

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ МОЛЕКУЛЯРНОЇ БІОЛОГІЇ І ГЕНЕТИКИ НАЦІОНАЛЬНОЇ
АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ПАРНІКОЗА ІВАН ЮРІЙОВИЧ

УДК [574.5(269)]: 582.4(083)

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

03.00.16 – екологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело


_____ І.Ю. Парнікоза

Науковий консультант Кунах В. А., докт. біол. наук, проф., член-кор. НАН
України

Київ – 2019

Президиент Академії наук України
і члени, що склали комісію з
(Резюме І.Ю. Парнікоза)
Заступник директора
з наукової роботи

Коллеж Т.А.



АНОТАЦІЯ

Екологічні механізми адаптації щучника антарктичного (*Deschampsia antarctica* É. Desv.) за зміни кліматичних умов Антарктики. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

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 (разом еколого-адаптаційна характеристика) існування судинних на рослин в Антарктиці в умовах глобальних кліматичних змін на прикладі унікальної антарктичної судинної рослини - щучника антарктичного (*Deschampsia antarctica* É. Desv.) в природних умовах Антарктики та за мікроклонального розмноження і вирощування рослин *in vitro*. Еволюція та особливості адаптації екосистем Антарктики є маловивченими. Наразі в складі антарктичних біогеоценозів поширено лише 2 види аборигенних судинних рослин, одним з яких є *D. antarctica*. Ексклюзивне поширення цього виду в Антарктиці досі не має пояснення, оскільки в Субантарктиці зареєстровано десятки видів вищих рослин. Пошуки якихось унікальних механізмів адаптації цього виду результату поки що не дали (Smith, 2003; Parnikoza et al., 2011; 2015). *D. antarctica* в Антарктиці зростає на межі екологічної толерантності судинних рослин та в умовах, віддалених від оптимальних у Південній Америці. Зважаючи на це, з'ясування механізмів її адаптації є актуальною науковою задачею.

Західна Антарктика стала ареною найбільших за історію метеорологічних спостережень кліматичних змін, що мають вплив на біоту всього регіону. У зв'язку з активізацією туризму (до 40 тис. осіб щорічно відвідують цей регіон) та збільшенням наукової активності значно зросло антропогенне навантаження на природні екосистеми. Усі ці фактори здійснюють відчутний вплив на популяції

судинних рослин регіону. Вивчення впливу цих глобальних змін на різні складові антарктичного біорізноманіття є першочерговою науковою задачею в регіоні. На основі отриманих результатів необхідно здійснювати комплексний моніторинг впливу цих факторів з метою прогнозування ситуації на планеті та розробки заходів охорони екосистем Антарктики. Для цього потрібно дослідити механізми адаптації на різних рівнях організації: молекулярному, хромосомному, організменому, популяційному та екосистемному. Зокрема, вивчити молекулярно-генетичну гетерогенність та можливі механізми її підтримання, наявність адаптацій на цитогенетичному рівні, стійкість систем статевого розмноження. Важливо також проаналізувати особливості поширення та стану популяцій, угруповань за участі *D. antarctica* а та вплив дослідженого виду і його угруповань на процеси ґрунтоутворення. Необхідно також дослідити реакцію метапопуляцій щучника на глобальні впливи – температурні тренди та антропогенний вплив. Окремою задачею є вивчення залежності локальних популяцій від мікроумов та збереження набутої пристосовуваності при переносі до штучного вирощування. Таким чином, необхідно провести комплексну еколого-адаптаційну характеристику *D. antarctica* та вивчити процеси комплексної пристосовуваності судинних рослин в конкретних мікроумовах в динаміці антарктичних сезонів чи за умов штучного вирощування. Такі дослідження повністю відповідають пріоритетам українських та світових антарктичних досліджень, якими є вивчення еволюції антарктичних екосистем, з'ясування впливу на них глобальних кліматичних змін та антропогенного впливу.

Мета дослідження – 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 органічних речовин 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. Використані 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.

Результатом проведених досліджень стала молекулярно-генетична характеристика *D. antarctica* з двох досліджуваних регіонів. Дані загальної характеристики мінливості геному за *RAPD* дослідженням показують, що незважаючи на низьку генетичну гетерогенність, вивчені рослини належать до двох груп що відповідає їх тривалій ізоляції у досліджуваних районах острова Кінг-Джордж та Аргентинських островів. Усі популяції *D. antarctica* з обох досліджених районів Антарктики та Південної Америки за послідовністю *ITS1–2* рДНК виявилися спорідненими. Водночас продемонстровано, що генетично відмінні рослини можуть співіснувати на близьких чи тих самих територіях Антарктики, що свідчить про відсутність бар'єрів для схрещування між регіонами та розповсюдження генетично відмінних рослин – що може бути одним з факторів успіху рослини в досліджуваних умовах.

Виявлено, що більшість рослин досліджених генотипів *D. antarctica* мали диплоїдний хромосомний набір ($2n=26$). Проте, виявлені і відхилення, що в суворих умовах Антарктики можуть мати адаптивний ефект чи бути результатом впливу екстремальних умов на репродуктивний процес. Зокрема, зареєстровані рослини з міксопloidним генотипом з триплоїдним модальним числом ($2n=36-39$) та рослини диплоїдного генотипу з додатковими В-хромосомами ($2n=26+0-3B$). У міксопloidних рослин з диплоїдним модальним числом хромосом зустрічались

окрім анеуплоїдних також клітини з тетраплоїдними хромосомними числами. Ембріологічні дослідження жіночої та чоловічої репродуктивної сфери показали високу стійкість насінневих зачатків до несприятливих умов довкілля та відсутність ознак апоміксису. Поряд з цим, розвиток пилку в екстремальних умовах проходить з чисельними порушеннями, що проявляється у великому відсотку стерильного пилку.

Виявлено відміни поширення та характеристик популяцій *D. antarctica* в двох віддалених один від одного на 400 км регіонах Антарктики: оазі Поїнт Томас (о. Кінг-Джордж) та Аргентинських островах. Показано значний розвиток та площі покриття угруповання (3-95%) та наявність генеративного поновлення *D. antarctica* (5-30%) в умовах оазі Поїнт Томас. В умовах Аргентинських островів щучник трапляється тільки на підвищених ділянках з незначним проективним покриттям (1-15%), найчастіше як додаток до угруповань килимових мохів і лише в окремі сприятливі роки має генеративне поновлення (15-30% популяції).

В умовах більш розвинених угруповань *D. antarctica* в районі оазі Поїнт 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 *D. antarctica* у першому регіоні.

Виявлено постійне використання домініканським мартином щучника (7-42% гніздового матеріалу) в умовах району Аргентинських островів. Поширення природними векторами, такими як домініканський мартин, може сприяти адаптації *D. antarctica* до різних умов та освоєння нових регіонів Антарктики.

Показано реакцію популяцій *D. antarctica* на макрокліматичні зміни в регіоні. Зокрема, що попередньо відомий тренд на збільшення розмірів популяції *D. antarctica*, дослідного полігону острова Галіндез, відмічений у 1990 р. не

продовжився. Навпаки, популяція до 2016 р. зазнала зменшення в розмірі та стабілізації чисельності. Таким чином, підтверджено попередні дослідження британських учених про придатність судинних рослин Антарктики, зокрема *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 їх стану та вивчення антропогенного впливу на наземні екосистеми. З метою мінімізації цього впливу відповідно до існуючих норм Антарктичного договору, пропонується створити Антарктичну особливо охоронювану територію в районі Аргентинських островів.

Комплексне вивчення шести популяцій *D. antarctica*, що зростають на о. Галіндез, за індивідуальним проективним покриттям, морфометричними параметрами, а також частками запасних і захисних білків насіння протягом шести антарктичних сезонів дозволило обчислити зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) цих популяцій. За цим параметром усі досліджені популяції виявили коливальний характер тренду, подібний до коливань метеорологічних показників.

Охарактеризовано тепловий режим поверхні ґрунту впродовж грудня 2017 – лютого 2018 рр. для одинадцяти дослідних популяцій шучника на острові Галіндез. Показано значні варіації середньодобової температури приземного шару впродовж дослідженого періоду між популяціями, особливо у грудні та січні. Для літніх місяців антарктичного сезону розраховано значення зведеного показника впливу теплового режиму на рослину (ЗПВТ) та зведеного показника впливу вмісту органічних речовин у ґрунті (ЗПВГ). Показано значущий внесок ЗПВТ у ЗЛПП у грудні і січні, в момент найбільшої варіації температури. ЗПВГ впливає на ЗЛПП лише сумоване з ЗПВТ.

Встановлено значення зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП) за розміром геному, довжиною листка, частками деяких основних і захисних білків, вмістом флавоноїдів, а також антивірусною активністю екстрактів листків для рослин *D. antarctica* одинадцяти генотипів за

мікроклонального розмноження і вирощування рослин *in vitro*. Наявність унікальності ЗЛПП для рослин кожного генотипу свідчить про збереження рослинами (що отримані з насіння природного походження та вирощені за стандартизованих умов *in vitro*) індивідуальної пристосовуваності до спектру локальних та метеорологічних природних умов Антарктики, що створює значні перспективи для біотехнології.

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

SUMMARY

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

Thesis for obtaining the Doctorate Degree in Biological Sciences majoring in 03.00.16 «Ecology». – Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, 2019.

The dissertation addresses the ecological issues of the extraordinary Antarctic vascular plant – the Antarctic hairgrass (*Deschampsia antarctica* É. Desv.) in conditions of the maritime Antarctica, and its consequent *in vitro* microclonal cultivation. Currently, the origins and adaptation of the Antarctic ecosystems are poorly understood. Only two species of vascular plants are found among the Antarctic biogeocenoses, one of which is the Antarctic hairgrass (*D. antarctica*). The phenomenon of dispersal of this species exclusively within the Antarctica (for contrast, dozens of vascular plant species are known in the neighboring Subantarctic) does not have an explanation yet. The search for any unique adaptation mechanisms has not yet yielded a sound result (Smith, 2003; Parnikoza et al., 2011, 2015). On the continent, *D. antarctica* grows at the extreme of ecological tolerance for vascular plants, in conditions quite far from optimal

for this species as seen in South America. Given this, studying its adaptation is a scientific task of great interest.

In Western Antarctica, the greatest climatic changes in the history of the meteorological observations are presently taking place, affecting the biota of the entire region. Due to the intensification of tourism (up to 40 thousand people annually) and an increase in research activities, the factor of anthropogenic influence has also increased considerably. Identification of the impact of these global changes is a top-priority scientific task in the region. In particular, it is imperative to monitor these factors that will help predict global changes and develop measures for protection of the Antarctic ecosystems. For this purpose, it is necessary to describe current dispersal, populations' conditions, cytogenetic variability, stability of sexual reproduction systems, especially embryological processes, genetic heterogeneity, as well as relationship with birds-dispersers, influence on the formation of soils, *et cetera* – i.e. to enquire the current characteristics of ecological adaptation of *D. antarctica* in the regions where monitoring is being planned and the methods of such monitoring are to be developed. The applied techniques were used for plants derived from seeds from natural populations and microclonal-propagated plants.

These objectives are fully in line with priorities of the Ukrainian and international Antarctic research, which are to study the history of Antarctica, to identify the impact of the global climate change, and to establish and limit the human influence.

The purpose of the study was to find ecological adaptation mechanisms of plant survival in Antarctica under conditions of global changes on an example of Antarctic hairgrass (*Deschampsia antarctica* É. Desv.).

To achieve this goal, the following tasks have been determined:

1. To study the genetic polymorphism of *D. antarctica* from two regions of the maritime Antarctica as potential for adaptation.
2. To study cytogenetic heterogeneity of *D. antarctica* from different localities.
3. To investigate the reproductive process specific as an adaptation factor to the harsh conditions of Antarctica.

4. To study the conditions of existence, types of ecosystems and the state of populations for *D. antarctica* in two distant Antarctic regions.

5. To study the influence of *D. antarctica* and related plant groups on the characteristics of soil formation in the studied regions.

6. To prove the possibility of transferring a species by birds as a mechanism for resettlement and exchange of the gene pool in conditions of climate change.

7. To analyze the influence of macroclimatic oscillations in the region on the dynamics of populations of *D. antarctica*.

8. To identify the main human impact threats to populations of *D. antarctica* and their associated terrestrial communities and outline effective measures for their protection.

9. Describe the dynamics of interaction between different adaptation mechanisms during the formation of complex adaptability by calculating a United Quality Latent Index of Adaptability (UQLIA) for experimental populations of *D. antarctica*.

10. Evaluate the contributions of some environmental factors: the temperature of the soil surface and the content of organogens in the formation of a complex adaptability.

11. Estimate the complex adaptability for the characteristics of different genotypes of *D. antarctica* plants for microclonal reproduction and *in vitro* cultivation.

The object of the study is the adaptation to extreme environmental factors in the conditions of global changes in Antarctica.

The subject of the study ecological mechanisms of adaptation of plants to extreme environmental conditions for global changes on an example of a vascular plant - *Deschampsia antarctica* É. Desv.

Research methods Standard environmental methods were used: Field survey, GPS mapping and construction of GIS-maps, population-ecological methods: assessment of abundance, age spectrum; soil assessment (morphological, physical, chemical and microbiological analyses); generative and vegetative renewal; cytological (karyotyping) and embryological (cytological study of the reproductive systems) methods; molecular techniques: RAPD, study of the heterogeneity of ITS1-2 rDNA and introns of β -tubulin

genes, biochemical and chemical: determination of the content and composition of secondary phenolic metabolites, proteins and chlorophyll (HPLC, spectroscopy, electrophoresis), mathematical and statistical methods.

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 Marine 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. Particullary, 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. 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 non-significant 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 kelp gull (7-42% of nesting material) was discovered in conditions of the Argentine Islands region. Distribution by natural vectors, such as the kelp 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 Islands, 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 minimize the impact in accordance to the existing system of the Antarctic Treaty, it is proposed to create a special Antarctic Special Protected Area (ASPAs) in the Argentine Islands.

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 an 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 maritime Antarctica, which enables significant prospects for biotechnology.

Keywords: *Deschampsia antarctica* É. Desv., Antarctic, complex adaptability, climate change

ПЕРЕЛІК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

1. **Parnikoza, I.**, Miryuta, N. Yu., Maidanyuk, D. N., Loparev, S. A., Korsun, S. G., Budzanivska, I. G., ... & Kozeretska, I. A. (2007). Habitat and leaf cytogenetic characteristics of *Deschampsia antarctica* Desv. in maritime Antarctic. *Polar Science*, 1, 121–127. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
2. **Parnikoza, I.**, Maidanuk, D. N., & Kozeretska, I. A. (2007). Are *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. migratory relicts? *Цитология и генетика*, 41(4), 36–40. (Особистий внесок: автор концепції огляду, збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
3. **Parnikoza, I.**, Inozemtseva, D.M., Tyshenko, O.V., Mustafa, O., & Kozeretska, I.A. (2008). Antarctic herb tundra colonization zones in the context of ecological gradient of glacial retreat. *Український ботанічний журнал*, 65(4), 504–511. (Особистий внесок: автор концепції огляду, збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
4. **Parnikoza, I.**, Kozeretska, O., & Kozeretska, I. (2008). Is a Translocation of Indigenous Plant Material Successful in the maritime Antarctic? *Polarforschung*, 78(1–m2), 25 – 27. (Особистий внесок: аналіз матеріалів, написання публікації).
5. **Parnikoza, I.**, Convey, P., Dykuu, I., Trokhymets, V., Milinevsky, G., Inozemtseva, D., & Kozeretska, I. (2009). Current status of the Antarctic herb tundra formation in the Central Argentine Islands. *Global Change Biology*, 5, 1685–1693. (Особистий внесок: ідея та аналіз матеріалів, написання публікації).
6. **Парнікоза І.**, Смикла, Є., Козерецька, І., & Кунах, В. А. (2009). Особливості антарктичної трав'янистої тундри в умовах двох різних екологічних градієнтів. *Вісник Українського товариства генетиків та селекціонерів*, 7(2), 218–226. (Особистий внесок: ідея та аналіз матеріалів, написання публікації).
7. Kozeretska, I. A., **Parnikoza, I. Yu.**, Mustafa, O., Tyschenko, O. V., Korsun, S. G., & Convey, P. (2010). Development of Antarctic herb tundra vegetation near

Arctowski station, King George Island. *Polar Science*, 3, 254–261. (Особистий внесок: ідея та аналіз матеріалів, написання публікації).

8. Volkov, R. A., Kozeretska, I.A., Kyryachenko, S.S., Andreev, I.O., Maidanyuk, D.N., **Parnikoza, I. Yu.**, & Kunakh, V.A. (2010). Molecular evolution and variability of *ITS1-ITS2* in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the maritime Antarctic. *Polar Science*, 4, 469–478. (Особистий внесок: аналіз матеріалів, написання публікації).

9. Andreev, I. O., Spiridonova, E. V., Kyryachenko, S. S., **Parnikoza, I. Yu.**, Maidanyuk, D. N., Volkov, R. A., ... & Kunakh, V. A. (2010). Population-genetic analysis of *Deschampsia antarctica* from two Regions of maritime Antarctica. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 65(4), 208–210. (Особистий внесок: ідея та аналіз матеріалів, написання публікації).

10. **Parnikoza, I.**, Kozeretska, I., & Kunakh, V. (2011). Vascular plants of the maritime Antarctic: Origin and Adaptation. *American Journal of Plant Sciences*, 2, 381–395. (Особистий внесок: автор концепції огляду, збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

11. **Parnikoza, I.**, Korsun, S., Kozeretska, I., & Kunakh, V. (2011). Discussion Note on Soil Development under the Influence of Terrestrial Vegetation at two Distant Regions of the maritime Antarctic. *Polarforschung*, 80(3), 181–185. <http://epic.awi.de/30008/> (Особистий внесок: аналіз матеріалів, написання публікації).

12. **Parnikoza, I.**, Loro, P., Miryuta, N.Yu., Kunakh, V.A., & Kozeretska, I.A. (2011). The influence of some Environmental factors on Cytological and Biometric parameters and Chlorophyll content of *Deschampsia antarctica* Desv. in maritime Antarctic. *Cytology and Genetics*, 45(3), 170–176. (Особистий внесок: планування експерименту та аналіз матеріалів, написання публікації).

13. Загричук, О.М., Дробик, Н. М., Козерецька, І. А., **Парнікоза, І.Ю.**, & Кунах, В.А. (2012). Введення в культуру *in vitro* *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae) з двох районів Прибережної Антарктики. *Український антарктичний*

журнал, 10–11, 289–295. (Особистий внесок: збір вихідного матеріалу, внесок у планування дослідження, написання публікації).

14. **Parnikoza, I.**, Dykuu, I., Ivanets, V., Kozeretska, I., Kunakh, V., Rozhok, A., Ochyra, R., & Convey, P. (2012). Use of *Deschampsia antarctica* for nest building by the kelp gull in the Argentine Island area (aritime Antarctica). *Polar Biology*, 35(11), 1753–1758. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1212-5>. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

15. **Parnikoza, I.Yu.**, Kozeretska, I.A., Andreev, M.P., & Kunakh, V.A. (2013). *Deschampsia antarctica* Desv. in the maritime Antarctic: exclusiveness or long-term adaptive strategies? *Український ботанічний журнал*, 70(5), 614–623. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

16. **Парнікоза, И. Ю.**, Абакумов, Е. В., Дикий, И. В., Пилипенко, Д. В., Швидун, П. П., Козерецкая, И. А., & Кунах, В. А. (2015). Влияние птиц на пространственное распределение *Deschampsia antarctica* Desv. острова Галиндез (Аргентинские острова, прибрежная Антарктика). *Вестник Санкт-Петербургского Университета*, 3(1), 78–97. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

17. **Parnikoza, I.**, Miryuta, N., Ozheredova, I., Kozeretska, I., Smykla, J., Kunakh, V., & Convey, P. (2015). Comparative analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. population adaptability in the natural environment of the Admiralty Bay region (King George Island, maritime Antarctic). *Polar Biology*, 38(9), 1401–1411. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

18. Мірюта, Н., **Парнікоза, И.**, Швидун, П., Мирюта, Г., Пороннік, О., Козерецька, И., & Кунах, В. (2015). Порівняльний аналіз зведеного латентного показника пристосовуваності популяцій *Deschampsia antarctica* Desv. в районі о. Галіндез протягом трьох сезонів. *Український антарктичний журнал*, 14, 143–157. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

19. Ozheredova, I.P., **Parnikoza, I.Yu.**, Poronnik, O.O., Kozeretska, I.A., Demidov, S.V., & Kunakh, V.A. (2015). Mechanisms of Antarctic Vascular Plant

Adaptation to Abiotic Environmental Factors. *Cytology and Genetics*, 49(2), 139–145. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

20. Мірюта, Н., Пороннік, О., **Парнікоза, І.**, Грахов, В., Мирюта, Г., Козуб, Н., ... & Кунах, В. (2016). Збереження унікальності за комплексною пристосовуваністю різних генотипів *Deschampsia antarctica* Desv. в умовах стандартизованого вирощування рослин *in vitro*. *Український антарктичний журнал*, 15, 60–80. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

21. Yudakova, O.I., Tyrnov, V.S., Kunakh, V.A., Kozeretska, I.A., & **Parnikoza, I.Yu.** (2016). Adaptation of the Seed Reproduction System to Conditions of maritime Antarctic in *Deschampsia antarctica* É. Desv. *Russian Journal of Developmental Biology*, 47(3), 138–146. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів).

22. Loisel, J., Yu, Z., Beilman, D.W., Kaiser, K. & **Parnikoza, I.** (2017) Peatland Ecosystem Processes in the maritime Antarctic During Warm Climates. *Scientific Reports*, 7, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12479-0>. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

23. Наліс, М. Г., Güllü, M., & **Parnikoza, I.** (2017). *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*, 53(3), 271–275. <https://doi.org/10.1017/S0032247417000043>. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

24. **Parnikoza, I.**, Abakumov, E., Korsun, S., Klymenko, I., Netsyk, M., Kudinova, A., & Kozeretska, I. (2017). Soils of the Argentine Islands, Antarctica: Diversity and Characteristics. *Polarforschung*, 86(2), 83–96. <https://doi.org/10.2312/polarforschung.86.2.83>. (Особистий внесок: ідея, збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

25. Navrotska, D. O., Andreev, I. O., **Parnikoza, I. Yu.**, Spiridonova, K. V., Poronnik, O. O., Miryuta, N. Yu., ... & Kunakh, V. A. (2017). Comprehensive characterization of cultivated *in vitro* *Deschampsia antarctica* É. Desv. plants with

- different chromosome numbers. *Cytology and Genetics*, 51(6), 422–431. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
26. Рабокoнь, А.М., Демкович, А.Є., Пірко, Я.В., Андреев, І.О., **Парнікоза, І.Ю.**, Козерецька, І.А., ... & Блюм, Я.Б. (2017). Поліморфізм довжини інтронів генів β -тубуліну у *Deschampsia antarctica* Ё. Desv. з Морської Антарктики. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, 104–108. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
27. Мірюта, Н.Ю., **Парнікоза, І.Ю.**, Пороннік, О.О., Мирюта, Г.Ю., Кунах, В.А. (2017). Рослини *Deschampsia antarctica* Ё. 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*, 20, 293–298. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
28. Мірюта Н., **Парнікоза І.**, Олійник М., Сметана Є., Мирюта Г., Пороннік О., Кунах В. (2017). П'ятирічна динаміка зведеного латентного показника пристосовуваності популяцій *Deschampsia antarctica* (Poaceae) острова Галіндез (Аргентинські острови, Морська Антарктика). *Український антарктичний журнал*, 16, 129–142. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
29. **Parnikoza, I.**, Rozhok, A., Convey, P., Veselski, M., Esefeld, J., Ochyra, R., ... & Kozeretka, I. (2018). Spread of Antarctic vegetation by the kelp gull: comparison of two maritime Antarctic regions. *Polar Biology*, 41(6), 1143–1155. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2274-9>. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
30. Navrotska, D., Andreev, I., Betekhtin, A., Rojek, M., **Parnikoza, I.**, Myryuta, G., Poronnik, O., ... & Kunakh, V. Assessment of the molecular cytogenetic, morphometric and biochemical parameters of *Deschampsia antarctica* from its southern range limit in maritime Antarctic. *Polish Polar Research*, 39(4), 2018, 525–548.

Розділи в монографіях, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

31. Abakumov, E. V., **Parnikoza, I. Yu**, Vlasov, D. Yu., & Lupachev, A. V. (2015). Biogenic–Abiogenic Interaction in Antarctic Ornithogenic Soils. In: O. V. Frank-Kamenetskaya, E. G. Panova, & D.Yu. Vlasov (Eds.), *Biogenic-Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems Part of the series Lecture Notes in Earth System Sciences* (pp. 237–248). Switzerland: Springer International Publishing.

Тези виступів на конференціях, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

32. **Parnikoza, I.**, Mustafa, O., & Kozeretska, I. A. (2008, July 8–11). Antarctic herb tundra colonization zones on Arctowski ice-free territory. Poster presentation on SCAR/IASC IPY Open Science Conference, St. Petersburg: Russia.

33. **Parnikoza, I.**, Mustafa, O., & Kozeretska, I. (2008, March 09-14). Antarctic herb tundra colonization zones in the context of an ecological gradient of glacial retreat. 23. Internationale Polartagung der DGR, Germany: Münster.

34. Kozeretska, I., **Parnikoza, I.**, & Korsun, S. (2008, May 23-25). 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.

35. **Parnikoza, I.**, Kozeretska, I. A., Denis, E. O., & Loro, P. (2008, May 23-25). 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.

36. **Parnikoza, I.**, Dykiy, I., Trokhymets, V., Kozeretska, I. (2009, May 22-24). *Larus dominicanus*: a gardener of maritime Antarctic? International Antarctic Conference IAC 2009 International Polar Year in Ukraine: results and horizons, Ukraine: Kharkiv.

37. **Parnikoza, I.**, Trokhymets, V., Smykla, J., Kunakh, V., & Kozeretska, I. (2009, March 09-14). 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.
38. **Parnikoza, I.Yu.**, Dyyky, I.V., Kozeretska, I.A., Tyschenko, O.V., & Kunakh, V.A. (2010, вересень 15–17). 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.
39. **Parnikoza, I. Yu.**, Smykla, J., Kozeretska, I.A., & Kunakh, V. A. (2010, September 6-10). Characteristics of the Antarctic herb tundra along two ecological gradients. Terra Nostra. 24. Internationale Polartagung der Deutschen Gesellschaft für Polarforschung, Austria: Obergurgl.
40. Korsun, S., Kozeretska, I., & **Parnikoza, I.** (2010, September 6-10). 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.
41. **Parnikoza, I.**, Kozeretska, I., Andreev, I., & Kunakh, V. (2010, September 6-10). Terrestrial vegetation analysys on the Argentine Islands Archipelago. Terra Nostra. 24. Internationale Polartagung der Deutschen Gesellschaft für Polarforschung, Austria: Obergurgl.
42. Загричук, О. М., Дробик, Н. М., Козерецька, І. А., **Парнікоза, І. Ю.**, & Кунах, В. А. (2011, травень 17–19). Введення в культуру *in vitro* *Dechampsia antarctica* з двох районів Прибержної Антарктики. Антарктика і глобальні системи землі: нові виклики та перспективи. V Міжнародна Антарктична конференція, Україна: Київ.

43. Андреев, И., **Парнікоза, І.**, Спірідонова, К., Козерецька, І., & Кунах, В. (2013, травень 15–17). 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.
44. **Parnikoza, I.**, Ozeredova, I., Miryuta, N., Kozeretska, I., Smykla, J., & Kunakh, V. (2013, March 17–22). 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.
45. **Parnikoza, I.Yu.**, Pishnyak, D.V., Miryuta, N.Yu., Poronnik, O. O., Miryuta, A. Yu., Shvydun, P.P., ... & Kunakh, V.A. (2015, May, 12-14). 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.
46. **Parnikoza, I.**, Hadwiczak, M., Barcikowski, M., & Stempniewicz, L. (2015, September 6–11). 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.
47. Yu, Z., Beilman, D., Loisel, J, Stelling, J., Xia, Z. & **Parnikoza, I.** (2016, August 20-30). Solar heating, microclimate, and the formation of peat-accumulating ecosystems in Antarctica. XXXIV SCAR, Indonesia: Kuala Lumpur.
48. Sarikaya, A., & **Parnikoza, I.** (2017, April 12–13). 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.
49. Poronnik, O.O., Miryuta, N.Yu., **Parnikoza, I.Yu.**, Myryuta, A.Yu., & Kunakh, V.A. (2017, May 16–18). *Deschampsia antarctica* É. Desv. *in vitro* as a

model for biological investigations VIII International Antarctic Conference, Київ, Україна.

50. **Parnikoza, I.**, Berezkina, A., Kozeretska, I., & Kunakh, V. (2018, March 25-29). Vegetation mapping on the model Galindez Island as the basis for study of Antarctic terrestrial vegetation dynamics. 27th International Polar Conference, Germany: Rostock.

51. **Parnikoza, I.Yu.**, Berezkina, A.Ye, & Dykyi, Ye.O. (2018, September 17–19). 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.

