складі пероксидазної системи листя дуба звичайного фіксуються чотири компоненти, один з яких має найбільшу активність ізоформи з рІ 4,27. Інші три компоненти мають дуже слабку активність. По шість ізоформ пероксидази зареєстровано в листі дубів імеретинського і крупнопілякового, п'ять – у дуба червоного, чотири – у дубів каштанолистого і скельного.

Отже, найбільш ефективну активність пероксидазної системи в листках у червні показали дуби червоний та імеретинський, найменшу – дуб зубчастий. У липні спектри пероксидази також мали видоспецифічний характер і відрізнялися високою активністю практично всіх ізоферментів

(рис. 1.19; табл. 1.16). Крім того, засвідчується розширення спектру пероксидазної системи в найбільш посушливий період вегетації. Якщо в червні зареєстровано 14 смуг із ферментативною активністю, то в липні – 22 ізоформи пероксидази. Слід також зазначити, що в усіх видів дубів (крім дуба червоного і звичайного) зафіксовано підвищену активність компонентів з дуже кислими значеннями рІ.

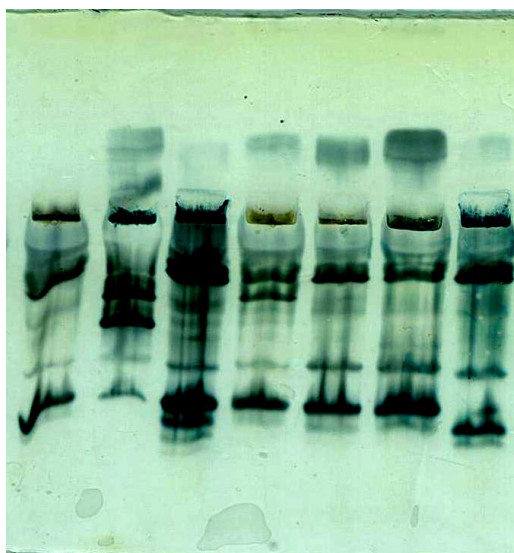
(-)



(+)

1 2 3 4 5 6 7

Рис. 1.18. Ізоферментні спектри пероксидази листків дубів різних видів, відібраних у червні: 1 – *Q. robur* L.; 2 – *Q. rubra* Du Roi; 3 – *Q. imeretina* L.; 4 – *Q. dentata* L.; 5 – *Q. castaneifolia* C.A.M.; 6 – *Q. petraea* Liebl.; 7 – *Q. macranthera* Fisch. et Mey



1 2 3 4 5 6 7

Рис. 1.19. Ізоферментні спектри ПО листків дубів різних видів, відібраних у липні: 1 – *Q. Rubr* L., 2 – *Q. rubra* Du Roi; 3 – *Q. imeretina* L.; 4 – *Q. dentata* L.; 5 – *Q. castaneifolia* C.A.M.; 6 – *Q. petraea* Liebl.; 7 – *Q. macranthera* Fisch. et Mey

Таблиця 1.16.

**Значення рІ та відносного вмісту ізопероксида
з листків різних видів дубів (липень)**

Значення рІ	Види дубів						
	<i>Q. robur</i>	<i>Q. rubra</i>	<i>Q. imeretina</i>	<i>Q. dentate</i>	<i>Q. castaneifolia</i>	<i>Q. petraea</i>	<i>Q. macranthera</i>
5,40	-	+	-	-	-	-	-
5,35	-	+	-	+	+	+	сл.
5,15	-	-	+	-	-	-	+
5,02	сл.	-	-	-	-	-	+
4,95	+	+	-	+	+	+	-
4,85	-	+	-	+	+	сл.	-
4,75	++	-	-	+	-	сл.	++
4,72	-	+	++	-	-	-	-
4,57	-	-	-	+	-	-	-
4,55	-	+++	-	-	-	-	-
4,50	+	-	-	-	-	-	-
4,45	-	+	+	+	++	++	сл.
4,42	+	+++	+	-	-	-	сл.
4,40	+	+	+	-	-	-	-
4,30	-	-	+	-	-	-	-
4,25	-	-	-	-	-	-	-
3,95	++	+	-	-	-	-	-
3,85	+	-	+++	++	++	+++	-
3,77	-	-	-	-	-	-	+
3,75	-	-	-	-	-	-	+++
3,72	-	-	+	+	+	+	+
3,70	-	-	+	-	-	-	-

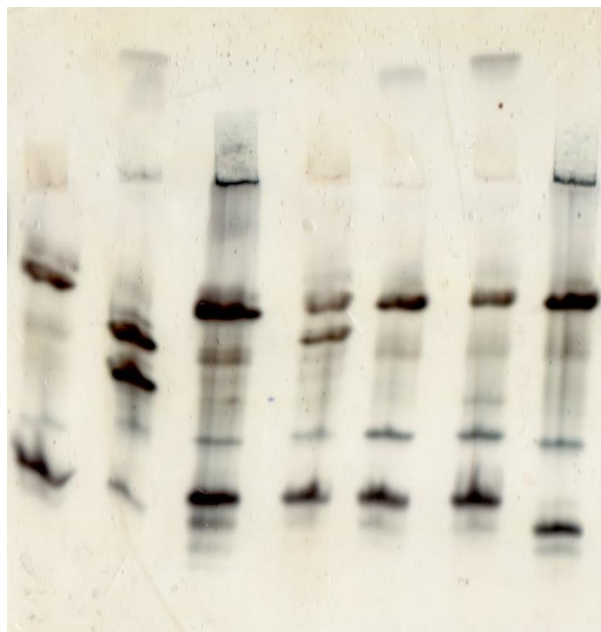
Досить високою активність пероксидазної системи залишається й у вересні (рис. 1.20).

Однак засвідчується зниження кількості ізоформ ферменту порівняно з липнем, але гетерогенність залишається вищою порівняно з червнем.

Дослідження питомої ваги кожної ізопероксидази показало, що в листках різних видів дубів максимальну активність ферменту виявили такі ізоформи: у дуба звичайного – з рІ 4,00 і 4,70; у дуба червоного – з рІ 4,40 і 4,42; у дуба імеретинського – з рІ 3,80 і 4,45; у дуба зубчастого – з рІ 3,80; 4,45 і 4,55; у дуба каштанolistого – з рІ 3,83; 3,85 і 4,55; у дуба скельного – з рІ 3,80; 4,20 і 4,55; у дуба великопилякового з – рІ 3,77; 4,20; 4,42 і 4,55 (табл. 1.17). Максимальну активність у досліджених дубів зареєстровано в

ізоформах з pI 4,70 (дуб звичайний – 33,1%) і з pI 4,55 (дуби імеретинський, зубчастий, каштанолистий, великопиляковий і скельний), питома вага в останніх коливалась у межах pI від 16,2 до 31,8%. Досить висока активність була притаманна ізопероксидазі з pI 3,80 (11,9 – 23,8%). Таким чином, спектр ізоформ пероксидази досліджених видів дубів характеризується видоспецифічністю та досить високою лабільністю, що дає підставу використовувати її як маркер фізіологічного стану рослин.

(-)



(+) 1 2 3 4 5 6 7

Рис. 1.20. Ізоферментні спектри цитоплазматичної пероксидази листя видів роду Дуб, відібраних у вересні: 1 – *Q. robur* L.; 2 – *Q. rubra* Du Roi; 3 – *Q. imeretina* L.; 4 – *Q. dentata* L.; 5 – *Q. castaneifolia* C.A.M.; 6 – *Q. petraea* Liebl.; 7 – *Q. macranthera* Fisch. et Mey

Різні умови навколишнього середовища в період вегетації обумовлюють вияв активності різних ізоформ ферменту. У цілому, за вивчений період у пероксидазній системі, органів досліджених видів що, асимілюють зареєстровано від 14 (червень) до 22 (липень) ізоформ. Найбільш активну адаптацію до високотемпературного стресу (у липні) зафіксовано в листках дубів імеретинського, червоного і великопилякового.

Каталаза як один із найбільш активних ензимів регулює вміст пероксиду водню в рослинах, захищаючи клітини від його токсичної дії, а також відіграє важливу роль у процесах старіння (Nastrabadi, 2008).

Таблиця 1.17.

**Питома вага ізоформ пероксидази листків різних видів роду Дуб
із колекції ботанічного саду ДНУ (вересень)**

Значення рІ	Види роду <i>Quercus</i> L.						
	<i>Quercus robur</i>	<i>Quercus rubra</i>	<i>Quercus imeretina</i>	<i>Quercus dentata</i>	<i>Quercus Castaneifo- lia</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Quercus macranthera</i>
	Питома вага ізопероксидаз, %						
5,40	-	10,61± 0,59	-	-	6,67± 0,45	8,52± 0,98	-
5,30	-	-	-	-	-	4,51± 0,37	-
5,05	-	-	-	5,66± 0,01	-	-	-
5,00	-	-	6,73± 0,08	-	-	-	-
4,95	-	-	-	6,70± 0,39	-	-	-
4,70	33,10± 1,51	-	-	-	-	5,74± 0,06	-
4,55	-	-	21,94± 2,67	16,15± 0,81	29,69± 1,69	19,10± 0,04	31,79± 1,25
4,45	13,76± 1,09	32,11± 3,55	-	19,23± 2,03	-	-	-
4,42	11,21± 0,14	-	12,21± 0,49	8,56± 0,79	10,12± 0,56	7,99± 0,031	12,37± 0,99
4,40	-	32,06± 2,03	7,80± 0,89	7,37± 0,22	-	8,09± 0,094	-
4,37	11,33± 1,17	-	7,94± 0,03	6,47± 0,72	-	-	8,55±0,66
4,27	-	13,33± 1,45	-	-	-	-	-
4,20	-	-	9,09± 0,14	8,49± 0,33	6,19± 0,71	14,58± 0,11	12,92± 0,62
4,00	30,60± 1,81	-	-	-	-	-	-
3,85	-	-	-	-	15,52± 1,61	-	-
3,83	-	-	-	-	23,54± 2,62	-	-
3,80	-	11,90± 1,21	19,35± 2,01	21,35± 2,09	8,26± 0,73	23,77± 2,12	-
3,77	-	-	10,04± 0,75	-	-	7,70± 0,07	25,22± 2,59
3,75	-	-	4,91± 0,07	-	-	-	9,14±1,01

Динаміка активності каталази листя дубів характеризується підвищенням показників у липні майже в усіх вивчених видів, крім дубів зубчастого і каштанолистого, у яких пік активності припадав на червень (відповідно у 7,6 і 7,7 разів вище, ніж у дуба звичайного (рис. 1.21).

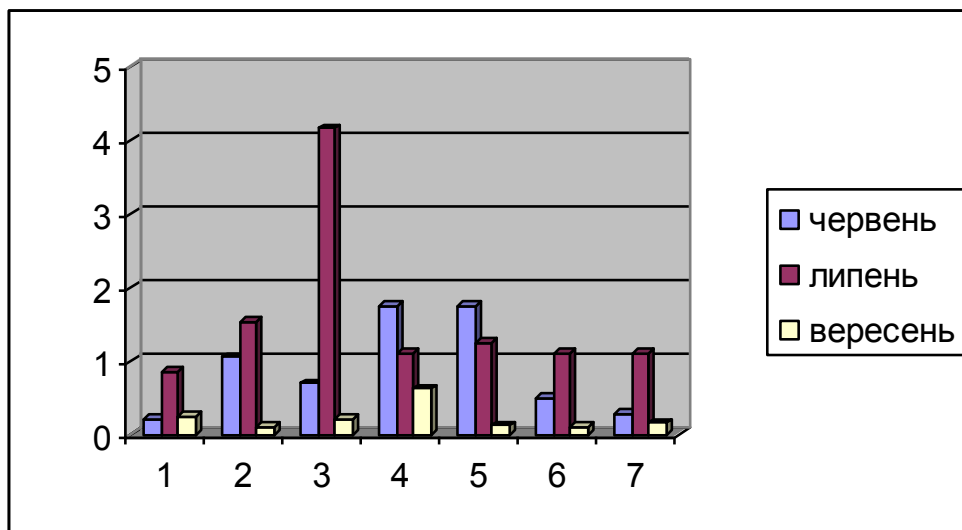


Рис. 1.21. Динаміка активності каталази в листках різних видів дубів протягом вегетаційного періоду: 1 – *Q. robur* L.; 2 – *Q. rubra* Du Roi; 3 – *Q. iberica* Stev.; 4 – *Q. dentata* Thunb.; 5 – *Q. castaneifolia* C.A.M.; 6 – *Q. petraea* Liebl.; 7 – *Q. macracarpa* Michx.

Це узгоджується з даними (Бацманова, 2008) про активну участь ензиму в знешкодженні пероксиду водню. У липні ці відмінності зменшувалися, однак залишалися достатньо високими – від 30,0 до 80,0% (вище, ніж у місцевого виду). У вересні реєструвалося різке зниження активності ензиму в усіх видів, за винятком *Q. dentata*, у якого цей показник порівняно з дубом звичайним підвищувався у 2,6 разу. Зниження ензимної активності в усіх інших видів порівняно з локальним видом було на рівні 32–56%.

Отже, аналіз отриманих даних показує, що в усіх досліджуваних видів дубів динаміка активності каталази змінюється за фазами росту і розвитку рослин: найменша активність у червні змінюється найбільшою у липні, а наприкінці вегетації відбувається суттєве зменшення активності. Таку динаміку виявлено для більшості видів дубів, у тому числі для дуба звичайного. Натомість дуби зубчастий і каштанолистий показали поступове зниження активності каталази від червня до вересня.

Отже, інтродуковані в степову зону України види роду Дуб адаптуються до перенесення посушливих умов літа тими самими шляхами, що й місцевий вид дуб звичайний, аналогічними фізіологічними

перебудовами, до яких належать і динаміка активності ферментів антиоксидантного захисту, їх ізоферментного складу, вмісту легкорозчинних білків, але при вираженій індивідуальній реакції кожного вивченого генотипу дуба (Shupranova et al., 2016). Це може бути певним доказом адаптованості дубів із різних флористичних областей до умов посушливого періоду степової зони України. У той самий час засвідчується підвищення вмісту білків й активності каталази у таких видів, як *Q. castaneifolia* і *Q. dentata* у вересні, що можна розглядати як небажаний факт, оскільки метаболічна діяльність органів, які фотоасимілюють, може зменшити успіх підготовки рослин до осінньо-зимового періоду.

1.3.2. Характеристика пероксидазної системи листкових зачатків термінальних бруньок представників роду *Acer* L. в умовах Степового Придніпров'я

До господарсько-цінних деревних рослин належать представники роду Клен (*Acer* L.), який охоплює за останньою класифікацією 124 види (Gelderen et al., 1994). Значна їх частина росте в помірному поясі Північної Євразії і Північної Америки в умовах континентального клімату. Колекційний фонд кленів у Ботанічному саду в м. Дніпро формувався розпочинаючи з 1935 р. (Кохно 1986). Детальне вивчення метаболічних процесів інтродукованих видів кленів в умовах степового Придніпров'я раніше не здійснювалося.

З метою оцінки інтродукційної стійкості різних за географічним походженням кленів досліджено їх систему антиоксидантного захисту в умовах Ботанічного саду Дніпровського національного університету ім. Олеся Гончара. Аналіз активності пероксидази досліджених видів кленів показав, що серед аборигенних видів найвищу активність пероксидази має клен татарський (367,2 ум. од./г·хв) (рис. 1.22). Найменші значення активності ферменту притаманні кленам гостролистому (149,5 ум. од./г·хв) і польовому (145,6 ум. од./г·хв). Серед інтродукованих видів найвищу активність зафіксовано в клена монпельйського (620,2 ум. од./г·хв.), у якого майже у два рази активність цього ферменту вища, ніж у кленів

ясенелистого, татарського і сріблястого, а порівняно з кленами гостролистим і польовим – у чотири рази.

А, ум.од./г · хв.

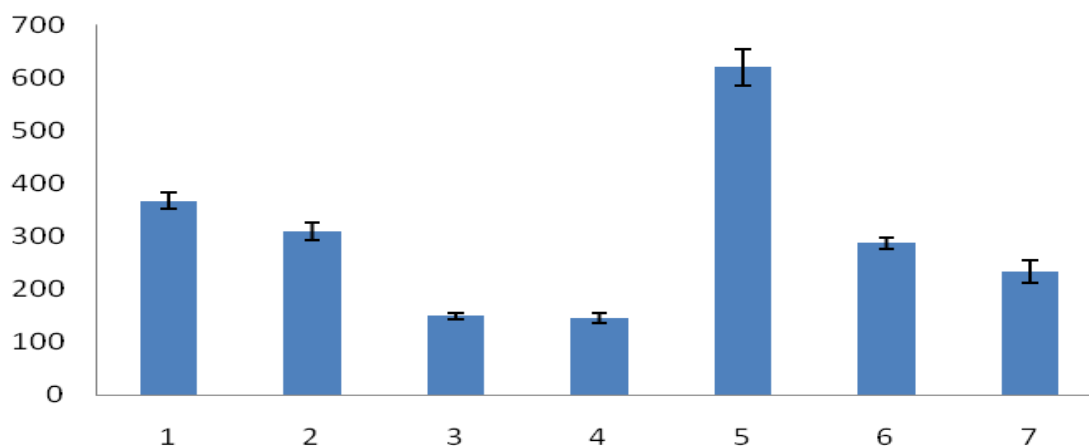


Рис. 1.22. Активність пероксидази в листових зачатках термінальних бруньок видів роду *Acer* L.: 1 – *A. tataricum* L.; 2 – *A. pseudoplatanus* L.; 3 – *A. platanoides* L.; 4 – *A. campestre* L.; 5 – *A. monspessulanum* L.; 6 – *A. saccharinum* L.; 7 – *A. negundo* L. (Костюченко, 2014)

Це підтверджується також високою швидкістю окиснення бензидину пероксидазою бруньок кленів ясенелистого і монпельйського (рис. 1.23).

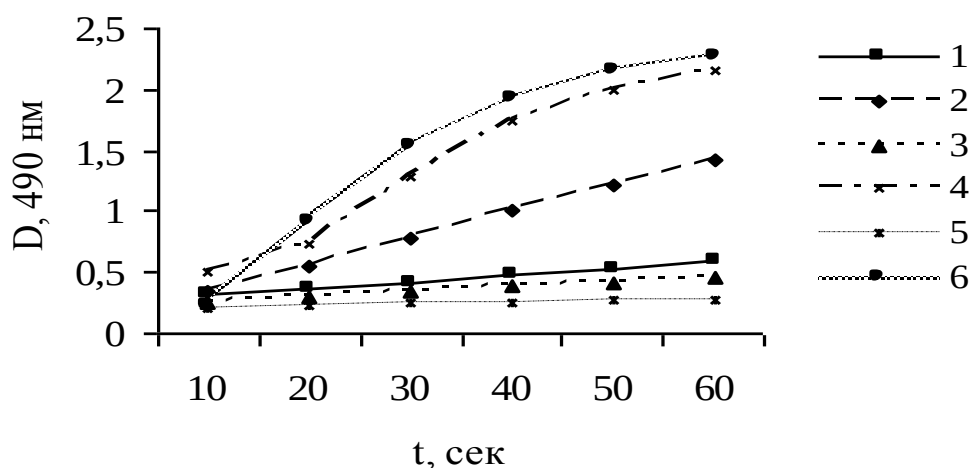


Рис. 1.23. Швидкість окиснення бензидину пероксидазою листових зачатків термінальних бруньок кленів різних видів: 1 – *A. platanoides* L., 2 – *A. campestre* L., 3 – *A. tataricum* L., 4 – *A. monspessulanum* L., 5 – *A. saccharinum* L., 6 – *A. negundo* L. (Костюченко, 2014)

У цілому клени-інтродуценти мають досить високу активність пероксидази, що дозволяє їм успішно існувати в нових для них умовах. Середня швидкість окиснення субстрату виявлена для клена польового, а

досить низька – для кленів сріблястого, татарського і гостролистого.

Велика кількість ізоензимів пероксидази дозволяє окиснювати різноманітні речовини, підвищуючи значущість цього ферменту, а завдяки його високій лабільності віднести до маркерів фізіологічного стану рослин (Андреева, 1988). Усього в досліджених видів ідентифіковано 33 компонента в пероксидазній системі бруньок у діапазоні рН 4,17–6,65 (табл. 1.18).

Найбільше різноманіття компонентів виявилось характерним для клена ясенелистого (18 ізопероксидаз), а найменше – для клена сріблястого (3 ізоформи). У бруньках усіх досліджених видів кленів переважають ізоформи ензиму з рІ в діапазоні рН 4,35–4,60. Ізопероксидаза з рІ 4,35 засвідчується в усіх кленів. Бруньки *A. negundo* L. и *A. campestre* L. на відміну від інших видів вирізняються наявністю ізоформ пероксидази в діапазоні слабкокислих і нейтральних значень рН.

Різнманіття виду визначається наявністю в ньому особин, які варіюють за притаманними їм ознаками так, що це забезпечує їм виживання в межах ареалу, а також за значного варіювання умов існування. Це чітко відзеркалюють результати ІЕФ індивідуальних бруньок кленів, які показали, що ІЕФ-спектри пероксидази бруньок досліджених об'єктів мали відмінності за набором компонентів, за активністю і питомої ваги окремих ізопероксидаз (рис. 1.24).

Для точного визначення кількості біотипів спектрів пероксидази в листових зачатках термінальних бруньок необхідна більш представницька вибірка. Однак, навіть невелика вибірка показує, що адаптивна здатність кленів-інтродуцентів визначається як високою загальною активністю пероксидази, так і розширеним спектром ізопероксидаз, що забезпечує цим видам нормальне функціонування в нових для них умовах існування.

При вивченні ізоферментного складу поліфенолоксидази різних видів кленів чітко визначається видоспецифічність стосовно складу ізоформ ПФО. Кожний вид клену характеризується притаманним тільки йому спектром ПФО (табл. 1.19). Так, для клену гостролистого характерна наявність одного компонента з рІ 3.83. Інші види мають кілька ізоформ поліфенолоксидази. ПФО бруньок кленів татарського і польового у своєму складі нараховують по чотири ізоформи з близькими значеннями рІ.

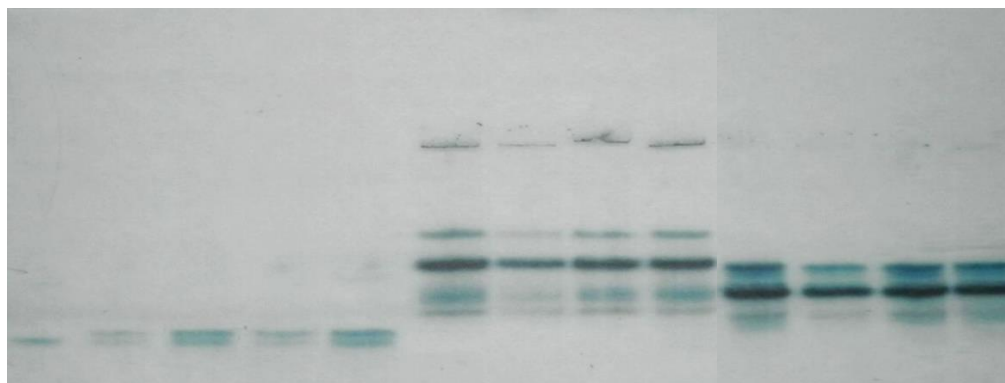
Таблиця 1.18

**Значення рІ ізоформ сумарної пероксидази листкових зачатків
термінальних бруньок різних видів роду Клен (Костюченко, 2014)**

Значення рІ	Види кленів					
	<i>Acer platanoides</i>	<i>Acer saccharinum</i>	<i>Acer campestre</i>	<i>Acer Tataricum</i>	<i>Acer Monspessu- lanum</i>	<i>Acer negundo</i>
4.17	-	-	-	+	-	-
4.20	-	-	-	+	-	сл.
4.23	-	-	-	-	-	+
4.25	сл.	-	-	++	+	-
4.27	-	-	-	-	-	-
4.30	+	-	сл.	++	+	++
4.32	сл.	-	-	-	+	-
4.33	-	-	-	-	-	-
4.35	+++	+++	+	++	+	+++
4.37	+	-	++	-	-	++
4.38	+	-	-	-	-	-
4.40	-	++	+	++	+++	+
4.45	-	-	-	-	+	-
4.47	++	-	-	+	-	+
4.50	+	-	+++	+	++	-
4.55	-	+	+	++	+	-
4.60	+	-	++++	+	+	-
4.63	-	-	-	+	-	+
4.65	-	-	сл.	-	-	+
4.67	-	-	-	+	-	-
4.70	-	-	-	-	-	+
4.80	-	-	-	-	+	-
4.85	-	-	-	-	-	-
4.87	-	-	-	-	-	сл.
4.90	-	-	-	-	-	сл.
5.25	-	-	-	-	-	+
5.85	-	-	-	-	-	+
6.05	-	-	-	-	-	+
6.15	-	-	+	-	-	-
6.25	-	-	+	-	-	-
6.30	-	-	-	-	-	+
6.55	-	-	+	-	-	++
6.65	-	-	-	-	-	+

Примітка: сл. – сліди компонента; інтенсивність забарвлення:
«+» – низька; «++» – середня; «+++» – висока; «++++»
– дуже висока; «-» – компонент відсутній

(-)



(+)

1

2

3

1 – *A. monspessulanum* L.; 2 – *A. saccharinum*

Таблиця 1.19

**Значення ізоелектричних точок (pI) ізоферментів поліфенолоксидази
листяних зачатків термінальних бруньок різних видів роду *Acer* L.**

Значен- ня pI	Види роду <i>Acer</i> L.					
	<i>Acer tataricumim</i>	<i>Acer monspesulanum</i>	<i>Acer saccharinum</i>	<i>Acer negundo</i>	<i>Acer platanooides</i>	<i>Acer campestre</i>
3,75	-	-	-	+	-	-
3,80	+	-	-	-	-	+
3,83	-	-	-	-	+	-
3,85	-	+	-	+	-	-
3,90	+	-	-	-	-	-
3,95	-	+	-	-	-	-
4,00	-	-	+	+	-	+
4,05	-	-	-	+	-	+
4,10	-	+	+	-	-	-
4,15	-	-	-	+	-	-
4,17	-	+	-	-	-	-
4,20	-	+	-	+	-	-
4,37	-	-	-	+	-	-
4,50	+	-	-	-	-	-
4,85	+	-	-	-	-	-
5,30	-	+	-	-	-	-
6,10	-	-	-	+	-	-
6,30	-	-	-	-	-	+

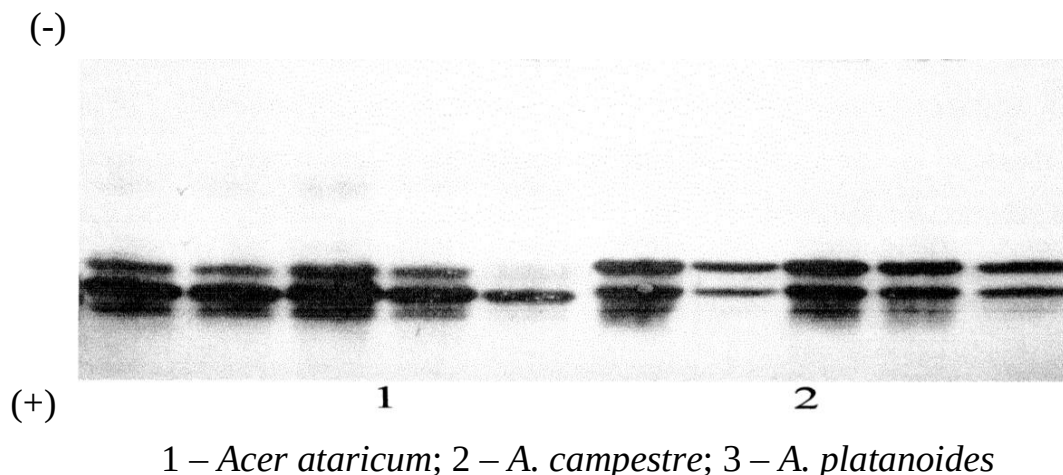


Рис. 1.24. Ізоферментні спектри пероксидази листкових зачатків індивідуальних термінальних бруньок різних видів кленів (Костюченко, 2014)

Клен монпельйський має шість, клен сріблястий – дві, ясенелистий – вісім ізоформ. Серед вивчених видів клен ясенелистий має найвищу морозостійкість, що можна пояснити розширеним спектром як пероксидази, так і поліфенолоксидази в листкових зачатках термінальних бруньок. Досить велика кількість ізоформ пероксидази та їх висока активність свідчить про інтенсивний процес окисних процесів, що є важливим для дихання рослин у зимовий період.

1.3.3. Екофізіологічна характеристика представників роду *Tilia* L.

1.3.3.1. Стан продихів і склад кутикулярних восків листків липи повстистої (*Tilia tomentosa* Moench.) за умов освітлення та затінення

Онтогенез і стійкість рослин проти стресових чинників середовища значною мірою визначаються кліматичними факторами (Ramirez-Valiente et al., 2015).

Поступові або інтенсивні флуктуації клімату здатні суттєво уповільнювати процеси росту й розвитку та знижувати продуктивність рослин (Bahuguna, Jagadish, 2015; Sperlich et al., 2015).

Наявні й очікувані зміни клімату спричиняють зростання тривалості й інтенсивності посухи та зменшення кількості атмосферних опадів, що

значною мірою ускладнює умови виживання деревних видів рослин (Bussotti et al., 2015), особливо в посушливих регіонах.

У степовій зоні України деревні рослинні види потрапляють до групи ризику, оскільки знаходяться в умовах екологічної невідповідності й чутливі до найменших кліматичних коливань (Хромих із співав., 2015). Зазначене актуалізує системне вивчення адаптаційних можливостей інвазійних адвентивних деревних видів рослин з метою прогнозування майбутнього складу рослинних угруповань природних і штучно створених фітоценозів, які здатні до сталого розвитку в умовах посилення аридності клімату.

Толерантність рослин до впливу стресових чинників середовища є результатом комплексних змін функціонування метаболічних процесів на різних рівнях організації. Вони реалізуються завдяки наявності в рослин значної кількості термосенсорів і програмуванню біохімічних та фітогормональних реакцій, що забезпечує аклімацію до короткочасних коливань температури або адаптацію до її поступових змін (Bahuguna, Jagadish, 2015).

Деревні рослини мають значний потенціал здатності до регулювання структури крони у відповідь на існування уздовж неї чіткого вертикального градієнта інтенсивності світла. У свою чергу, листки дерев успішно адаптуються до різної інтенсивності освітлення всередині крони дерев (James, Bell et al., 2000). Вважають, що просторове розташування листків у кроні дерев належить до ключових факторів, які визначають реакцію рослин на дію стресових чинників середовища.

Зокрема, затінені в кроні листки відрізняються значно нижчим фотосинтетичним потенціалом і пом'якшеними негативними ефектами впливу посухи (Sperlich et al., 2015). Розташування та щільність продихів на поверхні листків деревних видів рослин залежать також від екологічних умов середовища (Lykholat et al., 2016; Лихолат зі співав., 2017; James, Bell, 2000). Тому актуальним є дослідження визначення відмінностей у морфологічних показниках продихів і складі кутикулярних восків листків липи повстистої в умовах освітлення та затінення.

Експерименти здійснювалися у 2015–2016 рр. в умовах Ботанічного саду Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (48°26'14.09"N, 35°02'35.11"E). Клімат степової зони України характеризується частими періодами посухи, високою температурою і

низькою вологістю повітря, дефіцитом вологи в ґрунті та суховіями влітку. Середньорічна сума атмосферних опадів, яка становить 472 мм, у різко посушливі роки знижується до 250 мм, а інтенсивність випаровування вологи перевищує кількість опадів у 2–3 рази.

Для дослідження відбирали оптимально розвинуті непошкоджені листки липи повстистої (*Tilia tomentosa* Moench., syn. *Tilia argentea* Desf. ex DC) у другій половині липня в сонячну й безвітряну погоду о 14–15 годині дня з крони 5–7 дерев на висоті 2–2,5 м.

Вид липа повстиста (Мосякін, Федорончук, 1999) належить до листяних порід порядку Мальвоцвіті (*Malvales*) роду Липа (*Tilia* L.) і родини Липові (*Tiliaceae*).

Вони ростуть у широколистяних лісах Закарпатської області (м. Берегове), на Лівобережному Подністров'ї (с. Лесничавка Балтського району Одеської області), у садах та парках України. Природно росте на Балканах, у Молдові, Малій Азії (Заячук, 2008), але впродовж 50 років (1976–2016 рр.) цей вид освоїв численні екологічні ніші на територіях Дніпропетровської, Київської, Житомирської і Волинської областей, і нині входить до складу різних фітоценозів, зокрема заплавних, мезотрофних листяних та хвойних лісів, зустрічається на узліссях, пустирях, узбіччях доріг, у парках тощо. Широка екологічна амплітуда зумовила проникнення й закріплення інвазійного адвентивного рослинного виду липи повстистої у вільних екологічних нішах більшості біотопів модальних флор. Липа повстиста – це дерево заввишки до 30 м, яке цвіте в липні й утворює густу поросль. Листки знизу світло-зелені, з волосками в кутах бокових жилок, великі (іноді до 20 см довжиною; без черешків) з подовженими гострокінцевими зубцями і верхівкою. Пагони в липи повстистої голі, зелені. Суцвіття складаються з 5–15 квіток, у яких тичинки коротші, ніж пелюстки. Плоди у липи повстистої – горішки повстяно опушені, без реберець.

Умови екстрагування кутикулярних восків, визначення їх вмісту, кількість і розмір замикальних клітин продихів детально описані нами раніше (Лихолат зі співав., 2017). Нами встановлено, що продихи на абаксіальному боці листків рослин липи повстистої, які адаптовані до умов природного освітлення й затінення, суттєво відрізняються за величинами морфометричних показників (табл. 1.20).

Таблиця 1.20

Морфометричні показники листків та продихів на абаксіальному боці листків липи повстистої залежно від умов затінення й освітлення в кроні дерев (M±SD) (Лихолат зі співав., 2017)

Умови росту листків	Площа поверхні, см ²	Маса одиниці площі, мг/см ²	Щільність продихів, шт./ см ²	Довжина продихів, мкм	Ширина продихів, мкм
Затінення	59,3±13,2	224,1±1,0	535,0±30,3	13,8±0,8	12,3±0,9
Освітлення	74,4±7,5*	230,1±1,4*	694,0±15,6*	10,4±0,9*	8,6±0,8*

Примітка. * – Розбіжності між двома вибірками достовірні ($P < 0,05$).

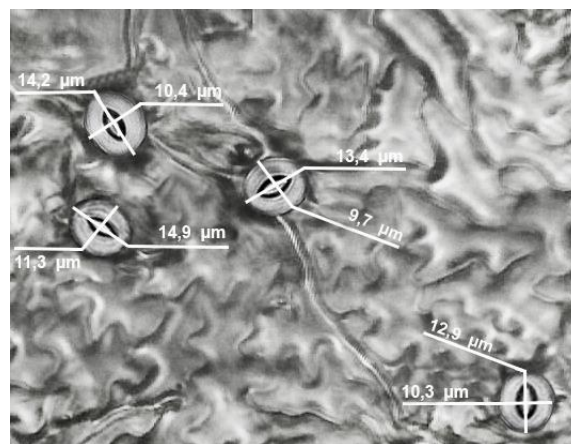
В адаптованих до умов освітлення листках рослин відбувалося збільшення площі листової поверхні на 25% порівняно із затіненими, а кількість продихів на одиницю площі була вищою на 30%. Стає очевидним, що процеси адаптації листків липи повстистої до умов освітлення тісно асоційовані зі збільшенням площі листків та щільністю розташування продихів. Залежно від ступеня освітлення крони дерев липи виявлено зміни морфометричних показників продихів на абаксіальному боці листків рослин, зокрема довжини, ширини та їх співвідношення. В адаптованих до освітлення листках рослин середні значення довжини і ширини продихів були значно меншими за показники для затінених листків і становили, відповідно, 75 та 70% їхніх значень ($P < 0,05$). Нами виявлено також відмінності в будові продихового апарату листків рослин липи повстистої залежно від умов освітлення та затінення в кроні дерев. Так, продихи на поверхні листків рослин, які адаптовані до затінення, мали округлену форму (рис. 1.25а) з коефіцієнтом відношення довжини до ширини 1,13. В адаптованих до освітлення листках рослин липи повстистої індекс відношення довжини продихів до ширини зростав до 1,21; відповідно, продихи мали видовжену форму (рис. 1.25б). Стає очевидним, що процеси адаптації рослин липи повстистої до високого рівня освітлення супроводжуються суттєвими перебудовами асиміляційних органів. Слід зауважити, що в даному разі неможливо чітко виокремити освітлення як єдиний екологічний чинник, що їх спричинив, оскільки в природних умовах локальні відмінності стосуються також температури в кроні дерев, вологості повітря та ґрунту.

Отримані результати узгоджуються з даними про значне збільшення щільності продихів, площі та маси листків як реакцію на зміни

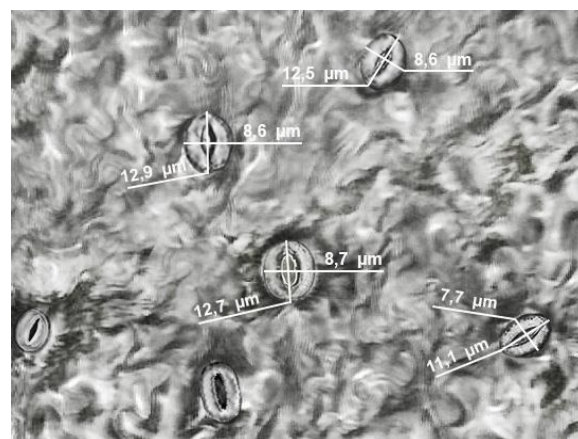
водопостачання та підвищення температури у трав'янистих рослин (Fraser et al., 2008), а також про підвищення маси одиниці площі листків у різних деревних видів рослин за дії посухи (Sperlich et al., 2015).

