

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ
І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ**

АЛЕКСЄЄВА АННА АНАТОЛІЇВНА

УДК 582.685.4:630.181:581.522.4(477.63)

**СТІЙКІСТЬ РОСЛИН РОДУ *TILIA* L. У ПРИРОДНИХ
І ТЕХНОГЕННИХ ЕКОТОПАХ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я**

06.03.01 «Лісові культури та фітомеліорація»

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2018

Дисертацією є рукопис

Роботу виконано у Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара Міністерства освіти і науки України

Науковий керівник доктор біологічних наук, професор
Лихолат Юрій Васильович,
Дніпровський національний університет
імені Олеся Гончара,
завідувач кафедри фізіології
та інтродукції рослин

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Колесніченко Олена Валеріївна,
Національний університет біоресурсів
і природокористування України,
в. о. завідувача кафедри ландшафтної
архітектури та фітодизайну

кандидат біологічних наук
Пономарьова Олена Анатоліївна,
Дніпровський державний
аграрно-економічний університет,
доцент кафедри садово-паркового
господарства

Захист відбудеться «06» грудня 2018 року о 10⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.004.09 у Національному університеті біоресурсів і природокористування України за адресою: 03041, м. Київ, вул. Героїв Оборони, 15, навчальний корпус № 3, кімната 301

З дисертацією можна ознайомитися у науковій бібліотеці Національного університету біоресурсів і природокористування України за адресою: 03041, м. Київ, вул. Героїв Оборони, 13, навчальний корпус № 4, кімната 41а

Автореферат розіслано «05» листопада 2018 року

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради

А. Г. Лащенко

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Зміни і прогнозування наслідків впливу на екосистеми клімату, який відіграє ключову роль у формуванні й географічному розташуванні видів рослин (Чурілов А. М., Якубенко Б. Є., Попович С. Ю., 2013; Ramirez-Valiente J. A., Koehler K., Cavender-Bares J., 2015; Lykholat Y. et al., 2017) та впливає на продуктивність лісових культур (Mund M. et al., 2010; Лакида П. І. та ін., 2012; Harfouche A., Meilan R., Altman A., 2014) є основними трендами світових досліджень протягом останніх десятиріч (Заїка В. К., Криницький Г. Т., Іваницький Р. С., 2013; Гойчук А. Ф., Завада М. М., Решетник Л. Л., 2014; Linder M. et al., 2014; Sperlich D. et al., 2015; Колесніченко О. В. та ін., 2017). Різкі або поступові коливання клімату здатні корегувати розподіл видів та склад рослинних угруповань (Bahuguna R. N., Jagadish K. S. V., 2015; Bussotti F. et al., 2015), ускладнювати виживання (Allen C. D. et al., 2010; Talbi S. et al., 2015) та спричиняти деградацію лісової рослинності з низькою екопластичністю (Стойко С. М., 2011; Ткач В. П., 2012; Яворовський П. П., 2015). Збереження і збагачення різноманіття деревних видів у степовій зоні України ускладнюються у зв'язку з континентальним кліматом (Фурдичко О. І., 2006), незначною площею природних лісів (Ткач В. П., 2012) та збіднілим складом деревних угруповань (Бельгард А. Л., 1971), який може бути поліпшений шляхом інтродукції стійких рослин, у тому числі видів роду *Tilia* L. (Масальський В. П., 2007, 2012, 2014; Миленька М. М., 2008; Пономарьова О. А., 2010, 2013; Глібовицька Н. І., 2012, 2013; Совакова М. О. та ін., 2012, 2014; Олексійченко Н. О. та ін., 2013, 2015, 2016; Заїка В. К., Карпин Н. І., 2017). Важливого значення проблема набуває у промислових містах, де рослини одночасно підлягають впливу кліматичних змін та поллютантів (Гнатів П. С., 2002, 2009, 2014; Неверова О. А., Колгоморова Е. Ю., 2003; Долгова Л. Г., 2004; Левон Ф. М., 2008; Парпан В. І., Миленька М. М., 2008; Григорюк І. П. та ін., 2012; Лук'яничук Н. В. та Руда Н. В., 2013; Дідух Я. П., 2014; Gillner S., Korn S., Roloff A., 2015; Baranovski V. et al., 2016).

Наявні обставини актуалізують системне вивчення діапазону адаптаційних можливостей рослин роду *Tilia* L. з метою прогнозування майбутнього складу природних та штучно створених фітоценозів, які спроможні до сталого розвитку за умов посилення аридних рис клімату.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертацію виконано протягом 2010–2018 рр. у межах планової науково-дослідної роботи Науково-дослідного інституту біології і кафедри фізіології та інтродукції рослин Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара у рамках держбюджетних наукових тем: «Молекулярно-клітинні та фізіологічні механізми адаптації рослин за умов окиснювального стресу» (номер державної реєстрації 0109U000137, 2009–2011 рр.); «Фізіолого-біохімічні механізми стійкості рослин у зв'язку із збереженням фіторізноманіття за несприятливих умов середовища» (номер державної реєстрації 0112U000189, 2012–2014 рр.); «Еколого-біологічні аспекти інтродукції рослин в умовах Степового Придніпров'я» (номер державної

реєстрації 0113U000015, 2015–2017 рр.); «Фізіологічні основи ефективної інтродукції нетрадиційних плодових та ягідних культур в умовах Степового Придніпров'я» (номер державної реєстрації 0116U001526, 2016–2018 рр.).

Мета та завдання дослідження. Мета дисертаційного дослідження – встановити видоспецифічні і загальні закономірності адаптації рослин роду *Tilia* L. до кліматичних та техногенних чинників в урбоценозах Степового Придніпров'я.

Досягнення поставленої мети передбачало вирішення таких завдань:

- визначити структурно-функціональні ознаки рослин роду *Tilia* L. у природних і техногенних екотопах Степового Придніпров'я;
- оцінити адаптивний потенціал рослин *Tilia cordata* Mill. до збільшення посушливості;
- розкрити відмінності морфо-анатомічних і фізіолого-біохімічних властивостей у адаптованих до затінення та сонячного опромінення листків рослин роду *Tilia* L.;
- з'ясувати видові особливості формування метаболічної адаптації рослин роду *Tilia* L. за дії абіотичних чинників;
- спрогнозувати успішність розвитку рослин роду *Tilia* L. у природних і техногенних екотопах Степового Придніпров'я в умовах змін клімату;
- розробити науково обґрунтовані критерії оцінки стану та перспективи розвитку рослин роду *Tilia* L. у Степовому Придніпров'ї.

Об'єкт дослідження – автохтонний та інтродуковані види роду *Tilia* L. Степового Придніпров'я.

Предмет дослідження – морфологічні, фізіологічні та біохімічні основи адаптацій і стійкості автохтонного та інтродукованих видів роду *Tilia* L. проти абіотичних чинників в умовах урбосередовища Степового Придніпров'я.

Методи дослідження. У процесі виконання дисертаційного дослідження застосовано екологічні, морфо-анатомічні, фізіолого-біохімічні та геоботанічні методи вивчення рослин. Експериментальні дослідження базуються на методиках візуальних спостережень, біометричних вимірювань, мікроскопії, спектрометрії, фотоколориметрії, газової хроматографії. Одержані дані опрацьовано методами статистики (описова статистика, кореляційний та регресійний аналізи) для визначення функціональних зв'язків досліджуваних показників рослин.

Наукова новизна одержаних результатів. Основні положення дисертаційного дослідження, які визначають наукову новизну одержаних результатів, полягають у такому:

вперше:

- встановлено початковий етап експансії рослин *Tilia platyphyllos* Scop. в урбоценозах м. Дніпра;
- в умовах альтитуд-асоційованого екоградієнта у природному лісі виявлено адаптаційні структурно-функціональні перебудови в асиміляційних органах рослин *Tilia cordata* Mill.;

– показано достовірні відмінності в накопиченні і компонентному складі поверхневих восків листків видів роду *Tilia* L., які адаптовані до освітлення та затінення;

– з'ясовано видову специфічність складу вуглеводнів епікутикулярних восків і морфо-фізіологічні ознаки листків в умовах освітлення та затінення, які слугують маркерами стійкості рослин роду *Tilia* L.;

– запропоновано математичну модель прогнозу темпів розповсюдження рослин *Tilia platyphyllos* Scop. на території міських фітоценозів за умов збереження тенденції кліматичних змін;

поглиблено та доповнено:

– особливості функціонування реакцій антиоксидантної системи (активності ферментів каталази і пероксидази, вмісту глутатіону) видів роду *Tilia* L. на різних фазах онтогенезу за дії комплексу поллютантів різного складу та кліматичних змін;

– специфічності змін вуглеводного метаболізму та поліпептидного складу легкорозчинних білків насіння рослин роду *Tilia* L. за дії антропогенних чинників;

розширено уявлення щодо комплексу морфо-фізіологічних та метаболічних адаптивних реакцій для оцінки стійкості рослин роду *Tilia* L. в умовах Степового Придніпров'я;

набули подальшого розвитку:

– прогнозні дослідження щодо розповсюдження адвентивних видів рослин у Степовому Придніпров'ї за кліматичних змін;

– пропозиції щодо використання інтродукованих видів роду *Tilia* L. для створення штучних фітоценозів в умовах промислових міст Дніпра, Кам'янського та Кривого Рогу.

Практичне значення одержаних результатів. Результати дисертації мають вагомим теоретичне і практичне значення для збереження, збагачення та оцінки стійкості рослин роду *Tilia* L. у природних та техногенних екотопах Степового Придніпров'я в умовах змін клімату. Вперше розроблено математичну модель для прогнозування темпів експансії *Tilia platyphyllos* Scop. за умов тенденції до аридизації клімату у Степовому Придніпров'ї.

Рекомендації щодо використання рослин роду *Tilia* L. у міських культурфітоценозах передано до Парку культури та відпочинку імені Сучкова. Результати дисертаційного дослідження впроваджено у навчальний процес Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара для викладання навчальних дисциплін «Екофізіологія рослин» та «Фізіологія адаптацій рослин».