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ.....	28
ВСТУП.....	29
РОЗДІЛ 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНИХ УМОВ ДВОХ РЕГІОНІВ: ОАЗИ ПОІНТ ТОМАС ТА АРГЕНТИНСЬКИХ ОСТРОВІВ.....	38
1.1 Загальна характеристика регіону Морської Антарктики.....	38
1.2. Загальна характеристика умов острова Кінг-Джордж, а саме оазиса Поїнт Томас.....	40
1.3. Загальна геологічна, гляціологічна та кліматична характеристики району архіпелагу Аргентинські острови	42
РОЗДІЛ 2. СУДИННІ РОСЛИНИ АНТАРКТИКИ — ПОХОДЖЕННЯ ТА ПРИЧИНИ ЕКСКЛЮЗИВНОГО ПОШИРЕННЯ В АНТАРКТИЦІ.....	50
2.1. Короткий огляд систематичного положення та опис судинних рослин в Антарктиці.....	49
2.2. Еволюційні та філогенетичні аспекти походження судинних рослин в Антарктиці.....	53
2.2.1. Молекулярно-генетичні дослідження походження рослинності в регіоні.....	57
2.3. Вплив абіотичних факторів на адаптацію судинних рослин в регіоні.....	62
2.3.1. Особливості адаптації щучника антарктичного до низьких температурних показників.....	63
2.3.2. Особливості адаптації судинних рослин Антарктики до впливу ультрафіолетового випромінювання	71
2.3.3. Особливості кореневого живлення.....	73
2.4. Способи розмноження судинних рослин в умовах Антарктики.....	74

2.5 Пластичність геному антарктичних рослин в екстремальних життєвих умовах	77
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ.....	80
3.1. Райони та сезони дослідження.....	80
3.2. Молекулярно-генетичні методи аналізу.....	81
3.2.1. Аналіз даних сиквенування та філогенетичні реконструкції.....	83
3.2.2. RAPD аналіз.....	83
3.2.3. Аналіз <i>ITS</i>	84
3.2.4. Поліморфізм довжин інтронів генів β -тубуліну.....	84
3.3. Методи цитогенетичного дослідження.....	87
3.4. Методи ембріологічного дослідження.....	88
3.5. Моделювання впливу факторів довкілля на біометричні показники та вміст хлорофілів у рослин <i>D. antarctica</i>	89
3.6. Методи вивчення ґрунтів в районі поширення <i>D. antarctica</i> та наземної рослинності у двох регіонах Морської Антарктики.....	90
3.6.1. Стратегія та процедура відбору проб.....	90
3.6.2. Хімічні методи аналізу.....	100
3.6.3. Мікробіологічний аналіз.....	101
3.7. Одержання та культивування рослин <i>D. antarctica in vitro</i>	102
3.8. Характеристика популяцій <i>D. antarctica</i> та асоційованих з нею типів рослинності в обраних регіонах Морської Антарктики.....	102
3.9. Методи вивчення зв'язку <i>D. antarctica</i> та інших компонентів рослинності з птахами в умовах оазису Філдес, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови та районі архіпелагу Аргентинські острови.....	111
3.10. Методи вивчення загроз та розробки природоохоронних заходів для збереження <i>D. antarctica</i> та пов'язаних з нею наземних рослинних угруповань	117
3.11. Вивчення комплексної адаптивності <i>D. antarctica</i> в природних умовах та за умов культивування <i>in vitro</i>	117

3.12. Методи вивчення внеску показників довкілля у комплексну пристосовуваність популяцій <i>D. antarctica</i> о. Галіндез в сезон 2017/18 рр.....	123
РОЗДІЛ 4. АДАПТАЦІЙНА ХАРАКТЕРИСТИКА <i>D. ANTARCTICA</i> НА РІЗНИХ РІВНЯХ ОРГАНІЗАЦІЇ В АНТАРКТИЦІ.....	126
4.1. Молекулярно-генетична характеристика <i>D. antarctica</i> в умовах Морської Антарктики	126
4.1.1. RAPD аналіз <i>D. antarctica</i> із двох регіонів Антарктики.....	127
4.1.2. Гетерогенність популяцій <i>D. antarctica</i> за послідовністю <i>ITS</i>	129
4.1.3. Поліморфізм <i>D. antarctica</i> за послідовностями генів β -тубуліну	134
4.2. Цитогенетична характеристика <i>D. antarctica</i> в умовах району архіпелагу Аргентинські острови	138
4.3. Особливості ембріології <i>D. antarctica</i> в умовах Морської Антарктики	144
РОЗДІЛ 5. ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА УМОВ ІСНУВАННЯ <i>DESCHAMPSIA ANTARCTICA</i> ТА ПОВ'ЯЗАНИХ З НЕЮ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ	150
5.1. Характеристика умов існування судинних рослин в оазі Поїнт Томас, острів Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови.....	150
5.1.1. Залежність <i>D. antarctica</i> та пов'язаних з нею рослинних угруповань від базових екологічних умов.....	151
5.1.2. Моделювання впливу чинників довкілля.....	166
5.2. Характеристика умов існування та динаміки популяцій <i>D. antarctica</i> та пов'язаних з нею рослинних угруповань на дослідному полігоні острова Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови в умовах кліматичних змін	168
5.2.1. Картування ландшафтно-рельєфних елементів острова Галіндез, доступних для рослинності.....	168
5.2.2. Загальна характеристика та просторовий розподіл рослинності острова Галіндез.....	176
5.2.3. Характеристика популяцій судинних рослин з модельного острова Галіндез	183

5.2.4. Віковий спектр популяцій <i>D. antarctica</i> та <i>C. quitensis</i> о.Галіндез.....	199
5.3. Формування ґрунтів в районі поширення <i>D. antarctica</i> та пов'язаних з нею рослинних угруповань.....	201
5.3.1. Типи та морфологія ґрунтів оази Поїнт Томас та району архіпелагу Аргентинські острови.....	201
5.3.2. Хімічні характеристики ґрунту	203
5.3.3. Взаємозв'язок морфології та хімізму ґрунтів з рослинністю чи впливом тварин.....	213
5.3.4. Вміст мікроелементів та важких металів	215
5.3.5. Мікробіологічна характеристика ґрунтів	221
РОЗДІЛ 6. ОСОБЛИВОСТІ ВПЛИВУ ПТАХІВ НА <i>D. ANTARCTICA</i> ТА ПОВ'ЯЗАНІ З НЕЮ НАЗЕМНІ РОСЛИННІ УГРУПОВАННЯ	223
6.1. Розповсюдження <i>D. antarctica</i> та інших компонентів рослинності домініканським мартином в умовах оази Філдес, острова Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови та району архіпелагу Аргентинські острови...	223
6.2. Результати експериментів зі штучного пересаджування <i>D. antarctica</i>	238
6.3. Тихоходи з гніздового матеріалу домініканського мартина.....	240
6.4. Вплив пінгвінів та інших тварин на популяції <i>D. antarctica</i> та пов'язані з нею рослинні угруповання.....	242
РОЗДІЛ 7. ВПЛИВ КЛІМАТИЧНОЇ СИТУАЦІЇ, АНТРОПОГЕННИЙ ПРЕС ТА ПРОПОНОВАНІ ПРИРОДООХОРОННІ ЗАХОДИ В РАЙОНІ РОЗТАШУВАННЯ УКРАЇНСЬКОЇ АНТАРКТИЧНОЇ СТАНЦІЇ «АКАДЕМІК ВЕРНАДСЬКИЙ»..	247
7.1. Динаміка популяцій <i>D. antarctica</i> та <i>C. quitensis</i> о. Галіндез у зв'язку з кліматичними змінами в регіоні.....	248
7.2. Антропогенний вплив на популяції <i>D. antarctica</i> та пов'язані з ним наземні рослинні угруповання в Морській Антарктиці та на острові Галіндез	250
7.3. Пропоновані заходи щодо охорони популяцій <i>Deschampsia antarctica</i> та наземних рослинних угруповань.....	255

РОЗДІЛ 8. КОМПЛЕКСНА АДАПТИВНІСТЬ <i>DESCHAMPSIA ANTARCTICA</i> В ПРИРОДНИХ УМОВАХ	263
8.1. Комплексна адаптивність <i>D. antarctica</i> в умовах Поїнт Томас	263
8.2. Комплексна адаптивність <i>D. antarctica</i> впродовж шести сезонів на острові Галіндез.....	275
8.3. Вплив температури поверхні ґрунту та вмісту органічних речовин у ґрунтах на комплексну пристосовуваність <i>D. antarctica</i>	291
РОЗДІЛ 9. КОМПЛЕКСНА АДАПТИВНІСТЬ <i>D. ANTARCTICA</i> В УМОВАХ МІКРОКЛОНАЛЬНОГО РОЗМНОЖЕННЯ.....	304
РОЗДІЛ 10. ЕКОЛОГО-АДАПТАЦІЙНІ ОСОБЛИВОСТІ <i>D. ANTARCTICA</i> В ПРИРОДІ ТА ДОСЛІДІ. АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ ОТРИМАНИХ РЕЗУЛЬТАТІВ.....	330
ВИСНОВКИ.....	342
ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	347
ДОДАТКИ.....	378

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

D. antarctica - *Deschampsia antarctica* É. Desv.

|ΔPh| - набір попарних порівнянь рослин різних генотипів *in vitro* за характеристикою “довжина листка”

|ΔPr| - набір попарних порівнянь рослин різних генотипів *in vitro* за характеристикою “частка білку певного розміру”

|ΔFl| - набір попарних порівнянь рослин різних генотипів *in vitro* за характеристикою “вміст флавоноїдів”

|ΔIn| - набір абсолютних значень попарних відстаней між ступенем інгібування синтезу РНК у модельній системі транскрипції бактеріофагу T7 екстрактами рослин досліджених генотипів

|Δ(Gs)| - набір попарних порівнянь рослин різних генотипів *in vitro* за характеристикою “розмір генома”

АРОО - Антарктичні райони, що особливо охороняються

ЗЛПП – зведений латентний показник пристосовуваності

ЗПВТ₁ - зведений показник впливу температури у грудні 2017 р.

ЗПВТ₂, - зведений показник впливу температури у січні 2018 р.

ЗПВТ₃ - зведений показник впливу температури у лютому 2018 р.

$ЗПВТ_c = (ЗПВТ_1 + ЗПВТ_2 + ЗПВТ_3) / 3$

ЗПВГ - зведений показник впливу органогенів ґрунтів

$ЗПВТ_{cГ} = ЗПВТ_c + ЗПВГ$,

n - кількість досліджених популяцій

R² - квадрат коефіцієнта кореляції

F_{1,n-2} - значення критеріальної статистики

F_{1,n-2} (α=0.05) - граничне 5% значення критеріальної статистики

R - коефіцієнт кореляції, еквівалентний внеску відповідного показника впливу у ЗЛПП.

C – кількість ДНК гаплоїдного хромосомного набору.

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. 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 (Karren 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°C (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 посилюється 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», (0116U008978с, 11.2016-12.2016).

Мета та завдання дослідження. 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 органічних речовин 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 Поїнт 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 мартинком (*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 органічних речовин у ґрунті - зведеного показника впливу вмісту органічних речовин 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 вагомим 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 напрямками 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 Polartagung 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 англomовної 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.

РОЗДІЛ 1.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНИХ УМОВ ДВОХ РЕГІОНІВ: ОАЗИ ПОІНТ ТОМАС ТА АРГЕНТИНСЬКИХ ОСТРОВІВ

У першому розділі охарактеризовано умови двох досліджених регіонів Морської Антарктики, а саме оазис Поїнт Томас о. Кінг-Джордж (Південні Шетландські острови) та району архіпелагу Аргентинські острови. Зокрема, проаналізовано особливості клімату, рельєфу та інші аспекти важливі в контексті поширення *Deschampsia antarctica* та пов'язаних з ним наземних рослинних угруповань. Ця характеристика є вихідною для вивчення впливу жорстких умов регіону на адаптаційні процеси в *D. antarctica*.

1.1. Загальна характеристика регіону Морської Антарктики

Антарктида – континент, розташований у південній півкулі навколо географічного південного полюса. Антарктида оточена Південним океаном й займає 10% поверхні Землі. В Антарктиді зосереджено 80% запасів прісної води планети. Більша частина території Антарктиди (понад 95%) вкрита льодовиковим щитом завтовшки до 1500-3000 м. Не вкрите льодом тільки 4,5% площі материка (Толстикова, 1968).

Антарктида являє собою ізольовану територію через свою географічну віддаленість від інших континентів та наявності тут океанічної полярної фронтальної зони та антарктичної циркумполярної течії (Smith, 1984; Convey et al. 2011; Convey et al., 2008).

Через те, що більшість території антарктичного континенту вкрита постійним шаром льоду та снігу, тільки невелика частина території, придатна для колонізації рослинами та тваринами (Alberdi et al., 2002). Частина континенту, де середня

річна температура влітку піднімається вище 0°C виокремлена в окремий регіон – Морської Антарктики (Smith, 1984; Holdgate, 1964). Морська Антарктика включає в себе західне узбережжя Антарктичного півострова з прилеглими до нього островами, зокрема архіпелаг Аргентинські острови, а також північніші архіпелаги Скотії, куди входять Південні Шетландські, Південні Сандвічеві та Південні Оркнейські острови (Convey et al., 2008; Longton, 1979).

Вплив циркумполярної течії створює буферний ефект з такими коливаннями температури, що тут формується океанічний клімат (Smith, 1984). Сучасні антарктичні угруповання зазвичай мають низьке видове різноманіття та невисоку кількість екологічних рівнів. Через жорсткі умови середовища існування рослин в Антарктиці можливе тільки у захищених ектопах. Рослинність на Антарктичному півострові та прилеглих архіпелагах є малорозвиненою. Основними лімітуючими факторами розвитку наземної біоти в Антарктиці є низька літня температура та недостатня кількість вологи, крім того географічна ізоляція та короткий період для вегетації (Convey, 2003). Район Морської Антарктики характеризується наявністю двох аборигенних судинних видів рослин: щучника антарктичного (*Deschampsia antarctica* É. Desv., Poaceae) та перлинниці антарктичної (*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl., Caryophyllaceae) (Longton, 1979). Зазвичай вважається, що ці види рослин колонізували цю територію в Голоцені (Smith, 1984; 2003; Mosyakin et al., 2007). Однак дивує той факт, що ці види є єдиними природними видами судинних рослин, що поширенні на території Антарктиди. Адже з часів останнього заледеніння сусідні субантарктичні території (Smith, 2003; Таран та ін., 2009) були заселенні великою кількістю й інших судинних рослин (Smith, 2003; Karpen & Schroeter, 2002), що здатні вижити в подібних складних умовах. На тій же самій широті в Арктиці, в практично ідентичних умовах відомо набагато більше видів вищих рослин (Billings & Mooney, 1968). Великою мірою складності в питанні поширення вищих судинних рослин в Антарктиці додає явище швидкого потепління в регіоні, що почалося ще 50 років назад (Convey & Smith, 2005). Потепління в Антарктиці є більш відчутним, ніж у всьому світі. Тут відмічається щорічне

зростання температурних показників на 3°C вздовж західного узбережжя Антарктичного півострова (Convey et al., 2008; Fowbert & Smith, 1994; Smith, 2001; Convey, 2003; Convey & Smith, 2006; Turner et al., 2005). Але незважаючи на зростання температури та покращання умов для рослин, тут виявлено лише не великих вогнища кількох інвазивних видів з космополітним ареалом. Поширення ж видів природної флори Субантарктики не відбувається (Smith, 2003; Karren & Schroeter, 2002). Через жорсткі кліматичні умови, географічне розташування континенту, обмеження вегетації 2-3 місяцями полярного літа, дані щодо вивчення рослин та рослинності, екології тутешніх наземних екосистем в Морській Антарктиці є обмеженим.

1.2. Загальна характеристика умов острова Кінг-Джордж, а саме оазису Поінт Томас

Район острова Кінг-Джордж характеризується порівняно м'яким кліматом з середньою температурою від $-1,7^{\circ}\text{C}$ ($2,4^{\circ}\text{C}$ в січні та $-6,8^{\circ}\text{C}$ в липні), високою відносною вологістю (84%), сильним океанічним впливом та високим рівнем опадів (530 мм в рік), що типово для північної частини Морської Антарктики. Головна кліматична ознака території – потужні кабатичні вітри, які часто досягають сили ураганів (Кејна, 1999).

Низка вільних від криги та снігу оазисів розташовані в районі Адміральської бухти на південному узбережжя острова Кінг-Джордж. Вільні від криги ділянки оазису району Адміральської бухти створюють умови для існування порівняно різноманітної флори. Рослинність цього регіону, як і інших регіонів Антарктики, переважно, криптогамна, і складається з мохоподібних, лишайників, грибів та водоростей. Судинні рослини представлені лише двома видами: антарктичним злаком щучником антарктичним *Deschampsia antarctica* та перлинницею антарктичною *Colobanthus quitensis*, що утворюють формацію антарктичної трав'янистої тундри (Rakusa-Suszczewski, 1993; Ochyra, 1998; Parnikoza et al.,

2009). Район Адміральської бухти є одним з найбагатших регіонів в Антарктиці (Ochyra, 1998; Krzewicka & Smykla, 2004). Він же посідає найбільші площі угруповань судинних рослин (Barcikowski et al., 2001; 2003a,b). Детальний опис топографії, геології, клімату, едафічних умов цього регіону, зокрема оазиса Поїнт Томас, був предметом численних публікацій (Rakusa-Suszczewski, 1993; Ochyra, 1998; Bölter et al., 2002). Проте розподілу судинних рослин та пов'язаних з ними рослинних угруповань уваги приділялося мало.

Завдяки своїй топографії регіон оазиса Поїнт Томас є унікальним в порівнянні з іншими вільними від криги ділянками острова Кінг-Джордж. Першою причиною цієї унікальності є своєрідний рельєф оазиса: окремі підвищення якої формують окремий закритий простір – “куб” (Krokiew, рис. 1.1), навколо якого розташовані зниження: Італійська Долина (Italia Valley) та прибережні зниження біля польської антарктичної станції «Генрик Арцтовський». Напрямок стікання талих вод від льодовика південно-східними стінками ізолюваний від «куба».

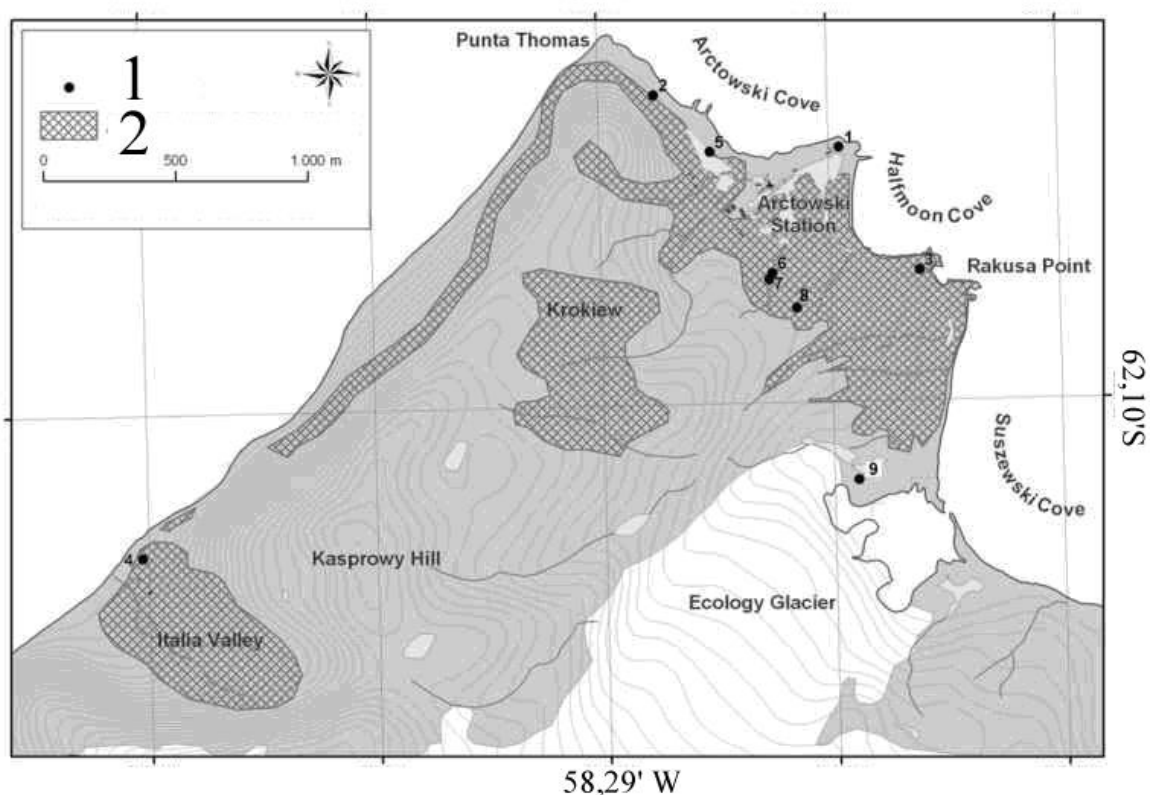


Рис. 1.1. Загальна, схема оазиса Поїнт Томас. 1- дослідні площадки, 2- найщільніше вкриті рослинністю за участі судинних рослин

Водний баланс більшої частини вільної від льоду території оази Поїнт Томас формується внаслідок танення пермафросту та снігу акумульованого у «кубі». Талі води з «куба» формують шість струмків (Rakusa-Suszczewski, 2003). Талі води стікають вздовж стінок підвищень, що відділяють «куб» від узбережжя. Багато вологи акумулюється на дні «куба», що створює позитивні умови для існування тут рослинності, зокрема формації трав'янистої антарктичної тундри з домінуванням *D. antarctica*.

Важливо, що прибережні локалітети антарктичної тундри отримують також додаткову вологість від морського повітря та спрею (Rakusa-Suszczewski, 2003). Взимку територія, як переважно вкрита снігом захищає формацію антарктичної трав'янистої тундри від вимерзання. Тому умови тутешньої оази сприятливі для угруповання судинних рослин. Імовірно, оаза Поїнт Томас внаслідок особливостей геодинаміки льоду та геоморфології, не вкривалася льодом навіть в найбільш суворі епохи. Це найбільша оаза такого типу в регіоні Адміральської бухти (Marsz, 2001).

В результаті умови, що сформувалися в оазі, дуже сприятливі не тільки для виживання існуючих локалітетів рослин (найбільших неперервних угруповань *D. antarctica* в Морській Антарктиці (Barcikowski et al., 2001, 2003a), проте і для їх розповсюдження в зони танення та відступу льодовика. Наразі, наявні окремі докази такої експансії на периферію льодовика, зокрема ділянка зростання *D. antarctica* розташована там, де льодовик був зафіксований у 1979 р. (Pudęłko, 2005).

1.3. Загальна геологічна та гляціологічна характеристика району архіпелагу Аргентинських островів

Архіпелаг Аргентинські острови розташований на шельфі західного узбережжя Антарктичного півострова на відстані 5-6 км від материка – Київського півострова Землі Грахама (Graham Land, Kyiv Peninsula). Тут, на

острові Галіндез (Galindez), півострові Маріна Поїнт, розташована Українська антарктична станція «Академік Вернадський» (S 65.245686, W 64.257051). Загалом, архіпелаг Аргентинські острови, загальною площею приблизно 10 км², складається з приблизно з 50 різного розміру островів та скель. Вони формують окремі групи, розділені міжострівними акваторіями, глибини яких рідко досягають 50 м (Гожик та ін., 2002). До першої групи відносяться більші острови: Скуа (Skua), Галіндез, Уругвай (Uruguay) та Ірізар (Irizar) (кожен площею близько 1 км); менші – о-ва Фанфари (Fanfary), Гротто (Grotto), група з трьох островів Корнер (Corner), острови Вінтер (Winter), Леопард (Leopard), Блек (Black), Вісімка (Eight Island – назва запропонована автором, на основі характерної форми. В попередній літературі цей острів згадується як «острів на південь (південний-захід) від о. Ірізар», S 65.226190°, W 64.209840°). До неї ж належать невеликі острівні групи: Троє Поросят (Three Little Pigs) і Шелтер (Shelter), о. Індикатор (Indicator) і низка дрібних скель.

Серед островів району архіпелагу Аргентинські острови найвищим є острів Уругвай – 65 м над рівнем моря. Висота найвищої точки о. Галіндез – Вузл Хіл досягає 51 (за іншими відомостями – 54) м н.р.м. До другої і третьої груп островів відносяться о-ви Бархани (The Barchans) і о-ви Фордж (The Forge), розташовані трохи на захід від о. Галіндез. При цьому загальна площа о-вів Бархани не більше 3 км², а о-вів Фордж – близько 2 км². В 5 км на північний захід від архіпелагу Аргентинські острови розташовані о-ви Анаграм (The Anagram) (Говоруха, 1997а).

З півночі архіпелаг Аргентинські острови відокремлений Французькою протокою (French Passage) шириною близько 4 км від інших островів архіпелагу Вільгельма: Пітерман, Ховгард, Плено і Бус. Від узбережжя Антарктичного півострова Аргентинські острови відділені протокою Пенола (Penola Strait), яка сягає 2-6 км ширини. В акваторії протоки Пенола на відстані 4 км від о-ва Галіндез розташовані острови Ялури (The Yalour). На відстані близько 9 км на південний схід від архіпелагу Аргентинських островів розміщена група островів Барселот, найбільші острови якої Барселот і Грін (Green), досить високі – до 160 м

н.р.м. (Bentley et al., 2011). Влітку з-під снігу оголюються також прибережні ділянки материка, який розташований на відстані 7 км від о. Галіндез, оаза Расмуссен і невеликий острів Расмуссен (Rasmussen Isl.). Окрему оазу являє собою також мис Туксен (Cape Tuxen) розташований на відстані 6 км на схід від о-ва Галіндез, біля підніжжя гори Демарія (Demaria Mt., 635 м н.р.м.). На південь від о. Барселот розміщується багатий рослинністю мис Перез та великий острів Дарбо.

В геологічній будові архіпелагу Аргентинські острови спостерігається гетерогенність. Східна група островів: Фанфари, Ірізар, Уругвай, Гротто, Корнер, Галіндез, Вінтер, Скуа, Троє Поросят, Шелтер, Леопард та Блек сформовані переважно дацитовими та андезитовими туфами, рідше андезитами та дацитами (Митрохин & Бахмутов, 2017). Ці породи верхньо-юрської вулканічної групи загалом більш сприятливі для розвитку рослинності (Smith & Corner, 1973, власні спостереження). Острів Галіндез, зокрема, складений вулканітами: півострів Марина Поїнт, головним чином, андезитами, тоді як решта острова – переважно більш молодими дацитовими брекчіями та туфами (О. В. Митрохин, особисте повідомлення, 2017). Західна група островів: Анаграм, Фордж та Бархани – молодші і складаються переважно з порід андської інтрузивної серії (верхня крейда – ранній третинний час): габроїдів та гранітоїдів, які загалом менш сприятливі для розвитку рослинності. З інтрузивних порід складені також острови Пітерман (північна частина з габроїдів, південна – з гранітоїдів), Бус, Плено та ін. Зустрічаються інтрузивні породи також і на материку – на мисі Туксен та оазі Расмуссен (Митрохин & Бахмутов, 2017). Осадкові породи: пісковики, конгломерати, гравеліти та силіцити, залягають у вигляді малопотужних стратифікованих товщ в оточенні вулканітів на островах Скуа, Корнер та Галіндез (Митрохин & Бахмутов, 2017). Найвищі частини великих островів вкриті залишковими льодовиковими куполами, які займають в цілому біля 50% площі островів. Льодовикові покриви полого вклинюються в північні частини островів, в той час як на їх південних закінченнях вони уриваються стрімкими кліфами. Рельєф островів носить виразні сліди льодовикової обробки (екзарації) часів

поширення льодовикового покриву, редукція якого наступила досить інтенсивно після останнього льодовикового максимуму. Точний час цієї дегляціації не встановлений (Говоруха, 1997а; Bentley et al., 2011). З льодовиковими подіями пов'язана і поява на островах обкатаних ератичних валунів, переважно гранітоїдного складу (Говоруха, 1997а). Ці свідчення колишнього зледеніння архіпелагу на о. Галіндез, за нашими даними, зустрічаються на Марина Поїнт, Пінгвін Поїнт та Стерна Поїнт.

Береги островів в основному скелясті та круті, найчастіше без абразійних платформ і пляжів. Місцями вони мають вигляд невисоких кліфів (Smith & Corner, 1973; Говоруха, 1997а). Пляжі поширені рідко, зокрема, на узбережжі низинних мисів Пінгвін та Піджин Поїнт о. Галіндез, західних півостровах о. Скуа та низьких островів архіпелагу, таких як острівна група Шелтер.

Західне узбережжя Антарктичного півострова відрізняється порівняно м'яким і вологим кліматом. Середньорічна температура повітря тут коливається від -2.4 до -5.4°C . Це єдиний в Антарктиці район, де середні температури повітря літніх місяців мають позитивні значення. Абсолютні максимуми всюди вище $+10^{\circ}\text{C}$. Панування клімату морського типу характеризується незначною річною амплітудою температури від 9 до 13°C (Александров & Угрюмов, 2014). Кліматичні особливості західного узбережжя Антарктичного півострова та прилеглих островів обумовлені панівним термічним впливом тихоокеанського сектора Південного океану і особливостями рельєфу цього регіону Антарктиди.

Місцевий клімат визначається як субантарктичний, океанічний (Говоруха, 1997б; Тимофєєв, 2003) або помірний (в межах Південної Полярної області) (Толстікова, 1968), з відносно високою температурою і вологістю повітря, значними сумами опадів (400-600 мм на рік) і сильними вітрами. Особливо великий вплив океану в теплий (річний) сезон (грудень-лютий), коли коливання середніх добових і середніх місячних температур мінімальні (при середній місячній температурі близько 0°C) (Говоруха & Тимофєєв, 1996; Говоруха, 1997б). Саме на основі панування морського клімату район західного узбережжя Антарктичного півострова від верхівки та прилеглих архіпелагів на

півночі до затоки Маргарити на півдні виділено в окремий біогеографічний район – Морську Антарктику (Riffenburh, 2007).

Різноманітність особливостей рельєфу у цьому районі приводить до того, що дані конкретної станції репрезентативні тільки для обмеженого району, а це означає, що існують певні труднощі в порівнянні даних навіть між поруч розташованими станціями. Станції західного узбережжя півострова (зокрема «Академік Вернадський») знаходяться під впливом передньої частини кліматичного циклону з центром над морем Беллінсгаузена (Мартазінова та ін., 2010). Найважливішим чинником для наземних екосистем регіону є температура. Впродовж метеорологічних спостережень в районі архіпелагу Аргентинські острови зафіксовано значні коливання температури повітря, пов'язані з періодичними змінами атмосферної циркуляції (Мартазінова та ін., 2010). На відрізку останніх 30 років їх можна поділити на 3 періоди - потепління (1986-2000), стабілізація потепління 2001-10 рр., та відносне похолодання 2011-15 рр. (Мартазінова та ін., 2010, 2011/12). Станом на 1970-ті рр. тільки в січні середньомісячна температура повітря в районі архіпелагу Аргентинські острови піднімалася вище нуля, хоча в деякі роки позитивні температури фіксували у грудні, лютому та березні. Середні температури холодних місяців (червень-серпень) рідко опускалися нижче -15°C . Мінусові температури могли траплятися у будь-яку пору року, з іншого боку позитивні температури траплялися серед зими. Абсолютний мінімум -43.4°C відзначений на Аргентинських островах в серпні 1958 р., а максимум $+11.7^{\circ}\text{C}$ – в лютому 1960 р. (Smith & Corner, 1973).

За даними антарктичної станції «Фарадей/Академік Вернадський», як і інших сусідніх станцій, відомо, що протягом останніх 20-25 років спостерігалось зростання середньорічних температур повітря (більш ніж на 2°C). Найбільший вплив у підвищення середньорічної температури вносило зимове потепління – зростання температури в липні склало 4.3°C . Вочевидь, під впливом більш інтенсивної циклонічної діяльності в умовах сучасного клімату температура повітря не знижується настільки, як це було в антициклонічних умовах радіаційного вихолоджування в 1951-60 рр. В результаті зросли значення

абсолютних мінімумів і, в цілому, звужився інтервал реєстрації температур, перш за все в зимовий період. Відповідно значно знизилася ймовірність настання сильних похолодань (до -35°C і т.д.). За даними вимірів останніх 15 років, ймовірність реєстрації температур нижче -35°C практично дорівнювала нулю. Також відбулося згладжування добового ходу температур (Мартазінова та ін., 2010; Franzke, 2013).

Натомість в 2001-2017 рр. середня річна та сезонна температура повітря показала тенденцію до похолодання. Станом на 2017 р. вона була ще статистично не значима, однак середня температура літнього та весняного сезонів виявилася в межах норми 1961-90 рр. Температура осіннього та зимового сезону на 1.0 і 0.8°C перевищує норму 1961-90 рр. Середня річна температура виявилася нижчою за сучасну норму 1980-2010 рр. на $0,6^{\circ}\text{C}$ (Мартазінова та ін., 2011/12).

Загалом клімат району архіпелагу Аргентинські острови за період 1996-2016 рр. характеризувався згладжуванням раніш зафіксованих британськими дослідниками коливань. Зафіксовано мінімум температури -28.6°C , максимум $+8.2^{\circ}\text{C}$. Середня температура літа становить 0.7°C з дисперсією 1.8, але амплітуда досягає 10°C . Взимку різниця між екстремумами досягає $25-30^{\circ}\text{C}$ (В. Тимофеев, особисте повідомлення, 2017).

Важливим фактором, який визначає існування наземних екосистем в районі архіпелагу Аргентинські острови є також вітровий режим. У зимовий період, з червня по вересень, активізуються заходи холоду з континенту.

При цьому льодово-роздільний хребет Антарктичного півострова виступає тут як захисний бар'єр для західного схилу від впливу стічних катабатичних вітрів і потужного охолоджуючого впливу континентального льодовикового щита. У літній період сила вітру, як правило, знижується (середньомісячні значення 3-4 м/с), а в перехідні сезони і взимку зростає (середньомісячні значення 4-6 м/с, з максимумом 35 м/с) У квітні, переважаючі напрямки вітру обумовлені меридіональною орієнтацією Антарктичного півострова.

Найчастіше відмічаються північні, північно-західні та південно-західні вітри. У середньому найсильнішими є вітри північно-західних румбів. Вони ж, як

правило, супроводжуються опадами і хуртовинами. При вітрах північно-східних і східних напрямків спостерігається розвиток місцевих фенових вітрів, які характеризуються найбільшою імпульсивністю (стрибки від майже штильових умов до 15-20 м/с) і різким зростанням температури повітря (Тимофєєв, 2003).

Деяка зміна режиму вітру також пов'язана з потеплінням 1986-2010 рр. В першу чергу, це втілюється у збільшенні значень середніх місячних швидкостей вітру, а також у зростанні повторюваності вітрів північних («теплих») напрямків і зниженні частоти південно-східних («холодних») вітрів (В. Тимофєєв, особисте повідомлення, 2017).

Характерною рисою режиму хмарності є переважання хмарної погоди (в середньому 7-9 балів). Найбільш хмарним сезоном є осінь (березень-травень), а найменш хмарним – зима (червень-серпень).

Протягом окремих, як правило, холодних зим середнє місячне значення хмарності становить 5-6 балів. Що стосується атмосферних опадів, то сумарна річна кількість залишається в межах багаторічної норми, спостерігається два максимуми – весняний та осінній. Середній рівень опадів становить 450 мм (<http://www.weatherbase.com/weather/weather.php3?s=25988&cityname=Academician-Vernadskiy>; Мартазінова та ін., 2010). Деяке зростання опадів у рідкій фазі також було пов'язане з потеплінням 1986-2011 рр. (В. Тимофєєв, особисте повідомлення, 2017; <https://www.bas.ac.uk/data/our-data/publication/significant-reduction-of-coldtemperature-extremes-at-faradayvernadsky-station-in/>)

Снігонакопичення на островах регіону відзначено з березня по жовтень-листопад, а зменшення товщини снігового покриву – з листопада-грудня по березень-квітень. У роки, несприятливі для збереження снігового покриву, останній сходить практично повністю, а при збереженні умов консервації снігу, його рівень залишається вище 30-50 см. Максимальна акумуляція взимку складає 245-260 см. У середньому, за даними 1996-2004 рр., акумуляція протягом року становить 205 см, а середній баланс (акумуляція мінус абляція) – 125 см. За даними окремих років, максимальне накопичення снігу протягом доби може досягати 40-60 см (Тимофєєв, 2003). Район архіпелагу Аргентинські острови

розташований на північ від південного полярного кола, тому тут немає явища класичної полярної ночі. У день зимового антарктичного сонцестояння (22 червня) сонце піднімається над горизонтом майже на 3 градуси (Говоруха, 1997а). Сума світлого часу протягом доби максимальна з другої половини листопада по кінець січня, коли спостерігається полярний день. Максимальна тривалість сонячного сьйва зареєстрована в січні 1970 р. – 302,2 години, а протягом окремих діб досягає 19 год. (Тимофєєв, 1997).

В районі архіпелагу Аргентинські острови на глибині 30-40 см залягає вічна мерзлота (Parnikoza et al., 2016). Вище неї будь-яке заглиблення або ущелина в скелі можуть бути використані рослинністю. В антарктичних умовах велике значення для рослинності мають найменші деталі – незначне підвищення або зниження чи експозиція схилу. Ці та інші обставини перетворюють антарктичне середовище в мозаїку мікрокліматів.

РОЗДІЛ 2.

СУДИННІ РОСЛИНИ АНТАРКТИКИ – ПОХОДЖЕННЯ ТА ПРИЧИНИ
ЕКСКЛЮЗИВНОГО ПОШИРЕННЯ В АНТАРКТИЦІ

У цьому розділі проаналізовано вже відомі наукові дані щодо особливостей систематичного положення, поширення, екології та механізмів адаптації судинних рослин до екстремальних умов навколишнього середовища. Для подальшого порівняння з оригінальними даними проаналізовано результати попередніх досліджень адаптацій судинних рослин на різних рівнях організації: фізіологічному, біохімічному, молекулярному та генетичному рівні.

2.1. Короткий огляд систематичного положення та опис поширення судинних рослин в Антарктиці



Рис. 2.1. Щучник антарктичний
(*Deschampsia antarctica* É. Desv.)



Рис. 2.2. Перлинниця антарктична
(*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.)

Рід щучник - *Deschampsia* складається з 30-40 видів рослин, які поширені в Північній і Південній півкулях. Більшість із них є багаторічними рослинами, хоча існує й група однорічних видів (Chiapella, 2003; 2007; Fernández Souto et al., 2006; Cardone et al., 2009).