В адаптованих до умов освітлення листках липи повстистої збільшення площі поверхні листків та щільності продихів супроводжувалося суттєвим зменшенням їх лінійних розмірів, що, очевидно, може забезпечувати гнучку регуляцію рівня транспірації.

Таке припущення узгоджується з висновком (Carins et al., 2013) про те, що пластичність морфометричних показників листків рослин здатна забезпечити ефективну аклімацію продихової провідності до контрастних умов випаровування вологи в сонячних і затінених місцезростаннях.



1a



1б

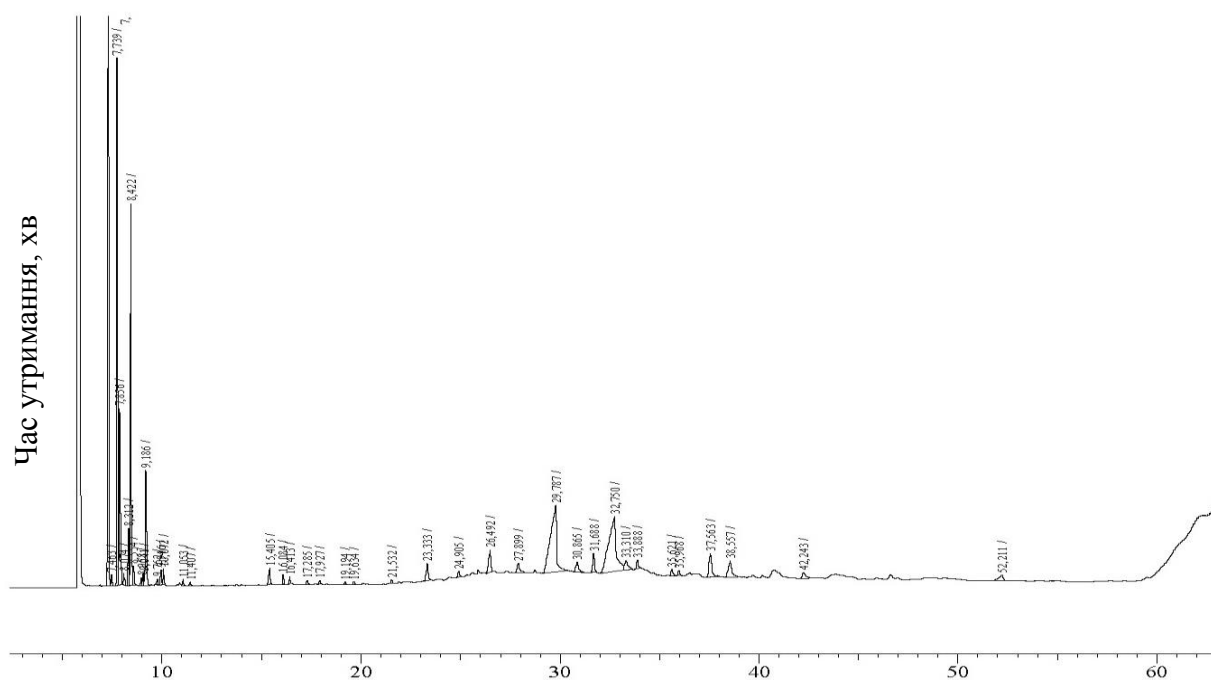
Рис. 1.23. Морфометричні показники продихів на абаксіальній поверхні листків рослин липи повстистої, адаптованих у кроні дерев до умов затінення (1a) та освітлення (1б) (Лихолат із співав., 2017)

Установлено, що рослини липи повстистої не наслідують тренд, згідно з яким у деревних видів із широкою листовою пластиною

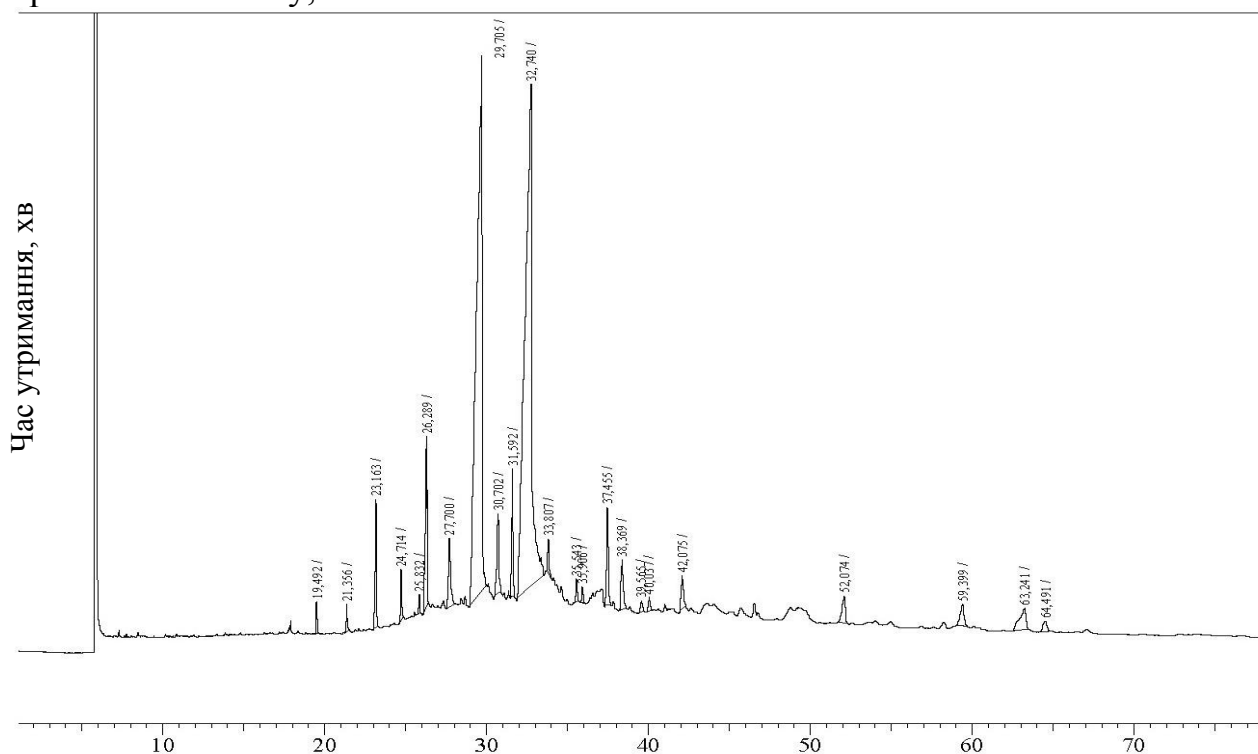
засвідчується найвища температура листкової поверхні (Leuzinger, Korner, 2007). Така невідповідність пов'язана з наявністю високої продихової провідності, яка властива саме листкам цього виду рослин навіть за дії високої температури середовища. Отже, щільність розташування, розміри і форма продихів листків є важливими ендегенними чинниками регуляції продихової провідності інвазійного виду рослин липи повстистої за впливу локальних кліматичних умов.

У серії експериментів нами досліджені особливості накопичення та складу кутикулярних восків у листках рослин липи повстистої, розташованих у різних частинах крони дерев. Сумарний вміст кутикулярних восків в адаптованих до освітлення листках становив $7,52 \text{ мкг/см}^2$, що на 16% перевищувало показник для затінених листків. Кутикулярні воски адаптованих до затінення листків липи повстистої містили значну кількість низькомолекулярних вуглеводнів, які мали короткий час утримання у діапазоні 5–15 хвилин тривалості аналізу (рис. 1.26а). Загальний вміст коротколанцюгових компонентів у восках затінених листків липи повстистої становив 59% сумарної кількості вуглеводнів. Фракція компонентів із середнім часом утримання (від 15 до 25 хвилин тривалості аналізу) і середньою молекулярною масою становила 3,2% сумарного вмісту. Компоненти восків із тривалим часом утримання (від 26 до 52 хвилин тривалості аналізу) складали фракцію високомолекулярних довголанцюгових вуглеводнів, яка охоплювала 34,3% загального вмісту кутикулярних восків затінених листків. Кутикулярні воски адаптованих до умов освітлення листків липи повстистої відрізнялися перерозподілом вмісту фракцій унаслідок збільшення кількості високомолекулярних вуглеводнів (рис. 1.26 б). Нами визначено, що екстракти кутикулярних восків в адаптованих до освітленості листків липи повстистої не містили фракції низькомолекулярних вуглеводнів. Натомість фракція високомолекулярних компонентів була збагачена кількісно і якісно.

Вміст вуглеводнів кутикулярних восків із часом утримання від 26 до 52 хвилин становив 93% їх загальної кількості. Водночас в екстрактах кутикулярних восків адаптованих до інтенсивного освітлення листків липи повстистої нами виявлені високомолекулярні компоненти із часом утримання від 59 до 64 хвилин, які становили 3,1% сумарної кількості і були відсутні в екстрактах адаптованих до затінення листків.



2a
Тривалість аналізу, хв



2б
Тривалість аналізу, хв

Рис. 1.26. Хроматограма вуглеводнів кутикулярних восків у листках рослин липи повстистої, адаптованих до умов затінення (2a) та освітлення (2б). За віссю ординат над кожним із піків наведений час утримання певного компонента

Фракція вуглеводнів із середньою молекулярною масою становила 3,6% загального вмісту, що практично не відрізняється від показника листків, адаптованих до умов затінення. У даному разі адаптація листків липи повстистої до умов інтенсивного освітлення асоційована зі зростанням рівня накопичення кутикулярних восків, суттєвим збільшенням вмісту довголанцюгових компонентів у складі кутикулярних восків та елімінацією низькомолекулярних вуглеводнів.

Отримані результати узгоджуються з даними щодо значного впливу зовнішніх чинників – таких, як сонячна радіація, температура, вологість (Muller, Riederer, 2005) та полютанти (Зубровська, Гришко, 2014), на рівень біосинтезу рослинами кутикулярних восків.

Кутикулярні воски входять до складу кутикули, яка забезпечує первинний захисний бар'єр рослинного організму від дії абіотичних і біотичних стресорів. Поверхневі воски та кутин, який становить собою складний біополімер поліефірного типу, обумовлюють гідрофобні властивості поверхні рослин, а компонентний склад кутикулярних восків рослин є видоспецифічною ознакою (Muller, Riederer, 2005). Кутикулярні воски різних видів рослин містять вільні жирні кислоти, первинні і вторинні спирти, альдегіди, складні ефіри одноосновних кислот й високомолекулярних спиртів та гомологічні серії довголанцюгових аліфатичних сполук, серед яких n-алкани з довжиною ланцюга від C_{20} до C_{36} , а також алкілові ефіри від C_{38} до C_{70} (Jetter, Riederer, 2016). Доведено, що в усіх видів рослин мікроструктура і склад кутикулярних восків неоднорідні.

Їх поділяють на інтра- (інтегровані у кутин) та епікутикулярні воски (зовнішній до кутину шар, який може бути видалений механічно).

Інтракутикулярні воски задіяні у виконанні основної фізіологічної функції кутикули – обмеженні позапродихової транспірації (Buschhaus et al., 2007). Роль епікутикулярних восків на цей час недостатньо з'ясована, хоча вони регулюють процеси змочування, самоочищення й відбиття світла кутикулою, беруть участь у взаємодії рослин із комахами (Muller, Riederer, 2005).

Компонентний склад епікутикулярних восків обумовлює різну стійкість ад- і абаксіальної поверхні листків рослин *Lolium perenne* до збудника мучнистої роси (Ringelman et al., 2009). Виявлені нами в листках липи повстистої достовірні відмінності складу кутикулярних восків

підтверджують наявність ефективних механізмів його регуляції залежно від умов середовища.

Останнім часом такі механізми активно вивчають, зокрема встановлено, що процеси синтезу кутикули контролюються складною регуляторною мережею (Yets and Rose, 2013). Кутикулу розглядають як модифікацію клітинної стінки епідерми, яка виконує не просто бар'єрну функцію, а здійснює динамічний захист рослин, що включає сигнальні ланцюги та ефекторні молекули. У складі кутикули листків *Ficus elastica* виявлено значну кількість кальцію, бору та кремнію, наявність яких характерна для клітинних стінок рослин і підтверджує інтерпретацію кутикули як зовнішньої зони епідермальних клітинних стінок (Guzman-Delgado et al., 2016).

Аналіз літературних джерел вказує на недостатньо досліджений взаємозв'язок складу кутикулярних восків із процесами росту та розвитку рослин. З'ясовано, що в мутантних рослин рису зі зниженою кількістю довголанцюгових компонентів у кутикулярних восках формувались укорочені пагони з аномальним зовнішнім шаром епідермальних клітин, які припиняли ріст невдовзі після проростання (Ito et al., 2011). Припущено, що в адаптованих до умов затінення й освітлення листках липи повстистої особливості складу кутикулярних восків можуть бути опосередковано причетними до змін морфометричних параметрів листків та будови продихового апарату.

Разом з тим обумовлені просторовим розташуванням у кроні дерев локальні рівні освітлення, температури й вологості спричинили значні відмінності у складі кутикулярних восків липи повстистої з тенденцією до збільшення вмісту довголанцюгових компонентів в адаптованих до умов освітлення листках.

Отримані нами результати узгоджуються з уявленням про те, що накопичення поверхневих восків може бути всеохопною відповіддю рослин на мінливі умови середовища (Guo et al., 2015), а збільшення середньої довжини ланцюга вуглеводнів у кутикулярних восках обумовлюється типом вегетації рослин та локальними кліматичними умовами (Duan and He, 2011).

Отже, за умов освітлення збільшується площа листової поверхні і щільність продихів у листках інвазійного адвентивного виду липи

повстистої порівняно із затіненими листками внаслідок адаптації до локальних умов, які визначалися просторовим розташуванням листків у кроні дерев. В адаптованих до умов освітлення листках липи повстистої довжина і ширина продихів зменшуються порівняно із затіненням, що підвищує ефективність регуляції рівня транспірації. Показано, що в адаптованих до умов освітлення листках рослин відбувається зростання накопичення кутикулярних восків та достовірне збільшення сумарного пулу високомолекулярних вуглеводнів у їхньому складі порівняно із затіненими листками. Це свідчить про функціонування ефективних механізмів регуляції біосинтезу кутикулярних восків у процесі адаптації адвентивного виду липи повстистої до локальних умов середовища.

1.3.3.2. Оцінка і передбачення життєвого стану та метаболічної активності *Tilia platyphyllos* L. в посушливому степовому кліматі України

Останніми десятиліттями багато досліджень було зосереджено на ідентифікації тенденцій зміни клімату й передбаченні наслідків їх ефектів на екосистеми. Стосовно Європи основні зміни клімату можуть бути виражені за високими середньолітніми температурами і довготривалими періодами літньої посухи (Scherrer et al., 2011), а також літніми опадами (Frei et al., 2006). Припускають, що зміни в опадах дощів, підвищені температури і посуха можуть впливати на розподіл видів рослин і склад угруповань (Fraser et al., 2008).

Більш драматичні прогнози сфокусовані на ускладненні виживання деревних рослин (Talbi et al., 2015), і навіть на вимиранні популяцій лісів у Європі з низькою екологічною пластичністю (Bussotti et al., 2015). У степовій зоні України термінова необхідність зберегти й розширити рослинні деревні угруповання зумовлена надзвичайно невеликим ареалом природних лісів.

Ролі міських дерев надають особливого значення в індустріальних містах унаслідок їх екологічної соціальної, економічної, естетичної корисності, а також користі для здоров'я людини (Gillner et al., 2015). Крім того, склад угруповань дерев обмежений у фітоценозах м. Дніпро через невідповідність клімату й антропогенного навантаження. Насаджені деревні угруповання були створені штучно, включаючи як місцеві, так і

успішно інтродуковані види. Зокрема, рід *Tilia* представлений *T. cordata* Mill, яка є автохтонним видом у деревній флорі Степової зони й інтродукованими видами *T. amurensis*, *T. platyphyllos* Scop. (широколиста липа), а також *T. tomentosa* Moench і *T. x europea* L. Усі види роду *Tilia* є високодекоративними деревами з густою кроною і широкою поверхнею листків; липові дерева здатні забезпечити естетичний вигляд і комфортабельний мікроклімат у місцях відпочинку людей. Крім того, *T. platyphyllos* здатна акумулювати деякі важкі метали (Marković et al., 2013) і ртуть (Kowalski et al., 2016).

Дерева *T. platyphyllos* досить поширені в насадженнях парків і на вулицях міст у помірних зонах унаслідок їх високої декоративності. Довговічні види липи охарактеризовані як види з помірною чутливістю до посухи (Scherrer et al., 2011) й ефективним фотосинтезом (Gillner et al., 2015) у міських умовах Центральної Європи.

Очікувані наслідки зміни клімату можуть бути дуже жорсткими для видів дерев в аридних регіонах (Talbi et al., 2015). У цьому контексті передбачення життєвості деревних видів унаслідок підвищення аридності є виправданим. Згідно з Bussotti et al. (2015), успішні генотипи дерев повинні в першу чергу мати адаптаційну здатність до посухи, яка може відображатися в варіації морфологічного, фізіологічного й фенологічного рівня.

Встановлено (Bahuguna, Jagadish, 2015), що рослини мають термальні сенсори для програмування рівня метаболізму та забезпечення акліматії до короткотривалих флуктуацій або адаптації до поступової зміни температури. Отже, вивчення внутрішньовидових морфологічних і метаболічних варіацій у несприятливих умовах навколишнього середовища є актуальним.

Метою нашого дослідження було виявлення варіабельності морфологічних і метаболічних особливостей *T. platyphyllos* для того, щоб оцінити адаптаційну здатність видів до несприятливих впливів довкілля й спрогнозувати можливість виживання в урбанізованому середовищі рослинних угруповань при змінах клімату.

Дослідження здійснювалися в урбофітоценозах м. Дніпро (Степова зона України). Степовий клімат є континентальним із різкими флуктуаціями температури, нестабільною вологістю та періодами сезонної посухи, що супроводжується високою температурою й суховіями. Річна

кількість випаровування перевищує опади в 2–3 рази, тому що середні річні опади становлять 472 мм, у той час як у посушливі роки 250 мм. Крім того, успішність розвитку міських дерев ускладнюється через забруднення міського середовища промислово-транспортними емісіями. Досліджувані ділянки локалізовані в чотирьох насадженнях рослинних угруповань, в яких *T. platyphyllos* Scop. (широколиста липа) інтродукована 50–55 років назад (рис. 1.27). Ділянки 1, 2, 3 і 4 локалізовані на території парку «Парк дружби народів» (48°32'04.22" – 48°31'56.13"N, 35°05'15.91" – 35°06'00.45"E), який розташований на північно-західному передмісті м. Дніпро і займає площу 93,7 га. Створений в 60-ті роки минулого століття, парк практично недоглянутий останні 20 років. Тепер деревна рослинність представлена 61 видом дерев і чагарників з домінуванням дерев *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Ulmus minor* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Tilia platyphyllos* Scop., *Populus alba* L., *Gleditzia triacanthos* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Acer pseudoplatanus* L., *Phellodendron amurense* Rupr. Herein, *T. Platyphyllos*.



Рис. 1.27. Досліджувані області урбофітоценозів у м. Дніпро (Україна) (Lykholat et al., 2017)

Ці види ростуть у другому ярусі і з того часу були затінені. До того ж навколо старих довговічних дерев липи виявлено підлісок 5–7-річного віку. Одна сторона парку суміжна з магістраллю з беззупинним міжміським важким пасажирським і грузовим транспортом. Чотири вивчені ділянки були вибрані на відстані 20, 270, 660 і 965 м від автошляху (ділянки 1, 2, 3 і 4 відповідно) (рис. 1.27). Розташування ділянок 5–7 показано на рис. 1.27. Ділянка 5 знаходиться на території Ботанічного

саду Дніпровського національного університету (48°26'14.09"N, 35°02'35.11"E) і розглядається як потенціальний контроль через низький рівень забруднення. Тут дерева *T. platyphyllos* були висаджені як моновидові угруповання, незахищені від сонячних променів. Ділянка 6 розташована вздовж узбіччя пр. Гагаріна (48°25'49.75"N, 35°02'27.19"E), де окремі дерева *T. platyphyllos* зазнають хронічного впливу викидів пасажирського транспорту та сонячних променів. Ділянка 7 локалізована в сквері «20-та річниця Дня Перемоги» (48°25'53.92"N, 35°01'00.22"E). Площа цього скверу битько 2,0 га, оточена з усіх боків грузовими автомагістралями (рис. 1.27).

Угруповання деревних рослин представлені *A. platanoides*, *R. pseudoacacia*, *F. excelsior*, *U. minor*, *T. platyphyllos*, *Betula pendula* Roth, *A. negundo*, *G. triacanthos*. Тут довговічні липові дерева ростуть у другому ярусі в тіні й зазнають хронічної дії поллютантів.

Дані про склад деревних угруповань на досліджених ділянках отримані протягом травня-червня 2016 р. Листки *T. platyphyllos* зібрані в ясну суху погоду в середині червня 2016 р. від 5–7-річних дерев одночасно з кожної вивченої ділянки. У листках, у яких визначали морфометричні показники й підраховували продихи, розміщували в пластикові пляшки, а другу частину листя одразу ж заморожували для біохімічних аналізів.

Виміри щільності продихів здійснювали згідно з Grant and Vatnick (2004), використовуючи світловий мікроскоп Carl Zeiss Jena. Вміст хлорофілів (*Chl a*, *Chl b* і значення загального хлорофілу) визначали за методом Winternans і De Mots (1965) в етанольних екстрактах листків дерев. Глутатіон-S-трансферазу оцінювали за допомогою 1-хлоро-2,4-дінітробензин (CDNB) як субстрату за методом Habig et al. (1974). Визначення вмісту відновленого глутатіону (GSH) базувалося на спектрофотометричній реєстрації реакції за допомогою 5,5'-дітіобіс-2-нітробензойної кислоти (DTNB, реагент Елмана) відповідно до метода Anderson (1985) у модифікації.

Вміст загального глутатіону визначали за такою самою процедурою після відновлення окисненого глутатіону в безбілкових екстрактах, використовуючи порошковий цинк (20 мг/мл зразка) як описано Woodward і Fry (1932). Вміст окисненого глутатіону (GSSG) визначали за різницею між загальним глутатіоном і GSH, зменшуючи у два рази.

Активність каталази (CAT) визначали за Goth (1991), активність гваякол-пероксидази (GPOD) – за методом Ranieri et al. (2001), як зазначено раніше (Lykholat et al., 2016).

Варіабельність морфометричних показників, щільності продихів і вміст хлорофілу виявили в листках *T. platyphyllos* залежно від локальних енвайроментальних умов, як показано в табл. 1.21.

Таблиця 1.21

Ефект локальних умов навколишнього середовища на ріст і вміст хлорофілу в листках *T. platyphyllos* ($M \pm SD$) (Lykholat et al., 2016d)

Параметри, одиниці	Номери ділянок і локальних умов довкілля						
	1	2	3	4	5	6	7
	затінення; значне забруднення	Затінення; значне забруднення	Затінення; помірне забруднення	Затінення; незначне забруднення	світло; низьке забруднення	світло; значне забруднення	Затінення; значне забруднення
Площа поверхні листків, cm^2 ($n = 30$)	40.9±11.0	41.5±10.8	44.3±12.9	55.7±14.5	100.9±21.1	72.1±13.7	69.5±12.1
СВ листя /площа поверхні, mg/cm^2	1.16±0.09	0.84±0.21	0.83±0.09	0.68±0.12	0.92±0.23	0.96±0.31	0.81±0.11
Щільність продихів, одиниці на mm^2	452±18	442±9	393±12	337±14	302±14	440±9	395±11
Загальний хлорофіл, mg/g СВ	3.25±0.14	3.87±0.14	3.82±0.12	3.47±0.14	3.87±0.13	3.85±0.15	3.45±0.13
Chla/Chlb	4.00	3.10	3.80	4.20	3.65	3.68	4.21

Досягнувши максимуму в умовному контролі, площа поверхні листя *T. platyphyllos* зменшувалась як на найбільш забруднених ділянках 1, 6 і 7 (60, 29 і 31% нижче за контроль, $P < 0,05$), так і на вільних від забруднення у затінених листках (45 і 56%, на ділянках 3 і 4 відповідно, $P < 0,05$).

Подібні відмінності за площею листків були виявлені Gillner et al. (2015) в адаптованих до освітлення і в затінених листках вуличних дерев. Навпаки, щільність продихів, мінімальна в контрольному листі липи, помітно підвищувалася (в діапазоні 12–50%, $P < 0,05$) як в освітлених, так і в затінених листках за дії полютантів. Результати узгоджуються з даними Carins et al. (2013), які свідчать, що пластичність розміру листя може забезпечувати ефективну аклімацію продихової провідності до контрастних за випаровуванням умов сонячного освітлення і затінення.

До того ж передомінантна продихова щільність у відносно більш забруднених й освітлених листках узгоджується з висновком Fraser et al. (2008) про те, що найвища щільність продихів буде пов'язана із сильним стресом.

У нашому дослідженні висока кореляція ($r = -0,66$) між площею поверхні листка і щільністю продихів, скоріш за все, вказує на координованість фізіологічних особливостей зміни в листках липи, залежно від підвищення рівня освітленості та забруднення.

Це припущення знаходиться в одній площині з даними про продихову регуляцію як ефективну короткотермінову динамічну адаптацію *T. platyphyllos* до водного стресу (Breda et al., 2006). Товщина контрольних листків липи була підвищена через потужний вплив забруднення як у затінених, так і в освітлених листках (25 і 11% для ділянок 1 і 6 відповідно, $P < 0,05$). Результати збігаються з даними Sperlich et al. (2015) про жорстку посуху, яка індукувала підвищення маси листків на (одиницю площі); а також це пояснювалося процесами лігніфікації за впливу стресорних умов (Ranieri et al., 2001). Високий загальний вміст хлорофілу виявлено не тільки в контрольних листках *T. platyphyllos*, а й у затінених та освітлених листках на забруднених ділянках; найнижчі рівні хлорофілу (16 і 11% нижче контролю, $P < 0,05$) зафіксовано в затінених листках на найзабрудненіших ділянках 1 і 7 відповідно (табл. 1.21). У той самий час відношення *Chla/Chlb* підвищувалось у контролі в усіх листках липи, за винятком листків з ділянки 2. Отримані результати вказують на

внутрішньовидову специфічність відмінностей у швидкості фотосинтезу в листках широколистої липи, пов'язану з локальними умовами навколишнього середовища. Мінливість фотосинтетичного процесу дозволяє їм пристосовуватися до водного стресу (Aranda et al., 2015), а також при сезонній аклімації до посухи в освітлених сонцем і затінених листках (Sperlich et al., 2015).

Вміст загального глутатіону був вищим у листках *T. platyphyllos* на найбільш забруднених ділянках 1, 6 і 7 (відповідно, на 7, 15 і 7% вище за контроль, $P < 0,05$), як показано на рис. 1.28 (a).

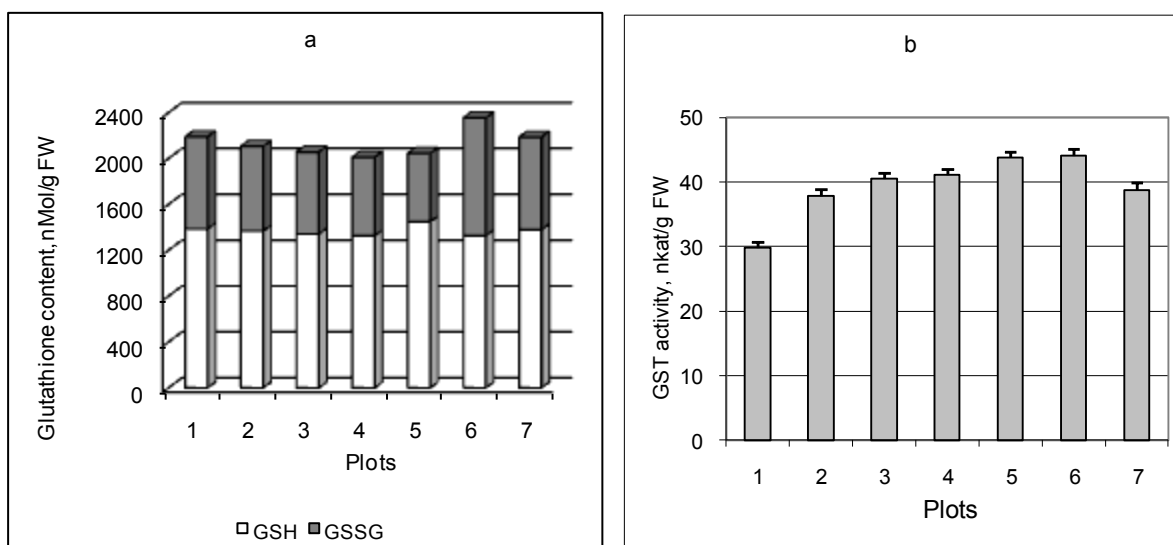


Рис. 1.28. Вплив локальних умов на вміст глутатіону листків *T. platyphyllos* (a) та активність глутатіон-S-трансферази (b). Ділянки 1, 2, 7 – затінені й дуже забруднені; ділянка 3 – затінена й помірно забруднена; ділянка 4 – затінена й мало забруднена; ділянка 5 – освітлена й низько забруднена (контроль); ділянка 6 – освітлена й дуже забруднена (Lykholat et al., 2016)

Крім того, пул редукованого глутатіону був вищим у контрольних листках і зниженим в усіх інших випадках (4–8%). Відношення GSH/GSSG у контролі, (що дорівнювало 2,4), було також редуковане в листках дерев на всіх забруднених ділянках, досягти мінімуму (1,3) на ділянці 6.

Варіювання глутатіонового редокс – стану в зрілому листі липи означає пристосування до локальних умов довкілля й у цілому відображає адаптивну здатність.

Активність GST була пригніченою в затінених листках на забруднених ділянках (у діапазоні 11–32% нижче від контрольного рівня), однак не в освітлених забруднених листках (рис. 1.28b).

Глутатіон-S-трансфераза є великою родиною ензимів, які каталізують реакцію кон'югації GSH з різними ксенобіотиками, забезпечуючи їх детоксифікацію (Edwards et al., 2000). Зменшення активності захисного ферменту в листках *T. platiphylos* може бути пов'язане з їх інгібуванням завдяки впливу надлишку поллютантів, а також у затінених листках.

Багаторівнева захисна система забезпечується також неензиматичним шляхом детоксифікації поллютантів, включаючи пряму кон'югацію з редукованим глутатіоном (Noctor et al., 2002). Очевидно, що підвищена акумуляція глутатіону може відігравати компенсаторну роль у нейтралізації токсикантів у разі інгібування ензиматичного шляху в затінених листках на забруднених ділянках. У той самий час функціонування глутатіон-залежної системи в освітлених сонцем листках *T. platyphyllos* на забруднених територія необхідно вивчати більш докладно.

У наших дослідженнях активність каталази і гваякол-пероксидази була вищою в освітлених листках липи на забрудненій ділянці 6 (табл. 1.22).

Таблиця 1.22

Ефект локальних умов навколишнього середовища на активність каталази і гваякол-пероксидази в листках *T. platyphyllos* (M ± SD) (Lykholat et al., 2016^d)

Ензим, одини- ці	Plot numbers and local environmental conditions						
	1	2	3	4	5	6	7
	затінен- ня; значне забрудне ння	затінен- ня; значне забрудне ння	затінен- ня; помірне забрудне ння	затінен- ня; незначне забрудне ння	світло; низьке забрудне ння	світло; значне забрудне ння	затінен- ня; значне забрудне ння
CAT, мкМН ₂ O ₂ / с·г СВ	9.55± 0.9	7.94± 0.7	7.52± 0.8	6.48± 0.6	19.65± 1.8	0.78± 1.7	4.85± 0.5
GPOD, мкМ/с ·г СВ	40.21± 2.6	33.07± 1.4	36.86± 3.8	29.14± 1.3	38.76± 2.3	53.33± 2.8	10.64± 1.1

Активність САТ у затінених листках *T. platyphyllos* була суттєво знижена відносно умовного контролю (у діапазоні 51–67%) на всіх ділянках, особливо на ділянці 7. Одержані результати узгоджуються з раніше отриманими (Lykholat et al., 2016^c) щодо каталазної активації в листках дуба і ясеня при вивченні ефектів фотореспірації, викликаной

підвищеними температурою і освітленням. Крім того, низький рівень активності каталази в затінених листках липи не може розглядатися як доказ недостатньо активної елімінації пероксиду водню.

Труднощі в оцінці ролі каталази полягають у комплексності й надлишковості антиоксидантної системи рослин (Mhamdi et al., 2010).

У будь-якому разі, внутрішньовидова мінливість активності каталази є, безперечно, важливим елементом в адаптивній здатності *T. platyphyllos*.

Активність гваякол-пероксидази підвищувалася як у затінених, так і освітлених сонцем листках липи на забруднених ділянках 1 (недостовірна відмінність) і 6 (на 38%, $P < 0,05$), у той час як на всіх інших ділянках спостерігалось пригнічення активності ферменту порівняно з контролем (ділянка 5) (табл. 1.22).

Результати відображають складність ролі пероксидази у фізіологічних процесах, як засвідчує низка робіт (Ranieri et al., 2001; Lee et al., 2007), стрес-індукована активація пероксидази може бути пов'язана з процесами лігніфікації більшою мірою, ніж із захистом від оксидативного стресу. Зважаючи на підвищення товщини листків липи, знайденої на ділянках 1 і 6 (табл. 1.22), ми можемо дійти висновку, що збільшення лігніфікації є адаптивною відповіддю на рівень освітленості, не беручи до уваги забруднення.

Отже, зазначається, широкий діапазон внутрішньовидової варіабельності морфологічних і метаболічних рис у листках *T. platyphyllos*, індукованих локальними умовами навколишнього середовища. Полютант-індуковане зменшення площі листка було більш помітним у затінених листках, у той час як товщина листка і продихова провідність були більш пригнічені в освітлених листках на забруднених ділянках. Сонячно опромінені забруднені листки містять більшу кількість загального хлорофілу, у той час як затінені листки акумулювали більше хлорофілу *a*. Освітлені забруднені листки мають найвищий пул глутатіону разом із низьким редокс – станом глутатіону. Полютант-індукована активація глутатіон-S-трансферази, гваякол-пероксидази і каталази була вищою в сонячно опромінених листках липи.

Порівняльний аналіз особливостей освітлених і затінених листків, за винятком забруднення, дозволив передбачити відповіді *T. platyphyllos* на підвищену інтенсивність світла та температури.

Припущено, що адаптивні зміни можуть зумовлювати підвищення значень площі і товщини листка, але зменшення щільності продохів, підвищення вмісту загального хлорофілу і підвищення хлорофілу *b*, зростання редокс – стану глутатіону, незважаючи на невелике підвищення загального пулу глутатіону; помірну активацію пероксидази з подальшим підвищенням лігніфікації; багатократне підвищення активності каталази, що може знижувати негативний ефект фотореспірації.

Отримані результати дозволяють передбачити, що при змінах клімату умови виживання дерев *T. platyphyllos* у Степовій зоні будуть більш сприятливі, ніж негативні.

1.3.4. Експресивність пероксидази листків інтродукованих видів роду *Chaenomeles* Lindl. різного географічного походження протягом вегетації за посушливих умов Степу

Для збереження біологічного різноманіття й розширення видів цінних сільськогосподарських рослин значний інтерес становить інтродукція нетрадиційних плодових культур (Convention, 2012; Клименко, 2007; Єрмаков, 1999; Клименко і співав., 2010; Меженский, 2005; Сорокопудов и соавт., 2013). У цю групу входять представники роду Хеномелес (*Chaenomeles* Lindl.). Їхні плоди багаті на пектини, органічні кислоти, вітаміни С, В₁, В₂, Р, мікроелементи фосфор, калій і кальцій (Петрова, 1986; Yang et al., 2009). Японська айва – дуже корисний продукт для дієтичного харчування, не містить жирів, натрію і холестерину, при цьому в неї багато органічних волокон і купруму (Songet al., 2007).

Природні ареали хеномелісів розташовані в гірських районах Південно-Східної (*Ch. cathayensis*) і Східної (*Ch. japonica*, *Ch. speciosa*) Азії. *Ch. x superba* є продуктом природної гібридизації *Ch. japonica* і *Ch. speciosa*.

Основною закономірністю формування клімату цих регіонів є мусонна циркуляція, яка створює різницю між вологим теплим і сухим холодним сезонами. Сухими сезонами є зима і весна, вологими – літо і осінь.

На відміну від кліматичних умов природних місць існування хеномелесів, умови степової зони України характеризуються недостатнім вологозабезпеченням на тлі високих температур повітря влітку і ранньої

осені, що є вагомим обмежувальним фактором для інтродукції рослин.