Особистий внесок здобувача. Спільно з науковим керівником доктором біологічних наук Ю. В. Лихолатом розроблено науковий напрям, висунуто робочі гіпотези, визначено мету та завдання дисертаційного дослідження, здійснено планування експериментів, підготовку публікацій до друку. Здобувачем особисто виконано інформаційний пошук і аналіз наукової літератури, відібрано матеріал з різних пробних площ, проведено експериментальні дослідження на базі науково-дослідної лабораторії фізіології та молекулярної біології рослин Науково-дослідного інституту біології

Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, інтерпретовано й статистично опрацьовано одержані дані, сформульовано висновки і практичні рекомендації. У наукових працях висвітлено матеріали експериментальних досліджень. Права співавторів у спільних публікаціях не порушено.

Апробація результатів дисертації. Основні положення, висновки і рекомендації дисертації обґрунтовано, викладено, обговорено і схвалено на: Міжнародній науковій конференції, присвяченій 125-річчю дендрологічного парку «Асканія-Нова» «Інтродукція та досвід паркобудівництва в степовій зоні України» (сmt Асканія-Нова, 2012 р.); XI Міжнародній науковій конференції студентів і молодих вчених «Наука и образование – 2016» (м. Астана, Республіка Казахстан, 2016 р.); IV Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології і екології» (м. Вінниця, 2016 р.); XII Міжнародній науково-практичній конференції «Wshodnie partnerstwo – 2016» (м. Перемишль, Республіка Польща, 2016 р.); XII Міжнародній науково-практичній конференції «Fundamental and applied science – 2016» (м. Шеффілд, Велика Британія, 2016 р.); Всеукраїнській науково-практичній конференції «Рослинний світ України: теоретичні і прикладні аспекти вивчення і освоєння у виробництві основних і малопоширених видів (сільськогосподарські і біологічні науки)» (м. Крути, 2016 р.); II науково-методичному інтернет-семінарі «Фізіологія рослин у системі сучасних біологічних знань та наук» (м. Харків, 2016 р.); III конференції молодих учених «Біологія рослин і біотехнологія» (м. Київ, 2017 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Флористичне і ценотичне різноманіття у відновленні, охороні та збереженні рослинного світу» (м. Київ, 2018 р.).

Публікації. За темою дисертації опубліковано 18 наукових праць, з яких монографія у співавторстві, стаття у науковому фаховому виданні України, 5 статей у наукових фахових виданнях України, включених до міжнародних наукометричних баз даних, стаття у науковому виданні іншої держави, стаття в іншому науковому виданні, 9 тез наукових доповідей.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація складається з анотації, переліку умовних позначень, вступу, п'яти розділів, висновків, практичних рекомендацій, списку використаних джерел (338 найменувань) та додатків. Загальний обсяг роботи становить 179 сторінок. Основна частина дисертації містить 27 рисунків і 10 таблиць.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

Розділ 1 «Огляд систематичних, хорологічних та екологічних досліджень роду *Tilia L.*». Висвітлено систематичне положення («Angiosperm Phylogeny Group», 2009; Попович С. Ю., Власенко А. С., Кривенко А. Г., 2016), морфологічні особливості (Мурахтанов Е. С., 1981; Заячук В. Я., 2008), природний ареал (Jones G. N., 1968; Radoglou K. et al., 2008) та екоумови («Дендрофлора України», 2005; Pigott C. D., 2012) рослин роду *Tilia L.*

Розкрито роль *Tilia cordata* Mill. у формуванні природних лісів Степового Придніпров'я за типологічною схемою О. Л. Бельгарда (1950, 1971). Проаналізовано і систематизовано наявні дані щодо стійкості рослин роду *Tilia* L. проти кліматичних та техногенних чинників («Дендрофлора України», 2005; Миленька М. М., 2008; Radoglou K. et al., 2008; Sjöman H., Oprea A., 2010; Velickovic M., 2010; Пономарьова О. А., 2010, 2013; Масальський В. П., 2010, 2014; Совакова М. О. та ін., 2012, 2014; Pigott D. C., 2012; Безсонова В. П. та ін., 2014; Карпин Н. І., 2015; Олексійченко Н. О. та ін., 2016).

Опрацювання літературних вітчизняних і зарубіжних джерел вказує на необхідність розширення знань щодо адаптаційних можливостей рослин роду *Tilia* L. в урбоценозах Степового Придніпров'я в умовах мінливості клімату та антропогенних чинників. Такі дослідження дозволяють поглибити теоретичні основи адаптації автохтонних та інтродукованих у Степове Придніпров'я видів рослин й розробити критерії їхнього підбору з підвищеною толерантністю до мінливих умов середовища в природних та штучних насадженнях регіону.

Розділ 2 «Ґрунтово-кліматичні умови району, об'єкти та методи дослідження». Методологія досліджень ґрунтується на системному та інтегрованому підходах із застосуванням сертифікованих методик й приладів, які проводили впродовж 2010–2018 рр. на території Дніпропетровської області, яка розташована в межах географічної зони Степового Придніпров'я та території м. Дніпра. За ґрунтово-кліматичним районуванням Дніпропетровська область належить до типового степу. Степове Придніпров'я є частиною степової зони Південного Сходу України, що охоплює Дніпропетровську, Запорізьку, Херсонську і частково – Кіровоградську, Полтавську та Донецьку області. Кліматичним умовам району досліджень властиві риси континентальності, посушливості й нестійкості зволоження, як і всій території Південно-Східної України. Характерними є різкі коливання температур, сильні вітри й висока випаровуваність, що значно перевищує річну кількість опадів. Абсолютні мінімуми температури змінюються від -20 до -37 °C і простежуються один раз у 50–60 років. Абсолютні максимуми температури досягають від $+39$ до $+41$ °C. Середньорічна сума атмосферних опадів складає 472 мм, яка у різко посушливі роки знижується до 250 мм. Інтенсивність випаровування вологи у 2–3 рази перевищує кількість опадів (Фурдичко О. І., 2006).

Моніторингові ділянки розташовані в південно-західній, центральній та південно-східній частинах Дніпропетровської області. Дослідження здійснювали на 14 пробних площадках, які обирали за рівнем урбо- та техногенного навантаження.

Об'єктами досліджень слугували 6 видів роду *Tilia* L., з яких 1 аборигенний – *Tilia cordata* Mill., 5 інтродуковано у Степове Придніпров'я. Серед інтродуцентів широко розповсюджені в культурі *T. platyphyllos* Scop., *T. ×europaea* L., *T. tomentosa* Moench. – аборигенні види лісів Південно-Західної України, а також *T. amurensis* Rupr. і *T. begoniifolia* Stev. – екзоти для Степового Придніпров'я, інтродукційні випробування яких у Ботанічному саду

Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара тривають більш ніж півсторіччя («Ботанічний сад...», 2008; «Каталог растений...», 2015). Таким чином, досліджували широко розповсюджені і мало відомі в культурі озеленення види рослин лип.

Геоботанічні дослідження виконували польовим маршрутним методом. Дані мікроклімату, які асоційовані з різною висотою схилів, збирали впродовж вегетаційного періоду дерев (квітень-серпень) на території Присамарського міжнародного біосферного стаціонару імені О. Л. Бельгарда, розташованого в північній частині степової зони Дніпропетровської області. Зміни температури повітря і відносної вологості під пологом дерев отримували за допомогою портативного стаціонарного вимірювача погоди «Assmann psychrometer 225-5230». Ступінь освітленості під пологом вимірювали люксометром «Ю-116» на висоті 2 м, що відповідає рівню найнижчих гілок дерев. Одночасно встановлювали ступінь освітленості кожної висоти на відкритих ділянках. Визначення температури повітря, відносної вологості й освітленості (під пологом і на відкритих ділянках) здійснювали в шести повторностях на кожній ділянці.

Для експериментів відбирали освітлені та затінені листки лип у липні на території Ботанічного саду Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (умовно чиста зона), де компактно розташовані групи 65–70-річних дерев кожного із видів. Їхній відбір проводили у середині дня в сонячну погоду з 5–10 дерев на висоті 2 м, адаптованих до світла листків – за периметром крони, а до тіні – у середині крони дерев.

Виміри щільності продихів здійснювали згідно з В. W. Grant та I. Vatnick (2004) з використанням світлового мікроскопа «BRESSER Biolux LCD 50×–2000×».

Для вивчення еколого-фізіологічних особливостей видів роду *Tilia* L. у природних і штучних фітоценозах за кліматичних змін та техногенного навантаження застосовували загальноприйнятні методи фізіолого-біохімічного аналізу. Вміст хлорофілів (Chl *a*, Chl *b* і загального хлорофілу) визначали за методом J. F. G. M. Wintermans і A De Mots (1965) в етанольних екстрактах листків дерев за допомогою спектрофотометра «КФК-3». Активність антиоксидантних ферментів визначали в супернатантах, отриманих центрифугуванням (15000 g протягом 20 хв і за температури 4 °C) грубих екстрактів (100 мг свіжих листків гомогенізували 0,2 М TRIS-HCl буфером, рН 7,0 з додаванням 0,1 % полівінілпіролідону, 250 мМ цукрози і 1 мМ MgCl₂). Активність ферменту каталази вивчали шляхом вимірювання оптичної густини за довжини хвилі 410 нм в реакційній суміші з 0,2 мл ферментного препарату, 0,1 % H₂O₂ і 4 % молібдату амонію. Результати розраховували за калібрувальним графіком і виражали в мМ H₂O₂/г сирової речовини (Goth L., 1991). Активність ферменту гваяколпероксидази оцінювали шляхом визначення окису гваяколу за довжини хвилі 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 сирової речовини (Ranieri A., 2001). Активність ферменту

бензидинпероксидази визначали за зміною оптичної густини реакційної суміші за довжини хвилі 490 нм (Gregory R., 1966). Вміст глутатіону визначали спектрофотометричним методом шляхом вимірювання оптичної густини реакційної суміші (2 мл 0,4 М трис-буфера, 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 з урахуванням показників калібрувального графіка (Некрасова Г. Ф., 2008).