Цей рід належить до триби Avenae, яка дуже різноманітна у Північній півкулі. Хоча рід *Deschampsia* характеризується вищим видовим різноманіттям у Південній півкулі (Chiarella, 2007), більшість однорічних щучників, що поширені в Альпах, вірогідніше за все походять з багаторічників, що мігрували з рівнин. Таксономічні дослідження показали, що необхідно відокремити рід *Avenella* від *Deschampsia* (Chiarella, 2007; Frey, 1999).

Останні молекулярні філогенетичні дослідження показали, що *D. antarctica* (рис. 2.1.), яка була знайдена в Південній Америці, Субантарктиці та Морській Антарктиці, тісно пов'язана з двома видами щучників з півдня Аргентини та Чилі, а саме: *D. parvula* (Hook. f.) Desv. та *D. venistula* Parodi. Інша дуже споріднена гілка включає в себе *D. laxa* Phil., *D. kinga* (Hook. f.) Desv., *D. berteroana* F. Meigen з території центрального Чилі, *D. tenella* Petrie з Нової Зеландії, а також південноамериканську расу *D. caespitosa* (L.) P. Beauv. (Chiarella, 2003; Chiarella, 2007).

Досліджений нами вид – *D. antarctica*, морфологічно дуже відрізняється від інших представників роду *Deschampsia* з територій Субантарктики та Анд, а саме: *D. caespitosa*, *D. chapmani* Petrie та *D. penicellata* sp. Ці відмінності полягають у розмірах стебла, листя та частинок квітки (Moore, 1970).

D. antarctica поширена на території Аргентини, Чилі та Перу. Цей вид також відомий на Вогняній Землі та навколишніх островах, а саме: Мальвінські острови, Південна Джорджія, Південні Оркнейські острови та Південні Шетландські острови. Цей вид щучника також присутній на одному з островів архіпелагу Південних Сандвічевих островів, а також уздовж західного узбережжя Антарктичного півострова та сусідніх архіпелагів Морської Антарктики, досягаючи півдня бухти Лазорева на острові Олександра (Moore, 1970; Convey, особисте повідомлення, 2008).

Рід *Colobanthus* Bartl. поширений переважно у південній півкулі (лише *C. quitensis* відомий ще й у Мексиці). Різні автори дають різну оцінку кількості видів у роді *Colobanthus* (Moore, 1970). Так, у Південній Америці цей перелік включає 13 видів, частина яких зараз віднесено до виду *Colobanthus quitensis*

(рис. 2.2), а решта у вид *C. subulatus* (D'Urv.) Hook. f. З усіх видів роду лише *C. quitensis* зустрічається в Морській Антарктиці, досягаючи також бухти Лазарева на острові Олександра (Convey, особисте повідомлення, 2008). Вид *C. subulatus* зустрічається також на півдні, досягаючи островів Південна Джорджія (Moore, 1970). В цілому рід *Colobanthus* складається приблизно з 20 видів (Sneddon, 1999). Інші види роду, які пов'язані з *C. quitensis*, відомі з острова Кергелен з прилеглими островами: *C. kerguelensis* Hook. f. - острів Херд; *C. muscoides* Hook. f. – Тасманія, Нова Зеландія та субантарктичні острови австралійського сектора; *C. apetalus* (Labill.) Druce. – острів Маккуорі; *C. subulatus* – Мальвінські острови, Вогняна Земля та Патагонія на широті 52°25'S (Moore, 1970; Law & Burstall, 1953). *C. quitensis* відрізняється від вищезазначених видів рядом морфологічних ознак, а саме: характером контурів листя, шириною листків, відносною довжиною чашолистків та насінневої оболонки, а також кількістю чашолистків (Moore, 1970). Обидва види *C. quitensis* та *D. antarctica* характеризуються значною мінливістю зазначених вище ознак, через що в минулому рослини обох видів відносили до інших видів.

Територія поширення *C. quitensis* охоплює всю Мексику, високогірні райони Еквадору, Болівії, Чилі та Перу. Цей вид також присутній на Вогняній Землі, Фолклендських островах, Південній Джорджії, Південних Оркнейських островах, Південних Шетландських островах, а також уздовж західного узбережжя Антарктичного півострова з сусідніми архіпелагами (Moore, 1970).

У Морській Антарктиці, уздовж західного узбережжя Антарктичного півострова, і на сусідніх островах, щільність розподілу популяцій обох видів судинних рослин неоднорідна. Їхні популяції передусім розташовані в трьох регіонах: 1) Південні Шетландські острови; 2) в регіоні між Черва Поїнт і мисом Гарсія; 3) поблизу бухти Маргарити. Детальні карти поширення видів в регіоні були представлені рядом авторів (Edwards, 1974; Corner, 1971; Greene & Holtom, 1971; Smith & Poncet, 1987; Komarkova et al., 1985; 1990).

2.2. Еволюційні та філогенетичні аспекти походження судинних рослин в Антарктиці

Більшість вчених, що досліджують Антарктичний регіон, погоджується з гіпотезою, що колонізація регіону рослинами *D. antarctica* та *C. quitensis* відбулася після закінчення плейстоцену (Alberdi et al., 2002; Smith, 2003; Mosyakin et al., 2007; Greene & Holtom, 1971). Проте ексклюзивне існування лише двох видів та особливості їх високої поступової адаптації до складних умов дозволяють припустити можливість більш ранньої колонізації у третинний період (Parnikoza et al., 2007). Важливо, що рослини *D. antarctica* і *C. quitensis* ні в якому разі не можна вважати інвазивними видами. Ці види досі ще не заселили всі можливі території для росту (наприклад, *C. quitensis* відсутній на усіх Південних Сандвічевих островах, а *D. antarctica* є на більшості з них (Convey & Smith, 2006). Тому видається доцільним теоретизувати, що інші експансивні види з Субантарктики повинні були колонізувати нові придатні середовища існування після відступу льодовиків у голоцені. Тому тільки за умови, що обидва види були ранніми колоністами, можна вважати, що на їх поширення впливала не тільки їх поступова адаптація до важких умов існування, але й просте насичення території їхніми діаспорами. Це дало їм вибіркочу перевагу при перенесенні труднощів виживання в надскладному антарктичному середовищі.

Що стосується віку цих видів на Землі в цілому, і зокрема в Антарктиці, існують лише незначні дані. Результати палеоботанічних досліджень вказують на те, що родини *Poaceae*, як і *Caryophyllaceae*, з'явилися під час пізнього крейдяного періоду і розповсюдилися на суперконтиненті Гондвана, перш ніж він повністю відокремився в третинному періоді. Перші знахідки трав'янистих рослин та їх угруповань відомі з південноамериканського еоцену (45 млн. р. т.). Незважаючи на те, що пилкові зерна були виявлені ще в африканському еоцені, трав'янисті угруповання відомі лише з часів пізнього міоцену (14 млн. р. т.) (Jones, 1994). Перші знахідки пилкових зерен *Caryophyllaceae-Caryophylloflora paleogenica* G. J. Jord. і *Macfield* – відомі з Австралії та Нової Зеландії та

відносяться до пізнього крейдового періоду (Jordan and Macphail, 2003). Цей вид цілком може мати відношення до будь-якої іншої каріофілоїдної групи *sensu lato* (Mosyakin et al., 2007), однак справжні Caryophyllaceae з'явилися в Південній Америці не пізніше, ніж у міоцені (Jordan & Macphail, 2003). У випадку з Роасеae, у міоцені відбувалося розростання C4-рослин на сусідні території з формуванням там відкритих трав'янистих угруповань (Osborne, 2007). Спроби описати напромак та час загального розповсюдження видів антарктичних судинних рослин були зроблені лише для роду *Deschampsia*. Загалом існує дві гіпотези первинного розселення видів цього роду: північна, яка передбачає, що рід розвивався у високих та середніх широтах Євразії і лише пізніше поширився на південь, де формувалася вторинний центр видоутворення; південна гіпотеза вважає місцем походження таксону Південну Америку, що приводить до висновку про давнє походження роду у південній півкулі (Chiarella, 2003).

Спільний монофілетичний таксон (клада) для південноамериканських видів разом з *D. antarctica* (заснований на даних молекулярної генетики) підтверджує локалізацію центру утворення видів, принаймні цієї частини роду, поблизу точок контакту Південної Америки з Австралією та Нової Зеландії через Антарктиду, яке, можливо, тривало аж до самого пліоцену (Chiarella, 2003; Jones, 1994). У відповідності до загальновідомої ідеї Хукера, яку він оголосив у 1851 р., сучасна південна флора може представляти собою залишки флори Гондвани (Smith, 1984), отже *D. antarctica* та *C. quitensis* вірогідно могли з'явитися в регіоні ще до плейстоцену. Знаючи про те, що Південна Америка та Антарктида були поєднані через ланцюг островів Скотія, не можна виключати також ймовірність того, що поширення відбувалося ще до пізнього третинного періоду, коли антарктичний льодовий щит ще не зайняв весь континент (Parnikoza et al., 2007). У той же час переважання льодовикових максимумів та мінімумів, які мали місце протягом цього періоду на території Морської Антарктики (Birkenmajer et al., 2005), не призвели до суцільного вимирання рослинного покриву. Таким чином вони могли одночасно сприяти їхній поступовій адаптації (в основному, через поширення та створення насінневого банку) рослини при наступі максимуму плейстоцену.

За умови, що ця теорія вірна, ці рослини зараз мають дуже значний вік та ймовірно зазнали помітної дивергенції, що мабуть постійно приводило до появи нових молодих видів та підвидів (Mosyakin et al., 2007). Вірогідно, можна було б знайти сліди такої розбіжності в описаній раніше близькій спорідненості субантарктичних видів роду *Colobanthus* або в спробах виділити 13 видів в межах роду *Colobanthus*, а не двох південно-американських видів *C. quitensis* і *C. subulatus* - з Південної Америки (Moore, 1970).

Можливо така мінливість тісно пов'язаних видових форм, що трактуються як окремі види, часто не має можливості для подальшого розвитку через вузький діапазон екологічних обмежень. Останні не підходять для того, щоб мати шанс вижити в складних умовах навколишнього середовища Антарктиди, що вкрита льодом. Тим не менш, залишається відкритим питання про можливість виживання судинних рослин в регіоні через події зледеніння в період пліоцен-плейстоцену (5,3–1 млн. р. т.). Актуальна інформація про масштаби заледеніння у Південній півкулі допоможе отримати відповіді на ці питання.

Часто окреслення меж зледеніння ускладнюється через їх стирання або маскування більш пізніми подіями (Convey et al., 2008). На підставі даних, отриманих Sugden & Clapperton (1977) та Law & Burstall (1953), Сміт зазначає, що вегетація в Антарктиці навряд чи могла залишитися південніше Південної Джорджії та островів Херд, які, найімовірніше, були повністю вкриті льодом (Smith, 1984). В той же час, посилаючись на карту заледеніння Антарктичного півострова під час плейстоценового максимуму, складеного на основі цілого ряду публікацій, можна припустити, що Південні Шетландські, Південні Оркнейські та Південні Сандвічеві острови не були суцільно вкриті льодом (Sugden et al., 2006).

Хоча А. Tatur (2002) з посиланням на Clapperton (1990) представив карту, що ілюструє повне зледеніння острова Кінг-Джордж. На острові досі присутні ділянки, які вільні від льоду. Marsz (2001) вказує на групу ділянок на острові, які з ряду причин не могли замерзати. У таких умовах слід враховувати можливість збереження постійних зон без льоду – антарктичних рефугіумів, що залишилися в

регіоні (Parnikoza et al., 2007). Наприклад, було виявлено два рефугіума, на яких вижила велика кількість безхребетних (Convey et al., 2008; Bolshiyarov, 2006; Stevens et al., 2006).

Однак у випадку з судинними рослинами Морської Антарктики лише райони, що знаходяться поряд з океаном й на які діє його вологий вплив, можуть, імовірно, утворювати рефугіуми, оскільки цей ефект створює помітні коливання кліматичних показників (Smith, 1984). Завдяки різноманітному рельєфу, різній експозиції схилів та складу підстилаючих порід тут формуються різноманітні мікрокліматичні умови, деякі з них придатні для існування *D. antarctica* та *C. quitensis*. Це видається єдиною причиною того, чого, незважаючи на прогресуюче потепління в Морській Антарктиці, тут відсутні інші види. Існують також докази того, що такий рельєф разом з геоморфологічними та іншими характеристиками перешкоджає утворенню суцільного льодовикового середовища й на багатьох інших прибережних антарктичних територіях (Marsz, 2001). За Marsz (2001) цей тип оаз можна спостерігати й на острові Кінг-Джордж. Одна з них, оаза Поінт Томас, характеризується одними з найбільших площ формації антарктичних трав'янистої тундри у Морській Антарктиці (Komárkova et al., 1985; Lindsay, 1971). На сьогоднішній день площа таких оаз у порівнянні із загальною площею ділянок без рослинності досить невелика. Найстаріші відкладення торфу на субантарктичних та антарктичних островах відомі з голоцену (5-6 тис. років тому) (Smith, 1984; Convey et al., 2008). Проте старі відкладення торфу могли не залишитися внаслідок регулярного змиву або сповзання великих його мас в океан під дією льодовикових потоків або язиків льоду при вторгненні льодовикових мас.

2.2.1. Молекулярно-генетичні дослідження походження рослинності в регіоні

В рамках обговорення напрямків та часу колонізації антарктичних судинних рослин, важливо також включити молекулярно-генетичні дані та дані щодо гетерогенності цих видів в регіоні Морської Антарктики.

На думку деяких дослідників, колонізація судинними рослинами регіону могла відбуватися порівняно нещодавно (Mosyakin et al., 2007). Загальноприйнятим вважається той факт, що ізольована біота демонструє значну генетичну гетерогенність внаслідок накопичення мутацій з їх фіксацією за допомогою інбридингу та відсутності дрейфу генів. Водночас вважається, що нові рослини-колоністи не мають достатньо часу для того, щоб сформувати значний рівень міжпопуляційної різноманітності та демонструють ефект засновника. Велика кількість даних про гетерогенність *D. antarctica* накопичилася за результатами досліджень на основі методу AFLP. Значним обмеженням цього методу є те, що за його допомогою неможливо ідентифікувати геномні послідовності, які відповідають за знайдену гетерогенність. З цієї причини інтерпретація результатів, отриманих за методом AFLP, може бути досить складною (Volkov et al., 2010).

Дослідження, проведені методом AFLP виявили, що відповідно до інтерпретації показників, наданих авторами, у щучника антарктичного спостерігається низька мінливість (13%) між популяціями з острова Сігні (Південні Оркнейські острови) та островів Анкоридж, Лагун та острова Леоні, які розташовані на відстані 1350 км від острова Сігні. Тим не менш, метод AFLP не відповідає на питання про те, яким є фактичний вік дивергенції, проявом якої є виявлена гетерогенність. У той же час було виявлено високий рівень поліморфізму між популяціями з різних частин острова Сігні, та низький рівень гетерогенності в значно південнішому районі, де розміщений острів Леоні. Крім того, відсутність однакових генотипів була зареєстрована в обох регіонах (Holderegger et al., 2003).

K. Chwedorzewska, використовуючи той же метод AFLP, виявила високий рівень гетерогенності всередині популяцій *D. antarctica* в порівнянні з такими арктичними видами як *D. brevifolia* R. Br. та *D. alpina* (L.) Roem and Schult. з архіпелагу Свальбард. Варто додати, що останні два види показали чітке свідчення того, що вони є колоністами постплейстоценового часу. У той же час більш південні популяції *D. antarctica* Морської Антарктики демонстрували нижчу гетерогенність, ніж північніші популяції, що живуть у менш суворому середовищі (Chwedorzewska, 2006). Така схема, вочевидь, може бути пояснена ступінчастим розселенням виду в регіоні (Mosyakin et al., 2007).

Існує припущення, що колонізація регіону відбувалася декілька раз. Це може бути підтверджено тим, що в різних оазах Антарктики було виявлено декілька різних генотипів щучника антарктичного. Можливо вони широко розповсюдилися в період досить м'якого клімату під час голоцену. Такі результати можна цілком підтвердити даними (Chwedorzewska, 2006). Подібні висновки були отримані також у результаті двох досліджень міжпопуляційного поліморфізму в *D. antarctica*, за допомогою того ж метода AFLP. Одночасне існування двох різних груп генотипів в даній популяції було виявлено також при вивченні молекулярної гетерогенності у популяціях щучника з оази Поїнт Томас (острів Кінг-Джордж) (Chwedorzewska et al., 2004). Крім того, було показано, що міжпопуляційна гетерогенність у рослин з Фолклендських островів вище, ніж між іншими популяціями у Морській Антарктиці, які розташовані на значній відстані одна від одної. З іншого боку, аналіз гетерогенності популяцій *D. antarctica* з набагато більш віддалених Південних Шетландських островів та Аргентинських островів показали, що рослини з обох регіонів мають тотожний ступінь гетерогенності, що не дає можливості подальшого кластерингу через віддаленість географічного розташування (Van der Wouw et al., 2008). Більший від звичайного рівень гетерогенності в північних регіонах свідчить про більш високе генетичне різноманіття, що сформувалося тут на місці, тоді як низький рівень гетерогенності в популяціях з південних регіонів може бути пояснений саме північним походженням цих популяцій.

Дані, отримані методом AFLP, можуть свідчити про те, що центр генетичного різноманіття для *D. antarctica* знаходиться північніше Морської Антарктики (Holderegger et al., 2003) та на сусідніх архіпелагах Субантарктики. Це, на наш погляд, добре узгоджується з можливістю того, що раніше тут існували рефугіуми, де рослини переживали період зледеніння. Така картина, у випадку з антарктичними судинними рослинами цілком може використовувати ідею, запропоновану Владиславом Шафером про міграційні релікти: види, що збереглися лише в деяких частинах регіону й поширилися по території на сусідні області у більш пізній час (Parnikoza et al., 2007; Szafer, 1975).

Виживання антарктичних рослин ймовірно було успішним у ряді приморських оаз на Південних Шетландських островах та на Південних Оркнейських островах, а також, можливо, й на Південних Сандвічевих островах. Саме з них окремі рослини з близьким рівнем гетерогенності (після ізоляції) генотипів могли широко розповсюдитися на більш південні території Морської Антарктики та на регіони звільнені від льоду. Наявність таких місць для розвитку рослинності показана на острові Південна Джорджія (Van der Putten et al., 2004).

Наявність квітів у *D. antarctica*, які здатні до перехресного запилення, доводить можливість перенесення генів між звичайними клейстогамними популяціями в дуже сприятливі сезони. Такі дані відсутні для перлинниці. Проте в північних районах Морської Антарктики, Скотії та південній частині Південної Америки помітна морфологічна мінливість, а також висока концентрація видів цього роду (Moore, 1970). Це добре узгоджується з ідеєю існування рефугіумів у цьому регіоні. Аналіз доступних даних, отриманих методом AFLP може додати до цього переліку всі популяції Південної Америки. Однак у цьому випадку слід мати на увазі, що Андські зледеніння, подібні до Антарктичних, значно обмежили території, які придатні для розвитку рослинності. Тому території, які стали вільними від льоду після періодів зледеніння, могли бути колонізовані як рослинами з сусідніх популяцій, так і перенесеними з більш південних локалітетів.

Було проведено дослідження не кодуючої хлоропластної ДНК у рослин *D. antarctica* з Південної Америки, Субантарктики та Морської Антарктики (Van der Wouw, 2008), в результаті якого було виявлено лише три гаплотипи хлоропластної ДНК, з гетерогенністю лише для невеликої фракції праймерів. Слід зауважити, що у цьому дослідженні було представлено лише декілька зразків із значних за площею територій. Був виявлений унікальний гаплотип С з Південних Оркнейських островів із зоною суміжного розподілу гаплотипу А. В результаті чого виникла ідея, що рослини з різними генотипами можуть бути сусідами на одному острові або на сусідніх островах, тому ймовірність існування рослин, що мають ці та інші, ще невідомі гаплотипи, в других регіонах, не може бути виключеною. Виходячи з наявності виявленого гаплотипу С, унікального для Оркнейських островів, можна було б припустити, що принаймні один з рефугіумів був розташований тут. Однак є дані про можливе зледеніння всієї території південніше широти 60° (Sugden & Clapperton, 1977). В той же час, відсутність таких доказів на територіях, що межують з Індійським океаном (архіпелаги Кергелена та Крозе), дозволяє авторам описати гаплотип, який утворився тут внаслідок ізоляції рефугіума біля краю льодовикового щита (Van der Wouw, 2008).

Для того, щоб отримати більш значущі висновки про час дивергенції між видами з Південної Америки, Субантарктики та Морської Антарктики, деякі дослідники застосували молекулярні маркери, які підтвердили свою ефективність у філогенетичних дослідженнях. Автори провели лише одне дослідження, в якому кілька зразків *C. quitensis* родом із чилійських Анд та Морської Антарктики порівнювалися з внутрішнім транскрибованим спейсером (*ITS*) рибосомальної ДНК. Варіативність цієї нуклеотидної послідовності ДНК, яка широковідома в таксономії, склала лише 1,17% (Gianoli et al., 2004). Проте 35S рРНК (ядерний локус, що кодує 5.8S, 18S і 25S рРНК, для огляду див. (Volkov et al., 2004)) представляє собою клас повторюваних послідовностей під контролем узгодженої еволюції, що відповідає за високий ступінь гомогенізації між повторами (Volkov et al., 1996).

Високий ступінь гомогенізації та присутність ділянок ДНК, що розвиваються різними темпами, роблять 35S рРНК дуже привабливим інструментом для молекулярної таксономії, філогеографії та популяційної генетики. Зокрема, порівняння швидкого розвитку *ITS1* та *ITS2* широко використовується для таксономічних реконструкцій між учасниками одного й того ж чи споріднених родів (Grimm et al. 2005; Jobst et al., 1998). Так, у *Saxifraga paniculata* Mitt., яка пережила високогірні зледеніння в окремих рефугіумах у Альпах, було виявлено лише 14 змінних нуклеотидів (2,4%) з 583 нуклеотидів *ITS* на міжпопуляційному рівні (Reisch, 2002). У роді *Anthyllis* із Середземномор'я, такий вид як *Anthyllis montana* L., розвивався в пізньому пліоцені через ранній плейстоцен. Він відрізняється від найбільш споріднених видів 5, 2 і 17 нуклеотидними замінами в *ITS*. Його внутрішньовидова дивергенція почалася лише в пізньому четвертинному періоді (0,7 млн.) (Kropf et al., 2002). Подібна ситуація у випадку з *D. antarctica* та *C. quitensis* могла б потенційно пояснити відсутність чітко вираженого поділу видів у певному геологічному часі, який був запропонований авторами (Mosyakin et al., 2007), а також появу видів, розділених в період після зледеніння, який мав місце в регіоні, де був поширений *C. quitensis*.

Отже, молекулярно-генетичні дослідження, проведені на популяційному рівні для антарктичних судинних рослин, поки що не дозволяють нам однозначно визначати час колонізації *D. antarctica* і *C. quitensis*. Крім того, означити точний час розповсюдження та вік вищезгаданих генотипів, як і раніше, залишається проблематичним.

Однією зі складностей в роботі з антарктичними рослинами є ненадійність застосованих методів, а також недостатність доступного матеріалу, як зразків живих рослин з Морської Антарктики, так і їхніх викопних решток. Крім того, слід визнати, що дослідження молекулярної біології цих видів досі залишаються на початковій стадії, й продовження таких досліджень потребує детального вивчення інформативних послідовностей, що дають генетичну гетерогенність.

2.3. Вплив абіотичних факторів на адаптацію судинних рослин в регіоні

Антарктика є унікальним місцем для вивчення природних адаптаційних механізмів. Континент повністю ізольований водами Південного океану та системою Полярного фронту, тому судинні рослини тут існують в екстремальних умовах, що межують з максимальною мірою їх можливостей для виживання, оскільки 98% поверхні вкрито суцільним шаром льоду і тільки близько 2% площі континенту придатні для розвитку рослинності (Ставницер, 1958; Convey, 2008; Parnikoza et al., 2011a; Frenot et al., 2005; Alberdi et al., 2002; Chwedorzewska & Bednarek, 2011). Такі ділянки представлені у вигляді оаз у континентальній, або Східній Антарктиці, а також на вузькій смузі західного узбережжя Антарктичного півострова та островах, які були названі Морською Антарктикою. Антарктичні тундрові формації займають тільки найбільш сприятливі оази території Морської Антарктики. У більш суворих умовах панують лише лишайники, мохи та водорості.

Січень до потепління останніх декад був єдиним місяцем, коли середня температура повітря піднімалася вище нуля. Протягом найхолодніших місяців (з червня по вересень) температура в регіоні рідко падає нижче -15°C . Все ж в цій частині Антарктики мінусові температури можуть виникати у будь-який час протягом року, проте навіть невеликі відхилення в ландшафті можуть відігравати вирішальну роль у створенні мікроклімату внаслідок низького положення сонця в полярній зоні. Ці та інші специфічні риси створюють відчутну мозаїку мікрокліматів, що часто різняться навіть між сусідніми островами (Smith & Corner, 1973).

Адаптація рослин стосується спадкових фіксованих конституційних властивостей, характерних для рослин, незалежно від того, чи знаходяться вони в стресових умовах чи ні. Ці властивості проявляються як на структурному, так і на біохімічному рівнях. Загалом, адаптація рослин до абіотичних факторів середовища має значне екологічне значення. Дослідження обох видів судинних

рослин в Антарктиці не виявило суттєвих якісних ознак, які могли б вказати на будь-які якісні відмінності від інших полярних видів і пояснити кращу виживаність цих видів в найсуворіших областях Землі (Parnikoza, 2013; Mantovani & Vieira, 2000; Barcikowski et al., 2003a,b; Giełwanowska & Szczuka, 2005). Розглянемо це детальніше.

2.3.1. Особливості адаптації щучника антарктичного до низьких температурних показників

Антарктичні рослини мають розвинену стратегією уникання складних умов середовища. Властивість рослин адаптуватися до конкретних умов середовища є одним із факторів, що визначає природне середовище існування для диких рослин та можливість їхньої інтродукції (Войников, 2004). Анатомія обох судинних рослин типова для рослин засушливих умов існування. Листя мають продихи, верхня сторона яких покрита товстим шаром воску. Це є однією з найхарактерніших рис, що характеризують більшість сухостійких рослин. *D. antarctica* має високу варіативність індивідуальних форм, що містить різну кількість хлоропластів у клітинах мезофілу. Хлоропласти мають неправильну форму з випуклостями чи інвагінаціями всередині органел та мають більший розмір, для того, щоб збільшити сукупну поверхню хлоропласту. Кількість хлоропластів негативно корелює з такими параметрами середовища, як короткий світловий день та низькі середньорічні температури (Giełwanowska & Szczuka, 2005).

Через значний вплив складних умов навколишнього середовища рослини займають території з найбільш сприятливими умовами: розсипи каміння, скельні заглиблення та ніші, місця з гарними кам'яними пластами, пляжі тощо (Парнікоза, 2013). Судинні рослини переважно заповнюють захищені ділянки в скелястих схилах, моренах, простих ґрунтах (у тому числі торф'яних) та на галькових

пляжах, вільних від льоду та снігового покриву влітку. Рідше рослини вкорінюються на скельних виступах та у щілинах (Edwards, 1974; Corner, 1971; Greene & Holtom, 1971; Smith & Poncet, 1987; Smith, 1996; De Carvalho et al., 2005; Parnikoza et al., 2008a; Parnikoza et al., 2008b). Зокрема, щучник антарктичний зустрічається окремими групами особин чи інколи формує суцільний “газон” щучника на поверхні. Перлинниця антарктична зустрічається рідше, але причини її обмеженого розповсюдження ще недостатньо вивчені (Parnikoza et al., 2011a; Crossley et al., 2008; McGonigal, 2008; Soper, 2008; Ross et al., 1996; Kim et al., 2007). Перлинниця формує невеликі скупчення (групи) і часто зростає поблизу більших груп *D. antarctica* або в порожнинах між камінням, уникаючи прямого впливу несприятливих абіотичних факторів. У деяких регіонах Морської Антарктики *S. quitensis* зустрічається лише в деяких локалітетах, які найбільш захищені від несприятливих умов.

Обидві рослини мають специфічний механізм стійкості або витривалості на рівні всього організму. Зокрема, цей механізм підтримується шляхом синтезу деяких класів стресових білків, а також інших сполук, що забезпечують стійкість (Алєхіна и др., 2005; Parnikoza et al., 2011a). Підвищення рівня витривалості рослин до умов низької температури є результатом складної перебудови в фізіологічних та біохімічних процесах, а також змінами в експресії великої кількості генів (Pearce, 1999; Thomsashow, 1999; Chinnusamy et al., 2006; Трунова, 2007). Дія теплового та холодового шоку приводить до змін в активності генів у рослинних клітинах та інших структурах. Більше того, при зниженні температури специфічні гени починають функціювати та синтезувати певні білки. Окрім великої кількості залучених ферментів, виділено деякі родини білків, які специфічно пов'язані з цими процесами. Відповідно до схеми (Колисниченко & Войников, 2003): в момент, коли температура навколишнього середовища зменшується, синтез білок розділення стресу, запускає термогенез. Добре відомий білок холодового шоку – Coldshock protein 310 (CSP) запускає окисне фосфорилування, яке дозволяє використовувати окислювальну енергію для підвищення температури в органах рослин на 4-7 °C вище, ніж у навколишньому

середовищі (явище термогенезу) (Грабительных, 2000). Це допомагає рослинам підтримувати позитивну температуру протягом деякого часу та підготуватися до подальшого зниження температури навколишнього середовища. Більше того це запускає низку захисних реакцій, зокрема, утворення вільних жирних кислот та вільних цукрів, а також синтезу захисних білків: антифризів, дегідринів та шаперонових білків. Всі вони є багатофункціональними білками, які регулюють процеси трансляції та транскрипції, а також окремі процеси окиснення та фосфорилування під час низькотемпературного стресу (Колисниченко & Войников, 2003). *D. antarctica* має типові біохімічні адаптивні механізми, характерні для рослин, що ростуть за умов низької температури (Parnikoza et al., 2011a).

Уже відмічали, що рослини *D. antarctica* та *C. quitensis* мають різні рівні стійкості у холодних умовах. Антифризні білки під час сильного холоду в міжклітинному просторі *D. antarctica*, формуються маленькі кристали льоду, які не пошкоджують клітини (Gielwanowska et al., 2005; O'Reilly, 2008). Різна активність антифризних білків у цих рослинах може відображати різні стратегії для запобігання замерзанню, які виявилися успішними для виживання в Антарктиці (Bravo & Griffith, 2005). Вважається, що накопичення деяких білків антифризів є одним з основних адаптивних механізмів рослин до холодних умов середовища (Alberdi & Corcuera, 1991).

На основі біоінформаційного пошуку виявлено синтез білку антифризу у щучника антарктичного, що має вагу 22 кДа (Ozheredova et al., 2015), який перешкоджає процесу замерзання води всередині кліни (Колисниченко & Войников, 2003). Наявність антифризів у *D. antarctica* не є випадковим, оскільки такий адаптивний механізм захисту досить поширений у рослин, що дозволяє їм переживати низькі температури (Кургуаченко et al., 2005). Наприклад, озимі злакові культури мають велику кількість захисних механізмів, завдяки яким вони ефективно забирають воду з цитоплазми в апопласти під час холодного шоку, уникаючи утворення кристалів льоду усередині клітин. Зокрема, антифризи *D. antarctica* здатні інгібувати перекристалізацію води в міжклітинному просторі.

Ці білки кодуються генами *IRIPs* (Ice recrystallization inhibition proteins), які однак, не є видоспецифічними (Parnikoza et al., 2011a; John et al., 2009). Відповідно до наших знахідок у базі даних NCBI (NCBI Database. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein>), група білків дегідринів IROPs включає сім різних білків з вагою 58, 57, 55, 53, 48, 30 і 27 кДа, генна експресія яких у *D. antarctica* регулюється впливом низьких температур, фізіологічного та осмотичного стресу (Ozheredova et al., 2015). Ці білки накопичуються в первинних зонах замерзання. Було виявлено досить високий процент антифризних білків у загальному білковому пулі у *D. antarctica* незалежно від площі їх розподілу (Doucet et al., 2000). До того ж ми виявили наявність ще двох білків, що синтезуються у відповідь на низьку температуру (Ozheredova et al., 2015). Їх приналежність до групи *IRIPs* досі не встановлена. Відмінність згаданого гена у щучника від подібного в інших рослин, вірогідно, полягає в тому, що експресія гена протеїну антитіл виникає в більшості рослин в процесі акліматизації до низьких температур та адаптації. У той же час виявлено активність *IRIPs* у листі неакліматизованих рослин *D. antarctica* (Bil'danova et al., 2012), але це не було підтверджено за допомогою інших методів (Spangengern et al., 2005).

У геномі *D. antarctica* були виявлені послідовності, які є гомологічними до послідовності генів, що кодують убіквітинподібні білки. У рослинах ці білки беруть участь у зниженні убіквітин-АТФ-залежного білка, і, зокрема, запобігають самозапиленню та беруть участь у реакціях рослин на стресові умови (Gidekel et al., 2003). Було виявлено також, що під впливом низьких температур у рослин активуються антиоксидантні ферменти (Pérez-Torres et al., 2004) та відбувається накопичення розчинних вуглеводів у тканинах (Montiel, 2000). Експресія цього гена була показана у *D. antarctica*, як такого, що кодує фермент сахарозофосфатсинтетазу. Відомо, що активність цього ферменту зростає у відповідь на низьку температуру, хоча його кількість та експресія залишаються стабільними (Zuniga-Feest et al., 2005).