Процес адаптації рослин до несприятливих умов супроводжується появою специфічних і неспецифічних реакцій на всіх рівнях структурної організації (Боброва зі співав., 2010; Mittler, 2002). Їх прояв контролюється одночасною дією численних регуляторних механізмів, одним з яких є динаміка активності ферментів антиоксидантної системи (Лихолат зі співав., 2015; Россихіна зі співав., 2011; Verslues et al., 2006; Колупаєв, Карпец, 2010; Кучеренко, Капустян, 2004). Особливий інтерес становить активність та ізоферментний склад пероксидази (Biryuk, 2002; Chaves, Oliveira, 2004). Це неспецифічний універсальний ензим із широким спектром дії. Вона забезпечує оптимальний перебіг окисно-відновних процесів, бере участь у процесах дихання, метаболізмі білків, фітогормонів, разом з іншими ферментами антиоксидантного захисту знешкоджує активні форми кисню й забезпечує комплексний захист біополімерів (Чиркова, 2002; Gulen, 2004). В умовах посушливого клімату цілеспрямовані дослідження метаболізму рослин за дії гідротермічного стресу набувають особливої актуальності (Almeselmani et al., 2006; Миннибаева, 2003). Відомо, що в найбільш стійких видів рослин підвищується активність ферментів у несприятливих умовах. Це може відбуватися внаслідок посилення активності окремих компонентів системи або цілого комплексу (Садвакасова, Кунаєва, 1987; Haluskova et al., 2009). Як бачимо, вивчення функціонування пероксидазного комплексу у вегетативних органах хеномелесів дозволяє оцінити рівень їх стійкості в умовах інтродукції.

Об'єктами дослідження були чотири види хеномелесу (*Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl., *Ch. speciosa* (Sweet) Nak., *Ch. cathayensis* (Hemsl.) Schneid., *Ch. x superba* (Frahm) Red.), інтродуковані в Ботанічному саду Дніпровського національного університету ім. О. Гончара.

Для дослідження відбиралися листки рослин. Відбір здійснювали протягом вегетаційного сезону з одновікових рослин, у межах одної дослідної ділянки.

Прояв механізмів адаптації й потенціалу стійкості рослин можна дослідити тільки за дії стресових факторів. Одним з них для інтродукованих видів можна вважати природні умови степової зони України (рис. 1.27).

Водний дефіцит, викликаний частими посухами і високою температурою повітря протягом майже всього вегетаційного періоду, здатний призвести до дисбалансу у функціонуванні рослинного організму. Індикатором реакції рослин на фактори довкілля є активність пероксидази. Стадії онтогенезу також впливають на даний показник (Андреева, 1988).

Усі вивчені види хеномелесу мають подібний тип сезонного розвитку. Весняне розпускання бруньок починається у квітні, цвітіння триває від кінця квітня до кінця травня. Період досягання плодів – з останньої декади вересня до кінця жовтня.

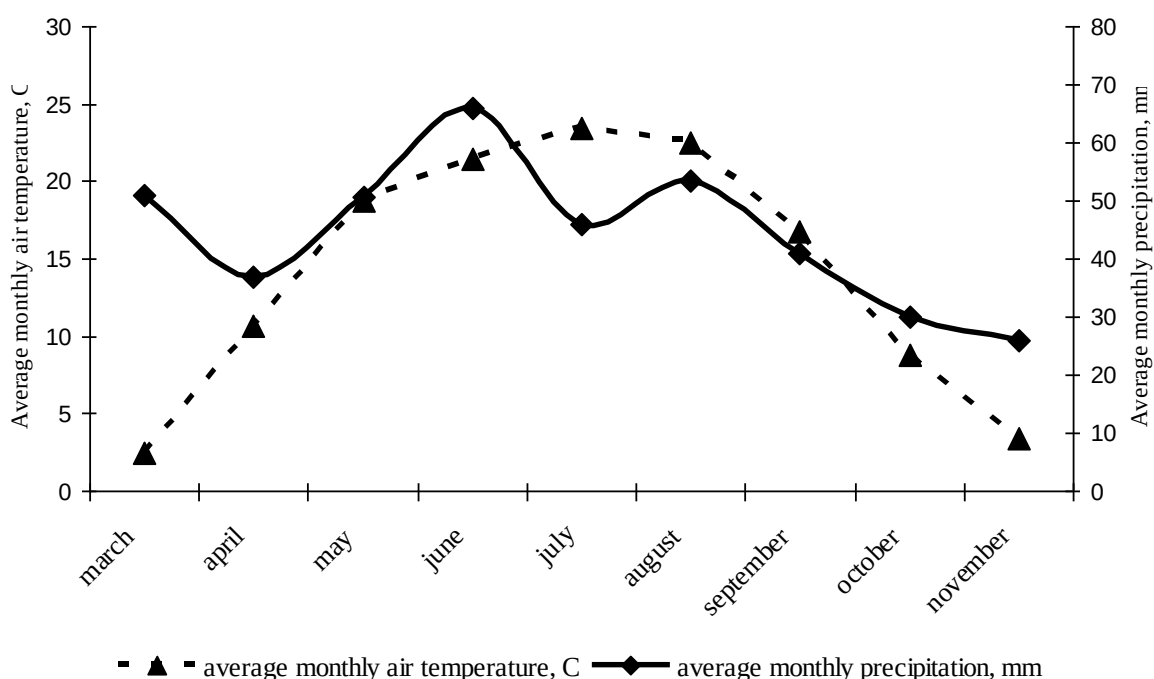


Рис. 1.29. Середньомісячні показники температури повітря і кількості опадів по м. Дніпро за 5 років (2011–2015) (Prisedsky et al., 2017)

Визначено, що у *Ch. speciosa* і *Ch. cathayensis* найвищою активність пероксидази в органах, асимілюють проявляється є у травні – у фазі активного росту і цвітіння (рис. 1.30).

У *Ch. japonica* и *Ch. x superba* в цей період активність ензиму була середньою. Різні рівні активності ферментної системи можуть бути суто індивідуальними показниками для різних видів хеномелесу.

Слід зазначити, що найбільш високі значення активності ферменту притаманні *Ch. speciosa* і *Ch. cathayensis*, які порівняно недавно інтродуковані в умови регіону.

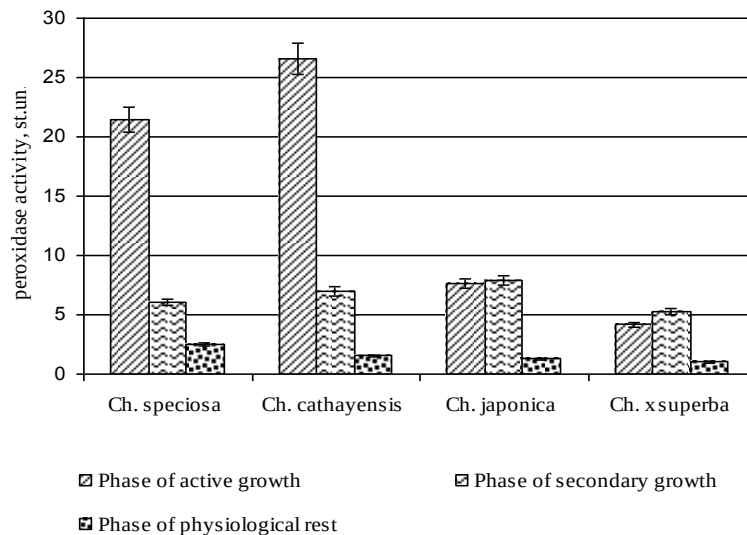


Рис. 1.30. Активність пероксидази в органах, що асимілюють різних видів айви японської (*Chenomeles*) протягом вегетаційного періоду (Prisedsky et al., 2017)

До середини вегетації (фаза вторинного росту) засвідчувалося різке падіння активності пероксидази у *Ch. speciosa* (у три рази) і у *Ch. cathayensis* (у чотири рази). Цей період, як правило, збігається з найбільш несприятливим гідротермічним режимом, що, можливо, і визначило різкий дисбаланс у функціонуванні ферменту. Натомість у двох інших видів хеномелесу зафіксовано підвищення активності пероксидази: у *Ch. japonica* незначне (на 3%), а у *Ch. x superba* більш суттєве (на 27%).

Мінімальних значень активності ензиму досягає у фазі фізіологічного спокою в усіх вивчених видів хеномелесу. Зниження активності ферменту до кінця вегетації пояснюється зниженням інтенсивності метаболічних процесів у рослинному організмі й підготовкою до зимового спокою. Отримані результати узгоджуються з даними інших робіт, присвячених інтродукції деревно-чагарникових рослин (Петровская-Баранова, 1983; Зайцева, Долгова, 2010).

За дії несприятливих факторів зміни активності пероксидази можуть відбуватися як за рахунок вже існуючих ізоферментів, так і за рахунок синтезу нових форм. Ізоферменти, що мають різні фізико-хімічні властивості, розширюють у такий спосіб адаптивні можливості організму та підвищують його екологічну пластичність (Lagrimini et al., 1990; Попкова, 2006). Дослідження ізоферментного складу пероксидази різних видів хеномелесів дозволило дійти висновку про видоспецифічність цього показника (рис. 1.31).

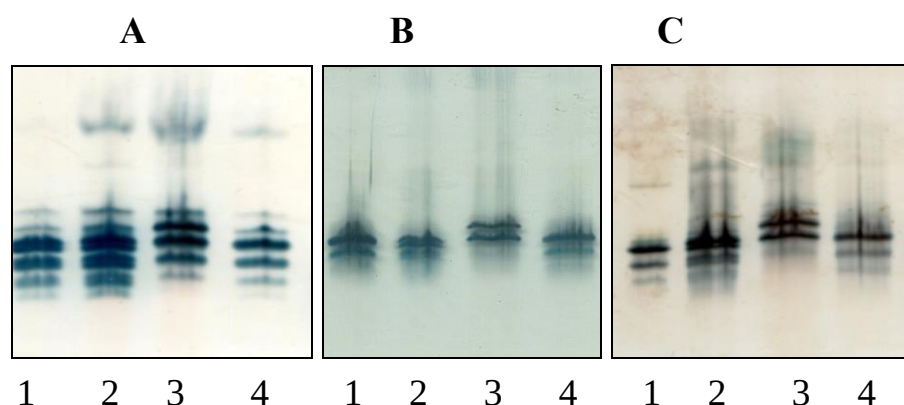


Рис. 1.31. IEF-PAGE аналіз пероксидазної системи асиміляційних органів різних видів айви японської (*Chaenomeles L.*) протягом різних періодів вегетації (А – фаза активного росту і цвітіння; В – фаза вторинного росту і визрівання пагонів; С – фаза фізіологічного спокою):
1 – *Ch. japonica*; 2 – *Ch. speciosa*; 3 – *Ch. cathayensis*;
4 – *Ch. × superba* (Prisedsky et al., 2017)

У період активного росту і цвітіння для *Ch. japonica* характерна наявність шести компонентів, діапазон яких знаходиться в межах 3,80–4,70 (табл. 1.23). Максимальна активність пероксидази зосереджена в зоні pI 4,30. Для *Ch. speciosa* і *Ch. cathayensis* зареєстровано вісім компонентів, діапазон рН яких знаходиться в межах 3,80–5,20. У зоні з pI 4,30 зафіксовано максимальну активність пероксидази, а в зонах з pI 5,05 і 5,20 – мінімальну.

Таблиця 1.23

Інтенсивність ізоензимів пероксидази в органах різних видів роду *Chaenomeles*, що асимілюють (фаза активного росту і цвітіння) (Prisedsky et al., 2017)

Значення pI	Види роду <i>Chaenomeles</i> Lindl.			
	<i>Ch. japonica</i>	<i>Ch. speciosa</i>	<i>Ch. cathayensis</i>	<i>Ch. x superba</i>
3,80	+	+	сл.	сл.
3,90	++	++	+	+
4,05	+++	+++	-	-
4,10	-	-	++	++
4,30	++++	++++	++++	+++
4,48	+	+	+++	-
4,50	-	-	-	+
4,70	+	+	++	-
4,75	-	-	-	сл.
5,05	-	сл.	сл.	сл.
5,20	-	сл.	сл.	-

Інтенсивність забарвлення ізопероксидаз.: «сл.» – сліди; «+» – дуже слабка; «++» – слабка; «+++» – сильна; «++++» – дуже сильна.

Слід звернути увагу на те, що в рослинному матеріалі *Ch. cathaensis* компонент із значенням pI 3,80 знаходяться в слідових кількостях. У виду *Ch. x superba* визначено сім ізоформ у діапазоні рН 3,80–5,05, одна з яких характерна також для *Ch. speciosa*. Встановлено відсутність компонентів із показниками pI 4,05; 4,48; 4,70 і появу ізоформи зі значенням pI 4,50.

У середині вегетації виявлено редукцію кількості ізоформ для всіх досліджених видів. Визначено відсутність компонентів зі значенням pI 5,10 у рослинному матеріалі *Ch. cathaensis* и *Ch. x superba*, а зі значенням pI 5,15 – у *Ch. japonica* и *Ch. speciosa*, а також появу ізоформи з pI 5,21 у *Ch. cathaensis* (табл. 1.24). Максимальну активність пероксидази визначено в зоні значення pI 5,29 в усіх досліджених видів.

Таблиця 1.24

Значення ізоелектричних точок (pI) ізоензимів пероксидази в органах різних видів роду *Chaenomeles*, що асимілюють (фаза вторинного росту) (Prisedsky et al., 2017)

Значення pI	Види роду <i>Chaenomeles</i> Lindl.			
	<i>Ch. japonica</i>	<i>Ch. speciosa</i>	<i>Ch. Cathaensis</i>	<i>Ch. x superba</i>
5,05	-	сл.	-	-
5,10	++	+	-	-
5,15	-	-	сл.	++
5,20	++++	++++	+++	+++
5,21	-	-	+++	-

Примітка: позначки – як до табл. 1.23.

Слід зазначити, що в період несприятливого гідротермічного режиму відбувається зсув рН у бік менш кислих ізопероксидаз.

У вересні також зафіксовано зміни ізоферменного складу пероксидазної системи. Більшість компонентів знаходиться в слідових кількостях, що відповідає даним про загальне зниження активності пероксидази в цей період (табл. 1.25).

Так, максимальна активність засвідчується в зоні значення pI 4,80 для всіх досліджених видів, крім *Ch. cathaensis*, у якого проявлялась висока активність пероксидази в зонах з pI 4,90 і 4,95. Ізоформи зі значеннями pI 4,90 і 5,23 були притаманні тільки цьому виду. У *Ch. x superba* ізопероксидаза зі значенням pI 4,95 виявлена в слідових кількостях. У рослинному матеріалі *Ch. japonica* и *Ch. speciosa* стабільними були компоненти в діапазоні рН 4,27–4,60.

У ферментному спектрі листків *Ch. speciosa* визначено ізоформу з pI 5,00, яка відсутня в інших видів хеномелесів.

Таблиця 1.25

Значення ізоелектричних точок (pI) ізоензимів пероксидази в органах різних видів роду *Chaenomeles*, що асимілюють (фаза фізіологічного спокою) (Prisedsky et al., 2017)

Values of pI	Species of <i>Chaenomeles</i> Lindl.			
	<i>Ch. japonica</i>	<i>Ch. speciosa</i>	<i>Ch. Cathaensis</i>	<i>Ch. x superba</i>
4,27	сл.	сл.	-	-
4,50	сл.	сл.	-	сл.
4,60	+	+	-	-
4,75	-	-	-	+
4,80	++	+++	сл.	++
4,90	-	-	+++	-
4,95	-	-	+++	сл.
5,00	-	сл.	-	-
5,10	сл.	-	-	-
5,18	-	сл.	сл.	-
5,23	-	-	сл.	-

Примітка: позначки – як до табл. 1.23.

Отже, дослідження показали наявність великої кількості ізоформ пероксидази у фазу активного росту і цвітіння, що свідчить про інтенсивні метаболічні процеси у вегетативних органах хеномелесів у цей період. Однак висока активність ферменту у видів *Ch. speciosa* і *Ch. cathaensis* може свідчити не тільки про видоспецифічність й про великі витрати енергії для підтримання гомеостазу рослини. Несприятливий гідротермічний режим призводить до різкого дисбалансу у функціонуванні пероксидази цих видів. Водночас у *Ch. japonica* і *Ch. x superba*, незважаючи на меншу кількість ізоензимів, загальна активність пероксидази підвищується, що свідчить про адаптацію цих рослин до стресових факторів. На основі вивчених показників можна стверджувати, що більш стійкими до умов степової зони України є *Ch. japonica* и *Ch. x superba*. Середньостійкими є види *Ch. speciosa* і *Ch. cathaensis*. Для їх успішного вирощування в регіоні необхідно використовувати додаткові агротехнічні прийоми.

РОЗДІЛ 2

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА АДАПТАЦІЯ АБОРИГЕННИХ І АДВЕНТИВНИХ ВИДІВ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН В УМОВАХ АНТРОПОГЕННОГО ТИСКУ І ПОСУШЛИВИХ УМОВ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

2.1. Функціонування антиоксидантної системи деревних рослин в умовах антропогенного навантаження

Екологічний стан фітоценозів м. Дніпро визначається як природними, так і антропогенними чинниками внаслідок функціонування численних промислових підприємств і транспортного потоку, які постачають у навколишнє середовище велику кількість забруднювальних речовин, у тому числі важких металів, пилу, сполук азоту, сірки, похідних фенолу тощо (Павлов, 1999), до яких рослини еволюційно не пристосовані. Встановлено, що ці фактори звужують межі толерантності рослин, тобто зменшують їхню стійкість до природних факторів (температури, вологості, шкідників, хвороб тощо). За дії несприятливих умов у клітинах живих організмів розвиваються процеси окиснювального стресу, викликані генерацією активних форм кисню (АФК), які мають високу реакційну здатність і порушують перебіг багатьох важливих процесів у клітині. Наші дослідження підтверджують, що в рослинах окиснювальний стрес виникає як наслідок впливу чинників різної природи – таких, як неорганічні (важкі метали) і органічні (гербіциди) полютанти (Вінниченко і співав., 2012; Хромих, 2012; Феденко зі співав., 2017). Антиоксидантний статус рослин визначається збалансованістю між про- і антиоксидантними реакціями, які відбуваються в рослинній клітині (Россихіна-Галича зі співав., 2014). Антиоксидантна система, яка здійснює нейтралізацію АФК, містить в собі низькомолекулярні небілкові антиоксиданти (глутатіон, аскорбат, каротиноїди тощо) і специфічні ферменти-антиоксиданти (пероксидази, каталаза, СОД тощо). Дослідження особливостей їх функціонування є важливим для розуміння того, як рослини адаптуються до антропогенно зміненого середовища.

Ці знання в майбутньому дозволять вирішувати багато біотехнологічних питань, які стосуються відновлення якості середовища методами фіторемедіації; підвищення продуктивності господарсько-цінних деревно-чагарникових рослин шляхом створення сортів з підвищеним антиоксидантним статусом, що надасть можливість суттєво підвищити їх стресотолерантність за несприятливих умов середовища, а також зберегти біорізноманіття культурних і дикорослих рослин в умовах кліматичних змін і забруднення довкілля.

2.1.1. Стан глутатіон-залежної системи насіння *Aesculus hippocastanum* L.

Вивчення функціонального стану рослин як цілісних систем передбачає виявлення ефектів дії токсикантів протягом онтогенезу, а також впливу на генеративну функцію та властивості насіння. З'ясовано, що за умов хронічної дії промислових викидів у деревних рослин значною мірою знижуються вага та розміри насіння, вміст запасних поживних речовин у насінні та його життєздатність (Tripakti, Khan, 1990). У вегетаційних дослідках встановлено, що високі концентрації важких металів викликають порушення процесу проростання насіння та пошкодження проростків деяких деревних рослин. Виявлено зниження життєздатності та збільшення інтенсивності дихання в насінні *Tagetes erecta* з антропогенно забруднених зон (Пересипкіна, 2007). Зафіксовані значні зміни у функціонуванні системи протеолізу, накопиченні пулу вільних амінокислот у насінні клену гостролистого та гіркокаштану звичайного за дії викидів промислових підприємств й автотранспорту (Філонік, 2007). Встановлено варіювання вмісту, гетерогенності та поліморфізму запасних білків насіння гіркокаштану звичайного, акації білої, представників родів *Quercus*, *Acer*, які росли в забруднених фітоценозах (Шупранова, 2007). У насінні гороху за дії сполук кадмію виявлено порушення клітинного окисно-відновного гомеостазу та суттєві зміни активності ферментів глутатіонового циклу (Smiri et al., 2010).

Однак на сьогодні бракує даних щодо реакції захисних ферментних систем насіння на дію токсикантів. Ми мали на меті дослідити функціонування метаболічного циклу глутатіону в насінні гіркокаштану

звичайного за впливу хронічного антропогенного забруднення та з'ясувати роль глутатіон-залежної системи в адаптації рослин до умов урбанізованого середовища.

Об'єктом дослідження було стигле насіння гіркокаштану звичайного (*Aesculus hippocastanum* L.), яке збирали на ділянках, де рослини зазнавали дії комплексу забрудників різного складу: ділянка 1 (умовний контроль) – територія Ботанічного саду Дніпровського національного університету ім. Олеся Гончара; ділянка 2 – у місцях дії викидів ВАТ «Дніпрошина»; ділянка 3 – у місцях дії викидів ВАТ «Дніпропрес»; ділянка 4 – узбіччя вулиці Героїв Сталінграду з потужним транспортним потоком. Усереднена проба для ділянки формувалась із насіння від 3–5 дерев одного вікового стану, яке висушували за кімнатної температури до постійної ваги. Вміст GSH у насінні визначали за (Некрасова, Киселева, 2008), вимірюючи оптичну гущину реакційної суміші (2 мл 0,4 М трис-буферу, рН 8,9, 1 мл небілкової фракції екстракту, 0,05 мл реактиву Елмана) за довжини хвилі 400 нм до та після інкубування за температури 37° С. Для визначення активності GST за Jakoby (Jakoby, 1985) реакційну суміш, яка містила 1 мл 0,1 М фосфатного буфера (рН 8,0), 0,1 мл 0,02 М розчину GSH і 0,2 мл проби, інкубували 10 хв. За температури 30° С, додавали 0,1 мл розчину 2,4-динітрохлорбензолу (ДНХБ).

Каталітичну активність виражали в наномоль ДНХБ, переробленого за 1 с (нкатал). Активність GR визначали згідно з рекомендаціями Гришко та ін. (Гришко, Сыщиков, 1999), для чого реакційну суміш, яка містила 1 мл фосфатного буфера, 0,1 мл розчину ЕДТА, 0,3 мл розчину окисненого глутатіону (GSSG) та 0,2 мл розчину NADPH, витримували у термостаті, додавали 0,2 мл проби і реєстрували дані за довжини хвилі 340 нм.

Каталітичну активність ферменту виражали у наномоль NADPH, переробленого за 1 с (нкатал).

Статистичну обробку даних, отриманих у трьох аналітичних повтореннях, проведено за допомогою програми Microsoft Statistica 6.0, розбіжності між вибірками вважали значущими, якщо $p < 0,05$.

Установлено, що під впливом комплексу забруднювальних речовин вміст відновленого глутатіону в насінні *A. hippocastanum* значно перевищував контрольний рівень GSH (рис. 2.1), особливо в зразках з другої ділянки (у 3,5 разу).

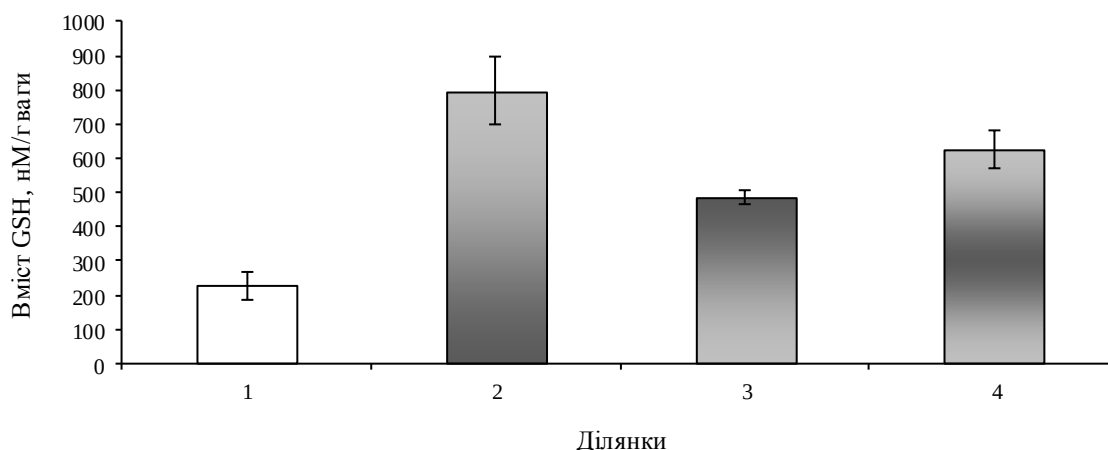


Рис. 2.1. Вміст GSH (нМоль/г ваги) у насінні *A. hippocastanum*:
 1 – ботсад (умовний контроль); 2 – БАТ «Дніпрошина»;
 3 – БАТ «Дніпропрес»; 4 – вул. Героїв Сталінграду (Хромих, 2012)

Відомо, що відновлений глутатіон відіграє важливу роль у підтриманні редокс-статуту рослинних клітин (Rhazi et al., 2003; Potters et al., 2010) і бере участь у забезпеченні резистентності до важких металів та інших абіотичних чинників (Cuypers et al., 2001; Yadava, 2010).

Можна припустити, що суттєве зростання вмісту GSH у насінні гіркокаштану із забруднених ділянок свідчило на користь посилення стійкості клітин насіння до впливу полютантів. Зазначимо, що виявлений вміст GSH за порядком збігся з показниками, установленими для металоакумулювальної рослини *Erica andevalensis* (500–800 нМоль/г сирої ваги), яка здатна адаптуватися до хронічного надлишку сполук металів у ґрунті (Marquez-Garsia et al., 2011).

Імовірно, високий рівень накопичення пулу GSH у насінні гіркокаштану із забруднених екоотопів сприятиме забезпеченню процесів адаптації насінневого потомства рослин до умов середовища. У насінні гіркокаштану звичайного із забруднених ділянок встановлено різке (4,4–5,4 рази відносно контролю) зростання каталітичної активності глутатіон-S-трансферази (рис. 2.2).

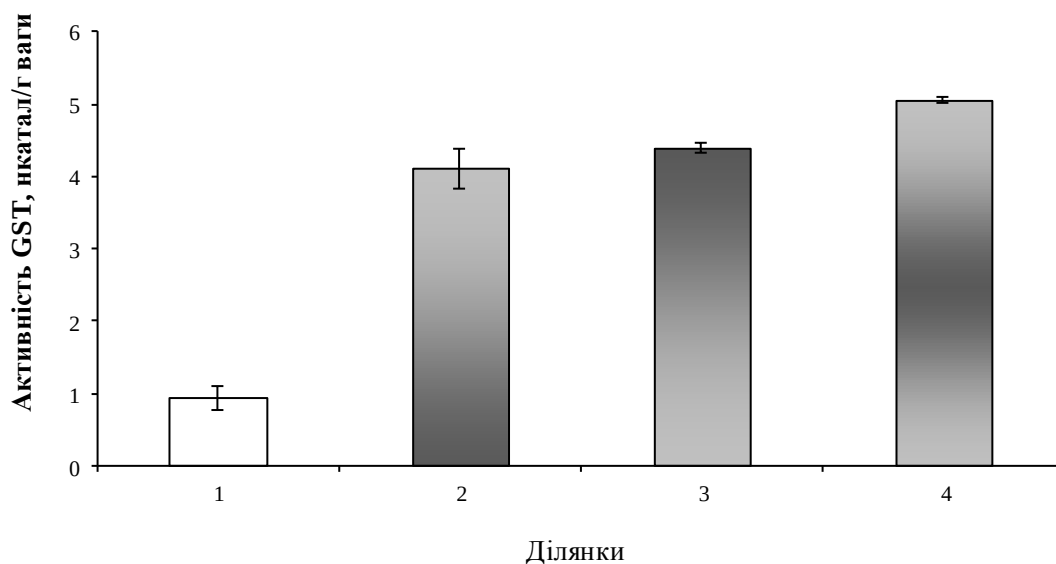


Рис. 2.2. Активність GST у насінні *A. hippocastanum*: 1 – ботсад; 2 – БАТ «Дніпрошина»; 3 – БАТ «Дніпропрес»; 4 – вул. Героїв Сталінграду (Хромих, 2012)

Ступінь зростання активності GST був найбільшим у насінні з четвертої ділянки, де рослини *A. hippocastanum* потерпали як від вихлопів транспорту, так і від викидів численних підприємств міста. Відомо, що глутатіон-S-трансферази представлені в рослинах багатьма молекулярними формами й активуються за дії важких металів (Marrs, 1996), гербіцидів (Dixon et al., 2003), комплексу чинників (Красіна, Хромих, 2011; Haluskova et al., 2009), до знешкодження яких рослини спроможні завдяки функціонуванню GST.

Зростання активності ферменту в клітинах насіння гіркокаштану відбило підвищення здатності до детоксикації різноманітних полютантів, що, безперечно, посилювало адаптивні можливості насіннєвого потомства рослин.

Каталітична активність глутатіон-редуктази в насінні із забруднених ділянок була в 1,3–1,7 разу вищою за показники для контрольного насіння гіркокаштану звичайного (рис. 2.3).

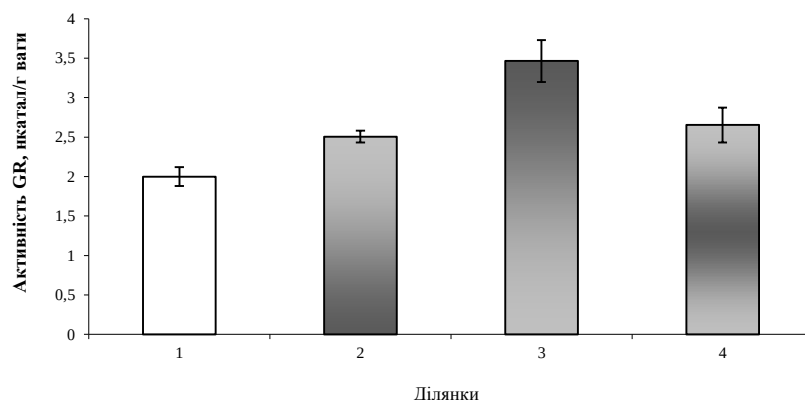


Рис. 2.3. Активність GR (нкатал/г ваги) у насінні *A. hippocastanum*: 1 – ботсад (умовний контроль); 2 – БАТ «Дніпрошина»; 3 – БАТ «Дніпропрес»; 4 – вул. Героїв Сталінграду (Хромих, 2012)

Відомо, що функціонування глутатіон-редуктази в рослинних клітинах забезпечує відновлення окиснених молекул глутатіону й у такий спосіб коригує клітинний окисно-відновний статут за дії стресорів (Smiri et al., 2010). Виявлене нами зростання активності GR у насінні гіркокаштану із забруднених екотопів разом зі збільшенням вмісту GSH (рис. 1) вказувало на посилення перебігу процесів відновлення молекул окисненого глутатіону в насінні рослин, які зазнали дії комплексу поллютантів.

Отже, отримані результати свідчили про активацію кожної із досліджених ланок метаболічного циклу глутатіону в насінні *A. hippocastanum* із антропогенно забруднених екотопів.

Забрудненість міського середовища міста Дніпро має комплексний характер і визначається як викидами автотранспорту, так і промисловими емісіями, які розсіюються на 2–3 км (Павлов та ін., 1999). Через це ступені активації глутатіон-залежних ферментів та зростання пулу відновленого глутатіону в насінні з різних фітоценозів були обумовлені певним складом поллютантів.

У дослідженнях останніх років виявлені координованість та адаптивне значення метаболічних перебудов глутатінової системи рослин за стресових умов. Так, показано, що зміни метаболізму глутатіону та редокс-статуту клітин є важливими компонентами стійкості водних рослин до

посухи та засолення (Chen et al., 2003). Установлено залежність ступеня полімеризації білків та якості зерна пшениці від окисно-відновного балансу глутатіону та рівня активності глутатіон-редуктази під час розвитку насіння (Rhazi et al., 2003). Виявлено визначальну роль метаболічного циклу глутатіону в пристосуванні проростків гороху до токсичної дії кадмію (Smiri et al., 2010). За результатами наших досліджень можна дійти висновку про адаптивну спрямованість інтенсифікації метаболічного циклу глутатіону в насінні *A. hippocastanum*, яке сформувалось за умов антропогенно забрудненого середовища.

2.1.2. Координована реакція глутатіон-залежної системи насіння дерев роду *Acer* L. на хронічний вплив полютантів

Різноманітні стресові впливи, яких зазнають материнські деревні рослини внаслідок дії природних і антропогенних чинників, викликають зміни фізіолого-біохімічних процесів у насінні (Kranner et al., 2010), зокрема, індукують відповідні реакції захисних метаболічних систем насіння на вплив полютантів. Відомо, що ефективний антиоксидантний захист рослин за дії токсикантів різного походження забезпечує глутатіон-залежна система (Гришко, Сыщиков, 2012).

Однак особливості її функціонування в клітинах насіння потребують більш докладного вивчення. На сьогодні такі дослідження здійснені вибірково. Наприклад, за умов антропогенного забруднення показано активацію глутатіон-залежних ферментів у насінні гіркокаштану звичайного (Хромих, 2012) та зміни вмісту глутатіону в насінні деяких представників роду *Acer* (Грицай, 1995).

Відомо (Pukacka, Ratajczak, 2007), що за толерантністю насіння до висихання під час дозрівання клен гостролистий (*Acer platanoides* L.) належить до найбільш поширеної серед вищих рослин групи з так званим «ортодоксальним» насінням, яке висихає без втрати схожості й добре зберігається у сухому стані. Водночас клен псевдоплатановий (*Acer pseudoplatanus* L.) належить до групи з «рекальцитрантним» насінням, яке за низького вмісту вологи втрачає життєздатність і погано зберігається (Berjak, Pammenter, 2008; Gosling, 2007). Зрозуміло, що рослини з такими

контрастними конститутивними властивостями насіння можуть також виявити здатність до реалізації різних стратегій метаболічної адаптації до умов забруднених екотопів, проте на сьогодні не вивчено специфічність функціонування захисних ферментних систем у насінні тих деревних видів, які відрізняються за критерієм толерантності насіння до висихання. У зв'язку з цим мета роботи полягала у виявленні особливостей реакції метаболічного циклу глутатіону на хронічний вплив комплексу аерополютантів у толерантному й нетолерантному до висихання насінні двох представників роду *Acer*.

Деревні рослини роду *Acer* широко розповсюджені у фітоценозах міста Дніпро, при цьому *A. platanoides* L. (клен гостролистий) вважається аборигенним видом із нижнім кордоном його ареалу в степовому Придніпров'ї, тоді як *A. pseudoplatanus* L. (клен псевдоплатановий) – інтродукований вид (Кохно та ін., 2005). Стигле насіння відбирали на початку жовтня з рослин клену гостролистого та клену псевдоплатанового в Ботанічному саду ДНУ ім. Олеся Гончара (умовний контроль) та на моніторингових ділянках із комплексним антропогенним забрудненням середовища: узбіччя проспектів Гагаріна, О. Поля, вулиці Богдана Хмельницького.

На кожній ділянці формувалась усереднена проба з насіння від 3–4 дерев одного вікового стану, яке висушували за кімнатної температури до постійної маси. Для отримання екстрактів із насіння наважки рослинного матеріалу гомогенізували в 0,1 М К-На-фосфатному буфері (рН 8,0), витримували 18–20 год за температури 4 °С, після чого центрифугували 10 хв при 16 000 об./хв.

Ферментативну активність в екстрактах визначали при довжині хвилі 340 нм за описаними раніше (Хромих, 2012; Gosling, 2007) методиками й виражали у нкатал/г сухої маси. Активність GST визначали за змінами оптичної густини реакційної суміші (1 мл буферу, 0,1 мл 0,02 М розчину GSH, 0,2 мл проби) після інкубування за температури 30 °С та додавання 0,1 мл розчину DNCB. Для визначення активності GR в інкубовану за температури 30 °С реакційну суміш, яка містила 1 мл буферу, 0,1 мл розчину EDTA, 0,3 мл розчину GSSG, 0,2 мл розчину NADPH, додавали 0,2 мл проби і реєстрували зміни оптичної густини. Активність GPX визначали в інкубованій за температури 37 °С суміші (1,2 мл буферу,

pH 7,4, 0,2 мл розчину EDTA, 0,2 мл розчину GSH, 0,1 мл розчину NADPH, 0,2 мл проби) після додавання 2,5 мМ розчину H₂O₂. Вміст GSH визначали в отриманій при додаванні 50% розчину трихлороцтової кислоти небілковій фракції екстракту, за попередньо побудованим калібрувальним графіком, вимірюючи при 400 нм оптичну густину реакційної суміші (2 мл 0,4 М трис-буферу, 1 мл проби, 0,05 мл реактиву Елмана) до та після інкубування за температури 37 °С.

Установлено, що насіння досліджуваних видів роду *Acer* значною мірою відрізнялося за вмістом відновленого глутатіону й активністю глутатіон-залежних ферментів як за контрольних умов зростання, так і за дії аерополютантів. Пул GSH у толерантному до висихання насінні клену гостролистого перевищував відповідний показник для клену псевдоплатанового у 6,9 разу в умовно контрольному фітоценозі та у 2,0–3,1 разу в антропогенно забруднених фітоценозах (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

**Вміст відновленого глутатіону (нМоль/г сухої маси)
у насінні кленів (Хромих, 2013)**

Ділянка	Вміст GSH (нМоль/г сухої маси), M±m	p	До контролю, %
<i>Acer platanoides</i> L.			
Ботсад (умовний контроль)	3746,72±23,50	-	-
Проспект Гагаріна	1589,39±23,30	0,0001	42,42
Проспект О. Поля	1829,70±32,60	0,0005	48,83
Вулиця Богдана Хмельницького	1271,67±70,90	0,0001	33,94
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.			
Ботсад (умовний контроль)	540,20±19,70	-	-
Проспект Гагаріна	518,88±7,90	0,3710	96,05
Проспект О. Поля	783,90±11,80	0,0005	145,11
Вулиця Богдана Хмельницького	635,53±19,90	0,0261	117,83

Відомо, що толерантність насіння до висихання узгоджується, крім іншого, з високим внутрішньоклітинним рівнем антиоксидантів (Berjak, Pammenter, 2001; Connor, Sowa, 2003; Kranner, Colville, 2011), тому суттєва відмінність контрольних рівнів вмісту відновленого глутатіону в насінні може вказувати на важливу роль глутатіон-залежної захисної

системи в реалізації двома видами кленів різних екологічних стратегій збереження насіння після дозрівання й опадання з материнських рослин.