Епікутикулярні воски з поверхні листків екстрагували хлороформом (Buschhaus C., 2011). Висічки з листків площею 1 см² занурювали у хлороформ на 30 с по одній, надалі видаляли хлороформ з об'єднаного екстракту до сухого стану в атмосфері азоту. Метод капілярної газової хроматографії застосовували для вивчення компонентного складу епікутикулярних восків. Аналіз проводили на хроматографі «SHIMADZU 2010 PLUS» з полум'яно-іонізаційним детектором і використанням азоту як газу-носія. Зразки об'ємом 1 мкл наносили на колонку SP-2560 з довжиною 100 м, внутрішнім діаметром 0,25 мм, товщиною плівки фази 0,20 мкм і нерухомою рідкою фазою біс (ціанопропіл) полісилоксан. Програмований температурний градієнт від 100 до 230 °С досягали із швидкістю зростання температури 10 °С/хв. Кількість індивідуальних сполук у складі восків визначали з урахуванням часу утримання шляхом автоматичного інтегрування площ піків на хроматограмах, які обробляли методом внутрішньої нормалізації. Вміст компонентів кутикулярних восків виражали у відсотках від сумарної кількості у триразовій повторності.

Водночас визначали кількість неструктурних форм вуглеводів – суму цукрів, відновлювальних цукрів і сахарози об'ємним йодометричним методом (Починок Х. Н., 1976).

Спектри білкового поліморфізму насіння лип вивчали методом градієнтного електрофорезу в поліакриламідному гелі (лінійний градієнт у діапазоні 10–20 %) у присутності 0,1 % додецилсульфата натрію (Lidon F., 2011). Поліпептиди з насіння екстрагували 0,005 М трис-гліциновим буфером, рН 8,0. У роботі використовували варіант вертикального електрофорезу. Розділені білки забарвлювали 0,1 % розчином барвника Coomassie G-250 в 7 % оцтовій кислоті. Як стандарти для побудови калібрувального графіка для визначення молекулярної маси поліпептидів застосовували ячний альбумін (M_r 45 kDa) і РНК-азу (14 kDa).

Результати досліджень отримували в п'ятикратній повторності і обробляли статистичними методами за допомогою програмного пакета Statistica 6.0. За поріг довірчої ймовірності обрано рівень 95 %.

Розділ 3 «Адаптація видів роду *Tilia* L. до мінливих екоумов Степового Придніпров'я». Лісові екосистеми степової зони України перебувають в умовах географічної невідповідності (Бельгард О. Л., 1971), а отже, надзвичайно чутливі до будь-яких екологічних змін. Виявлено надзвичайно високу чутливість *T. cordata* навіть до незначного збільшення посушливості клімату. За модель аридизації клімату обрано крутосхил р. Самари Дніпровської, на якому з підвищенням висоти від 52 до 96 м над

рівнем моря відбувалося зниження відносної вологості, підвищення температури й освітленості під лісовим пологом. Визначено, що листки *T. cordata* з нижньої, середньої та верхньої частин схилу статистично відрізняються за морфологічними показниками продихового апарату, лінійними розмірами, площею листкової пластинки та масою одиниці площі листкової пластинки (табл. 1).

Таблиця 1

Морфометричні показники листків *T. cordata* у природній діброві на різних частинах правобережного схилу р. Самари Дніпровської

Частина схилу	Показник			
	площа поверхні, см ²	щільність продихів, шт./мм ²	довжина продихів, мкм	ширина продихів, мкм
Нижня	47,1±10,65	145±17,6	16,3±1,40	10,2±0,53
Середня	43,7±8,50	203±23,6	14,9±1,76	9,9±0,78
Верхня	37,6±7,33	261±11,2	14,4±0,73	8,9±0,94

Установлено зменшення вмісту хлорофілів у листках *T. cordata* від нижньої до верхньої частини схилу, який корелював з освітленням, температурою і вологістю. З підвищенням висоти схилу зростала активність ферменту пероксидази і знижувалася каталази у листках автохтонного виду. Виявлено значущі корелятивні зв'язки між активністю антиоксидантних ферментів і показниками освітленості, вологості та температури. Отримані результати можуть бути використані для оцінки адаптивного потенціалу деревних видів рослин за умов створення лісових культурфітоценозів.

Онтогенез і стійкість рослин проти стресових чинників середовища значною мірою визначаються кліматичними чинниками (Ramirez-Valiente J. A. et al., 2015). Оскільки більшість досліджень кліматичних змін орієнтована на наслідки підвищення температури (Walther G.-R. et al., 2007; Bahuguna R. N. та Jagadish K. S. V., 2015), у роботі проведено порівняльний аналіз температурного режиму, кількості опадів та посушливих діб (рівень відносної вологості нижче 30 %) протягом вегетації рослин за період з 2013 по 2017 рік. За основу брали дані Гідрометеослужби у Дніпропетровській області.

Порівняльний аналіз особливостей освітлених і затінених листків дозволив передбачити формування реакцій рослин роду *Tilia* L. на підвищену інтенсивність освітлення та температури. Показано, що адаптивні зміни зумовлюють підвищення значень товщини листка і щільності продихів з одночасним зменшенням площі листкової пластинки, вмісту загального хлорофілу й помірною активацією ферменту пероксидази, лігніфікацією та зростанням активності каталази, що спричиняє негативний ефект фотореспірації. Експериментальні дані дозволяють передбачити, що за умов змін клімату ступінь виживання дерев роду *Tilia* L. у степовій зоні буде, очевидно, більше сприятливий, ніж негативний.

В аналогічних умовах підтверджено достовірне зростання кількості кутикулярних восків та сумарного пулу високомолекулярних вуглеводнів у

їхньому складі порівняно із затіненими листками, що передбачає функціонування ефективних механізмів регуляції біосинтезу кутикулярних восків у процесі адаптації інтродукованих у Степове Придніпров'я лип до локальних умов середовища.

Загальна маса епікутикулярного воску, отриманого шляхом екстракції хлороформом з поверхні листкових висічок, помітно коливалася у різних видів лип за умов освітленості і затінення листків (табл. 2).

Таблиця 2

Ефективність накопичення вмісту епікутикулярних восків на поверхні адаптованих до затінення й освітлення листків рослин роду *Tilia* L.

Вид рослини	Кількість висічок, шт.	Загальна маса епікутикулярного воску, мг		Вміст воску на одиниці площі листка, мкг/см ²	
		освітлення	затінення	освітлення	затінення
<i>T. cordata</i>	40	0,340±0,001	0,190±0,004	8,5±0,64	4,8±0,17
<i>T. platyphyllos</i>	40	0,705±0,002	0,440±0,010	17,6±1,33	11,0±0,98
<i>T. begoniifolia</i>	40	0,590±0,010	0,405±0,004	14,8±1,27	10,1±0,52
<i>T. amurensis</i>	40	0,340±0,002	0,108±0,001	8,5±0,23	2,7±0,12
<i>T. ×europaea</i>	40	0,380±0,010	0,195±0,001	9,5±0,64	4,9±0,29
<i>T. tomentosa</i>	40	0,300±0,005	0,260±0,001	7,5±0,12	6,5±0,35

Газохроматографічний аналіз хлороформних екстрактів епікутикулярних восків з поверхні листків видів роду *Tilia* L. показав, що компонентний склад довголанцюгових дериватів жирних кислот складу восків за умов освітлення різко відрізняється від затінення (рис. 1). У процесі хроматографічних досліджень виявлено суттєві видоспецифічні особливості вмісту окремих класів довголанцюгових вуглеводнів у складі епікутикулярних восків. Особливості видів лип позначилися на компонентному складі епікутикулярних восків листків, які адаптовані до освітлення та затінення.

За умов інтенсивного освітлення у складі епікутикулярних восків видів лип домінуюче положення займали довго- та дуже довголанцюгові n-алкани. Вміст альдегідів несуттєво зростав у складі епікутикулярних восків видів, тоді як частка вільних жирних кислот суттєво зменшувалася. Тобто в епікутикулярних восках листків видів роду *Tilia* L. пристосування до високої температури та освітлення супроводжувалося значним перерозподілом компонентів, який полягає в елімінації вільних жирних кислот і одночасному зростанні частки дуже довголанцюгових n-алканів.

Стає очевидним, що локальне підвищення рівня освітленості і температури спричиняє активацію біосинтезу довголанцюгових n-алканів в епідермальних клітинах листків лип, що відповідає уявленням L. Kunst (2009) щодо впливів чинників середовища на процеси утворення алканів поверхневих восків.

