КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА
МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

Парнікоза Іван Юрійович

УДК 292.3:574:502-504;581.54(99)

ЕКОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ АДАПТАЦІЇ ЩУЧНИКА АНТАРКТИЧНОГО (*DESCHAMPSIA ANTARCTICA* É. DESV.) ЗА ЗМІНИ КЛІМАТИЧНИХ УМОВ АНТАРКТИКИ

03.00.16 – екологія

Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2019

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у відділі генетики клітинних популяцій Інституту молекулярної біології і генетики НАН України

Науковий консультант: доктор біологічних наук, професор, член-кореспондент НАН України
Кунах Віктор Анатолійович,
Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, завідувач відділу генетики клітинних популяції

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Лукашов Дмитро Володимирович,
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, завідувач кафедри екології та зоології

доктор біологічних наук, старший науковий співробітник
Нецветов Максим Вікторович,
ДУ «Інститут еволюційної екології НАН України», завідувач відділу фітоекології

доктор біологічних наук, старший науковий співробітник
Коніщук Василь Васильович
Інститут агроекології і природокористування НААН України, завідувач відділу охорони ландшафтів, збереження біорізноманіття і природозаповідання

Захист дисертації відбудеться 7 жовтня 2019 р. о 14 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.001.24 Київського національного університету імені Тараса Шевченка за адресою м. Київ, проспект Академіка Глушкова 2, ННЦ «Інститут біології та медицини», ауд. 434.
Поштова адреса: 01601, м. Київ, вул. Володимирська, 64/13, Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології та медицини», спеціалізована вчена рада Д 26.001.24.

З дисертацією можна ознайомитись у Науковій бібліотеці ім. М. Максимовича Київського національного університету імені Тараса Шевченка за адресою: 01601, м. Київ, Володимирська, 58.

Автореферат розісланий 3 вересня 2019 р.

Вчений секретар спеціалізованої вченої ради Н.Г. Ракша

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Питання еволюції та адаптації екосистем Антарктики до суворих умов навколишнього середовища є актуальною науковою проблемою. Наразі у складі антарктичних наземних угруповань поширено лише 2 види аборигенних судинних рослин: щучник антарктичний (*Deschampsia antarctica* É. Desv., Poaceae) та перлинниця антарктична (*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl., Caryophyllaceae). Поряд з цим в сусідній Субантарктиці та на тій же самій широті в Арктиці відомі цілі флори судинних рослин (Kappen et al., 2002; Smith, 2003). Зважаючи на це, актуальним залишається питання конкретних механізмів ексклюзивної адаптації антарктичних судинних рослин.

Наразі багато уваги приділяється також темі глобальних змін клімату та тому, як природні угруповання адаптуються до цього впливу. Українська антарктична станція «Академік Вернадський» розташована в районі Антарктичного півострова, на острові Галіндез, що належить до архіпелагу Аргентинських островів. Відомо, що в цьому регіоні відмічаються найбільш швидкі за історію метеорологічних спостережень темпи потепління на планеті (Convey et al., 2005). Потепління в Антарктиці розпочалося ще 50 р. т. Зокрема, уздовж західного узбережжя Антарктичного півострова відмічено щорічне зростання температурних показників на 3˚С (Turner et al., 2005; Convey et al., 2008; Franzke, 2013). У зв'язку з активізацією туризму (до 40 тис. осіб щорічно) та збільшенням наукової активності, значно посилився чинник антропогенного впливу. Індикація впливу цих глобальних змін є першочерговою науковою задачею в регіоні (Kennicutt et al., 2014). Наявна також інформація про те, що *D. antarctica* в умовах лабораторної культури може бути продуцентом цінних вторинних метаболітів.

Відповідно, перспективним є:

-вивчити механізми адаптації *D. antarctica* до екстремальних умов довкілля Антарктики.

-встановити як розвивається комплексна адаптивність за умов впливу чинника змін клімату, і які її прояви можуть бути індикаторами такого впливу.

-дослідити розвиток комплексної адаптивності *D. antarctica* за мікроклонального розмноження і вирощування рослин *in vitro*.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота виконана у відповідності до науково-дослідних бюджетних тем відділу генетики клітинних популяцій Інституту молекулярної біології і генетики НАН України: «Дослідження структурно-функціональної мінливості геному в процесах диференціювання і дедиференціювання клітин вищих рослин в інтактному організмі та при культивуванні *in vitro*» (0101U000007, 2001-2005); «Порівняльне вивчення геномної мінливості рослин в природі та в культурі *in vitro*», (0105U005344, 2006-2010); «Вивчення генетичного поліморфізму і пластичності геному рослин в екстремальних умовах довкілля», (0110U000689, 2011-2015); «Мінливість геному рослин в екстремальних умовах зростання», (0115U003703, 2016-2020); «Порівняльна геноміка у діагностиці генофонду деяких рідкісних видів рослин України» (0110U006052, 2010-2014).

Робота виконувалася також в рамках Державної цільової науково-технічної програми проведення досліджень в Антарктиці на 2011-2020 роки. В її рамках на

замовлення Державної установи Національний антарктичний науковий центр МОН України було виконано такі НТР: «Розробка системи біоіндикації кліматичних змін в прибережній Антарктиці за параметрами динаміки наземних рослинних ценозів», (0111U009567, 09.2011-12.2012); «Дослідження взаємозалежностей показників адаптивності антарктичних рослин в природі та модельних умовах як елемент оцінки впливу кліматичних змін на структуру і функції суходільних екосистем Антарктики», (0113U005688, 08.2013-12.2013); «Біологічні та ґрунтові процеси в унікальних тундрах Західної Антарктики: біогеографія, біогеохімія та екологія ізольованих систем в часі і просторі», (0113U002830, 06.2013-12.2013); «Вивчення динаміки показників адаптивності наземних рослинних угруповань Антарктики в умовах кліматичних змін», (0115U001966, 10.2015-12.2015); «Вивчення взаємозалежності між механізмами адаптації окремих складових суходільних екосистем Антарктики в процесі кліматичних змін», (0116U008978c, 11.2016-12.2016).

Мета і завдання досліджень. Метою роботи було з'ясувати еколого-адаптаційні механізми виживання вищих судинних рослин в Антарктиці в умовах глобальних змін на прикладі щучника антарктичного (*Deschampsia antarctica* É. Desv.). Для досягнення мети було поставлено такі завдання:

1. З'ясувати молекулярно-генетичну гетерогенність *D. antarctica* з двох віддалених у широтному напрямі регіонів Антарктики, як складову адаптивного потенціалу.
2. Встановити цитогенетичні особливості рослин *D. antarctica* з різних місцезростань.
3. Виявити особливості репродуктивного процесу як фактора адаптивності до суворих умов Антарктики.
4. Виявити вплив умов існування, типи угруповань та стан популяцій рослин для *D. antarctica* у двох віддалених один від одного регіонах Антарктики.
5. Обґрунтувати вплив *D. antarctica* та пов'язаних з цим видом рослинних угруповань на особливості ґрунтоутворення в досліджених регіонах.
6. Довести можливість перенесення рослин птахами як механізму розселення та обміну генофонду виду в умовах кліматичних змін.
7. Встановити вплив макрокліматичних коливань в регіоні на динаміку популяцій *D. antarctica.*
8. Дослідити вплив антропогенного фактору на популяції *D. antarctica* і пов'язані з видом наземні угруповання та запропонувати ефективний захід їх охорони.
9. Описати динаміку взаємодії між різними механізмами пристосовуваності в ході формування комплексної пристосовуваності для дослідних популяцій *D. antarctica* шляхом розрахунку зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП)
10. Оцінити внески температури поверхні ґрунту та вмісту органогенів у формування комплексної пристосовуваності популяцій *D. antarctica*.

11. Оцінити комплексну пристосовуваність для характеристики рослин *D. antarctica* різних генотипів за мікроклонального розмноження і подальшого вирощування рослин в умовах *in vitro*.

Об'єкт дослідження – адаптація до екстремальних чинників довкілля в умовах глобальних кліматичних змін в Антарктиці.

Предмет дослідження – екологічні механізми пристосування рослин до екстремальних умов навколишнього середовища за глобальних змін на прикладі судинної рослини - щучника антарктичного *Deschampsia antarctica* É. Desv.

Методи дослідження: стандартні екологічні методи (польове обстеження, GPS - картування та побудова ГІС-мап), популяційно-біологічні методи (вивчення загального поширення, чисельності та вікового спектру популяцій наявності генеративного та вегетативного поновлення), ґрунтознавчі методи (вивчення морфології, хімічний та мікробіологічний аналіз), цитогенетичні (каріотипування), ембріологічні (цитологічне вивчення репродуктивної сфери), молекулярно-генетичні (*RAPD*-аналіз, вивчення гетерогенності *ITS1–2* рДНК та інтронів генів *β-тубуліну*), біохімічні (визначення вмісту та складу вторинних метаболітів фенольної природи, хлорофілів та білків, високоефективна рідинна хроматографія, спектроскопія та електрофорез), а також математично-статистичні методи.

Наукова новизна одержаних результатів. У результаті виконання даної наукової роботи вперше отримано такі результати:

— на основі аналізу еколого-адаптаційних особливостей *D. antarctica* вперше сформульовано концепцію взаємодії адаптаційних механізмів на різних рівнях організації в процесі забезпечення існування вищих судинних рослин в екстремальних умовах Антарктики за глобальних кліматичних змін. *D. antarctica* характеризується набором адаптацій на різних рівнях організації, а також має екологічні зв'язки з іншими організмами, зокрема морськими птахами. Стан усієї метапопуляції щучника антарктичного конкретного регіону перебуває в залежності від глобальних змін: її чисельність зростає чи зменшується у відповідь на сприятливі/несприятливі сезони. Натомість комплексна пристосовуваність кожної конкретної популяції формується у відповідності до мікроумов її зростання;

— показано, що незважаючи на низьку генетичну гетерогенність, існують докази формування нових генетичних форм *D. antarctica*, а також розповсюдження існуючих генотипів з різних вихідних локалітетів в прилеглі регіони, що є однією із складових успіху виду;

— показано виникнення відхилень від диплоїдного каріотипу – появу нових хромосомних форм *D. antarctica*, що мають адаптивне значення;

— показано відсутність в *D. antarctica* з досліджуваних регіонів порушень в розвитку жіночого гаметофіту та апоміксису, який викликає виявлену цитогенетичну мінливість. Зафіксовано великий відсоток (до 95,6%) дефектного пилку;

— виявлено відмінності у поширенні, характеристиках популяцій *D. antarctica* та їх впливу на розвиток процесів ґрунтоутворення в двох віддалених, на близько 400 км, регіонах Антарктики: оазі Поінт Томас (о. Кінг-Джордж) та Аргентинських о-вах, що створює нерівнозначну базу для адаптації, й окрім цього

обумовлює більшу чутливість району архіпелагу Аргентинські о-ви до кліматичних змін;

— доведено можливість перенесення *D. antarctica* та інших компонентів наземних угруповань в Антарктиці домініканським мартином (*Larus dominicanus*) як гніздового матеріалу, що має важливе значення для поширення виду та потоку генів в умовах кліматичних змін;

— встановлено реакцію метапопуляції *D. antarctica* – скорочення чисельності на зменшення темпів потепління в Антарктиці, чим підтверджено придатність виду як індикатора змін клімату у дослідженому регіоні;

— виявлено чинники антропогенного впливу на популяції *D. antarctica*, зокрема зведення нових споруд та розвиток станційної інфраструктури. Запропоновано механізм охорони місцезростань судинних рослин шляхом створення Антарктичного району особливої охорони;

— на основі розрахунку комплексної адаптивності – зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП), показано взаємодію різних показників адаптивності та формування індивідуального тренду комплексної адаптивності у кожній популяції *D. antarctica* в динаміці антарктичних сезонів;

— показано внесок чинника температури поверхні ґрунту літнього сезону - зведеного показника впливу температури (ЗПВТ) та вмісту органогенів у ґрунті - зведеного показника впливу вмісту органогенів у ґрунті (ЗПВГ) у комплексну пристосовуваність рослин *D. antarctica* з кожної дослідженої популяції (ЗЛПП). Показано значущий вплив ЗПВТ на показники пристосовуваності в грудні і січні, в момент найбільшої варіації температури. ЗПВГ впливає на ЗЛПП лише сумоване з ЗПВТ (ЗПВГ при сумуванні з ЗПВТ збільшує вплив ЗПВТ на ЗЛПП);

— експериментально підтверджено збереження індивідуальності ЗЛПП для генотипів рослин *D. antarctica* за мікроклонального розмноження і вирощування рослин *in vitro*.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані результати дисертаційної роботи мають вагоме практичне значення, перш за все, з огляду на визначення низки параметрів пристосовуваності *D. antarctica*, як індикаторних показників, що реагують на зовнішні впливи в умовах Антарктики. Окрім того, розроблено методичний підхід для комплексного аналізу цих параметрів. Він полягає у вивченні показника комплексної адаптованості *D. antarctica* – зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП). Цей параметр, виражений в балах, характеризує успішність популяцій - як відповідь на умови поточного сезону. Щорічне визначення цього показника на основі поточного вимірювання низки біометричних та популяційних параметрів, а також лабораторного визначення деяких біохімічних параметрів дозволяють налагодити фоновий моніторинг кліматичних змін та антропогенного впливу на дослідному полігоні о. Галіндез архіпелагу Аргентинські о-ви, в районі розташування української антарктичної станції «Академік Вернадський».

Розроблений підхід є універсальним, а тому він придатний для впровадження на станціях інших держав. Широке застосування стандартизованого підходу на низці

антарктичних станцій сприятиме побудові міжнародної моніторингової мережі та збільшення охоплюваного нею регіону Антарктики.

Отримані результати досліджень мають вагоме значення для розробки підходів мінімізації впливів на довкілля кліматичних змін та антропогенного впливу. Зокрема, вони мають бути покладені в основу планування менеджмент-плану управління районом української антарктичної станції «Академік Вернадський».

Окрім вищезазначеного, результати роботи можуть бути використані для створення Антарктичної спеціальної охоронюваної території в районі архіпелагу Аргентинські о-ви.

За результатами роботи розроблено: 1) спосіб експрес-оцінки та прогнозування продуктивності рослин для різних ґрунтово-кліматичних умов; 2) спосіб визначення фону забруднення важкими металами ґрунтів Антарктики; 3) спосіб оцінки комплексної пристосовуваності судинних рослин за зведеним латентним показником пристосовуваності (ЗЛПП).

Загалом результати даної роботи є конкретним внеском України у виконання умов Антарктичного договору, а саме реалізацію актуальних антарктичних досліджень та заходів з мінімізації впливу антарктичної станції «Академік Вернадський» на довкілля. Це сприятиме забезпеченню статусу нашої країни як антарктичної держави.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним та оригінальним дослідженням екології унікальної судинної рослини Антарктики. Здобувач самостійно сформулював мету дослідження, організував відповідну комплексну роботу, адаптував та розробив низку методичних підходів до вивчення екології виду *D. antarctica* та пов'язаних з видом наземних угруповань. У дослідженні використано дані антарктичних експедицій у період 2005-2018 рр. Автор особисто взяв участь в 5-ти українських антарктичних експедиціях: 2014, 2016-2019 рр., провівши в Антарктиці більше шести місяців. Автор також брав активну участь в обробці результатів експедицій за всіма напрямами комплексного дослідження. Опрацював теоретичне узагальнення результатів відповідно до поставленої мети – у вигляді комплексної еколого-адаптаційної характеристики *D. antarctica* в умовах кліматичних змін в Антарктиці та за мікроклонального розмноження і вирощування рослин *in vitro*.

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертації було представлено на 20 міжнародних конференціях: 23 Internationale Polartatung der DGR (Мюнстер, Німеччина, 2008); Міжнародній конференції SCAR/IASC IPY (Санкт-Петербург, Росія, 2008); International Antarctic Conference IAC 2008 Ukraine in Antarctica – National Priorities and Global Integration (Київ, Україна, 2008); Міжнародній антарктичній конференції «Міжнародний полярний рік в Україні: результати та перспективи» (Україна, Харків, 2008); Electronic Conference on Interactions between Antarctic Life and Environmental Factors, IPY related Research (Брно, Чехія, 2009); Міжнародній науковій конференції присвяченій 75-річчю заснування Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України (Київ, 2010); 24 Internationale Polartagung der Deutschen Gesellschaft für Polarforschung (Обергугл, Австрія, 2010); V

Міжнародній антарктичній конференції (Київ, Україна, 2011), 25th International Congress on Polar Research (Гамбург, Німеччина, 2013); VI Міжнародній Антарктичній конференції (Київ, Україна, 2013), VII Міжнародній Антарктичній конференції (Київ, Україна, 2015); 26th International Congress on Polar Research: High latitudes and high mountains: driver of or driven by global change? (Мюнхен, Німеччина, 2015); XXXIV SCAR (Куала Лумпур, Індонезія, 2016); Polar Arctic and Antarctic Science workshop (Стамбул, Туреччина, 2017); VIII Міжнародній Антарктичній конференції (Київ, Україна, 2017); 27th International Polar Conference (Росток, Німеччина, 2018); III International scientific and practical conference (Мінськ, Беларусь, 2018).