За умов антропогенного забруднення в насінні *A. platanoides* встановлено зниження вмісту відновленого глутатіону до 34–49% від контрольного значення. Ураховуючи що в толерантному насінні при дозріванні відбувається генетично детерміноване уповільнення метаболічних процесів і зниження вмісту метаболітів [Berjak, Pammenter, 2001; Pukacka, Ratajczak, 2007], можна дійти висновку, що вплив поллютантів на материнські рослини клену гостролистого позначився на властивостях насіння так, що викликав посилене зниження вмісту відновленого глутатіону. У насінні *A. pseudoplatanus* за дії аерополлютантів виявлено збереження контрольного вмісту GSH (ділянка 2) або навіть його зростання на 18–45% (ділянки 3 та 4) щодо контрольного рівня. Оскільки нетолерантне до висихання насіння при дозріванні зберігає високий рівень метаболічної активності (Connor K. F., Bonner, 1998; Connor K. F., Sowa, 2003; Pukacka, Ratajczak, 2006, 2007), можна припустити, що вплив поллютантів, якого зазнали рослини клену псевдоплатанового, зумовив інтенсифікацію метаболічних процесів, зокрема, збільшення накопичення відновленого глутатіону в насінні. Для більш ґрунтовних висновків щодо результатів хронічної дії поллютантів необхідно врахувати ферментативну активність насіння, оскільки наявний пул відновленого глутатіону визначає інтенсивність функціонування всієї глутатіон-залежної захисної системи.

Зростання внутрішньоклітинного пулу відновленого глутатіону може бути обумовлене індукцією процесу його біосинтезу або посиленням інтенсивності реакцій відновлення молекул окисненого глутатіону за участю глутатіон-редуктази (Гришко, Сыщиков, 2012; Pukacka, Ratajczak, 2006). Установлено, що за контрольних умов активність глутатіон-редуктази в насінні клену гостролистого в 1,5 разу перевищувала рівень активності ферменту в насінні клену псевдоплатанового (табл. 2.2), що узгоджується з закономірністю, виявленою для показників вмісту відновленого глутатіону в насінні двох видів.

Вплив поллютантів спричинив суттєве зниження активності GR у насінні *A. platanoides* (на 22–50% від контролю), що вказує на уповільнення процесів відновлення молекул окисненого глутатіону і призводить до зниження накопичення пулу відновленого глутатіону в

насінні. У насінні *A. pseudoplatanus* за дії аерополютантів, навпаки, зафіксовано зростання активності глутатіон-редуктази на 15–47% від контролю. Це вказує на індукцію процесів відновлення окисненого глутатіону та забезпечує зростання вмісту GSH у насінні. Отже, за дії полютантів у насінні *A. pseudoplatanus* індукована активність глутатіон-редуктази перевищувала показники для *A. platanoides* в 1,6–1,9 разу.

Таблиця 2.2

**Активність глутатіон-редуктази (нкат/г сухої маси)
у насінні кленів (Хромих, 2013)**

Ділянка	Активність GR (нкат/г сухої маси), M±m	p	До контролю, %
<i>Acer platanoides</i> L.			
Ботсад (умовний контроль)	23,58±1,61	-	-
Проспект Гагаріна	15,00±0,33	0,0064	63,59
Проспект О. Поля	18,42±0,98	0,0516	78,13
Вулиця Богдана Хмельницького	11,75±0,97	0,0032	49,84
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.			
Ботсад (умовний контроль)	16,21±0,95	-	-
Проспект Гагаріна	23,73±0,32	0,0019	46,36
Проспект О. Поля	18,56±1,09	0,1823	114,50
Вулиця Богдана Хмельницького	21,33±0,72	0,0134	131,59

Активність глутатіон-пероксидази за контрольних умов у насінні *A. pseudoplatanus* в 2,3 разу перевищувала показник для *A. platanoides* (табл. 2.3).

У насінні клену гостролистого з усіх забруднених фітоценозів рівень глутатіон-пероксидазної активності достовірно не відрізнявся від контрольного, що вказувало на відсутність змін у перебігу антиоксидантних процесів за участю GPX. У той самий час у насінні псевдоплатанового з тих самих фітоценозів виявлено зростання активності глутатіон-пероксидази на 98–179% вище від контрольного рівня, що свідчило про потужне зростання інтенсивності процесів антиоксидантного захисту, а саме: про посилення знешкодження органічних пероксидів і перекису водню в рослинних клітинах (Гришко, Сыщиков, 2012).

Таблиця 2.3

**Активність глутатіон-пероксидази (нкат/г сухої маси)
у насінні кленів (Хромих, 2013)**

Ділянка	Активність GPX (нкат/г сухої маси), M±m	P	До контролю, %
<i>Acer platanoides</i> L.			
Ботсад (умовний контроль)	5,25±0,61	-	-
Проспект Гагаріна	5,16±0,23	0,8929	98,27
Проспект О. Поля	5,79±0,31	0,4735	110,29
Вулиця Богдана Хмельницького	5,53±0,05	0,6695	105,33
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.			
Ботсад (умовний контроль)	12,28±1,05	-	-
Проспект Гагаріна	24,33±1,72	0,0039	198,08
Проспект О. Поля	29,32±2,26	0,0038	238,72
Вулиця Богдана Хмельницького	34,27±3,50	0,0039	279,05

Активність глутатіон-S-трансферази в насінні *A. pseudoplatanus* за контрольних умов у 5,1 разу перевищувала показник для *A. platanoides* (табл. 2.4). У насінні обох видів кленів із забруднених фітоценозів активність GST перевищувала контрольний рівень, що вказувало на посилення в рослинних клітинах процесів метаболічної деградації токсикантів шляхом їх кон'югації з відновленим глутатіоном.

Індукція активності GST у насінні була обумовлена комплексним складом полютантів, який визначався викидами автотранспорту (сполуки свинцю, вуглеводні) та промислових підприємств (важкі метали, оксиди азоту, вуглецю, сірки тощо) (Грицан др., 1998), впливу яких насіння деревних рослин зазнає на великих відстанях від джерела забруднення (Ganatsas et al., 2011).

Перебіг реакцій за участю GPX і GST передбачає витрати пулу GSH, унаслідок чого в насінні *A. platanoides* високий контрольний рівень відновленого глутатіону за дії полютантів помітно знижувався, як і активність GR. Однак у насінні *A. pseudoplatanus* з низьким контрольним рівнем GSH за дії полютантів було активовано процес відновлення окисненого глутатіону за участю GR.

Таблиця 2.4

**Активність глутатіон-S-трансферази (нкат/г сухої маси)
у насінні кленів (Хромих, 2013)**

Ділянка	Активність GST (нкат/г сухої маси), $M \pm m$	p	До контролю, %
<i>Acer platanoides</i> L.			
Ботсад (умовний контроль)	1,87±0,04	-	-
Проспект Гагаріна	3,23±0,27	0,0071	172,89
Проспект О. Поля	3,20±0,09	0,0001	171,23
Вулиця Богдана Хмельницького	3,08±0,18	0,0028	164,76
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.			
Ботсад (умовний контроль)	9,41±0,35	-	-
Проспект Гагаріна	10,41±0,07	0,0502	110,56
Проспект О. Поля	18,44±1,41	0,0034	195,91
Вулиця Богдана Хмельницького	17,94±0,30	0,0001	190,53

Вказані закономірності підтверджує кореляційний аналіз індукованих полютантами метаболічних змін, який у насінні клену гостролистого виявив високий позитивний зв'язок вмісту GSH з активністю GR ($r = 0,94$) та негативну кореляцію з активністю GST ($r = -0,96$) і активністю GPX ($r = -0,29$).

У насінні клену псевдоплатанового за несуттєвої кореляції вмісту GSH з активністю GR ($r = -0,24$) встановлено високий позитивний зв'язок з активністю GST ($r = 0,88$) та GPX ($r = 0,79$).

Отже, хронічний вплив полютантів у насінні клену гостролистого посилював генетично детерміновану тенденцію до зниження метаболічної активності під час дозрівання й висихання, тоді як у насінні клену псевдоплатанового викликав зростання генетично обумовленого високого метаболічного статусу під час дозрівання. При цьому для насіння обох видів слід вважати загальною реакцією на дію полютантів суттєву активацію процесів їх метаболічного знешкодження. Видоспецифічність функціонування метаболічного циклу глутатіону в насінні вказує на залучення глутатіонової захисної системи в реалізацію різних стратегій адаптації *A. platanoides* та *A. pseudoplatanus* до умов комплексного антропогенного забруднення середовища.

2.1.3. Видові особливості накопичення глутатіону в насінні деревних рослин за впливу фітотоксикантів

Проблема забруднення навколишнього середовища особливо гостро постає в регіонах України з високою концентрацією промислових підприємств і густою мережею автотранспортних магістралей. Саме до таких належить м. Енергодар Запорізької області, у якому функціонують АЕС, ТЕЦ та проходять транзитні магістралі з потужним потоком вантажного транспорту. Унаслідок цього аерополітанти потрапляють у повітря, ґрунт, воду, забруднюють міські фітоценози та створюють несприятливі умови для росту й розвитку рослин. Тому стан міських рослин можна вважати біоіндикатором забруднення середовища (Коршиков, 1995). Крім того, вплив політантів позначається також на властивостях насіння, функціональний стан якого нині досліджено недостатньо. Адаптація рослинних організмів на клітинному рівні реалізується шляхом змін перебігу фізіолого-біохімічних процесів у бік більш інтенсивного функціонування захисних систем (Коршиков и др., 1995).

Одна з ефективних ланок метаболічного захисту – глутатіонова система, активність якої індукується у відповідь на вплив різноманітних стресів і визначається вмістом відновленого глутатіону (GSH) у рослинних клітинах (Хромих, 2012). Дослідження динаміки змін вмісту відновленого глутатіону в насінні представників родів *Fraxinus*, *Acer* та *Robinia* за умов антропогенного забруднення фітоценозів (на узбіччі автомагістралі та в зоні поблизу АЕС) показало, що рівень вмісту відновленого глутатіону в насінні визначався як видовою специфічністю, так і типом забруднення (табл. 2.5).

У насінні ясеня звичайного виявлено найбільший вміст відновленого глутатіону з усіх досліджених видів як за контрольних умов, так і за дії політантів, при цьому зниження вмісту GSH зафіксовано на обох забруднених ділянках, більш значне (на 17 %) – на узбіччі автомагістралі.

У насінні представників роду *Acer* вміст глутатіону за контрольних умов був найнижчим, проте достовірно зростав за несприятливих умов: у насінні клену американського – у зоні дії АЕС (на 48%), у насінні клену псевдоплатанового – за дії викидів автотранспорту (на 30 %).

Таблиця 2.5

Вплив антропогенного забруднення на вміст відновленого глутатіону (нМоль/г маси) у насінні деревних рослин (Чечетенко et al., 2013)

Тип забруднення	Вміст GSH (нМоль/г маси)	p	До контролю, %
<i>Ясен звичайний (Fraxinus excelsior)</i>			
Парк (умовний контроль)	2140, 565±112,9	-	-
АЕС	1928,153±27,1	0,1416	90,1
Узбіччя автомагістралі	1778,983±20,7	0,0346	83,1
<i>Клен американський (Acer negundo)</i>			
Парк (умовний контроль)	757,514±11,9	-	-
АЕС	1119,096±53,2	0,0027	147,7
<i>Клен псевдоплатановий (Acer pseudoplatanus)</i>			
Парк (умовний контроль)	540,203±2,4	-	-
Узбіччя автомагістралі	703,277±9,1	0,0001	130,2
<i>Акація біла (Robinia pseudoacacia)</i>			
Парк (умовний контроль)	1028,701±29,6	-	-
АЕС	960,904±16,3	0,1155	93,4
Узбіччя автомагістралі	1110,057±9,3	0,0585	107,9

Примітка: розбіжності між вибірками достовірні, якщо $p \leq 0,05$.

Насіння робінії псевдоакації за контрольних умов містило порівняно високу кількість відновленого глутатіону, яка змінювалася несуттєво: знижувалася на 7% у зоні дії АЕС, тоді як на узбіччі автомагістралі – зростала на 8%.

Отже, у насінні досліджених деревних видів із забруднених фітоценозів виявлено різноспрямовані зміни вмісту відновленого глутатіону, що вказує на участь глутатіонової системи насіння в реалізації різних стратегій адаптації рослин до умов середовища. Насіння ясеня звичайного накопичувало найвищий вміст відновленого глутатіону, що давало можливість витратити GSH без активації його біосинтезу. У насінні представників роду Асер, навпроти, саме активацією процесу біосинтезу відновленого глутатіону можна пояснити зростання його вмісту за дії обох типів забруднення. Високий контрольний вміст відновленого глутатіону в насінні акації білої змінювався, незначною мірою залежно від типу забруднення, що вказує на пластичність і високу адаптаційну здатність рослини.

2.1.4. Вплив автотранспортних емісій на накопичення важких металів і функціональний стан насіння представників родин *Fabaceae* і *Acer*

Важкі метали (ВМ) за темпами їх надходження в біосферу та рівнем токсичності становлять найбільшу загрозу для навколишнього середовища (Алексеев, 1987; Бушуев, 2007; Герасимчук, 2011). Основними джерелами техногенного забруднення у великих містах України є промислові і автотранспортні викиди (плюмбум, кадмій) та технічна сіль NaCl, яка неконтрольовано використовується в боротьбі з ожеледицею (Бессонова та ін., 2015). В Україні автотранспорт дає близько 30–40% всього забруднення атмосфери (Іванов, Сторчевус, 1990). Так, викиди забруднювальних речовин автомобільним транспортом у середньому за рік становлять близько 5,5 млн. т (39% всього обсягу викидів в Україні). У великих містах забруднення повітря вихлопними газами іноді досягає 70–90% загального рівня забруднення.

Найбільший внесок у забруднення ґрунтів м. Дніпро роблять нікель (4,0 ГДК), купрум і кобальт (вище 2,0 ГДК) (Яковишина, 2011). Підвищення екологічного стану в міському середовищі можливе лише шляхом підтримання на високому рівні життєдіяльності рослин (Бухарина, 2009). Для цього необхідно мати достатню інформацію про адаптивні можливості рослин, які сприяють їх виживанню в несприятливих умовах урбоекосистеми.

Об'єктами дослідження було обрано вуличні насадження різних за стійкістю деревних рослин: кленів гостролистого (*Acer platanoides* L.), ясенелистого (*A. negundo* L.), робінії псевдоакації (*R.pseudoacacia* L.) та гледичії триколючкової (*G.triacanthos* L.). За контрольний тест-об'єкт взято дерева із сільської місцевості, яка має мінімальний вплив техногенного забруднення (с. Миколаївка – 100 км від м. Дніпропетровська). Відбір насіння здійснювався на вулицях з інтенсивним рухом автотранспорту, де деревні насадження розташовані уздовж автотраси і тротуару. У стиглому насінні визначали масу 1000 насінин, вміст важких металів (Pb, Cd, Ni, Zn, Fe, Mn, Cu), легкокорозинних білків (ЛРБ) (Bradford, 1976), активність пероксидази (Бояркин, 1951). Концентрацію ВМ (рухому кислото-розчинну

форму) визначали за методом атомно-абсорбційної спектрометрії на приладі С-115 М із програмним забезпеченням (ДСТУ 30178-96). Коефіцієнт накопичення (K_n) розраховували як відношення кількісного вмісту елемента в насінні дерев вуличних насаджень до їх вмісту в контрольних тест-об'єктах (Случик, Стефурак, 2000).

Індекс стійкості (I_c) до дії надлишкових концентрацій фітотоксичних елементів розраховували за відношенням морфофізіологічного показника до величини цього параметра в рослинах контрольного тест-об'єкта (Алексеева-Попова, Игошина, 1993). Статистичну обробку отриманих даних проводили за стандартними методиками з використанням програми MS Excel STATISTICA з довірчою ймовірністю 0,95 (Лакин, 1990).

Результати визначення маси 1000 насінин, вмісту ЛРБ та активності пероксидази в стиглому насінні чотирьох видів деревних рослин, які зростають в умовах впливу викидів автотранспорту, наведені в табл. 2.6.

Таблиця 2.6

Зміни морфометричних і фізіолого-біохімічних параметрів стиглого насіння деревних рослин в умовах викидів автотранспорту (Shupranova, 2013)

Показник	Вид деревних рослин					
	<i>R.pseudoacacia</i> L.			<i>G.triacanthos</i> L.		
	контроль	автомагістраль	I_c	контроль	автомагістраль	I_c
Маса 1000 насінин, г	30,0±2,81	22,0±0,72	0,73	203,8±3,65	154,3±3,20	0,76
Концентрація білка, мг/мл	2,65±0,06	2,48±0,72	0,94	3,85±0,03	3,19±0,04	0,83
Активність пероксидази, $\Delta E/c \cdot \text{мгбілка}$	78,8±4,72	124,9±0,72	1,59	84,9±0,13	107,2±0,15	1,26
	<i>A. platanooides</i> L.			<i>A. negundo</i> L.		
	контроль	автомагістраль	I_c	контроль	автомагістраль	I_c
	контроль	автомагістраль	I_c	контроль	автомагістраль	I_c
Маса 1000 насінин, г	73,5±0,38	59,8±0,27	0,81	44,7±0,13	38,5±0,18	0,86
Концентрація білка, мг/мл	3,41±0,06	2,83±0,05	0,82	3,71±0,03	2,44±0,04	0,65
Активність пероксидази, $\Delta E/c \cdot \text{мгбілка}$	65,0±1,76	102,8±0,54	1,58	67,9±1,78	106,0±1,47	1,56

Зміна величини I_c залежить від рівня забруднення фітомаси рослин токсикантами та інформативності самого показника росту й розвитку рослин. Для показників маси 1000 насінин і вмісту білка I_c знаходився нижче 1,0, що свідчить про пригнічення життєдіяльності досліджених рослин в умовах забруднення зелених насаджень вихлопними газами автотранспорту.

Серед вивчених видів найбільше зниження маси насіння зареєстровано для робінії звичайної і гледичії триколючкової (на 24 і 27% відповідно). У Найменше зниження маси насіння зафіксовано в кленів, яке знаходилося на рівні 19% (*A. platanoides* L.) і 14% (*A. negundo* L.).

Основним механізмом, що забезпечує реалізацію адаптивних реакцій клітини, є зміна активності генетичного апарату, яка супроводжується відповідними корективами в біосинтезі білків (Колупаєв, 2001). Індекс стійкості (I_c) за вмістом білка в насінні також був нижче 1,0. Найменше знижується вміст ЛРБ у робінії (на 6%), а найбільше – у клена ясенелистого (на 35%). Припускається, що фізіологічний сенс блокування біосинтезу білка полягає в зменшенні енергетичного навантаження на клітину, оскільки біосинтез білка – це один із найбільш енергоємних метаболічних процесів і в несприятливих умовах може призвести до незворотного перевитрачання енергетичних ресурсів клітини, а також у результаті метаболічного самопошкодження клітин (Мелехов, 1985).

Активність пероксидази в несприятливих умовах підвищувалася на 56–59% в насінні обох видів кленів і робінії, у той час як у насінні гледичії вона була підвищена на 26%, що свідчить про її активну участь у метаболічних процесах насіння, зокрема, у захисті від окиснювального стресу, викликаного впливом автотранспортних емісій.

Отже, хронічне забруднення атмосфери й ґрунту емісіями автотранспорту призводить до змін стану метаболізму в насінні досліджених деревних рослин. Однією з причин цього явища може бути накопичення важких металів у насінні, які, як відомо, у надлишкових кількостях здатні утворювати комплексні сполуки з компонентами клітини, білками, амінокислотами, зв'язуватися з SH-групами. Останні відіграють важливу роль у перебігу багатьох фізіологічних і біохімічних процесів (Ильин, 1985; Бессонова, 2006). За даними Ільїна (1991), найбільш висока кількість ВМ акумулюється в корінні рослин, а

найменша – у насінні і плодах (Ильин, 1985).

Як показали дослідження, насіння вивчених рослин досить активно накопичують ВМ (табл. 2.7). Вміст мікроелементів варіює в таких межах: Fe 21,0–1065,3; Zn 56,4–146,1; Cu 7,4–27,8; Mn 6,4–12,6; Ni 3,6–12,4; Pb 0,69–1,42; Cd 0,12–0,92 мг/кг сухої речовини. Найбільш суттєві варіювання засвідчуються для феруму і мангану. Розподіл важких металів у рослин має свої особливості.

Таблиця 2.7

Вміст важких металів у насінні деревних рослин (Shupranova, 2013)

Елемент	Вміст важкого металу, мг/кг ґрунту					
	<i>R. pseudoacacia</i> L.			<i>G.triacanthos</i> L.		
	контроль	автомагістраль	I _c	контроль	автомагістраль	I _c
Mn	6,41 ± 0,04	7,92 ± 0,32	1,24	12,,35 ± 0,49	20,84 ± 0,67	1,69
Cu	7,53 ± 0,02	11,6 ± 0,51	1,56	11,,33 ± 0,25	22,63 ± 0,53	2,00
Fe	122,7 ± 5,87	214,3 ± 3,47	1,75	1065,3 ± 17,31	668,38 ± 12,4	0,63
Zn	69,6 ± 1,55	56,4 ± 1,79	0,81	77,96 ± 5,02	88,,93 ± 0,91	1,14
Pb	0,77 ± 0,02	0,89 ± 0,05	1,16	1,03 ± 0,02	1,44 ± 0,03	1,40
Ni	5,34 ± 0,39	12,4 ± 0,23	2,34	7,47 ± 0,14	8,91 ± 0,31	1,19
Cd	0,12 ± 0,01	0,92 ± 0,03	7,67	-	-	-
	<i>A.platanoides</i> L.			<i>A.negundo</i> L.		
Mn	8,18 ± 0,34	9,32 ± 0,26	113	12,74 ± 0,68	15,60 ± 0,43	122
Cu	27,78 ± 0,61	26,62 ± 1,56	96	10,22 ± 0,37	19,93 ± 0,64	195
Fe	21,04 ± 0,78	22,31 ± 0,33	106	58,89 ± 1,39	63,93 ± 2,41	109
Zn	117,01 ± 5,31	105,43 ± 9,14	90	146,14 ± 10,25	88,41 ± 1,88	60
Pb	0,95 ± 0,06	0,88 ± 0,02	93	0,98 ± 0,03	0,69 ± 0,04	70
Ni	4,83 ± 0,11	3,81 ± 0,21	79	5,21 ± 0,14	3,59 ± 0,45	69
Cd	0,22 ± 0,01	0,26 ± 0,02	118	0,16 ± 0,01	0,15 ± 0,01	93

Так, у рослин родини *Fabaceae* L. ВМ розподіляються в порядку зменшення в такий спосіб: $Fe > Zn > Cu > Mn > Ni > Pb > Cd$.

У *R. pseudoacacia* L., *G. triacanthos* L. та *A. negundo* L. пріоритетними є ферум і цинк, у той час як у *A. platanoides* L. – цинк, купрум і ферум. Перевищення за ГДК засвідчується для купруму, цинку, плюмбуму і кадмію.

Рівень заліза не перевищував значень ГДК тільки в насінні *A. platanoides* L. Особливо високий вміст феруму зафіксовано в насінні гледичії.

Згідно з K_n найбільш високу здатність до накопичення ВМ у насінні *R.pseudoacacia* L. має нікель ($K_n = 2,34$) і кадмій ($K_n = 7,67$), в *A. negundo* L. – купрум ($K_n = 1,95$), цинк ($K_n = 1,65$), плюмбум ($K_n = 1,42$) і нікель ($K_n = 1,45$); у *A. platanoides* L. – нікель ($K_n = 1,27$) і манганум ($K_n = 1,22$). У насінні *G.triakanthos* L. значення K_n вище ніж 1,0 зареєстровано для плюмбуму (1,36), нікелю (1,14) і купруму (1,09).

Отже, вплив автотранспортних викидів щодо акумуляції ВМ у насінні має досить складний характер і залежить від виду рослини. Це пов'язано з тим, що ці викиди становлять собою мікс шкідливих речовин, які акумулюються в екосистемах, діють як незалежно один від одного, так і входять у взаємодію, що впливає на ступінь їх акумуляції і токсичності. У результаті залежно від якісної і кількісної структури комбінацій засвідчується як сумація ефектів, так і їх антагонізм. Так, відомою є конкуренція між Zn^{2+} і Fe^{2+} , що пов'язано з розміром їх іонних радіусів і подібною здатністю до координації (Пигулевский и др., 1983). Порушення природного співвідношення між ферумом і цинком у клітині, зокрема, за значного перевищення вмісту цинку, що має місце в насінні *A. platanoides* L., може заміщувати іони Fe^{2+} в протеїн-ензимних макромолекулах. Отже, конкуренція між металами може бути однією з причин порушень у метаболізмі насіння.

2.1.5. Сезонна динаміка антиоксидантних процесів у листках *Acer negundo* за дії полютантів

У міських екоценозах рослини одночасно з дією природних факторів зазнають хронічного впливу техногенних чинників – таких, як сполуки важких металів, оксиди азоту та сірки, вуглеводні, феноли, пил (Slushyk, 2005; Zeiger, 2006; Yadav, 2010), які надходять у рослини через забруднене повітря, воду та ґрунт. Несприятлива дія полютантів на рослини позначається скороченням періоду їх вегетації, гальмуванням ростових процесів, зменшенням площі органів, що асимілюють (Wierzbička and Obidzińska, 1998; Bezsonova, 2001), зниженням вмісту фотосинтезуючих пігментів у листках (Deniz and Duzenli, 2007; Garifzyanov and Ivanyshev, 2011).

Унаслідок цього відбувається порушення фізіологічних і біохімічних регуляторних систем (Kulagin, 2002; Ramel et al., 2012). За дії стресорів онтогенез рослин забезпечується виключно завдяки активації захисних ресурсів на різних рівнях організації рослинних організмів (Polle, 2000; Zang and Gallie, 2005; Kolupaev and Karpets, 2010), що обумовлює їх адаптацію до несприятливих умов середовища.

Стійкість рослин до впливу токсикантів визначається як здатністю метаболічних систем до їх знешкодження, так і до відновлення клітинного гомеостазу (Chirkova, 2004; Geraskin et al., 2011), у зв'язку з чим особливого значення набуває вивчення функціонування клітинних захисних механізмів рослин. Неспецифічні стресові реакції рослин асоціюються з посиленням утворенням у клітинах активних форм кисню (АФК) таких, як супероксиданіон ($O_2^{\bullet-}$), перекис водню (H_2O_2) та гідропероксили ліпідів (Faltin et al., 2010). Оскільки ці метаболіти здатні до окислювального ушкодження білків, ліпідів, нуклеїнових кислот та інших біологічних макромолекул (Zhang et al., 2007), їх внутрішньоклітинний рівень контролюється за допомогою антиоксидантних систем (Gill and Tuteja, 2010). Ферменти, які входять до їх складу (супероксиддисмутаза, SOD; калазаза, CAT; пероксидаза, POD; глутатіонпероксидаза, GPX), забезпечують нейтралізацію АФК, знешкодження екзогенних токсикантів (здійснює глутатіон S-трансфераза, GST), що є передумовою відновлення клітинного гомеостазу за дії стресорів та формування метаболічної адаптації рослин до несприятливих умов середовища (Chang et al., 2009; Ramel et al., 2012).

За умов урбанізації зростає роль рослинності в очищенні повітря від викидів підприємств і транспорту (Kulagin, 2002; Geraskin et al., 2011; Matyssek et al., 2012), тому при створенні міських фітоценозів необхідно враховувати не тільки декоративні якості рослинних видів, й прогнозувати їхню стійкість до впливу поллютантів. У фітоценозах промислових міст широко розповсюджені представники роду *Acer* L., які мають підвищену стійкість до задимлення та загазованості повітря. Зокрема, *A. negundo* (Linnaeus, 1753) має низький та середній рівень чутливості за ступенем пошкодження асиміляційних органів (Korshykov et al., 1995), однак клітинні механізми стійкості цього виду до впливу поллютантів не досліджено. Системне вивчення функціонального стану рослин за несприятливих умов середовища доцільно проводити протягом онтогенезу

рослин (Polovnikova and Voskresenskaya, 2008; Kardel et al., 2012; Nehnevajova et al., 2012), проте на сьогодні таких досліджень бракує.

Мета роботи полягає в з'ясуванні закономірностей варіювання сезонної динаміки активності антиоксидантних ферментів у листках *A. negundo* за умов антропогенного забруднення.

Дослідження проведено на листках клена ясенolistого (*Acer negundo*), відібраних у Ботанічному саду ДНУ (контроль) та в антропогенно забруднених міських фітоценозах: вихлопами легкового транспорту (ділянка 1), вихлопами легкового та вантажного транспорту (ділянка 2), вихлопами вантажівок та промисловими викидами (ділянка 3). Листки відбирали з однорічних пагонів з 3–5 дерев близького вікового стану на висоті 2–2,5 м від поверхні ґрунту, у період від травня до серпня на початку кожного місяця.

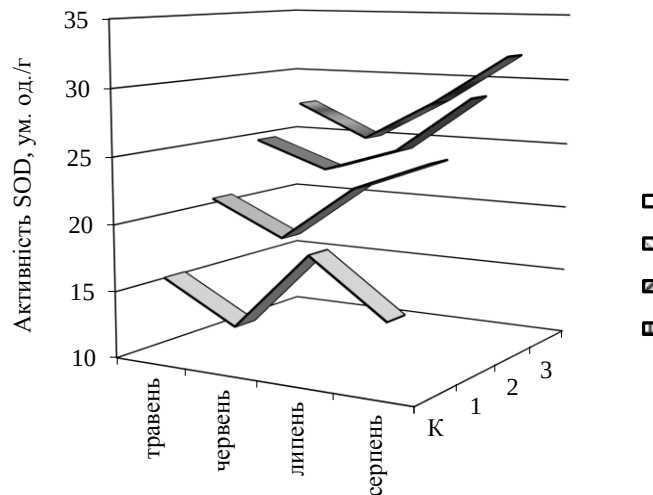
Активність ферментів визначали в супернатантах, отриманих після центрифугування рослинних екстрактів (15 000 об/хв протягом 20 хв за температури 4° C), і перераховували на 1 г сирої маси зразка.

Активність супероксиддисмутази визначали згідно з (Shupranova et al., 2011) за рівнем гальмування процесу відновлення нітросинього тетразолію (NBT). Активність каталази визначали титриметричним методом за (Shupranova et al., 2011) з використанням розчину перманганату калію після інкубування супернатанту протягом 30 хвилин за температури 25° C з пероксидом водню, результати наведені в мМоль H₂O₂/хв.

Пероксидазну активність у листках визначали згідно з (Shupranova et al., 2011) за швидкістю окиснення розчину бензидину. Активність глутатіон-S-трансферази вимірювали за (Habig et al., 1974), активність глутатіон-пероксидази визначали згідно з (Navrot et al., 2006).

Функціонування супероксиддисмутази у рослинних клітинах забезпечує дисмутацію супероксидного аніона (O₂^{•-}), який є однією з найбільш реакційно-здатних АФК, з утворенням менш шкочинного для клітин перекису водню (Zhang et al., 2007), тому рівень активності SOD характеризує інтенсивність першої ланки антиоксидантного захисту рослин за дії різноманітних стресорів.

У листках *A. negundo* активність супероксиддисмутази в травні за всіх типів антропогенного забруднення перевищувала контрольний рівень, відповідно, на 32, 56 та 71% на ділянках 1, 2 та 3 (рис. 2.4).



К – Ботанічний сад ДНУ; 1 – за впливу вихлопів легкового транспорту;
 2 – за впливу вихлопів легкового та вантажного транспорту;
 3 – за впливу вихлопів вантажівок і промислових викидів

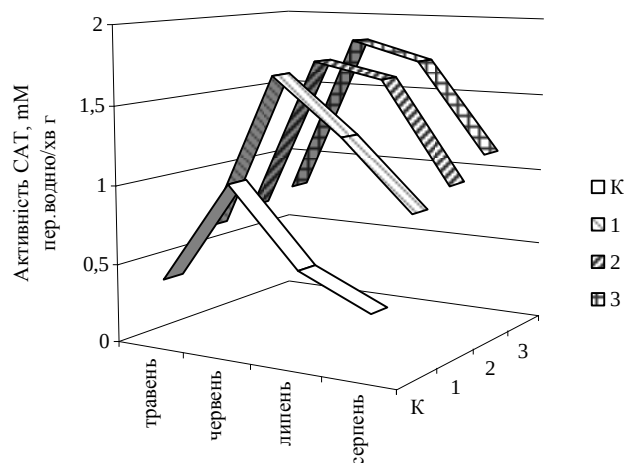
Рис. 2.4. Сезонна динаміка активності супероксиддисмутази в листках *A. negundo* (Хромих зі співав., 2014)

Тенденція до перебільшення контрольного рівня зберігалася на тлі зниження ферментативної активності в листках кленів з усіх фітоценозів у червні та її зростання в липні.

У серпні на фоні падіння активності SOD у листках з контрольного фітоценозу зафіксовано суттєву активацію ферменту в листках з усіх забруднених фітоценозів (відповідно, на 68, 94 і 113% вище контролю). Отже, вплив поллютантів змінював як рівні, так і сезонну динаміку активності супероксиддисмутази, що підтверджують низькі коефіцієнти кореляції з контролем: $r = 0,45$, $r = 0,08$ і $r = 0,25$ відповідно для листків із забруднених ділянок 1, 2 і 3.

Накопичення перекису водню є токсичним для клітин, і його знешкодження забезпечується завдяки функціонуванню каталази, яка розкладає молекули токсиканту на воду й молекулярний кисень, та різноманітних пероксидаз, які перетворюють H_2O_2 завдяки окисненню органічних косубстратів та антиоксидантів (Zhang et al., 2007). За дії несприятливих чинників ступінь активації оксидоредуктаз відбиває ефективність антиоксидантного захисту рослинних клітин (Kolupaev and Karpets, 2010).

У листках *A. negundo* з ділянок 1, 2 і 3 активність каталази (рис. 2.5) набагато перевищувала контрольний рівень: у травні на 65, 80 і 95% відповідно, у червні перевищення дещо знижувалось і становило 59, 64 і 74%.



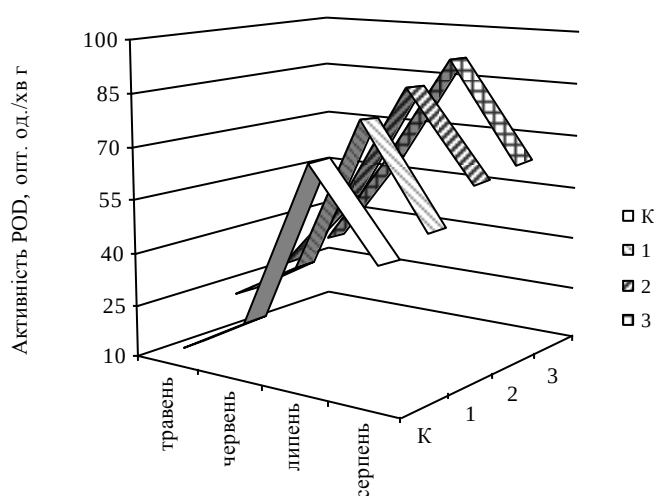
К – Ботанічний сад ДНУ; 1 – за впливу вихлопів легкового транспорту; 2 – за впливу вихлопів легкового та вантажного транспорту; 3 – за впливу вихлопів вантажівок і промислових викидів

Рис. 2.5. Сезонна динаміка активності каталази в листках *A. negundo* (Хромих зі співав., 2014)

У листках клену в контрольному фітоценозі та в забрудненому вихлопами легкового транспорту активність каталази після різкого зростання в червні надалі помітно знижувалася, при цьому в липні та в серпні активність ферменту в листках із забрудненої ділянки перебільшувала контрольний рівень на 129 і 137% відповідно.

Навпаки, у листках із забруднених фітоценозів 2 і 3 ферментативна активність каталази у липні зростала, перебільшуючи контроль на 186 та 200% відповідно; у серпні на ділянці 2 перебільшення дещо знижувалося (до 165% вище від контролю), тоді як на ділянці 3 зростало далі і становило 203% вище від контролю. Тобто, сезонна динаміка активності САТ у листках за дії вихлопів легкового транспорту була близькою до контрольної, проте більш помітно змінювалася за інших типів забруднення, про що свідчать коефіцієнти кореляції з контролем: $r = 0,92$, $r = 0,80$ і $r = 0,80$ відповідно для забруднених ділянок 1, 2 і 3. Пероксидазна активність (рис. 2.6) у листках *A. negundo* з ділянок 1, 2 і 3 суттєво

перевищувала контрольний рівень: відповідно, у травні на 82, 119 і 147%, а в червні на 47, 117 і 153%.



K – Ботанічний сад ДНУ; 1 – за впливу вихлопів легкового транспорту;
 2 – за впливу вихлопів легкового та вантажного транспорту;
 3 – за впливу вихлопів вантажівок і промислових викидів

Рис. 2.6. Сезонна динаміка активності пероксидази в листках *A. negundo* (Хромих зі співав., 2014)

У липні й серпні перевищення контрольної активності ферменту в листках із забрудненого фітоценозу 1 було недостовірним, а в листках з ділянок 2 і 3 становило всього 21–35%.