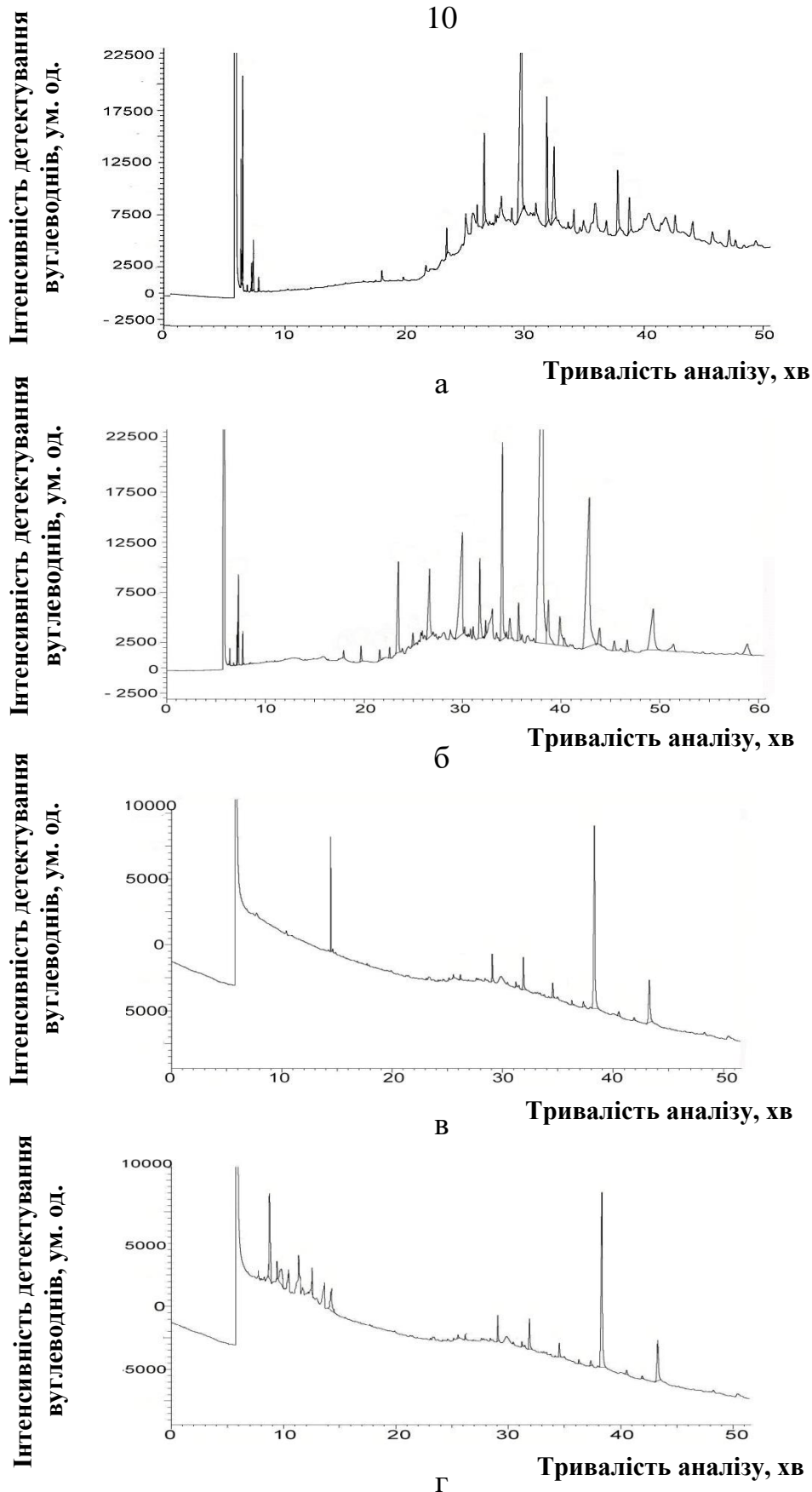


Рис. 1. Хроматограма вуглеводнів епікутикулярних восків з поверхні адаптованих до освітлення (а, в) і затінення (в, г) листків *T. cordata* та *T. platyphyllos*

Найменш значний перерозподіл компонентів відбувався в адаптованих до інтенсивного освітлення листках автохтонного виду *T. cordata*, тоді як епікутикулярні воски інтродукованих видів були майже позбавлені вільних жирних кислот у своєму складі. Установлені для видів лип закономірності підтверджують наявність ефективних механізмів регуляції рослинами складу кутикули залежно від умов середовища. Виявлена у межах роду *Tilia* L. видова специфічність складу епікутикулярних восків, а також їхні перебудови складу в адаптованих до інтенсивного освітлення листках лип свідчать про суттєвий внесок зовнішнього шару кутикулярного воску у процеси адаптації рослин. Підтверджено більш суттєві відмінності рівнів накопичення і компонентного складу епікутикулярного воску між затіненими та освітленими листками *T. platyphyllos*. Отже, цей вид здатний до ґрунтової перебудови поверхневих восків листків у процесі адаптації до інтенсивного освітлення та високої температури.

Розділ 4 «Фізіолого-біохімічні основи стійкості видів роду *Tilia* L. в техногенних умовах міських агломерацій Степового Придніпров'я». Досліджено вплив транспортних вихлопів і промислових викидів на активність ферментів каталази, бензидинпероксидази й гваяколпероксидази у листках, бруньках у стані спокою та насінні різних видів роду *Tilia* L. (рис. 2–3).

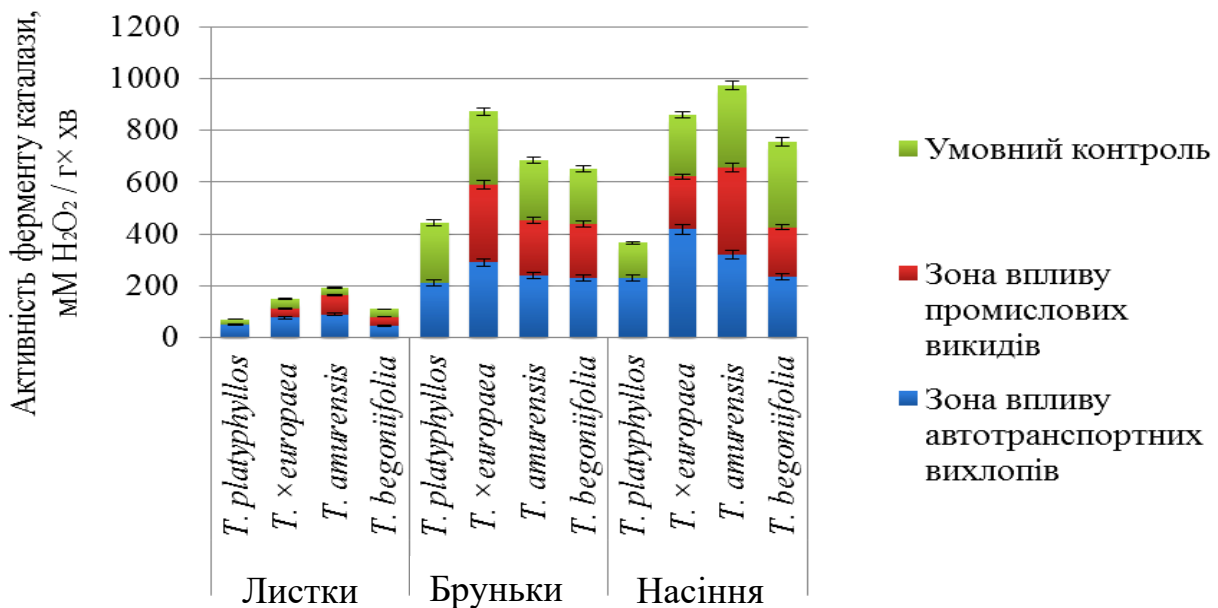


Рис. 2. Ефективність впливу поллютантів на активність ферменту каталази в органах видів роду *Tilia* L.

У бруньках високий референтний рівень активності каталази був дещо змінений для будь-якого типу забруднень. Зокрема, активізацію цього ферменту було виявлено у бруньках *T. ×europaea* та *T. begoniifolia*. Рівень активності бензидинпероксидази і гваяколпероксидази різко скорочувався у бруньках видів лип, за винятком *T. begoniifolia*, де суттєво збільшувалася їхня активність.

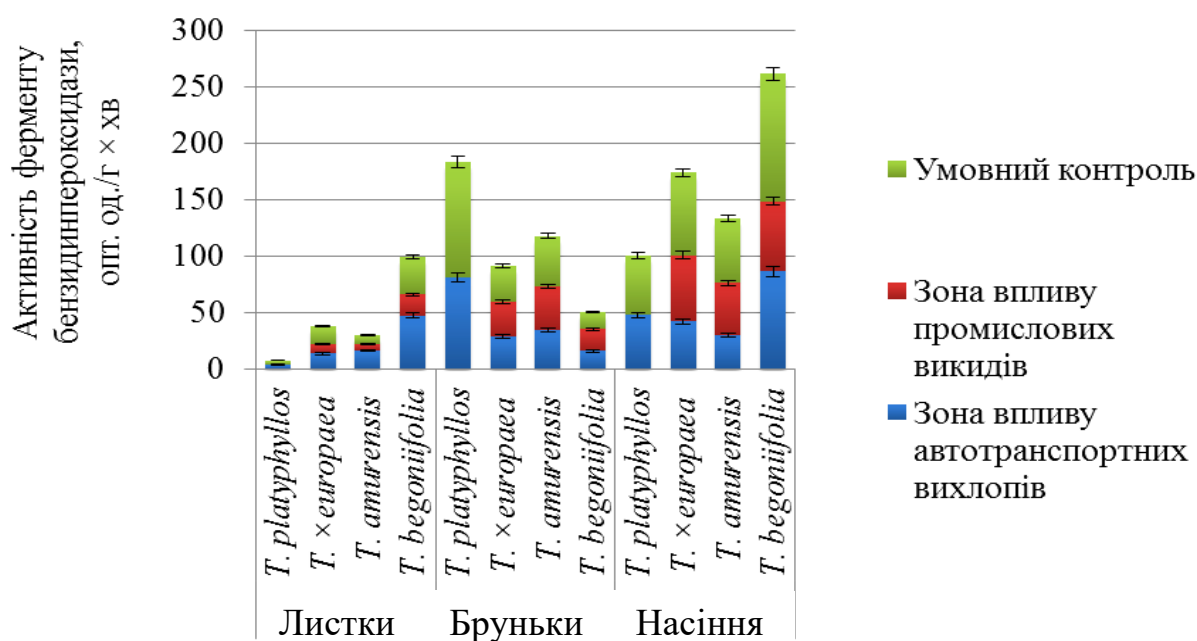


Рис. 3. Ефективність впливу полютантів на активність ферменту бензидинпероксидази в органах видів роду *Tilia* L.

У листках відносно низький контрольний рівень активності каталази був перевищений у 2–3 рази через вплив забруднювальних речовин для дослідних рослин, особливо *T. amurensis*. Активність бензидинпероксидази і гваяколпероксидази у листках була невисокою. Продемонстровано різке гальмування активності ферменту бензидинпероксидази у видів, на які вплинули промислові викиди, крім *T. begoniifolia*. Виявлено також зниження активності гваяколпероксидази у листках *T. platyphyllos* і *T. ×europaea*, але значну її активацію в листках *T. amurensis* та *T. begoniifolia*.