Публікації. За темою дисертаційної роботи опубліковано 51 наукову працю, у тому числі 30 статей у фахових виданнях, рекомендованих ДАК МОН України і закордонних фахових журналах, з них 20 – у виданнях, включених у міжнародні наукометричні бази (Scopus, Web of Sciences). Результати досліджень також представлені у вигляді розділу англомовної монографії видавництва Springer.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається зі вступу, двох розділів огляду літератури, матеріалів і методів дослідження, дев'яти розділів результатів досліджень та їх узагальнення, висновків, списку літератури і додатків. Робота викладена на 279 сторінках друкованого тексту (без списку літератури і додатків), містить 51 таблицю та 76 рисунків, з яких 6 таблиць представлені у додатках. Перелік використаних джерел складає 322 найменування, з яких 261 – латиницею.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

Матеріали та методи дослідження

Дослідження проводили у двох регіонах Морської Антарктики (рис. 1). Зокрема, протягом 30-ї Польської Антарктичної експедиції (2005/06), а також 18-ї (2013/14), 19-ї (2014/15) та 20-ї (2015/16) українських антарктичних експедицій матеріал збирали в умовах оаз Поінт Томас (62°10'S, 58°28'W) та Філдес (62°11'S, 58°58'W), о. Короля Георга (Південні Шетландські о-ви) біля польської антарктичної станції «Генрік Арцтовський». Разом з цим, в сезони 2013/14, 2014/15 та 2015/16 рр. матеріал збирали в районі української антарктичної станції «Академік Вернадський», о. Галіндез, архіпелагу Аргентинські о-ви (400 км на південь від о. Кінг-Джордж, Південні Шетлендські о-ви (65°14'S, 64°15'W).

В регіоні Аргентинських островів в якості полігону для моніторингу наслідків глобальних змін та антропогенного впливу на наземні екосистеми було обрано о. Галіндез. Такий вибір обумовлено його найбільшою доступністю і найкращим ступенем вивченості попередніми дослідниками.

Для молекулярно-генетичних досліджень використано такі методи: вивчення поліморфізму *ITS1-ITS2,* вивчення загальної гетерогенності геному методом *RAPD* аналізу, вивчення поліморфізму генів *β-тубуліну*.

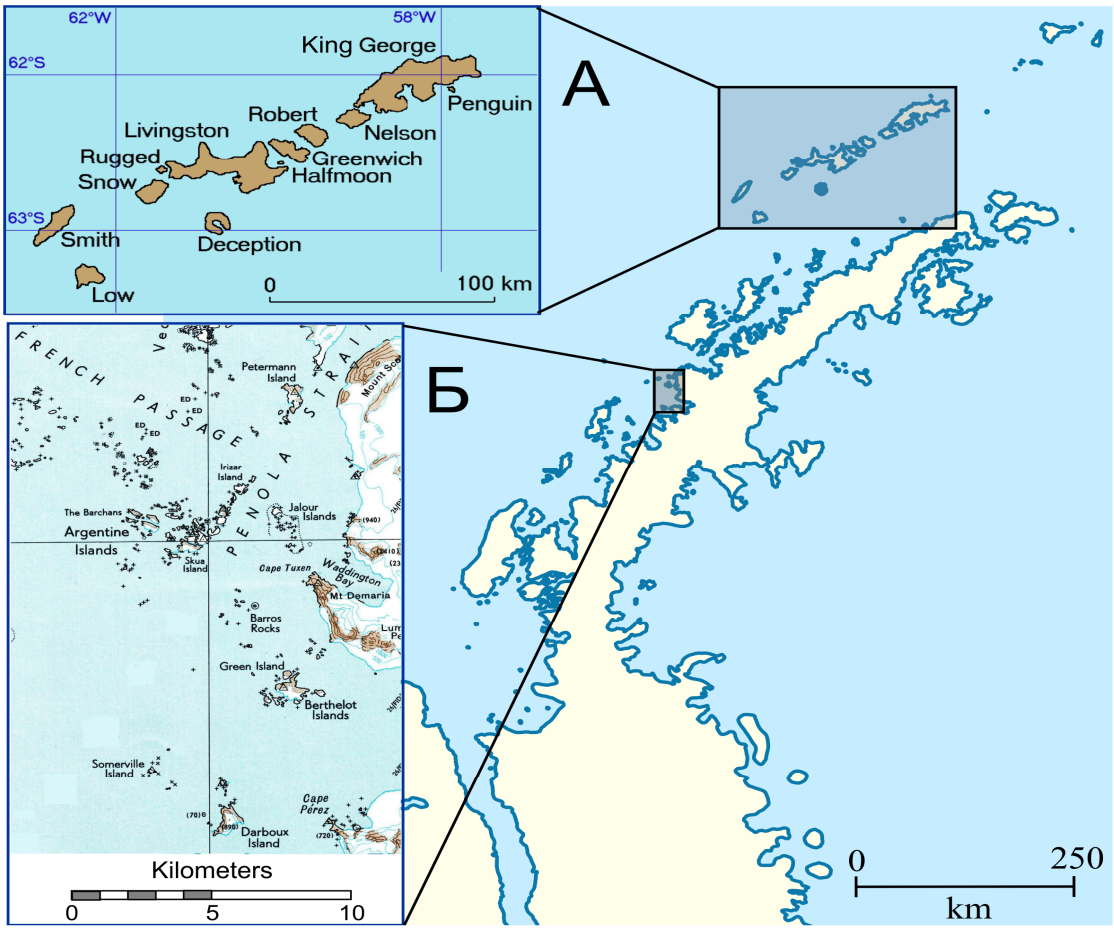

Рис. 1. Схема досліджених регіонів Морської Антарктики: А - Південні Шетлендські о-ви, Б – район Аргентинських островів

Отримання та культивування рослин *D. antarctica in vitro* для цитогенетичних досліджень та вивчення комплексної адапативності здійснювалося з пророщеного насіння з локалітетів наведених в таблиці 1, як описано (Загричук та ін., 2012).

Каріотип виду вивчено на препаратах, забарвлених стандартним ацеторсеїновим методом та DAPI (Navrotska et al., 2014). Для ембріологічного дослідження використовували зафіксовані насіннєві зачатки перенесені в рідину Герра (Юдакова, 2012), а оцінку фертильності пилку здійснювали методом фарбування ацетокарміном (Alexander, 1969). Вивчали рослини, які були зібрані на мисі Перес Антарктичного півострова.

У роботі застосовано також комплекс ґрунтознавчих методів: вивчення морфології та профілів ґрунтів, аналіз фізико-хімічних властивостей, вмісту органогенів, мікроелементів та важких металів за описаними методиками (Parnikoza et al., 2017).

Застосовано метод моделювання впливу кількох факторів довкілля: морської та прісної води, гуано на біометричні показники та вміст хлорофілів у рослин в природних умовах, метод моделювання перенесення птахами та вивчення гніздового матеріалу. Здійснено картування основних типів рослинності та популяцій судинних рослин за допомогою використання GPS-навігатора, та супутникових знімків з побудовою мап в програмі ArcGIS.

Таблиця 1

Місце та час відбору насіння, з якого було отримано рослини *D. antarctica*, культивовані в стандартизованих умовах *in vitro*

Назва генотипу	Короткий опис місцезростань, в яких здійснено відбір насіння, та рік відбору
G/D4-1	о. Галіндез, моніторингова популяція Пінгвін Поінт 65° 14.916' S, 64° 14.293' W, 2013
G/D12-2a	о. Галіндез, моніторингова популяція D12, Вежа Мартина 65° 14.845' S, 64° 15.156' W, 2007
G/D12-1	о. Галіндез, моніторингова популяція D12, Вежа Мартина 65° 14.845' S, 64° 15.156' W, 2014
Y62	о. Великий Ялур, S 65° 14.039' W 64° 09.761', 2005
Y66	о. Великий Ялур, S 65° 14.039' W 64° 09.761', 2005
Y67	о. Великий Ялур, S 65°14.039' W 64° 09.761', 2005
S22	о. Скуа, мис Фінгер, S 65°15.296',W 64° 16.441', 2008
R35	мис Расмуссен, S65° 14.819', W64° 5.156', 2005
W1	о. Вінтер, S 65° 14.851', W 64° 15.482', 2014
DAR12	о. Дарбо, S 65° 23.707', W 64° 12.905', 2007
L59	о. Лейхіл, S 65° 33.167', W 64° 23.249', 2010

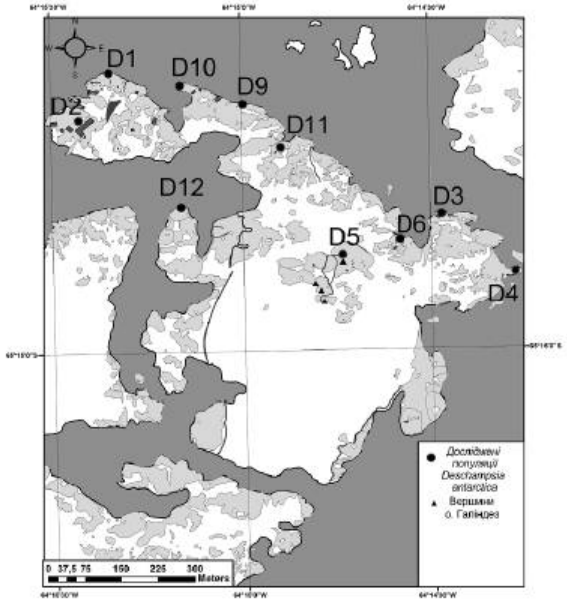

Рис. 2. Розташування моніторингових популяцій D1-D12 *D. antarctica* модельного о. Галіндез

Здійснено повний підрахунок кількості популяцій та рослин в популяціях *D. antarctica* за підходом Fowbert et al. (1994). Вікова структура оцінювалася на основі схеми, наведеної на рис. 3.

Для популяцій вимірювали низку біометричних показників: висоту рослини, довжину листка, довжину суцвіття, кількість квіток та довжину нижньої квіткової луски.

При обробці біометричних показників застосовувалися стандартні статистичні тести: критерії Медіани (Mood median test), Крускала-Воліса (Kruskal-Wallis test), а також Манна-Вітні (Mann-Whitney test) згідно з Поллард (1982).

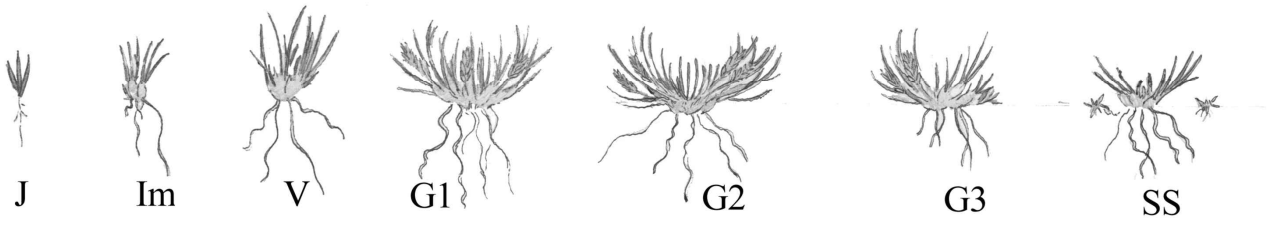

Рис. 3. Схема вікових стадій *D. antarctica*: пре-генеративні стадії: J – ювенільна особина, Im – іматурна особина, V – віргінільна особина, генеративні стадії: G_1 – молода генеративна особина, G_2 – зріла генеративна особина, G_3 – стара генеративна особина, SS – субсенільна особина

При вивченні можливості переносу щучника та інших елементів рослинності домініканським мартином здійснено аналіз матеріалів гнізда: частку щучника, мохоподібних, лишайників та ін. в гнізді, а також відсоток присутності в проаналізованих гніздах того чи іншого виду рослин, лишайників та водоростей (Parnikoza et al., 2018).

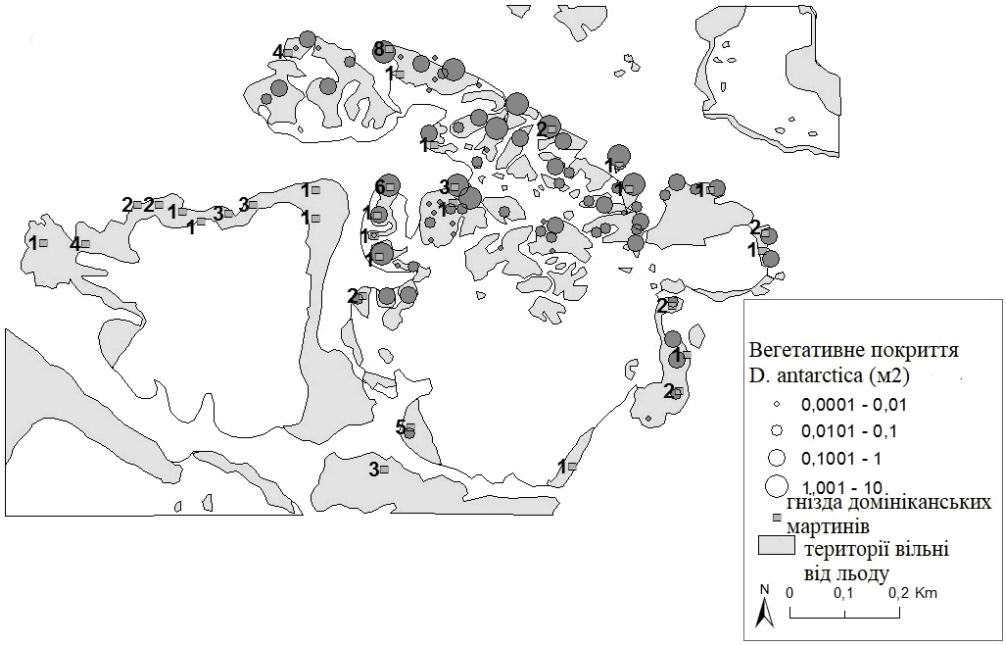

Рис. 4. Розташування популяцій *D. antarctica* та гнізд домініканського мартина (*Larus dominicanus*) в межах о. Галіндез (гнізда вказані також для островів Скуа та Вінтер) район архіпелагу Аргентинські о-ви. Примітка: номер біля гнізда вказує кількість років, в які гніздо в даному місці використовувалося

Отримані у результаті популяційно-екологічного дослідження показники проективного покриття, біометрії, вмісту білків у насінні тощо, представників дослідних популяцій оази Поінт Томас о. Кінг-Джордж та о. Галіндез, були використані в якості параметрів адаптивності (на підставі наявності відповідних літературних даних) для розробки алгоритму оцінки комплексної адаптивності. Цю

оцінку проводили на підставі визначення зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП). Аналогічний підхід застосовували для вивчення комплексної адаптивності *D. antarctica* за умов культивування *in vitro.*

Результати дослідження та їх обговорення

Адаптаційна характеристика *D. antarctica* на різних рівнях організації в Антарктиці.

Відповідно до результатів генетичної подібності рослин методом *RAPD* аналізу, досліджені рослини чітко розподілилися у кластерах на дендрограмі згідно із географічним походженням (рис. 5). Аналіз молекулярної варіації (AMOVA) показав, що географічна відстань між популяціями, розташованими на відстані близько 400 км, пояснює приблизно половину (58%) генетичного поліморфізму в дослідженій вибірці. Чіткий поділ зразків на дві групи є свідченням деякої ізоляції та обмеження обміну генетичним матеріалом між обома групами популяцій.

Наші результати також свідчать, що досліджені популяції *D. antarctica* належать до однієї монофілетичної групи – тобто мають спільне походження.