Отже, вплив полютантів спричинював активацію POD у листках клену ясенolistого, не змінюючи сезонної динаміки активності ферменту на забруднених ділянках 1, 2 і 3, для кожної з яких встановлено високий рівень кореляції з контролем: $r = 0,99$, $r = 0,97$ і $r = 0,94$ відповідно.

Здатність до активації пероксидази і каталази в рослинних клітинах дослідники асоціюють зі стійкістю до стресу, спричиненого забрудненням середовища промисловими викидами, у таких видів, як *Populus balsamifera* (Kulagin, 2002), *Acer platanoides* (Garifzyanov and Ivanyshev, 2011), *Robinia pseudoacacia* (Khromykh, Rossikhina, 2011).

Отже, значне зростання каталазної та пероксидазної активності в листках *A. negundo* з антропогенно забруднених фітоценозів вказує на здатність до активації захисних антиоксидантних механізмів упродовж

усього періоду вегетації рослин, що, імовірно, сприяє підвищенню стійкості рослин до хронічного впливу комплексу поллютантів.

Відомо, що пероксидази надто чутливі до концентрації перекису водню, тому їхня активність може зростати навіть за незначного збільшення вмісту H_2O_2 , тоді як каталаза активується за відносно більшого накопичення токсиканта, і такий перерозподіл активності оксидоредуктаз за дії стресорів пов'язують з ефективністю антиоксидантного захисту в рослинних клітинах (Mika et al., 2004; Polovnikova, Voskresenskaya, 2008). У зв'язку з цим було досліджено взаємний зв'язок між сезонними змінами рівнів активності CAT та POD у листках *A. negundo* в контрольному та в забруднених фітоценозах.

Установлено, що за відсутності впливу поллютантів коефіцієнт кореляції був незначний від'ємний ($r = -0,18$), тоді як на ділянках 1, 2 і 3 зростав залежно від типу забруднення (відповідно, $r = 0,28$, $r = 0,64$ і $r = 0,73$). Тобто, за хронічної дії поллютантів у листках клену ясенolistого посилювалася координованість функціонування пероксидази й каталази, що, імовірно, сприяло стійкості рослин до впливу забрудників.

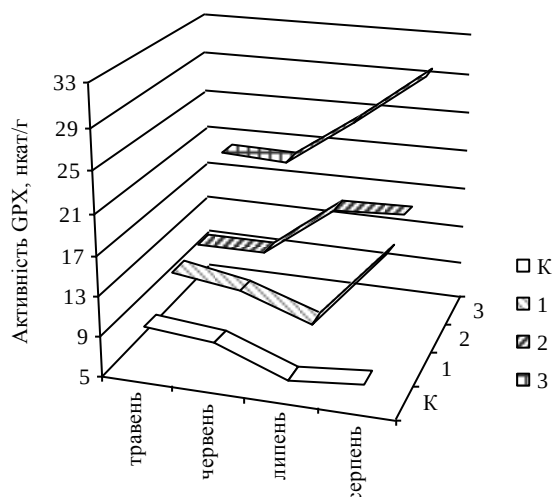
Рослинні глутатіонпероксидази здатні, на додаток до перекису водню, відновлювати гідропероксиди фосфоліпідів та ліпідного комплексу біомембран, а також інші органічні гідропероксиди (Faltin et al., 2010), що визначає ключову роль цих ферментів в антиоксидантному захисті клітинних мембран та формуванні толерантності до стресів (Chang et al., 2009).

У листках *A. negundo* за контрольних умов у травні виявлено невисоку активність глутатіонпероксидази та її повільне зниження протягом вегетації (рис. 2.7), що узгоджується з даними G. Noctor (Noctor et al., 2002) про незначну активність рослинних GPX за відсутності впливу стресорів.

Індукована впливом поллютантів активність GPX у листках із забруднених фітоценозів 1, 2 і 3 суттєво перевищувала контрольний рівень: відповідно, у травні на 29, 31 і 110%, у червні на 25, 38 і 119%. У липні в листках з фітоценозу, забрудненого вихлопами легкового транспорту, активність GPX зростала по відношенню до контролю всього на 38%, тоді як на ділянках 2 і 3 вона сягала 181 і 289 % відповідно вище контролю.

У серпні ж активність ферменту в забруднених фітоценозах набувала максимальних значень, і перебільшення контрольного рівня становило 137, 157 і 325% відповідно для ділянок 1, 2 і 3. Тобто, сезонна динаміка

активності глутатіонпероксидази у листках *A. negundo* за дії поллютантів суттєво відрізнялася від контрольної залежно від типу забруднення, на що вказують коефіцієнти кореляційного зв'язку (відповідно, $r = 0,04$, $r = -0,97$ і $r = -0,78$ на ділянках 1, 2 і 3). Натомість вплив поллютантів супроводжувався посиленням позитивного кореляційного зв'язку між сезонними динаміками активності GPX та SOD (від $r = -0,60$ у контролі до $r = 0,51$, $r = 0,70$ і $r = 0,93$ відповідно у фітоценозах 1, 2 і 3). Імовірно, вплив поллютантів одночасно спричинював інтенсифікацію процесів знешкодження супероксидного аніону та гідропероксидів у рослинних клітинах не тільки у фазі активного росту листків, а й у фазі переходу до фізіологічного спокою.



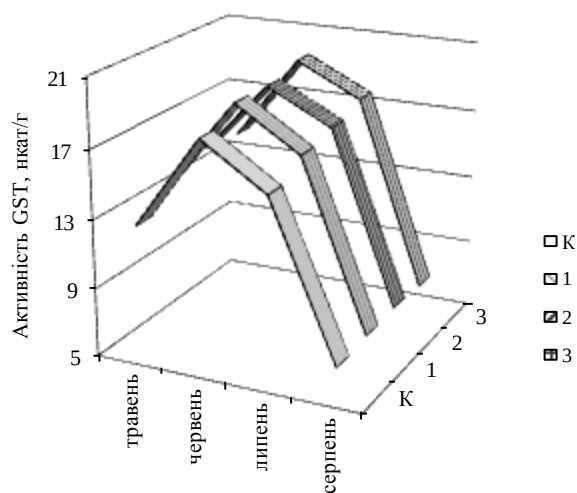
К – Ботанічний сад ДНУ; 1 – за впливу вихлопів легкового транспорту;
 2 – за впливу вихлопів легкового та вантажного транспорту;
 3 – за впливу вихлопів вантажівок і промислових викидів

Рис. 2.7. Сезонна динаміка активності глутатіонпероксидази в листках *A. negundo* (Хромих зі співав., 2014)

Можна припустити, що здатність *A. negundo* до суттєвої та координованої активації SOD і GPX у листках протягом вегетації є проявом метаболічної стійкості рослин до хронічного комплексного впливу поллютантів.

Глутатіон-S-трансферази є великою родиною ферментів, які мають важливе протекторне значення в рослинних клітинах завдяки здатності до детоксикації різноманітних ксенобіотиків шляхом їх кон'югації з відновленим глутатіоном та подальшої локалізації кон'югатів у вакуолях

(Edwards et al. 2000), а також відіграють ключову роль у вторинному метаболізмі рослин (Dixon et al., 2010). У листках *A. negundo* у травні виявлено високу активність GST в усіх фітоценозах, при цьому на забруднених ділянках 1, 2 і 3 активність ферменту перевищувала контрольне значення всього на 12, 17 і 15% відповідно (рис. 2.8). Слід зазначити високий контрольний рівень активності GST у листках *A. negundo*, принаймні значно більший, ніж виявлена нами раніше (Khromykh and Rossikhina, 2011) активність ферменту в листках *Robinia pseudoacacia*. Можливо, тому для ефективного знешкодження поллютантів у листках клену ясенolistого було достатньо незначної активації ферменту.



К – Ботанічний сад ДНУ; *1* – за впливу вихлопів легкового транспорту;
2 – за впливу вихлопів легкового та вантажного транспорту;
3 – за впливу вихлопів вантажівок і промислових викидів

Рис. 2.8. Сезонна динаміка активності глутатіон-S-трансферази в листках *A. negundo* (Хромих зі співав., 2014)

Максимальний рівень активності GST виявлено в червні в листках з усіх ділянок, надалі відбувалося поступове зниження ферментативної активності, яке завершилось її різким зменшенням у серпні, причому перебільшення контрольного рівня у цей період не було достовірним. Тобто, хронічний вплив поллютантів викликав у листках *A. negundo* активацію GST, проте майже не змінював сезонної динаміки активності ферменту порівняно з динамікою в контрольному фітоценозі, що підтверджують коефіцієнти кореляції з контролем: $r = 0,99$ для листків з усіх забруднених ділянок.

Кореляційний аналіз також виявив посилення від'ємного зв'язку між сезонною динамікою активності GST і SOD (від $r = 0,03$ у контролі до $r = -0,85$, $r = -0,98$ і $r = -0,93$ відповідно на ділянках 1, 2 і 3) та активності GST і GPX (від $r = 0,25$ у контролі до $r = -0,88$, $r = -0,56$ і $r = -0,80$ відповідно на ділянках 1, 2 і 3). Установлені коефіцієнти можна вважати проявом узгодженості метаболічних процесів у листках *A. negundo* за хронічної дії полютантів.

У фазі активного росту рослин інтенсивне функціонування GST забезпечує зменшення накопичення токсикантів у клітинах та уповільнення процесу утворення АФК, що супроводжується зниженням інтенсивності їх знешкодження завдяки SOD і GPX; у серпні, навпаки, зниження активності GST у листках спричинювало активацію процесів знешкодження АФК. Різке зростання активності GPX у листках клену ясенolistого у цей період може бути обумовлене перебудовами у функціонуванні глутатіонової захисної системи, оскільки відомо (Nostor et al., 2002), що деякі ізоформи рослинних глутатіон-S-трансфераз здатні також і до прояву глутатіонпероксидазної активності.

Отже, у листках *A. negundo* за хронічної дії полютантів виявлено активацію ферментів антиоксидантного захисту (супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза, глутатіонпероксидаза, глутатіон-S-трансфераза) та зміни сезонної динаміки їх активності. Сезонна динаміка активності SOD зазнала суттєвих змін, особливо в листках з ділянок, забруднених вихлопами вантажівок та промисловими викидами. Динаміка активності САТ у листках з ділянки, забрудненої вихлопами легкового транспорту, була близькою до контрольної, тоді як за інших типів забруднення помітно змінювалася. Найменше за дії полютантів змінювалися сезонна динаміка та рівні активності POD, що вказує на переважання каталазного шляху знешкодження перекису водню в листках *A. negundo*. Більше того, у листках клену ясенolistого із забруднених фітоценозів виявлено посилення кореляційних зв'язків між динамікою активності САТ і POD, що відбиває координованість функціонування ферментів і сприяє стійкості рослин до забрудників. Сезонна динаміка активності GPX за дії полютантів значною мірою відрізнялася від контрольної, натомість відбувалося посилення позитивного кореляційного зв'язку між динамікою активності GPX і SOD, що може бути показником метаболічної стійкості

A. negundo до хронічного впливу полікомпонентних викидів.

Динаміка активності GST у листках не змінювалася за дії поллютантів, натомість кореляційний аналіз виявив високий рівень від'ємного зв'язку сезонної динаміки GST з динамікою SOD та GPX. Установлені закономірності відбивають узгодженість перебудови антиоксидантних процесів у листках за хронічної дії поллютантів, що може бути передумовою метаболічної адаптації дерев виду *A. negundo* до умов антропогенного забруднення екоценозів.

2.1.6. Дослідження стану енергозабезпечення метаболічних процесів і системи антиоксидантного захисту в органах рослин *R. pseudoacacia*, що асимілюють, при адаптації до впливу урбанізованого середовища

У промислово навантаженому м. Дніпро рослинність зазнає комплексного впливу забрудненого середовища і є інтегральним показником його стану. Для біоіндикації техногенної забрудненості довкілля використовують деревні рослини, які дозволяють здійснювати довгострокові дослідження та виявляти вплив токсичних речовин за фізіологічними і біохімічними показниками (Коршиков и соавт., 1995). Акація біла (*Robinia pseudoacacia* L.) широко розповсюджена в урбоценозах міста, завдяки її декоративним якостям (Воскресенская, 2009) та здатності пристосовуватися до зростання в місцях дії промислових викидів металургійних заводів, коксохімічних виробництв, хімічних комбінатів (Коршиков и соавт., 1995; Колесниченко и Купинский, 1989). При вивченні стану енергозабезпечення метаболічних процесів в органах рослин *R. Pseudoacacia*, що асимілюють при адаптації до впливу несприятливих техногенних умов середовища досліджували дерева зі штучних насаджень, які розташовані в місті Підгородне (ділянка I, умовний контроль), поблизу ВАТ «Ниžньодніпровський трубний завод» (ділянка II), на узбіччі проспекту Слобожанський (ділянка III). Вимірювали рівні АТФ-азної активності за (Методы. . , 1987) у листках робінії в період бутонізації та після цвітіння.

Установлено, що АТФ-азна активність у листках акації на стадії бутонізації на обох дослідних ділянках була нижчою за рівень, визначений для контролю – на 11 % на II ділянці та на 16,3 % на III (рис. 2.9а).

Після цвітіння активність АТФ-ази в листках акації із забруднених ділянок також була дещо нижчою за контрольне значення: на II ділянці – на 5,2%, на III – на 2,7% (рис. 2.9, б). На цьому етапі вегетації активність ферменту по відношенню до I стадії становила: у зоні контролю 94,2%; на II ділянці – 100,3%; на III – 109,5%. Відмінність у реакції рослин на забруднення могла бути обумовлена складом аерополітантів дослідних ділянок.

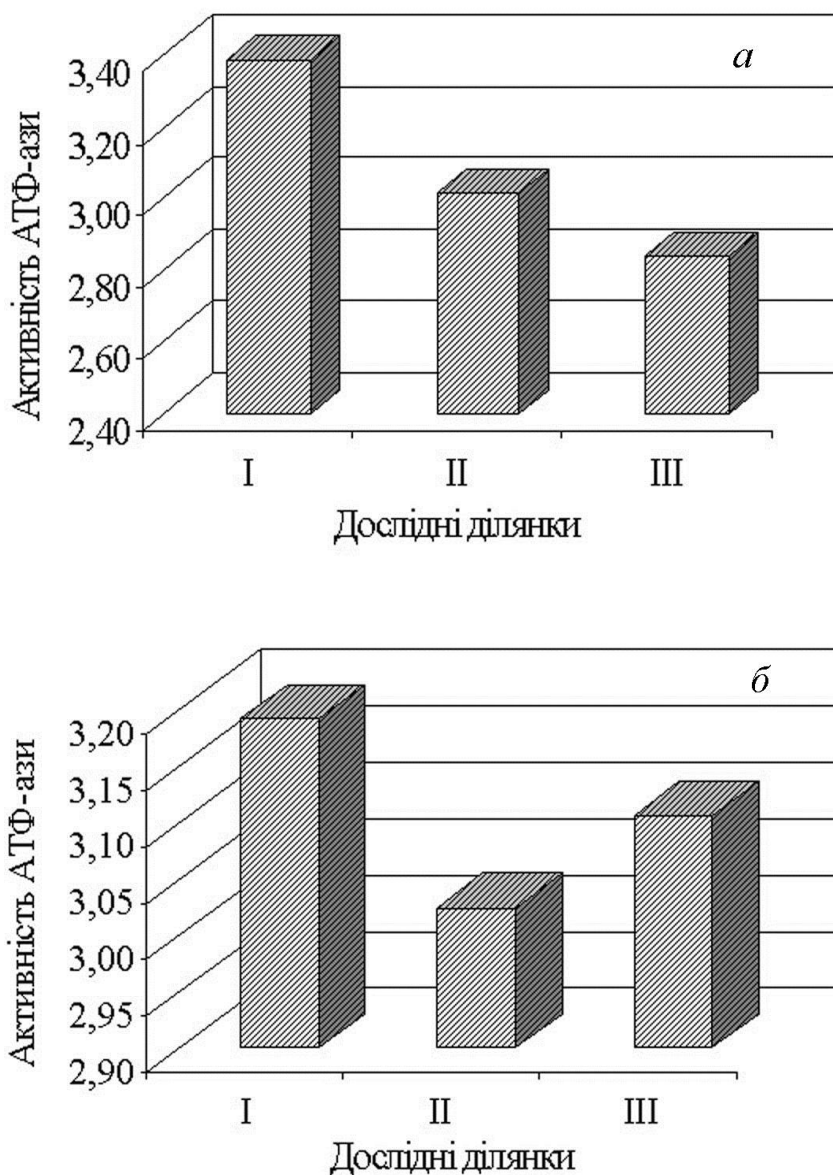


Рис. 2.9. АТФ-азна активність ($\mu\text{моль } P_n / \Gamma_{\text{TK}} \cdot \text{хв.}$) у листках *R. pseudoacacia*: а – стадія бутонізації; б – після цвітіння

Отже, під впливом комплексу забрудників у листках рослин робінії на обох стадіях вегетації знижувалася здатність до гідролізу молекул АТФ, що вказує на зменшення енергетичних ресурсів дослідних рослин.

Однак у контролі після цвітіння активність ферменту знижувалася, тоді як на дослідних ділянках ненабагато зростала.

Можна дійти висновку, що пристосування робінії до умов забрудненого середовища протягом вегетації рослин потребує підвищених енергетичних витрат порівняно з контрольними умовами.

Вивчення дії забрудників за фізіолого-біохімічними показниками, зокрема, за динамікою активності захисних ферментів, висвітлює особливості молекулярного рівня адаптації рослин до умов середовища (Воскресенская, 2009; Половникова и Воскресенская, 2008; Хромих і Євтуховська, 2010).

Дія токсикантів призводить до утворення в рослинних клітинах активних форм кисню, які ліквідуються завдяки роботі СОД, каталази і пероксидази, а глутатіон-залежна система знешкоджує молекули токсикантів, що потрапили до рослинних клітин (Meyer, 2007). У листках робінії псевдоакації (*Robinia pseudoacacia* L.) із забруднених зон, на відміну від контрольних умов, протягом вегетації було виявлено посилення процесу гідролізу АТФ (Хромих і Євтуховська, 2010). Проведено вивчення інтегрованої реакції антиоксидантної та глутатіонової захисних систем листків робінії протягом вегетації за дії комплексу антропогенних забрудників. У листках робінії у фазах до та після цвітіння рослин визначали активність СОД за рівнем гальмування процесу відновлення нітросинього тетразолію (Чевари и соавт., 1985), каталази за кількістю розкладеного перекису водню (Плешков, 1968), пероксидази за швидкістю реакції окиснення бензидину згідно з (Методы . . , 1987), ГТ за швидкістю переробки 2,4-динітрохлорбензолу (Jacoby, 1985) та вміст GSH за реакцією з 5,5-дитіо-біс-нітробензойною кислотою згідно з (Экологическая физиология растений . . , 2008).

Комплексне забруднення обох екотопів стимулювало активність ферментів першої лінії захисту листків рослин робінії протягом вегетації (табл. 2.8). У рослин на ділянці II процес утворення перекису водню був інтенсивнішим за контрольний рівень до і після цвітіння (відповідно, в 1,8 та 2,1 разу).

Таблиця 2.8

**Вплив полютантів на активність СОД (ум. од./г тк.),
каталази (мккатал/г тк.) та пероксидази (ум. од./г тк.)
у листках робінії псевдоакації**

Ділянка	Активність СОД, $M \pm m$ % до контр.	p	Активність каталази, $M \pm m$ % до контр.	p	Активність пероксидази, $M \pm m$ % до контр.	p
До цвітіння						
I (К)	13,93±0,06	-	266,33±8,3	-	0,62±0,05	-
II	$\frac{25,44 \pm 1,19}{182,6}$	0,002	$\frac{519,67 \pm 11,7}{195,1}$	0,000	$\frac{1,52 \pm 0,06}{245,2}$	0,000
III	$\frac{20,20 \pm 0,43}{145,0}$	0,001	$\frac{419,50 \pm 5,0}{157,5}$	0,001	$\frac{0,38 \pm 0,02}{61,3}$	0,002
Після цвітіння						
I (К)	16,53±0,5	-	349,33±6,7	-	0,49±0,02	-
II	$\frac{35,10 \pm 0,6}{212,3}$	0,001	$\frac{681,67 \pm 8,4}{195,2}$	0,000	$\frac{0,99 \pm 0,03}{202,1}$	0,000
III	$\frac{22,85 \pm 0,5}{138,2}$	0,001	$\frac{566,83 \pm 10,0}{162,3}$	0,000	$\frac{0,63 \pm 0,03}{128,6}$	0,003

Знешкодження токсичного метаболіту забезпечувалося зростанням каталазної (у 2 рази в обох фазах розвитку) та пероксидазної активності (відповідно, у 2,5 та 2 рази). У рослин з ділянки III в обох фазах зафіксовано менш значний ріст активності СОД (у 1,5 та 1,4 разу) і каталази (в 1,6 разу), зниження пероксидазної активності до цвітіння та незначне (в 1,3 разу) перевищення контрольного рівня після цвітіння.

Вміст відновленого глутатіону в листках рослин на обох забруднених ділянках перебільшував контрольний показник, найбільшою мірою (на 23%) на ділянці II після цвітіння (табл. 2.9).

Накопичений пул GSH забезпечував зростання активності ГТ у листках рослин з ділянки II як до цвітіння (в 1,5 разу), так і після (в 2,5 разу), що вказувало на інтенсивне знешкодження токсикантів у клітинах рослин. У той самий час у листках рослин з ділянки III активність ГТ перебільшувала контрольний рівень до цвітіння всього в 1,2 разу, а після цвітіння була нижчою за нього.

Таблиця 2.9

Вплив поллютантів на вміст GSH (нМ/г тканини) та активність ГТ (нкатал/г тканини) у листках робінії псевдоакації

Ділянка	Вміст GSH, M±m	p	Відсоток до контролю	Активність GST, M±m	p	Відсоток до контролю
До цвітіння						
I (К)	606,9±21,5	-	-	0,743±0,07	-	-
II	639,1±18,7	0,195	105,3	1,081±0,07	0,038	145,5
III	666,0±32,3	0,029	109,7	0,878±0,07	0,184	118,2
Після цвітіння						
I (К)	498,2±46,6	-	-	0,607±0,00	-	-
II	613,8±32,3	0,011	123,2	1,487±0,18	0,039	245,0
III	550,4±30,0	0,357	110,5	0,540±0,07	0,423	72,7

Отже, у листках рослин акації білої в забрудненому середовищі відбувалася значна активація захисних ферментів порівняно з контрольними умовами. У викидах автотранспорту (на ділянці II) переважали сполуки свинцю, вуглеводні й пил, у викидах трубного заводу – оксиди азоту, сірки, вуглецю, сірководню (Екологический паспорт ..., 1999), тому різницю динаміки активності ферментів у листках рослин з ділянок II та III можна пояснити специфікою реакції на компоненти викидів. Тобто, у листках акації білої ліквідація наслідків впливу різних груп токсикантів реалізувалася за різних рівнів активації досліджуваних ферментів. Ураховуючи здатність рослин за екстремальних умов синтезувати нові форми пероксидази (Коршиков и соавт., 1995; Половникова и Воскресенская, 2008), каталази (Половникова и Воскресенская, 2008), ГТ (Колесниченко и Кулинский, 1989), можна припустити, що за дії комплексу поллютантів у листках рослин робінії функціонували каталазний і пероксидазний шляхи нейтралізації перекису водню, а також шляхи деградації токсикантів за участю певних ферментів з великої родини глутатіон-трансфераз. За таких умов зниження активності ферменту відносно контролю не обов'язково свідчить про його незначну роль у відновленні гомеостазу. Відомо, що рослинам одного виду з різних екотопів властива мінливість перебігу метаболічних процесів (Коршиков и соавт., 1995; Воскресенская, 2009), тому особливості реакції рослин акації на дію різних груп токсикантів можуть вказувати на поліваріантність шляхів адаптації рослин до забрудненого середовища.

Подальші дослідження доцільно було б спрямувати на вивчення особливостей кореляційних зв'язків між показниками активності ферментів у листках рослин з антропогенних екотопів.

Отже, зростання рослин робінії псевдоакації в обох антропогенно забруднених екотопах супроводжувалося помітними змінами активності захисних ферментів, порівняно з контрольними умовами. За дії викидів автотранспорту зафіксовано активацію всіх захисних ферментів протягом вегетації, тоді як вплив викидів трубного заводу мав різнобічний характер. Динаміка змін активності ферментів протягом вегетації в листках акації білої з різних ділянок обумовлена специфікою реакції на компоненти комплексу забрудників. Виявлена мінливість перебігу метаболічних процесів у клітинах цих органів за дії різних токсикантів відбиває варіативність адаптивної стратегії рослин до умов середовища.

2.1.7. Діагностика адаптивних змін накопичення фенольних метаболітів у насінні дерев *Robinia pseudoacacia* L. в умовах аеротехногенного забруднення

Одним із чинників, які забезпечують формування життєздатного насіння рослин, вважають бар'єрну функцію насінневої оболонки відносно біотичних і абіотичних чинників середовища (Smykal et al., 2014). Фізіологічна роль цього захисного бар'єру реалізується завдяки специфічним властивостям і компонентному складу поверхневих тканин насіння (Moise, 2005). Серед метаболітів із протекторними властивостями, що локалізовані в насіннєвій оболонці, розглядають проантоціанідини (конденсовані таніни), які утворюються в процесі біосинтезу фенольних сполук (Lepiniec, 2006). Захисний ефект проантоціанідинів обумовлений антиоксидантними, антибактеріальними та антимутагенними властивостями (Dixon, 2005). Разом з тим адаптивну роль цих сполук при формуванні насіння за умов техногенного забруднення середовища не з'ясовано. При дослідженні цієї проблеми за тест-об'єкт доцільно використовувати поширені деревні культури в зелених насадженнях промислових зон за умов хронічного впливу поллютантів.

Robinia pseudoacacia L. – одна з основних деревних рослин, що використовується для створення зелених насаджень промислових міст (Кохно, 1986).

За умов техногенного забруднення промислового міста для робінії звичайної встановлено високий рівень акумуляції важких металів у листках (Коршиков, 2004), зниження насінневої продуктивності та якості насіння (Бессонова, Іванченко, 2014), зміни білкового метаболізму та антиоксидантної системи (Ловінська, 2011). Для об'єктивної оцінки змін накопичення проантоціанідинів у насіннєвій оболонці необхідно використовувати неруйнівні методи. Необхідність використання саме цих методів полягає в тому, що при виділенні цих сполук відбувається руйнування їх нативної полімерної будови (Ajila et al., 2011). У зв'язку з тим що пігментація насіння пов'язана зі здатністю проантоціанідинів поглинати світло видимого діапазону, одними з неруйнівних методів їх дослідження можуть бути спектроскопія відбивання, колориметрія (Chukwumah et al., 2009) та флуоресцентний аналіз (Ruoff, 2005). Оскільки завершальний етап біосинтезу проантоціанідинів пов'язаний зі ступенем поліфенольної полімеризації флавоноїдних суб'єдинець (Lepiniec, 2006), а стресорні чинники індукують підвищений рівень АФК (Kranper, 2010), слід висловити гіпотезу, згідно з якою вплив антропогенного навантаження може призвести до змін пігментації насіннєвої оболонки, що може бути встановлено за допомогою спектральних методів.

Як об'єкт дослідження використовували стигле насіння *Robinia pseudoacacia* L., яке відбирали на моніторингових ділянках у Ботанічному саду Дніпровського національного університету ім. О. Гончара (екологічно сприятлива зона) та при аеротехногенному забрудненні викидами автотранспорту в окремих точках однієї з основних автомагістралей м. Дніпра (вул. Богдана Хмельницького). Для діагностики адаптивних змін накопичення фенольних метаболітів досліджували спектри відбивання в діапазоні 350–800 нм, колориметричні параметри та спектри флуоресценції в діапазоні 420–650 нм (довжина хвилі збудження – 400 нм) (Феденко, Стружко, 1996; 1998).

У спектрах відбивання насіння з екологічно сприятливої зони зафіксовано широку смугу з максимумами без чіткого розділення при 365, 395 і 420 нм (рис. 2.10).

Для зразка з техногенної зони відзначено підвищення інтенсивності й батохромне зміщення смуги з появою додаткових поліфенольних максимумів при 530, 555 і 580 нм (рис. 2.10).

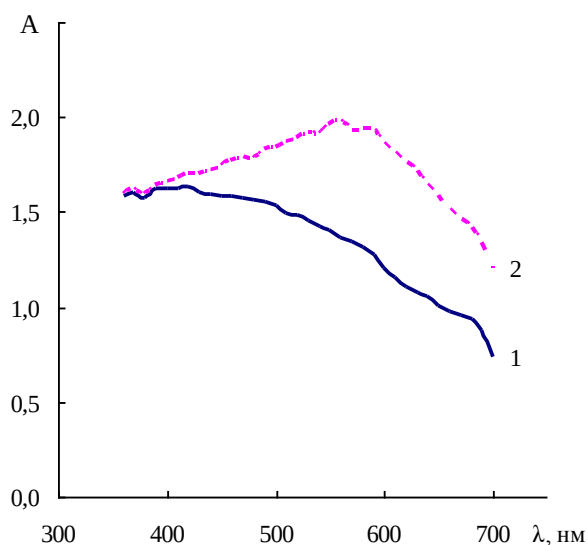


Рис. 2.10. Спектри відбивання насіння *Robinia pseudoacacia* L.:
1 – екологічно сприятлива зона; 2 – техногенна зона

Відмінність відбивальних характеристик порівняльних зразків із різних моніторингових зон підтверджена також диференційним спектром, у якому встановлена наявність максимумів при 560 і 610 нм у довгохвильовому діапазоні спектру (рис. 2.11).

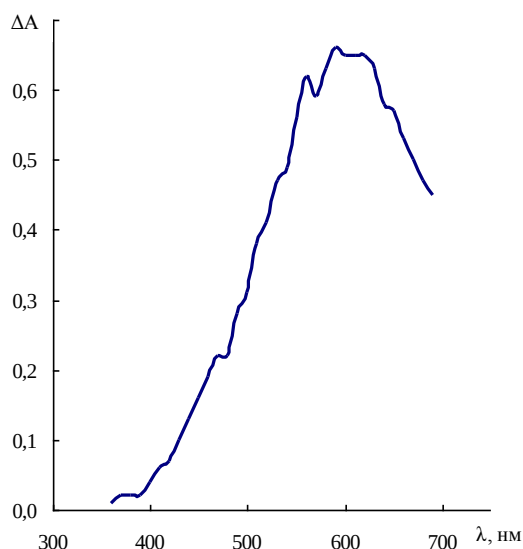


Рис. 2.11. Диференційний спектр відбивання насіння *Robinia pseudoacacia* L. з техногенної зони відносно насіння з екологічно сприятливої зони

Такий характер кривої у спектрі відбивання – результат взаємодії сполук із хромофорними групами, що локалізовані в насіннєвій оболонці, з

випромінюванням видимого діапазону. Серед цих сполук переважають проантоціанідини – група олігомерних метаболітів із різним ступенем полімеризації мономерних флавоноїдних суб'єдинць (Smykal, 2014). Структурні особливості цих сполук зумовлюють тип спектральної кривої без чіткого прояву максимумів, що характерно саме для полімерних хромофорних систем (Бриттон, 1986).

Додаткове ускладнення спектральної смуги може відбуватись унаслідок суперпозиції з максимумами мономерних флавоноїдів – метаболічних попередників проантоціанідинів (Sanz et al., 2011). Встановлена гетерогенність цих олігомерних сполук для різних рослинних об'єктів (Ferreira, Slade, 2002). Так, для серцевини дерева *Robinia pseudoacacia* L. ідентифіковано проробінетидин – дімерний поліфенофлаван-3,4-діолу (Ferreira et al., 2006).

Варіабельність відбивальних характеристик насіння з техногенної зони обумовлено зростанням накопичення в поверхневих тканинах сполук із більш спряженою хромофорною системою.

Зміни в компонентному складі проантоціанідинів можуть бути пов'язані з підвищеним ступенем полімеризації флавоноїдних суб'єдинць за умов збільшення вмісту АФК за дії стресорних чинників середовища.

Забарвлення насіння як кількісна ознака, що залежить від умов зростання рослин, встановлена на основі колориметричних параметрів. Підвищення насиченості брунатного кольору насіння з техногенної зони призвело до підвищення домінувальної довжини хвилі (λ_d) на 34,3 нм (табл. 2.10), що відповідало гіперхромному ефекту та батохромному зміщенню смуги в спектрі відбивання (рис. 2.10). При цьому відзначено зменшення умовної чистоти кольорового тону (P_e) на 30,6% (табл. 2.10), що пов'язано зі складанням кількох кольорових стимулів при підвищенні гетерогенності складу поліфенольних пігментів у насінні з техногенної зони.

Підвищене накопичення поліфенольних пігментів при антропогенному навантаженні призвело до зменшення величини коефіцієнта яскравості як інтегрального показника світлого потоку, який відбивається від насінневої оболонки (табл. 2.10).

Таблиця 2.10

**Колориметричні характеристики насіння *Robinia pseudoacacia* L.
із різних моніторингових зон**

Моніторингова зона	λ_d , нм	P_e , %	L^*	a^*	b^*
Екологічно сприятлива зона	593,1	45,5	28,92	7,34	-9,00
Техногенна зона	627,4	14,9	18,81	3,84	-20,71

Значення колориметричних коефіцієнтів a^* і b^* , чутливих до змін кольорового тону також зменшувалися для дослідного зразка (табл. 2.10).

Відмінності пігментації зразків насіння з техногенної та екологічно сприятливих зон підтверджені також на основі розрахованих кольорових відмінностей (рис. 2.12).

При цьому встановлено зіставний внесок в інтегральну величину ΔE^* складових відмінностей за яскравістю ΔL^* , кольоровістю ΔC^* та кольоровим тоном ΔH^* .

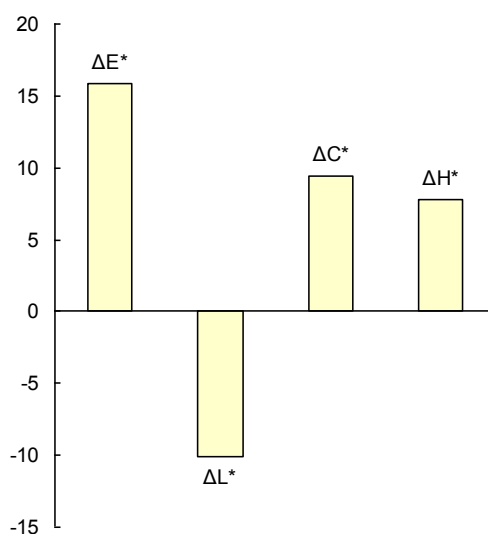


Рис. 2.12. Кольорові відмінності насіння *Robinia pseudoacacia* L. із техногенної зони відносно насіння з екологічно сприятливої зони

Отже, пристосувальні зміни біогенезу поліфенольних сполук, що спричиняють модифікацію пігментації насіння за умов техногенного забруднення, можуть бути встановлені за сукупністю колориметричних параметрів.

З урахуванням можливостей флуоресцентного аналізу в ідентифікації проантоціанідинів (Gu et al., 2002) нами досліджені спектри флуоресценції покривних тканин насіння. При збудженні світлом із довжиною хвилі 400 нм у спектрах флуоресценції насіння з обох моніторингових зон зафіксовано максимуми при 463 та 495 нм, інтенсивність яких збільшувалася відповідно на 64 та 68% для дослідного зразка (рис. 2.13), що свідчило про підвищене накопичення флуорофорів у насіннєвій оболонці за умов техногенного забруднення.

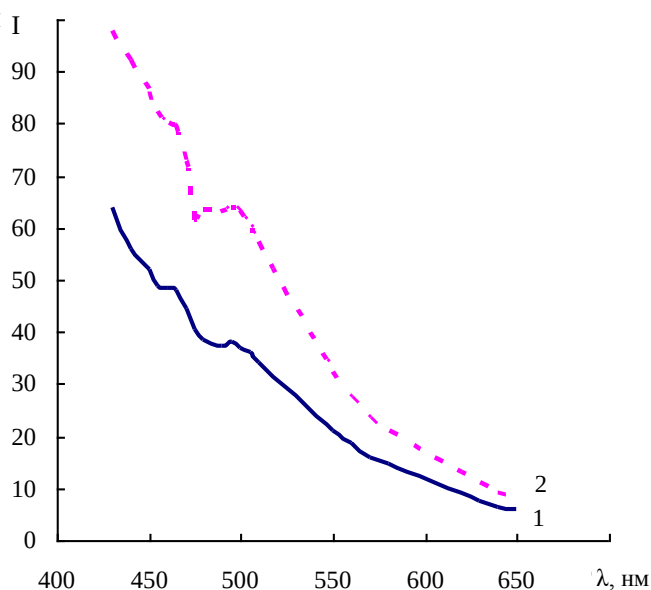


Рис. 2.13. Спектри флуоресценції насіння *Robinia pseudoacacia* L.:
1 – екологічно сприятлива зона; 2 – техногенна зона

Слід додати, що раніше нами підтверджена можливість використання флуоресцентного методу для діагностики змін накопичення протекторних сполук фенольної природи в насінні злакових культур за умов антропогенної радіонуклідної аномалії (Феденко, Стружко, 1996).

Аналізуючи отримані результати, слід зазначити, що хронічна дія аерогенних полутантів на рослини робінії звичайної спричиняла підвищене накопичення проантоціанідинів у насіннєвій оболонці, що може бути наслідком змін біосинтезу цих сполук на стадії окиснювальної полімеризації флавоноїдних суб'єдинць (Lepiniec et al., 2006) за умов зростання рівня АФК. Маркерними ознаками цієї реакції відповіді рослин при формуванні поверхневих тканин рослин можуть бути зміна положення і зростання інтенсивності максимумів у спектрі відбивання видимого діапазону, підвищення значення домінувальної довжини хвилі,

зменшення умовної чистоти кольорового тону та колориметричних коефіцієнтів, а також збільшення інтенсивності максимумів у спектрах флуоресценції. Встановлені адаптивні зміни посилюють бар'єрну функцію насінневої оболонки відповідно до несприятливих чинників середовища і сприяють збереженню життєздатності насіння за умов негативного впливу техногенного забруднення на насінневу продуктивність рослин (Бессонова, Іванченко, 2014).