Рівень активності каталази збільшувався в 1,8 раза у насінні *T. platyphyllos* і *T. ×europaea* й дещо *T. amurensis*, який різко знижувався у насінні *T. begoniifolia* через дію вихлопів транспорту та промислових викидів. Відносно високий еталонний рівень активності бензидинпероксидази значно зменшувався в насінні рослин роду *Tilia* L. із забруднених ділянок. Водночас прослідковувалося зниження активності ферменту гваяколпероксидази лише в насінні *T. ×europaea* і *T. begoniifolia*, тоді як у *T. platyphyllos* та *T. amurensis* – збільшення.

Рівень відновленого глутатіону у листках рослин роду *Tilia* L. визначався видовою специфічністю та типом забруднення. Найбільший його вміст простежувався в листках *T. platyphyllos*, *T. ×europaea* і *T. begoniifolia* у контрольних умовах та за впливу полютантів. Найзначніше збільшення пулу відновленого глутатіону за дії автотранспортних вихлопів відбувалося у листках *T. amurensis* і *T. begoniifolia* (на 29 % вище контролю) й менш помітне – *T. platyphyllos* й *T. ×europaea* (відповідно на 9 і 12 %).

За дії промислових викидів найінтенсивніше посилення накопичення відновленого глутатіону (на 36 %) встановлено в листках *T. amurensis*.

Водночас у листках *T. ×europaea* зростання пулу відновленого глутатіону було менш значним (на 13 %), який в листках *T. begoniifolia* не змінювався.

Результати дослідження підтвердили гіпотезу, що значна перебудова антиоксидантної системи відбувається в бруньках у стані спокою, листках та насінні дерев *Tilia* L. на всіх фазах розвитку через вплив поллютантів на міські фітоценози. Зокрема, перерозподіл співвідношення компонентів вуглеводного обміну в насінні лип підтверджує активацію спектра адаптивних можливостей видів роду *Tilia* L. в умовах забрудненого середовища. Показники видів у техногенно забруднених умовах є відмінними від рослин умовно чистої зони, що підтверджує наявність впливу аерополлютантів на метаболізм та пристосувальні реакції рослин.

Виявлено характерні зміни у складі і накопиченні окремих поліпептидів у білковому комплексі насіння в аборигенного виду й інтродукованих видів роду *Tilia* L. за дії вихлопів автотранспорту та промислових викидів (рис. 4). Доведено, що захист від пошкоджувальної дії стресорів у видів лип роду *Tilia* L. відбувався шляхом зміни в експресивності поліпептидів (зниження/підвищення) та появи не притаманних контрольним зразкам насіння білків.

У насінні автохтонного виду *T. cordata* за дії викидів металургійного і азотного виробництв підвищувалась відносна частка поліпептидів 44 kDa, 56, 71, 84 та 93 kDa. За впливу вихлопів автотранспорту посилення питомої маси відбувалось у білках 44 kDa, 48, 84 і 93 kDa. Неспецифічною реакцією білкового комплексу насіння *T. cordata* можна вважати зниження вмісту поліпептиду 60 kDa, рівень гальмування якого залежав від природи поллютанта. Найсуттєвіший ступінь пригнічення синтезу цього білка був притаманний насінню із зони впливу викидів ПАТ «ЄВРАЗ Дніпровський металургійний завод» (72 %), а найменший – вихлопів автотранспорту (4 %). У цілому найсуттєвіші зміни порівняно з контролем відбувалися у насінні *T. cordata* в зоні молекулярних мас 27–34 kDa.

У *T. platyphyllos* зміни питомої маси протеїнів простежувалися по всьому спектру, але найбільше в діапазоні M_r 19–29 kDa. Серед них виділявся поліпептид 29 kDa, відносна частка якого найбільшою мірою зростала за дії викидів автотранспорту і ПАТ «Дніпроважмаш» (в середньому в 2,4 раза).

Основним проявом впливу викидів підприємств Придніпровська ТЕС, ПАТ «ДніпроАзот», ПАТ «АрселорМіттал Кривий Ріг» і ПАТ «ЄВРАЗ Дніпровський металургійний завод» у насінні *T. begoniifolia* виявилось підвищення кількості низькомолекулярних поліпептидів 13 kDa, 21, 25 та 31 kDa.

Характерною особливістю електрофоретичних спектрів білків насіння *T. ×europaea* була зміна співвідношення в дослідних варіантах інтенсивності накопичення поліпептидів 18 і 22 kDa, які відносяться до основних компонентів білкової системи насіння цього виду. Встановлено суттєві коливання у вмісті поліпептиду 30 kDa, відносна частка якого була посилена у насінні із впливу викидів ПАТ «Дніпровський металургійний комбінат», ПАТ «АрселорМіттал Кривий Ріг» і ДТЕК Придніпровська ТЕС.

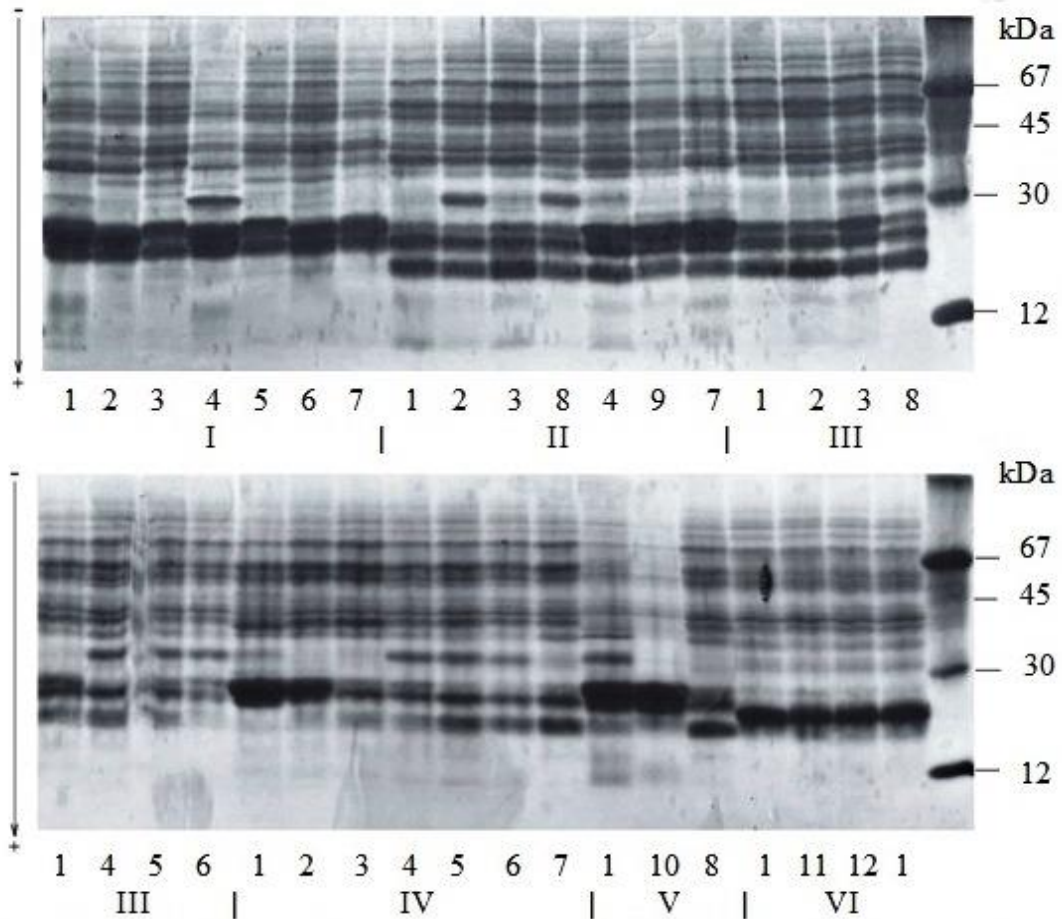


Рис. 4. Зміни в поліпептидному складі легкокорозчинних білків ендосперму насіння видів роду *Tilia* L. в умовах техногенного навантаження: 1 – умовний контроль (Ботанічний сад Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара); 2 – зона сильного впливу вихлопів автотранспорту поблизу Центрального автовокзалу; 3 – зона впливу викидів ПАТ «СВРАЗ Дніпровський металургійний завод» у м. Дніпрі; 4 – зона активного впливу викидів ДТЕК Придніпровська ТЕС у м. Дніпрі; 5 – зона впливу викидів ПАТ «ДніпроАзот» у м. Кам'янському; 6 – зона впливу викидів ПАТ «Дніпровський металургійний комбінат» у м. Кам'янському; 7 – зона викидів ПАТ «АрселорМіттал Кривий Ріг» у м. Кривому Розі; 8 – зона викидів ПАТ «Дніпроважмаш» у м. Дніпрі; 9 – лісопарк «Дружба народів» у м. Дніпрі; 10 – зона сильного впливу вихлопів автотранспорту на проспекті Дмитра Яворницького; 11 – зона сильного впливу вихлопів автотранспорту на проспекті Гагаріна; 12 – зона сильного впливу вихлопів автотранспорту на проспекті Олександра Поля; I – *T. cordata*; II – *T. platyphyllos*; III – *T. begoniifolia*; IV – *T. ×europaea*; V – *T. amurensis*; VI – *T. Tomentosa*

Дослідження білкового складу насіння *T. amurensis* показало, що найдеградованіший спектр поліпептидів проглядається в умовах інтенсивного впливу вихлопів автотранспорту, зокрема на проспекті Дмитра Яворницького. Репресія ряду поліпептидів компенсувалася за рахунок істотного підвищення питомої маси основного поліпептиду 17 kDa у насінні із зони впливу вихлопів автотранспорту і викидів ПАТ «Дніпроважмаш» на 40 та 62 %.