Фахівці здійснили пошук послідовностей (як нуклеотидів, так і як амінокислот) у *S. quitensis* у публічних спеціалізованих базах даних, які показали,

що зараз відомо лише сім нуклеотидних послідовностей *C. quitensis* (характеристики двох з яких були визначені чи перевірені, а п'ять не були перевірені) жодна з яких не є гомологічною до гена *IRIPs D. antarctica* (NCBI Database. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein>). Перевірені послідовності повністю належать до послідовності ретротранспозону Кассандри *TRIM* (Kalendar et al., 2008) та послідовності гена 18S рибосомної РНК, *ITS1* секції генів 5,8S рибосомної РНК та *ITS2* секції гена 28S рибосомальної ДНК. Непереверені хлоропластні послідовності – це часткова послідовність гена *Ksimilar*, частково послідовність гена *tRNALeu* (trnL), повна послідовність інтергенного клину trnL trnF та часткова послідовність гена *tRNAPhe* (trnF), часткова послідовність генів *PsbZ* (psbZ) і *tRNAGly* (trnG), часткова послідовність міжгенного клину *trnQrps16* і гену *S16* білка рибосом (rps16) і часткова послідовність, подібна до гена субодиниці F НАДФ дегідрогенази (Greenberg et al., 2011). Отже, питання адаптивної системи перлинниці антарктичної на холод потребує подальшого вивчення (Ozheredova et al., 2015).

Вплив низької температури на клітини рослин тісно пов'язаний з дегідратацією клітин. Відомо, що існує група стабілізаторів гідрофільних білків-дегідринів, інтенсивність синтезу яких змінюється під час низькотемпературного стресу. Під час зневоднення клітин внаслідок водного стресу через високу гідрофільність такі білки, що запобігають втраті вологи, приводять до стабілізації інших білків (Колисниченко & Войников, 2003). Тому синтез дегідрину є одним з можливих шляхів адаптації рослин до низьких температур.

Декілька таких білків були виявлені у *D. antarctica*. Одна частина продуктів цих генів накопичується під зовнішнім впливом абсцизової кислоти (АВА), а інша – під осмотичним та сольовим стресом, про що свідчить наявність АВА-залежних і АВА-незалежних шляхів регулювання синтезу дегідрину. В результаті аналізу пулу цих білків було виявлено сім стресових білків, що накопичуються в результаті впливу низьких температур у тканинах судин та епітелію. В результаті формуються точки первинного замерзання (Olave-Concha et al., 2004). Механізм участі абсцизової кислоти у процесі експресії холодоіндукованих генів досі

лишається не зрозумілим (Gusta et al., 2005). Існує припущення, що абсцизова кислота необхідна для виживання рослин під впливом низьких температур протягом тривалого часу.

Для генів *C. quitensis* не вдалося визначити ген, що кодує дегідрин. Вірогідно, що *C. quitensis* має інші механізми виживання в умовах низької температури, але пояснення цих механізмів потребує подальшого вивчення (Ozheredova et al., 2015).

Деякі дегідрини одночасно можуть виконувати роль антифризів та мати кріопротекторну активність, а також брати участь у регуляції витривалості клітин рослин до холодного стресу (Косаковская, 2008).

Дослідження ліпідного складу мембран *D. antarctica* не виявило ніяких особливих ліпідів в їхньому складі. Проте було виявлено, що рівень вмісту фосфатидилгліцерину в рослин нижчий, ніж зазвичай, що скоріш за все пов'язане з підвищеною чутливістю рослин до стресу (Bravo et al., 2001). Порівняння пігментно-білкових комплексів тилакоїдних мембран *D. antarctica* та *Pisum sativum* L. (Топчій, 2006) також не показало жодних особливостей. У той же час, кількісні відмінності були показані в загальному вмісті різних пігментно-протеїнових комплексів (Таран та ін., 2009).

Ще одним захисним механізмом на вплив низької температури протягом певного періоду є накопичення розчинних цукрів у тканинах. Показано, що максимальне накопичення сахарози, фруктози та глюкози в тканинах листків *D. antarctica* відбувається перед настанням антарктичної зими (Zuciga et al., 2003; Zuciga Feest et al., 2005). Деякі вчені вивчали експресію гена, що кодує фермент сахарозофосфатсинтетазу у *D. antarctica*. Виявлено, що активність зазначеного ферменту зростає у відповідь на низьку температуру, але кількість і рівень експресії відповідного гену не змінюється (Philipp et al., 1990). Проведено порівняльний аналіз шести різновидів *Medicago sativa* L. з контрастною витривалістю до замерзання, які показали, що дві мРНК-MsaciA та MsaciB накопичуються під час акліматизації до холоду (Колисниченко & Войников, 2003). Вони кодують білки, які містять гліцеринові мотиви. Це підтверджує, що

їхня здатність накопичувати білки, що подібні до Msac1A та Msac1B, більшою мірою може бути пов'язана з витривалістю цих рослин в холодних умовах. Що стосується обох антарктичних судинних рослин, то дані про білки, подібні до згаданих вище, повністю відсутні в літературі. Більшість стресових білків є шаперонами, синтезованими *de novo*, кількість яких різко зростає під дією стресових факторів. Численні функції білків цього сімейства визначаються їхньою шапероновою активністю. Зокрема, вони беруть участь у процесах регулярних не ковалентних зв'язків поліпептидів або поліпептидних структур, які не є компонентами новоутворених структур. Вважається, що молекулярний шаперон, крім приєднання та стабілізації інших білків, який нестабільний у певних конформаційних умовах, сприяє наданню клітині витривалості. Він бере участь у супровідній, олігомерній збірці та транспортуванні до певних субклітин білкових компартментів або вивільнення їх за допомогою денатурації (Косаковская, 2008). Ці гідрофільні білки утворюються в цитоплазмі під впливом низьких і високих температур та накопичуються в клітинних стінках. Показано, що накопичення білків в стінках клітин відбувається в *D. antarctica* після температурного стресу. Цей білок має молекулярну масу 70 кДа (Alberdi et al., 2002). Він допомагає перетворювати агреговані або нерегулярно об'єднані білки у розчин, і навпаки, використовувати деякі цикли приєднання та гідролізу аденозинтрифосфату (Войников и др., 1984; Ozheredova et al., 2015).

Пошук у базі генів (GenBank, TrEMBL, та SwissProt (<http://www.expasy.org>) виявив 37 амінокислотних послідовностей, які можуть бути визначені, як такі, що є частиною протеому *D. antarctica*, 20 послідовностей з яких є потенційними білками або білковими фрагментами з передбачуваною функцією, в той час як 17 послідовностей – це потенційні білки або їхні фрагменти, функція яких добре відома. У *D. antarctica* було виявлено транскрипти 25 генів, які були описані раніше для інших видів, які пов'язані з реакцією рослинного організму на холод (Ozheredova & Kozeretska, 2008). Проведений аналіз показав, що анотація геному та протеому *D. antarctica* знаходяться на їх початковій стадії, а функції найвідоміших потенційних білків ще не визначені (Таран и др., 2009; Ozheredova

& Kozeretska, 2008). Таким чином, ми можемо припустити, що цей протеїн забезпечує оптимум фотосинтезу при низьких температурах (+12°C) (Parnikoza et al., 2011a; Alberdi et al., 2002).

D. antarctica і *C. quitensis* можна віднести до кріофітів – організмів, що живуть в умовах з низькою температурою (Ушакова & Даль, 2000). Загалом, мінімальна температура фотосинтезу – це температура замерзання рідини (-1 ... -2°C), а кріофіти можуть здійснювати процес фотосинтезу при ще більш низьких температурах. Так, наприклад, *Pinus pumila* Regel. може фотосинтезувати під снігом при температурі -7°C. Антарктичні лишайники можуть фотосинтезувати при -10°C (Huiskes et al., 2006) в той час, як для *D. antarctica*, оптимальна температура для фотосинтезу в природних умовах становить 10-12°C. Для *C. quitensis* ця величина досі не визначена. Рослини *D. antarctica* та *C. quitensis* також можуть витримувати низьку температуру, посуху, крім того в них ще залишається здатність до фотосинтезу в точці замерзання (Crossley, 2008). Загальна холодна витривалість *D. antarctica* набагато вище (LD50 = -26°C), ніж у *C. quitensis* (LD50 = -5°C) (Parnikoza, 2011; Bravo et al., 2005).

Однією з ранніх реакцій на охолодження є окислювальний стрес, який викликає порушення ферментативної активності у мембранах хлоропластів та мітохондрій. Ферменти також викликають процеси окислювального та фотосинтетичного фосфорилування. Формування адаптивних механізмів підтримки фотосинтетичної активності в умовах низької температури відбувається на рівні ультраструктурної організації та на біохімічному рівні (Таран та ін., 2009).

Особливі риси фотосинтетичної системи обох видів були темою окремого дослідження. Взагалі, фотосинтетична система судинних рослин добре пристосована до життя в умовах з низькою температурою. Клітини мезофілу листків у щучника антарктичного містять атипові структури. Вони являють собою численні пухирці різного розміру з концентрично розташованими мембранами. Вважається, що ці утворення пов'язані з адаптацією до кліматичних умов

Антарктики (Giewanowska et al., 2005). Такі ознаки підвищують продуктивність фотосинтезу. Дані про відповідні дослідження для *C. quitensis* відсутні.

Проте, цікаво, що в обох антарктичних видів фотосинтез зупиняється, коли температура опускається нижче -2°C , що є спільним для усіх судинних рослин (Karpen & Schroeter, 2002; Karpen, 1993).

Отже, *D. antarctica* не має видоспецифічного механізму синтезу білків стресу, що забезпечують фотосинтетичну активність в умовах низьких температур. Відповідні дані стосовно *C. quitensis* в літературі відсутні. Відомо, що судинні рослини включають більшість, так званих, економних видів, що характеризуються міжвидовою мінливістю стійкості до холодних температур. Через це необхідно ретельно дослідити механізми низькотемпературної адаптації рослин, що ростуть у складних кліматичних умовах (Zhivet'ev et al., 2010; Таран и др., 2007).

2.3.2. Особливості адаптації судинних рослин Антарктики до впливу ультрафіолетового випромінювання

В умовах Антарктики значним є вплив ультрафіолетового випромінювання. Протягом тривалої історії вищі рослини *D. antarctica* і *C. quitensis* добре пристосувалися до впливу цього фактору. Під впливом ультрафіолету листки обох рослин стають меншими і коротшими, але товщими. Також зростає вміст фотосинтетичних пігментів. У листках *D. antarctica* було показано зростання кількості вмісту β -каротину та зменшення кількості віолаксантину, що подібно до листя, яке зазнає впливу ультрафіолетового випромінювання. При чому роль каротиноїдів у захисті рослин може бути пов'язана із зростанням проникності тилакоїдної мембрани як реакції на пошкодження, до якого приводять окисні процеси при надмірному опроміненні (Svyetlova et al., 2008). Також було показано

зростання вмісту флавоноїдів у рослині у відповідь на дію ультрафіолетового опромінення (Lütz et al., 2008).

Тривалість життя листків під дією УФ у *C. quitensis* зменшується. Ультрафіолетова радіація прискорює дозрівання і сприяє збільшенню кількості квітухих кластерів та плодів, але не впливає на тривалість збереження схожості насіння (Hennion et al., 2006).

В експерименті дослідники порівняли рослини *D. antarctica*, які росли в природних та в тепличних умовах (без впливу ультрафіолетового випромінювання). В результаті встановили, що у природних умовах *D. antarctica* виробляє на 50% менше загальної рослинної біомаси порівняно з рослинами з теплиць та на 47% менше наземної біомаси. Спостерігалось зменшення приросту біомаси внаслідок зменшення швидкості розгортання листків (у рослин вирости коротші листки) на 29% і зменшилася загальна площа листя на 59% (Ruhland et al., 1999).

Відомо, що р-кумарова, кофеїнові та ферулові кислоти є попередниками похідних гідроксиконумної кислоти та лютеїну, які є домінуючими флавоноїдами як у нерозчинних, так і в розчинних екстрактах листя. Концентрації в нерозчинних р-кумарових і кофеїнових кислотах та розчинній феруловій кислоті у *D. antarctica* в умовах природного ультрафіолетового випромінювання вищі порівняно з умовами теплиць на 38, 48 та 60% відповідно. Це означає, що флавоноїди, утворені під впливом ультрафіолетового випромінювання, можуть захищати клітинні структури від пошкоджень (Ruhland et al., 1999). Ця реакція *D. antarctica* не є видоспецифічною ознакою (Алєхіна и др., 2005). Рослини *C. quitensis* володіють фотозахисними властивостями, які можуть бути віднесені до дії флавоноїдів і каротиноїдів та можуть діяти як молекули, що поглинають УФ, та як антиоксиданти (Pereira et al., 2009).

Отже, на біохімічному рівні пристосувань до дії ультрафіолетової радіації *D. antarctica* та *C. quitensis* має систему адаптацій, які характерні в певній мірі більшості холодостійких рослин.

2.3.3. Особливості кореневого живлення

Вважається, що обидва види судинних рослин Антарктиди не дуже вимогливі до складу ґрунту. Тим не менш повільні процеси розкладання органіки безхребетними та грибами дають можливість провести аналогію між антарктичним субстратом та ґрунтами (Bargagli, 2005). За типом основного джерела надходження органіки, прибережні антарктичні ґрунти можна розділити на дві основні групи: ті, що утворюються в рамках антарктичних рослинних угруповань (Vlasov et al., 2005) та орнітогенні. Останні формуються в безплідних колоніях птахів та характеризуються високим вмістом органічних речовин (Smykla et al., 2007).

Популяції обох судинних рослин в Антарктиці ростуть, як на бідних, так і надлишково збагачених напіврозкладеною органікою ґрунтах. Було показано, що первинна продуктивність рослин (для визначення біомаси рослин) у наземних екосистемах у високих широтах залежить від особливостей кореневого живлення. На територіях з високим вмістом гуано, ріст рослин, зазвичай, дуже відрізняється через кількість азоту, що повільно вивільняється при розкладанні через низьку температуру. У Морській Антарктиці *D. antarctica* і *C. quitensis* здатні рости на територіях багатих на гуано, особливо в місцях його накопичення в колоніях пінгвінів. Це зумовлено високим рівнем активності нітратредуктази в обох видів (Hill et al., 2011). Таким чином, здатність до отримання азоту на ранніх стадіях розкладання органіки підтверджує успіх цих рослин (Ozheredova et al., 2015).

Але ця адаптація також не є унікальною для антарктичних судинних рослин. Варто додати також, що у Морській Антарктиці щучник антарктичний зазвичай зустрічається разом з мохами, зокрема, разом з домінуючим видом моху *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske. У той же час *D. antarctica* здатна поглинати органічну речовину з ґрунту в 160 разів швидше, ніж мохи, що ростуть поряд, в періоди, коли температура підвищується (Hill et al., 2011). Крім того, рослини *D. antarctica* також можуть безпосередньо поглинати дрібні пептиди (ди- та трипептиди) з

грунту за допомогою корневих волосків. Ця властивість дає істотну перевагу щучнику антарктичному при заселенні нових територій, але ця властивість характерна для всієї родини Poaceae. Рослини же родини Caryophyllaceae здатні поглинати мінерали з міжклітинної води. При цьому їх коренева система може забезпечити розчинення сполук, які недоступні у нерозчинній формі (Hill et al., 2011).

Обговорюючи вміст органічних речовин у ґрунті, варто зазначити, що обидва види судинних рослин регіону мешкають у місцях з дуже широкою екологічною амплітудою. Це однаково стосується вмісту мікроелементів та важких металів (Krywult et al., 2003; Parnikoza et al., 2007; Корсун та ін., 2008).

2.4. Способи розмноження судинних рослин в умовах Антарктики

Розмноження вищих рослин в умовах Антарктики має свої особливості зважаючи на складні погодні та температурні умови. Рослини *D. antarctica* починають рано кущитися, утворюючи пагони. Молоді пагони містяться всередині листяної оболонки. Листки сидячі, лінійні, зібрані в щільні куртини. Вважається, що цей вид є самозапильним. Його квіти залишаються закритими, отже самозапилення відбувається клейстогамно (Moore, 1983). Проте результати недавніх досліджень показали, що існує також вірогідність перехресного запилення. Цікаво, що у Південній Америці для цього виду відомі обидва типи квіток: клейстогамні та хазмогамні – відкриті (Corte, 1961).

Хазмогамні квіти, певно, можуть іноді формуватися і в Антарктиці під час сезонів з помірною температурою. В дослідженнях з іншими рослинами була показана можливість формування клейстогамних та хазмогамних типів квіток (перехресного запилення між ними) в залежності від умов навколишнього середовища (Borgström, 1939; Langer & Wilson, 2006). В умовах Антарктики

розвиток *D. antarctica* починається в листопаді, коли розпочинається проростання насіння та відновлення куртин попередніх років (Corte, 1961). Цей вид здатний розмножуватись вегетативно частинами куртини з кореневищем. Рослини *D. antarctica* часто формують єдину щільну куртину, що розростається та поступово займає все більшу площу, від одного до декількох сотень квадратних метрів. Було помічено випадки, коли найстаріша частина куртини всередині відмирала. Проте, рослини *D. antarctica*, імовірно розмножуються вегетативно внаслідок перенесення вітром або птахами (Smith, 2003; Fowbert & Smith, 1994).

C. quitensis – це багаторічна судинна рослина, яка формує щільні низькі заокруглені полусферні пучки й може досягати віку 35-40 років. Ця рослина має стрижневу кореневу систему та практично нездатна до вегетативного розмноження (Edwards, 1975). *C. quitensis* має вікову структуру, яка аналогічна віковій структурі *D. antarctica* (Parnikoza et al., 2008a; Kozeretska et al., 2010). Цей вид, переважно, є самозапильним. Тичинки, які розташовані перед маточкою, створюють умови для високої ймовірності клейстогамії, яка приводить до інбридингу. Врожайність насіння від одного процесу самозапилення досить висока – близько 43 насінини в одній капсулі. Це показали дослідження на рослинах з території Вогняної Землі та Анд (Moore, 1970).

Не існує майже ніяких доказів можливості вегетативного розмноження у *C. quitensis*, й вважається, що всі відомі популяції, найімовірніше, мають насінневе походження. За сприятливих умов насіння *C. quitensis* може вижити протягом тривалого часу. Температура проростання насіння може бути високою. Розрив насінневої оболонки у *C. quitensis* спостерігався при зниженні температури від 9°C до 2°C (Edwards, 1975). У *C. quitensis*, як і в інших багаторічників з повільним ростом в екстремальних умовах, поява нових рослин з насіння відбувається не кожного року (Edwards, 1975). У таких видів, як *C. quitensis*, успішне розмноження за допомогою насіння є досить рідким явищем (Convey, 1996b). Тим не менш, насіння – це основа для відновлення популяції (Billings & Mooney, 1968). Дослідження структури популяції *C. quitensis* виявили її крайню нерегулярність. Низькі рівні розмноження є спільною особливістю

антарктичних та високогірних рослин, оскільки успіх розмноження насіння та виживання молодих рослин дуже обмежується несприятливими кліматичними факторами. Була показана чітка кореляція репродуктивного успіху *C. quitensis* від полярних умов протягом певного року на деяких островах. Цей вид квітує нерівномірно в районі архіпелагу Аргентинські острови та в інших локалітетах Морської Антарктики. Протягом кількох років була зареєстрована висока смертність молодих рослин.

Для дев'яти видів арктичних рослин було показано, що частка квітучих рослин у кожному році коливається в діапазоні від 0 до 40%, а відсоток рослин, що вижили – від 0 до 96% (Edwards, 1975). У випадку перлинниці антарктичної може бути також можливим поширення частин куртин птахами.

Зростання рівня пристосувань обох видів антарктичних судинних рослин до динамічних (мінливих) умов антарктичного середовища також може бути обумовлене їх здатністю формувати насінневі банки, які також описані в регіоні (McGraw & Day, 1997). В той же час нові види, які могли б колонізувати цю територію не можуть згенерувати достатньо великий насінневий банк і, як наслідок, достатню кількість популяцій, що позначається на тому, що рослини не можуть надовго укорінитися в регіоні. Крім того відсутність потужного насінневого банку може спричинювати раптове відмирання молодих колонізаторів, як це сталося, наприклад, у популяції *Poa annua* L., яка пережила 13 років та була знищена в 1967 р. виверженням вулкана на острові Десепшен (Karren & Schroeter, 2002). Варто також додати, що розвиток мікоризи не може розглядатися як унікальний фактор адаптації для кожного з антарктичних видів, оскільки формування мікоризи не є специфічним процесом, а виявлені види грибів не є тими, що невід'ємно формують взаємозв'язки з цими рослинами. Це було показано при порівнянні видів з сусідніх субантарктичних територій (Urson et al., 2008).

В цілому, аналізуючи життєві форми, онтогенез та репродукцію антарктичних вищих судинних рослин не було виявлено жодної радикальної відмінності від інших тісно пов'язаних з ними видів, що мають подібні життєві

форми у полярних регіонах або високогір'ї (Billings and Mooney, 1968; Philipp et al., 1990). Водночас необхідно зазначити, що маловивченими залишаються особливості жіночої та чоловічої репродуктивної сфери судинних рослин в умовах Антарктики.

2.5. Пластичність геному антарктичних рослин в екстремальних життєвих умовах

Висока пластичність геному соматичних клітин стає очевидною в онтогенезі і формується на основі відомих клітинних і молекулярних захисних механізмів рослин під дією стресових факторів, адаптації та гомеостатичного характеру на рівні окремого організму. Пластичність геному рослин обґрунтовується тотипотентністю (перемиканням морфогенетичних програм, наприклад, з метою відновлення пошкоджених органів або організму в цілому) та регульованою (адаптивною) мінливістю геному в онтогенезі (у тому числі поява генотрофів) (Кунах, 2011; Кунах, 2013).

Показано, що в деяких специфічних місцях існування поліплоїдизація приводить до виділення ендемічних форм (Purdy & Bayer, 1995). *D. antarctica* характеризується каріотипом $2n = 2x = 26$, з формулою $10 m + 6 cm + 8 st + 2 t$. Ядерцевий організатор розташований на короткому плечі однієї з субметацентричних пар хромосом, які утворюють термінал супутника. Автори також виявили анеуплоїд (анеусомію). Кількість хромосом $2n = 26$ з основним числом $x = 13$, є характерним для видів роду *Deschampsia*. Тільки два види щучника антарктичного мають основне число хромосом 7 – це *D. atropurpurea* ($2n = 14$) та *D. flexulosa* ($2n = 28$), які відносяться до окремих родів за даними молекулярної таксономії (Chiappella, 2007; Cardone et al., 2009; Krogulevitch & Rostovceva, 1984). Відмінності між *D. antarctica* та *D. atropurpurea* і *D. flexulosa*

були продемонстровані шляхом вивчення спектрів ізозимів, С-бендінгу хромосом та використання методів рестрикції плазмідної і ядерної ДНК (Chiapella, 2007; Cardone et al., 2009).

Незалежно від ареалу (в більшості випадків види роду *Deschampsia* пристосовані до проживання в холодних вологих відкритих місцях), видоутворення не супроводжується зміною кількості хромосом. Проте були виявлені також поліплоїдизація та анеуплоїдизація геному. Каріологічна мінливість коливання видів роду *Deschampsia*, а саме *D. caespitosa*, обумовлена здатністю менших хромосом об'єднуватися з наступною їх поліплоїдизацією (Chiapella, 2007; Albers, 1978).

Для роду *Poaceae* були показані риси екологічної диференціації, пов'язані з плоїдністю. Отже, диплоїдні рослини мають нижчі ступені потенційної реалізації їх ніші, ніж поліплоїди. Ступінь такої реалізації зростає із зростанням плоїдності (Seledets & Probatova, 2003). Схоже, саме ця тенденція лежить в основі появи нових видових форм, які мають тетраплоїдний каріотип ($n = 13$), наприклад у *D. obensis*, *D. mackenziana*, *D. mildbraedii* (табл. 1). Далі була показана висока пропорційна частка анеуплоїдів та варіацій в кількості хромосом для *D. caespitosa* з популяцій з північного озера Онтаріо (Канада). Аналіз підтвердив наявність анеуплоїдів та наявність варіацій соматичного числа хромосом від 18 до 26. Крім того, зразки з $2n = 26$ містили додаткові, або В-хромосоми. Роль В-хромосом, які також були показані у *D. wibeliana*, не обговорювалася (Nkongolo et al., 2001). Проте вчені недавно виявили, що В-хромосоми підтримують стійкість багатьох видів організмів у несприятливих природних умовах. Звичайно, В-хромосоми приводять до змін в основних хромосомах і можуть впливати на адаптивний потенціал рослин, який виявляється не тільки за рахунок специфічних змін фенотипу рослини з В-хромосомами, але й у підвищенні рівня геномної мінливості. Це підвищує поліморфізм популяції рослин у несприятливих умовах існування (Кунах, 2010).

Вважається, що види з низьким вмістом ДНК краще пристосовані до низьких температур. Тобто вміст ДНК може розглядатися як один з факторів, що впливає

на географічне поширення рослин (Smith, 2003). Мала кількість ДНК у *D. antarctica* ($2C=10$ пг) дійсно характеризує цей вид як такий, що пристосований до життя у холодних умовах (Kiryachenko et al., 2005). Дані про кількість ДНК у *C. quitensis* відсутні.

Загалом, види роду *Deschampsia*, включаючи *D. antarctica*, утворюють складний гетерогенний комплекс. Зазначається, що плоїдність та кількість ДНК в такому випадку має високе адаптивне значення (Кунах, 2013; Nkongolo et al., 2001). Це узгоджується з ідеями про механізми та причини цих явищ, що запропоновані іншими авторами, які пов'язують знайдену анеусомію з диференційованим впливом факторів навколишнього середовища, зокрема температури (див. дискусію у Cardone et al., 2008). Проте регіональна хромосомна гетерогенність *D. antarctica* з різних регіонів Морської Антарктики залишається не вивченою.

Подібні дані щодо пластичності геному *C. quitensis* поки що відсутні в літературі. Хромосомний комплект *C. quitensis* $2n$ включає 80 хромосом. Через невеликий розмір хромосом, дослідження каріотипу ускладнюється. Близько 80 хромосом також було виявлено в інших близьких видів, таких як *C. apetalus* та *C. affinus* (Moore, 1970).

РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

У третьому розділі розглянуто питання щодо об'єкту і матеріалів досліджень. Охарактеризовано набір популяційно-екологічних, цито- та молекулярно-генетичних, а також ембріологічних методів. Розглянуто методику вивчення можливостей розповсюдження *Deschampsia antarctica* та інших компонентів рослинності птахами, методику проведення ґрунтознавчих досліджень. Окремо наведено аналіз антропогенного впливу та підходи до визначення необхідних заходів з охорони *D. antarctica*. Подано також методологію оцінки стандартизованого культивування *in vitro*, а також комплексної адаптивності в умовах природи, зокрема внеску показників температури та вмісту органічних речовин у ґрунті.

3.1. Райони та сезони дослідження

Дослідження проводили в двох регіонах Морської Антарктики – острові Короля Георга – оазі Поїнт Томас (62°10'S, 58°28'W) та Філдес (62°11', 58°58'), розташованому на 400 км на південь в районі архіпелагу Аргентинські острови. В умовах останніх для вивчення загальних умов, як тла для регулярних досліджень наслідків глобальних змін на наземні екосистеми Антарктики ми обрали острів Галіндез. Це пов'язано з його найбільшою доступністю і найкращим ступенем вивченості попередніми дослідниками. Зважаючи на це, саме він найліпше підходить для перетворення на дослідну ділянку з довгострокового моніторингу динаміки наземних екосистем під впливом глобальних природних та антропогенних чинників.

Дослідження виконували протягом 30-ї Польської Антарктичної експедиції (11.09.2005–02.09.2006), а також 18-ї Української антарктичної експедиції (04.2014) в умовах оази Поїнт Томас біля польської антарктичної станції «Генрік Арцтовський». У випадку о. Галіндез та району архіпелагу Аргентинські острови дослідження проводили в сезони 2013/14, 2014/15 та 2015/16 рр. В умовах районі архіпелагу Аргентинські острови матеріал збирали впродовж літніх сезонів (грудень-березень) 2005/06, 2007/08 2012/13, 2013/14, 2014/15, 2015/16 та 2016/17. рр. під час Українських антарктичних експедицій.

3.2. Молекулярно-генетичні методи аналізу

Загалом для молекулярно-генетичного дослідження було використано матеріал 12 популяцій *D. antarctica* Морської Антарктики (рис. 3.1). ДНК була екстрагована з непошкоджених свіжих листів рослин з окремих куртин *D. antarctica* з використанням модифікованого цетаблонового методу (Rogers & Bendich, 1985).

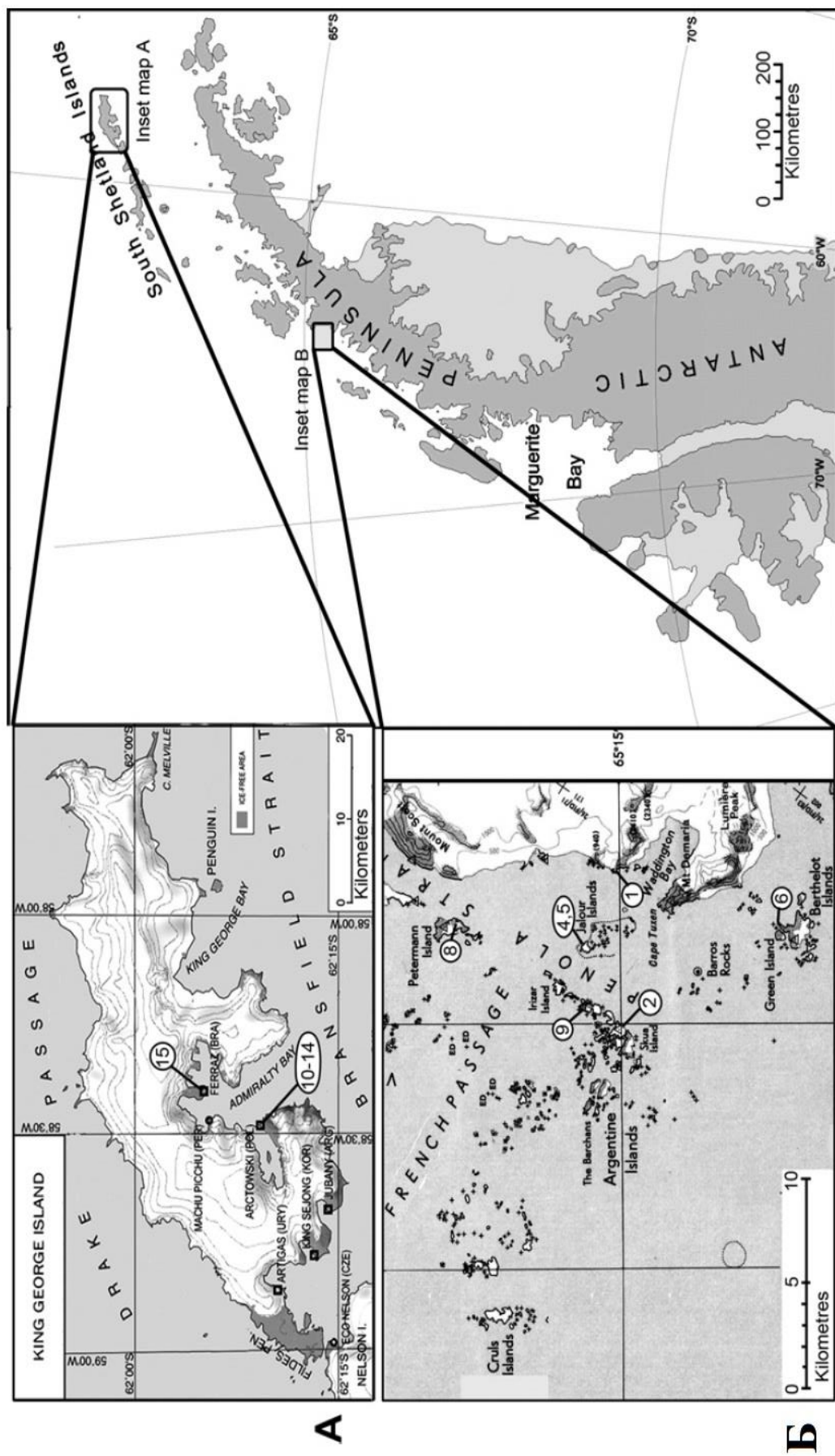


Рис. 3.1. Місця відбору *D. antarctica* для молекулярно-генетичного аналізу: 1 - ANT-1 мис Расмуссен, 2 - ANT-2 о-в Галандез, Трав'яне плато, 4- ANT-4 о-в Ялур, 5 - ANT-5 о-в Ялур, 6 - ANT-6 о-в Барселот, 8 - ANT-8 о-в Пігерман, 9 - ANT-9 о. Ургувай, 10-15 - ANT-10-15 район Адміральської бухти, о. Кінг-Джордж

3.2.1. Аналіз даних сиквенування та філогенетичні реконструкції

Пошук в базі даних проводили в GenBank Національного центра інформаційного сервера біотехнологій (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) з Entrez, BLAST (Altschul et al., 1997). Для запиту використовували ділянку *ITS1eITS2 D. antarctica*, в якій було виявлено численні послідовності з високою подібністю. Для подальшого аналізу та побудови дендрограми було обрано послідовності видів *Deschampsia* та представників кількох інших родів, що мають принаймні 92% подібність послідовності до області *ITS1eITS2 D. antarctica*. *Secale cereale* L. та *Bambusa sinospinosa* McClure також були включені в аналіз у вигляді позагрупових видів.

Послідовності були вирівняні за допомогою методу ClustalW (Higgins & Sharp, 1989) у програмному забезпеченні MegAlign (DNASTAR, 1998) та за потреби ручним коригуванням. Дендрограми були створені за допомогою PAUP, версія 4.0b10 (Swofford, 2002).

3.2.2. RAPD аналіз

Всього було використано 15 зразків *D. antarctica* з Морської Антарктиди; 9 з них були зібрані в районі архіпелагу Аргентинські острови, а інші на острові Кінг-Джордж (архіпелаг Південних Шетландських островів). Тридцять десяти-нуклеотидних праймерів були використані для RAPD аналізу. ПЛР, розділення продуктів та аналіз результатів проводили відповідно до описаних в літературі методик (Spiridonova et al., 2007). Розрахунок поліморфних локусів, генетичних відстаней відповідно до Жакарда з наступною кластеризацією всіх зразків методом UPGMA та індексу різноманітності Шеннона та молекулярної дисперсії (AMOVA) проводили за допомогою програми FAMD v. 1.21 (бета) (Schluter et al., 2006).