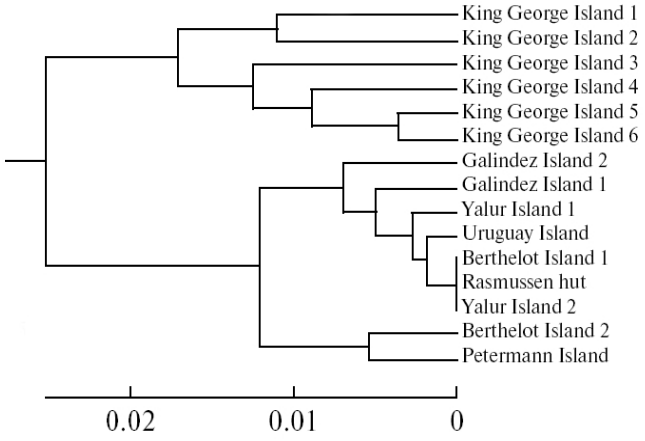

Рис. 5. Генетична подібність досліджених рослин *D. antarctica.* Дендрограма побудована методом UPGMA на базі коефіцієнта Жакарда та результатів *RAPD* аналізу

Водночас дослідження рослин з обох регіонів показало наявність 4 груп генотипів за *ITS,* що подекуди співіснують в межах віддалених регіонів. Показано також деяку генетичну гетерогенність за генами *β-тубуліну.* Все це може свідчити про диференціацію таксону та розповсюдження різних генетичних варіантів вздовж узбережжя Антарктичного півострова.

Цитогенетичний аналіз 11 генотипів рослин *D. antarctica*, вирощених з насіння, яке походить з різних локалітетів району Аргентинських островів, показав 2n = 26 хромосом в каріотипі, розмір яких варіює від 3 до 10 мкм (рис. 6).

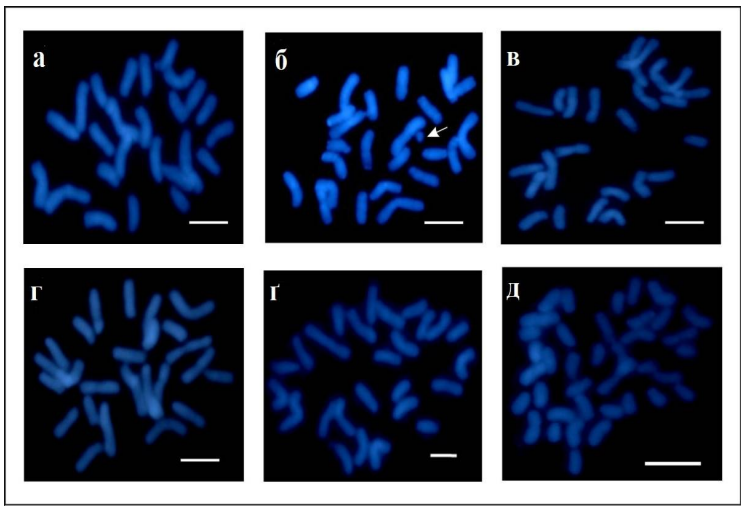

Рис. 6. Метафазні пластинки рослин *D. antarctica* наступних генотипів: а – DAR12 (2n=26); б – DAR12 (2n=26+1B), B-хромосому вказано стрілкою; в – G/D12-2a (2n=26); г – R35 (2n=26); ґ – S22 (2n=26); д – Y66 (2n=36). Фарбування DAPI. Масштаб 5 мкм

Поряд з цим серед досліджених рослин було виявлено міксоплоїдну рослину (генотип Y66) з гіпотриплоїдним набором хромосом (2n = 36-39). В рослини, вирощеної з насіння з о. Дарбо, разом з клітинами з типовим для виду набором хромосом (2n = 26), були виявлені клітини з додатковою B-хромосомою (2n=26+0-3B). Ці результати підтверджують наявність в судинних рослин Антарктики механізмів адаптації шляхом змін у каріотипі.

Вивчення ембріології *D. antarctica* в умовах Морської Антарктики показало наявність порушень в розвитку мікрогаметофіту.

Таблиця 2

Ступінь дефектності пилку (СПД) та розмір пилкових зерен рослин *D. antarctica* з двох регіонів Морської Антарктики

Локалізація	Середня СПД рослин популяції, %	Розмір пилкових зерен	
		мкм	коефіцієнт варіації, %
Район архіпелагу Аргентинські о-ви, о. Галіндез	80,9	24,7±2,0	8,1
Район архіпелагу Аргентинські о-ви, мис Перес	86,4	25,5±2,2	7,4
Оаза Поінт Томас, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські о-ви	95,6**	26,1±1,9	7,2

** відміни з іншими популяціями значущі на рівні 0,001.

Більша частина рослин досліджених популяцій (більше 80%) характеризувалась різним ступенем плазмолізу (табл. 2). В одиничних пилкових зернах було виявлено повну дегенерацію їх вмісту. Загалом це обумовлювало високий ступінь чоловічої стерильності.

Така ситуація, імовірно, пов'язана з несприятливими кліматичними умовами. Проте, незважаючи на своє більш сприятливе положення (більш північне), рослини з оази Поінт Томас, Південні Шетландські о-ви, характеризувалися більш високим ступенем дефектності пилку.

Розвиток макрогаметофітів досліджених рослин *D. antarctica* відбувається без порушень, не виявлено ознак апоміксису чи інших процесів, що могли б бути відповідальними за утворення вищеописаних хромосомних форм. Не виявлено принципових відмін в перебігу макро- та мікроспорогенезу у *D. antarctica* у порівнянні з дослідженою нами *D. beringensis* з Камчатки.

Екологічна характеристика умов існування *D. antarctica* та пов'язаних із нею наземних угруповань. Екологічні умови та угруповання, в яких зростає *D. antarctica,* суттєво відрізняються між дослідженими двома регіонами: оазою Поінт Томас, о. Кінг-Джордж та розташованим на 400 км на південь регіоном Аргентинських островів. В умовах оази Поінт Томаса угруповання щучника займають значні площі, а також рослина має значні покриття (табл. 3). Ценози за участі *D. antarctica* відносяться до угруповання трав'янистої антарктичної тундри (Smith et al., 1973).

Таблиця 3

Загальне та індивідуальне проективне покриття *D. antarctica* дослідних популяцій в умовах оази Поінт Томас

Колонізаційна зона	Номер популяції	Загальне проективне покриття, %	Покриття *D. antarctica,%*
I	1	63	30
	2	58	5
	3	80	25
	4	100	65
	5	98	95
II	6	100	50
	7	100	90
	8	100	25
III	9	56	3

У відповідності до екологічного градієнту, який формується в напрямку від краю льодовика до узбережжя океану, місцезнаходження вивчених популяцій можна розділити на три зони. Зона I – розташована в прибережній смузі і є, ймовірно, вихідною. В ній домінують старі генеративні рослини. Зона II - однаково віддалена як від океану, так і від льодовика. Вірогідно, вона є оптимальною для судинних рослин внаслідок значної вологості протягом сезону і кращого збереження рослинності під снігом взимку. Зона III – найближча до краю льодовика. Вона відбиває експансію трав'янистої антарктичної тундри на ділянки, які звільнилися з-

під криги. Ми припустили, що їх локалізація може відповідати послідовним стадіям колонізації рослинністю оази в минулому.

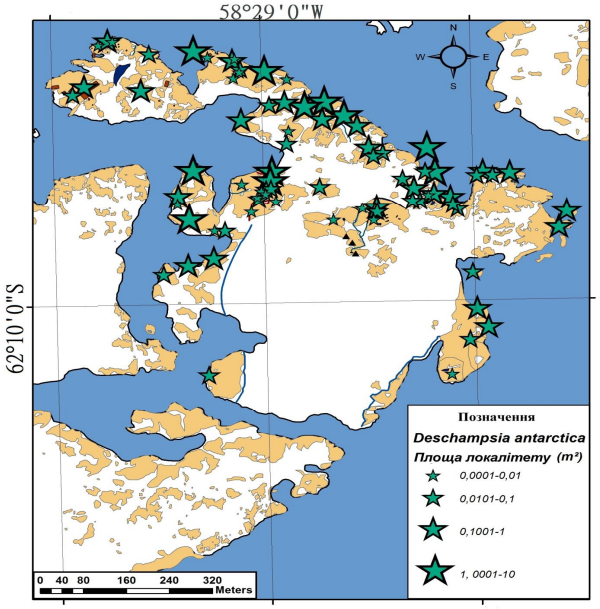

Рис. 7. Схема розташування та площа локалітетів *D. antarctica* о. Галіндез, район архіпелагу Аргентинські о-ви, Морська Антарктика

У випадку Аргентинських островів *D. antarctica* поширена окремими локалітетами розміром від однієї до близько 1000 особин, на підвищених над рівнем постійного залягання снігу ділянках, на яких сходження снігу відбувається раніше, а вегетаційний період є довшим. Усі ці ділянки були картовані із зазначенням існуючих популяцій (рис. 7). При цьому щучник тут не утворює окремого угруповання і найчастіше виступає лише як додаток до угруповання килимкових мохів роду *Sanionia.*

У більшості локалітетів о. Галіндез проективне покриття щучника не перевищує 1-5% і лише дуже локально (на площах близько 1 м^2) щучник може вкривати до 100% поверхні. Імовірно, ці чисельні популяції займають найкраще захищені від вітру та добре експоновані до сонця, вкриті снігом взимку локалітети, які дозволяють щучнику пережити найважчі зими. Вони водночас, імовірно, є найстарішими на острові, і були зафіксовані британськими дослідниками ще в 1964 р. з позначкою розміру популяції більше 20 особин (Fowbert et al., 1994).

Біометричні показники рослин залежали від екологічних умов кожної зони у випадку оази Поінт Томаса, чи варіювали в залежності від мікроумов конкретного місцезростання в умовах Аргентинських островів.

Популяції щучника в обох досліджених регіонах є правобічними з домінуванням генеративних екземплярів. Відсоток пре-генеративних особин в обох регіонах зростає в випадку сприятливого сезону. В умовах Аргентинських островів в окремі сприятливі сезони він досягав 30%. На трансекті закладеній в оазі Поінт Томаса продемонстровано загальну варіацію угруповання *D. antarctica* та інших наземних угруповань у зв'язку з локальними мікроумовами (вологістю, мозаїчним надходженням гуано від птахів). Вплив таких мікроумов виражається у зміні композиції базового угруповання, зокрема появі нітрофільних видів в околицях гнізд. Особливості локального впливу низки екологічних чинників

продемонстровані нами також шляхом моделювання впливу чинників довкілля: поливу прісною та морською водою, а також розчином гуано на біометричні параметри, а також вміст хлорофілів у *D. antarctica.* Продемонстровано відчутний вплив чиннику зволоження (як у випадку прісної води, так і гуано), а також стимулюючий вплив надходження органіки з розчину гуано.

У зв'язку з поширенням наземних угруповань за участі *D. antarctica* було вивчено питання про розвиток ґрунтоутворювальних процесів під рослинністю за участі *D. antarctica* з 2 досліджених регіонів Морської Антарктики. Як в умовах оази Поінт Томас (о. Кінг-Джордж), так і архіпелагу Аргентинські о-ви, на ділянках поширення рослинності виявлено ініціальні етапи ґрунтоутворення за рахунок надходження тваринної (особливо у випадку орнітосолей) та рослинної органіки. В обох регіонах під угрупованнями щучника формуються ґрунти типу лептосолів (ґрунти на скелястій основі). Наявність відносно погано розвинених ґрунтів (збагачених напіврозкладеним рослинним чи тваринним матеріалом) в районі архіпелагу Аргентинські о-ви контрастує з більш розвиненими ґрунтами оази Поінт Томаса. У районі архіпелагу Аргентинські о-ви наявний значно менший профіль ґрунтів в місцезростаннях *D. antarctica* (6-19 см) у порівнянні з оазою Поінт Томас (близько 40 см). Загалом ґрунти Аргентинських островів мають менший ступінь розвитку: pH 3,6–6,6 – Поінт Томас, 3,9–6,8 – Аргентинські о-ви (вплив рослинних компонентів). N, % - 0,03-0,13 – Поінт Томас, 2,8–4,6 –Аргентинські о-ви; P,% – 0,1-0,7 - Поінт Томас, 0,8-9,7- Аргентинські о-ви, C,% – 0,1–1,6 – Поінт Томас, 8,15–29 – Аргентинські о-ви. Причиною такої різниці є, безумовно, краща відповідність умов зростання потребам виду і більш розвинені угруповання *D. antarctica* в оазі Поінт Томас.

У зв'язку з меншою потужністю за профілем ґрунтів, у випадку Аргентинських островів виявлено ефект концентрування важких металів у неглибоких профілях ґрунтів цього району у порівнянні з оазою Поінт Томаса. У місцях підвищеного антропогенного навантаження виявлено гарячі точки забруднення, які вимагають постійного контролю.

Загальна кількість бактерій у досліджених зразках ґрунту коливалася від 0,22 до 3,95 млрд. на 1 г ґрунту. Найвищу чисельність мікроорганізмів було виявлено в орнітогенних ґрунтах, тоді як в інших зразках це значення було на порядок нижче. Це свідчить про ключове значення надходження тваринної органіки для інтенсифікації біологічної активності ґрунтів регіону.

Вирішальний внесок рослинної органіки та значно швидші темпи росту щучника в порівнянні з мохоподібними та лишайниками демонструють визначний внесок щучника антарктичного у формуванні наземних екосистем регіону.

Особливості впливу морських птахів на *D. antarctica* та пов'язані з нею наземні рослинні угруповання. Птахи Антарктиди, зокрема домініканський мартин та поморники, мають значний вплив на розповсюдження рослинності в регіоні (Parnikoza et al., 2012; 2018). Вегетативне розмноження *D. antarctica* в регіоні здійснюється переважно птахами, які використовують цю рослину в якості гніздового матеріалу. Птахи можуть бути вектором перенесення діаспор. Проте таке використання залежить від кліматичних та фенологічних умов конкретного регіону.

В умовах оази Філдес (о. Кінг-Джордж) за більшої доступності різних гніздових матеріалів щучник використовується мартином лише в випадку безпосередньої близькості до гнізда.

В умовах Аргентинських островів щучник антарктичний є регулярним компонентом гнізд, частка якого варіює по роках. Ймовірно, це пов'язано з кліматичними умовами сезонів, внаслідок чого першими на момент гніздування мартина витають підвищені ділянки, на яких поширений щучник. Доведено, що для збору цього матеріалу птахи інколи долають відстань близько 1 км. Перенесення щучника з районів із великою щільністю цієї рослини підтверджено нашими прямими спостереженнями мартинів, які збирали та переносили гніздовий матеріал, а також аналізом зібраного гніздового матеріалу, що був загублений птахами під час перенесення у районі архіпелагу Аргентинські о-ви.

Також, виявлено ділянки островів, що мають відчутну перевагу при зборі гніздового матеріалу птахами. Деякі з таких місць співпадали з місцями підвищеної активності мартинів, відомими як "клуби".

В умовах оази Поінт Томас, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські о-ви було проведено штучне моделювання перенесення судинних рослин Антарктики: щучника та перлинниці. Обидва види пережили пересадку лише в прильодовиковій області, яка забезпечує достатню ґрунтову вологість під впливом талої води з льодовика. Аналогічний експеримент в умовах о. Галіндез продемонстрував приживлення в усіх трьох випадках, проте подальше виживання перенесених рослин *D. antarctica* чітко залежить від умов, в які перенесено рослину.

Окрім цього, показано вплив експансії субантарктичного пінгвіна (*Pygoscelis papua*) на стан популяції *D. antarctica* на модельному острові Галіндез. Гніздування та активність цих пінгвінів можуть призводити до зникнення раніш існуючих популяцій *D. antarctica*. Водночас популяції, які опиняються на периферії колоній характеризуються практично монодомінантним зростанням *D. antarctica* з домішкою нітрофільної водорості *Prasiola crispa* (Lightfoot) Kützing.

Вплив кліматичної ситуації, антропогенний вплив та пропоновані природоохоронні заходи в районі розташування української антарктичної станції «Академік Вернадський». Зважаючи на наявність архівних даних щодо кількості популяцій та кількості особин в популяціях *D. antarctica* о. Галіндез (Fowbert et al., 1994), обліки кількості рослин та популяцій в сезони 2014 та 2016 рр. дозволили нам отримати динаміку розміру популяції *D. antarctica* о. Галіндез.