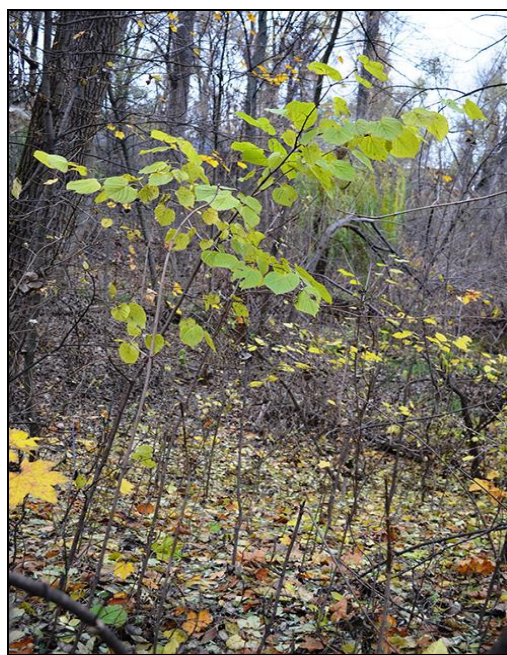
Насіння *T. tomentosa* в умовах інтенсивного впливу викидів автотранспорту мало стабільний склад компонентів. Захисна реакція білкової системи полягала в помірному підвищенні питомої маси поліпептидів з M_r 19 kDa, 23, 28, 37 і 75 kDa. Незначне її зниження виявлено в поліпептидах 32 kDa, 56, 82 і 91 kDa.

Розділ 5 «Аналіз процесів експансивності видів роду *Tilia* L. в умовах інтенсивної урбанізації Степового Придніпров'я». Значні темпи деградації природних фітоценозів, постійні інвазії чужорідних видів у природні угруповання привертають увагу дослідників до проблеми антропогенної трансформації флори (Pušek P., Richardson D. M., 2006; Vilà M. et al., 2011; Kowarik I., Pušek P., 2012; Wagner V. et al., 2017).

На території м. Дніпра зафіксовано початкові етапи розширення меж розповсюдження інтродукованого у Степове Придніпров'я виду *T. platyphyllos*. Локальні популяції молодих рослин *T. platyphyllos* насінневого походження виявлено в штучних насадженнях лісопарку «Дружба народів» у лівобережній частині міста та парку «Зелений гай» у правобережній на відстані 15–50 м від дорослих потенційно материнських рослин (рис. 5).



а



б

Рис. 5. Молоді рослини *T. platyphyllos* насінневого походження на території лісопарку «Дружба народів» (а) та парку «Зелений гай» (б)

Аналіз вікового стану локальних популяцій *T. platyphyllos* виявив різні за онтогенетичним розвитком групи рослин насінневого походження (табл. 3). Наявність різних онтогенетичних груп молодих рослин *T. platyphyllos* у складі локальних популяцій підтвердила, що зміни клімату останніх десятиріч створили у регіоні сприятливі для цього виду умови формування життєздатного насіння та його проростання.

Структура локальних популяцій *T. platyphyllos* насіннєвого походження

Локація	Іматурні рослини			Віргінільні рослини		
	вік, роки	висота, м	кількість, %	вік, роки	висота, м	кількість, %
Лісопарк «Дружба народів»	2–7	1,36±0,80	68	8–13	3,25±0,85	32
Парк «Зелений гай»	2–7	1,38±0,86	74	8–13	3,41±0,91	26

Розроблено математичні моделі темпів експансії *T. platyphyllos* на території міських фітоценозів за умов збереження тенденції кліматичних змін. Поява й розвиток локальних популяцій *T. platyphyllos* насіннєвого походження можна вважати найпоказовішим проявом адаптивного потенціалу виду в специфічних умовах Степового Придніпров'я за змін клімату.

ВИСНОВКИ

У дисертації з позицій екосистемного і структурно-функціонального підходів уперше наведено результати дослідження сучасного стану й прогнозування розвитку видів рослин роду *Tilia* L. у природних та техногенних екотопах Степового Придніпров'я в умовах змін клімату. Отримані дані дозволяють сформулювати такі висновки та узагальнення:

1. У природних і штучних насадженнях культурфітоценозів Степового Придніпров'я наведено структурно-функціональну організацію видів рослин роду *Tilia* L. Визначено роль *T. cordata* у підтриманні лісового типу фітоценозу. Розкрито початковий етап розширення меж розповсюдження *T. platyphyllos* в урбоценозах м. Дніпра. Іматурні та віргінільні рослини липи широколистої насіннєвого походження виявлено на території парку «Зелений гай» та лісопарку «Дружба народів» на відстані декількох десятків метрів від материнських дерев задовільного життєвого стану.

2. В умовах альтитуд-асоційованого екоградієнта у природному лісі описано високу чутливість *T. cordata* до зростання посушливості клімату. Так, у липи серцелистої від нижньої до верхньої частини схилу виявлено зменшення розмірів листків та збільшення щільності продихів. Оприлюднено зростання співвідношення Chl a/Chl b (від 1,5 до 2,2) у листках залежно від висоти схилу. Встановлено високі корелятивні зв'язки між показниками рівня освітленості, температури і вологості на різних частинах схилу та активності ферментів антиоксидантного захисту.

3. У листках видів роду *Tilia* L. за умов освітлення показано зростання в 1,2–3,0 рази накопичення кількості поверхневих восків і достовірне збільшення в 1,1–2,6 рази сумарного пулу високомолекулярних вуглеводнів у їхньому складі, ніж затінення. Найінтенсивніше накопичення епікутикулярних восків з 11,0 до 17,6 мкг/см² виявлено на листках *T. platyphyllos* за умов освітлення.

4. Загальна закономірність адаптації листків до високої температури і освітлення полягає в суттєвому зростанні вмісту дуже довголанцюгових n-алканів на 2,7–56,9 % одночасно із різким зменшенням вільних жирних кислот на 9,1–58,7 % у складі епікутикулярних восків. Найменш значний перерозподіл компонентів відбувався в адаптованих до інтенсивного освітлення листках *T. cordata*, тоді як епікутикулярні воски *T. tomentosa* і *T. begoniifolia* були майже позбавлені вільних жирних кислот у своєму складі.

5. У листках рослин роду *Tilia* L. за умов освітлення збільшується товщина листової пластинки на 11–49 % і щільність продохів на 20–57 %, але зменшується площа листків на 12–39 % й вміст хлорофілу на 5–27 % порівняно із затіненими листками. Активність ферменту каталази була вищою в освітлених листках порівняно із затіненими у *T. platyphyllos* і *T. tomentosa*. У затінених листках вона суттєво збільшувалась у *T. cordata* і *T. amurensis*. Активність ферментів бензидин- і гваяколпероксидази в освітлених листках знижувалася у дослідних видів лип. Проте, за умов освітлення в листках *T. platyphyllos* відбувалася активація ферменту гваяколпероксидази, а у *T. begoniifolia* – бензидинпероксидази.

6. Транспортні і промислові викиди спричиняють різноспрямовані відповідні реакції антиоксидантної системи залежно від типу забруднення та видових особливостей рослин. Ефект хронічної дії транспортних емісій був негативнішим для видів рослин лип, що підтверджує інтенсивна активація каталази у листках *T. platyphyllos* і *T. ×europaea* на 118 %, *T. amurensis* – 196 % та *T. begoniifolia* – 61 %. Бензидинові пероксидази залучалися до активного знешкодження наслідків впливу транспортних вихлопів тільки у листках *T. amurensis* і *T. begoniifolia*, тоді як за дії промислових викидів втрачали активність у листках більшості видів лип. Крім того, низька ефективність цих ферментів властива насінню *T. ×europaea*, *T. amurensis* й *T. begoniifolia* за всіх типів забруднення, а також брунькам *T. platyphyllos*, *T. ×europaea* та *T. amurensis* за дії транспортних вихлопів. Водночас гваяколпероксидази були активовані в листках *T. amurensis* і *T. begoniifolia* за впливу всіх забруднювачів й у насінні *T. platyphyllos* та *T. amurensis* за дії транспортних вихлопів.

7. Суттєве збільшення пулу відновленого глутатіону у листках *T. amurensis* за всіх типів забруднення, а також *T. begoniifolia* за впливу автотранспортних вихлопів свідчить щодо залучення глутатіон-залежної системи до протидії стресовим чинникам. Водночас адаптація до умов міських фітоценозів спричиняла інтенсивну активацію більшості ланок антиоксидантного захисту у видів *T. amurensis* та *T. begoniifolia*; для адаптації видів *T. platyphyllos* і *T. ×europaea* необхідним і достатнім виявилось помірне зростання активності антиоксидантних ферментів.

8. У насінні рослин роду *Tilia* L. оцінено зміни у складі і накопиченні окремих поліпептидів у білковому комплексі та співвідношенні компонентів вуглеводного обміну. Установлено появу порівняно з контролем поліпептидів з новими значеннями молекулярних мас. Для автохтонного виду *T. cordata* та інтродукованого у Степове Придніпров'я виду *T. platyphyllos* характерною була поява низькомолекулярних поліпептидів (19 kDa, 26, 27, 28 kDa), які у

більшості випадків з'являлися за дії викидів металургійних виробництв, теплоелектростанції, азотного виробництва та паркової зоні (у насінні *T. platyphyllos*). У насінні *T. begoniifolia* і *T. amurensis* виявлено появу поліпептидів із середньою молекулярною масою 39 і 52 kDa та 45 і 53 kDa відповідно.

9. У насінні *T. platyphyllos* і *T. amurensis* рівень змін метаболізму вуглеводів визначався типом забруднення. Зменшення вмісту крохмалю було найпомітнішим за дії промислових викидів, особливо в насінні *T. amurensis*. Найбільше зниження сумарного вмісту вуглеводів і цукрози було характерне для насіння *T. platyphyllos* за дії вихлопів автотранспорту та промислових викидів. Загальною тенденцією для рослин обох видів лип було зростання кількості редукуючих цукрів на 7–37 %, особливо за впливу промислових емісій.

10. Згідно із запропонованими регресійними моделями темпів розширення меж розповсюдження *T. platyphyllos* на території урбофітоценозів за умов збереження тенденції кліматичних змін за поліноміальною апроксимацією спрогнозовано, що у 2020 р. чисельність локальної популяції рослин *T. platyphyllos* насінневого походження на території парку «Зелений гай» збільшиться в 1,6 раза порівняно з 2010 р., а за лінійною апроксимацією на території лісопарку «Дружба народів» – у 2 рази.

ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

1. В умовах зростання посушливості клімату у степовому регіоні рекомендуються стійкі проти впливу полутантів різного складу інтродуковані види рослин роду *Tilia* L. (*T. platyphyllos*, *T. tomentosa* та *T. begoniifolia*) для створення, відновлення та збереження штучних фітоценозів у промислових містах Степового Придніпров'я.

2. Для оцінки адаптивного потенціалу видів рослин в умовах створення лісових культурфітоценозів запропоновано за модель аридизації клімату застосовувати південну експозицію крутосхилів, на яких з підвищенням висоти відбувається зниження відносної вологості, збільшення температури та освітленості під лісовим пологом.

3. За умов збереження тренду аридизації клімату у Степовому Придніпров'ї для прогнозування темпів експансії деревних видів рослин рекомендується запропонована математична модель, а для комплексної оцінки стійкості – порівняльний аналіз складу поверхневих восків.

4. Для використання в озелененні промислових територій Степового Придніпров'я необхідно вводити перспективний за показниками стійкості до умов урбосередовища вид *T. tomentosa*.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Монографія

1. Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Шупранова Л. В., Коваленко І. М., Феденко В. С., Алексєєва А. А. Закономірності адаптації аборигенних та

інтродукованих видів деревних рослин до мінливих умов Степового Придніпров'я: [монографія]. Суми, 2018. 186 с. *(Здобувачем узагальнено власні експериментальні дані, одноосібно проведено визначення меж розповсюдження Tilia platyphyllos Scop. у насадженнях м. Дніпра, вмісту хлорофілу та активності ферменту каталази в листках рослин Tilia cordata Mill. в умовах альтитууд-асоційованого екоградієнта у природному лісі, морфометричних показників продихів і складу кутикулярних восків затінених та освітлених листків Tilia tomentosa Moench., а також вуглеводного обміну в насінні рослин роду Tilia L.)*.

Стаття у науковому фаховому виданні України

2. Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Алексєєва А. А., Серга О. І., Якубенко Б. Є., Григорюк І. П. Морфологічні показники продихів і склад кутикулярних восків листків липи повстистої (*Tilia tomentosa* Moench.) за умов освітлення та затінення. Інтродукція рослин. 2017. № 2. С. 89–97. *(Здобувачем проведено визначення морфометричних показників продихів і складу кутикулярних восків затінених та освітлених листків Tilia tomentosa Moench., взято участь у написанні та підготовці статті до друку)*.

Статті у наукових фахових виданнях України,

включених до міжнародних наукометричних баз даних:

3. 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. Серія: Біологія, екологія. 2015. № 23 (2). С. 177–182. *(Здобувачем здійснено дослідження особливостей структури і видового складу пробних площ в умовах альтитууд-асоційованого екоградієнта у природному лісі, взято участь у написанні та підготовці статті до друку)*.

4. Алексєєва А. А., Григорюк І. П., Лихолат Ю. В., Хромих Н. О. Метаболічні зміни у листі дерев природного лісу за впливу асоційованих з альтитудою схилу умов мікроклімату та освітленості. Наукові доповіді Національного університету біоресурсів і природокористування України. 2016. № 6 (63). Режим доступу до статті: <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovid/article/view/7539> *(Здобувачем здійснено аналітичний огляд літератури, визначення вмісту хлорофілу і активності ферменту каталази в листках рослин Tilia cordata Mill. в умовах альтитууд-асоційованого екоградієнта у природному лісі, взято участь у написанні та підготовці статті до друку)*.

5. 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. *(Здобувачем встановлено закономірності реакції антиоксидантної системи видів роду Tilia L. на різних стадіях онтогенезу за дії аерополітантів, взято участь у написанні та підготовці статті до друку)*.

6. Lykholat Y. V., Khromykh N. A., Ivan'ko I. A., Matyukha V. L., Kravets S. S., Didur O. O., **Alexeyeva A. A.**, Shupranova L. V. Assessment and prediction of the invasiveness of some alien plants under the climatic changes in the steppe Dnieper. *Biosystems Diversity*. 2017. № 25 (1). P. 52–59. *(Здобувачем проведено визначення меж розповсюдження Tilia platyphyllos Scop. у насадженнях м. Дніпра, взято участь у написанні та підготовці статті до друку).*

7. Кабар А. М., Мартинова Н. В., Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Григорюк І. П., Серга О. І., Приседський Ю. Г., **Алексєєва А. А.** Участь деревних інвазійних видів рослин у формуванні насаджень паркової зони міста Дніпро. *Біоресурси і природокористування*. 2017. Т. 9. № 5–6. С. 41–48. *(Здобувачем виконано аналітичний огляд літератури, досліджено участь рослин роду Tilia L. у формуванні паркових насаджень м. Дніпра, взято участь у написанні та підготовці статті до друку).*

Стаття у науковому виданні іншої держави

8. Lykholat Y., **Alekseeva A.**, Khromykh N., Ivan'ko I., Kharytonov M., Kovalenko I. Assessment and prediction of vitability and metabolic activity of *Tilia platyphyllos* in arid steppe climate of Ukraine. *Agriculture & Forestry*. 2016. № 62 (3). P. 57–66. *(Здобувачем проаналізовано формування адаптивних реакцій рослин Tilia platyphyllos Scop. в урбоценозах м. Дніпра, взято участь у написанні та підготовці статті до друку).*

Стаття в іншому науковому виданні

9. **Алексєєва А. А.**, Лихолат Ю. В., Хромих Н. О. Вплив техногенного забруднення на вуглеводний обмін у насінні деревних рослин роду *Tilia*. *Фізіологія рослин: дослідження та нові напрямки розвитку*. 2017. С. 29–34. *(Здобувачем проведено визначення вуглеводного обміну у насінні рослин роду Tilia L. за техногенного впливу, взято участь у написанні та підготовці статті до друку).*

Тези наукових доповідей:

10. **Алексєєва А. А.**, Вінниченко О. М. Біолого-екологічні особливості представників роду *Tilia* L. в умовах степового Придніпров'я. Інтродукція та досвід паркобудівництва в степовій зоні України: Міжнародна наукова конференція, присвячена 125-річчю дендрологічного парку «Асканія-Нова», смт Асканія-Нова, 23–25 травня 2012 року: тези доповіді. Асканія-Нова, 2012. С. 322–325. *(Здобувачем здійснено постановку проблеми та аналітичний огляд літератури, узагальнено одержані результати та підготовлено матеріали до друку).*

11. **Алексєєва А. А.**, Хромих Н. А. Особенности накопления восстановленного глутатиона в листьях деревьев рода *Tilia* L. в условиях техногенного загрязнения. Наука и образование – 2016: XI Международная научная конференция студентов и молодых ученых, г. Астана, Республика Казахстан, 14 апреля 2016 года: тезисы доклада. Астана, 2016. С. 884–888.

(Здобувачем здійснено дослідження вмісту відновленого глутатіону в листках рослин роду Tilia L. в умовах техногенного забруднення та підготовлено матеріали до друку).

12. **Алексєєва А. А.**, Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Верещага М. О. Активність захисних ферментів у бруньках дерев роду *Tilia L.* за умов урбоценозів. Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології: IV Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів і молодих вчених, м. Вінниця, 12–14 квітня 2016 року: тези доповіді. Вінниця, 2016. С. 96–97. *(Здобувачем проведено визначення активності каталази та пероксидази у бруньках рослин роду Tilia L. за впливу поллютантів та підготовлено матеріали до друку).*

13. Алексєєва А. А. Стан глутатіон-залежної системи вегетативних органів дерев роду *Tilia L.* – інформативний тест-параметр для моніторингу урбоценозів. Рослинний світ України: теоретичні і прикладні аспекти вивчення і освоєння у виробництві основних і малопоширених видів (сільськогосподарські і біологічні науки): Всеукраїнська науково-практична конференція, м. Крути, 23–24 березня 2016 року: тези доповіді. Крути, 2016. С. 7–11.

14. **Алексєєва А. А.**, Хромих Н. О., Лихолат Ю. В., Більчук В. С. Реакція глутатіон-S-трансферази насіння дерев роду *Tilia L.* на техногенне навантаження. Fundamental and applied science – 2016: XII International scientific and practical conference, Sheffield, October 30 – November 7, 2016 y. Sheffield, 2016. P. 8–10. *(Здобувачем здійснено дослідження участі глутатіон-S-трансферази насіння видів роду Tilia L. в адаптації рослин до умов урбанізованого середовища та підготовлено матеріали до друку).*

15. **Алексєєва А. А.**, Хромих Н. О., Лихолат Ю. В., Більчук В. С. Особливості накопичення глутатіону у насінні дерев роду *Tilia L.* за впливу поллютантів. Wshodnie partnerstwo – 2016: Materiały XII Międzynarodowej naukowí-praktycznej konferencji, Pizemyśl, 7–15 wiześnia 2016 y. Pizemyśl, 2016. P. 10–13. *(Здобувачем здійснено дослідження особливості накопичення відновленого глутатіону в насінні лип за впливу промислового та автотранспортного забруднення та підготовлено матеріали до друку).*

16. **Алексєєва А. А.**, Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Давидов В. Р., Явтушенко В. Ю. Оцінка адаптаційного потенціалу деревних рослин за умов аридизації клімату. Фізіологія рослин у системі сучасних біологічних знань та наук: II науково-методичний інтернет-семінар, м. Харків, 14 грудня 2016 року: тези доповіді. Х., 2016. С. 18–19. *(Здобувачем здійснено дослідження видоспецифічних та загальних закономірностей адаптації рослин роду Tilia L. до посилення аридності клімату та підготовлено матеріали до друку).*

17. **Alekseeva A.**, Khromykh N., Lykholat Yu., Boroday E. Specificity of the cuticular waxes composition of the linden leaves depending on light level in tree crown. Біологія рослин і біотехнологія: Третя конференція молодих учених, м. Київ, 16–18 травня 2017 року: тези доповіді. К., 2017. С. 19. *(Здобувачем проведено вивчення видової специфічності складу кутикулярних восків листків*

рослин роду *Tilia* L. в умовах затінення й освітлення та підготовлено матеріали до друку).