3.2.3. Аналіз ITS

Геномний регіон, що містить *ITS1*, кодовану послідовність 5.8S рРНК, і *ITS2* 35S рРНК (зокрема, *ITS1eITS2*) ампліфікували ПЛР за допомогою праймерів *ITS4* (50-TCCTCCGCTTATTGATATGC-30) та *ITS5* (50-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-30). Ці праймери є специфічними для термінальних ділянок генів 18S і 25S рРНК, відповідно 30 і 50, а також універсально застосують до однодольних (White et al., 1990). ПЛР проводили в 20 мл реакційної суміші, що містить 1 - ПЛР-буфер з 1,5 мМ MgCl₂ (Медбіосервіс, Київ, Україна), 0,2 мМ кожної dNTP (Fermentas, Литва), 1 U Так ДНК-полімераза (Amplisens, Росія), 0,25 мМ кожний праймер і 20 нг рослинної ДНК. Ампліфікація проводилася в терцикері Терцика (ДНК-технологія, Росія) з наступною програмою: початковий шаблон денатурація при 95° C/3 хв; три цикли 95° C/30 с, 54° C/30 с, 72° C/хв; потім 25 циклів 94° C/20 с, 55° C/20 с, 72° C/40 с; з кінцевим подовженням при 72° C/5 хв. Продукти ПЛР відокремлювали на 2%-ному агарозному гелі, що містить 1 x буфер ТБЕ та бромистий етидій. Розміри фрагментів ПЛР визначали за допомогою маркеру молекулярної маси O'GeneRuler 100 bp Plus ДНК Ladder (Fermentas). Продукти ампліфікації екстрагували з гелю за допомогою комплексу екстракції ДНК гелю (Fermentas), клонованого в вектор pBluescript II SK (Fermentas), і секвенували за допомогою системи секвенування циклу ДНК fmol (Promega, США) на автоматизованому АВІ ПРИСМ 3100-Avant-секвенсор.

3.2.4. Поліморфізм довжин інтронів генів β -тубуліну

В аналізі використали ДНК рослин *D. antarctica*, зібраних в районі архіпелагу Аргентинські острови (о. Галіндез, пагорб Купол), о. Скуа (S22), о. Великий Ялур

(Y66), мис Расмуссен (R35), о. Дарбо (DAR12) та з о. Кінг-Джордж (два зразки з оази Поїнт Томас, район польської антарктичної станції «Генрик Арцтовський» та одна проба з півострова Келлера, район бразильської станції «Команданте Ферраз»).

На другому етапі було зібрано вибірку рослин *D. antarctica* з різних частин ареалу *D. antarctica* Морської Антарктики (рис. 3.2). Від трьох до п'яти зразків рослин було зібрано в кожному локалітеті.

Дослідження поліморфізму довжин інтронів генів β -тубуліну проводили згідно з Vardini et al. (2004). Полімеразну ланцюгову реакцію (ПЛР) для всіх методів аналізу (ТВР, сТВР, hТВР) здійснювали за допомогою ампліфікатора Thermal Cycler 2720 («Applied Biosystems», США). Реакційна суміш (об'ємом 10 мкл) складалася з: десятикратного буфера для ПЛР, що містить сульфат амонію 200 мМ, 2,5 мМ MgCl₂, 50 нг рослинної ДНК, 1 мкМ кожного з праймерів, 200 мкМ кожного дНТФ, 0,5 од. Таq полімерази («Fermentas», Литва). Ампліфікацію проводили відповідно до такого протоколу: початкова денатурація (94°C) – 3 хв, 35 циклів ампліфікації (денатурація 94°C – 30 с, гібридизація праймерів 55°C – 40 с, елонгація 72°C – 1,5 хв.), завершальна елонгація 72°C – 8 хв., 15°C – зберігання. Кожну ПЛР проводили як мінімум у дворазовій повторності з використанням негативного контролю, який не містив ДНК. Продукти ампліфікації (зразок об'ємом 0,5 мкл) розділяли за допомогою електрофорезу в 6 %-ому неденатуруючому поліакриламідному гелі в 1 x TBE-буфері (Sambrook & David, 2001) при 360 В протягом 4 год з подальшим фарбуванням нітратом срібла (Benbouza et al., 2006). Цифрові зображення гелів аналізували з використанням програми GelAnalyzer (<http://www.gelanalyzer.com/>). Розмір фрагментів (смуг) визначали за допомогою ДНК-маркера (O'Gene Ruler™ 100bp Plus DNA Ladder, ready-to-use; «Fermentas», Литва).



Рис. 3.2. Мапа, що ілюструє місця відбору зразків *Deschampsia antarctica* в Морській Антарктиці: 1 – оаза Поїнт Томаса, острів Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови; 2 – Півострів Філдес, острів Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови; 3 – острів Роберт, Південні Шетландські острови; 4 – Гамадж Поїнт, острів Анверс, архіпелагу Палмера; 5 – острів Плено, архіпелаг Вільгельма; 6 – оаза Расмуссен, півострів Київ, земля Греяма; 7 – мис Перес, Київський півострів, земля Греяма; 8 – острів Леоні, район острова Аделаїди

3.3. Методи цитогенетичного дослідження

Цитогенетичний аналіз і флуоресцентна гібридизація *in situ*. Корінці рослини, довжиною 1,5–2 см, витримували в крижаній воді (0 °C) протягом 24 год., а потім фіксували в суміші метанол: льодяна оцтова кислота в співвідношенні 3:1 протягом 24 год. Кінчики корінців довжиною близько 2-4 мм мацерували в суміші ферментів 2 % целюлози “Onozuka RS” (Serva) та 20% пектинази з *Aspergillus niger* Tiegh. (Sigma). Після чого робили давлені препарати і зафарбовували з 0.5 мкг/мкл DAPI (Serva). Для визначення числа хромосом було проаналізовано щонайменше 20 метафаз для кожного зразка.

FISH аналіз проводили згідно з (Jenkins & Hasterok, 2007). Аналізували рослини п'яти генотипів: G/D12-2a, Y66, S22, R35, DAR12. Як зонди використовували: (1) послідовність гена 5S рРНК *Triticum aestivum* L., плазмідну конструкцію pTa749 (Gerlach & Dyer, 1980); (2) 2.3 kb *Cla*I фрагмент гена 25S рРНК *Arabidopsis thaliana* (L.) Hoff. (Unfried & Gruendler, 1990); (3) теломерні повтори *A. thaliana* ((TTTAGGG)_n), HT100.3 (Hajdera et al., 2003); (4) центромерну послідовність *Brachypodium sylvaticum* (L.) P. Beauv. CCS1 (260 bp) (Abbo, 1995; Aragon-Alcaide, 1996). Аналіз препаратів проводили з використанням епіфлуоресцентного мікроскопа Olympus Provis AX70 з відповідними фільтрами. Фотографії було зроблено камерою Hamamatsu C5810 CCD і оброблено за допомогою програмного забезпечення Adobe Photoshop.

3.4. Методи ембріологічного дослідження

Вивчали *D. antarctica*, які були зібрані на мисі Перес Антарктичного півострова (Аргентинський острівний район Морської Антарктиди, а також рослини *D. beringensis*, які були зібрані в 2009 році експедицією з Саратовського державного університету на околиці с. Єлизове на півострові Камчатка (53,1890900° N, 158,381,33500° E). Рослини фіксували в суміші етилового спирту та льодяної оцтової кислоти (3:1) відразу після збирання під час цвітіння. Порядок вивчення жіночих генеративних структур застосовували за Herr (1971). На відміну від оригінального методу, насінневі зачатки були зневоднені гліцерином, а не ацетоном протягом 24-48 год. Насінневі зачатки видаляли з висушених тканин препарувальною голкою і переносили в рідину Герра (Юдакова, 2012). Отримані зародкові мішки аналізували під фазово-контрастним мікроскопом AxioStar Plus (C. Zeiss, Німеччина). Всього було досліджено структури приблизно 300 насінневих зачатків з 15 рослин *D. beringensis* і 80 насінневих зачатків з 10 рослин *D. antarctica*. Аналіз структури мікрогаметофіту та фертильності пилку здійснювали методом фарбування ацетокарміном (Alexander, 1969). З кожної рослини готували два препарати пилку. Пилкові зерна з ознаками плазмолізу, а також зовсім дегенеративні зерна, були визначені як стерильні та не життєздатні. Пилкову стерильність (ПС) оцінювали як відношення кількості стерильного пилку до загальної кількості досліджених зерен, яка виражена у відсотках (Куприянов, 1989). Морфометричний аналіз генеративних структур (пилку, зародкових мішків та яйцеклітин) проводили за допомогою мікроскопа AxioStar Plus (C. Zeiss, Німеччина) з використанням модуля автоматичного вимірювання візуалізації зображення AxioVision (C. Zeiss, Німеччина). Кількість пилкових зерен на пиляку було пораховано для двох квіток кожної рослини.

3.5. Моделювання впливу факторів довкілля на біометричні показники та вміст хлорофілів у рослин *D. antarctica*

Для проведення досліду з моделювання була вибрана ділянка з відносно-однорідним покривом *D. antarctica* в місцевості Уплаз на схилах на березі крижаного потоку, S 62 °09,735 ', W 58 °28,253', 20 м над рівнем моря, нахил 5-10°, 350 м далеко від берега моря, мозаїчний приплив гуано від птахів. На обраній території було закладено чотири ділянки 1 м² кожна.

Першу ділянку поливали прісною водою, ділянку 2 - морською водою, а ділянку 3 – розчином гуано. Ділянка 4 служила контролем. Прісну воду брали з сусіднього потоку, солоня вода походила з прибережних вод Адміралтейської затоки, розчин гуано було підготовлено наступним чином: сухе гуано пінгвінів було зібрано на пляжі Адміралтейської бухти, а потім розчинене у банці, заповненій свіжою водою, у пропорції приблизно 100 г сухого гуано на 1 літр води. Поливали шляхом розливання розчинів під скупченнями *D. antarctica*. Полив проводили щодня у полудень з 14.12.2005 по 12.12.2006 рр.

Також розглянуто вплив типу поливу на вміст хлорофілу в зелених листках *D. antarctica*. Цю ознаку вивчали на зразках, зібраних з усіх експериментальних ділянок на 30-й день експерименту. З цією метою використовували найпоширеніший метод ацетону за McKinney, модифікований Starnes & Hadley. Вибрані зразки рослин екстрагували у розчині, додаючи 85% розчину ацетону. Після гомогенізації зразки залишали протягом 2-3 годин у темному місці для екстракції хлорофілу з рослинних тканин. Одержаний хлорофіловий розчин фільтрували і виливали у випускний циліндр. Розчин доливали ацетоном до об'єму 25 мл. Вимірювання поглинання світла хлорофілом проводили за допомогою спектрофотометра Cintra 20 (GBC Scientific Equipment, США). Вміст хлорофілу в листках розраховували з використанням методики McKinney і Wellburne (Parnikoza et al., 2011b).

3.6. Методи вивчення ґрунтів в районі поширення *D. antarctica* та наземної рослинності у двох регіонах Морської Антарктики

В роботі було застосовано низку стандартних ґрунтознавчих методів, зокрема вивчення морфології та профілів, аналіз фізико-хімічних властивостей, вмісту органічних речовин, мікроелементів та важких металів. Зупинимося на них детальніше.

3.6.1. Стратегія та процедура відбору проб

Зразки для загального ґрунтознавчого аналізу відбирали у 8 пунктах оазису Поїнт Томас (острів острів Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови), рис. 3.3.

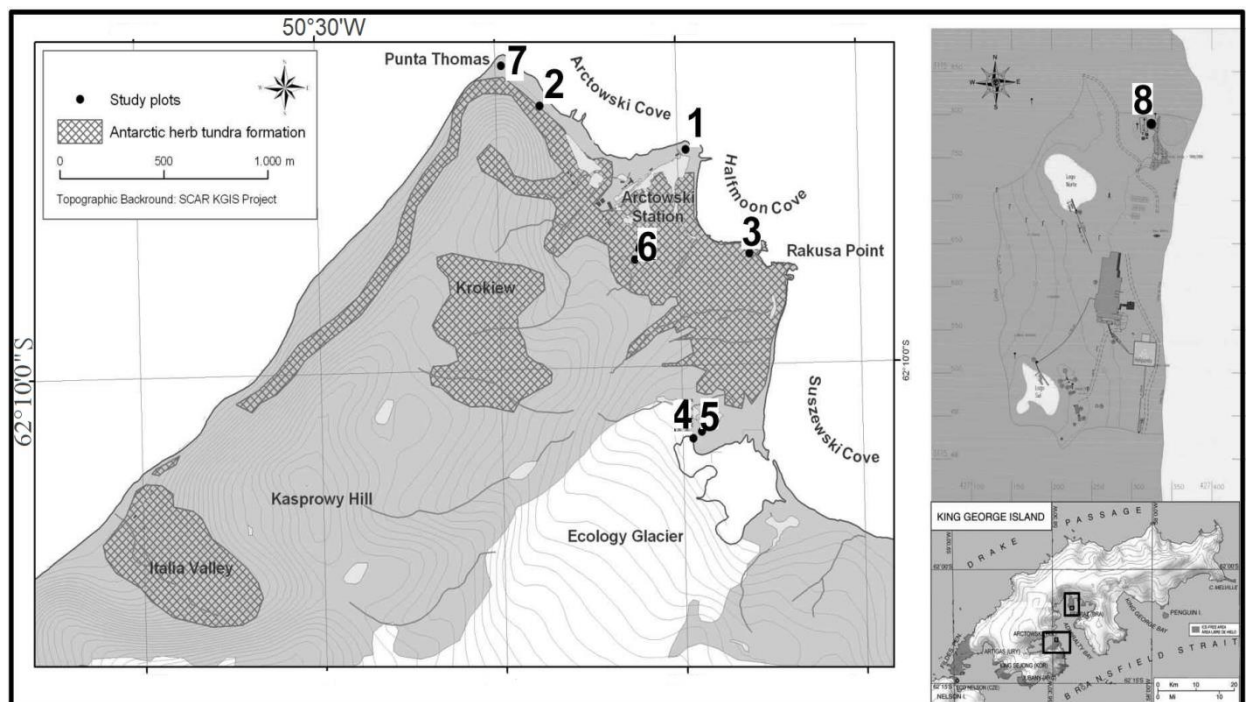


Рис. 3.3. Пункти збору зразків ґрунту в оазисі Поїнт Томас (острів Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови). Опис див. табл. 3.1.

Таблиця 3.1

**Коротка характеристика місць збору зразків ґрунту в оазі Поїнт Томас
(острів Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови)**

№	Координати, висота над рівнем моря	Крутизна схилу,°	Відстань до моря, м	Коротка характеристика ділянки
Ділянки територій, які не зазнають прямого антропогенного чи техногенного навантаження. Території входять до ASPA 128 помічені*				
1	S 62°09.480', W 58°27.953 2 м н. р. м.	5	20	4 м відстані до прісного озера Вуйка; скеля, що має уступ в бік моря; мозаїчне надходження гуано від птахів.
2	S 62°09.366', W 58°28.757' 4 м н. р. м.	5-10	14	Між паливною цистерною та прісноводним озером на скельному схилі; мозаїчне надходження гуано від птахів.
3	S 62°09.734'; W 58°27.611' 1 м н. р. м.	5	7	Район Ракуса Поїнт, під торф'янистою куртиною в тріщині скелі; навколо на скелях гніздують домініканські мартини (<i>Larus dominicanus</i>), а нагорі колонія пінгвінів, з якої стікає гуано.
4*	S 62°10.167', W 58°28.177' 10 м н. р. м	-	400	Район периферії льодовика Екоłodжи, на відстані приблизно 50 м від його краю; надходження гуано практично відсутнє.

5*	S 62°10.161', W 58°27.893' 10 м н. р. м.	-	360	Район периферії льодовика Еколоджи, пласка поверхня невеликого пагорба на північний схід від краю льодовика, що 1979 р. була вкрита льодовиком; надходження гуано практично відсутнє.
6	S 62°09.735', W 58°28.253' 30 м н. р. м.	5-10	350	Район схилів Уплаз, на березі льодовикового струмка; мозаїчне надходження гуано від птахів.
Ділянки територій з високим антропогенним впливом				
7	S 62°04.305', W 58°29.014' 1 м. н. р. м.	-	50	Прибережний район на північ від Поїнт Томас, поблизу цистерни з пальним, що навкруги обкладена 2 рядами бетонних плит, зовнішнє коло складається з 60 плит; мозаїчне надходження гуано від птахів.
8	S 62°04.985', W 58°23.490' 10 м н. р. м.	5-10	50 м	Район східного узбережжя півострова Келлер, узвишшя з плоскою вершиною на північ від станції Фераз, де розташовується закинута радіостанція, при побудові якої насипано щебінь з пластиком та склом; мозаїчне надходження гуано від птахів.

У випадку району архіпелагу Аргентинські острови було виконано два відбори матеріалу. Перший - початковий для загального порівняння з районом оази Поїнт Томас (рис. 3.4, табл. 3.2). В усіх випадках відбирали ґрунт в районі зростання популяцій *D. antarctica*

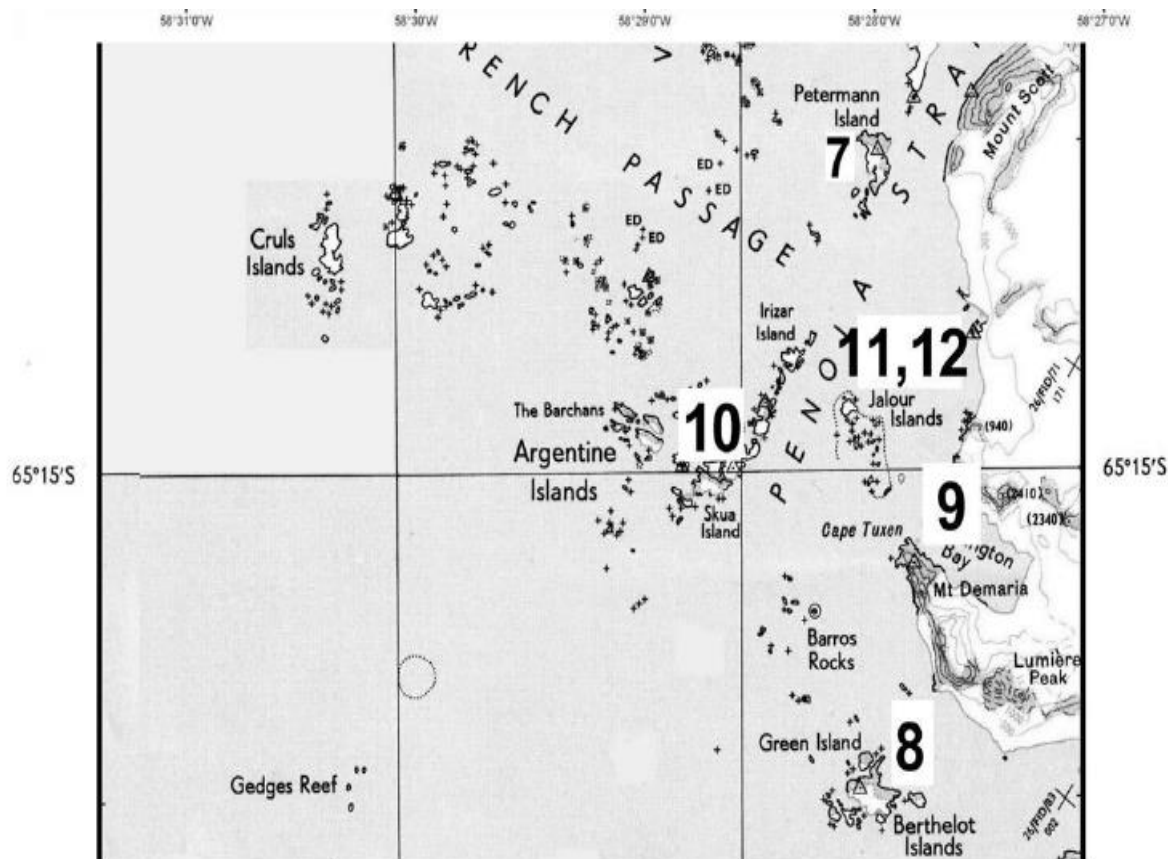


Рис. 3.4. Точки першого етапу відбору проб в районі архіпелагу Аргентинські острови, опис див. табл. 3.2.

Таблиця 3.2

Точки першого етапу відбору проб в районі архіпелагу Аргентинські острови

Місце відбору	Характеристика місцезростання
7. о. Пітерман S 65°10.453', W 64°08.452'	ЗПП 60%: 50% лишайники, 5% мохи та 5% <i>D. antarctica</i> . Вище розташовані колонії <i>Pygoscelis papua</i> та <i>P. adeli</i> частина гуано з яких може вимиватися на ділянку

Продовж. табл. 3.2

8. о. Берселот, S 65°19.731', W 64°08.613'	ЗПП 50%: 30% мохоподібних, 20% <i>D. antarctica</i> . Острів відвідується <i>Phalacrocorax atriceps</i> та <i>Pygoscelis adeli</i>
9. мис Расмуссен, S 65°14.819', W 64°05.156'	ЗПП 40%: 30% мохоподібних, 10% <i>D. antarctica</i> .
10. о. Галіндез, Трав'яне плато, S 65°14.783', W 64°14.799'	ЗПП 25%: 10% мохоподібних та 15% <i>D. antarctica</i>
11. о. Великий Ялур (найбільший), S 65°14.139', W 64°09.330'	ЗПП 45%: 25 мохоподібних та 20% <i>D. antarctica</i>
12. о. Великий Ялур, S 65°14.039', W 64°09.761'	ЗПП 45%: 25 мохоподібних та 20% <i>D. antarctica</i> . Острів – місце колонії <i>Phalacrocorax atriceps</i> та <i>Pygoscelis adeli</i>

Другий етап вивчення полягав на більш детальному вивченні ґрунтів з-під угруповань щучника та інших типів рослинності в умовах острова Галіндез.

Вибір ґрунту був організований з урахуванням просторової схеми рослинного покриву, з пріоритетом до угруповань за участі *D. antarctica*, а також з ділянок з іншими типами рослинності. Також були досліджені ґрунти на колонії віслюкового пінгвіна (*Pygoscelis papua*) на Марина Поїнт (S 65°14,713, W 64°15.335', рис. 3.5). Профілі ґрунту досліджували в усіх згаданих типах рослинності. Характеристика місць відбору ґрунтів наведена в табл. 3.3-3.4.

Для хімічного аналізу були використані три зразки лишайників (*Ramalina terebrata* (Hook. F. Et Tayl., один зразок), *Usnea aurantiacoatra* (Jacq.) Vory (два

зразка). Ці зразки були зібрані для нашого дослідження J. Esefield (півострів Філдес, острів Ардлі, острів Кінг Джордж, сезон 2014/15). Для оцінки вмісту N, P та K на островах Галіндез було проаналізовано наступні зразки мохів: *Sanionia* sp. (3 зразка), *Polytrichum strictum* (1 зразок). Зразки мохоподібних було використано як стандартні аналітичні зразки для ідентифікації мікроелементів у ґрунтах та рослинних матеріалах.

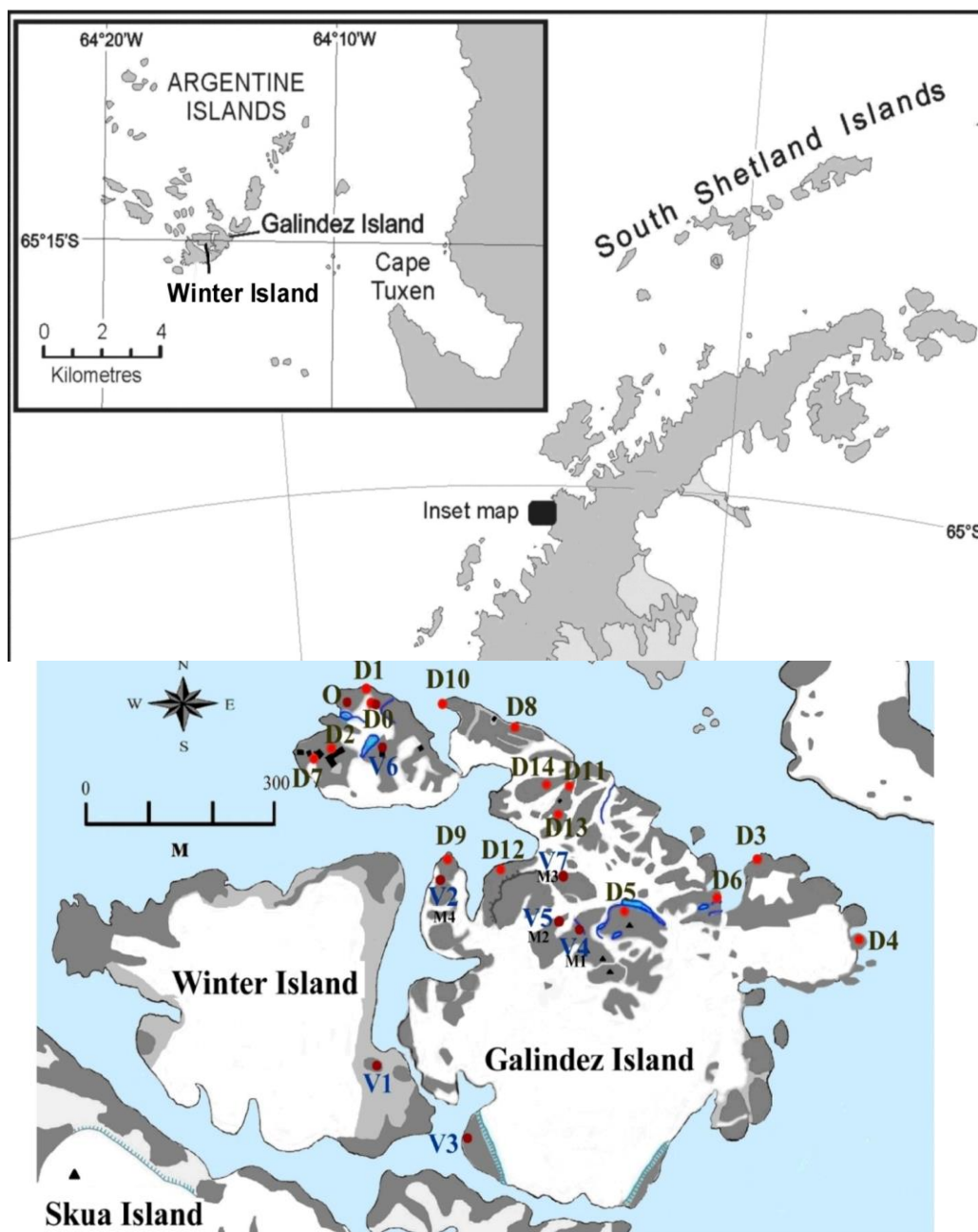


Рис. 3.5. Район острова Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови та місця відбору проб на острові Галіндез і острові Вінтер; географічні координати див. табл. 3.3.

Таблиця 3.3

**Місця, де збиралися зразки ґрунту та рослинності, острови Галіндез,
район архіпелагу Аргентинські острови та додаткові зразки з півострова
Філдес (острів Кінг-Джордж)**

Зразок ґрунту		
Розташування, опис рослинності, загальне проективне покриття (ЗПП) та індивідуальне покриття деяких рослин, експозиція, координати, висота м н.р.м.	Профіль (см)	Ґрунтовий тип, WRB
Зразок гуано <i>Pugoscelis</i> , Марина Поїнт, 65°14.701' S, 64°15.378' W, 6 м.н.р.м.		Орнітогенний летосоль
Марина Поїнт, біля помосту для паливного шлангу, відсутність рослинності, 65°14.710' S, 64°15.295' W, 7 м н.р.м.	12	Орнітогенний лептосоль
На скелястому узбережжі Марина Поїнт поблизу метеорологічної станції, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 1%, <i>D. antarctica</i> 0,5%, <i>Sanionia sp.</i> 0,5%, гравій, 65° 14,686 'S, 64 °15,348 'W, 13 м.н.р.м.	3	Лептосоль
Марина Поїнт біля головної будівлі станції, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 90 %, <i>D. antarctica</i> 25 %, мохоподібні 65%, гравій, 65°14.740' S, 64° 15.409' W, 12 м.н.р.м.	5	Лептосоль
Пінгвін Поїнт, північне узбережжя, в зоні обмеженого надходження гуано з найближчої колонії пінгвінів, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 5-20%, <i>D. antarctica</i> 4-19 %, <i>Prasiola crista</i> - 1 %, гравій, 65°14.849' S, 64°14.474' W, 7 м н.р.м.	7	Онітогенний Лептосоль

Пінгвін Поїнт, східне узбережжя, в зоні обмеженого надходження гуано від найближчої колонії пінгвінів, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 5 %, <i>D. antarctica</i> 5 %, <i>Sanionia sp.</i> + <i>Prasiola crispa</i> <1 %, черепашки лімпетів та гравій, 65°14.921' S, 64°14.307' W, 10 м.н.р.м.	16	Онітогенний Лептосоль
Біля Гори Анни, (верхівка Вузл Хіл), без візуального надходження гуано, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 50 %, <i>D. antarctica</i> 5 %, <i>Sanionia sp.</i> + <i>Polytrichum strictum</i> 45 %, гравій, 65°14.896' S, 64°14.714' W, 45 м н.р.м.	7.5	Онітогенний Лептосоль
Гребінь Розточчя, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 50-60 %, <i>D. antarctica</i> 3 %, мохоподібні 47-57 %, гравій, 65°14.880' S, 64°14.553' W, 19 м н.р.м.	4	Лептосоль
Марина Поїнт біля дизельної станції, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 3 %, <i>D. antarctica</i> 1 %, мохоподібні 2 %, гравій, 65°14.751' S, 64°15.459' W, 3 м н.р.м.	5	Глейсоль
Гряда Шия, прибережні скелі, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 10-20 %, <i>D. antarctica</i> 1-10 %, мохоподібні 9-10 %, гравій, 65°14.728' S, 64°14.992' W, 14 м н.р.м.	19	Лептосоль
Стелла Поїнт, прибережні скелі – Мартиняча Вежа, <i>D. antarctica</i> популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 5-50 %, <i>D. antarctica</i> 1-40 %, мохоподібні 4-10 %, гравій та мушлі лімпетів, 65°14.847' S, 64°15.164' W, 10 м н.р.м.	7	Лептосоль
Мис Магніт, верхівка прибережної скелі, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 5-25 %, <i>D. antarctica</i> 4-24 %, мохоподібні 1%, на мушлях лімпетів, 65°14.704' S, 64°15.160' W, 6 м н.р.м.	6.5	Лептосоль

Верхівка Цвинтарного гребеня біля WLF, популяція <i>D. antarctica</i> , ЗПП 5-40 %, <i>D. antarctica</i> 4-30 %, мохоподібні 1-10 %, гравій та мушлі лімпетів, 65°14.779' S, 64°14.912' W, 17 м н.р.м.	5	Лептосоль
Мохова долина, моховий банк <i>Polytr.-Chorisod.</i> Сміта, ЗПП 90 %, 65°14.862' S, 64°15.047' W, 16 м н.р.м.	80	Гістосоль
Цвинтарний гребінь, верхівка центральної частини гребеня, не глибокий моховий банк <i>Polytrichum</i> , ЗПП 40 % з вставками <i>Sanionia sp.</i> та куртинами <i>D. antarctica</i> , 65° 14.779' S, 64° 14.912' W, 17 м н.р.м.	10	Гістосоль
Гребінь Карпати, північний схил центральної частини, мохового банку <i>Polytrichum</i> , ЗПП 80 % з включеннями куртин <i>Sanionia sp.</i> , 65°14.768' S, 64°14.959' W, 17 м н.р.м.	6	Гістосоль
Зразки рослинності		
Лишайник <i>Ramalina terebrata</i> , півострів Філдес, 62°12.658' S, 58°54.941' W, 2014/15		
Лишайник <i>Usnea aurantiacoatra</i> , півострів Філдес, 62°12.776' S, 58°55.900' W, 2013/14		
Лишайник <i>Usnea aurantiacoatra</i> , півострів Філдес, 62°10.572' S, 58°58.408' W, 2013/14		
<i>Sanionia sp.</i> Поверхневий килим, острів Галіндез, скельна тераса біля гори Анни (вершина Вузл Хіл), 65°14.906' S, 64°14.797' W, 44 м н.р.м.		
<i>Sanionia sp.</i> Поверхневий килим, острів Галіндез, Ущелина Мертвого моху, 65°14.897' S, 64°14.840' W, 28 м н.р.м.		
Гребінь Замок, острів Галіндез, <i>Sanionia sp.</i> Поверхневий килим, 65°14.863' S, 64°14.878' W, 34 м н.р.м.		
Стелла Поїнт, острів Галіндез, мохова подушка <i>Polytrichum strictum</i> , 65°14.858' S, 64°15.180' W, 23 м н.р.м.		