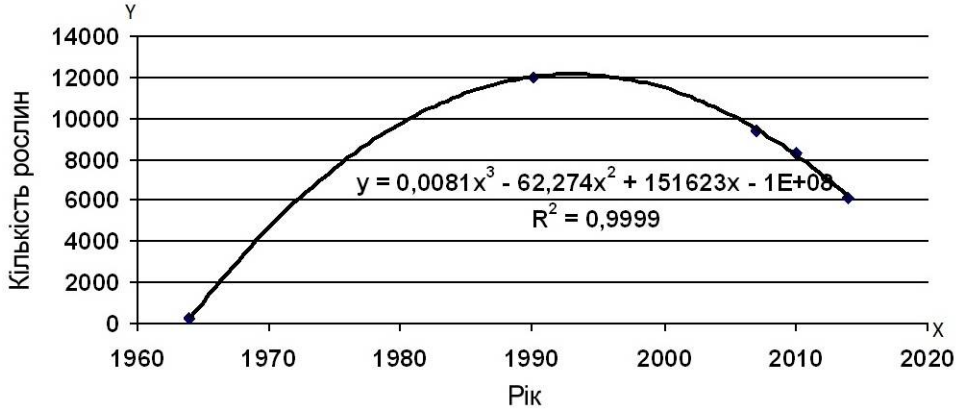

Рис. 8. Загальна динаміка кількості рослин метапопуляції *D. antarctica* о. Галіндез для сезонів, в які було виконано повний облік

До неї, за допомогою поліному третього ступеня, була підібрана крива, яка описує загальний тренд популяції, рис. 8.

Одержана крива співставлена з загальною кліматичною ситуацією в регіоні. Зокрема, виявлено, що попередньо відомий тренд на збільшення розмірів популяції *D. antarctica,* дослідного полігону о. Галіндез, відмічений у 1990 р. (Fowbert et al., 1994) не продовжився. Навпаки, популяція до 2016 р. зазнала зменшення в розмірі та стабілізації чисельності. Виявлена тенденція узгоджується з загальною стабілізацією кліматичного тренду в регіоні (Turner et al., 2016), а також несприятливими для рослинності останніми сезонами (короткий вегетаційний період внаслідок пізнього сходження снігу навесні та раннього його випадання восени). Таким чином, підтверджено попередні висновки британських учених щодо можливості використання судинних рослин Антарктики, зокрема *D. antarctica* та пов'язаних з цим видом наземних рослинних угруповань, в якості індикаторів кліматичних коливань у Антарктиці.

Проаналізовано також антропогенний вплив на популяції *D. antarctica* та пов'язані з цим видом наземні рослинні угруповання в Морській Антарктиці та на о. Галіндез. Головними сучасними факторами антропогенного впливу є науково-логістична діяльність та туризм. Зокрема, у випадку станції «Академік Вернадський» територія обслуговування станції займає невелику частину о. Галіндез – півострів Марина, і лише деяке наукове обладнання знаходиться за його межами. Загалом це близько 5% острова. Поряд з цим, розбудова станційних споруд може приводити до утворення захищених умов, в яких формуються нові комплекси наземної рослинності. Таке явище виявлено на українській станції, «Академік Вернадський» (поява популяції щучника поблизу будинку аерології), а також на американській станції «Палмер» (популяції щучника та перлинниці існують на штучно насипаних поверхнях).

На підставі поточного стану популяцій, пропонованим заходом щодо охорони *D. antarctica* та наземних рослинних угруповань є створення особливо охоронюваної природної території (ASPA). Зрозуміло, що невеличкі існуючі ASPA, найближчі до Аргентинських островів, – о-ви Личфілд та Грин, представляють собою невеликі території з обмеженим біорізноманіттям, а тому не забезпечують охорони усього різноманіття наземних екосистем дослідженого району. Здійснено опрацювання туристичних правил о-вів Ялур (Yalour) 4 км від о. Галіндез. Тут в умовах островів із значним орнітогенним впливом концентрується цінне біорізноманіття видів, зокрема, накипних лишайників. В умовах о. Великий Ялур виявлено унікальну міксоплоїдну форму щучника антарктичного з перебудованим триплоїдним модальним набором хромосом (Navrotska et al., 2017). Ці та інші складові цінності стали причиною того, що на зустрічі сторін Антарктичного договору в Сантьяго (Чилі, 23 травня – 1 червня 2016 р.) з нашої ініціативи туристичне відвідування о-вів Ялур було обмежено південною частиною о. Великий Ялур.

Комплексна адаптивність *D. antarctica* в природних умовах. Зібраний в оазі Поінт Томас (о. Кінг-Джордж) в сезон 2006 р. матеріал щодо таких параметрів адаптивності популяцій *D. antarctica*, як проективне покриття, морфометричні показники генеративних рослин та відносний вміст ДНК в клітинах листків, був

використаний для розробки алгоритму розрахунку комплексної пристосовуваності в умовах дослідженого регіону.

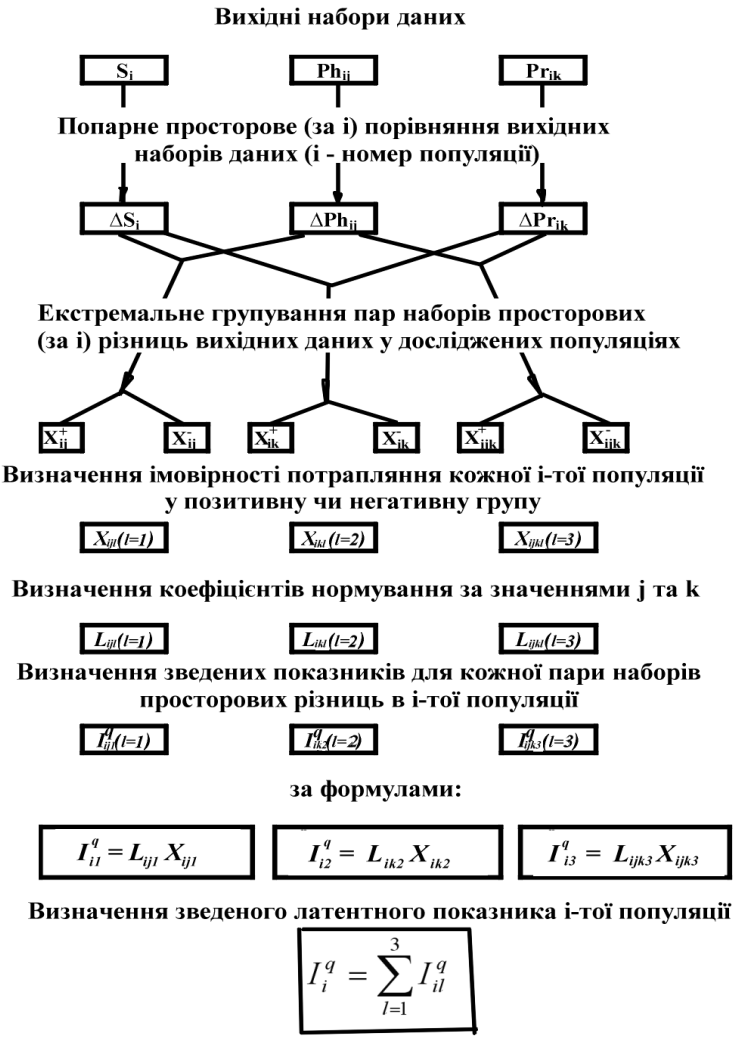

Рис. 9. Алгоритм розрахунку показника комплексної пристосовуваності рослин *D. antarctica* – зведеного латентного показника пристосовуваності

На основі оцінки попарних кореляцій вищенаведених показників та ймовірнісного підходу було одержано значення зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП) для 6 дослідних популяцій *D. antarctica.*

ЗЛПП описує сумарний вплив умов довкілля на основі виміряних параметрів адаптивності в рослин даної популяції. Аналіз отриманих для популяцій оази Поінт Томаса значень ЗЛПП дозволяє охарактеризувати досліджені популяції наступним чином. Популяції 31, 11, та 17 мають позитивні значення ЗЛПП (3, 2 та 1 бали відповідно). Це свідчить про те, що для них всі індекси, які визначають значення ЗЛПП, мають тенденцію збільшуватися синхронно. Загалом, синхронні зміни у всіх індексах пристосовуваності рідко зустрічалися в наших наборах даних. Максимальна синхронність мала місце в популяції 31, яка мала значення ЗЛПП 3. Популяції, розташовані у центральній частині оази Поінт Томас, знаходяться в оптимальній позиції для розвитку формувань рослинності Антарктичної тундри в термінах відстаней розвитку проективного покриття та одночасного збільшення

інших індексів. Подібна тенденція є також показником для популяцій 11 та 17 із нижчими позитивними значеннями ЗЛПП.

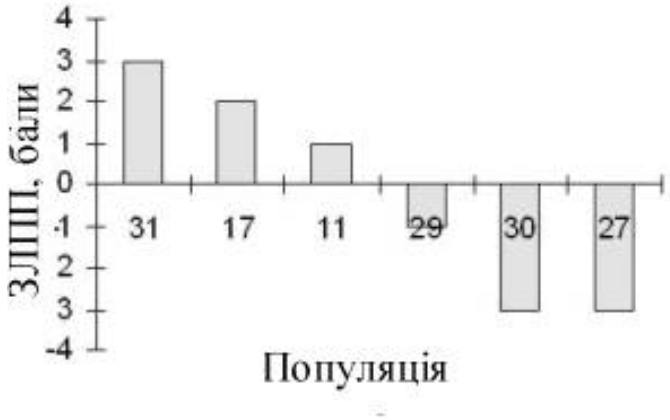

Рис. 10. Зведений латентний показник пристосовуваності популяцій *D. antarctica* (номери популяцій 31, 17, 11, 29, 30 та 27) оази Понт Томаса, о. Кінг-Джордж.

Популяції 29, 30 та 27 мають негативні значення ЗЛПП (-1, -3 та -3 бали відповідно). Це означає, що збільшення кожного показника для цих популяцій асоційоване зі зменшенням одного (-1 бал) чи трьох (-3 бали) інших індексів. ЗЛПП не залежав від відстані між популяціями. В умовах низької генетичної гетерогенності *D. antarctica* (Andreev et al., 2010; Volkov et al., 2010), можна припустити, що мінливість досліджених показників пристосовуваності та індивідуальні значення ЗЛПП пов'язані з реакцією кожної дослідженої популяції на мікроумови антарктичного довкілля.

Комплексна антистресова відповідь рослин, спричинена змінами умов довкілля, пояснюється виходячи з положень теорії епігенетичних саморегульованих мереж (Tchuraev, 2006) інтегральною (оркестровою) відповіддю на клітинному, організменному (аутекологічному) та популяційному (демекологічному) рівнях на поточні мікроумови, кореговані загальними макроумовами конкретного сезону.

Зрозуміло, що вплив умов мікрооточення та реалізація окремих показників знаходяться в залежності від умов кожного конкретного сезону. Зважаючи на це, в умовах модельного о. Галіндез ми започаткували вивчення динаміки комплексної адаптивності на основі регулярного вимірювання низки адаптаційних параметрів: проективного покриття, біометричних показників (рис. 11) та вмісту білків у насінні (рис. 12).

Величина проективного покриття в досліджених популяціях *D. antarctica* змінюється повільно, ймовірно, реагуючи на стрибки чисельності після періодів послідовних сприятливих чи несприятливих сезонів.

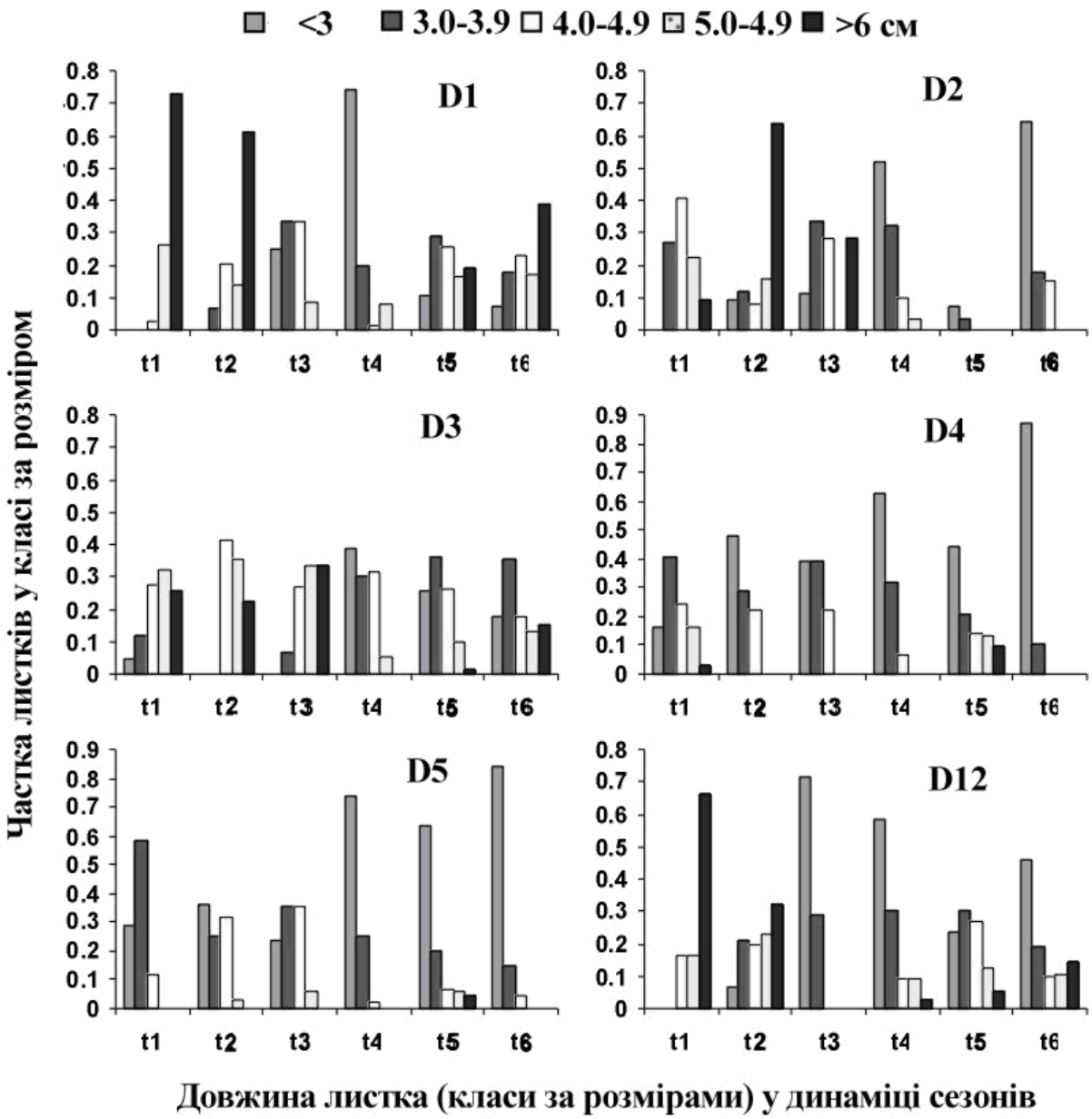

Рис. 11. Динаміка розподілів за довжиною листка (класи за розмірами) для популяцій *D. antarctica* о. Галіндез (D1, D2, D3, D4, D5, D12), району архіпелагу Аргентинські о-ви: у сезонах: t1 - 2012/13 рр., t2 - 2013/14 рр., t3 - 2014/15 рр., t4 - 2015/16 рр., t5 - 2016/17 рр., t6 - 2017/18 рр.

З'ясувалося, що біометричні показники сильно варіюють в залежності від сезону. Так само варіювала частка кожного із запасних та захисних білків насіння: протеїнів, які за масою відповідають глобулінам (>150 кДа), глютенінам (94-145 кДа), бідним сіркою проламінам (45-80 кДа), багатим сіркою проламінам (20-40 кДа), IRIP (27-31 кДа) та не до кінця сформованим проламінам (<20 кДа) (рис. 12).

Частка накопичення цих білків є індивідуальним результатом кожної популяції в умовах конкретного сезону і реалізується шляхом взаємодії конкретного генотипу та умов навколишнього середовища.