Отримані результати розширюють уявлення щодо функціональної ролі насінневої оболонки в процесі формування насіння та його перебування в стадії спокою (Paulsen et al., 2013), діагностичної значущості вторинних метаболітів фенольної природи в індикації стану деревних рослин в урбофітоценозах (Фуксман, 2003), а також можуть бути використані для подальшої розробки концепції стресу для насіння рослин (Kranter et al., 2010).

Використані нами спектроскопія відбивання у видимому діапазоні, колориметрія та флуоресценція розширюють методичну основу прижиттєвої діагностики адаптивних змін рослин і відповідають сучасному напрямку дослідження функціонального стану та ідентифікації деревних культур із використанням комплексу неруйнівних спектральних методів (Tigabu et al., 2005). Наявність за даними (Chukwumah et al., 2009) корелятивного зв'язку між колориметричними параметрами насінневої оболонки, вмістом фенольних сполук та антиоксидантною активністю підтверджує можливість використання колориметрії для експрес-оцінки редокс-стану рослинних об'єктів.

Виявлені маркерні ознаки використані для розроблення способів діагностики функціонального стану деревних рослин при техногенному забрудненні середовища (Пат. № 106695, 2016; Пат. № 108492, 2016).

Отже, вплив техногенного забруднення спричиняв зміни накопичення проантоціанідинів у поверхневих тканинах насіння *Robinia pseudoacacia* L. Маркерні ознаки цих адаптивних змін можуть бути встановлені з використанням неруйнівних спектральних методів.

2.1.8. Фенольні та каротиноїдні антиоксиданти в насінні *Aesculus hippocastanum* L. за дії аеротехногенних поллютантів

Формування стійкості рослин до умов техногенного забруднення середовища пов'язане із комплексом змін різних систем метаболізму.

Серед універсальних стрес-протекторних реакцій рослинного організму розглядають систему антиоксидантного захисту, яка забезпечує знешкодження активних форм кисню (АФК), рівень яких підвищується за стресорного впливу (Hirayama, Shinozaki, 2010). Антиоксидантна система в рослин містить комплекс ферментативних та низькомолекулярних антиоксидантів (Колупаев, Ястреб, 2015). Фізіологічна доцільність багатокomпонентності антиоксидантів пов'язана з основним принципом організації захисних систем організму, що ґрунтується на синергізмі антиоксидантної дії сполук різного класу (Milde et al., 2007). Серед низькомолекулярних антиоксидантів привертають увагу каротиноїди та фенольні сполуки, біосинтез яких відбувається різними метаболічними шляхами. Поєднання гідрофобних каротиноїдів і гідрофільних фенолів забезпечує інактивацію АФК у водній та ліпідній фазах (Decker, 1998). Ураховуючи видоспецифічність накопичення цих антиоксидантів, необхідно з'ясувати їх протекторну функцію у різних видів рослин.

Особливість деревних рослин як тест-об'єкта пов'язана з хронічним впливом техногенного забруднення в процесі вегетації.

Так, на прикладі *Pinus sylvestris* L. показано (Фуксман и др., 1997), що зміни накопичення вторинних метаболітів фенольної природи у хвої мають двофазний характер: для першої фази характерно посилення біосинтезу цих сполук у техногенній зоні, а для другої фази – пригнічення метаболічних процесів із підвищенням рівня забруднення середовища. Серед біомоніторів забруднення середовища поллютантами розглядають *Aesculus hippocastanum* L. (Yilmaz et al., 2006). Для насіння гіркокаштану звичайного підтверджена висока антиоксиданта активність, яка визначається комплексом різних сполук, у тому числі фенольними метаболітами (Kapusta et al., 2007).

Разом із сапонінами фенольні антиоксиданти зумовлюють фармакологічний ефект препаратів, виготовлених із насіння *Aesculus hippocastanum* L. (Celep et al., 2012). Протекторну роль фенольних і каротиноїдних сполук при формуванні насіння гіркокаштану звичайного за умов техногенного забруднення не з'ясовано.

Слід зазначити, що здатність селективно поглинати світло видимого діапазону дає можливість для експрес-діагностики накопичення цих вторинних сполук із використанням неруйнівних методів спектроскопії відбивання та колориметрії. Раніше нами підтверджено корелятивний зв'язок між спектральними характеристиками і вмістом каротиноїдів у насінні кукурудзи (Феденко, Стружко, 1994; 1994а).

У зв'язку з цим є підстави вважати, що спектральні параметри насіння можуть бути маркерними критеріями для експрес-діагностики змін накопичення каротиноїдних та фенольних антиоксидантів.

Як об'єкт дослідження використовували стигле насіння *Aesculus hippocastanum* L., яке відбирали на моніторингових ділянках у Ботанічному саду ДНУ ім. Олеса Гончара (екологічно сприятлива зона) та при аеротехногенному забрудненні викидами автотранспорту в окремих точках однієї з основних автомагістралей м. Дніпро (пр. Богдана Хмельницького). Для спектральних вимірів використовували індивідуальні насінини після видалення оболонки.

Для діагностики адаптивних змін накопичення фенольних і каротиноїдних метаболітів досліджували спектри відбивання в діапазоні 350–800 нм та колориметричні параметри.

У спектрі відбивання насіння з екологічно сприятливої зони слід виділити дві групи максимумів (рис. 2.14). Перша високоінтенсивна смуга з максимумом при 365 і 385 нм обумовлена наявністю фенольних сполук, у складі яких переважають глікозиди кверцетину та кемпферолу (Kapusta et al., 2007; Li et al., 2010). Друга низькоінтенсивна смуга з максимумами при 450 і 480 нм пов'язана з каротиноїдами (Феденко та ін., 2010). Для насіння з техногенної зони характер прояву цих максимумів та їх положення практично не змінювалися. Однак мало місце підвищення оптичної густини максимумів при 450 і 480 нм на 67% при майже незмінній інтенсивності максимумів 365 і 385 нм (рис. 2.14).

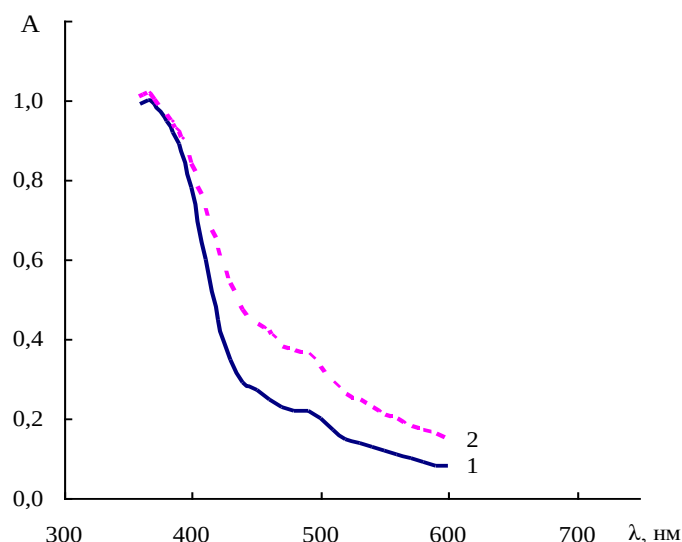


Рис. 2.14. Спектри відбивання насіння *Aesculus hippocastanum* L.:
1 – екологічно сприятлива зона; 2 – техногенна зона

Ураховуючи корелятивний зв'язок між інтенсивністю відбивання у видимому діапазоні та вмістом каротиноїдів (Феденко, Стружко, 1994а), виявлену тенденцію можна пояснити підвищеним рівнем накопичення цих антиоксидантів при формуванні насіння в техногенній зоні.

Цей факт також підтверджено диференційним спектром (рис. 2.15), який характеризує відмінність інтенсивності відбивання залежно від довжини хвилі між зразками насіння з техногенної та екологічно сприятливої зони.

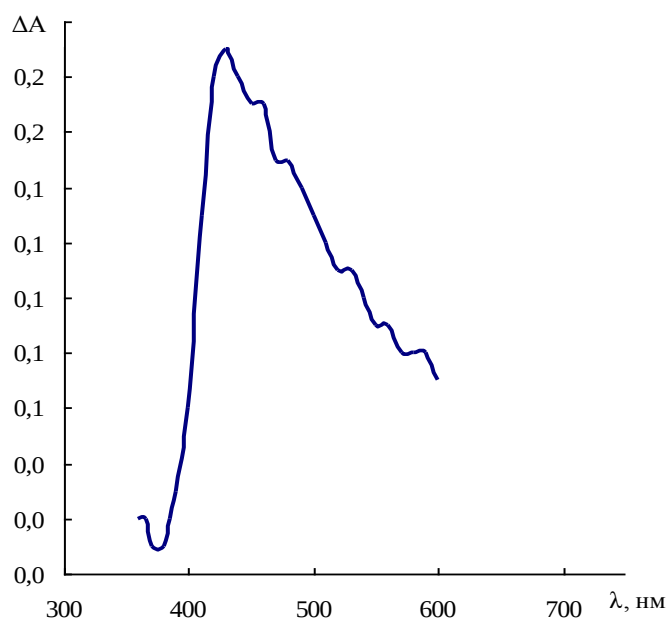


Рис. 2.15. Диференційний спектр відбивання насіння
Aesculus hippocastanum L. із техногенної зони відносно насіння
з екологічно сприятливої зони

Наявність максимумів у диференційному спектрі 430 і 480 нм свідчила, що відмінність між порівнюваними зразками обумовлена підвищеним накопиченням каротиноїдів за дії полютантів. Колориметричні параметри дозволили провести порівняльний аналіз забарвлення насіння з різних моніторингових зон. Комплекс фенольних та каротиноїдних пігментів зумовив значення домінувальної довжини хвилі λ_d у діапазоні жовтого кольору (табл. 2.11). При цьому для насіння з техногенної зони значення λ_d підвищено на 2,6 нм, а умовна чистота кольорового тону P_e на 30%. При цьому коефіцієнт яскравості L^* для насіння з техногенної зони зменшувався на 16%, що відповідало підвищеному накопиченню сполук, які поглинають світло видимого діапазону.

Вплив екологічно несприятливих умов позначався також на підвищенні від'ємних значень колориметричних коефіцієнтів a^* і b^* (у 2,8 та 1,4 разу відповідно).

Таблиця 2.11

**Колориметричні характеристики насіння *Aesculus hippocastanum* L.
із різних моніторингових зон**

Моніторингова зона	λ_d , нм	P_e , %	L^*	a^*	b^*
Екологічно сприятлива зона	582,8	22,4	94,37	-8,92	-49,44
Техногенна зона	585,4	29,1	81,3	-3,18	-36,56

Більш високий ступінь варіабельності коефіцієнта a^* слід пояснити його залежністю від змін у діапазоні жовтого кольору для пігментованих препаратів (Феденко, Стружко, 1998).

Відмінність забарвлення насіння з різних моніторингових зон визначена шляхом розрахунку кольорових різниць на основі колориметричних коефіцієнтів (рис. 2.16).

Визначальний вклад в інтегральну величину ΔE^* вносять різниці за яскравістю ΔL^* та кольоровістю ΔC^* . Даний факт пояснюється тим, що кольоровий контраст між порівнюваними зразками насіння створюється здебільшого внаслідок різного рівня накопичення каротиноїдів. Отже, підвищений рівень накопичення каротиноїдів у насінні з техногенної зони спричиняв зростання оптичної густини аналітичних максимумів цих пігментів у спектрі відбивання видимого діапазону, домінувальної довжини хвилі, умовної чистоти кольорового тону, колориметричних коефіцієнтів a^* і b^* , а також зниження коефіцієнта яскравості.

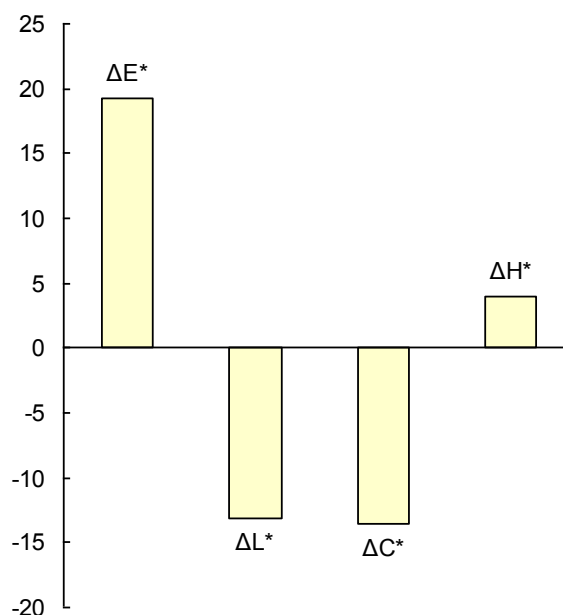


Рис. 2.16. Кольорові відмінності насіння *Aesculus hippocastanum* L. із техногенної зони відносно насіння з екологічно сприятливої зони

Ураховуючи фізіологічні функції каротиноїдів у насінні та загальні реакції відповіді рослинного організму на абіотичний стрес (Hirayama, Shinozaki, 2010], тенденцію підвищеного накопичення в насінні гіркокаштану звичайного за умов техногенного забруднення слід пояснити участю цих сполук в антиоксидантній системі захисту від АФК. Це забезпечує зниження інтенсивності процесів пошкодження генеративних органів рослин. Крім того, встановлену тенденцію слід також розглядати з огляду на реалізацію іншої специфічної функції каротиноїдів – участь у синтезі АБК як одного з основних регуляторів процесу дозрівання насіння (Howitt, Pogson, 2006). Отримані нами результати щодо каротиноїдних антиоксидантів та відомі дані стосовно активації глутатіон-залежної системи насіння *Aesculus hippocastanum* L. за дії промислових поллютантів (Хромих, 2012) є підтвердженням функціонування системи антиоксидантного захисту, для якої синергізм дії сполук різного класу забезпечує посилення пристосування рослин до несприятливих умов середовища.

З огляду на можливість визначення хлорофілу в листках гіркокаштану звичайного за відбивальними характеристиками (Gitelson, Merzlyak, 1994), слід зазначити, що сукупність запропонованих діагностичних критеріїв адаптивних змін у генеративних органах розширює можливості використання спектроскопії відбивання в екофізіологічних дослідженнях.

Крім того, підтверджена перспектива застосування колориметрії для кількісного визначення забарвлення насіння на основі оптичних параметрів, а прийом диференційної колориметрії – для встановлення змін цієї ознаки залежно від умов середовища.

Неруйнівні спектральні методи можуть удосконалити методичні основи діагностики функціонального стану рослин в урбоценозах за умов антропогенного навантаження. Ураховуючи той факт що насіння гіркокаштану звичайного використовують для виготовлення фітопрепаратів лікувальної дії (Foca et al., 2011), запропоновані оптичні методи мають перспективу використання при стандартизації рослинної сировини за пігментним складом.

Отже, за умов техногенного забруднення середовища мала місце тенденція підвищеного накопичення каротиноїдних антиоксидантів у насіння *Aesculus hippocastanum* L. Для експрес-діагностики таких адаптивних змін можуть бути використані відбивальні та колориметричні характеристики насіння.

2.2. Особливості змін у білковому комплексі насіння різних видів роду *Acer* за несприятливих умов середовища

Процес адаптації рослин до стресів інтегрує різноманітні пристосувальні зміни, які відбуваються на різних організаційних рівнях і в цілому формують адаптаційний синдром. Значний прогрес, досягнутий останнім часом при вивченні фізіолого-біохімічних механізмів пристосувальних реакцій, значною мірою пов'язаний з результатами досліджень синтезу та розпаду макромолекул в умовах стресу (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003).

Незважаючи на значну кількість досліджень, спрямованих на аналіз реакції білкової системи, залишається невирішеним питання виділення та вивчення ролі стресових білків у процесах адаптації. Найкраще сьогодні вивчено реакцію рослинної клітини на температурний стрес (Косаківська, 2003; Lubaretz, zur Nieden, 2002; NDong et al., 2002).

Щодо досліджень впливу інших стресових факторів, у тому числі важких металів, на білкову систему рослин, то це питання здебільшого

вивчається на рослинах у модельних експериментах, у той час як дослідження в реальних ґрунтово-кліматичних умовах існування рослин здійснюються недостатньо. Результати оцінки вмісту запасного білка в зрілому насінні різних видів роду *Acer* L., які ростуть у різних умовах (умовно чиста зона, біля автомагістралі), показали, що в насінні контрольних дерев міститься достовірно більше запасного білка, ніж у дерев із забрудненої зони (табл. 2.12).

Таблиця 2.12

**Зміни вмісту запасного білка в насінні кленів
за умов антропогенного навантаження**

Види кленів	Вміст запасного білка, мг/мл		Відсоток до контролю
	контроль	дослід	
<i>A. pkatanoides</i>	3,6±0,05	3,0±0,02*	83
<i>A. negundo</i>	3,7±0,04	3,0±0,03*	81

*Примітка: відміни статистично значущі, якщо при $p < 0,05$.

Обидва види за хронічної дії автотранспортних викидів показали зниження вмісту білка в середньому на 18%.

Аналіз поліпептидного складу запасного білка дозволив виявити у складі насіння *A. platanoides* три основні діапазони M_r : 20,4; 30,9–37,2 і 46,8–52,5 кД (табл. 2.13).

Таблиця 2.13

**Відносний вміст компонентів запасного білка зрілого насіння
A. platanoides L.**

Значення M_r , кД	Відносний вміст компонентів запасного білка, %		Відсоток до контролю, %
	контроль	дослід	
93,4–97,8	1,1 ± 0,02	1,4 ± 0,04*	127
89,2	0,2 ± 0,001	0,4 ± 0,003	200
72,5	0,1 ± 0,001	0,3 ± 0,002	300
64,6–69,2	3,3 ± 0,02	2,7 ± 0,03	82
46,8–52,5	15,9 ± 0,05	21,1 ± 0,08*	133
30,9–37,2	43,4 ± 0,06	42,5 ± 0,09	99
24,6–29,6	0,6 ± 0,01	1,1 ± 0,04	183
20,4	32,2 ± 0,09	27,0 ± 0,08*	84
18,7	0,6 ± 0,02	0,2 ± 0,001	33
17,0	2,5 ± 0,09	3,7 ± 0,05*	148
16,6	1,2 ± 0,05	-	-

Майже половина кількості білка зосереджена в діапазоні M_r 30,9–37,2 кД (43,4%). Засвідчується підвищення рівня накопичення поліпептидів з

M_r 17,0 (на 48%); 24,6–29,6 (на 83%); 46,8–52,5 (на 33%); 93,4–97,8 (на 27%), 89,2 (у 2 рази) кД. Рівень акумуляції інших білків знижується (табл. 2.13).

Порівняно з контролем зникає компонент з M_r 16,6 кД. Появи нових поліпептидів не відбувається. Як бачимо з результатів дослідження, зміни стосуються всього спектру білкового комплексу насіння. Для дослідних зразків підвищення експресивності синтезу білка притаманно переважно високомолекулярним (ВМ) компонентам, два з яких у нормі синтезуються в дуже низьких концентраціях. Поліпептид з низькою молекулярною масою 17,0 кД показав підвищення накопичення на 48%. Посилення синтезу білка на 33% показали також поліпептиди із середньою молекулярною масою (46,8–52,5 кД). До складу запасного білка клена ясенелистого входить вісім поліпептидів з M_r від 15,2 до 95,5 кД (табл. 2.14).

Таблиця 2.14

**Питома вага компонентів запасного білка зрілого насіння
A. negundo L.**

Значення M_r , кД	Питома вага компонентів запасного білка, %		Відсоток до контролю, %
	кнтроль	дослід	
95,5	$1,22 \pm 0,04$	$0,71 \pm 0,05$	58
67,7–74,2	$18,1 \pm 0,07$	$23,1 \pm 0,02^*$	128
51,3	$54,0 \pm 0,09$	$53,3 \pm 0,09^*$	99
40,8	$2,93 \pm 0,06$	$0,24 \pm 0,01^*$	8
20,9	$21,8 \pm 0,08$	$20,2 \pm 0,07^*$	93
18,2	$1,15 \pm 0,04$	$1,85 \pm 0,04^*$	161
15,2	$0,91 \pm 0,03$	$0,73 \pm 0,03^*$	80

*Примітка: відмінності є статистично значущими, якщо $p < 0,05$.

Основна маса білка, як і в разі клена гостролистого, міститься в трьох зонах з M_r 20,9; 51,3 і 67,7–74,2 кД. Більше 50% загального білка міститься в зоні з M_r 51,3 кД. Суттєве підвищення накопичення білка зареєстровано для компонентів з M_r 18,2 (на 61%), а також 74,2 кД (на 28%). Чотири компоненти зазнали суттєвого зниження, особливо поліпептид з M_r 40,8 кД (на 92%).

Отже, адаптація двох видів кленів має як відмінності, так і подібність у реакції-відповіді на несприятливі впливи навколишнього середовища. Для клена гостролистого характерним є більша кількість поліпептидів, які накопичуються у відповідь на стресорну дію. Причому більшість з них належить до ВМ компонентів (чотири поліпептиди), а також до компонентів

із середньою (два компоненти) і низькою (два компоненти) молекулярною масою. Крім того, насіння клена гостролистого має більш високу гетерогенність білкового комплексу порівняно з кленом ясенелистим.

Отже, інтродуценти, які ростуть у нових для них кліматичних умовах, пристосовуються до навколишнього середовища за допомогою тих самих механізмів, які притаманні спорідненим їм аборигенам. Так, інтродукований у степову зону України *A. negundo* L. адаптується до стресових умов тими самими шляхами, що й місцевий вид *A. platanooides* L., аналогічними фізіологічними перебудовами, до яких, зокрема, належать зміни білкового складу насіння.

2.3. Вплив техногенного забруднення на вуглеводний обмін у насінні деревних рослин роду *Tilia* L.

Дніпропетровський регіон – один із найбільш техногенно-забруднених в Україні, що обумовлено високою концентрацією промислових підприємств (більше 800) із застарілими системами очищення повітря від емісій. Зазначені обставини створили несприятливі екологічні умови в мегаполісі (Юсипіва, Коваль, 2012) і загострили проблему оптимізації міського середовища, в оздоровленні якого важливою ланкою є зелені насадження. Рослини здатні накопичувати у своїх органах оксиди сірки, азоту, металів, затримувати пил (Сергейчик, 1997), сприяючи локалізації компонентів забруднення, акумуляції та знешкодженню токсичних речовин (Долгова, 1997). Найбільшу санітарно-гігієнічну роль відіграють деревні рослини з великою площею листової пластинки, проте негативний вплив забрудників призводить до порушення їх функціонування (Borrego et al., 2006; Newman, 2010).

В умовах урбанізованого середовища ступінь ушкодження біохімічних процесів, фізіологічних функцій та, як наслідок, морфоструктури рослин залежить від концентрації токсичних речовин та тривалості їх впливу (Baines, 1994; Tokar, 2007). У дерев знижується асиміляційна активність, вміст хлорофілу, змінюється будова хлоропластів (Хромих та ін., 2015; Pharr, 1995), знижується вміст аскорбінової кислоти, нуклеїнових кислот, білків, клітковини (Lidon, Henrigues, 2011); зменшується виділення фітонцидів і фертильність пилку (Zeng et al., 2007);

порушуються феноритми, знижується стійкість до впливу шкідників та хвороб, що погіршує їх стан, а іноді є причиною передчасної загибелі (Грицай, Шупранова, 2015; Tubby, Webber, 2010). У фітоценозах м. Дніпро види роду *Tilia* L. становлять у парках і скверах 3,7% загальної кількості деревних видів, тоді як у вуличних придорожніх насадженнях – 11,2% (Пономарьова, 2013).

Види цього роду мають високу газопоглинальну здатність (McPherson, 1993), затримують значну кількість аерополітантів та виділяють багато кисню внаслідок великої фотоасиміляційної поверхні. Крім того, липи мають високі декоративні якості, що робить їх привабливим об'єктом для озеленення міських територій і водночас потребує глибокого знання біолого-екологічних особливостей видів роду *Tilia*.

Зміни вмісту вуглеводів, порушення співвідношення їх форм за дії чинників середовища надають інформацію для оцінки та прогнозування стійкості рослин в умовах екологічних стресів. Відомо, що в період закінчення вегетації та плодоношення посилюються синтез і накопичення вуглеводних сполук в усіх органах і тканинах рослин (Косаківська, 2003).

Зміни вмісту водорозчинних вуглеводів за впливу всіх типів політантів виявлено як у насінні *T. amurensis*, так і *T. Platyphyllos* (Пономарьова, 2013; Грицай, Шупранова, 2015;). Зміни стосувалися вмісту крохмалю, цукрози, редукуючих вуглеводів та їх суми в насінні обох видів лип (табл. 2.15).

Таблиця 2.15

Зміни вмісту крохмалю, цукрози, редукуючих вуглеводів та суми цукрів у насінні дерев роду *Tilia* L. за умов техногенного забруднення

Ді- лян- ка, №	Вміст редуючих вуглеводів		Вміст суми вуглеводів		Вміст цукрози		Вміст крохмалю	
	M± SD	до контро- лю, %	M±SD	до контро- лю, %	M± SD	до контро- лю, %	M± SD	до контро- лю, %
<i>Tilia amurensis</i>								
1	1,20 ± 0,02	-	4,88 ± 0,03	-	3,68 ± 0,03	-	2,84 ± 0,03	-
2	1,29 ± 0,03	107,5	4,88 ± 0,03	100,0	3,59 ± 0,03	97,6	2,69 ± 0,02*	94,7
3	1,38 ± 0,03*	115,0	4,77 ± 0,03	97,8	3,39 ± 0,03*	92,1	2,58 ± 0,05*	90,9

Продовження табл. 2.15

4	1,46 ± 0,03*	121,7	4,66 ± 0,01*	95,5	3,20 ± 0,03*	87,0	2,41 ± 0,03*	84,9
5	1,63 ± 0,01*	135,8	4,27 ± 0,02*	87,5	2,64 ± 0,07*	71,7	2,33 ± 0,17*	82,0
<i>Tilia platyphyllos</i>								
1	0,99 ± 0,03	-	5,47 ± 0,07	-	4,48 ± 0,03	-	2,67 ± 0,02	-
2	1,13 ± 0,04*	114,1	5,18 ± 0,02*	94,7	4,05 ± 0,05*	90,4	2,58 ± 0,03	96,6
3	1,19 ± 0,03*	120,2	4,67 ± 0,07*	85,4	3,48 ± 0,04*	77,7	2,51 ± 0,01*	94,0
4	1,22 ± 0,05*	123,2	4,57 ± 0,03*	83,5	3,35 ± 0,03*	74,8	2,45 ± 0,03*	91,8
5	1,36 ± 0,05*	137,4	4,18 ± 0,05*	76,4	2,82 ± 0,12*	63,0	2,39 ± 0,02*	89,5

*Примітка: розбіжності між вибірками достовірні при $P < 0,05$.

Вміст крохмалю знижувався як у насінні *T. amurensis*, так і *T. platyphyllos*, однак у другого виду меншою мірою. Вплив промислових емісій, порівняно з транспортними, спричинював більші втрати крохмалю у насінні обох видів. При цьому слід зазначити для обох видів лип, що дія вихлопів вантажівок супроводжувалася більшим зниженням вмісту крохмалю, ніж дія вихлопів легкового транспорту.

Отримані результати узгоджуються з даними (Долгова, 1997; Тищенко, 2012) щодо залежності рівня змін накопичення крохмалю рослинами від типу забруднення середовища. Сумарний вміст вуглеводів найбільш помітно знижувався в насінні *T. platyphyllos* на всіх забруднених ділянках, особливо за дії промислових викидів (ділянки 4 та 5). У насінні *T. amurensis* вплив транспортних емісій був незначним, тоді як промислові викиди спричинили більші втрати вмісту вуглеводів. Загальною тенденцією для обох видів лип було переважне зменшення сумарного вмісту вуглеводів за дії промислових емісій. Оскільки вуглеводи є основним субстратом для синтезу інших запасних сполук, таких як ліпіди або білки (Тищенко, 2012), можна припустити, що спричинене поллютантами зменшення сумарного вмісту вуглеводів узгоджується з більш інтенсивним перетворенням їх на інші запасні сполуки в насінні обох видів лип. Суттєве зниження вмісту цукрози виявлено в насінні *T. platyphyllos* як за впливу вихлопів вантажівок (ділянка 3), так і

промислових емісій. У насінні *T. amurensis* найбільше зниження накопичення цукрози також викликали промислові викиди, особливо на ділянці 5, тоді як транспортні вихлопи призводили до незначних змін. Цукроза є розчинним вуглеводом, який у значній кількості міститься в насінні (Овчаров, 1976), і становить собою ідеальну сполуку для транспорту запасних поживних речовин.

Стимуляція синтезу цукрози може супроводжуватися більш інтенсивним гідролізом крохмалю або пригніченням його синтезу (Чернікова, 2008). Причини зниження вмісту цукрози в умовах забруднення середовища можуть полягати в пригніченні процесу фотосинтезу в оплоднях, які частково здатні постачати насінню дисахариди, а також у пригніченні транспорту цукрози з листя (Овчаров, 1976). Зростання вмісту редукуючих вуглеводів виявлено в насінні обох видів лип на всіх забруднених ділянках. За впливу транспортних емісій більш значне збільшення показників зафіксовано в насінні *T. platyphyllos*, а дія промислових викидів супроводжувалася суттєвим збільшенням вмісту редукуючих вуглеводів у насінні обох видів, особливо на ділянці 5.

Відомо, що вуглеводи відіграють важливу роль в адаптації рослин до несприятливих умов, зокрема завдяки їхнім властивостям як осмопротекторів (Дубова, 2009; Юсипіва Т.І., Коваль, 2012) та кріопротекторів (Косаківська, 2003; Muns, Weir 2011). І, нарешті, функції вуглеводів у стресових умовах можуть бути пов'язані з нейтралізацією вільних радикалів, захисту від метаболічної токсикації (Долгова, 1997).

Отже, у насінні обох видів лип рівень змін метаболізму вуглеводів визначався типом забруднення. Зменшення вмісту крохмалю було найбільш помітним за дії промислових викидів, особливо в насінні *T. amurensis*. У свою чергу, найбільше зниження сумарного вмісту вуглеводів та вмісту цукрози виявлено в насінні *T. platyphyllos* за дії вихлопів вантажівок та промислових викидів. Загальною тенденцією для обох видів лип було зростання вмісту редукуючих цукрів, особливо за впливу промислових емісій.

Перерозподіл співвідношення компонентів вуглеводного обміну в насінні лип свідчить про активацію спектру адаптивних можливостей видів роду *Tilia* в умовах забрудненого середовища.

ПІСЛЯМОВА

Унаслідок суттєвої адвентизації регіональних флор України очевидним стала необхідність урахування процесів міграції і натуралізації неаборигенів, особливо видів деревних рослин, а також фундаментальних досліджень їх адаптивного потенціалу, який дозволяє рослинам ефективно конкурувати з місцевою флорою. Це особливо важливо в умовах потужного антропогенного стресу, оскільки саме ці рослини є найбільш стійкими і мають низку суттєвих відмінностей, які актуалізують вивчення адвентивних видів. Особливу небезпеку становлять інвазійні види, здатні до успішної конкуренції з місцевими видами й укорінюватися в місцеві спільноти.

Показано, що адвентивна фракція флори Дніпропетровського регіону нараховує 286 адвентивних видів, і на сьогодні на частку чужорідних видів у флорі регіону припадає майже 17%, які активно розселяються в селітебних екотопах і культурфітоценозах, а також у природних угрупованнях. Найбільшу кількість адвентивних видів зареєстровано в родинях *Brassicaceae*, *Asteraceae* і *Poaceae* (14, 13 і 9% від загальної кількості відповідно). Серед чужорідних видів 28 визначені як інвазійні, а також було зафіксовано тенденцію до посилення інвазійності деяких видів за останні роки. Досліджено зміни меж розповсюдження натуралізованих адвентивних деревних, чагарникових і трав'янистих рослин у степовому Придніпров'ї на фоні кліматичних флуктуацій протягом останніх десятиліть. Показано наявність віддаленої від материнських рослин насінневої порослі липи широколистої (*Tilia platyphyllos* Scop.) у штучних фітоценозах міста Дніпро, а скумпія звичайна (*Cotinus coggygia* Scop.) утворила численний насінневий підріст у полезахисних насадженнях та міських рекреаційних зонах. У напівприродних і штучних фітоценозах знайдено віргінільні та генеративні рослини черемхи пізньої (*Padus serotina* Ehrh.) насінневого походження. У природних екотопах і міських фітоценозах зафіксовано насінневу поросль каркасу західного (*Celtis occidentalis* L.). Припускається, що саме кліматичні зміни останніх десятиліть створили для досліджених адвентивних видів сприятливі умови формування життєздатного насіння та його проростання. Адвентивні види *C. coggygia*, *P. serotina* виявили найбільшу чутливість до кліматичних

змін, отже, мають високий потенціал щодо посилення інвазійності та загрози біорізноміттю в степовому Придніпров'ї, що визначає необхідність аналізу та прогнозування можливих віддалених наслідків інтродукції чужорідних рослинних видів.

Формування шляхів пристосування рослин до нових місць існування відображає загальну стратегію в реакціях рослинних організмів на дію різних пошкоджувальних агентів. Ця стратегія полягає насамперед у намаганнях організмів найбільш економним способом знайти можливості для запобігання дії несприятливого чинника (Чиркова, 1988). Вивчення адаптивних змін у листках інвазійного рослинного виду липи повстистої показали, що за умов освітлення збільшується площа листової поверхні і щільність продихів порівняно із затіненими листками, що свідчить про пристосованість до просторового розташування листків у кроні дерев. Зменшення довжини і ширини продихів в освітлених листках порівняно із затіненими підвищувало ефективність регуляції рівня транспірації. У цих самих умовах засвідчується зростання накопичення кутикулярних восків та достовірне збільшення сумарного пулу високомолекулярних вуглеводнів у їх складі порівняно із затіненими листками, що вказує на функціонування ефективних механізмів регуляції біосинтезу кутикулярних восків у процесі адаптації інвазійного виду липи повстистої до локальних умов середовища.

Надзвичайну чутливість до кліматичних змін виявляють не тільки адвентивні види, а й аборигенні. За модель аридизації клімату було обрано крутосхили річок Дніпропетровської області, на яких з підвищенням висоти відбувалося зниження відносної вологості, підвищення температури й освітленості під лісовим пологом.

В умовах альтитуд-асоційованого екологічного градієнта досліджено особливості метаболізму листків аборигенних видів *Quercus robur* L. і *Fraxinus excelsior* L. у природному прибережному лісі Міжнародного біосферного заповідника ім. Бельгарда. За результатами досліджень встановлено зменшення вмісту хлорофілів у листках ясена від середнього до високого положення, у той час як у дуба звичайного зареєстровано підвищення цього параметра. Вміст хлорофілу корелював з освітленням, температурою і вологістю в листках обох видів. З підвищенням висоти зростала активність каталази, причому в листках ясена більш суттєво, ніж у листках дуба звичайного. Ці результати підтвердили високу чутливість дерев

степового лісу навіть за слабких відхилень (від 52 до 74 м н.р.м.) в альтитуд-асоційованому середовищі, що може бути використано для оцінки адаптивного потенціалу деревних видів при створенні лісових культур.

У листках *Acer platanoides* (автохтонний вид) також виявлено високі рівні кореляції між активністю низки антиоксидантних ферментів (CAT, BPOD і GPOD) та показниками освітленості, температури й вологості, тоді як для *Robinia pseudoacacia* (адвентивний вид) встановлено лише вибірккові значущі зв'язки, що може слугувати маркером пристосованості автохтонного й адвентивного видів до таких умов.

Здійснено низку досліджень метаболічної адаптації інтродукованих у степову зону Придніпров'я видів роду *Quercus* L. і *Chaenomeles* Lindl. Установлено відмінності в швидкості протеїнової акумуляції, каталазної і пероксидазної активності в листках серед досліджених видів роду *Quercus* L. Динаміка метаболічних змін мала різноспрямований характер у зв'язку з рівнем стійкості генотипів, що вказує на адаптивний характер цих змін.

Визначено індивідуальні особливості активності та складу пероксидази у вегетативних органах чотирьох видів роду *Chaenomeles* Lindl. (*Ch. japonica* (Thunb.) Lindl., *Ch. speciosa* (Sweet) Nak., *Ch. cathayensis* (Hemsl.) Schneid., *Ch. x superba* (Frahm) Red.) відповідно до фаз сезонного розвитку й у відповідь на дію гідротермічного стресу. У *Ch. japonica* і *Ch. x superba* активність пероксидази була більш високою в середині вегетаційного періоду, що є проявом адаптаційних процесів в умовах несприятливого гідротермічного режиму і дозволяє вважати ці види найбільш стійкими в умовах регіону.