Таблиця 3.4

Місця, де проводили вертикальне зондування електричного опору (VERS), а також збирали зразки для мікробіологічних досліджень, острови Галіндез та Вінтер, район архіпелагу Аргентинські острови

Позначення зразка	Розташування, опис рослинності, загальне проєктивне покриття (ЗПП) та індивідуальне покриття окремих видів, координати, висота н.р.м.	Тип ґрунту WRB	VE RS	Мікробіологічне дослідження
D0	Марина Поїнт, біля помосту для паливних шлангів, відсутність рослинності, 65°14.710' S, 64°15.295' W, 7 м н.р.м.	Орнітогенний ґрунт	–	+
V1	Острів Вінтер, Ворді Хаус Поїнт, Вежа Ангеліки, ЗПП 48 %, <i>D. antarctica</i> 1%, <i>Sanionia sp.</i> 47%, на гравії з мушлями лімпетів, 65°15.013' S, 64°15.338' W, 8 м н.р.м.;	Лептосоль	+	+
V2	Острів Галіндез, Стелла Поїнт поверхневий шар розрідженого лишайникового покриву, 65°14.858' S, 64°15.180' W, 23 м н.р.м.	Лептосоль	+	+
V3	Острів Галіндез, Стерна Поїнт, зона відступу льодовика острова Галіндез, грубого ґрунту моренного льодовикового генезису з розрідженими лишайниками і мохом, 65°15.074' S, 64°15.097' W, 9 м н.р.м.	Лептосоль	+	–

Продовж. табл. 3.4

V4	Острів Галіндез, скельна тераса біля гори Анни (верхівка Вузл Хіл), мохоподібні та формація <i>Usnea antarctica</i> на скелі, 65°14.906' S, 64°14.797' W, 44 м н.р.м.	Лептосоль	+	+
V5	Острів Галіндез, Ущелина Мертвого моху, мертвий торф <i>Polytrichum strictum</i> , 65°14.897' S, 64°14.840' W, 28 м н.р.м.	Гістосоль	–	+
V6	Острів Галіндез, біля будинку аерології, 65°14.746' S, 64°15.286' W, дисперсна <i>Sanionia-D. antarctica</i> рослинність, 21 м н.р.м.	Лептосоль	–	+
V7	Острів Галіндез, гряда Замок біля Галявини Казок, відсутність рослинності, 65° 14.849' S, 64°14.865' W, 23 м н.р.м.	Лептосоль	–	+

3.6.2. Хімічні методи аналізу

Проаналізовано ґрунтовий матеріал, гуано пінгвінів, морську воду, зразки лишайників та мохів. Зразки ґрунту були відібрані з урахуванням кожного горизонту та материнської породи, матеріалу для аналізу хімічних та мікробіологічних характеристик, розподілу за розміром частинок та мікроморфологічних аналізів (тонкі ділянки). Визначення хімічних характеристик проводили в сертифікованій Лабораторії агроєкології та аналітичних досліджень Інституту землеробства Національної академії аграрних наук України. Ґрунти висушували на повітрі і пропускали через фільтр 1 мм для відділення

дрібнозернистої фракції. Ґрунти були проаналізовані за допомогою наступних методів: Активну кислотність (pH_{H_2O}) та потенційні форми кислотності (pH_{KCl}) визначали скляним електродом за допомогою суспензії 1:2.5 води ґрунту та 1 моль/л розчину KCl відповідно. Органічний вуглець аналізували методом Тюріна: окисленням діхромату калію та наступним титруванням відповідно до Walkey (1935). Загальні концентрації азоту, фосфору та калію визначали після екстракції шляхом перетравлення концентрованими сірчаними та соляними кислотами та подальшим термічним спаленням. Загальний азот визначали за допомогою титриметричного методу після перетравлення Кьельдалем (Klute, 1992). Загальний фосфор визначали фотометрично з формуванням синього фосфор-молібденового комплексу. Вміст калію оцінювали методом полум'яної фотометрії. Загальний вміст мікроелементів у зразках ґрунту, гуано та рослин аналізували атомно-абсорбційним спектрофотометром після перетравлення азотної кислоти. Вміст мікроелементів у морській воді визначався методом атомного поглинання.

3.6.3. Мікробіологічний аналіз

Загальна кількість бактерій, а також кількість і частка форм нанобактерій у загальній кількості бактеріальної популяції, визначалися за допомогою флуоресцентного акридинового помаранчевого барвника відповідно до рекомендацій виробника, використовуючи люмінесцентний мікроскоп Zeiss Axioskop 2 Plus, оснащений з набором фільтрів типу 09. Кількість бактерій була розрахована у 1 г ґрунту. Зразок ґрунту (1 г) поміщали у 100 мл стерильної води та обробляли на ультразвуковому диспергаторі UDZN-1 (Росія) 22 кГц і 0,44 А протягом 2 годин для десорбції клітин із поверхні частинок. Частинки ґрунту осаджували шляхом центрифугування за 2000 об/хв протягом 10 хв. Супернатант відбирали в стерильний медичний шприц та пропускали через мембранний фільтр (Sarstedt, розмір пор 0,2 мкм); отриманий фільтрат концентрували

центрифугуванням (10000 об/хв, 10 хв.) (Lysak et al., 2010; 2014). Більшість підготовлених клітин мали діаметр 120-200 нм і довжину 300-400 нм. Сапротрофічні бактеріальні комплекси були кількісно визначені шляхом інокуляції водних суспензій на глюкозно-пептонне середовище (GPY), що містить антибактеріальний ністатин, у наступних розчинах: 1: 100, 1: 1000, 1: 10000, за 3-5 повторювань. Реєстрацію бактерій, вирощених у середовищі GPY, проводили через 10-14 днів, визначаючи загальний розмір колонії та кількість конкретних таксономічних груп (Лысак и др., 2003).

3.7. Одержання та культивування рослин *D. antarctica in vitro*

Насіння пророщували відповідно до умов, описаних (Загречук та ін., 2012). Асептичні проростки були отримані і культивовані на живильному середовищі Гамбург-Евелей (B5) (Gamborg, 1968; Загречук та ін., 2012) у світловій кімнаті при освітленні 6400 люкс, температурі 20-22°C, відносній вологості повітря 80 %.

Клоновані рослини за молекулярними і хромосомними маркерами були стабільні (Andreev et al., 2010; Volkov et al., 2010; Navrocka et al., 2014, Amosova et al., 2015; Спірідонова та ін., 2016). Асептичні рослини вирощували за контрольованих умов, при температурі 18°C та 16-годинному фотоперіоді. У дослідженні використовували рослини, які вирощувалися *in vitro* 1-4 роки і більше. Їхні генетичні характеристики протягом культивування були стабільними (Спірідонова та ін., 2016). Для вивчення в експериментальних умовах кожен вихідну рослину пасажу розклонували на 3-5 рослин і вирощували на середовищі B5 протягом місяця. Рослини вивчали у трьох біологічних і трьох статистичних повторностях (табл. 3.5).

Таблиця 3.5

**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 D4, Пінгвін-Поїнт, 65°14.916' S, 64°14.293' W, 2013
G/D12-2a	о. Галіндез, моніторингова популяція D12, Вежа Мартинів, 65°14.845' S, 64°15.156 W', 2007
G/D12-1	о. Галіндез, моніторингова популяція D12, Вежа Мартинів, 65°14.845' S, 64° 15.156' W, 2014
Y62	о. Великий Ялур, 65°14.039' S, 64°09.761' W, 2005
Y66	о. Великий Ялур, 65°14.039' S, 64°09.761' W, 2005
Y67	о. Великий Ялур, 65°14.039' S, 64°09.761' W, 2005
S22	о. Скуа, мис Фінгер, 65°15.296' S, 64°16.441' W, 2008
R35	мис Расмуссен, 65°14.819' S, 64°5.156' W, 2005
W1	о. Вінтер, 65°14.851' S, 64°15.482' W, 2014
DAR12	о. Дарбо, 65°23.707' S, 64°12.905' W, 2007
L59	о. Лейхіл, 65°33.167' S, 64°23.249' W, 2010

3.8. Характеристика популяцій *D. antarctica* та асоційованих з нею типів рослинності в обраних регіонах Морської Антарктики

У сезон 2005/06 р. було детально вивчено умови існування та описано популяції *Deschampsia antarctica* на о. Короля Георга. Однак на основі даних сезонів 2013/14 р., 2015/16 р. та 2016/2017 р. детально картоване середовище існування *D. antarctica* та наземних екосистем обраного в якості дослідного

полігону острова Галіндез. При цьому здійснено картування наступної інформації: ділянок, які вивищуються над рівнем постійного (що не сходить влітку) снігу, поверхневих вод, поширення різних типів рослинності, а також ділянок орнітогенного та антропогенного впливу. Рельєф є одним з визначальних факторів поширення рослинності в районі архіпелагу Аргентинські острови, що зумовлювало необхідність його детального опису. Внаслідок тривалих ерозійних процесів скеляста поверхня високих островів перетворилася на систему окремих скелястих гряд, плато, окремих нунатаків чи скель, які вивищуються над покривом льодовика чи постійного снігу. Внаслідок розмежування сніговими полями вони являють собою окремі острови. По узбережжях присутні також типові ерозійні «вежі». З огляду на це, усі подібні рельєфні елементи слугували окремими дискретними об'єктами картування, як окремі полігони. Кожному з цих елементів ми, за прикладом вчених інших країн, давали власну робочу назву, пов'язану з топонімікою власної країни (наприклад, гряди Карпати, Крим і т.д.) чи індивідуальними властивостями існуючого рельєфного елемента (наприклад, скеля Верблюд – за характерну двугорбистість, вежа Мартинів за особливостями фауни, Зелена вежа – за особливостями флори тощо). В усіх випадках, одночасно з українською, наводиться англійська назва. Введена робоча топоніміка є необхідною для полегшення орієнтації в ході довгострокового моніторингового дослідження, зважаючи на що, починаючи з 2014 р. використовується в наших публікаціях.

M. W. Holdgate (1964) вважав наявність доступної вологи влітку однією з характерних рис Морської Антарктики. Поверхневі води острова Галіндез та інших островів Аргентинського архіпелагу представлені струмками талої води та низкою невеликих стоячих та проточних озер. Проточні озера виникають в літній сезон в природних заглибленнях на шляху руху струмків талої води. Наявні й окремі безстічні озера, які формуються в западинах внаслідок танення снігу. Найбільші струмки та озера були картовані та отримали власні назви за вищеописаним для рельєфних елементів принципом для подальшого використання в моніторингових дослідженнях.

У випадку судинних рослин, згідно із Smith та Corner (1973), виділено окреме угруповання антарктичної трав'янистої тундри – *Antarctic herb tundra formation*. Згідно (Furmańczyk & Ochyra 1982), це варіант *Deschampsio-Colobanthesium*. Однак, в умовах архіпелагу Аргентинські острови цим угрупованням, імовірно, можуть відповідати лише варіанти чистого зростання щучника у біотопах периферії колоній пінгвінів чи на так званих «мартинячих скелях» – розсипах мушель лімпета в районах розташування гнізд та харчових столиків мартинів. Обидва такі біотопи займають на о. Галіндез чи Аргентинських островах дуже обмежені площі. Натомість, значна частина популяцій щучника зростає в угрупованнях килимових мохів з домінуванням представників роду *Sanionia*. Такі угруповання, напевно, варто було виділити в окремий різновид вище згаданого угруповання килимових мохів. Виходячи з такої ситуації, а також важливості параметрів кількості та розміру локалітетів щучника як самостійного індикатора (Parnikoza et al., 2009), ми картували його поширення двома підходами:

– масштабно-крапковим методом, при якому кожен локалітет позначався зірочкою, розмір якої відображає розмірний клас його площі. Така площа вираховувалася множенням середнього діаметру куртини щучника на кількість особин в локалітеті (станом на 2016/17 рр.);

– шляхом просторового картування локалітетів з зазначенням їх меж на місцевості.

З часів британських досліджень (1935) на острові Галіндез наявна лише одна популяція *S. quitensis*, яка також була картована.

Найбільшу увагу було приділено картуванню рослинності. Зауважимо, що нам прийшлося розробити свій підхід до картування рослинності, що спирався на попередній досвід опису класифікації рослинних угруповань регіону. Як показали наші дослідження та роботи інших вчених (Furmańczyk & Ochyra, 1982), картування угруповань у чіткій відповідності до розробленої для Антарктики схеми рослинних угруповань є проблематичним. На практиці дискретно картувати можна лише угруповання, які займають достатньо значні площі з

щільним покриттям. Таким вимогам в описуваному районі архіпелагу Аргентинські острови відповідає лише угруповання торф'янистих мохів.

Що стосується угруповання килимових мохів та угруповання кущистих, листових лишайників та мохових куртин, то на одних і тих же територіях вони поєднуються. При цьому перше угруповання займає вільний простір між кам'яними елементами, а друге – різні форми скелястого рельєфу, а також поклади черепашок лімпетів (*Nacella* sp.) в місцях активності домініканських мартинів (*Larus dominicanus* Lichtenstein, 1823). На відкритих скельних поверхнях, які зазнають впливу морського прибою чи обмеженого надходження органіки від птахів (більша частина скельної поверхні острова Галіндез), зустрічаються також угруповання накипних лишайників. Часто вищевказаний набір угруповань додатково перемежується з вкрапленнями угруповання торф'янистих мохів. Комбінація усіх цих розріджених угруповань була картована нами в вигляді єдиного шару – «загальна рослинність». Натомість на ділянках впливу колонії пінгвінів – шар «загальна рослинність» відображає переважно угруповання зелених мікроскопічних водоростей з вкрапленнями *Prasiola crispa* (великих площ останньої в дослідженому регіоні не спостерігається) на скельних поверхнях. Окрім водоростей скельних обростань та *P. crispa*, в умовах районі архіпелагу Аргентинські острови зафіксовано 12 видів наземних водоростей з відділів Chlorophyta та Bacillariophyta, які зумовлюють квітання снігу та льоду (Polishuk et al., 2009). В нашій роботі ми не картували угруповання сніжних водоростей, фрагменти якого в середині антарктичного літа 2014 та 2016 р., а також в квітні 2017 р. ми часто спостерігали практично на всіх ділянках снігового покриву острова.

Натомість дискретно картовано окрему складову угруповання кущистих, листових лишайників та мохових куртин – угруповання мохоподібних-лишайників біотопу захищених скельних стінок. Згідно зі Smith & Corner (1973), вона носить назву – ансамблі мохоподібних та лишайників на скельних мікросередовищах (*Bryophyte and lichen assemblages of rock micro-habitats*). Це

угруповання картувалося на основі відносно легкого до ідентифікації біотопу, який характеризувався значним різноманіттям видів.

Деякі інвентаризовані ділянки, які влітку вивищуються з-під снігу, на отриманих нами мапах виявилися поза зоною поширення рослинності. Це пов'язано з наявністю на них лише надзвичайно витривалих, придатних до переживання довгого періоду під снігом (деякі ділянки звільняються з під нього раз на кілька років) накипних лишайників, загальне покриття яких є дуже незначним.

Збирання інформації для картування усіх вище перелічених характеристик о. Галіндез здійснювали за допомогою ручного GPS-навігатора Garmin Etrex, використовували також архів супутникових знімків району архіпелагу Аргентинські острови, доступних в програмі Google Earth. Візуалізацію отриманої інформації та побудову карт здійснювали в програмі ArcGIS.

Для більш детального вивчення умов зростання *Deschampsia antarctica*, опису стану її популяцій в умовах обох оаз закладено мережу дослідних площадок площею 1 м².

У випадку оазі Поїнт Томас закладено 5 площадок в околицях польської станції «Генрик Арцтовський», та одну – на півострові Келлера (62°05'S, 58°24'W) в околицях бразильської станції "Фераз":

- 1) 11Str – S 62°09.765', W 58°27.871', 5 м.н.р.м. Схил північно-західної експозиції (30-40°), нижче колонії пінгвінів, 100 м від моря;
- 2) 17Flg, – S 62°09.560', W 58°28.245', 1 м н.р.м. Рівнина територія близька до узбережжя, на схід від флагштока;
- 3) 27Mlt – S 62°09.748', W 58°28.267', 21 м н.р.м. Схил північно-східної експозиції (5-10°), зі струмком льодовикового походження;
- 4) 30Itl – S 62°10.349', W 58°31.080', 1 м н.р.м. Біля основи схилу північної експозиції (5°);
- 5) 31Puh – S 62°09.807', W 58°28.151', 100 м н.р.м. Розташований на вершині схилу східної експозиції (5°), біля могили В. Пухальського;

б) 29Fer - S 62°04.985', W 58°23.490', 7 м н.р.м. Пласка територія на схилі пагорбу східної експозиції (5-10°).

У випадку острова Галіндез архіпелагу Аргентинські острови впродовж 2006-2010 рр. було закладено аналогічну до Поїнт Томас мережу дослідних ділянок.

Дослідження умов зростання та стану популяцій проведено на базі восьми дослідних площадок, закладених на популяціях *D. antarctica* з о. Галіндез, центрального острова архіпелагу Аргентинські острови:

D1 – популяція на берегових скелях біля метеовертушки, 65°14.686' S, 64°15.348' W;

D2 – популяція біля головного приміщення станції, 65°14.740' S, 64°15.409' W;

D3 - популяція на скелях Пінгвін Поїнт, 65.14.883' S, 64.14.389' W;

D4 - популяція на скелях Пінгвін Поїнт, 65.14.919' S, 64.14.332' W;

D5 - популяція на схилах Вузл Хіл, 65°14.896' S; 64°14.726' W;

D8 - популяція біля будівлі дизельної станції, 65°14.751' S, 64°15.452' W;

D9 – популяція на скелястому березі за великим магнітним павільйоном, 65°14.732' S, 64°14.967' W;

D12 – схили вежі Мартинів на Стелла Поїнт, 65°14.847' S 64°15.172' W.

Опис площадок здійснювали на основі стандартної анкети (Див. Додатки), яка була складена на основі досвіду популяційного вивчення рідкісних рослин України, що проводилось автором в межах м. Києва (Парнікоза та ін., 2008). Анкета враховувала також опис особливостей рельєфу, експозиції та нахилу схилу; відстань від берегової лінії, висоту над рівнем моря, наявність поблизу впливу птахів, антропогенного впливу тощо.

В умовах обох досліджених регіонів для кожного дослідної ділянки оцінювали проективне покриття рослинності. Воно включало оцінку повного проективного покриття усього рослинного комплексу, індивідуальне покриття судинних рослин та мохоподібних. Лишайники, як правило, становлять елемент наскельної флори та в місцях поширення щучника до наземних угруповань не

входять. Мохоподібні ідентифікували відповідно до визначників (Putzke & Pereira, 1990; Ochyra, 1998; Bednarek-Ochyra et al., 2000).

Оцінювали загальну чисельність рослин на площадках, представленість різних вікових груп згідно зі схемами представленими на рис. 3.6-3.7.

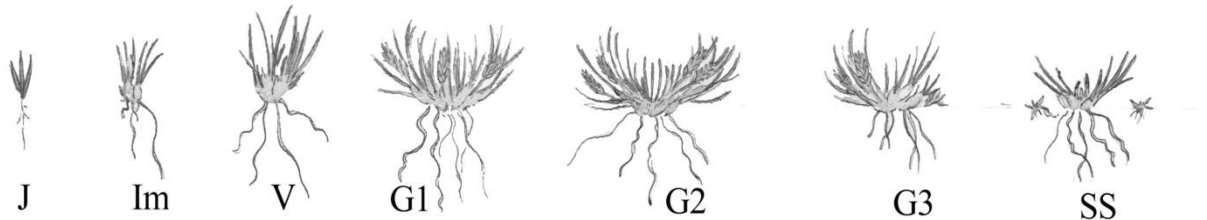


Рис. 3.6. Схема вікових стадій *D. antarctica*: J – ювенільна особина, Im – іматурна особина, V – віргінільна особина, G₁ – молода генеративна особина, G₂ – зріла генеративна особина, G₃ – стара генеративна особина, SS – субсенільна особина, оригінальні дані

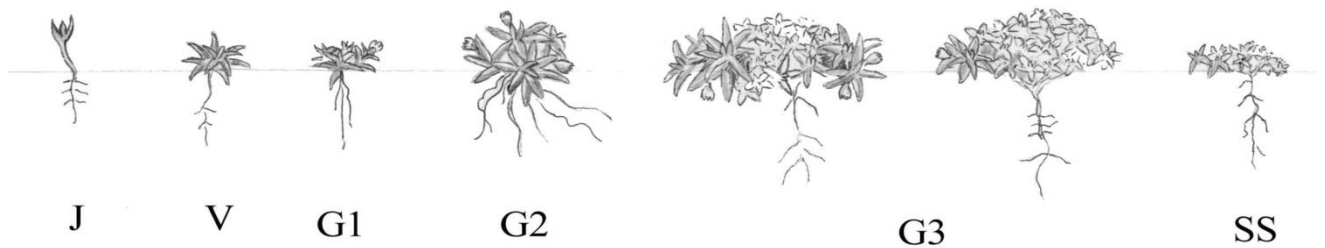


Рис. 3.7. Схема вікових стадій *C. quitensis*: J – ювенільна особина, V – віргінільна особина, G₁ – молода генеративна особина, G₂ – зріла генеративна особина, G₃ – стара генеративна особина, SS – субсенільна особина, оригінальні дані

Під час дослідження площадок у 20 генеративних рослин *D. antarctica* вимірювались наступні біометричні параметри: висота рослини по висоті найвищого квітконоса, довжина суцвіття, поперечний переріз куртини, довжина найдовшого листка, висота суцвіття та кількість квіток.

При обробці біометричних показників застосовувалися стандартні статистичні тести: критерій Медіани (Mood median test), критерій Крушкала-Валіса (Kruskal-Wallis test), Ман-Вітні (Mann-Whitney test) згідно з Поллард

(1982).

Для оцінки популяцій рідкісних рослин було проведено підрахунок кущів *C. quitensis* на островах Скуа та Галіндез, а також *D. antarctica* на острові Галіндез та порівняно з даними Fowbert & Smith (1994). Острів Галіндез був поділений на окремі сектори, як показано на рис. 3.8 для проведення аналізу поширення *D. antarctica*. Кількість рослин *D. antarctica* для архівних сезонів 1964 та 1990 рр. порівнювали з аналогічними даними, підготовленими для 2006/07, 2013/14, а також 2015/16 рр.

У випадку *C. quitensis*, Fowbert & Smith (1994) знайдено 3 місця в 100 м смузі північно-західного узбережжя Фінгер Поінт острова Скуа, які було названо як А, В і С. Так, як порядок маркування з англійських публікацій був не зрозумілий, ми припустили, що сайти позначали з півночі на південь.

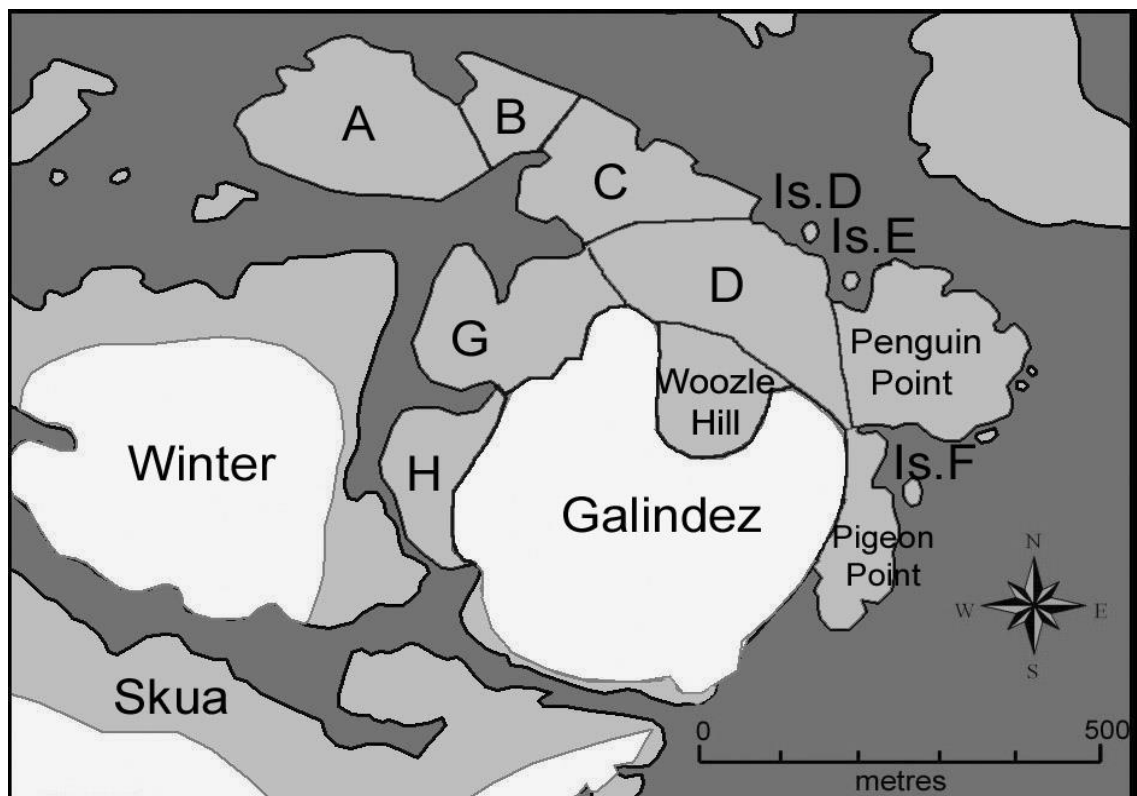


Рис. 3.8. Поділ острова Галіндез на дослідницькі сектори (А-Н та інші) (Див. Додатки) для обліку чисельності *D. antarctica* та порівняння з даними, Fowbert & Smith (1994)

3.9. Методи вивчення зв'язку *D. antarctica* та інших компонентів рослинності з птахами в умовах оази Філдес, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови та району архіпелагу Аргентинські острови

Полюове дослідження та відбір зразків здійснювали в двох регіонах Морської Антарктики: півострів Філдес, острів Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови, протягом трьох послідовних літніх сезонів 2013-16 років та в районі архіпелагу Аргентинські острови протягом семи сезонів від 2009 до 2016 рр. У сезони 2013/14 ми відібрали доступні активні гнізда домініканських мартинів у районі Філдес (відповідно 14 та 6 гнізд), тоді як у 2014/15 роках приблизно 50% (7 гнізд) були відібрані. Всі ці гнізда були включені в загальний аналіз матеріалів (рис. 3.9). Усі гнізда, що вивчали в сезони 2013/14 та 2014/15 рр., були включені в аналіз наявності кожного компонента рослинності. Частка гнізд, що вивчали в районі архіпелагу Аргентинські острови, коливалась по роках. Гніздова популяція цих птахів на острові Галіндез змінювалась по роках, але зазвичай складалася з 10 пар. Всього на острові Галіндез існує 22 місця гніздування, доступні залежно від умов сезону (рис. 3.10).

В районі архіпелагу Аргентинські острови ми також вивчали гнізда на островах Вінтер, Скуа, Гротто, Корнер, Бархани, Шелтер, Троє Поросят та Індикатор, а також Дикій скелі (65°14,969'S, 64 °16,349'W) та Тумб Рок. У сезоні 2015/16 рр. загальна кількість гніздування становила 110 пар в районі архіпелагу Аргентинські острови. У деякі сезони було відібрано також додаткові гнізда з більш віддалених місць, включаючи острови Ялури, острів Расмуссен, мис Туксен, Пітерманн, Хогвард, острови Мут і архіпелаг Берселот. У сезоні 2009/10 рр. загальний гніздовий матеріал було проаналізовано у 15 гніздах, а 22 гнізда були включені в аналіз присутності кожного рослинного компонента (15/22). У наступні роки це число становило: 2010/11 - 24/0, 2011/12 - 54/45, 2012/13 - 4/0, 2013/14 - 73/73, 2014/15 - 62/0, 2015/16 - 75/0. Як показано на рис. 3.10, і на прикладі острова Галіндез, деякі гнізда були розташовані в одній точці протягом

кількох гніздових сезонів мартина. Однак значна частина гнізд, як на острові Галіндез, так і в інших місцях, була зайнята лише один рік.

Дані про склад матеріалу гнізда були вперше проаналізовані на нормальність методом Д'Агостіно-Пірсон (всі зразки були негативними). Потім порівняння матеріальних пропорцій було зроблено з використанням непараметричної ANOVA Kruskal-Wallis з послідовними парними порівняннями, зробленими методом Данна. Всі аналізи проводились за допомогою GraphPad software (GraphPad Software, Inc., California).

Візуальні спостереження за поведінкою домініканських мартинів у період гніздування також були проведені з точки спостереження на причалі на станції Вернадський. Протягом цього періоду всі випадки перенесення рослинного матеріалу марином фіксували за допомогою бінокля щодня з 09.00 до 10.00 впродовж 30 днів у листопаді 2015 р. Також було зафіксовано випадки присутності у гніздах вкорінених куртин або проростків щучника. З частини гнізд також відбиралися зразки для мікроскопічного вивчення на предмет наявності тихходів.

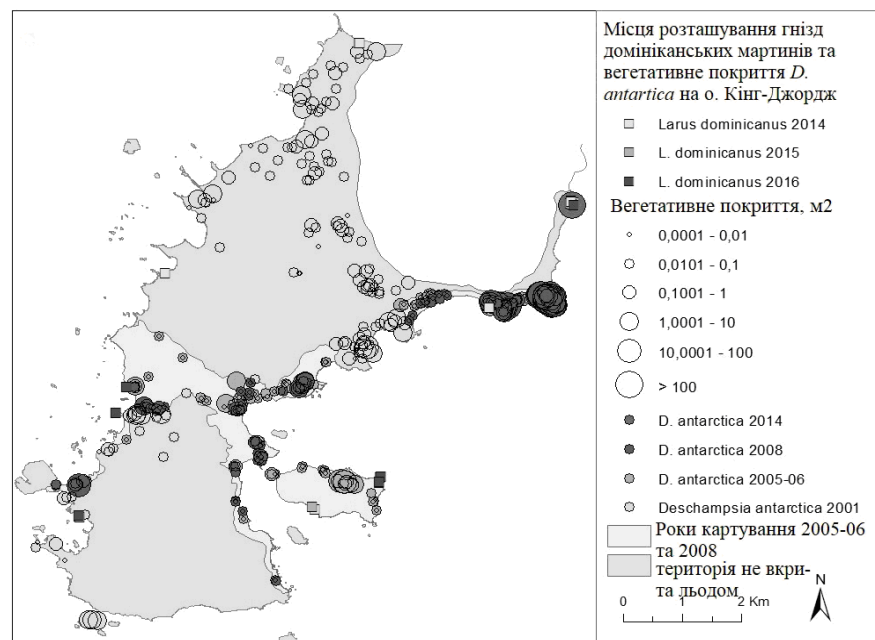


Рис. 3.9. Розташування популяцій *D. antarctica* та гнізд домініканського мартина (*Larus dominicanus*) в межах оазису Філдес, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови

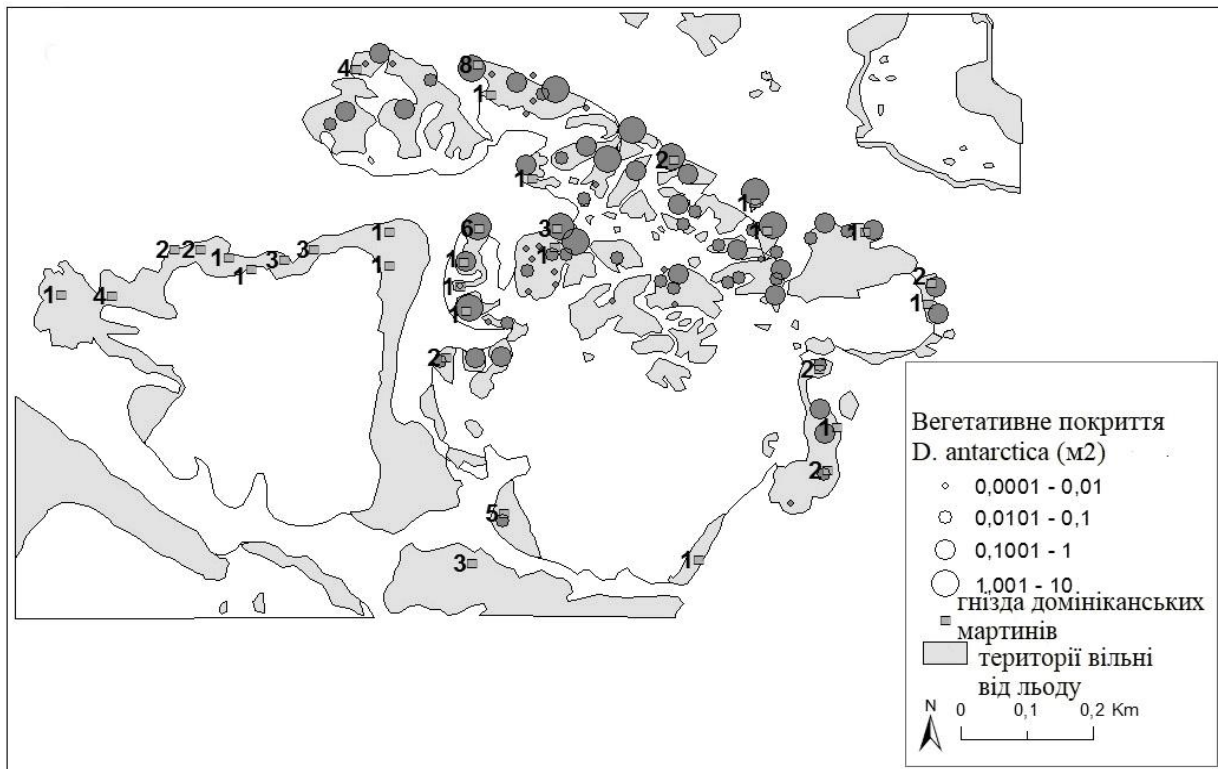


Рис. 3.10. Розташування популяцій *D. antarctica* та гнізд домініканського мартина (*Larus dominicanus*) в межах о.Галіндез (гнізда вказані також для островів Скуа та Вінтер) район архіпелагу Аргентинські острови. Примітка: номер біля гнізда вказує кількість років, коли гніздо було активовано в цьому місці в дослідженому періоді

Під час 30-ї польської та 10-ї українських експедицій проведено моделювання перенесення судинних рослин поблизу польської станції «Генрик Арцтовський», острова Кінг-Джордж. Ми пересадили вегетативний матеріал *D. antarctica* до трьох і *C. quitensis* до двох різних місць. У кожному випадку три рослини (табл. 3.6.) з корінням були перенесені і посаджені в ґрунт або субстрат. Ми відібрали генеративні особини без ознак пошкодження. Вони були витягнуті з ґрунту з корінням, як це робить домініканський мартин. Обидва види були зібрані в угрупованнях, де птахи *Larus dominicanus* і *Catharacta antarctica* регулярно збирають рослинний матеріал для будівництва своїх гнізд. Куртини були

пересаджені і включені у фонові ценози: в кам'янистих місцях система коріння пучків була закріплена у заглибленнях скель, а в низинних місцях рослини вставляли прямо в землю. Вибрані ділянки пересадки відповідали різним умовам тутешнього довкілля.