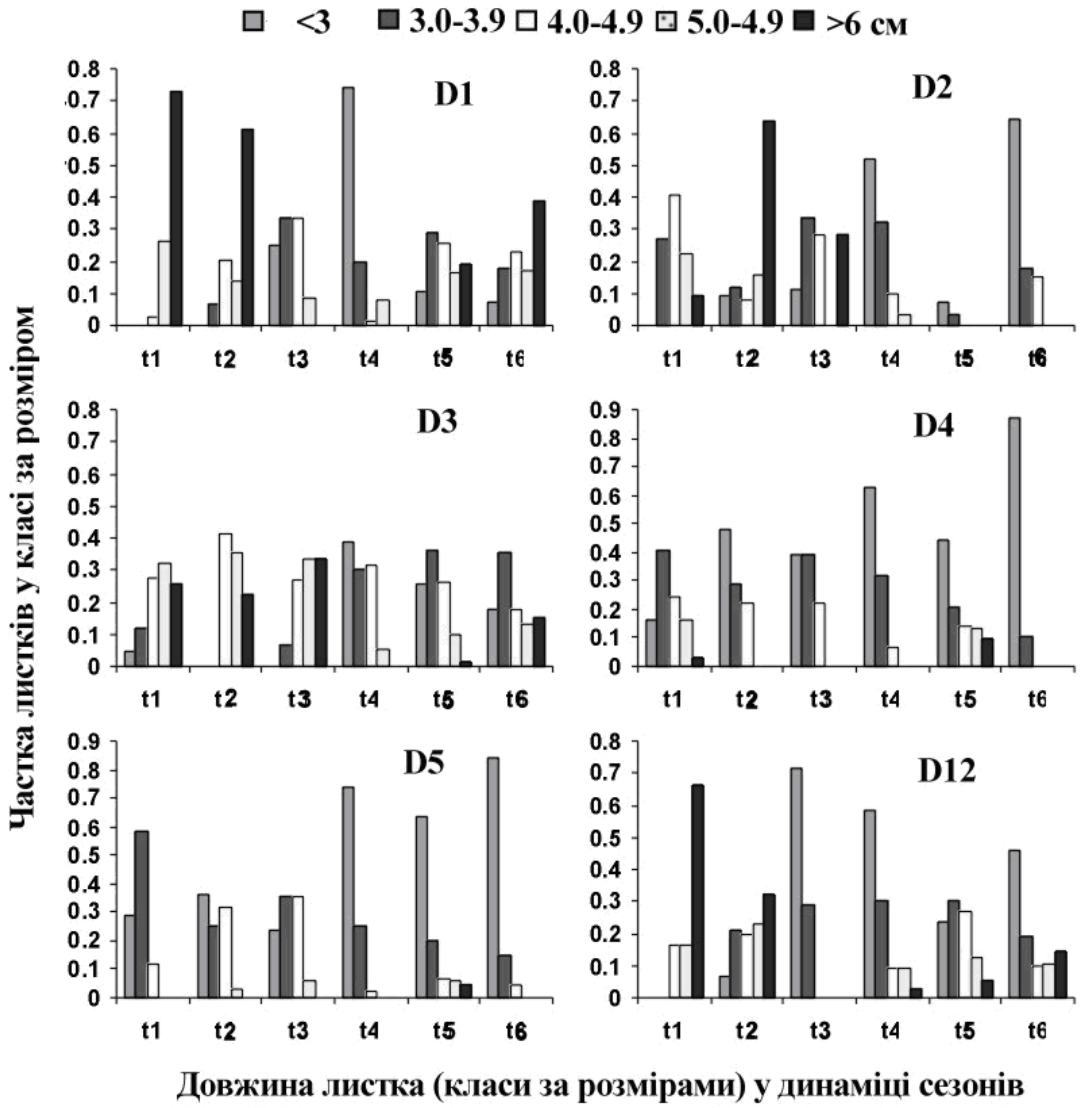

Рис. 12. Динаміка відносної частки фракцій білків насіння *D. antarctica* від загального пулу білків для популяцій о. Галіндез, район архіпелагу Аргентинські о-ви за розмірами для досліджених популяцій впродовж шести сезонів t1 - 2012/13 рр., t2 - 2013/14 рр., t3 - 2014/15 рр., t4 - 2015/16 рр., t5 - 2016/17 рр., t6 - 2017/18 рр.

У відповідності до розробленого алгоритму (рис. 9) на основі даних екстремального групування за трьома парами досліджених показників пристосовуваності пораховано кількість балів для кожної популяції. Результати підрахунку за кожною парою показників нормовано і нанесено на графік у вигляді динаміки ЗЛПП (рис. 13). Встановлено, що тренд комплексної пристосовуваності, оцінений за значенням ЗЛПП, має індивідуальний характер. У випадку деяких популяцій він досить добре описується поліномом третього ступеня (D2, D4 та D12), тоді як D1, D3 та D5 краще описуються поліномом четвертого ступеня, що видно з порівняння коефіцієнтів кореляції підбору кривих. Після доповнення динаміки даними шостого сезону, популяції за формою тренду утворюють групи: D1 та D12 (тренд проходить через максимум і мінімум), D3 та D5 (підтверджено коливальний

характер тренду). Популяції D2 та D4 повели себе по-різному: тренд D2 показує монотонне падіння, у D4 тренд проходить через мінімум і прямує до максимуму.

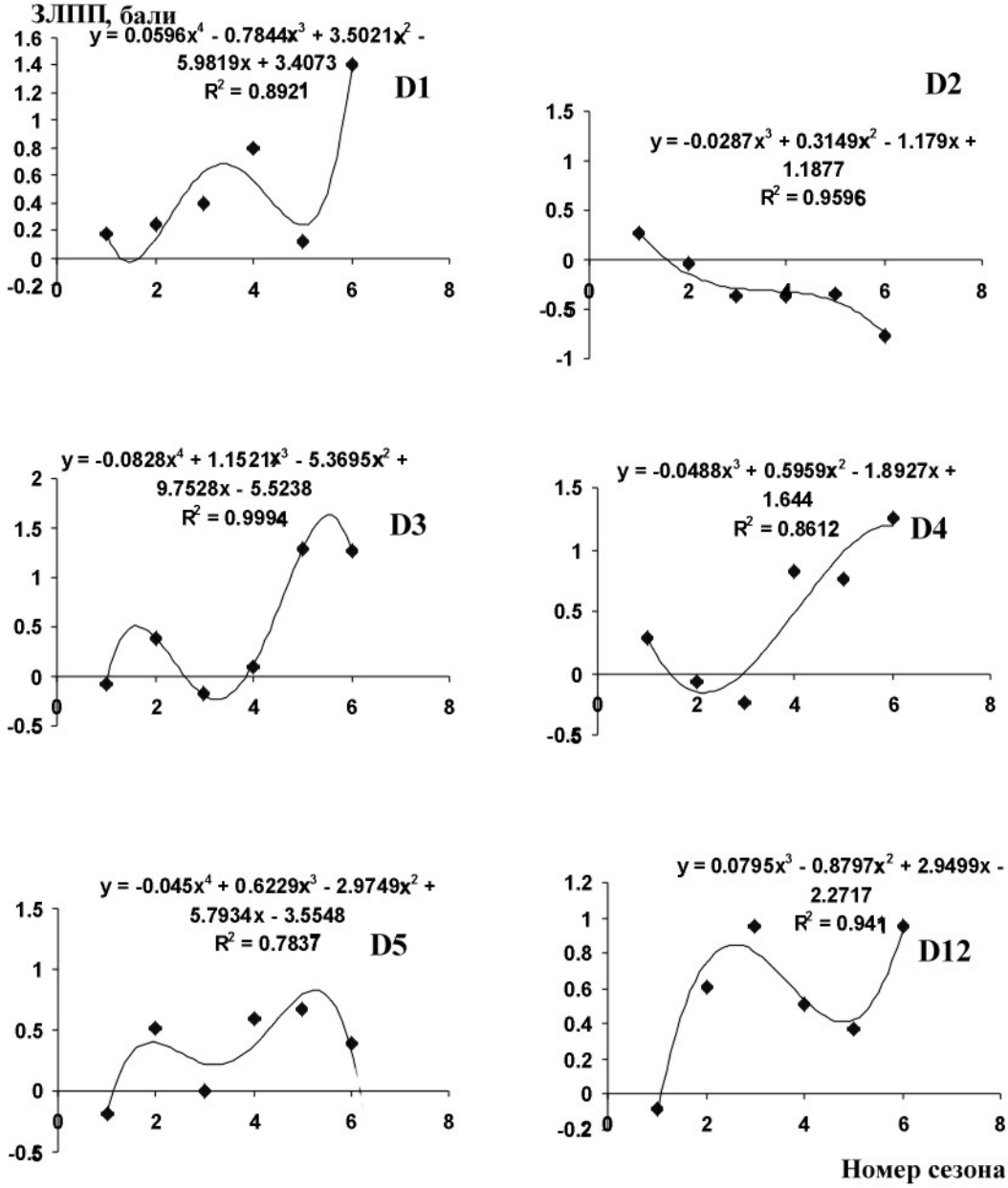

Рис. 13. Зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) для шести досліджених популяцій *D. antarctica* (D1, D2, D3, D4, D5, D12), о. Галіндез, в динаміці шести сезонів: 1 - 2012/13 рр., 2 - 2013/14 рр., 3 - 2014/15 рр., 4 - 2015/16 рр., 5 - 2016/17 рр., 6 - 2017/18 рр.

На наступному етапі нашого дослідження використано виміряні значення деяких параметрів довкілля в складі загальної комбінації умов: температуру поверхні ґрунту та вміст органогенів у ґрунтах та оцінили їх вплив у розраховане для сезону 2016/17 рр. значення показника комплексної пристосовуваності *D. antarctica* – ЗЛПП (рис. 14).

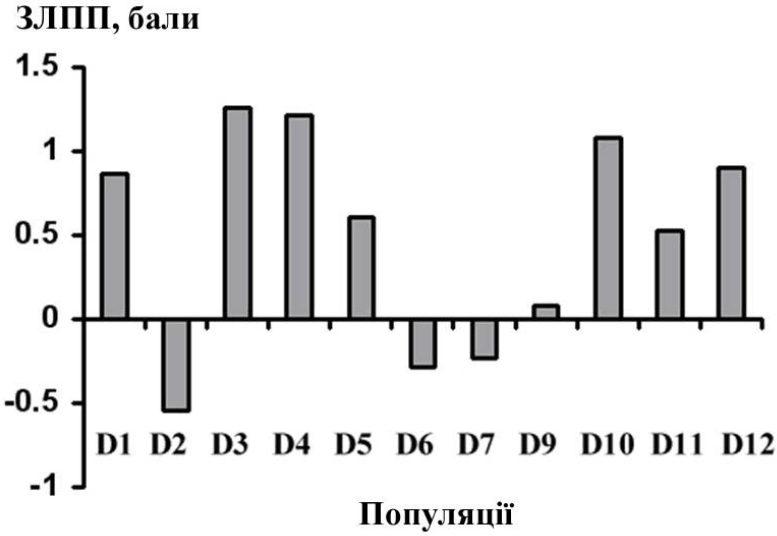

Рис. 14. Зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) для одинадцяти досліджених популяцій *D. antarctica,* о. Галіндез, у сезоні 2017/2018 рр.

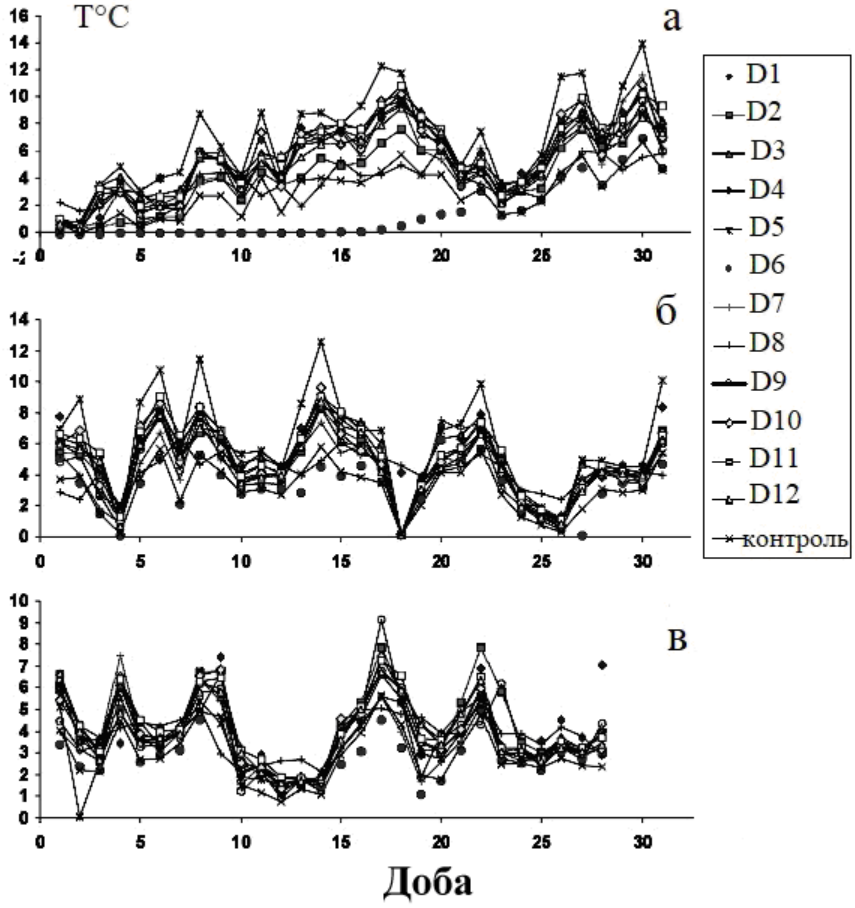

Рис. 15. Середньодобова температура поверхні ґрунту на території дослідних популяцій *D. antarctica* (D1-D12) та контрольній ділянці угруповання торф'янистих мохів (мохове поле Сміта), о. Галіндез: а - грудень 2017 р., б - січень 2018 р., в - лютий 2018 р. (в – маленьке)

Між окремими дослідними популяціями спостерігали значну різницю в умовах зростання за показником середньодобової температури поверхні ґрунту (рис.15, 16а). Деякою гетерогенністю характеризувався також вміст органогенів у ґрунтах з різних досліджених популяцій (рис. 17а).

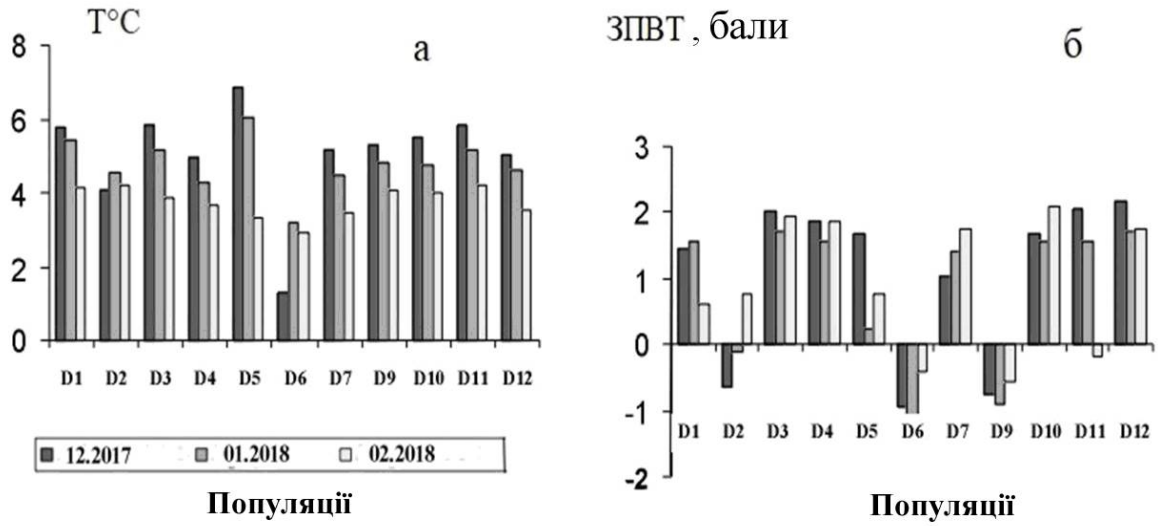

Рис. 16. Середньомісячні температури поверхні ґрунту T°C (а) та зведений показник впливу температури (ЗПВТ) на показники пристосовуваності досліджених популяцій *D. antarctica* T°C (б)