Крім впливу аридизації клімату, рослини зазнають негативної дії забруднення атмосфери і ґрунтів промислово-транспортними емісіями. Дослідження сезонної динаміки активності ферментів антиоксидантного захисту в листках *A. negundo* L. з міських екоценозів із різними типами антропогенного забруднення показало, що найбільш значущі зміни активності супероксиддисмутази (SOD) і каталази (CAT) відбувалися в листках за впливу вихлопів вантажівок і промислових викидів. Динаміка активності пероксидази змінювалася несуттєво за зростання її кореляції з динамікою активності CAT, що відбиває узгодженість метаболічних шляхів знешкодження перекису водню при переважанні каталазного в листках із забруднених ділянок. Виявлено різкі відмінності динаміки

активності глутатіонпероксидази (GPX) за всіх типів забруднення при посиленні її кореляції з динамікою SOD. За незначних змін динаміки активності глутатіон-S-трансферази (GST) за дії полютантів посилювався її від'ємний кореляційний зв'язок з динаміками активності SOD та GPX. Виявлені закономірності вказують на координованість антиоксидантного захисту за дії полютантів як ознаки метаболічної стійкості виду *A. negundo*.

Досліджено індуковані впливом полютантів зміни вмісту відновленого глутатіону та активності глутатіон-залежних ферментів у вегетативних бруньках дерев роду *Acer*. У бруньках *A. platanoides* і *A. pseudoplatanus* виявлено зростання пулу GSH і активацію GST за високої активності глутатіон-редуктази (GR), тоді як у бруньках *A. negundo* зафіксовано зниження вмісту GSH за значної активації GR та високої конститутивної активності GST. Видова специфічність змін глутатіонової системи вегетативних бруньок вказує на варіативність шляхів метаболічної адаптації видів роду *Acer* до впливу полютантів.

Вплив промислово-транспортних викидів відбився й на активності антиоксидантних ферментів (каталази, бензидин-пероксидази і гваякол-пероксидази) бруньок, що знаходяться у стані спокою, листків і насіння представників роду *Tilia*: *T. platyphyllos* Scop., *T. europaea* L., *T. amurensis* Rupr. і *T. begoniifolia* Stev. Суттєва перебудова компонентів антиоксидантної системи в цих органах підтвердила гіпотезу, що дерева видів роду *Tilia* пристосовуються шляхом змін метаболічних процесів на всіх стадіях їх розвитку у відповідь на забруднення атмосфери міста автотранспортними і промисловими емісіями.

Вплив техногенного забруднення спричиняв також зміни в накопиченні проантоціанідинів у поверхневих тканинах насіння *Robinia pseudoacacia* L., підвищення накопичення каротиноїдних антиоксидантів в насіння *Aesculus hippocastanum* L. Маркерні ознаки цих адаптивних змін встановлені з використанням неруйнівних спектральних методів.

Однією з причин системних змін у метаболізмі за дії техногенного навантаження може бути акумуляція важких металів у різних органах і тканинах деревних рослин. Так, встановлено накопичення важких металів у насінні двох видів кленів (*A. negundo* і *A. platanoides*), *R. pseudoacacia* і *G. triacanthos*. Ступінь акумуляції важких металів в умовах забруднення атмосфери автотранспортними емісіями залежала від генотипу рослини: у

насінні клену ясенелистого найбільше накопичувалося купруму, цинку, плюмбуму і нікелю; у клена гостролистого – нікелю і мангану; у робінії – нікелю і кадмію, а у гледичії – плюмбуму, нікелю і цинку. Зміни природного співвідношення між хімічними елементами в клітині можуть бути однією з причин порушень у метаболізмі рослинного організму.

Отже, динаміка зміни інтенсивності окисно-відновних процесів, анатомічної будови листків показала різноспрямовану реакцію різних за стійкістю генотипів деревних рослин (як автохтонних, так й інтродукованих) на дію абіотичних факторів різного походження. Збереження/підвищення рівня антиоксидантів за дії стресорів у тканинах рослин за впливу несприятливих чинників середовища можна віднести до якісної ознаки адаптації рослин при аридизації клімату степового Придніпров'я, а також антропогенному навантаженні, і, як наслідок, збереженні фізіологічних процесів у нормі.

БІБЛІОГРАФІЧНИЙ СПИСОК

- Алаудинова Е. В., Миронов П. В. Сравнительная характеристика водорастворимых белков меристем почек *Larix sibirica* L., *Picea obovata* L. и *Abies sibirica* L. // Химия природных соединений. – 2010. – № 3. – С. 358–364.
- Алаудинова Е. В., Миронов П. В. Водоудерживающие свойства меристематических клеток зимующих хвойных: роль низкомолекулярных водорастворимых соединений // Мат. Всерос. конф. «Новые достижения в химии и хим. технологии раст. сырья. – Барнаул, 2009. – Ч. 2. – С. 284–288.
- Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. / Ю.В. Алексеев. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 142 с.
- Алексеева А. А., Григорюк І. П., Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Оришака А. Ю. Метаболічні зміни у листі дерев природного лісу за впливу асоційованих з альтитудою схилу умов мікроклімату та освітленості // Наукові доповіді НУБіП України. – 2016. – Електронне фахове видання: № 6 (63).
- Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И. Генотипическая реакция устойчивости к цинку популяции шалфея степного // Физиология и биохимия культурных растений. – 1993. – Т. 25, № 1. – С. 19–23.
- Андреева И. М. Фермент пероксидаза: участие в защитном механизме растений. – М.: Наука, 1988. – 128 с.
- Бадалов К. П. Селекція дуба в степових умовах Правобережжя України (інтродукція, міжвидова гібридизація, апоміксис). - Автореф. дис... канд. с.-г. наук. – Х., 2005. – 19 с.
- Барановский Б. А. Распространение аморфы кустарниковой в днепровской пойме в условиях каскада // Вопросы степного лесоведения и рекультивации земель. – 1998. – С. 147–151.
- Барановский Б. А. Растительность руслового равнинного водохранилища. – Днепропетровск: Изд-во ДНУ. – 2000. – 172 с.
- Барановський Б. О., Тарасов В. В., Іванько І. А., Кармізова Л. О. Адвентивна флора м. Дніпропетровськ // Мат. II Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України. – 2012. – С. 15–18.

- Барбарич А. И., Хорхота А. Ю. Озеленение населенных мест // Академия Архитектуры СССР. – Киев. – 1952.
- Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока СССР. Киев: Изд-во Киевского гос. ун-та им. Т.Г. Шевченко. – 1950. – 227 с.
- Бельгард А. Л. Степное лесоведение // Лесная промышленность. – М., 1971. – 336 с.
- Боброва О. М., Лихолат Ю. В., Григорюк І. П., Серга А. І., Яворовський П. П. Активність антиоксидантних ензимів у листках різних видів рослин барбарису (*Berberis* L.) за дії важких металів // Наукові доповіді НУБіП. – 2010. – 5(10). – С. 1–10.
- Бояркин А. Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы / А.Н. Бояркин // Биохимия. – 1951. – Т. 16, вып. 4. – С. 352–357.
- Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. – М.: Мир, 1986. – 422 с.
- Бухарина И.Л. Биоэкологические особенности древесных растений и обоснование их использования в целях экологической оптимизации урбаноcреды // Автореф. дисс. докт. биол. наук. – Тольятти, 2009. – 52 с.
- Бушуев Н. Н. Накопление тяжелых металлов растениями и мероприятия по рациональному использованию загрязненных тяжелыми металлами почв // Мат. Междунар. науч.-практ. конф. «Роль природообустройства сельских территорий в обеспечении устойчивого развития АПК». – М., 2007. – С. 21–24.
- Вінниченко О. М., Більчук В. С., Філонік І. О., Хромих Н. О., Шупранова Л. В., Богуславська Л. В., Россихіна-Галича Г. С., Попов В. Я., Заморуєва Л. Ф. Фізіолого-біохімічні аспекти адаптації сільськогосподарських рослин до комплексної дії абіотичних факторів середовища (монографія). – Д.: Нова ідеологія, 2011. – 224 с.
- Воскресенская О. Л. Экологические аспекты функциональной поливариантности онтогенеза растений. – Автореферат дис... доктора биол. наук. – Казань. – 2009. – 50 с.
- Гарифзянов А. П., Иванищев В. В. Физиологические реакции *Acer platanoides* L. на стресс, вызванные загрязнением среды тяжелыми металлами // Фундаментальные исследования. – 2010. – 9. – С. 331–334.
- Герасимчук О. Л. Вплив моно- та поліметалічного забруднення на фітотоксичність дерново-підзолистого ґрунту // 36. наук. статей

- «ІІІ-го Всеукр. з'їзду екологів з міжнародною участю». – Вінниця, 2011. – Т. 2. – С. 476–479.
- Григорюк І. П., Машковська С. П., Яворовський П. П., Колесніченко О. В. Біологія каштанів. – К.: Логос, 2004. – 380 с.
- Григорюк І. П., Яворовський П. П., Лихолат Ю.В. Технології вирощування і біорегуляція стійкості газонних рослин у міському урбанізованому середовищі. – Монографія. – К.: НУБІП України, 2014. – 223 с.
- Грицай З. В. Динамика содержания аскорбиновой кислоты и глутатиона в семенах и околоплодниках и в условиях промышленных эмиссий // Деп. в ГНТБ Украины, № 2112 УК – 95. – 1995. – 11 с.
- Грицай З. В., Шупранова Л. В. Вплив викидів Придніпровської ТЕС м. Дніпропетровськ на анатомічні показники стебла дворічного пагона представників роду *Tilia* // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2015. – 23(2). – С. 255–230.
- Грицан Н. П., Шапарь Н. В., Шматков Г. Г. Экологические основы природопользования. – Днепропетровск: ИППЭ НАН Украины, 1998. – 409 с.
- Гришко В. Н., Сыщиков Д. В. Пероксидное окисление липидов и функционирование некоторых антиокислительных ферментных систем у кукурузы и овса при остром поражении фтористым водородом // Укр. биохим. журн. – 1999. – Т. 71, № 3. – С. 51–57.
- Гришко В. Н., Сыщиков Д. В. Функционирование глутатионзависимой антиоксидантной системы и устойчивость растений при действии тяжелых металлов и фтора. К.: Наукова думка, 2012. – 239 с.
- Гроссгейм А. А. Заметки о более редких и новых для флоры окрестностей г. Екатеринослава видах. Протоколы в «Трудах общ. исп. пр.», XLVI (2). – 1913. – С. 11–18.
- Долгова Л. Г. Растения в условиях загрязнения среды выбросами коксохимического производства // Вопр. биоиндикации и охраны природы. – 1997. – С. 27–30.
- Долгова, Л. Г., Самойлова М. В. Вміст глутатіону відновленого як показник стійкості рослин-інтродуцентів роду // Вісник Дніпропетровського національного університету. Біологія. Екологія. – 2009. – Вип. 17, том 2. – С. 41–45.

- Дубова О. В. Вплив полютантів Запорізького алюмінієвого комбінату на морфолого-фізіологічні показники чагарників // Вісн. Запорізьк. ун-ту. – 2009. – № 1. – С. 95–101.
- Ермаков О. Ю. Современное состояние и будущее промышленного развития садоводства в Украине // Садоводство. –1999. – Вып. 49. – С. 194-204.
- Загрязнение воздуха и жизнь растений / Под ред. Трешоу М. – Л.: Гидрометеиздат, 1988. – 536 с.
- Зайцева І. О., Долгова Л. Г. Фізіолого-біохімічні основи інтродукції деревних рослин у Степовому Придніпров'ї: монографія. – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. – 388 с.
- Заячук В. Я. Дендрологія: Підручник. – Львів: Апріорі, 2008. – 656 с.
- Зубровська О. М., Гришко В. М. Зміни складу поверхневих ліпідів кутикули *Populus italica* та *Betula pendula* в умовах забруднення // Біологічний Вісник МДПУ. – 2014. – 4(2). – С. 142 – 158.
- Иванов В. Н., Сторчевус В. К. Экология и автомобилизация // К.: Будівельник, 1990. – 128 с.
- Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение. // Новосибирск: Наука, 1985. – 87 с.
- Клименко С. В. Теоретические и практические аспекты аналитической и синтетической селекции нетрадиционных плодовых растений в свете доктрины Н.И. Вавилова. В: Интродукция растений в начале XXI века: подходы и перспективы. К 120 годовщине Н.И. Вавилова. – Київ: Фітосоціоцентр, 2007. – С. 31–41.
- Колесниченко Л. С., Кулинский В. И. Глутатион-трансферазы // Усп. соврем. биол. – 1989. – Т. 107, вып. 2. – С. 179–193.
- Колупаев Ю. Є. Стресові реакції рослин (молекулярно-клітинний рівень). – Харків: Харк. держ.ун-т, 2001. – 173 с.
- Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. Е. Формирование адаптивных ответов растений на абиотические стрессы. – Киев: Основа, 2010. – 150 с.
- Колупаев Ю. Е., Ястреб Т. О. Физиологические функции неэнзиматических антиоксидантов растений // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2015. –Вип. 2 (35). – С. 6–25.
- Конвенція ООН про біорізноманіття. Стаття 8, пункт h. – 1992 р.

- Коршиков И. И., Котов В. С., Михеенко И. П., Игнатенко А. А., Чернышова Л. В. Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой. Устойчивость. Фитоиндикация. Оптимизация // К.: Наукова думка, 1995 – 191 с.
- Коршиков И. И., Терлыга Н. С., Бычков С. А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). – Донецк: ООО «Лебедь». – 2002. – 328 с.
- Коршиков И. И. Теоретические основы популяционно-генетического подхода в интродукции растений // Еколого-біологічні дослідження на природних та антропогенно змінених територіях. – Кривий Ріг, 2002. – С. 177–181.
- Коршиков И. И. Устойчивость растений к техногенным загрязнителям окружающей среды // Пром. ботаника. – 2004. – Вып. 4. – С. 46–57.
- Косаківська І. В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Наук. думка, 2003. – 192 с.
- Кохно И. А., Каплушко Н. Ф., Минченко Н. Ф. Деревья и кустарники, культивируемые в Украинской ССР. Покрытосеменные. – К.: Наукова думка, 1986. – 720 с.
- Кохно М. А., Пархоменко Л. І., Зарубенко А. І. Дендрофлора України. Дикорослі й культивовані дерева і кущі. Покритонасінні. Част. II. – Київ: Фітосоціоцентр, 2005. – 716 с.
- Красіна, Ю. О., Хромих Н. О. Вплив забруднювачів водойм на глутатіон-трансферазну активність у тканинах вищих водних рослин // Mat. VII Miedzynar. nauk.-prakt. konf. «Strategiczne pytania swiatowej nauki – 2011» (Przemysl, 07-15 lutego 2011 r.): Przemysl. Nauka I studia. – Str. 47–49.
- Кулагин А. А. Эколого-физиологические особенности тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L) в условиях загрязнения окружающей среды металлами. – Автореф. дисс. . . д-ра биол. наук. – Тольятти, 2002. – 52 с.
- Кулік А. Ф., Крючкова А. І. Дія промислових фітотоксикантів на активність пероксидази в листках деревних рослин // Питання біоіндикації та екології. – 2005. – Вип. 10, № 2. – С. 77–82.
- Кучеренко В. П., Капустян А. В. Пероксидаза і морозостійкість рослин. – Київ: Соціоцентр, 2004.

- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
- Лиманська С. В., Гопцій Т. І. Вивчення генетичної мінливості колекції амаранту за морфологічними ознаками та ISSR-маркерами // Мат-ли XIII з'їзду Українського ботанічного товариства. – Львів, 2011. – С. 137.
- Лихолат Ю. В. Еколого-фізіологічні особливості багаторічних дерноутворюючих злаків техногенних територій: Монографія. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту, 1999. – 210 с.
- Лихолат Ю. В., Григорюк І. П. Використання дерноутворюючих трав для діагностики рівня забруднення навколишнього середовища важкими металами // Доповіді Національної академії наук України. – 2005. – №8. – С. 196–200.
- Лихолат Ю. В., Мицик Л. П., Тарасов В. В. Стійкість трав'янистих рослин до промислових емісій // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту, 2001. – Вип. 5. – С. 51–55.
- Лихолат Ю. В., Россихіна-Галича Г. С., Троханяк О. С., Григорюк І. П. Реакція прооксидантно-антиоксидантної системи в листках гіркокаштану звичайного і каштанів в умовах техногенного забруднення і водного дефіциту // Наукові доповіді НУБіП. – 2015. – 5(54). – С. 1–12.
- Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Іванько І. А., Матюха В. Л., Кравець С. С., Дідур О. О., Алексєєва А. А., Шупранова Л. В. Оцінка і прогноз інвазійності деяких адвентивних рослин за впливу кліматичних змін у степовому Придніпров'ї // Biosyst. Divers. – 2017. – 25(1). – С.52–59.
- Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Алексєєва А. А., Серга О. І., Якубенко Б. Є., Григорюк І. П. Стан продохів і склад кутикулярних восків листків липи повстистої (*Tilia tomentosa* Moench.) // Інтродукція рослин. – 2017. – 2(74). – С. 89–96.
- Ловінська В. М., Зайцева І. А., Богуславська Л. В., Торохтій В. О. Зміни фізіологічно-біохімічних показників насіння деревних рослин за умов промислового міста // Питання біоіндикації та екології. – 2011. – Вип. 16, № 1. – С. 78–87.
- Луцишин О. Г., Белошапка Т. В., Тесленко Т. В., Безлюдна А. О. Функціональний стан деревних рослин в умовах техногенно

- сформованих урбоекотопів (на прикладі м. Київ) // Доп. НАНУ. – 2013. – № 5. – С. 186–192.
- Меженский В. Н. Коллекция альтернативных видов плодовых В Артемовском исследовательском центре UAAS институте Садоводства // Промышленная ботаника. – 2005. – № 5. – С. 109–113.
- Методы биохимического анализа растений / Под ред. В. В. Полевого и Г. Б. Максимова. – Л.: ЛГУ, 1978. – 192 с.
- Методы биохимического исследования растений / Под ред. А. И. Ермакова, 3-е изд. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430 с.
- Миннибаева Ф. В. Продукция и активность внеклеточной пероксидазы в растительной ткани при стрессе // Физиология растений. – 2003. – 50 (3). – С. 459–465.
- Миронов П. В., Алаудинова Е. В., Шимова Ю. С., Симкина С. Ю. Белки цитоплазмы меристем почек ели: динамика аминокислотного состава // Химия растительного сырья. – 2007. – № 4. – С. 95–100.
- Мосякін С. Л., Федорончук М. М. Судинні рослини України (Номенклатурний список). – Київ: Наукова думка, 1999. – 346 с.
- Мицик Л. П., Лихолат Ю. В. Дерновий покрив техногенних територій. – Дніпропетровськ: ДДУ, 1997. – 92 с.
- Мицик Л. П., Лихолат Ю. В., Тарасов В. В. Трав'янисті адвентивні рослини техногенних територій степового Придніпров'я // Укр.ботан.журн. – 2000. – Т. 57, № 3. – С. 289–293.
- Мыцик Л., Барановский Б. Находка *Thladiantha dubia* Bunge (*Cucubritaceae*) на Днепропетровщине. Тези доп. Міжнар. конф. «Проблеми лісової рекультивації порушених земель України», 2006. – С. 64–65.
- Овчаров К. Е. Физиология формирования и прорастания семян. – М.: Колос, 1976. – 256 с.
- Остапко В. М., Еременко Ю. А. Конспект адвентивной фракции дендрофлоры юго-востока Украины // Промышленная ботаника. – 2010. – Вып. 10. – С. 42–48.
- Пат. № 106695, Україна, МПК (2016.01) А 01 G 7/00, G 01 J 1/28. Спосіб діагностики функціонального стану деревних рослин при техногенному забрудненні / В. С. Феденко, С. А. Шемет. – Опубл. 10.05.2016, Бюл. № 9.
- Пат. № 108492, Україна, МПК (2016.01) А 01 G 7/00, G 01 J 1/28. Спосіб

- визначення функціонального стану деревних рослин при антропогенному навантаженні / В. С. Феденко. – Опубл. 25.07.2016, Бюл. № 14.
- Пересипкіна, Т. М. Вплив антропогенного забруднення на життєздатність зародків та інтенсивність дихання насіння *Tagetes erecta* L. // Мат. I міжнар. наук.-практ. конф. «Рослини та урбанізація». – Дніпропетровськ : ТОВ ТВГ «Куніца», 2007. – С. 135–136.
- Петрова В. П. Биохимия и дикорастущие плодовые и ягодные растения. Киев: Вища школа, 1986. – 250 с.
- Петровская-Баранова Т. П. Физиология адаптации и интродукции растений. – М.: Наука, 1983. – 183 с.
- Пигулевская Т. К., Иванов Б. Н., Чернавина И. А., Шмелева В. Л. Состояние электронтранспортной цепи хлоропластов овса при избытке ионов цинка в среде выращивания // Биол. науки. – 1983. – № 10. – С. 88–94.
- Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. – М.: Колос, 1968. – 183 с.
- Половникова М. Г., Воскресенская О. Л. Активность компонентов антиоксидантной защиты и полифенолоксидазы у газонных растений в онтогенезе в условиях городской среды // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, №5. – С. 777–785.
- Пономарьова О. А. Види роду *Tilia* L. в урболандшафтах м. Дніпропетровська (життєвість, адаптація, омолодження: Автореф. дис.... канд. біол. наук. – Київ, 2013. – 22 с.
- Попкова Л. Л. Изоферментные спектры пероксидазы некоторых Крымских орхидей как критерий стабильности // Биол. Бюлл. – 2006. – 10(2). – С. 59–61.
- Починок Х. Н. Методы биохимического исследования растений. – Киев: Наук.думка, 1976. – 334 с.
- Протопопова В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. – Киев: Наукова думка. – 1991. – 200с.
- Протопопова В. В., Мосякін С. Л., Шевера М. В. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє. – Київ: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2002. – 28 с.

- Россихіна Г. С. Стан антиоксидантної ферментативної системи рослин кукурудзи за дії ґрунтових гербіцидів і посухи // Вісн. Львівського ун-ту. Серія Біологія. – 2010. – Вип. 53. – С. 181–187.
- Россихіна Г. С., Лихолат Ю. В., Кирпита Л. В. Активність ензим-детоксикаторів реактивних видів кисню газонних трав при комплексній дії токсикантів // Вісн. Львівського ун-ту. Серія Біологія. – 2011. – Вип. 56. – С. 239–244.
- Руководство к лабораторным и практическим занятиям: Экологическая физиология растений / Г. Ф. Некрасова, И. С. Киселева. - Уральский гос. университет им. А. М. Горького. – Екатеринбург, 2008. – 157 с.
- Садвакасова Г. Г., Кунаева Р. М. Некоторые физико-химические и физиологические свойства растительные пероксидазы // Физиология и биохимия культ. раст. – 1987. – 9(2). – С. 107–119.
- Сергейчик С. А. Растения и экология. – Минск: Ураджай, 1997. – 223 с.
- Сидоров В. П., Мухамедшин К. Д., Миронцева Н. А., Дьяков В. Л. Изоферментный спектр пероксидазы сосны обыкновенной на ранних этапах онтогенеза // Лесоведение, 1989. – № 2. – С. 85–88.
- Слущик І. Й., Стефурак В. П. Акумуляція важких металів у пагонах видів роду *Populus* в умовах урбанізованого середовища // Науковий вісник Чернівецького ун-ту. Біологія. – 2000. – Вип. 77. – С. 51–59.
- Сорокопудов В. Н. и др. Улучшение ассортимента садовых культур в России // Фундаментальные исследования. – 2013. – 11(1). – С. 115-121.
- Стрілець Р. О. Екологічний паспорт Дніпропетровської області. – 2015. – 229 с.
- Тарасов В. В. К вопросу о биоэкологической паспортизации сорных растений лесных культур Днепропетровской области // Вопросы степного лесоведения и рекультивации земель. – 1981. – С. 122–139.
- Тарасов В. В. Дополнение к адвентивной флоре Днепропетровской области. В: Кадастровые исследования степных биогеноценозов Днепровского Присамарья, их антропогенная динамика и охрана. – Изд-во ДГУ.- 1991. – 216 с.
- Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біолого-екологічна характеристика видів (монографія). – Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ. – 2005. – 276 с.

- Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорозької областей. Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ та Ліра. – 2012. – 296 с.
- Тихонов А. Н. Регуляция световых и темновых стадий фотосинтеза / А. Н. Тихонов // Соросовский образовательный журнал – 1999. – № 11. – С. 8–15.
- Тищенко Д. Д. Еколого-біологічна стійкість рослин роду *Cotoneaster* Medic. до забруднення сполуками сірки, азоту та свинцю мегаполісу Дніпропетровська: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Дніпропетровськ, 2012. – 20 с.
- Ткач В. П. Ліси та лісистість в Україні: сучасний стан і перспективи розвитку // Український Географічний журнал. – 2012. – № 2. – С. 49–55.
- Феденко В. С., Стружко В. С. Вариабельность параметров отражения зерновок мутантов кукурузы по эндосперму // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – Т. 26, № 1. С. 72–77.
- Феденко В.С., Стружко В.С. Колориметрические характеристики семян мутантов кукурузы по эндосперму // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – Т. 31, № 5. – С. 359–365.
- Феденко В. С., Стружко В. С. Колориметрія у фізіології та біохімії рослин. – Дніпропетровськ: ДДУ, 1998. – 68 с.
- Філонік І. О. Вплив техногенного забруднення Дніпропетровська на показники білково-амінокислотного обміну і системи протеолізу у насінні гіркокаштану звичайного та клену гостролистого // Мат. І міжнар. наук.-практ. конф. «Рослини та урбанізація»: Дніпропетровськ: ТОВ ТВГ «Куніца», 2007.– С. 159–160.
- Фуксман И. Л., Пойкалайнен Я., Шредерс С. М., Канючкова Г. К., Чиненова Л. А. Физиолого-биохимическая индикация состояния сосны обыкновенной в связи с воздействием промышленных поллютантов // Экология. – 1997. – № 3. – С. 213–217.
- Фурдичко О. І., Гладун Г. Б., Лавров В. В. Ліс у степу основи сталого розвитку (монографія). Київ: Основа. – 2006. – 496 с.
- Хромих Н. О. Стан глутатіон-залежної системи насіння *Aesculus hippocastanum* за умов антропогенного забруднення // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2012. – Вип. 58. – С. 265–270.

- Хромих Н. О. Функціонування глутатіонового циклу в апікальній меристемі та зоні росту коренів проростків кукурудзи за дії іонів кадмію і високої температури // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2012. – Вип. 59. С. 301–305.
- Хромих Н. О., Євтуховська А. В. Динаміка АТФ-азної активності у листі *Robinia pseudoacacia* L. за умов техногенного забруднення // VI Міжнар. наук. конф. «Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку». – 2010. – Донецьк. – С. 499–501.
- Хромих Н. О., Більчук В. С., Россихіна-Галича Г. С., Вінниченко О. М. Зміни сезонної динаміки антиоксидантних процесів у листках *Acer negundo* за дії полютантів // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2014. – 21(1). – С. 3–9.
- Хромих Н. О., Іванько І. А., Коваленко І. М., Лихолат Ю. В., Алексєєва А. А. Вплив асоційованих з альтитудою схилу умов мікроклімату та освітленості на фізіолого-біохімічні процеси в листі дерев прибережного лісу // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2015. – 23(2). – С. 177–182.
- Чевари С., Чаба И., Секей Й. Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения ее в биологических материалах // Лабораторное дело. – 1985. – № 11. – С. 678–681.
- Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений // С.-Пербург. ун-т, 2002. – 245 с.
- Шупранова, Л. В. Оценка состояния семенного потомства древесных растений в условиях города // Мат. I міжнар. наук.-практ. конф. «Рослини та урбанізація». – Д.: ТОВ ТВГ «Куніца». – Дн-ськ, 2007. – С. 163–164.
- Шупранова Л. В., Більчук В. С., Вінниченко О. М. Склад амінокислот білків насіння видів роду *Quercus* L. // Мат. III Міжнар. наук. конф. «Інтродукція, селекція та захист рослин». – Донецьк, 2012. – С. 234.
- Шупранова Л. В., Більчук В. С., Рєзнік М. С., Вінниченко О. М. Міжвидові особливості ізоферментного спектру пероксидази в листових зачатках термінальних бруньок аборигенних та інтродукованих видів роду *Quercus* L. в умовах степової зони України // Мат. третьої міжнар. наук.-практ. конф. «Рослини та урбанізація», 2013. – С. 76–77.

- Экологическая физиология растений: Руководство к лабораторным и практическим занятиям / Уральский гос. ун-т им. А.М. Горького. Биол. ф-т, кафедра экологии. – Екатеринбург, 2008. – 157 с.
- Экологический паспорт города Днепропетровска / Павлов В. П., Переметник Н. Н., Шевченко Б. Е.. – Днепропетровск, 1999. – 109 с.
- Яковишина Т. Ф. Выбор формы соединения тяжелых металлов при проведении экологического мониторинга почв крупных промышленных агломераций // Экология. – 2011. – С. 5–8.
- Ajila C. M., Brar S. K., Verma M., Tyagi R. D., Godbout S., Valero J. R. Extraction and analysis of polyphenol: recent trends // Critical Rev. Biotechnol. – 2011. – 31(3). – P. 227–249.
- Alexeyeva A. A., Lykholat Y. V., Khromykh N. O., Kovalenko I. M., Boroday E. S. The impact of pollutants on the antioxidant protection of species of the genus *Tilia* L. at different developmental stages // Вісник Дніпропетровського університету. Серія: Біологія, екологія. – 2016. – 24(1). – С. 188–192.
- Allison S. D., Schultz J. C. Differential activity of peroxidase isozymes in response to wounding, gypsy moth, and plant hormones in Northern red oak (*Quercus rubra* L.) // J. Chem. Ecol. – 2004. – 30(7). – P. 1363–1379.
- Almeselmani M., Deshmukh P. S., Sairam R. K., Kushwaha S. R., Singh T. P. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress // Plant Sci. – 2006. – 171 (3). – P. 382–388.
- Anderson M. E. Determination of glutathione and glutathione disulfide in biological samples // Methods Enzymol. – 1985. – 113. – P. 548 – 555.
- Anicic M., Spasic T., Tomasevic M., Rajsic S., Tasic M. Trace elements accumulation and temporal trends in leaves of urban deciduous trees (*Aesculus hippocastanum* and *Tilia* sp.) // Ecological Indicators. – 2011. – 11(3). – P. 824–830.
- Aranda I., Cano F.J., Gascó A., Cochard H., Nardini A., Mancha J.A, López R., Sánchez-Gómez D. Variation in photosynthetic performance and hydraulic architecture across European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations supports the case for local adaptation to water stress // Tree Physiology. – 2015. – 35(1). – P. 34–46.
- Araujo M. B., Alagador D., Cabeza M., Nogues-Bravo D. & Thuiller W. Climate change threatens European conservation areas // Ecology

- Letters. – 2011. – 14(5). – P. 484–492.
- Arianoutsou M., Delipetrou P., Vilà M., Dimitrakopoulos P. G., Celesti-Grapow L., Wardell-Johnson G., Henderson L., Fuentes N., Ugarte-Mendes E. & Rundel P. W. Comparative patterns of plant invasions in the mediterranean biome // PLoS One. – 2013. – 8(11). – P. 79–174.
- Bacieczko W. & Borcz A. Structure of *Asclepias syriaca* L. population against phytocenotic and habitat conditions in Widuchowa (West Pomerania) // Biodiversity: Research and Conservation. – 2015. – 40. – P. 69–75.
- Bahuguna R. N. & Jagadish K. S. V. Temperature regulation of plant phenological development. Environmental and Experimental Botany. – 2015. – 111. – P. 83–90.
- Baines C. Trenching and Street Trees // Arboricultural Journalю – 1994. – 18. – P. 231-236.
- Baranovski B., Khromykh N., Karmyzova L., Ivanko I. & Lykholat Y. Analysis of the alien flora of Dnipropetrovsk Province // Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University. – 2016. – 6(3). – P. 419–429.
- Berjak P., Pammenter N. W. Orthodox and Recalcitrant Seeds. In: Plant Cell Biology Unit. For: School of Life Sciences University of Natal, Durban, South Africa. – 2001. – Ch. 4. – P. 137–147.
- Berjak P., Pammenter N. W. From Avicennia to Zizania: seed recalcitrance in perspective. Annals of Botany, 2008. – 101.– P. 213–228.
- Borrego C, Martins H, Tchepel O, Salmim L. How urban structure can affect city sustainability from an air quality perspective // Environmental modelling & software, 2006. – 21(4). – P. 461-467.
- Blackburn T. M., Pyšek P., Bacher S., Carlton J. T., Duncan R. P., Jarosik V., Wilson J. R. U., Richardson D. M. A proposed unified framework for biological invasion // Trends in Ecology &Evolution. – 2011. – 26(7). P. 333 – 339.
- Blackburn T. M., Essi F., Evans T., Hulme P. I., Jeschke J. M. A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts // PRO S Biol. – 2014. – 12(5). – P.1371.
- Berger S., Söhlke G., Walther G.-R. & Pott R. Bioclimatic limits and range shifts of cold-hardy evergreen broad-leaved species at their northern distributional limit in Europe // Phytocoenologia. – 2007. – 37. –

P. 523–539.

- Bergstrom D. M., Lucieer A., Kiefer K., Wasley J., Belbin L., Pedersen T. K. & Chown S. L. Indirect effects of invasive species removal devastate world heritage island // *Journal of Applied Ecology*. – 2009. – 46(1) – P. 73–81.
- Biryuk E.N. Peroxidase: its functions and a role in plant organisms // *Orcharding*, 14. – 2002. – P. 151-180.
- Bowler D. E., Haase P., Kröncke I., Tackenberg O., Bauer H. G., Brendel C., Brooker R. W., Gerisch M., Henle K., Hickler T., Hof C., Klotz S., Kühn I., Matesanz S., O'Hara R., Russell D., Schweiger O., Valladares F., Welk E., Wiemers M., Böhning-Gaese K. A cross-taxon analysis of the impact of climate change on abundance trends in central Europe // *Biological Conservation*. – 2015. – 187. – P. 41–50.
- Breda N., Huc R., Granier A., Dreyer E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences // *Ann. In. For. Sci.* – 2006. – 63. – P. 625–644.
- Brygadyrenko V. V. Evaluation of ecological niches of abundant species of *Poecilus* and *Pterostichus* (Coleoptera: Carabidae) in forests of the steppe zone of Ukraine // *Entomologica Fennica*. – 2016. – 27(2). – P. 81–100.
- Buschhaus C., Herz H., Jetter R. Chemical Composition of the Epicuticular and Intracuticular Wax Layers on Adaxial Sides of *Rosa canina* Leaves // *Annals of Botany*. – 2007. – 100(6). – P. 1557–1564.
- Bussotti F., Pollastrini M., Holland V., Bruggeman W. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change // *Environmental and Experimental Botany*. – 2015. – 111(3). – P. 91–113.
- Carins M. M. R, Jordan G. J, Brodrib T. J. Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata // *Plant, Cell & Environment*. – 2013. – 37. – P. 124–131.
- Celep A. G. S., Yilmaz S., Coruh N. Antioxidant capacity and cytotoxicity of *Aesculus hippocastanum* on breast cancer MCF-7 cells // *J. Food and Drugs Analysis*. – 2012. – 20 (3). – P. 692-698.
- Chabrierie O., Loinard J., Perrin S., Saguez R., & Decocq G. Impact of *Prunus serotina* invasion on understory functional diversity in a European temperate forest // *Biological Invasions*. – 2010. – 12(6). – P. 1891–1907.

- Chang C., Slesak I., Jorda L., Sotnikov A., Melzer M., Miszalski Z., Mullineaux P.M., Parker J.E., Karpinska B., Karpinski S. Arabidopsis Chloroplastic Glutathione Peroxidases Play a Role in Cross Talk between Photooxidative Stress and Immune Responses // Plant Physiology. – 2009. – 150. – P. 670-683.
- Chaves M. M., Oliveira M. M. Mechanisms Underlying Plant Resilience to Water Deficits: Prospects for Water-Saving Agriculture // J. Exp. Bot. – 2004. – 55. – P. 2365-2384.
- Chen K.-M., Gong H.-J., Chen G.-C. et al. Up-regulation of glutathione metabolism and changes in redox status involved in adaptation of reed (*Phragmites communis*) ecotypes to drought-prone and saline habitats // J. Plant Physiol. – 2003. – 160 (3). – P. 302-309.
- Chukwumah Y., Walker L.T., Verghese M. Peanut skin color: a biomarker for total polyphenolic content and antioxidative capacities of peanut cultivars // Int. J. Mol. Sci. – 2009. – 10. – P. 4941-4952.
- Connor K. F., Bonner F. T. Physiology and Biochemistry of Recalcitrant *Guarea Guidonia* (L.) Sleumer Seeds // Seeds Technology. – 1998. – 20 (1). – P. 32–39.
- Connor K. F., Sowa S. Effects of desiccation on the physiology and biochemistry of *Quercus alba* acorns // Tree Physiology. – 2003. – 23. – P. 1147–1152.
- Convention on Biological Diversity (CBD). Global Strategy for Plant Conservation: 2011-2020, BGCI, Richmond, UK. 2012.
- Cuyper A., Vangronsveld J. The redox status of plant cells (As and GSH) is sensitive to zinc imposed oxidative stress in roots and primary leaves of *Phaseolus vulgaris* // Plant Physiol. and Biochem. – 2001. – 39. – (7-8). – P. 657-664.
- Decker E. A. Strategies for manipulating the prooxidative/antioxidative balance of foods to maximize oxidative stability // Trends Food Sci. Technol. – 1998. – 9(6). – P. 241-248.
- Deniz M. and Duzenli S. The effect of refinery pollution on non-enzymatic foliar defense mechanisms in four evergreen plants species in Turkey // Acta Physiol. Plant. – 2007. – 29. – P. 71-79.
- Divan A. M., Oliveira P. L., Perry C. T., Atz V. L., Azzarini-Rostirola L. N., Raya-Rodriguez, M. T. Using wild plant species as indicators for the

- accumulation of emissions from a thermal power plant, Candiota, South Brazil // *Ecological Indicators*. – 2009. – 9. – P. 1156–1162.
- Dixon D. P., McEwen A. G., Laphorn A. J. et al. Forced Evolution of a Herbicide Detoxifying Glutathione Transferase // *J. Biol. Chem.* – 2003. – 278 (26). – P. 23930-23935.
- Dixon D. P., Skipsey M., Edwards R. Molecules of Interest. Roles for glutathione transferases in plant secondary metabolism // *Phytochemistry*. – 2010. – 71(4). – P. 338-350.
- Dixon R. A., Xie D.-Y., Sharma S. B. Proanthocyanidins – a final frontier in flavonoid research? // *New Phytologist*. – 2005. – 165. – P. 9-28.
- Dragistic-Maksimović J., Maksimović V., Živanović B., Hadži-Tašković Šukalović V., Vuletić M. Peroxidase activity and phenolic compounds content in maize root and leaf apoplast and their association with growth // *Plant Sci.* – 2008. – 175(5). – P. 656–662.
- Duan Y., He J. X. Distribution and isotopic composition of n-alkanes from grass, reed and tree leaves along a latitudinal gradient in China // *Geochemistry Journal*. – 2011. – 45. – P. 199–207.
- Edwards R., Dixon D.P., Walbot V. Plant glutathione-S-transferases: Enzymes with multiple functions in sickness and in health // *Trends Plant Sci.* – 2000. – 5(5). – P. 193 – 198.
- Faltin Z., Holland D., Velcheva M., Tsapovetsky M., Roeckel-Drevet P., Handa A. K., Abu-Abied M., Friedman-Einat M., Eshdat Y., Perl A. Glutathione Peroxidase Regulation of Reactive Oxygen Species Level is Crucial for in Vitro Plant Differentiation // *Plant Cell Physiology*. – 2010. – 51(7). – P. 1151-1162.
- Fedenko V. S., Shemet S. A., Landi M. UV-VIS spectroscopy and colorimetric models for detecting anthocianin-metal complexes in plants: An overview of in vitro and in vivo techniques // *J. Plant. Physiol.* – 2017. – V. 212. – P. 13–28.
- Ferreira D., Slade D. Oligomeric proanthocyanidins: naturally occurring O-heterocycles // *Nat. Prod. Rep.* – 2002. – 19. – P. 517-541.
- Ferreira D., Slade D., Marais J. P. J. Flavans and proanthocyanidins. Flavanoids. Chemistry, biochemistry and applications // Boca Raton: CRC Press. – 2006. – P. 553-616.