Вживання рослин відстежувалося протягом періоду від одного до трьох місяців після пересадки.

Таблиця 3.6.

Схема пересадки рослин *D. antarctica* та *C. quitensis*

<i>D. antarctica</i>					
Ділянка	Дата	Кількість куртин	Діаметр куртини у двох вимірах, см	Початковий локус (1)	Локус, в який здійснено пересадку (2)
А	12-16.11.05	3	6x8 (а), 18x8 (b), та 11x8(с),	Куртина (а) із скельної розщелини 5 м від берегової лінії (горизонтальна) (S62°09.480', W58°27.953'), (b) та (с) на невеликих скелях поблизу озер, уздовж доріжок пінгвінів. S62°09.480', W58°27.953'	Всі куртини були перенесені на 10 метрів на північний схід від початкового локуса (1) на горизонтальній кам'яній поверхні, вкритій тільки лишайниками. S62°09.478', W58°27.928'

В	23.11 .05	3	9x9 (a), 9x8,9, (b) та 9x9 (c)	У межах поширення трав'янистої тундри. Північний відкритий схил скелі, 2 м н.р.м., 50 м від берегової лінії, перед колонією пінгвінів. S62°09.765', W58°27.871'	Куртина (a) була перенесена на 60 см на північний захід на найближчу голу скелю, а (б) та (c) - 5 м на північний захід від оригінального місця на низину (1). S62°09.765', W58°27.871'
С	09.12 .05	3	7x7 (a), 5x5 (b), та 5x5 (c)	Горизонтальний прильодовиковий вологий регіон (50 м від краю льодовика, який займав цю територію 20 років тому). S62°10.160', W58°27.900'	(a) - (c) куртини разом були перенесені на 40 м на південний схід і посаджені на відстані 1 м одна від одної. S62°10.167', W58°27.177'

<i>C. quitensis</i>					
D	23.12 .05	3	3x3 (a), 2x2(b), та 3x3 (c)	Горизонтальн а перигляціальн а волога ділянка поширення антарктичної трав'янистої тундри. S62°09.587', W58°28.428'	(a) - (c) пучки разом були перенесені на 500 м на південний схід і приживлені на відстані 1 м один від одного. S62°10.167', W58°27.177'
E	04.01 .06	3	2x2 (a), 2x2 (b), та 2x2 (c),	Ділянка поблизу вихідного сайту біля D. Горизонтальн а перигляціальн а волога ділянка поширення антарктичної трав'янистої тундри. S62°09.584', W58°28.480'	(a) – (c) Куртини разом були перенесені на 20 м на південний схід і прилаштовані на відстані 1 м один від одного. S62°09.587', W58°28.480'

В межах обраного в якості дослідного полігону острова Галіндез були також картовані ділянки розташування колоній пінгвінів, та ділянки, на які розповсюджується вплив колоній. Виявлено і оцінено прояви трансформації ценозів під впливом фактора наявності колоній пінгвінів на обраному в якості модельного полігону острові Галіндез.

3.10. Методи вивчення загроз та розробки природоохоронних заходів для збереження *D. antarctica* та пов'язаних з нею наземних рослинних угруповань

Виявлено основні фактори впливу тварин та антропогенного впливу на розподіл рослинності острова Галіндез.

За допомогою GPS та візуального спостереження картовано ділянки впливу головного тваринного фактору впливу – пінгвінів. Зокрема місця розташування колоній, а також зони їх впливу на наземні екосистеми регіону. Визначено відсоток території модельного острова Галіндез охопленої впливом пінгвінячих колоній. Картовано також ділянки антропогенного впливу станції: технологічну площадку та зони навколо приладів, визначено відсоток території охопленої антропогенним впливом.

Проаналізовано досвід існуючих природоохоронних територій та визначено тип і площу необхідної природоохоронної території в регіоні – антарктичної особливо охоронюваної природної території ASPA. Підготовано мапу району планування майбутньої ASPA.

3.11. Вивчення комплексної адаптивності *D. antarctica* в природних умовах та за умов культивування *in vitro*

Довжину листків у рослин вимірювали після 2-х місячного пасажування. Проміряли усі листки кожної рослини. Значення довжини листка (см) розбивали

на класи: 1 - <3.9; 2 - 4.0 - 5.9; 3 - 6.0 - 7.9; 4 - 8.0 - 9.9; 5 - 10.0 - 11.9; 6 - 12.0 - 13.9; 7 - 14.0 - 15.9; 8 - 16.0 - 17.9; 9 - >18.0 см. Для порівняння також було застосовано стандартні статистичні методи описової статистики: визначення середнього значення та стандартного відхилення (Поллард, 1982).

Для вивчення спектру білків наважку 4 мг листків рослин місячного віку розтирали, заливали 40 мкл екстракційного буферу (гліцерин - 11 мл, 1М розчин Tris-HCl (pH=6,8) – 8 мл, 10% розчин ДСН – 20 мл, бромфеноловий синій - кілька кристалів, β-меркаптоетанол – 5 мл, вода дистильована - до 100 мл). Далі зразки інтенсивно струшували, залишали закритими на 1,5 год. або на ніч при кімнатній температурі. Перед нанесенням на гель кип'ятили 5 хв. на водяній бані. Для електрофорезу у поліакриламідному гелі (ПААГ) відбирали 15 мкл зразку. Метод дозволяє розділити молекули білка, які відрізняються більше, ніж на 0,1% (1 з 1000) (Побежимова и др., 2014; Остерман, 1981). Використовували електродний буфер (pH=8,3): Трис, гліцин, ДСН, дистильована вода. Параметри електрофорезу: у концентруючому гелі – 20 мА; у розділяючому гелі – 30 мА. Гель фарбували за допомогою фарби: кумасі, 96 % етанол, крижана оцтова кислота, 60 % трихлороцтова кислота. Залишки фарби відмивали теплою водою поки гель не посвітлішав (1-2 доби). Після відмивки гель фотографували на транслюмінаторі з білим світлом.

Цифрові фотографії денситометрували. Визначали частки окремих груп білків, характерних для насіння *Poaceae*, зокрема, пшениці м'якої *Triticum aestivum*, вимірюючи відповідні площі під піками денситограми по відношенню до площ загального пулу білків за допомогою програми ScionImage (<http://scion-image.software.informer.com/4.0/>).

Для аналізу загального вмісту фенольних сполук висушували дослідний матеріал (листки) при 60° С у провітрюваній сушильній шафі. Робили наважку 0.25-0.5 г сухого матеріалу, та розтирали зі скляним порошком, додавали 10 мл метанолу (пропорція 0,25 г - 10 мл), і залишали на добу (вихідний розчин). На кожну пробу готували по дві пробірки (1 - оптичний контроль вимірювання, 2 - вимірювана речовина). В 1 (контроль): 3 мл води + 50 мкл екстракту + 0.5 мл

води, в 2: 3 мл води + 50 мкл екстракту + 0.5 мл азотнокислого цирконілу (0.2% водний розчин). Провели проміри на спектрофотометрі при 397.6 нм.

Розрахунки проводили за формулою: $A = D * 3.052 / 0.25$, де A – вміст флавоноїдів (мг/г сухої речовини); D – оптична густина вимірюваної речовини; 3.052- товщина скла кювети; 0.25 – наважка сухого матеріалу в г.

Профілювання вторинних метаболітів листків проводили методом обернено-фазової високоефективної рідинної хроматографії. Кількість флавоноїдів визначали за рутином, а суму фенольних сполук - за галовою кислотою згідно з методикою (Syta, 2014). Опрацювання й візуалізацію хроматограм та спектрів поглинання проводили за допомогою програм Agilent ChemStation® та CorelDraw®.

Розмір геному для рослин кожного генотипу *D. antarctica* було розраховано на основі методу проточної цитометрії згідно з методикою (Bai, 2012). Приготування зразків: подрібнені молоді листки рослин генотипів *D. antarctica* та внутрішній стандарт було об'єднано разом та подрібнено лезом у чашці Петрі в 500 мкл буфера, що екстрагує ядра (CyStain PI Precision P Sysmex 05-5022), додано 1 % β -меркаптоетанол (Sigma) and 1% Triton X-100 (Sigma). Суспензію ядер профільтровано через 25 мкм фільтр (CellTrics, Sysmex) в чистий епендорф. Тоді проби було пофарбовано 2 мл фарбуючого буфера, що містив пропідіум йодид та РНКазу (Staining Buffer CyStain PI Sysmex Precision P 05-5022). Зразки було інкубовано 45 хв. за кімнатної температури у темряві. Після того, зразки було проаналізовано за допомогою проточного цитометра CyFlow Space (Sysmex), що був обладнаний зеленим лазером 532 нм. Для кожного зразка проаналізовано щонайменше 10.000 ядер. Для диплоїдних рослин з 26 хромосомами як внутрішній стандарт було обрано *Secale cereale* L. ($2C=16.01pg$, Genebank Gatersleben accession number: R737), для рослин, що містили $2n=36-39$ було використано внутрішній стандарт *Vicia faba* L. cv 'Tinova' ($2C=26.21 pg$, Genebank Gatersleben accession number: FAB602).

Формула перерахунку наступна для кожної проби, базуючись на результатах з цитометру: (значення вісі-х піку проби/ значення вісі -х піку стандарту) x $2C$

DNA в pg стандарту. Результати здійснених вимірів усереднювали і розраховували стандартну похибку.

Листки рослини різних генотипів *D. antarctica*, вирощували *in vitro*, у віці один місяць висушували при температурі 60°C. Наважку 0.2 г розтирали зі скляним порошком і заливали 5 мл 45% етанолу. Через 7 діб відбирали 2 мл отриманого екстракту і випаровували його з використанням роторного вакуумного випарювача при 40°C. Отриманий після випарювання залишок розчиняли в 2 мл дистильованої стерильної води.

Вплив екстрактів листків рослин досліджених генотипів *D. antarctica* на синтез РНК *in vitro* перевіряли в системі транскрипції РНКП Т7, застосовуючи комерційні реагенти фірми “Fermentas” (Литва) (Palchykovska et al., 2008).

ПЛР проводили за стандартною методикою (PCR, 1996), використовуючи набір реагентів для ПЛР “Амплісен” (РФ) та ДНК-рекомбінантну плазмиду на основі вектора pUC28, що містить кодуєчу послідовність гена LIF (leukemia inhibitory factor) людини як матрицю. Концентрація ДНК становить 1-25 pg/100 мкл суміші для реакції. ДНК ампліфікували в термостаті для ПЛР-аналізу “Терцик” (Пальчиковська та ін., 2013).

Найбільш відповідальним моментом оцінки комплексної пристосовуваності був розрахунок зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП), як відбитку конкретних умов мікросередовища, де було сформоване насіння - джерело рослин *D. antarctica* різних генотипів. ЗЛПП розраховували на основі порівняння кількох пар параметрів. Оцінений в балах ЗЛПП для кожної з досліджених популяцій (в випадку досліджень популяцій в природних умовах) клонованих рослин різних генотипів є виміром пристосовуваності популяції до конкретних мікроумов в рік збору насіння. Найбільша координація вимірюваних індексів пристосовуваності відповідає нульовому значенню зведеного латентного показника. Форма тренда ЗЛПП у динаміці сезонів дозволяє виявити відмінності у коливаннях різних популяцій за різними показниками у випадку вирішення задач, пов'язаних з дослідженням природних популяцій.

Для досліджених популяцій чи культивованих рослин різних генотипів, кінцевою метою статистичної обробки є отримання кореляційних (ймовірнісних) моделей пристосовуваності. Для цього визначали ЗЛПП та розглядали його тонку структуру. Чим більше відхилення від нуля, тим більш односпрямовані (у випадку позитивних значень ЗЛПП) чи різноспрямовані (у випадку його негативних значень) зміни між дослідженими показниками для аналізованих природних популяцій чи клонованих різних генотипів рослин. Тобто, набір вимірних індексів, залежних від зовнішніх умов (біоморфометричних та вмісту окремих фракцій білків насіння і проективного покриття) у випадку природних рослин значною мірою характеризує ступінь пристосовуваності популяцій до метеоумов та мікрооточення. У випадку пророщування, клонування і вирощування рослин у лабораторних умовах набір вимірних індексів, залежних від зовнішніх умов (довжина листка, вміст окремих фракцій білків та вторинних метаболітів у листках рослин, розмір геному у клітинах листків і біологічна активності екстрактів з листків рослин) певною мірою характеризує ступінь пристосовуваності рослин, з яких було зібране насіння для отримання рослин в умовах *in vitro*, до комбінації мікро- та метеоумов, і є латентною характеристикою стану динамічної спадкової пам'яті рослин, характерною для цієї комбінації умов (Чураев, 2006; Парнікоза та ін., 2013; Мірюта та ін., 2014; Parnikoza et al., 2015a; Мірюта та ін., 2015; 2016; 2017).

Для дослідження різниці за кожним із вимірних біометричних параметрів для популяцій *D. antarctica* з природи чи досліджених рослин-клонів за умов мікроклонального розмноження, за кожним біоморфометричним параметром було побудовано розподіли. Пошук різниць між розподілами для пар природних популяцій (культивованих генотипів) за біометричними параметрами проводили методом критерію медіани. Цей непараметричний тест є варіацією тесту χ^2 , що дозволяє оцінити внутрішньогрупові відмінності для двох (або більше) популяцій без оцінки нормальності розподілів популяційних параметрів (Поллард, 1982).

Під час обстеження набору досліджених природних популяцій/клонів у лабораторних умовах, які описуються багатьма характеристиками,

використовували метод екстремального групування характеристик для зниження розмірності дослідженого простору ознак (Айвазян и др., 1989). У рамках застосованого евристичного підходу проводили оцінку ймовірності потрапляння в одну з груп для кожного генотипу (Parnikoza et al., 2015; Мірюта та ін., 2016; 2017 Парнікоза та ін., 2017). Набори попарних порівнянь популяцій групували за усіма парами показників пристосовуваності: у випадку природних популяцій о. Галіндез: $\Delta Ph - |\Delta Pr|$, $|\Delta S| - |\Delta Pr|$ та $|\Delta S| - \Delta Ph$ (де ΔPh - набори різниць значень чотирьох морфометричних показників між популяціями, $|\Delta Pr|$ - набори різниць значень шести груп відносного вмісту захисних та запасних білків у насінні між популяціями, $|\Delta S|$ - набір різниць значень проєктивного покриття між популяціями). У випадку рослин, досліджених за умов мікроклонального розмноження, набори попарних порівнянь групували за наступними парами показників: $|\Delta Gs| - |\Delta Ph|$, $|\Delta Gs| - |\Delta Pr|$, $|\Delta Gs| - |\Delta Fl|$, $|\Delta Ph| - |\Delta Pr|$, $|\Delta Fl| - |\Delta Pr|$, $|\Delta Fl| - |\Delta Ph|$ та $|\Delta Gs| - |\Delta In|$, $|\Delta In| - |\Delta Pr|$, $|\Delta In| - |\Delta Fl|$, $|\Delta In| - |\Delta Ph|$ (де $|\Delta Gs|$ - набір абсолютних значень попарних відстаней між розмірами геному (в пг), $|\Delta Ph|$ - набір значень попарних відстаней (в умовних одиницях) між розподілами за довжиною листка, $|\Delta Pr|$ - набір абсолютних значень попарних різниць часток вмісту окремих захисних білків, $|\Delta Fl|$ - набір абсолютних значень попарних різниць часток вмісту флавоноїдів, $|\Delta In|$ - набір абсолютних значень попарних відстаней між частками синтезу РНК у модельній системі транскрипції бактеріофагу T7 в присутності екстрактів досліджених генотипів). Кожну пару показників, яку піддавали екстремальному групуванню, поділено на дві групи “позитивну” та “негативну” за допомогою регресійних методів. Ймовірність приналежності до кожної з груп визначали для кожної/ого з досліджених природних популяцій/клонів у лабораторних умовах. Для кожної/ого природних популяцій/клонів у лабораторних умовах будували схеми, які мають наочно показати ймовірнісні зв'язки між дослідженими показниками.

Загальний показник відповідає застосовуваному у статистиці зведеному латентному показнику (у нашому випадку - ЗЛПП), бо він об'єднує в собі набір

експертних оцінок у природних популяцій/клонів у лабораторних умовах трьох/п'яти показників (оцінки змін вмісту кількох фракцій білків насіння, кількох біоморфометричних показників, проективного покриття/оцінки змін вмісту кількох фракцій білків та вторинних метаболітів у листках, довжини листків, розміру генома, частки синтезованої РНК у модельній системі, а також попарних порівнянь рядів цих показників за допомогою регресійних методів і формування груп методом екстремального групування) із введенням необхідного коефіцієнта нормування (Мірюта та ін., 2014; 2015; 2016; 2017).

ЗЛПП у наших дослідженнях є показником комплексної пристосовуваності конкретної популяції в природних умовах, або рослин, культивованих в стандартизованих умовах *in vitro*.

3.12. Методи вивчення внеску показників довкілля у комплексну пристосовуваність популяцій *D. antarctica* о. Галіндез в сезон 2017/18 рр.

Порівняння рядів середньої температури поверхні ґрунту (для трьох літніх місяців окремо) та вмісту органічних речовин у ґрунті в місцях існування досліджених популяцій із рядом показників пристосовуваності відповідних популяцій безпосередньо не показує значущої кореляційної залежності. Можливо, це пов'язано із різними часами релаксації, притаманними вказаним вище показникам. Зважаючи на це, ми оцінювали вплив температури та вмісту органічних речовин у ґрунті на окремі показники пристосовуваності, на основі яких було сформовано зведений показник температури приземного шару та ґрунту (ЗПВТ_Г) і оцінено його внесок в загальне значення раніше розрахованого для природних популяцій ЗЛПП кожної популяції як результат сезону.

У дослідженні були використані наступні популяції *D. antarctica* острова Галіндез.: D1 – популяція на берегових скелях Маріна Поїнт біля метеостанції, 65.244780, 64.255800; D2 – популяція на Маріна Поїнт біля головного приміщення

станції, 65.245700, 64.256400; D3 – популяція на Вежі Леопарда, Пінгвін Поїнт, 65.247500, 64.241200; D4 – популяція на Скелі Корабель, Пінгвін Поїнт, 65.248600, 64.238230; D5 – популяція на верхній терасі купола Говорухи під г. Анни, 65.248260; 64.245240; D6 – популяція біля точки поширення *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. на хребті Розточчя, 65.247990, 64.242720; D7 - скеля Крапля, 65.247017, 64.243167; D8 – популяція під дизельною УАС «Академік Вернадський», 65.245896, 64.257368; D9 – популяція на скельному березі плато Шия за великим магнітним павільйоном, 65.245467, 64.249867; D10 – популяція на мисі Магніт, 65.245067, 64.252583; D11 – популяція на Цвинтарному нагір'ї поблизу павільйону надзвичайно низьких частот (ННЧ), 65.246170, 64.248250; D12 – популяція на схили Мартинячої Вежі на Стелла Поїнт, 65.247450, 64.252740, а також С – контрольна ділянка, 65.247635°, 64.250836°, розташована на моховому банку Сміта – фрагменті угруповання торф'янистих мохів *Polytrichum strictum* Bridel. J. Bot. (Schrader) – *Chorisodontium aciphyllum* Brotherus.

Між куртинами рослин у дослідних популяціях було розміщено логери НОВО UA-002-64, виставлені на виміри температури приземного шару з інтервалом 30 хв. Логери працювали з 09.04.17 по 06-07.04.2018 р. У дослідженні використовували також раніше отримані нами дані щодо вмісту головних елементів - органогенів у ґрунтах з відповідних локалітетів дослідних популяцій (Parnikoza et al., 2016).

В якості показників пристосовуваності популяцій за методологією, описаною раніше (Parnikoza et al. 2015), вивчали площу проективного покриття та морфометричні показники, а також спектри запасних і захисних білків насіння, яке відбирали з п'яти суцвіть, взятих від представників кожної популяції. Методами прикладної статистики на основі цих параметрів пристосовуваності було отримано зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) для сезону 2017/2018 рр., як відбиток конкретних умов мікросередовища кожної з досліджених популяцій. Для цього використовували набір методів та ідеологію, описані в роботах (Мірюта та ін., 2017a,b).

За визначенням (Айвазян та ін., 1989), зведений латентний показник пристосованості (ЗЛПП) - це зведений показник реакції популяції рослин на весь комплекс умов, які залишаються не вимірними, тобто латентними. Проте, маючи дані щодо температури та вмісту органічних речовин у ґрунтах можна було пошукати їх внесок у формування комплексної пристосованості як результат сезону. Для цього ми порівняли ряди даних: ряди значень попарних різниць середньомісячної температури для літніх місяців сезону (грудень, січень, лютий) та ряди попарних різниць чотирьох морфометричних показників, вмісту п'яти захисних та запасних білків насіння, проективного покриття, визначених для рослин, зібраних в кінці сезону. Усього було вивчено 110 рослин. Для пошуку залежності вивчених показників пристосованості від температури поверхні ґрунту та вмісту органічних речовин у ґрунті для поточного сезону робили екстремальне групування для кожної з площин: просторових різниць популяцій за чотирма досліджуваними параметрами від просторових різниць температур трьох літніх місяців окремо, просторових різниць популяцій за проективним покриттям від просторових різниць вмісту чотирьох органічних речовин. Внесок температури поверхні ґрунту, названий зведеним показником впливу температури (ЗПВТ) вивчали для 11 популяцій, внесок вмісту органічних речовин ґрунтів названий зведеним показником впливу вмісту органічних речовин у ґрунті (ЗПВГ) - для 10 популяцій. Вплив цих параметрів впродовж усього часу дослідження не був однорідним. Тому ми визначали зведений показник впливу температури для кожного місяця окремо: $ЗПВТ_1$, $ЗПВТ_2$, $ЗПВТ_3$, де T_1 - середня температура у грудні 2017 р., T_2 - у січні 2018 р., T_3 - у лютому 2018 р. Також визначали результуючий зведений показник впливу температури $ЗПВТ_c = (ЗПВТ_1 + ЗПВТ_2 + ЗПВТ_3) / 3$. Внесок зведеного показника впливу вмісту органічних речовин у ґрунті (ЗПВГ) розглядали як окремо, так і сумарно з температурним за весь сезон: $ЗПВТ_c + ЗПВГ = ЗПВТ_cГ$. Цей показник було визначено за допомогою техніки, детально описаної в роботах (Parnikoza et al. 2015, Мірюта та ін., 2014; 2015; 2016; 2017).

РОЗДІЛ 4.

АДАПТАЦІЙНА ХАРАКТЕРИСТИКА *D. ANTARCTICA* НА РІЗНИХ РІВНЯХ ОРГАНІЗАЦІЇ В АНТАРКТИЦІ

В четвертому розділі на основі оригінальних даних проаналізовано цитогенетичні, ембріологічні механізми адаптації та молекулярно-генетичну гетерогенність *Deschampsia antarctica* з двох регіонів Морської Антарктики: оazi Поїнт Томас острова Кінг-Джордж (Південні Шетландські острови) та район архіпелагу Аргентинські острови. Досліджено каріотип та хромосомні форми *D. antarctica*, показано наявність у деяких рослин додаткових В-хромосом. Досліджено особливості формування жіночої та чоловічої репродуктивної сфери, з особливою увагою на присутність апоміксису. Для рослин з обох досліджених регіонів здійснено аналіз поліморфізму низки послідовностей ДНК з метою з'ясування поточних рівнів генетичної гетерогенності та історії поширення *D. antarctica* у регіоні.

4.1. Молекулярно-генетична характеристика *D. antarctica* в умовах Морської Антарктики

У цьому розділі наведено порівняння застосування різних методів молекулярно-генетичного аналізу з метою з'ясування генетичної гетерогенності популяцій *D. antarctica* з району Південних Шетландських островів та району архіпелагу Аргентинські острови.

4.1.1. RAPD аналіз *D. antarctica* із двох регіонів Антарктики

Загалом було отримано 289 ампліконів, з яких 28 (9.7%) були поліморфними. Рослини були згруповані в кластери у дендрограмі згідно із географічним походженням (рис. 4.1). Аналіз молекулярної варіації (AMOVA) показав, що географічна відстань між популяціями, розташованими на відстані близько 450 км, пояснює половину (58%) генетичного поліморфізму в дослідженій виборці. Чіткий поділ зразків на дві групи є свідченням деякого обмеження обміну генетичним матеріалом між обома групами популяцій. Розподіл зразків всередині груп згідно із місцем збору не спостерігається, що свідчить про відсутність значних бар'єрів, що здійснюють репродуктивну ізоляцію всередині кожної географічної групи. Це ще раз змушує уважніше подивитися на птахів, як фактор перенесення та перемішування рослин у межах регіону.

Між географічними групами *D. antarctica* були знайдені девіації генетичного поліморфізму. Зокрема, поліморфні з району архіпелагу Аргентинські острови мають індекс Шенона – 3.4%, а популяції з острова Кінг-Джордж – 6.2%; що характеризує генетичне різноманіття як 0.015 та 0.024 відповідно. Ця різниця стає більш контрастною, якщо взяти до уваги площу території, на якій було зібрано зразки.

Рослини з острова Кінг-Джордж, зібрані на невеликій території поблизу станції “Генрік Арцтовський”, за виключенням (№ 6) з околиць бразильської станції “Ферраз”, що віддалена на 9 км. Зразки другої групи зібрані з окремих островів, відстань між окремими найвіддаленішими островами (Барселот-Пітерман) близько 17 км.

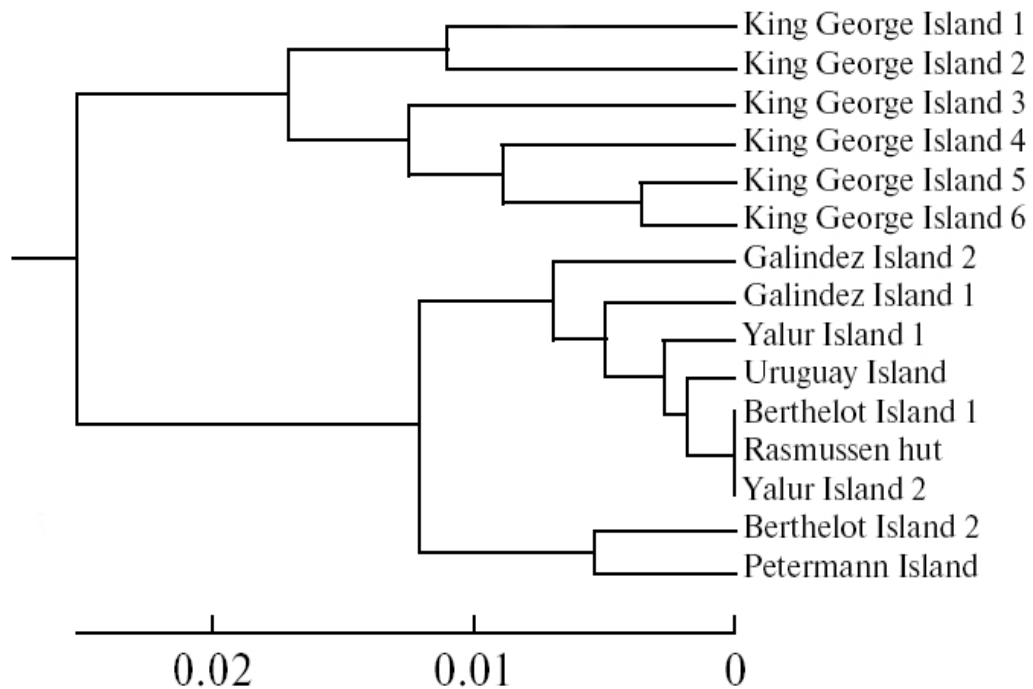


Рис. 4.1. Генетична подібність досліджених рослин *D. antarctica*. Дендрограма побудована методом UPGMA на базі коефіцієнта Жакарда та результатів RAPD аналізу

Було запропоновано дві причини відхилень рівня генетичного поліморфізму між двома групами о. Кінг-Джордж та район архіпелагу Аргентинські острови. Перша – це пізнє заселення Морської Антарктики та прояв ефекту засновника. Це узгоджується з наявністю унікального варіанта *ITS1-2*, знайденого на о. Кінг-Джордж, що свідчить про те, що генетичний пул цієї метапопуляції, імовірно, формується на базі більш різноманітного середовища, як результат обміну між рослинами різного походження. Інше можливе пояснення низького генетичного різноманіття рослин з району архіпелагу Аргентинські острови – це більш суворі кліматичні умови (цей регіон розташований на відстані 330 км далі від екватора), внаслідок чого місцеві популяції регулярно можуть піддаватись дії явища “шийки

пляшки” (bottleneck effect), що має наслідком в зниження генетичного різноманіття.

4.1.2. Гетерогенність популяцій *D. antarctica* за послідовністю *ITS*

Усього було ізольовано 13 клонів ДНК, які містили *ITS1*, 5.8S рРНК кодуєчий регіон, та *ITS2* 35S рДНК *D. antarctica*. Ці клони представляли 7 метапопуляцій виду в Антарктиці. Клон ANT-6 продемонстрував підвищений рівень субституції основ в порівнянні з таким у інших клонів, що свідчить про те, що це, імовірно, псевдоген. Зважаючи на це, клон ANT-6 був виключений з подальшого аналізу. У GenBank ми ідентифікували 4 послідовності *ITS1* та *ITS2* у рослин *D. antarctica*, зібраних на Вогняній Землі, Мальвінських островах та на о. Кінг-Джордж, а також численні послідовності ДНК споріднених видів злаків, деякі з них були відібрані для подальшого аналізу. Порівняння послідовностей показало, що в *D. antarctica* *ITS1* та *ITS2* мають майже однаковий розмір (217 та 215 п.н., відповідно). Обидва спейсерні регіони мають майже однакову довжину в інших досліджених видів, окрім зовнішньої групи *V. sinospinosa*, у якої *ITS1* має 228 нп та *ITS2* має 268 нп, в результаті кількох коротких вставок.

Порівняння одержаних послідовностей показало, що ступінь їх подібності між дослідженими популяціями щучника антарктичного *D. antarctica* з Аргентини та Антарктики становить від 97 до 100% для *ITS1* (за виключенням 95-96% для ANT-15) та від 98 до 100% для *ITS2*. Таким чином, усі ці популяції споріднені.

З великим ступенем вірогідності всі досліджені популяції *D. antarctica* належать до однієї монофілетичної групи – тобто мають спільне походження. Також, низький рівень генетичної гетерогенності (15.95%) був знайдений між популяціями *D. antarctica* з острова Сигні (північ регіону Морської Антарктики) та острова Ліон (південь Морської Антарктики) при використанні AFLP техніки, не зважаючи на значну географічну відстань - 1350 км між цими локалітетами (Holderegger et al., 2003). Пізніше, подібні результати було отримано для двох

морфологічно відмінних популяцій щучника антарктичного з острова Кінг-Джордж (Chwedorzewska et al., 2004).

Єдине відоме дослідження гетерогенності *ITS* для судинних рослин Антарктики стосується перлинниці антарктичної *C. quitensis*, де різниця між нуклеотидними послідовностями *ITS* була нижча за 1,17%, незважаючи на те, що відстань між популяціями досліджуваної рослини в даному дослідженні перевищувала 3300 км (Gianoli et al., 2004).

Порівняння з даними, наявними у GenBank демонструє, що ці послідовності дуже подібні (99.8%) до таких у рослин з Вогняної Землі. Не зважаючи на високий рівень подібності послідовностей *ITS1-ITS2*, популяції *D. antarctica* можуть бути розрізнені на молекулярному рівні. Згідно із положенням в дендрограмі (рис. 4.2), можуть бути виділені чотири групи - чотири різні структурні варіанти послідовностей *ITS1-ITS2*: (1) послідовності з Вогняної Землі, Мальвінських/Фолклендських островів; (2) більшість послідовностей з Антарктики; (3) три послідовності з Морської Антарктики, які об'єднуються у кластер - з островів Великий Ялур, Уругвай та острова Кінг-Джордж 5; (4) послідовність з Морської Антарктики – острова Кінг-Джордж 6, який займає окрему позицію на одержаній дендрограмі.

Групи 1 та 2 демонструють найвищий рівень подібності. Вони мають ідентичні послідовності *ITS1* та різняться лише однією трансверсією А/Т в позиції 81 нуклеотидної пари *ITS2* (поміченої зірочкою на рис. 4.3). В цій позиції нуклеотид А присутній у всіх популяцій *D. antarctica* з Вогняної Землі, Мальвінських островів, а також у багатьох видів включених у клади 1, 2 та 3 (рис. 4.3).