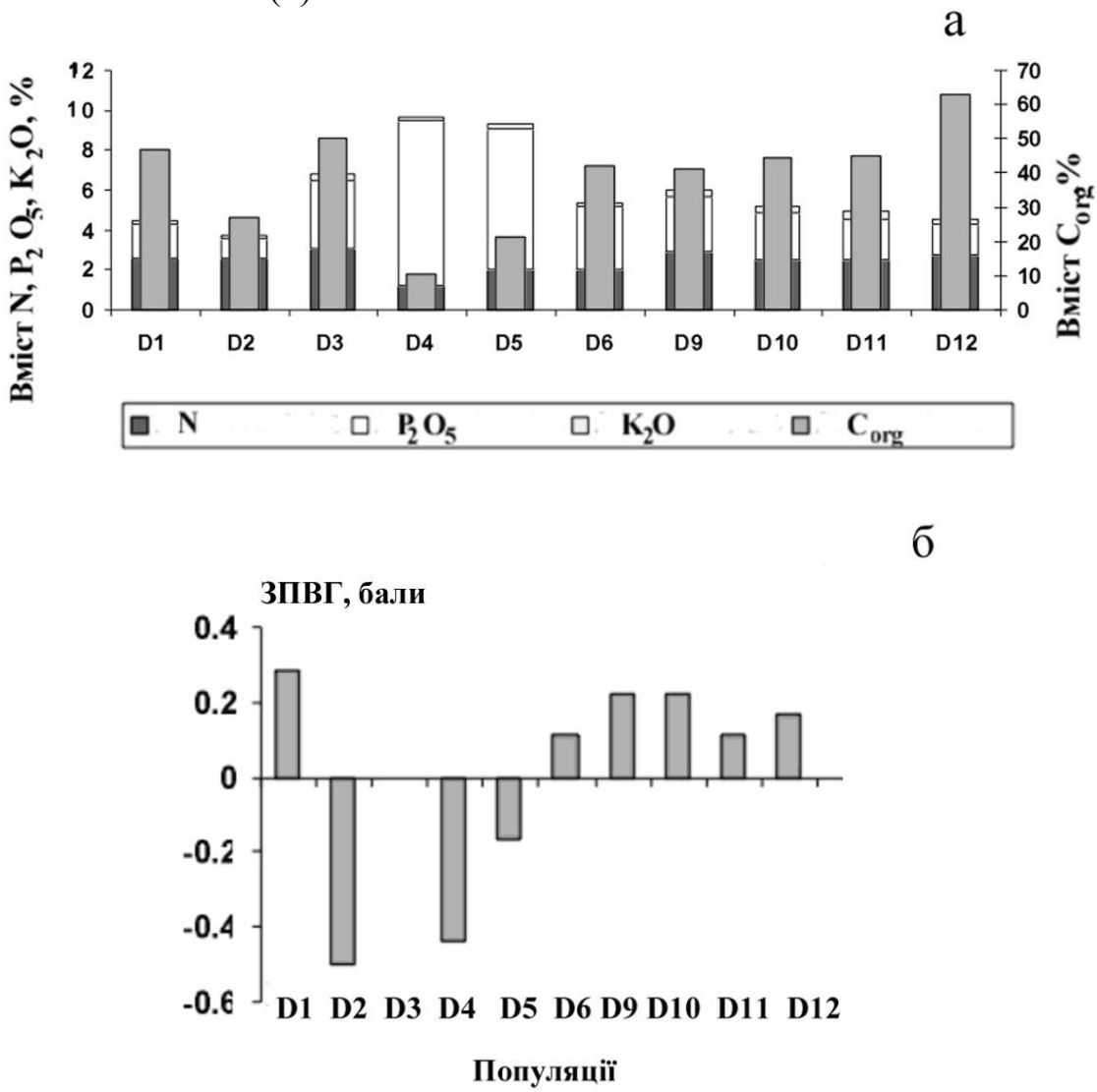

Рис. 17. Вміст органогенів у ґрунті (а) та зведений показник впливу вмісту органогенів у ґрунті на проективне покриття (ЗПВГ) у балах (б) досліджених популяцій *D. antarctica*

На основі пошуку залежностей кожного з досліджених показників пристосовуваності від температури поверхні чи вмісту органогенів у ґрунті розраховано значення зведеного показника впливу температури (ЗПВТ) та зведеного показника впливу вмісту органогенів у ґрунті (ЗПВГ).

Біологічний зміст обох розрахованих зведених показників впливу можна описати так: позитивні їх значення мають популяції, у рослин з яких невеликі/великі зміни у температурі поверхні/вмісті органогенів ґрунту місцезростання супроводжуються невеликими/великими змінами у досліджених показниках пристосовуваності (для відповідної пари популяцій). До групи з негативним показником належать популяції, у рослин з яких невеликі/великі зміни у температурі поверхні/вмісті органогенів ґрунту місцезростання супроводжуються великими/невеликими змінами у всіх досліджених показниках пристосовуваності (для ЗПВТ)/проективному покритті (для ЗПВГ) для відповідної пари популяцій.

Негативний варіант є більш складним, тому що містить дві підгрупи з протилежною реакцією на зміни, тож треба індивідуально аналізувати до якої з них належить та чи інша популяція. Наприклад, у популяції D2 з ЗПВТ близьким до 0 та негативним ЗПВГ, найбільший внесок у знак ЗПВТ та ЗПВГ просторові різниці температури та складу органогенів ґрунтів здійснюють на просторові різниці у проективному покритті D2 по відношенню до інших популяцій.

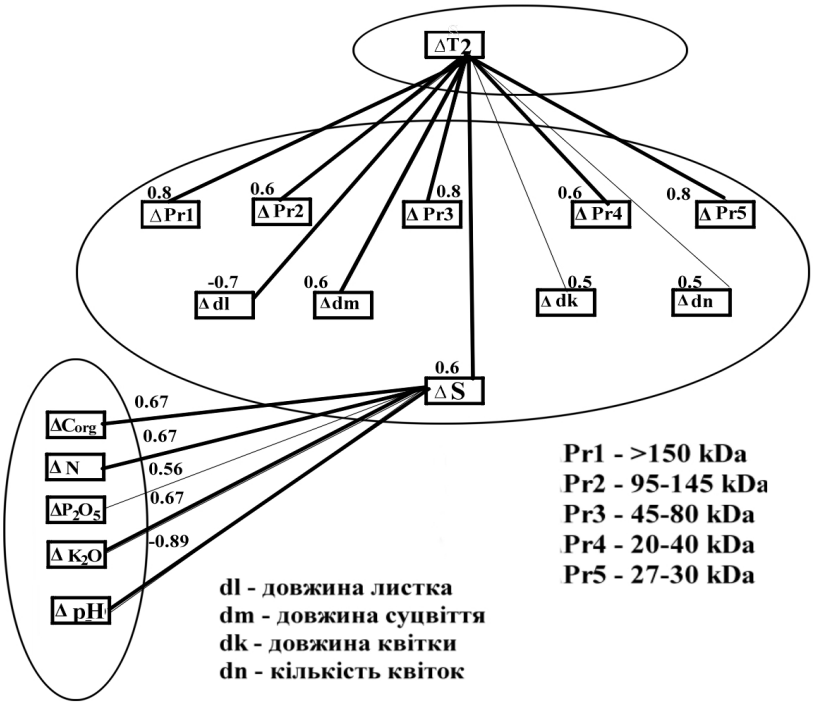

Рис. 18. Вплив температури виражений у ЗПВТ та складу органогенів виражений у ЗПВГ на показники пристосовуваності на прикладі популяції D1 у січні місяці 2018 р. (T_2), dl-dn – біометричні показники, Pr1-5 фракції білків відповідних груп за масою

Результати дослідження внесків ЗПВТ та ЗПВГ у ЗЛПП наведено у таблиці 4.

Таблиця 4

Внески у зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) зведеного показника впливу температури поверхні ґрунту (ЗПВТ) та зведеного показника впливу органогенів ґрунтів (ЗПВГ)

Пари наборів показників	n	R^2	$F_{1,n-2}$	$F_{1,n-2}$ (α=0.05)	R
ЗЛПП-$ЗПВТ_1$	11	0.6778	18.94	5.12	0.823
ЗЛПП-$ЗПВТ_2$	11	0.4989	8.96	5.12	0.708
ЗЛПП-$ЗПВТ_3$	11	0.2978	3.81	5.12	0.55
ЗЛПП-$ЗПВТ_c$	11	0.585	12.636	5.12	0.765
ЗЛПП-ЗПВГ	10	0.0384	0.320	5.32	0.196
ЗЛПП-$ЗПВТ_cГ$	10	0.8405	42.160	5.32	0.917

Позначення, використані у табл. 4: $ЗПВТ_1$ - зведений показник впливу температури поверхні ґрунту у грудні 2017 р., $ЗПВТ_2$ - у січні 2018 р., $ЗПВТ_3$ - у лютому 2018 р.; $ЗПВТ_c$=($ЗПВТ_1$+$ЗПВТ_2$+$ЗПВТ_3$)/3, ЗПВГ - зведений показник впливу вмісту органогенів ґрунтів, $ЗПВТ_cГ$=$ЗПВТ_c$+ЗПВГ, n - кількість досліджених популяцій, R^2 - квадрат коефіцієнта кореляції, $F_{1,n-2}$ - значення критеріальної статистики, $F_{1,n-2}$ (α=0.05) - верхня 5% межа F-розподілу, R - коефіцієнт кореляції, еквівалентний внеску відповідного показника.

Аналіз даних, наведених у табл. 4 вказує, що найбільший внесок (близько 80%) чиннику температури поверхні ґрунту у ЗЛПП популяцій *D. antarctica* о. Галіндез має місце в грудні 2017 р. ($ЗПВТ_1$). У січні 2018 р. ($ЗПВТ_2$) - 70%, у лютому 2018 р. ($ЗПВТ_3$) значення внеску не було достовірним. Середнє значення зведеного показника впливу температури протягом літніх місяців антарктичного сезону - $ЗПВТ_c$ складало 76%. Внесок ЗПВГ у ЗЛПП не був значущим (близько 20%). Проте сумарний внесок ЗПВГ з $ЗПВТ_c$-$ЗПВТ_cГ$ збільшився до близько 90%. Слід зауважити, що в цьому дослідженні не було враховано впливів вологості, засоленості та інших чинників, які можуть або збільшити, або зменшити внесок $ЗПВТ_cГ$ у ЗЛПП.

Комплексна адаптивність *D. antarctica* в умовах мікроклонального розмноження. Щучник антарктичний є перспективним об’єктом для біотехнології з огляду на великий адаптивний потенціал та можливість отримання цінних для лікарської галузі речовин, наприклад, описаних флавоноїдів (Navrotska et al, 2019). Проте, використання сировини безпосередньо з Антарктиди з огляду на встановлені природоохоронні обмеження є неможливим. Поруч з цим важливим залишалося з’ясування питання чи в результаті тривалого впливу просторової ізоляції та мікрокліматичних умов представники різних популяцій *D. antarctica* накопичили якісь відміни, які зберігаються у них при перенесенні до іншого середовища. Зважаючи на це, ми проаналізували комплексну адаптивність щучника в умовах штучного культивування в умовах *in vitro*. Як показники пристосовуваності в культурі *in vitro* для рослин одинадцяти генотипів, отриманих з насіння, зібраного з

різних островів архіпелагу Аргентинські о-ви, вивчали довжину листка, вміст захисних білків та вміст флавоноїдів у листках. Визначено також розмір генома рослин (2С ДНК у пг) та ступінь інгібування реакції транскрипції РНК фага Т7 рослинними екстрактами в модельній системі. Враховували також, що рослини деяких генотипів відрізнялись за цитогенетичними показниками.

На основі вивчених параметрів адаптації розрахували зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) для вивчених рослин одинадцяти генотипів.

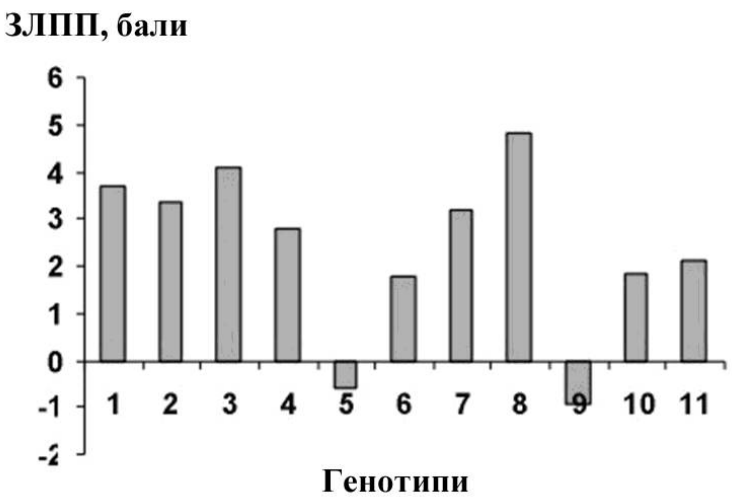

Рис. 19. Зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) для рослин різних генотипів *D. antarctica*, вирощених *in vitro* : 1 – G/D4 – 1, 2 – G/D12-2a, 3 – G/D12-1, 4 – Y62, 5 – Y66, 6 – Y67, 7 - S22, 8 – R35, 9 – W1, 10 – DAR12, 11 – L59

Результати вивчення комплексної адаптивності у рослин *D. antarctica*, отриманих з насіння різних популяцій і культивованих *in vitro,* демонструють індивідуальність відповіді як за показниками окремих досліджених індексів пристосовуваності, так і за зведеним латентним показником пристосовуваності (ЗЛПП). Схема ймовірнісних зв'язків між розміром геному, розмірами листків, вмістом флавоноїдів та ступенем інгібування РНК в модельній системі бактеріофага Т7 у рослин *D. antarctica* за умов стандартизованого вирощування *in vitro* свідчить про індивідуальність тонкої структури ЗЛПП. При цьому, слід підкреслити, що рослини було отримано з насіння різних популяцій, а вирощували їх в однакових умовах. Зокрема, виявлено виразні відміни в розподілі імовірностних зв'язків між більшістю рослин диплоїдних генотипів та рослинами з хромосомним поліморфізмом.

Еколого-адаптаційні особливості *D. antarctica* в природі та досліді. Вивчення низки адаптаційних параметрів дозволяє охарактеризувати комплексну пристосовуваність щучника антарктичного на різних рівнях організації живого. Зокрема, дані молекулярно-генетичного вивчення свідчать, що хоча досліджувані рослини загалом групуються у відповідності до дослідженого регіону, виявлено наявність окремих варіантів генотипів, які можуть співіснувати на близьких чи тих самих територіях Антарктики. Це може свідчити про наявність важливої для адаптації виду генетичної гетерогенності та початок диференціації таксона (видоутворення). Прояви такої диференціації виявлено і на цитогенетичному (хромосомному) рівні. Ще одним механізмом адаптації до екстремальних умов довкілля судинних рослин може бути виявлена мінливість хромосомного набору,

поліплоїдизація чи анеуплоїдизація. Вказані механізми, загалом, відомі для інших рослин-екстремофілів (Rosato et al., 1998; Plowman & Bougourd, 1994; Кунах, 2010; 2011).

Розвиток макрогаметофіту в *D. antarctica* виявився винятково стійким до впливу факторів довкілля. Не виявлено порушень в розвитку жіночого гаметофіту та апоміксису, що могли б бути відповідальні за вищевказану цитогенетичну мінливість, або специфічних адаптаційних механізмів, що відрізняли б *D. antarctica* від іншого виду *D. beringensis* з Камчатки. Лімітуючим фактором для *D. antarctica* можуть виступати низькі температури у вегетаційний сезон, що викликають вищу дефектність пилку *D. antarctica* у порівнянні з популяціями *D. beringensis*.

Показано значну різницю умов існування та стану популяцій *D. antarctica* в умовах двох віддалених на 400 км з півночі на південь оаз Поінт Томаса, о. Кінг-Джордж та архіпелагу Аргентинські о-ви. Відзначено великі площі, які займає рослинність загалом та угруповання *D. antarctica* – формація антарктичної трав'янистої тундри в умовах оази Поінт Томаса, в порівнянні з незначними за площею локалітетами в більш південному регіоні архіпелагу Аргентинські о-ви. Водночас в обох регіонах склад угруповання *D. antarctica* знаходиться в залежності від мікроумов. Проявом цього є низка послідовних колонізаційних зон в екологічному градієнті від краю льодовика до берега океану чи збурення такої зональності внаслідок впливу колоній пінгвінів в районі оази Поінт Томаса. В обох регіонах мікроумови викликають варіації біометричних параметрів рослин, а умови конкретного сезону сильно впливають на відсоток пре-генеративних рослин в популяціях.

Вивчення ініціальних ґрунтів обох регіонів Морської Антарктики продемонструвало залежність їх розвитку від площ та чисельності популяцій *D. antarctica.* Це демонструє екологічну роль цього злаку у формуванні наземних екосистем. Описані еколого-адаптаційні характеристики мають велике значення, як вихідний матеріал для налагодження моніторингу популяцій *D. antarctica* та пов'язаних з ним угруповань в регіоні.

Детальний опис використання птахами *D. antarctica* та інших компонентів рослинності дозволяє окреслити головний вектор вегетативного розмноження та перенесення рослин, а також пояснити виявлене за результатами молекулярно-генетичного дослідження співіснування генетично відмінних форм в межах одного регіону.