- Fisher, S., Nicholas, N.S., Scheuerman, P. R. Dendrochemical analysis of lead and calcium in Southern Appalachian American Beech // J. Environ. Qual. – 2002. – 31. – P. 1137–1145.
- Foca G., Ulrici A., Cocchi M., Durante C., Li Vigni M., Marchetti A., Signinolfi S., Tassi L. Seeds of horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) and their possible utilization in human consumption // Nuts and seeds in health and disease prevention. London: Academic Press. – 2011. – 76. – P.653-661.
- Fraser L. H., Greenall A., Carlyle C., Turkington R, Friedman C. R. Adaptive phenotypic plasticity of *Pseudoroegneria spicata*: response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature // Annals of Botany. – 2008. – 103. – P. 769–775.
- Frei C., Scholl R., Fukutome S., Schmidli J., Vidale P.L. Future change of precipitation extremes in Europe: intercomparison of scenarios from regional climate models // J. Geophys. Res. Atmos. – 2006. – 111. – P. 6105.
- Fuentes, N., Saldaña, A., Kühn, I., Klotz, S. Climatic and socio-economic factors determine the level of invasion by alien plants in Chile // Plant Ecology & Diversity. – 2015. – 8(3). – P. 371-377.
- Ganatsas P., Tsakalimi M., Zachariadis G. Effect of air traffic pollution on seed quality characteristics of *Pinus brutia*. // Env. Exp. Botany. –2011. – 7. – P. 157–161.
- Genovesi P., Scalera R. (2007). Assessment of existing lists of invasive alien species for Europe, with particular focus on species entering Europe through trade, and proposed responses. In: Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats. Strasbourg, 26–29 November 2007.
- Geraskin S., Evseeva T., Oudalova A. Plants as a Tool for the Environmental Health Assessment // Encyclopedia of Environmental Health. 2011. – 1. – P. 571-579.
- Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Phys. Biochem. – 2010. – 48(12). – P. 909–930.
- Gillner S., Korn S., Roloff A. Leaf-Gas Exchange of Five Tree Species at Urban Street Sites // Arboriculture & Urban Forestry. – 2015. – 41(3). –

P. 113 – 124.

- Gitelson A., Merzlyak M. N. Quantitative estimation of chlorophyll a using reflectance spectra: experiments with autumn chesnut and maple leaves // J. Photochem. Photobiol. B: Biology. – 1994. – 22(3). – P. 247-252.
- Gosling P. Raising trees and shrubs from seed: Practice Guide. In: Forestry Commission. Edinburgh. – 2007. – P. 1–28.
- Goth L. A simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range // Clinica Chimica Acta. – 1991. – 196. – P. 143–152.
- Grant B. W., Vatnick I. Environmental correlates of leaf stomata density teaching issues and experiments in ecology // Teaching Issues and Experiments in Ecology. – 2004. –1. – P. 1–24.
- Gregory R. P. F. A rapid assay for peroxidase activity // Biochem. J. – 1966. – 101(3). – P. 582–583.
- Gritti E. S., Smith B., Sykes M. T. Vulnerability of mediterranean basin ecosystems to climate change and invasion by exotic plant species // Journal of Biogeography. – 2006. – 33. – P. 145–157.
- Gu L., Kelm M., Hammerstone J. F., Beecher G., Cunnihgham D., Vannozzi S., Prior R.L. Fractionation of polymeric procyanidins from lowbush blueberry and quantification of procyanidins in select foods with an optimized normal-phase HPLC-MS fluorescent detection method // J. Agric. Food Chem. – 2002. –50. – P. 4852-4860.
- Gulen H. Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants // Plants Sci. – 2004. – 3. – P. 739-744.
- Guo Y., Guo N., He et al. Cuticular waxes in alpine meadow plants: climate effect inferred from latitude gradient in Qinghai-Tibetan Plateau // Ecology and Evolution. – 2015. – 5(18). – P. 3954–3968.
- Guzmán-Delgado P., Graça J., Cabral V. et al. The presence of cutan limits the interpretation of cuticular chemistry and structure: *Ficus elastica* leaf as an example // Physiologia Plantarum. – 2016. – 157(2). – P. 205 – 220.
- Habig, W. H., Pabst, M. J., Jakoby, W. B. Glutathione S-transferase. The first step in mercapturic acid formation // J. Biol. Chem. – 1974. – 249(22). – P. 7130 – 7139.
- Halliwell B. Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme in aerobic life // Plant Phys. – 2006. – 141. – P. 312–322.

- Haluskova L., Valentovicova K., Huttova J., Mistrik I., Tamas L. Effect of abiotic stresses on glutathione peroxidase and glutathione S-transferase activity in barley root tips // *Plant Phys. Biochem.* – 2009. – 47(11-12). P. 1069-1074.
- Hammond-Kosack, K. E., Jones, J. D. G. Resistance gene-dependent plant defense responses. *Plant Cell.* 1996. – 8(10). – P. 1773–1791.
- Harfouche A., Meilan R., Altman A. Molecular and physiological responses to abiotic stresses in forest trees and their relevance to tree improvement // *Tree Physiol.* 2014. – 34 (11). – P. 1181-1198.
- Hirayama T., Shinozaki K. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future // *Plant J.* – 2010. – 61. – P. 1041-1052.
- Howitt C. A., Pogson B. J. Carotenoid accumulation and function in seeds and non-green tissues // *Plant Cell Environ.* – 2006. – 29. – P. 435-445.
- Ito Y., Kimura F., Hirakata K. et al. Fatty acid elongase is required for shoot development in rice // *The Plant Journal.* – 2011. – 66(4). – P. 680–688.
- Jakoby W. B. Glutathion Transferases. In: *Methods in Enzymology*, Acad. Press. INC, 1985. – P. 495-510.
- James S. A., Bell D. T. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances // *Tree Physiology.* – 2000. – 20. – P. 1007–1018.
- Jetter R., Riederer M. Localization of the Transpiration Barrier in the Epi- and Intracuticular Waxes of Eight Plant Species: Water Transport Resistances Are Associated with Fatty Acyl Rather Than Alicyclic Components // *Plant Physiology.* – 2016. – 170. – P. 921–934.
- Jochner, S., Menzel, A. Does flower phenology mirror the slowdown of global warming? // *Ecology and Evolution.* – 2015. – 5(11). – P. 2284–2295.
- Kapusta I., Janda B., Szajwaj B., Stochmal A., Piacente S., Pizza C., Franceschi F., Franz C., Oleszek W. Flavonoids in horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) seeds and powdered waste water byproducts // *J. Agric. Food Chem.* – 2007. – 55(21). – P. 8485-8490.
- Kardel F., Wuyts K., Babanezhad M., Wuytack T., Adriaenssens S., Samson R. Tree leaf wettability as passive bio-indicator of urban habitat quality, 2012. – 75 (1). P. 277-285.

- Khromykh N. Reaction of glutathione-dependent system of *Acer* trees vegetative buds to pollutants' action // Visnyk of the Lviv University. Series Biology. 2014. 67. P. 268–273.
- Klymenko S., Brinza J. Grygorieva O. Nontraditional fruits and berry plants in the Register of sorts of plants of Ukraine // Bezpecnost a kvalita potravin, Nitra. – 2010. – P. 244-247.
- Knapp S., Kuhn I., Stolle J., Klotz S. Changes in the functional composition of a Central European urban flora over three centuries // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2009. – 12(3). – P. 235–244.
- Kosiba, P. Variability of morphometric leaf traits in small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) under the influence of air pollution // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 2008. – 77(2). – P. 125–137.
- Kowalski, A., Frankowski, M. Seasonal variability of mercury concentration in soils, buds and leaves of *Acer platanoides* and *Tilia platyphyllos* in central Poland. Environ. // Sci. Res. – 2016. – 23. – P. 9614–9624.
- Kranner I., Minibayeva F. V., Beckett R. P., Seal C. E. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science // New Phytologist. 2010. – 188. – P. 655-673.
- Kranner I., Colville L. Metals and seeds: Biochemical and molecular implications and their significance for seed germination // Environ. Exp. Botany. 2011. – 72. – P. 93–105.
- Kul'bachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O. The Zooecological Remediation of Technogen Faulted Soil in the Industrial Region of the Ukraine Steppe Zone. In: Behnassi, M., Shahid, S., D'Silva, J. (eds) // Sustainable Agricultural Development. Springer, Dordrecht. – 2011. – P. 115–123.
- Kul'bachko, Y. L., Didur, O. O., Loza, I. M., Pakhomov, O. E. & Bezrodnova, O. V. Environmental aspects of the effect of earthworm (Lumbricidae, Oligochaeta) tropho-metabolic activity on the pH buffering capacity of remediated soil (steppe zone, Ukraine) // Biology Bulletin. – 2015. – 42(10) – P. 899–904.
- Lagrimini L., Brabford L., Rothstein S. Tissue specificity of tobacco peroxidase isozymes and their induction by wounding and tobacco mosaic virus infection // The Plant Cell. – 1990. – 2. – P. 7-18.

- Lee B.-R., Kim K.-Y., Jung W.-J., Avice J.-C., Ourry A., Kim T.-H. Peroxidases and lignification in relation to the intensity of water-deficit stress in white clover (*Trifolium repens* L.) // J. Exp. Bot. – 2007. – 58(6). – P. 1271–1279.
- Lepiniec L., Debeaujon I., Routaboul J.-M., Baudry A., Pourcel L., Nesi N., Caboche M. Genetics and biochemistry of seed flavonoids // Annu. Rev. Plant Biol. – 2006. – 57. – P. 405-430.
- Leuzinger S., Korner C. Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest // Agricultural and Forest Meteorology. – 2007. – 146. – P. 9–37.
- Lhotsky B., Cesaraccio C., Pellizzaro G., De Dato G., Sirca C., Estiarte M. Changes in the onset of spring growth in shrubland species in response to experimental warming along a north-south gradient in Europe // Global Ecology and Biogeography. – 2009. – 18. – P. 473–484.
- Li S., Lian X.-Y., Zhang Z. An overview of genus *Aesculus* L.: ethnobotany, phytochemistry and pharmacological activities // Pharm. Crops. – 2010. – 1. – P. 24-51.
- Lidon F. C., Henrigues F. S. Changes in the thylakoid membrane polypeptide patterns triggered by excess copper in rice // J. Plant Nutr. 2011. – 16 (8). – P. 144-149.
- Linder M., Fitzgerald J. B., Zimmermann N. E., Reyer C., Delzon S., Van der Maaten E., Schelhaas M.-J., Lasch P., Eggers J., Van der Maaten-Theunissen M., Suckow F., Promas A., Poulter B., Hanewinkel M. Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? // Journal of Environmental Management. – 2014. – 146(12). – P. 69–83.
- Lykholat O. A., Grigoryuk I. P., Lykholat T. Y. Metabolic effects of alimentary estrogen in different age animals // Annals of Agrarian Science. – 2016^a. – 14(4). – P. 335–339.
- Lykholat T., Lykholat O., Antonyuk S. Immunohistochemical and biochemical analysis of mammary gland tumours of different age patients // Cytol. Genet. – 2016^b. – 50(1). – P. 32–41.
- Lykholat Y., Khromykh N., Ivanko I., Kovalenko I., Shupranova L., Kharytonov M. Metabolic responses of steppe forest trees to altitude-associated local environmental changes // Agriculture & Forestry. –

- 2016^c. – 62(2). – P. 163 – 171.
- Lykholat Y., Alekseeva A., Khromykh N., Ivanko I., Kharytonov M., Kovalenko, I. Assessment and prediction of viability and metabolic activity of *Tilia platyphyllos* in arid steppe climate of Ukraine // Agriculture & Forestry. – 2016^d. – 62(3). – P. 57 – 64.
- Madejon P., Maranon T., Murillo J. M., Robinson B. White poplar (*Populus alba*) as a biomonitor of trace elements in contaminated riparian forests // Environmental Pollution. – 2004. – 132. – P. 145–155.
- Marković D. M., Milošević I. R., Vilotić D. Accumulation of Mn and Pb in linden (*Tilia platyphyllos* Scop.) bark and wood. Environ. Sci. Poll. Res. Int. – 2013. – 20(1). – P. 136 –145.
- Marquez-Garsia B., Horemans N., Cuypers F. et al. Antioxidants in *Erica andevalensis*: A comparative study between wild plants and cadmium-exposed plants under controlled conditions // Plant Physiology and Biochemistry. 2011. – 49(1). – P. 110-115.
- Marrs, K.A. The functions and regulation of glutathione s-transferases in plants // Annual review of plant physiology and Plant molecular biology. – 1996. – 47. – P. 127–158.
- Matyssek R., Wieser G., Calfapietra C., Vries W., Dizengremel P., Ernst D., Jolivet Y., Mikkelsen T.N., Mohren G.M.J., Thies D., Tuovinen J.-P., Weatherall A., Paoletti E. Forest under climate change and air pollution: Gaps in understanding and future direction for research // Environmental Pollution. – 2012. – 160(1). – P. 57-65.
- McPherson E.G. Monitoring Urban Tree Health. Environmental Monitoring and Assessment. 1993. – 26. – P. 165-174.
- Menzel A., Sparks T. H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kubler K., Bissolli P., Braslavska O., Briede A., Chmielewski F. M., Crepinsek Z., Curnel Y., Dahl A., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jactza K., Mage F., Mestre A., Nordli O., Penuelas J., Pirinen P., Remisova V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., Van Vliet A. J. H., Wielgolaski F. E., Zach S., Züst A. European phenological response to climate change matches the warming pattern // Global Change Biology. –2006. – 12. – P. 1969–1976.
- Meyer A. J. The integration of glutathione homeostasis and redox signaling. // J. of Plant Phys. – 2007. – 164(Is. 11, N. 9). – P. 1489–1498.

- Mhamdi A., Queval G., Chaouch S., Vanderauwera S., Van Breusegem F., Noctor G. Catalase function in plants: a focus on Arabidopsis mutants as stress-mimic model // *Environ. Exp. Bot.* – 2010. – 61(15). – P. 4197–4220.
- Mika A., Minibayeva F., Beckett R., Luthje S. Possible functions of extracellular peroxidases in stress-induced generation and detoxification of active oxygen species // *Phytochem. Rev.* – 2004. – 3(1-2). – P. 173-193.
- Milde J., Elstner E.F., Grabmann J. Synergistic effects of phenolics and carotenoids on human low-density lipoprotein oxidation // *Nahrung. Food.* – 2007. – 51(8). – P. 956-961.
- Mittler R. Oxidative Stress, Antioxidants, and Stress Tolerance // *Trends Sci.* 2002. – 7. – P. 405–409.
- Moise J. A., Han S., Gudynaite-Savitch L., Johnson D. A., Miki B. L. A. Seed coats: structure, development, composition and biotechnology // *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* – 2005. – 41. – P. 620-644.
- Moore D. M. *Flora Europaea, checklist and chromosome index* // Cambridge University Press, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney. – 1982. – 423 pp.
- Muller C, Riederer M. Plant surface properties in chemical ecology // *J. of Chemical Ecology.* – 2005. – 31(11). – P. 2621 – 2651.
- Mund M., Kutsch W. L., Wirth C., Kahl T., Knohl A., Skomarkova M. V., Schulze E. D. The influence of climate and fructification on the interannual variability of stem growth and net primary productivity in an oldgrowth, mixed beech forest // *Tree Physiology.* 2010. 30(6). P. 689–704.
- Muns R., Weir R. Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanding zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels // *Austral. J. Plant Physiol.* –2011. – 18. –P. 93-105.
- Navrot N., Collin V., Gualberto J., Gelhaye E., Hirasava M., Rey P., Knaff D. B., Issakidis E., Jacquot J.-P., Rouhier N. Plant Glutathione Peroxidases Are Functional Peroxiredoxins Distributed in Several Subcellular Compartments and Regulated during Biotic and Abiotic Stresses // *Plant Physiology.* 2006. – 142. – P. 1364-1379.
- Nehnevajova E., Lyubenova L., Herzig R., Schroder P., Schwitzguebel J.-P., Schmulling T. Metal accumulation and response of antioxidant enzymes in seedlings and adult sunflower mutants with improved metal removal traits on a metal-contaminated soil. *Environ. Experim. Botany.* – 2012. –

76(2). – P. 39-48.

- Newman A. P. Monitoring Urban Forest Canopy Cover Using Satellite Imagery // Environmental Monitoring and Assessment. – 2010. – 26. – P. 175-176.
- Niinemets U., Penuelas J. Gardening and urban landscaping: Significant players in global change // Trends in Plant Science. 2008. – 13(2). – P. 60–65.
- Noctor G., Gomer L., Vanacker H., Foyer C. H. Interaction between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signaling // J. Exp. Bot. 2002. – 53(372). – P. 1283 – 1304.
- Pallas P. S. Verzeichniss der in Taurien wildwacksenden Pflancengattungen // Neue Nordisch. Beitrage, St.-Petersb. 1796. – 7. – P. 426 – 438.
- Pauková Ž., Káderová V., Bakay L. Structure and population dynamics of *Asclepias syriaca* L. in the agricultural land // Agriculture (Poľnohospodárstvo). 2013. – 59(4). – P. 161–166.
- Paulsen T. R., Colville L., Kranner I., Daws M. I., Högstedt G., Vandvik V., Thompson K. Physical dormancy in seeds: a game of hide and seek? // New Phytologist. – 2013. – 198. – P. 496-503.
- Pergl J., Sadlo J., Petřík P., Danihelka J., Chrtěk J., Hejda M., Moravcova L., Perglova I., Štajerova K., Pyšek P. Dark side of the fence: ornamental plants as a source of wild-growing flora in the Czech Republic // Preslia. – 2016. – 88. – P. 163–184.
- Pharr D. M. The dual role of mamivitol as osmoprotectant and photoassimilate in selery // Horstscience. 1995. – 30. – P. 1182-1188.
- Polle A. Defence against photooxidative damage in plants. In: Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defence. / Ed. Scandallious // Cold Spring Harbour Lab. Press. – 2000. P. 623-666.
- Pompe S., Hanspach J., Badeck F.-W., Klotz S., Bruelheide H., Kuhn I. Investigating habitat-specific plant species pools under climate change // Basic and Applied Ecology. – 2010. – 11. – P. 603–611.
- Potters G., Horemans N. and Jansen M. A. K. (2010). The cellular redox state in plant stress biology – A charging concept. Plant Phys. and Biochem. – 2010. – 48 (5). – P. 292-300.
- Prieto P., Penuelas J., Niinemets U., Ogaya R., Schmidt I. K., Beier C., Tietema A., Sowerby A., Emmett B. A., Lang E. K., Kroel-Dulay G. Biosyst. Divers. – 2017. – 25(1). – P. 59.

- Protopopova V. (1999). Some aspects of the expansions invasive plants in Ukraine // Proceedings of XVI International Botanical Congress. – 1999. – P. 1540.
- Prisedsky Y., Kabar A., Lykholat Y., Martynova N., Shupranova L. Activity and isoenzyme composition of peroxidase in Japanese quince vegetative organs under steppe zone conditions // BIOLOGIJA. – 2017^a. – 63(2). – P. 185–192.
- Prysedskyj Y., Lykholat Y. Influence of sulfite and fluoride soil contamination on the pigment content in some species of arboreal plants // BIOLOGIJA. – 2017^b. – 63(3). – P. 264–269.
- Pukacka S., Ratajczak E. Antioxidative response of ascorbate-glutathione pathway enzymes and metabolites to desiccation of recalcitrant *Acer saccharinum* seeds. J. Plant Physiol. – 2006. – 163(12). – P. 1259–1266.
- Pukacka S., Ratajczak E. Ascorbate and glutathione metabolism during development and desiccation of orthodox and recalcitrant seeds of the genus *Acer*. // Functional Plant Biology. – 2007. – 34. – P. 601–613.
- Pyšek P. Alien and native species in Central European urban floras: a quantative comparison // Journal of Biogeography. – 1998. – 25. – P. 155 – 163.
- Pyšek P. How reliable are data on alien species in Flora Europea? Flora. – 2003. – 198. – P. 499 – 507.
- Pyšek P., Richardson D. M., Redjmanek M., Webster G., Williamson M., Kirschner J. Alien plants in checklist and floras: toward better communication between taxonomists and ecologists // Taxonomy. – 2004. – 53. – P. 131 – 143.
- Pyšek P., Richardson D. M. Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health // Annu. Rev. Environ. Resour. – 2010. – 35. – P. 25 – 55.
- Pyšek P., Danihelka J., Sadlo J., Chrtek J.J., Chytrý M., Jarosik V., Kaplan Z., Krahulec F., Moravkova L., Pergl J., Stajerovala K., Tichý L. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns // Preslia. – 2012. – 84. – P. 155 – 255.
- Ramel F., Sulmon C., Serra A.-A., Gouesbet G., Couee I. Xenobiotic sensing and signaling in higher plants // J. Exp. Bot. 2012. – 63(11). – P. 3999–4014.
- Ramirez-Valiente J. A., Koehler K., Cavender-Bares J. Climatic origins predict

- variations in photoprotective leaf pigments in response to drought and low temperature in live oaks (*Quercus* series *virentes*) // *Tree Physiology*. – 2015. – 35(1). – P. 521–534.
- Ranieri A., Castagna A., Lorenzini G., Soldatini G.F. Changes in thylakoid protein patterns and antioxidant levels in two wheat cultivars with different sensitivity to sulphur dioxide // *Environ. Exp. Bot.* – 1997. – 37. – P. 125–135.
- Ranieri A., Castagna A., Baldam B., Soldatini G.F. Iron deficiency differently affects peroxidase isoforms in sunflower. *J. Exp. Bot.* 2001. – 52 (354). – P. 25–35.
- Richardson D. M., Pyšek P., Redjmanek M., Barbour N. G., Panetta F. D., West S. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions*. 2000. – 6. – P. 93–107.
- Ringelmann A., Riedel M., Riederer M. et al. Two sides of a leaf blade: *Blumeria graminis* needs chemical cues in cuticular waxes of *Lolium perenne* for germination and differentiation // *Planta*. – 2009. – 230(1). – P. 95–105.
- Roy S., Byrne J., Pickering C. A systematic quantitative review of urban tree benefits, costs, and assessment methods across cities in different climatic zones // *Urban Forestry & Urban Greening*. 2012. – 11. – P. 351–363.
- Scherrer D., Bader M. K.-F., Korner C. Drought-sensitivity ranking of deciduous tree species based on thermal imaging of forest canopies // *Agricult. Forest Meteorol.* 2011. – 151. – P. 1632–1640.
- Sheykholeslami A., Namiranian M., Sagheb-Talebi K. A study of large-leaved lime (*Tilia platyphyllos* Scop.) in forests of Western Mazandaran // *J. of Biodiversity and Ecological Sciences (JBES)*. – 2011. – 1(1). – P. 65–75.
- Schindler S., O'Neill F. H., Biró V., Damm C., Gasso V., Kanka R., Sluis T., Krug A., Lauwaars S.G., Sebesvari Z., Pusch M., Baranovski B., Ehlert T., Neukirchen B., Martin J.R., Euler K., Mauerhofer V., Wrabka T. Multifunctional floodplain management and biodiversity effects: a knowledge synthesis for six European countries. *Biodiversity and Conservation*. – 2016. – 25. – P. 1349–1382.
- Sluchyk I. An estimation of the urban system's mutagenic background using *Populus berolinensis* Dipp. // *Visnik of L'viv Univ. Biology series*. – 2005. – 39. – P. 66–70.

- Smiri M., Chaoui A., Rouhier N. et al. Redox regulation of the glutathione/isogluta-redoxin system in germinating pea seed exposed to cadmium. *Plant Science*. 2010. – 179(5). – P. 423-436.
- Song Y. L., Feng Z. B., Cheng Y. X., Gao J. M. Chemical components of *Chaenomeles speciosa*(Sweet) Nakai // *Acta Bot Boreali Occident Sin.* 2007. – 27. P. 831–833.
- Sperlich D., Chang C. T., Penuelas J., Gracia C., Sabate S. Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a mediterranean mixed forest // *Tree Physiology*. 2015. – 35(5). – P. 501–520.
- Suarez A. V., Tsutsui N. D. The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*. – 2008. – 17(1). – P. 351–360.
- Shupranova L., Kabar A., Khromykh N., Bilchuk V. The dynamics of metabolic changes in leaves of aboriginal and introduced species of *Quercus* L. genus in culture of Dnipro city botanical garden // *Питання біоіндикації та екології*. – 2016. – 21(1-2). – P. 78 – 86.
- Talbi S., Romero-Puertas M. S., Hernandez A., Terron L., Ferchichi A., Sandalio L. M. Drought tolerance in a Saharian Plant *Oudneya africana*: Role of antioxidant defense // *Environ. Exp. Bot.* – 2015. – 111(3). – P. 114–126.
- Thuiller W., Richardson D. M., Midgley G. F. Will climate change promote alien plant invasions? In: Nentwig, W. (ed.) *Ecological Studies, Biological Invasions* (Springer-Verlag Berlin, Heidelberg). – 2007. – P. 197–211.
- Tokar F. Results of ecological research on European chestnut (*Castanea sativa* Mill.) in the Castanetarium Horný Lefantovce // *FOLIA OEKOLOGICA*. – 2007. – 34(1). – P. 46-53.
- Tomasevic M., Rajsic S., Dordevic D., Tasic M., Krstic J., Novakovic V. Heavy metals accumulation in tree leaves from urban areas // *Environmental Chemistry Letters*. – 2004. – 2. – P. 151–154.
- Tripakti R. S., Khan M. L. Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest // *Oikos*. – 1990. – 57(3). – P. 289-296.
- Tubby K. V., Webber J. F. Pests and diseases threatening urban trees under a changing climate // *Oxford Journals Life Sciences Forestry*. – 2010. –

83(4). – P. 451-459.

- Urban M. C, Tewksbury J. J, Sheldon K. S. On a collision course: Competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change // *Proceedings of the Royal Society*. – 2012. – 279(1735). – P. 2072–2080.
- Van der Veken S., Hermy M., Vellend M., Knapen A., Verheyen K. (2008). Garden plants get a head start on climate change // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2008. – 6(4). – P. 212–216.
- Verslues Paul E., Agarwal Manu, Katiyar-Agarwal Surekha, Zhu Jianhua, Zhu Jian-Kang. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status // *The Plant Journal*. – 2006. – 45. – P. 523–539.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., Hulme P. I. How well do we understand the impacts of alien species on ecological services? A pan-European cross-taxa assessment // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2010. – 8(3). – P. 135–144.
- Walter J., Jentsch A., Beierkuhnlein K., Kreyling J. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes // *Env. Exp. Bot.* – 2013. – 94(10). – P. 3–8.
- Walther G. R., Gritti E. S., Berger S., Hickler T., Tang Z., Sykes M. T. Palms tracking climate change. *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – 16(6). – P. 801–809.
- Walther G.-R., Roques A., Hulme P. E., Sykes M. T., Pysek P., Kuhn I., Zobel M. Alien species in a warmer world: Risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*. – 2009. – 24(12). – P. 686–693.
- Wierzbicka M., Obidzinska J. The Effect of Lead on Seed Imbibition and Germination in Different Plant Species // *Plant Science*. – 1998. – 137. – P. 155-171.
- Wintermans J. F. G. M., De Mots A. Spectrophotometric Characteristics of Chlorophyll a and b and Their Phaeophytins in Etanol. // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 1965. – 109(2). – P. 448–453.
- Wołkowycki D., Próchnicki P. Spatial expansion pattern of black cherry *Padus serotina* Ehrh. in suburban zone of Białystok (NE Poland) // *Biodiversity Research and Conservation*. 2015. – 40(1). – P. 59–67.

- Woodward G. E., Fry E. G. The determination of blood glutathione. *Journal of Biological Chemistry*. 1932. – 97. – P. 465 – 482.
- Yadav S. K. Heavy metals toxicity in plants: An overview on the role of glutathione and phytochelatin in heavy metal stress tolerance of plants // *South African Journal of Botany*. – 2010. – 76 (2). – P. 167–179.
- Yang Y. B, Yang Y, Li X, et al. Studies on the chemical constituents of *Chaenomeles speciosa* // *J. Chin Med Mater*. 2009. – 32. – P. 1388–1390.
- Yeats T. H, Rose J. K. The formation and function of plant cuticles // *Plant Physiology*. 2013. – 163(1). – P. 5–20.
- Yermishev O., Lykholat T., Lykholat O. Effect of alimentary synthetic estrogen on cell compensatory mechanisms in rats of different ages // *Biologia*. – 2017. – 63 (2). – 152–159.
- Yerofeyeva E.A. Dependence of drooping birch (*Betula pendula*) and lime tree (*Tilia cordata*) relative seed production as a new seed production index on the intensity of motor traffic pollution // *Adv. Environ. Biol.* – 2014. – 8(13). – P. 282–286.
- Yilmaz R., Sakcali S., Yarci C., Aksoy A., Ozturk M. Use of *Aesculus hippocastanum* L. as a biomonitor of heavy metal pollution // *Pak. J. Bot.* – 2006. – 3. – P. 1519-1597.
- Zang C. and Gallie D. R. Increasing tolerance to ozone by elevating foliar ascorbic acid confers greater protection against ozone than increasing avoidance // *Plant Physiol.* – 2005. – 138 (3). – P. 1673-1689.
- Zeiger E. The Effect of Air Pollution on Plants // *Plant Physiology*. Fifth Edition. Essay. 2006. – 26.1.
- Zeng Sh., Chen B., Jiang Ch. Impact of fertilization on chestnut growth, N and P concentrations in runoff water on degraded slope land in South China // *Journal of Environmental Sciences*. – 2007. – 19(7). – P. 827-833.
- Zhang G., Tanakamaru K., Abe J., Morita S. Influence of waterlogging on some anti-oxidative enzymatic activities of two barley genotypes differing in anoxia tolerance // *Acta Physiol. Plant.* – 2007. – 29. – P. 171-176.
- Yermishev O., Lykholat T., Lykholat O. Effect of alimentary synthetic estrogen on cell compensatory mechanisms in rats of different ages. *Biologia*. – 2017. – 63(2). – P. 152–159.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	3
РОЗДІЛ 1. РЕАКЦІЯ АБОРИГЕННИХ ТА АДВЕНТИВНИХ ДЕРЕВНИХ ВИДІВ НА ЗМІНИ КЛІМАТИЧНИХ УМОВ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я	5
1.1. Оцінка та передбачення ступеня інвазійності інтродукованих деревних рослин в умовах кліматичних змін у степовому Придніпров'ї	6
1.1.1. Аналіз поширення інвазійних рослин у складі регіональної флори	6
1.1.2. Оцінка наслідків впливу кліматичних змін на розповсюдження деяких адвентивних видів рослин на Дніпропетровщині.....	13
1.2. Метаболічні зміни у деревних рослин у зв'язку з альтитуд- асоційованими локальними змінами навколишнього середовища....	25
1.2.1. Зміни метаболізму домінантних видів I ярусу природного лісу у зв'язку з альтитуд-асоційованими умовами середовища ..	28
1.2.2. Особливості впливу локальних умов освітлення і мікроклімату на метаболізм аборигенного й адвентивного видів дерев.....	34
1.2.3. Вплив локальних умов на рівень метаболізму в листках автохтонних деревних видів	41
1.3. Функціональний стан аборигенних та інтродукованих рослин в умовах Степової зони України	45
1.3.1. Особливості функціонування метаболічних систем представників роду <i>Quercus</i> L. в умовах степового Придніпров'я	45
1.3.1.1. Міжвидові особливості ізоферментного складу пероксидази в листових зачатках термінальних бруньок аборигенних та інтродукованих видів роду <i>Quercus</i> L. в умовах степової зони України	46
1.3.1.2. Динаміка метаболічних змін у листках аборигенного та інтродукованих видів роду <i>Quercus</i> L. у культурі ботанічного саду ДНУ м. Дніпро	53
1.3.2. Характеристика пероксидазної системи листових зачатків термінальних бруньок представників роду <i>Acer</i> L. в умовах Степового Придніпров'я	67
1.3.3. Екофізіологічна характеристика представників роду <i>Tilia</i> L.	72
1.3.3.1. Стан продихів і склад кутикулярних восків листіків липи повстистої (<i>Tilia tomentosa</i> Moench.) за умов освітлення та затінення	72
1.3.3.2. Оцінка і передбачення життєвого стану та метаболічної активності <i>Tilia platyphyllos</i> L. в посушливому степовому кліматі України	81

1.3.4. Експресивність пероксидази листків інтродукованих видів роду <i>Chaenomeles</i> Lindl. різного географічного походження протягом вегетації за посушливих умов Степу	90
РОЗДІЛ 2 Фізіолого-біохімічна адаптація аборигенних і адвентивних видів деревних рослин в умовах антропогенного тиску і посушливих умов степового Придніпров'я	
2.1. Функціонування антиоксидантної системи деревних рослин в умовах антропогенного навантаження	97
2.1.1. Стан глутатіон-залежної системи насіння <i>Aesculus hippocastanum</i> L.....	98
2.1.2. Координована реакція глутатіон-залежної системи насіння дерев роду <i>Acer</i> L. на хронічний вплив полютантів.....	103
2.1.3. Видові особливості накопичення глутатіону в насінні деревних рослин за впливу фітотоксикантів	110
2.1.4. Вплив автотранспортних емісій на накопичення важких металів і функціональний стан насіння представників родин <i>Fabaceae</i> і <i>Acer</i>	112
2.1.5. Сезонна динаміка антиоксидантних процесів у листках <i>Acer negundo</i> за дії полютантів	116
2.1.6. Дослідження стану енергозабезпечення метаболічних процесів і системи антиоксидантного захисту в органах рослин <i>R. pseudoacacia</i> , що асимілюють, при адаптації до впливу урбанізованого середовища	126
2.1.7. Діагностика адаптивних змін накопичення фенольних метаболітів у насінні дерев <i>Robinia pseudoacacia</i> L. в умовах аеротехногенного забруднення	131
2.1.8. Фенольні та каротиноїдні антиоксиданти в насінні <i>Aesculus hippocastanum</i> L. за дії аеротехногенних полютантів..	138
2.2. Особливості змін у білковому комплексі насіння різних видів роду <i>Acer</i> за несприятливих умов середовища	143
2.3. Вплив техногенного забруднення на вуглеводний обмін у насінні деревних рослин роду <i>Tilia</i> L.....	146
ПІСЛЯМОВА.....	150
БІБЛІОГРАФІЧНИЙ СПИСОК	155

Наукове видання

ЛИХОЛАТ Юрій Васильович,
ХРОМИХ Ніна Олександрівна,
ШУПРАНОВА Лариса Володимирівна,
КОВАЛЕНКО Ігор Миколайович
ФЕДЕНКО Володимир Савельович,
АЛЕКСЄЄВА Анна Анатоліївна

**ЗАКОНОМІРНОСТІ АДАПТАЦІЇ АБОРИГЕННИХ
ТА ІНТРОДУКОВАНИХ ВИДІВ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН
ДО МІНЛИВИХ УМОВ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я**

Монографія

Комп'ютерний набір *Н. О. Хромих*
Комп'ютерна верстка *С. П. Цьома*

Підп. до друку 01.03.2018 р.
Формат 60х84/16. Гарнітура Times New Roman.
Папір офсетний. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 10,8.
Ум. фарб.-відб. 10,8. Обл.-вид. арк. 8,6.
Тираж 300 пр. Вид. № 19.

Видавець і виготовлювач:
ФОП Цьома С.П. 40002, м. Суми, вул. Роменська, 100.
Тел.: 066-293-34-29.

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:
серія ДК, № 5050 від 23.02.2016.