18. Алексєєва А. А., Лихолат Ю. В., Хромих Н. О., Григорюк І. П., Сокур О. В. Стан інвазійності липи широколистої (*Tilia platyphyllos* Scop.) у Степовому Придніпров'ї. Флористичне і ценотичне різноманіття у відновленні, охороні та збереженні рослинного світу: Міжнародна науково-практична конференція, м. Київ, 23–25 квітня 2018 року: тези доповіді. К., 2018. С. 74–76. (Здобувачем здійснено прогностичні дослідження щодо розповсюдження *Tilia platyphyllos* Scop. за кліматичних змін у Степовому Придніпров'ї, розроблено математичну модель та підготовлено матеріали до друку).

АНОТАЦІЯ

Алексєєва А. А. Стійкість рослин роду *Tilia* L. у природних і техногенних екотопах Степового Придніпров'я. – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук зі спеціальності 06.03.01 «Лісові культури та фітомеліорація». Національний університет біоресурсів і природокористування України. Київ, 2018.

Дисертацію присвячено системному дослідженню сучасного стану і прогнозуванню розвитку рослин роду *Tilia* L. у природних та техногенних екотопах Степового Придніпров'я в умовах змін клімату.

Виявлено надзвичайно високу чутливість навіть до незначного збільшення посушливості клімату у автохтонного виду *Tilia cordata* Mill. Показано достовірні відмінності в накопиченні і компонентному складі поверхневих восків листків, вмісті й співвідношенні хлорофілів, лінійних розмірах та щільності продихів, морфометричних показників листків рослин роду *Tilia* L. за умов освітлення і затінення, що підтверджує пристосованість до просторового розташування у кроні дерев. З'ясовано видову специфічність складу вуглеводнів епікутикулярних восків і морфо-фізіологічні ознаки листків в умовах освітлення та затінення.

Окреслено індуковані впливом політантів зміни активності ферментів антиоксидантного захисту насіння, листків і бруньок у стані спокою, перерозподіл співвідношення компонентів вуглеводного обміну й коливальні зміни у складі та накопиченні окремих поліпептидів у білковому комплексі насіння у автохтонного, та інтродукованих видів роду *Tilia* L.

Показано наявність віддаленого від материнських рослин підросту насінневого походження *T. platyphyllos* Scop. у штучних фітоценозах м. Дніпра, що можна вважати найпоказовішим проявом адаптивного потенціалу виду в специфічних умовах регіону. Уперше запропоновано математичні моделі темпів експансії *T. platyphyllos* на території міських фітоценозів за умов збереження тенденції кліматичних змін.

Ключові слова: збереження біорізноманіття, зелені насадження, кліматичні зміни, техногенне забруднення, автохтонні та адвентивні види, стійкість, адаптація, акліматизація, антиоксидантні ферменти, епікутикулярні воски, математична модель.

АННОТАЦИЯ

Алексеева А. А. Устойчивость растений рода *Tilia* L. в природных и техногенных экотопах Степного Приднепровья. – На правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 06.03.01 «Лесные культуры и фитомелиорация». Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины. Киев, 2018.

Диссертация посвящена системному исследованию современного состояния и прогнозированию развития растений рода *Tilia* L. в естественных и техногенных экотопах Степного Приднепровья в условиях изменений климата.

Выявлена чрезвычайно высокая чувствительность даже к незначительному увеличению засушливости климата у автохтонного вида *Tilia cordata* Mill. Показаны достоверные различия в накоплении и компонентном составе поверхностных восков листьев, содержании и соотношении хлорофиллов, линейных размерах и плотности устьиц, морфометрических показателей листьев растений рода *Tilia* L. в условиях освещения и затенения, что подтверждает приспособленность к пространственному расположению в кроне деревьев. Выяснена видовая специфичность состава углеводов эпикуткулярных восков и морфофизиологические признаки листьев в условиях освещения и затенения.

Определены индуцированные воздействием поллютантов изменения активности ферментов антиоксидантной защиты семян, листьев и почек в состоянии покоя, перераспределение соотношения компонентов углеводного обмена и колебательные изменения в составе и накоплении отдельных полипептидов в белковом комплексе семян у автохтонного и интродуцированных видов рода *Tilia* L.

Показано наличие удаленного от материнских растений подроста семенного происхождения *T. platyphyllos* Scop. в искусственных фитоценозах г. Днепр, что можно считать показательным проявлением адаптивного потенциала вида в специфических условиях региона. Впервые предложены математические модели темпов экспансии *T. platyphyllos* на территории городских фитоценозов при сохранении тенденции климатических изменений.

Ключевые слова: сохранение биоразнообразия, зеленые насаждения, климатические изменения, техногенное загрязнение, автохтонные и адвентивные виды, устойчивость, адаптация, акклиматизация, антиоксидантные ферменты, эпикуткулярные воска, математическая модель.

ANNOTATION

Alexeyeva A. A. Resistance of the genus *Tilia* L. plants in natural and technogenic ecotopes of the Steppe Dnieper. – The Manuscript.

The thesis for awarding the candidate degree in biological sciences by specialty 06.03.01 «Forest Plantation and Phytomelioration». National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine. Kyiv, 2018.

The thesis is devoted to the study of current state and to forecast of development of the genus *Tilia* L. plants in the natural and technogenic ecotopes of the Steppe Dnieper in the climate change conditions.

The undesirable consequences of the extreme influence of climatic factors in combination with the action of pollutants can be found in the green plantings, using for this purpose methods of ecology, physiology and biochemistry of plants. Such studies allow us to deepen the theoretical foundations for the adaptation of native and introduced plants in the Steppe Dnieper, and also to develop criteria for the selection of plants with increased tolerance to the changing environmental conditions in the natural populations and the artificial plantations.

An extremely high sensitivity, even to a slight increase in the aridity of the climate, was established for an aboriginal species of *Tilia cordata* Mill. The modeled object of climate aridization was the steep bank of the Samara River in the territory of the O. L. Bielguard International Biosphere Reserve. Here, an increase in altitude from 52 to 96 m above sea level was accompanied by a decrease in the relative humidity of the air, as well as an increase in temperature and illumination under the canopy of the forest.

The peculiarities of *T. cordata* leaf metabolism were studied under the conditions of an altitude-associated ecological gradient in a natural coastal forest. The results of the study showed a decrease in the chlorophyll content in the leaves of *T. cordata* from the upper part of the slope in comparison with the lower one, as well as the correlation of the chlorophyll level with the illumination, temperature and humidity. In addition, an increase in the slope was accompanied by an increase in the activity of peroxidase, but a decrease in catalase activity in the leaves of the autochthonous linden species. A significant correlation was established between the activity of antioxidant enzymes and the level of illumination, humidity, and temperature. The results attest to the high sensitivity of woody plants in the steppe forest, even to insignificant fluctuations in the altitude-associated environment, and can be used to predict the sustainability of the forest plantations.

For the alien linden species (*T. platyphyllos* Scop., *T. ×europaea* L., *T. amurensis* Rupr., *T. tomentosa* Moench. and *T. begoniifolia* Stev.) an increase in leaf surface area and stomata density of the illuminated leaves was found in comparison with the shaded leaves, indicating the adaptability of the spatial arrangement of leaves in the tree crown. The decrease in the length and width of the stomata of the sun-adapted leaves in comparison with the shaded leaves obviously contributed to an increase in the regulation efficiency of the transpiration level of the introduced linden species. In addition, increased accumulation of the cuticular waxes and a significant increase in the total pool of long chain high molecular hydrocarbons in their composition were detected in the sunned leaves in comparison with the shaded ones, indicating the functioning of effective mechanisms for the regulation of the biosynthesis of cuticular waxes during the adaptation of introduced species of the genus *Tilia* L. to the environmental conditions of the Steppe Dnieper.

The changes in the activity of antioxidant protection enzymes induced by the action of the pollutants were detected in the seeds, leaves and dormant buds of the species *T. platyphyllos*, *T. ×europaea*, *T. amurensis*, *T. tomentosa*, *T. begoniifolia*

and *T. cordata*. Substantial rearrangement of the components of the antioxidant system in plant organs confirmed the hypothesis that the genus *Tilia* L. species adapt to the technogenic conditions of urban agglomerations by changing metabolic processes at all stages of ontogenesis.

Changes in the composition and level of accumulation of individual polypeptides in the protein complex of seeds of native and introduced lime species as well were associated with the negative effects of motor vehicle emissions and industrial emissions. In the seeds of linden species, a redistribution of the carbohydrate metabolism components was revealed, which indicates the activation of the adaptive capacity spectrum of the genus *Tilia* L. species in a polluted environment.

The local populations of *T. platyphyllos* young trees, having a seed origin, were found in urban areas of the city of Dnipro at a considerable distance from the parent plants of large-leaved linden. It was suggested that the climatic changes observed in the Steppe Dnieper within the last decades created the favorable conditions for maintaining the seeds viability, their germination and the formation of young growth of *T. platyphyllos*. Modeling process of large-leaved linden infestation in the urban plant communities was made in view of the continuing trend of climate change in the region, and the forecast rate of infestation was implemented until 2020. Analysis of the polynomial and linear models as well indicates that the number of local populations of *T. platyphyllos* has increased steadily over the past 13 years, regardless of the graphic representation of the models. The intensification of the expansion process of this linden species is positively correlated with the increase in temperature indices in comparison with the long-term climatic norm. Consequently, in accordance with the predicted estimate, the tendency of further expansion of *T. platyphyllos* linden is maintained until 2020.

Thus, within the generic *Tilia* L. complex, both species-specific and general patterns inherent in the adaptive processes of woody plants were established. The combined impact of the natural and anthropogenic factors of the Steppe Dnieper has induced the different levels of adaptation of linden species to the volatile environmental conditions. The emergence and development of the populations of seed origin can be considered the most revealing manifestation of the adaptive potential of the species of *T. platyphyllos* in the specific conditions of the region.

Key words: biodiversity conservation, green plantings, climate change, technogenic pollution, aboriginal and adventitious species, resistance, adaptation, acclimatization, antioxidant enzymes, cuticular waxes, mathematical model.