На основі вивчення динаміки *D. antarctica* модельного о. Галіндез підтверджено реакцію цієї рослини на кліматичні коливання в регіоні, що зумовлює можливість використання *D. antarctica* як індикатора кліматичних змін. Дані щодо антропогенного впливу та низький відсоток територій, які мають особливу охорону, зумовлюють необхідність постійного моніторингу та створення особливо охоронюваної антарктичної території (ASPA).

Зважаючи на те, що наші дослідження, а також праці інших дослідників не дали інформації про виключні чи специфічні адаптаційні шляхи в *D. antarctica*, ми звернули увагу на механізми взаємодії відомих адаптаційних реакцій в процесі формування поточної пристосовуваності дослідженого об'єкту. Розроблено

алгоритм оцінки комплексної пристосовуваності на базі вирахування її показника – зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП). Цей показник визначається на основі врахування взаємовідносин окремих параметрів адаптивності. Виявилося, що він є індивідуальним в досліджених популяціях в природі, не залежить від географічних відстаней, а лише відображає різницю умов. У частини досліджених популяцій ЗЛПП мав позитивні значення. Це свідчить про те, що для цих популяцій всі показники пристосовуваності, які визначають значення ЗЛПП, мають тенденцію збільшуватися синхронно. Інші ж досліджені популяції мають негативні значення ЗЛПП. Це означає, що збільшення кожного показника пристосовуваності для цих популяцій асоційоване зі зменшенням одного чи всіх інших показників.

ЗЛПП описує сумарний вплив умов довкілля на основі виміряних параметрів адаптивності в рослин даної популяції. Зважаючи на це ЗЛПП, як і окремі параметри адаптивності, реагує на умови кожного конкретного сезону, що призводить до міжрічних коливань, які подібні до коливань метеорологічних показників. Зважаючи на це, ЗЛПП може бути важливим показником адаптованості для застосування у моніторингу в динаміці антарктичних сезонів.

Знайдено зв’язок між деякими факторами довкілля та комплексною пристосовуваністю безпосередньо у мікроумовах кожної конкретної популяції. Зокрема, виявлено роль впливу температури поверхні ґрунту у ЗЛПП досліджених популяцій *D. antarctica* в сезоні 2017/18 рр. Вплив температури характеризувався як позитивними, так і негативними внесками. Показник вмісту органогенів у ґрунті мав достовірний вплив лише сумарно з фактором температури.

Вивчення ЗЛПП за розміром генома, довжиною листка, частками деяких основних і захисних білків, вмістом флавоноїдів та антивірусною активністю екстрактів листків для рослин *D. antarctica* одинадцяти різних генотипів за стандартних умов мікроклонального вирощування також показало його індивідуальність. Така унікальність, імовірно пов’язана зі збереженням вихідної генетичної інформації у отриманих з насіння рослин, а також впливом параметра розміру генома в рослин *D. antarctica*.

ВИСНОВКИ

На основі аналізу еколого-адаптаційних особливостей *Deschampsia antarctica* вперше сформульовано концепцію взаємодії низки адаптаційних механізмів на різних рівнях організації в процесі забезпечення існування судинних рослин в екстремальних умовах Антарктики за глобальних змін. *D. antarctica* характеризується набором адаптацій на різних рівнях організації, а також має екологічні зв’язки з іншими організмами, зокрема морськими птахами. Стан усієї метапопуляції *D. antarctica* конкретного регіону перебуває в залежності від глобальних змін. Натомість комплексна пристосовуваність кожної конкретної популяції формується у відповідності до мікроумов її зростання, а її динаміка також реагує на зміни кліматичних умов сезону.

1. Загальна генетична гетерогенність, визначена за даними *RAPD*-аналізу, свідчить про наявність 2 відокремлених груп (кластерів на дендрограмі) рослин відповідно до широтного градієнту, в той час як результати аналізу *ITS1–2* рДНК показали наявність окремих форм *D. antarctica* (імовірно, початок видоутворення), які можуть походити з віддалених регіонів, проте внаслідок поширення поєднуються в сучасних антарктичних популяціях.
2. Встановлено, що більшість вивчених рослин *D. antarctica* в районі архіпелагу Аргентинських островів є диплоїдними (2n=26), виявлено також наявність міксоплоїдних рослин, як з модальним диплоїдним, так і з триплоїдним числом хромосом (2n=36-39), а також рослин з додатковими В-хромосомами (2n=26+0-3B), що свідчить про появу нових, очевидно, більш адаптованих форм дослідженого виду в умовах краю ареалу.
3. Не виявлено порушень у розвитку жіночого гаметофіту та апоміксису, що могли б бути відповідальні за цитогенетичну мінливість. Натомість зафіксовано велику частку дефектного пилку. Зважаючи на це, виявлена хромосомна гетерогенність, імовірно, доповнює картину початку видоутворення всередині таксону *D. antarctica* та сприяє адаптації виду.
4. Виявлено, що сприятливість умов існування вищих судинних рослин в регіоні залежить не тільки від широтного положення (відчутно сприятливіші умови в більш північному регіоні), але і від біотопу кожного конкретного місцезростання (висоти та експозиції схилу, наявності захищених від вітру щілин тощо). В залежності від цього змінюються чисельність, проективне покриття та віковий спектр кожної конкретної популяції.
5. В умовах більшої чисельності та площі покриття угруповань *D. antarctica* в районі оази Поінт Томаса сформувалися більш розвинені ґрунти (профіль до 40 см, N 0,03-0,13%, P 0,1-0,6%, C 0,1-2,9%) у порівнянні з районом Аргентинських островів (профіль 3-16 см, N 2,8-4,7%, P 0,8-9,7%, C 8,15-29,6%). Виявлений ефект концентрування деяких важких металів (Cd 0,6-29,8 мг/кг; Pb 3,1-1760 мг/кг) в умовах Аргентинських островів у порівнянні з островом Кінг-Джордж (Cd 0,3-1,1 мг/кг; Pb 3,7-27,2 мг/кг) створює більш екстремальне середовище існування для рослин у першому регіоні.
6. Доведено постійне використання домініканським мартином щучника в якості матеріалу для гнізд (7-42% гніздового матеріалу) в умовах району Аргентинських островів. Поширення *D. antarctica* природними векторами, такими як домініканський мартин, може сприяти адаптації до різних умов та освоєння нових регіонів Антарктики.
7. Встановлено зменшення чисельності дослідної метапопуляції *D. antarctica* о. Галіндез у відповідь на зниження темпів та стабілізацію потепління в регіоні. Це свідчить про можливість використання *D. antarctica* як індикатора кліматичних флуктуацій в регіоні.
8. Доведено, що значний вплив на популяції *D. antarctica* та пов'язані з видом наземні угруповання становить зведення нових споруд та розвиток інфраструктури станції «Академік Вернадський». Наразі, антропогенним впливом охоплено близько 5% о. Галіндез. Зафіксовано також появу нових популяцій в місцях, захищених

станційними спорудами. Запропоновано механізм охорони місцезростань судинних рослин шляхом створення Антарктичного району особливої охорони.
9. У динаміці умов зростання 6 літніх антарктичних сезонів описано взаємодію між різними адаптивними механізмами в ході формування комплексної пристосовуваності *D. antarctica.* Показано індивідуальність її тренду для дослідних популяцій, що виражається в різниці значень зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП). Встановлено зв'язок такої індивідуальності з мікроумовами та додатковим впливом макрокліматичних умов кожного сезону.
10. Виявлено внесок фактору температури приземного шару грунту у ЗЛПП досліджених популяцій *D. antarctica* в сезоні 2017/2018 (ЗПВТ грудня – R=0,82; ЗПВТ січня - R =0,7, ЗПВТ лютого - R=0,55). Показник вмісту органогенів у ґрунті, натомість, має достовірний вплив лише сумарно з фактором температури (R =0.917).
11. Показано індивідуальний характер комплексної адаптивності окремих генотипів рослин *D. antarctica*, одержаних з насіння з природи за мікроклонального розмноження і подальшого вирощування в умовах *in vitro*. Це проявляється в індивідуальності параметра комплексної пристосовуваності і може свідчити про зберігання в клонових поколіннях *D. antarctica* частини набутих в процесі тривалого існування в природі адаптаційних властивостей.

ПУБЛІКАЦІЇ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Розділи у монографіях

1. Abakumov EV, **Parnikoza IYu**, Vlasov DYu, Lupachev AV (2015). Biogenic–Abiogenic Interaction in Antarctic Ornithogenic Soils. In: OV Frank-Kamenetskaya, EG Panova, DYu Vlasov (Eds.), *Biogenic-Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems Part of the series Lecture Notes in Earth System Sciences*. Switzerland: Springer International Publishing; 2015, p. 237–248.

Статті у наукових фахових журналах

2. **Parnikoza IYu**, Miryuta NYu, Maidanyuk DN, Loparev SA, Korsun SG, Budzanivska IG, et al. Habitat and leaf cytogenetic characteristics of *Deschampsia antarctica* Desv. in maritime Antarctic. Polar Science. 2007; 1: 121–127.
3. **Parnikoza I**, Maidanuk D, Kozeretska I. Are *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. migratory relicts? Цитология и генетика. 2007; 41(4): 36–40.
4. **Parnikoza I**, Inozemtseva D, Tyshenko O, Mustafa O, Kozeretska I. Antarctic herb tundra colonization zones in the context of ecological gradient of glacial retreat. Український ботанічний журнал. 2008; 65(4): 504–511.
5. Parnikoza I, Kozeretska O, Kozeretska I. Is a Translocation of Indigenous Plant Material Successful in the Maritime Antarctic? Polarforshung. 2008; 78(1–2): 25 – 27.

6. **Parnikoza I**, Convey P, Dykyy I, Trokhymets V, Milinevsky G, Inozemtseva D, et al. Current status of the Antarctic herb tundra formation in the Central Argentine Islands. Global Change Biology. 2009; 5: 1685–1693.
7. **Парнікоза І**, Смикла Є, Козерецька І, Кунах В. Особливості антарктичної трав`янистої тундри в умовах двох різних екологічних градієнтів. Вісник Українського товариства генетиків та селекціонерів. 2009; 7(2): 218–226.
8. Kozeretska I, **Parnikoza I,** Mustafa O, Tyschenko O, Korsun S, Convey P. Development of Antarctic herb tundra vegetation near Arctowski station, King George Island. Polar Science. 2010; 3: 254–261.
9. Volkov R , Kozeretska I, Kyryachenko S, Andreev I, Maidanyuk D, **Parnikoza I, et al.** Molecular evolution and variability of *ITS1-ITS2* in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the maritime Antarctic. Polar Science. 2010; 4: 469–478.
10. Andreev I, Spiridonova E, Kyryachenko S, **Parnikoza I**, Maidanyuk D, Volkov R, et al. Population-genetic analysis of *Deschampsia antarctica* from two regions of maritime Antarctica. Moscow University Biological Sciences Bulletin. 2010; 65(4)*:* 208–210.
11. **Parnikoza I**, Kozeretska I, Kunakh V. Vascular plants of the maritime Antarctic: Origin and Adaptation. American Journal of Plant Sciences. 2011; 2: 381–395.
12. **Parnikoza I**, Korsun S, Kozeretska I, Kunakh V. Discussion Note on Soil Development under the Influence of Terrestrial Vegetation at two Distant Regions of the maritime Antarctic. Polarforschung. 2011; 80(3): 181–185. http://epic.awi.de/30008/
13. **Parnikoza I**, Loro P, Miryuta N, Kunakh V, Kozeretska I. The influence of some Environmental factors on Cytological and Biometric parameters and Chlorophyll content of *Deschampsia antarctica* Desv. in maritime Antarctic. Cytology and Genetics. 2011; 45(3):170–176.
14. Загричук О, Дробик Н, Козерецька І , **Парнікоза І,** Кунах В. Введення в культуру *in vitro Deschampsia antarcica* Desv. (Poaceae) з двох районів Прибережної Антарктики. Український антарктичний журнал. 2012; 10–11: 289–295.
15. **Parnikoza I,** Dykyy I, Ivanets V, Kozeretska I, Kunakh V, Rozhok A, et al. Use of *Deschampsia antarctica* for nest building by the kelp gull in the Argentine Island area (maritime Antarctica). Polar Biology. 2012; 35(11): 1753–1758. https://doi.org/ 10.1007/s00300-012-1212-5.
16. **Parnikoza I**, Kozeretska I, Andreev M, Kunakh V. *Deschampsia antarctica* Desv. in the maritime Antarctic: exclusiveness or long-term adaptive strategies? Український ботанічний журнал. 2013; 70(5): 614–623.
17. **Парникоза И**, Абакумов Е, Дикий И, Пилипенко Д, Швидун П, Козерецкая И, и др. Влияние птиц на пространственное распределение *Deschampsia antarctica* Desv. острова Галиндез (Аргентинские острова, прибрежная Антарктика). Вестник Санкт-Петербургского Университета. 2015; 3(1): 78–97.
18. **Parnikoza I,** Miryuta N, Ozheredova I, Kozeretska I, Smykla J, Kunakh V, et al. Comparative analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. population adaptability in the

natural environment of the Admiralty Bay region (King George Island, maritime Antarctic). Polar Biology. 2015; 38(9): 1401–1411.

19. Мірюта Н, **Парнікоза І**, Швидун П, Мирюта Г, Пороннік О, Козерецька І, Кунах В. Порівняльний аналіз зведеного латентного показника пристосовуваності популяцій *Deschampsia antarctica* Desv. в районі острова Галіндез протягом трьох сезонів. Український антарктичний журнал. 2015; 14: 143–157.
20. Ozheredova I, **Parnikoza I**, Poronnik O, Kozeretska I, Demidov S, Kunakh V. Mechanisms of Antarctic Vascular Plant Adaptation to Abiotic Environmental Factors. Cytology and Genetics. 2015; 49(2): 139–145.
21. Мірюта Н, Пороннік О, **Парнікоза І**, Грахов В, Мирюта Г, Козуб Н, Созинов І, Кунах В. Збереження унікальності за комплексною пристосовуваністю різних генотипів *Deschampsia antarctica* Desv. в умовах стандартизованого вирощування рослин *in vitro*. Український антарктичний журнал. 2016; 15: 60–80.
22. Yudakova O, Tyrnov V, Kunakh V, Kozeretska I, **Parnikoza I.** Adaptation of the Seed Reproduction System to Conditions of maritime Antarctic in *Deschampsia antarctica* É. Desv. Russian Journal of Developmental Biology. 2016; 47(3): 138–146.
23. Loisel J, Yu Z, Beilman DW., Kaiser K, **Parnikoza I.** Peatland Ecosystem Processes in the maritime Antarctic During Warm Climates. Scientific Reports. 2017; 7: 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-017-12479-0.
24. Halıcı MG., Güllü M, **Parnikoza I.** *Sagediopsis bayozturkii sp. nov.* on the lichen *Acarospora macrocyclos* from Antarctica with a key to the known species of the genus (Ascomycota, Adelococcaceae). Polar Record. 2017; 53(3): 271–275. https://doi.org/10.1017/S0032247417000043.
25. **Parnikoza I**, Abakumov E, Korsun S, Klymenko I, Netsyk M, Kudinova A, et al. Soils of the Argentine Islands, Antarctica: Diversity and Characteristics. Polarforschung. 2017; 86(2): 83–96. https://doi.org/10.2312/polarforschung.86.2.83.
26. Navrotska D, Andreev I, **Parnikoza I**, Spiridonova K, Poronnik O, Miryuta N, et al. Comprehensive characterization of cultivated *in vitro Deschampsia antarctica* É. Desv. plants with different chromosome numbers. Cytology and Genetics. 2017; 51(6): 422–431.
27. Рабоконь А, Демкович А, Пірко Я, Андрєєв І, **Парнікоза, І**, та ін. Поліморфізм довжини інтронів генів β-тубуліну у *Deschampsia antarctica* É. Desv. з Морської Антарктики. Фактори експериментальної еволюції організмів. 2017; 20: 104–108.
28. Мірюта Н, **Парнікоза І**, Пороннік, О, Мирюта Г, Кунах В. Рослини *Deschampsia antarctica* É. Desv. з різним числом хромосом в умовах вирощування *in vitro*. Довжина листків та вміст флаваноїдів в культурі *in vitro* та природі. Фактори експериментальної еволюції організмів. 2017; 20: 293–298.
29. Мірюта Н, **Парнікоза І**, Олійник М, Сметана Є, Мирюта Г, Пороннік О, та ін. П'ятирічна динаміка зведеного латентного показника пристосовуваності популяцій *Deschampsia antarctica* (Poaceae) острова Галіндез (Аргентинські острови, Морська Антарктика). Український антарктичний журнал. 2017; 16: 129–142.

30. **Parnikoza I,** Rozhok A, Convey P, Veselski M, Esefeld J, Ochyra R, et al. Spread of Antarctic vegetation by the kelp gull: comparison of two maritime Antarctic regions. Polar Biology. 2018; 41(6): 1143–1155. https://doi.org/10.1007/s00300-018-2274-9.
31. Navrotska D, Andreev I, Betekhtin A, Rojek M, **Parnikoza I**, Myryuta G, et al. Assessment of the molecular cytogenetic, morphometric and biochemical parameters of *Deschampsia antarctica* from its southern range limit in maritime Antarctic. Polish Polar Research. 2018; 39(4): 525–548.

Матеріали і тези доповідей

32. **Parnikoza I**, Mustafa O, Kozeretska I. Antarctic herb tundra colonization zones on Arctowski ice-free territory. Poster presented on SCAR/IASC IPY Open Science Conference; St. Petersburg: Russia; 2008 July 8–11.
33. **Parnikoza I**, Mustafa O, Kozeretska I. Antarctic herb tundra colonization zones in the context of an ecological gradient of glacial retreat. 23. Internationale Polartatung der DGR; Germany: Münster; 2008 March 09-14.
34. Kozeretska I, **Parnikoza I**, Korsun S. Human impact evaluation on Antarctic herb tundra formation of Arctowski ice-free area. International Antarctic Conference IAC 2008. Ukraine in Antarctica, National Priorities and Global Integration; Ukraine: Kyiv; 2008 May 23-25.
35. **Parnikoza I**, Kozeretska I, Denis E, Loro P. Current state of Antarctic herb tundra formation of Argentine Islands and nearest archipelago. International Antarctic Conference IAC 2008 Ukraine in Antarctica – National Priorities and Global Integration; Ukraine: Kyiv; 2008, May 23-25.
36. **Parnikoza I**, Dykiy I, Trokhymets V, Kozeretska I. *Larus dominicanus*: a gardener of maritime Antarctic? International Antarctic Conference IAC 2009 International Polar Year in Ukraine: results and horizons; Ukraine: Kharkiv; 2009 May 22-24.
37. **Parnikoza I**, Trokhymets V, Smykla J, Kunakh V, Kozeretska I. Comparative study on utilization of vascular plants by Antarctic birds. Electronic Conference on Interactions between Antarctic Life and Environmental Factors, IPY-related Research Brno. Structure and function of Antarctic Terrestrial ecosystem (pp. 43 – 47). Book of Abstracts and Contributed Papers; Brno; 2009 March 09-14.
38. **Parnikoza I**, Dyyky I, Kozeretska I, Tyschenko O, Kunakh V. Plant reactions to climate change as indicators of warming in maritime Antarctica. Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках. Матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 75-річчю заснування Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України; Київ; 2010 вересень 15–17.
39. **Parnikoza I**, Smykla J, Kozeretska I., Kunakh V. Characteristics of the Antarctic herb tundra along two ecological gradients. Terra Nostra. 24. Internationale Polartagung der Deutschen Gesellschaft für Polarforschung, Austria: Obergurgl; 2010 September 6-10.
40. Korsun S, Kozeretska I, **Parnikoza I.** The Influence of Natural and Anthropogenic Agents on the Chemical Composition of soils in the Maritime Antarctic. Terra Nostra. 24. Internationale Polartagung der Deutschen Gesellschaft für Polarforschung Austria: Obergurgl; 2010 September 6-10

41. **Parnikoza I**, Kozeretska I, Andreev I, Kunakh V. Terrestrial vegatation analysys on the Argentine Islands Archipelago. Terra Nostra. 24. Internationale Polartagung der Deutschen Gesellschaft für Polarforschung; Austria: Obergurgl; 2010 September 6-10.
42. Загричук О, Дробик Н, Козерецька І, **Парнікоза І**, Кунах, В. Введення в культуру *in vitro Deschampsia antarctica* з двох районів Прибережної Антарктики. Антарктика і глобальні системи землі: нові виклики та перспективи. V Міжнародна Антарктична конференція; Україна: Київ; 2011 травень 17–19.
43. Андрєєв І, **Парнікоза І**, Спірідонова К, Козерецька І, Кунах В. Молекулярно-генетичні маркери в дослідженнях *Deschampsia antarctica* Desv. у прибережній Антарктиці. Інтернаціоналізація досліджень в Антарктиці – шлях до духовної єдності людства. VI Міжнародна Антарктична конференція; Україна: Київ; 2013 травень 15–17.
44. **Parnikoza I**, Ozeredova I, Miryuta N, Kozeretska I, Smykla J, Kunakh V. Comparative analysis of different parameters of *Deschampsia antarctica* population success in one polar season. Reports on Polar and Marine Research. Changing Polar Regions. 25th International Congress on Polar Research; Germany: Hamburg; 2013 March 17–22.
45. **Parnikoza I**, Pishnyak D, Miryuta N, Poronnik O, Miryuta A, Shvydun P, et al. Monitoring of the state of terrestrial ecosystems in Argentine Islands area in terms of climate change and human impact. Antarctic research: new horizons and priorities. VII International Antarctic Conference; Ukraine: Kyiv; 2015 May 12-14.
46. **Parnikoza I**, Hadwiczak M, Barcikowski M, Stempniewicz L. Arctic and Antarctic large white-headed gull species nest materials - similarity across the globe. 26th International Congress on Polar Research: High latitudes and high mountains: driver of or driven by global change? German Society for Polar Research; Germany: Munich; 2015 September 6–11.
47. Yu Z, Beilman D, Loisel J, Stelling J, Xia Z, **Parnikoza I.** Solar heating, microclimate, and the formation of peat-accumulating ecosystems in Antarctica. XXXIV SCAR; Indonesia: Kuala Lumpur; 2016 August 20-30.
48. Sarikaya A, **Parnikoza I.** Determination the timing of deglaciation of the Galindez Island in the Argentine Islands of Antarctic Peninsula via cosmogenic exposure dating of erratic boulders. Polar Arctic and Antarctic Science workshop; Turkey: Istanbul; 2017 April 12–13.
49. Poronnik O, Miryuta N, **Parnikoza I,** Myryuta A, Kunakh V. *Deschampsia antarctica* É. Desv. *in vitro* as a model for bilogical investigations VIII International Antarctic Conference; Kyiv, Ukraine; 2017 May 16–18.
50. **Parnikoza I**, Berezkina A, Kozeretska I, Kunakh V. Vegetation mapping on the model Galindez Island as the basis for study of Antarctic terrestrial vegetation dynamics. 27th International Polar Conference Germany: Rostock; 2018 March 25-29.
51. **Parnikoza I**, Berezkina A, Dykyi Ye. Current human impact and proposed conservation measures in the area of the Ukrainian Antarctic Station Akademik Vernadsky. Proceedings of the III International scientific and practical conference; Belarus: Minsk; 2018 September 17–19.

АНОТАЦІЯ

Парнікоза І.Ю. Екологічні механізми адаптації щучника антарктичного (*Deschampsia antarctica* É. Desv.) за зміни кліматичних умов Антарктики. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – Екологія. – Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, 2019.

Дисертація присвячена екологічній характеристиці та вивченню адаптаційних механізмів існування судинних рослин в Антарктиці в умовах глобальних кліматичних змін на прикладі унікальної судинної рослини - щучника антарктичного (*Deschampsia antarctica)*. Виявлено генетичні варіанти та хромосомні форми *D. antarctica,* які можуть співіснувати на близьких чи тих самих територіях Антарктики*,* що можуть нести адаптивний ефект. Показано високу стійкість насіннєвих зачатків *D. antarctica,* відсутність ознак апоміксису та великий відсоток стерильного пилку. Виявлено більшу площу покриття та чисельність популяцій *D. antarctica* та*,* відповідно, більш розвинені ґрунти в оазі Поінт Томас (о. Кінг-Джордж) у порівнянні з віддаленим на 400 км на південь районом Аргентинських островів. Поширення домініканським мартином, може забезпечувати освоєння *D. antarctica* нових регіонів. Підтверджено придатність *D. antarctica* та пов'язаних з ними наземних рослинних угруповань, в якості індикаторів кліматичних коливань у Антарктиці. З метою охорони популяцій *D. antarctica*, необхідно проводити моніторинг та створити Антарктичну особливо охоронювану територію. Вивчення динаміки адаптаційних показників шести моніторингових популяцій *D. antarctica* о. Галіндез показало індивідуальний та коливальний характер тренду показника комплексної пристосовуваності, подібний до коливань метеорологічних показників. Показано достовірний внесок чинника температури поверхні ґрунту у комплексну пристосовуваність *D. antarctica*. Показник комплексної пристосовуваності в рослин різних генотипів, які вирощували *in vitro* є унікальним, що свідчить про можливість генетичного закріплення та створює значні перспективи для біотехнології.

Ключові слова: *Deschampsia antarctica*, Антарктика, комплексна пристосовуваність, кліматичні зміни.

АННОТАЦИЯ

Парникоза И.Ю. Экологические механизмы адаптации щучки антарктической (*Deschampsia antarctica* É. Desv.) при изменении климатических условий Антарктики. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.16 – Экология. – Киевский национальний университет имени Тараса Шевченко, Киев, 2019.

Диссертация посвящена экологической характеристике и изучению адаптационных механизмов существования сосудистых растений в Антарктике в условиях глобальных климатических изменений на примере уникального сосудистого растения - щучки антарктической (*Deschampsia antarctica*). Обнаружены генетические варианты и хромосомные формы *D. antarctica*, которые могут сосуществовать на близких или тех же территориях Антарктики и иметь адаптивный потенциал. Выявлена высокая устойчивость семенных зачатков *D. antarctica*, отсутствие признаков апомиксиса и большой процент стерильной пыльцы. Выявлены большая площадь покрытия и численность популяций *D. antarctica* и, соответственно, более развитые почвы в оазисе Поинт Томас (о. Кинг-Джордж) по сравнению с удаленным на 400 км на юг районом Аргентинских островов. Распространение доминиканской чайкой, может обеспечивать освоение *D. antarctica* новых регионов. Подтверждена пригодность *D. antarctica* и связанных с ней наземных растительных сообществ, в качестве индикаторов климатических колебаний в Антарктике. С целью охраны популяций *D. antarctica*, необходимо проводить мониторинг и создать Антарктическую особо охраняемую территорию. Изучение динамики адаптационных показателей шести мониторинговых популяций *D. antarctica* о. Галиндез показало индивидуальный и колебательный характер тренда показателя комплексной приспособляемости, подобный колебаниям метеорологических показателей. Показан значимый вклад фактора температуры поверхности почвы в комплексную приспособляемость *D. antarctica*. Показатель комплексной приспособляемости у растений разных генотипов, которые выращивались *in vitro* является уникальным, что свидетельствует о возможности генетического закрепления и создает значительные перспективы для биотехнологии.

Ключевые слова: *Deschampsia antarctica*, Антарктика, комплексная приспособляемость, климатические изменения.

SUMMARY

Parnikoza I.Yu. Ecological mechanisms of Antarctic hairgrass (*Deschampsia antarctica* É. Desv.) adaptation in Antarctic climate change conditions – Manuscript.

Thesis for Doctor of science degree by speciality 03.00.16 – Ecology. – Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, 2019.

The result of the research was the molecular-genetic characteristic of *D. antarctica* from the two studied regions. Data of general genome variation by *RAPD* study indicate that the based on their geographical location. Despite the low genetic heterogeneity, studied plants belong to two groups which correspond to their long-term isolation in the studied areas of King George Island and the Argentine Islands. All populations of *D. antarctica* from the two studied maritime Antarctic and South American regions were related by the sequence of *ITS1-2* rDNA. It has been shown that genetically distinct plants can coexist in the near or the same areas of the Antarctic, indicating that there are no barriers to cross-breeding between the regions and the distribution of genetically distinct

plants - which may be one of the factors of the success of the plant in the studied conditions.

It was found that most of the sampled *D. antarctica* genotypes had a diploid chromosome set (2n = 26). Nevertheless, it has been discovered and the deviation that in the harsh conditions of the Antarctica can have an adaptive effect or be the result of the influence of extreme conditions on the reproductive process. We also found plants with a mixoploid genotype bearing a triploid modal number (2n = 36-39), and plants of the diploid genotype with additional B-chromosomes (2n = 26 + 0-3B). In mixoploid plants with diploid modal number of chromosomes, besides aneuploidy, cells with tetraploid chromosomal numbers were found. Embryological studies of the female and male reproductive systems showed high resistance of cereal germs to adverse environmental conditions and absence of apomixis. Along with this, the development of pollen is characterized by numerous errors, which result in a large percentage of sterile pollen. The discovery of the distribution and characteristics of *D. antarctica* populations was detected in two distant on 400 km Antarctic regions: the oasis of Point Thomas (King George Island) and the Argentine Islands region. Significant development and coverage area of the populations (3-95%) and presence of a generative renewal of *D. antarctica* at Point Thomas are shown. At the Argentine Islands, the hair grass appears only on elevated areas with smaller cover (1-15%), often as an addition to the groups of carpet mosses and only in some favourable years is characterized by a generative renewal (15-30% of population).

With the presence of advanced vegetation, such as the populations of *D. antarctica*, more developed soils were formed at the oasis of Point Thomas (profile up to 40 cm, N 0,03-0,13%, P 0,1-0,6%, C 0,1-2,9%) in compare with Argentine Islands region (profile up to 3-16 cm, N 2,8-4,7%, P 0,8-9,7%, C 8,15-29,6%). The effects of concentration of trace elements, are shown, which is probably due to lesser soil profiles in the first region (Cd 0,6-29,8 mg/kg; Pb 3,1-1760 mg/kg) in the conditions of the Argentine Islands as compared with the King George Island (Cd 0,3-1,1 mg/kg; Pb 3,7-27,2 mg/kg), creates a more extreme habitat for *D. antarctica* in the first region.

The permanent use of *D. antarctica* by Dominican gull (7-42% of nesting material) was discovered in conditions of the Argentine Islands region. Distribution by natural vectors, such as the Dominican gull, can contribute to the adaptation of *D. antarctica* to different conditions and the colonisation of new Antarctic regions.

The reaction of populations of *D. antarctica* to macro-climatic changes in the region is shown. It is shown that the previously known trend towards increasing of the size of *D. antarctica* populations at the experimental field of the Galindez Island, as reported in 1990, did not maintain. Contrary to that, by 2016 the population has reduced in size and stabilized. Thus, the previous studies on the fitness of Antarctic vascular plants, in particular, *D. antarctica* and associated terrestrial flora groups; and their use as indicators of climatic oscillations in the maritime Antarctic have been confirmed.

In order to protect the populations of *D. antarctica*, it is necessary to set up the monitoring of human-induced impacts on the terrestrial ecosystems. To minimise the impact in accordance to the existing system of the Antarctic Treaty, it is proposed to create a special Antarctic Special Protected Area (ASPA) in the Argentine Islands region.

Throughout six Antarctic seasons of a comprehensive study of the six populations of *D. antarctica* growing on the Galindez Island, the United Quality Latent Index of Adaptability (UQLIA) for these populations was calculated, based on individual coating, biometric parameters, and the amount of protective and retained protein in the seeds. By this parameter, all of the studied populations showed a oscillating trend congruent with the oscillations of meteorological indices.

The temperature fluctuations of the surface layer during December 2017-February 2018 are described for the eleven experimental populations of the hair grass on the Galindez Island. Significant variations in the average daily temperature of the surface layer during the study period are shown between populations, especially in December and January. For the summer months of the Antarctic season, the united temperature influence index (UTII) and the united organogens content in soil impact index (UOCSII) have been calculated. The UTII's reliable impact on UQLIA was demonstrated in December and January, at the time of the greatest temperature variation. UOCSII affects the UQLIA only if combined with UTII.

The complex adaptability index (UQLIA) is assessed according to genome size, leaf length, content of some basic and protective proteins, amount of flavonoids, as well as the antiviral activity of extracts of leaves for *D. antarctica* plants of eleven genotypes under microclonal propagation conditions. The UQLIA index and its subtleness for plants of each genotype indicates the conservation of plants' (derived from natural seeds and grown under standard conditions) individual adaptation abilities to the spectrum meteorological conditions of the marine Antarctica, which enables significant prospects for biotechnology.

Keywords: *Deschampsia antarctica* É. Desv.*, maritime Antarctic, terrestrial plant communities, climate change monitoring, vascular plants complex adaptability*.