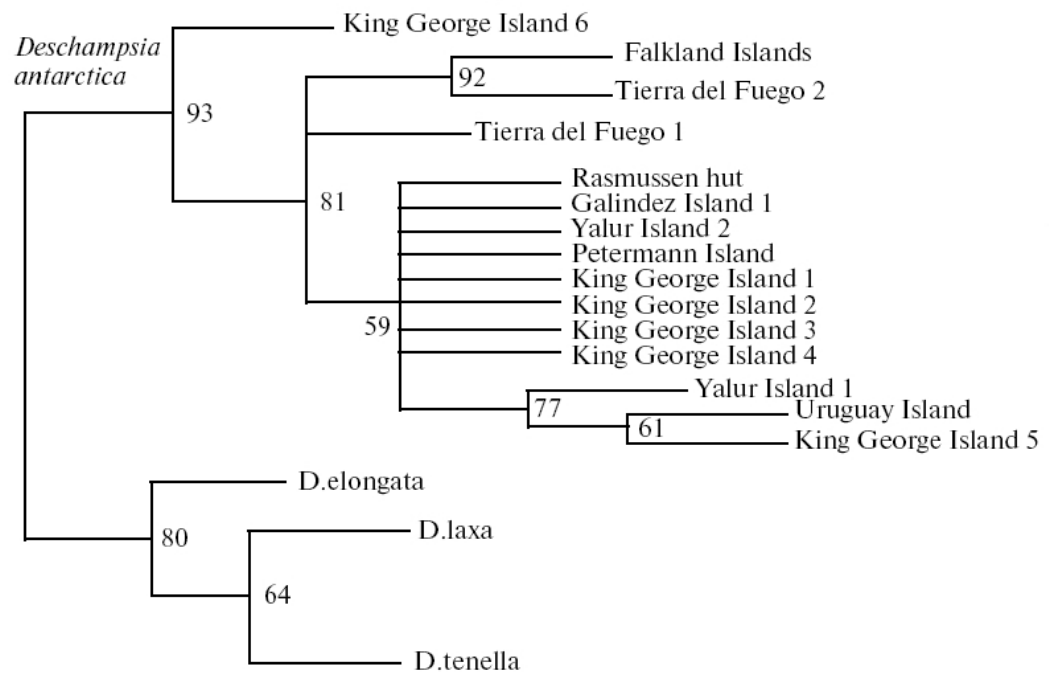


Рис. 4.2. Дендрограма, побудована методом найближчого сусідства для *ITS1*–*2* ділянки рДНК *D. antarctica* та близьких видів; (б) значення бустрапа показано в місцях розгалуження

Зважаючи на це, трансверсія А81Т у *ITS2* представляє еволюційну подію, яка відбулася після розділення популяцій *D. antarctica* з Вогняної Землі, Мальвінських островів (групи 1) та Антарктики (групи 2 та 3). Таким чином, виглядає резонним припустити, що антарктичні популяції мають спільне походження з рослинами з Південної Америки. Популяції ANT-4, -9, та -14 групи 3 містять одну нову G/T трансверсію у *ITS1* та одну нову G/A транзицію у *ITS2*. Вони мають спільне походження з популяціями групи 2 (рис. 4.3).

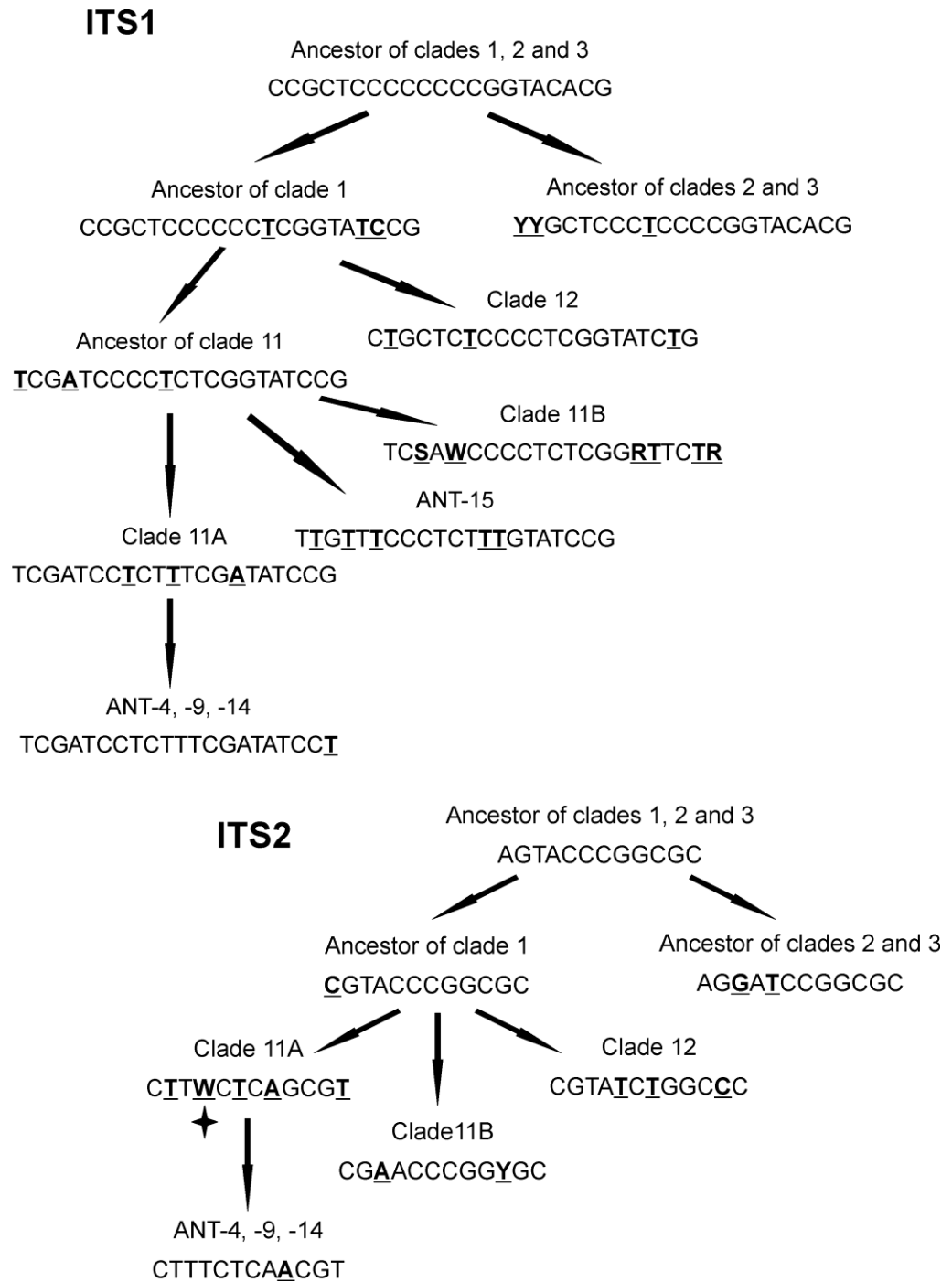


Рис. 4.3. Реконструкція субституцій пар нуклеотидів, які відбулися в процесі еволюції ITS1 - ITS2 у *Deschampsia*. Показано тільки поліморфні нуклеотиди. Трансверсія A81T у *ITS2*, що визначає різницю між популяціями *D. antarctica* з Вогняної Землі, Мальвінських островів та Антарктики, позначена зірочкою

Популяція ANT-15 має унікальний *ITS1* варіант, який відрізняється субституцією 8 основ від варіанту *ITS1* знайденого у групах 1 та 2 (рис. 4.3). Однак, не зважаючи на цю відмінність, ANT-15 присутній у складі *D. antarctica* з

високою бутстрап підтримкою (рис. 4.2). Наші дані у цілому свідчать, що ANT-15, імовірно, представляє незалежну еволюційну лінію всередині *D. antarctica*. Найцікавіше, що попри незалежне походження, ANT-15 містить A81T трансверсію у *ITS2*, яка трапляється також у антарктичних популяціях груп 2 та 3. Для пояснення цього факту, можуть бути висунуті два припущення.

Перше, A81T трансверсія у ANT-15 могла відбутися незалежно. Однак, як обговорювалося раніше, трансверсії є відносно рідкісними в еволюції *ITS2* *D. antarctica*. Зважаючи на це, досить малоімовірно, що однакова мутація відбулася двічі в одній і тій же самій позиції. Друге припущення – A81T трансверсія відбулася лише один раз, після чого була перенесена в геном іншої лінії *D. antarctica* внаслідок статевого переносу, що поєднується з внутрішньо-хромосомною конверсією. Цей механізм був нещодавно описаний для 35S рДНК кількох рослинних гібридів (Volkov et al., 1999; Volkov et al., 2007).

Наше порівняльне дослідження *ITS1* та *ITS2* свідчить, що, як мінімум, три різні групи *D. antarctica* наразі присутні в Антарктиці. Більшість популяцій *D. antarctica* (група 2), імовірно, походять з Південної Америки, чи мають спільне походження з рослинами звідси, адже відрізняються від зразків з Вогняної землі та Мальвінських островів (група 1) тільки однією точковою мутацією у *ITS2*. Більше того, три антарктичні популяції (група 3) містять еволюційно-новий *ITS* варіант, який має походження із групи 2, проте залишається не зрозумілим чи відбулася відповідна мутація перед чи після його імміграції в Антарктику. І насамкінець, ANT-15, який містить *ITS* варіант незалежного походження, знайдений на острові Кінг-Джордж. Ця унікальна форма походить, імовірно, внаслідок незалежного міграційного явища.

Ми аналізували кілька популяцій *D. antarctica* з географічних регіонів, розділених відстанню у 500 км. Отримані результати свідчать, що у обох регіонах присутні рослини *D. antarctica* різного генетичного походження. Еволюційно-вихідний *ITS* варіант 2 (специфічний для групи 2 дендрограми, див. рис. 4.2) та похідного варіанту 3 (специфічний для ANT-4, -9, -14 див. рис. 4.2) був знайдений як в районі архіпелагу Аргентинські острови, так і острові Кінг-Джордж, в той

час, як найбільш відмінний варіант ANT-15, був виявлений лише на острові Кінг-Джордж. Таким чином, наші результати демонструють, що генетично відмінні рослини можуть співіснувати на близьких чи тих самих територіях Антарктики. Подібні спостереження були зроблені Van de Wouw et al. (2008) на основі вивченої хлоропластної ДНК. Зокрема, аналіз географічного поширення гаплотипів хлоропластної ДНК показав, що гаплотип С, унікальний для Оркнейських островів, присутній і в зоні поширення гаплотипу А.

Існування генетично відмінних варіантів в одному місцезростанні свідчить про відсутність бар'єрів для перенесення рослин та насіння між островами. Значну роль у цьому процесі, як встановлено нами, можуть відігравати птахи, що буде детально розглянуто в Розділі 6.

Наявність різних *ITS* варіантів в одній і тій самій популяції свідчить, що гомогенізація 35S р ДНК може бути низькою у *D. antarctica*. Це може бути пов'язано репродуктивною стратегією виду, адже відомо, що самозапилення, апоміксис та вегетативне розмноження можуть консервувати гетерогенність 35S рДНК, в той час як перехресне запилення сприяє гомогенізації. Самозапилення та вегетативне розмноження є поширеними у *D. antarctica*. Однак наразі важко обговорювати їх внесок у гетерогенність 35S рДНК у *D. antarctica*, тому що наша інформація про антарктичні рослини поки що обмежена. Для частини арктичних рослин показана низька генетична гетерогенність (Mosquin, 1966), а для частини – нещодавно виявлена досить висока гетерогенність (Jefferies & Gottlieb, 1983; Gabrielsen & Brochmann, 1998; Brochmann & Steen, 1999). Отже єдиної картини немає.

4.1.3. Поліморфізм *D. antarctica* за послідовностями генів β -тубуліну

За результатами застосування кожного із методів оцінки поліморфізму інтронів генів β -тубуліну отримано певну кількість фрагментів та різні діапазони варіювання їх довжини (Рабокоть, 2017). Для ТВР-методу – це 12 чітких та

відтворюваних фрагментів у діапазоні від 370 до 1300 п.н.; для h-ТВР – 6 фрагментів довжиною від 1100 до 1700 п.н.; для с-ТВР з використанням вироджених праймерів – 17 фрагментів від 320 до 1750 п.н.; для с-ТВР із специфічними праймерами – 8 фрагментів довжиною 345–1180 п.н. Слід зазначити, що під час аналізу методом с-ТВР як з виродженими, так і зі специфічними праймерами, ампліфікується майже однаковий спектр фрагментів (виняток – фрагменти довжиною 700 та 750 п.н., які візуалізуються за умов проведення с-ТВР-аналізу зі специфічними праймерами та 4 фрагменти з довжинами 705, 715, 760 та 780 п.н., що проявляються за умов використання вироджених праймерів).

Також в обох випадках спостерігали один чи два чітких фрагменти, які мали довжину понад 3000 п.н., але ми їх враховували. Цікаво, що кількість отриманих фрагментів при порівнянні результатів, отриманих у ході використання двох варіантів с-ТВР-аналізу (зі специфічними та виродженими праймерами), дещо відрізняється. Загалом під час проведення с-ТВР-аналізу із виродженими праймерами утворюється більша кількість фрагментів. Це можна пояснити тим, що специфічність вироджених праймерів менша, отже, і ампліконів може утворюватися більше. В цілому отримані електрофореграми свідчать, що всі застосовані методи аналізу поліморфізму інтронів генів β -тубуліну (ТВР, с-ТВР, h-ТВР) виявилися не здатними диференціювати жодну з досліджених рослин (рис. 4.4).

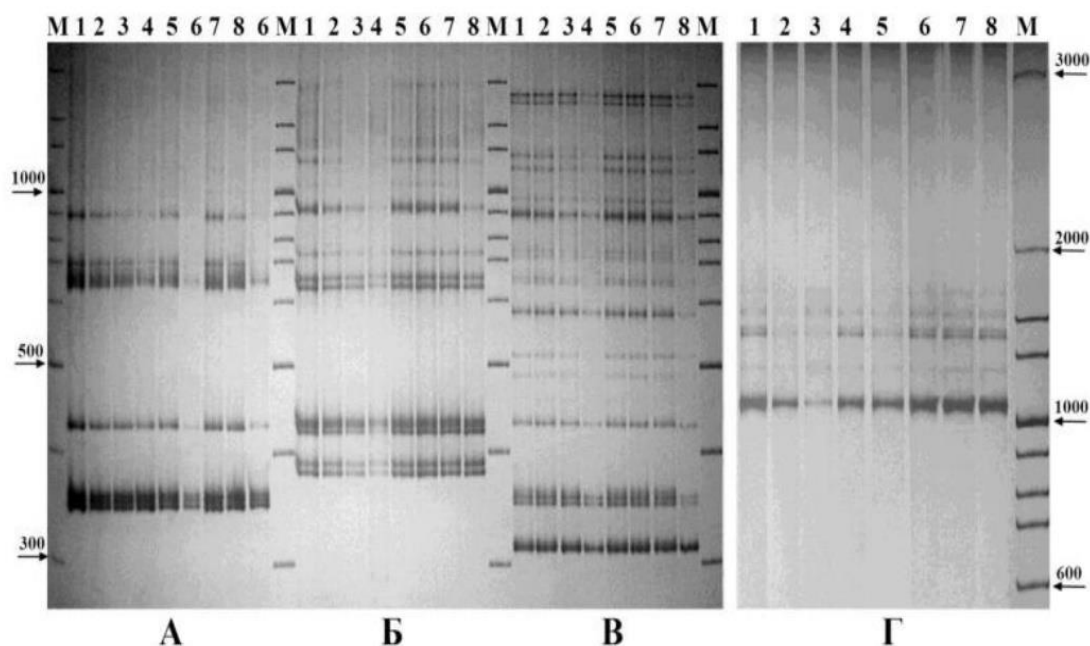


Рис. 4.4. Електрофоретичні спектри ампліфікованих фрагментів, які містять інтрони генів β -тубуліну рослин *D. antarctica* з острівних популяцій. А – с-ТВР зі специфічними праймерами; Б – ТВР з виродженими праймерами; В – с-ТВР з виродженими праймерами; Г – h-ТВР. Місця збору рослин: 1 – о. Галіндез; 2 – о. Скуа; 3 – о. Ялур; 4 – мис Расмуссен; 5 – о. Дарбо; 6–7 – о. Кінг-Джордж (окол. станції “Генрік Арцтовський”), 8 – о. Кінг-Джордж, півострів Келлера (околиці станції “Ферраз”), М – ДНК-маркер

Вивчення поліморфізму інтронів β -тубулінових генів для 37 зразків з восьми досліджених популяцій виявляло 12 чітких та відтворюваних фрагментів, довжина яких коливалася від 370-1300 пар нуклеотидів. Фрагмент довжиною приблизно 295 пн був присутній практично у всіх досліджених популяцій, хоча в деяких популяцій він не завжди був помітний, наприклад з оази Поїнт Томаса та півострова Філдес (острів Короля Георга) а також острова Роберт. Фрагмент довжиною 295 пар нуклеотидів відповідав очікуваним результатам ампліфікації першого інтрона тубулінового гену з короткими послідовностями поблизу екзонів (Breviario et al., 2007). Фрагменти з довжиною між 295 пн та 310 пн не були виявлені в усіх зразках, показуючи рівень мінливості цієї послідовності. Фрагмент довжиною 310 пн був чітко помітний в зразках 6 (острів Леоні, Léonie Island), 12

(Острів Плено, Pléneau Island) та частково в зразків 13, 17 (оаза Расмуссена, Oasis Rasmussen), 23 (оаза Поїнт Томас, Point Thomas oasis), and 36 (острів Роберта, Robert Island). Фрагмент довжиною 300 пн довжиною був знайдений у 3 з 5 зразків з Гамадж Поїнт та 1 з 4 зразків з острова Плено. Фрагмент довжиною 305 пн. був виявлений в зразку з острова Леоні та в 1 з 4 зразків з острова Плено (рис. 4.5).

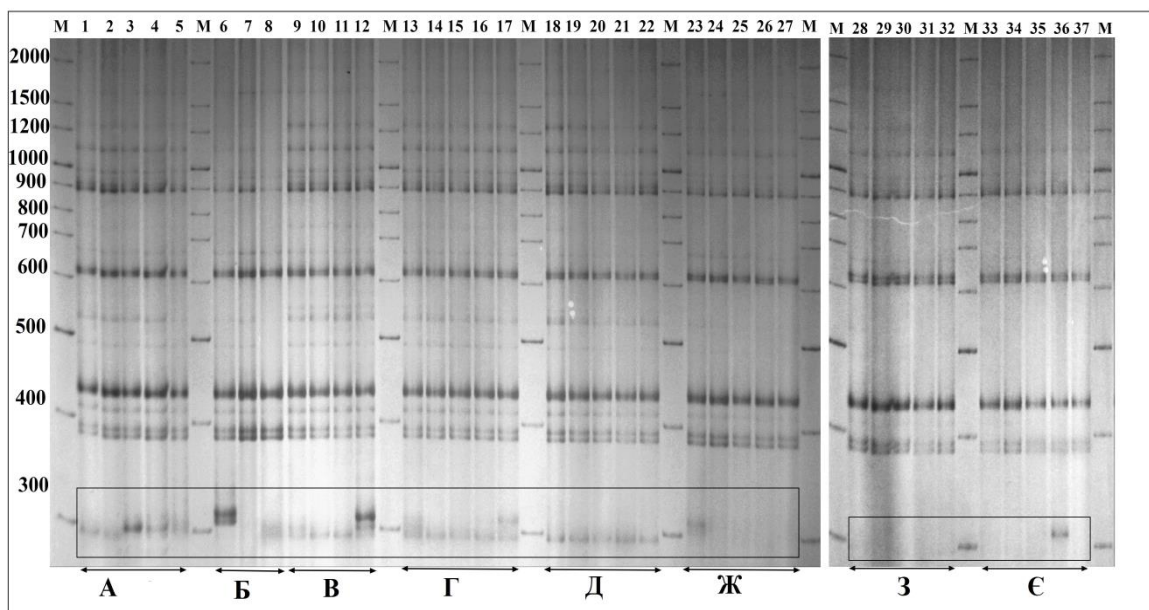


Рис. 4.5. Електрофоретичні спектри ампліфікованих фрагментів, які містять інтрони β -тубулінів *D. antarctica* з ізольованих популяцій. 1-37 (верхівка малюнку) – кількість зразків: А(1-5) – Гамадж Поїнт; Б (6-8) – Острів Леоні; В(9-12) – острів Плено; Г(13-17) – оаза Расмуссен; Д (18-22) – мис Перес; Ж(23-27) – оаза Поїнт Томас; З(28-32) – Півострів Філдес; Є(33-37) – острів Роберт; М – ДНК маркер (O'GeneRuler™ 100bp Plus DNA Ladder)

Також, ми відмітили, що ідентифіковані поліморфні варіанти ампліфікованих інтронів β -тубулінових генів of *D. antarctica* відрізняються від таких для щучника дернистого (*D. caespitosa*) – виду близького до *D. antarctica* (Braglia et al., 2010), де фрагменти довжиною 700 п.н. були поліморфними. Ця відміна може свідчити про трохи іншу структуру β -тубулінових генів *D. antarctica* у порівнянні з *D. caespitosa*.

Високу ефективність та потенціал для диференціації метода аналізу поліморфізму β -тубулінових генів було показано в численних дослідженнях, що включали як велику кількість різних видів рослин, так і індивідуальні популяції та генотипи одного і того ж виду. Це в повній мірі стосується і родини *Poaceae*, яка зокрема включає види роду *Deschampsia* (Breviario et al., 2007; Braglia et al., 2010; Gupta et al., 2011; Rabokon et al., 2017). Проте, наші результати не тільки показують, що метод аналізу поліморфізму β -тубулінових генів може бути застосований для вивчення ДНК фінгерпринтінгу (розпізнавання) різних форм антарктичного щучника. Він підтверджує наявність виявленої попередніми методами гетерогенності сучасних популяцій. Така гетерогенність є свідченням наявності генетичного підґрунтя для успішної адаптації та може бути проявом початкової стадії диференціації таксону.

4.2. Цитогенетична характеристика *D. antarctica* в умовах району архіпелагу Аргентинські острови

Цитогенетичний аналіз 11 генотипів рослин, вирощених з насіння, які походять з різних локалітетів району архіпелагу Аргентинські острови показав $2n = 26$ хромосом в каріотипі, розмір яких коливається від 3 до 10 мкм (рис. 4.6).

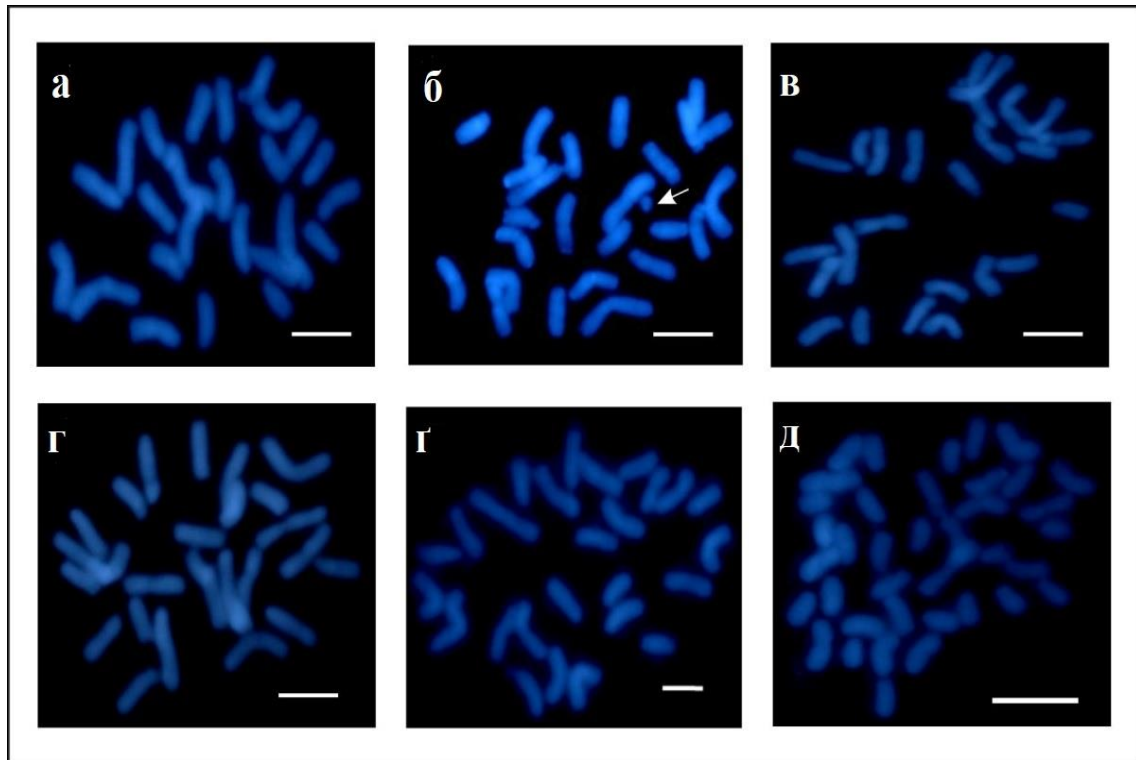


Рис. 4.6. Метафазні пластинки рослин *D. antarctica* наступних генотипів: а – DAR12 ($2n=26$); б – DAR12 ($2n=26+1B$), В-хромосому вказано стрілкою; в – G/D12-2а ($2n=26$); г – R35 ($2n=26$); г – S22 ($2n=26$); д – Y66 ($2n=36$). Фарбування DAPI. Масштаб 5 мкм

Ці результати відповідають більш раннім результатам, в яких так само диплоїдна кількість хромосом була показана для *D. antarctica* з району Мальвінських та Південних Шетландських островів (кол. аргентинська станція «Джубані» - наразі «Карліні») (Moore, 1967; Cardone et al., 2009). Результати цитологічного аналізу диплоїдних генотипів *D. antarctica* з району архіпелагу Аргентинські острови детально представлені в табл. 4.1.

За допомогою флуоресцентної гібридизації *in situ* для рослин з типовим каріотипом ($2n = 26$) з DAR12, S22, G/D12-2а і R35 (рис. 4.7.) у хромосомах було виявлено десять сайтів 5S рДНК і чотири сайти 45S рДНК.

Локуси 5S рДНК знаходились в проксимальних і суб-теломерних регіонах п'яти пар А-хромосом. Великі сайти 45S рДНК було виявлено ближче до теломер на одній парі хромосом і безпосередньо біля центромер на іншій парі хромосом.

Таблиця 4.1

**Цитогенетична характеристика диплоїдних рослин *D. antarctica*,
культивованих в стандартизованих умовах *in vitro***

Назва генотипу	Кількість досліджених рослин	Кількість корінців	Число хромосом (2n)	Кількість метафаз
G/D12-2a	3	18	26	61
G/D4-1	1	15	26	21
G/D12-1	1	9	26	24
L59	1	3	26	32
R35	3	16	26	37
S22	3	18	26	45
W1	1	7	26	17
Y62	1	7	26	67
	1	6	26	16

Серед досліджених рослин було виявлено міксоплоїдну рослину (генотип Y66) з гіпотриплоїдним набором хромосом ($2n = 36-39$) (табл. 4.2, рис. 4.6-4.7). Для цього генотипу було описане явище міксоплоїдії (Navrotska, 2014) і Робертсонівське злиття між гомологічними 12 хромосомами (Amosova et al., 2015). Крім охарактеризованого гіпотриплоїдного генотипу, в цій самій популяції були виявлені рослини диплоїдного (Y62) та міксоплоїдного (Y67) генотипів (табл. 4.2).

За допомогою FISH аналізу у рослин генотипу Y66 було виявлено більше число рДНК сайтів: дванадцять 5S рДНК та шість 25S рДНК (рис. 4.7). Очевидно, що збільшення числа – сигналів зумовлено збільшенням числа хромосом і може бути пов'язано також з хромосомними перебудовами у цього генотипу (Amosova et al., 2015).

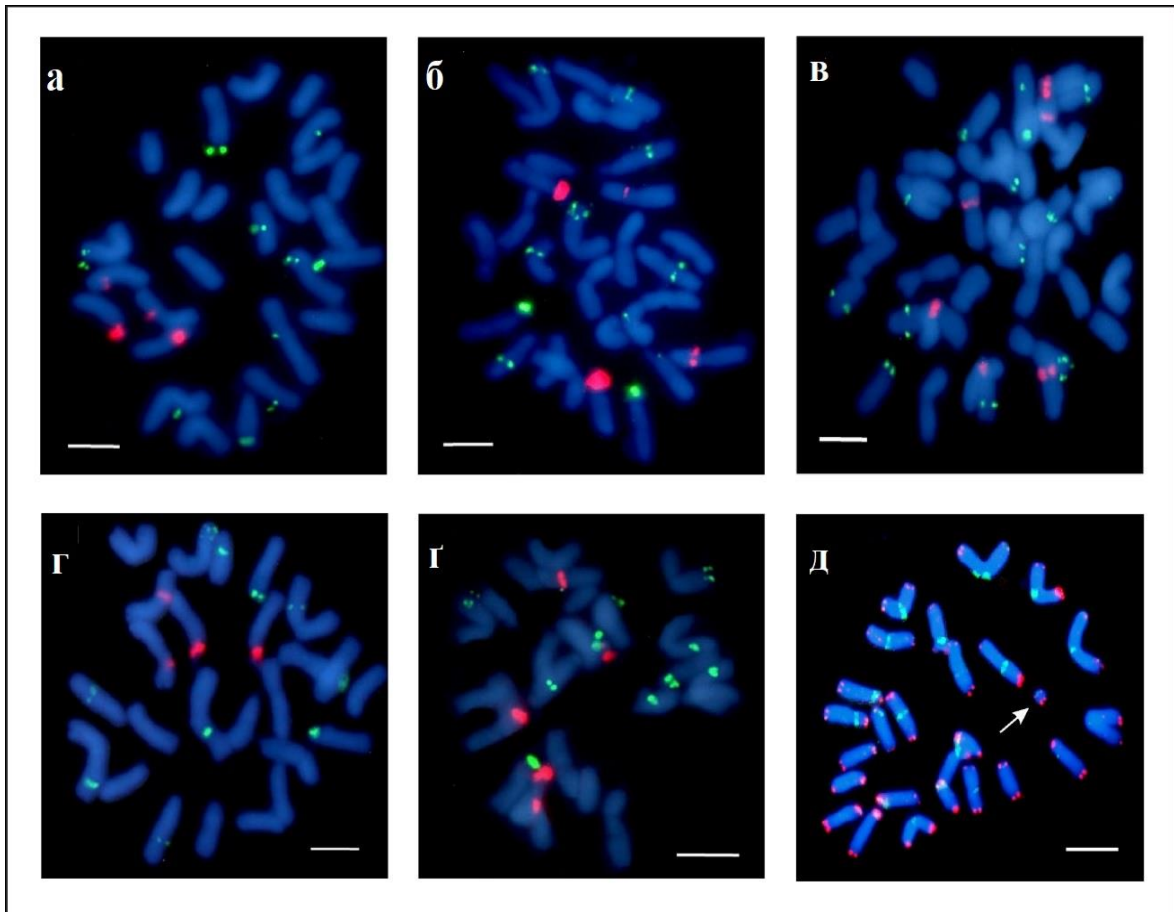


Рис. 4.7. Метафазні хромосоми *D. antarctica* із виявленими сайтами 5S (зелений) та 25S (червоний) локусів генів рРНК (а-е). Зразки з генотипів: а – S22, б – DAR12, в – Y66, г – G/D12-2а, г – R35 культивованих в стандартизованих умовах *in vitro*. Розташування теломерних (червоний) і центромерних (зелений) повторів на метафазі з додатковою В-хромосомою $2n=26+1B$ (д), зразок від генотипу DAR12. В-хромосому вказано стрілкою. Хромосоми зафарбовані DAPI (синій). Масштаб 5 мкм

Для рослин, вирощених з насіння з острова Дарбо, разом з клітинами з типовим для виду набором хромосом ($2n = 26$) були виявлені клітини з додатковою В-хромосомою ($2n = 26+1B$), див. табл. 4.3, рис. 4.6-4.7. Крім того, використовуючи метод *in situ* гібридизації з теломерними (HT100.3) і центромерними (CCS1) повторюваними послідовностями, було підтверджено наявність додаткової міні-хромосоми в каріотипі рослин *D. antarctica* DAR12 (рис. 4.7).

Таблиця 4.2

**Цитогенетична характеристика міксоплоїдних рослин *D. antarctica*,
культивованих в стандартизованих умовах *in vitro***

Назва генотипу	Кількість досліджених рослин	Кількість корінців	Число хромосом - 2n, (кількість метафаз)	Генотип
Y66	1	1	27 (1), 36 (1), 38 (9), 48 (1), 54 (1)	гіпотриплоїд, міксоплоїд
		1	33 (1), 35 (1), 36 (1), 38 (10), 45 (1), 52 (2)	
		1	33 (1), 38 (13)	
		1	34 (1), 36 (1), 38 (12)	
		1	37 (1), 38 (11)	
		1	36 (1), 38 (12)	
	1	4	36 (5)	
		2	33 (2), 36 (4), 38 (3)	
		1	33 (1), 36 (1)	
		1	33 (4), 36 (5), 38 (3), 39 (2)	
		3	38 (4)	
	1	1	36 (1)	
		1	36 (1), 37 (2)	
		1	36 (2), 38 (2)	
		1	38 (1)	
		2	39 (2)	
	1	1	13 (2), 26 (1), 33 (1), 39 (3), 46 (1)	
		1	26 (2), 33 (2)	

		1	21 (1), 26 (1), 33 (1), 36 (1)	
		1	16 (1), 36 (3), 39 (2), 42 (1)	
		1	18 (2), 23 (3), 28 (3), 36 (25)	
Y67	1	6	26 (29)	міксоплоїд
		1	13 (1), 26 (14), 38 (1)	

Таблиця 4.3

Цитогенетична характеристика диплоїдних рослин *D. antarctica* генотипу DAR12 з В-хромосомою, культивованого в стандартизованих умовах *in vitro*

Назва генотипу	Кількість досліджених рослин	Кількість корінців	Число хромосом - 2n, (кількість метафаз)	Генотип
DAR12	1	1	23 (2), 26 (4), 27 (2)	міксоплоїд
		1	26 (4), 27 (1)	
		1	23 (2), 26 (3)	
		3	26 (3)	
		3	26+1В (7)	
		3	26 (6), 26+1В (12)	
	1	1	26 (2), 26+1В (1)	
		4	26 (11)	
	1	1	26 (1)	
		1	21 (5), 26 (10), 28 (1)	
		1	26 (1), 26+1В (1)	

		1	13 (3), 23 (2), 26 (6)	
		1	16 (1), 26 (2), 26+1B (1)	
		1	18 (1), 26 (2)	
		1	26 (1)	

4.3. Особливості ембріології *D. antarctica* в умовах Морської Антарктики

Першою частиною ембріологічного дослідження було вивчення та порівняння мікрогаметогенезу та макрогаметогенезу *D. antarctica* з двох регіонів Морської Антарктики: о. Кінг-Джордж та району архіпелагу Аргентинські острови.

В обох досліджених регіонах процеси мікроспорогенезу протікали без порушень. Не виявлено характерного для злаків варіювання розмірів пилкових зерен. У пиляках пилкові зерна практично не відрізнялися одне від одного по розміру, коефіцієнт варіації діаметру мікрогаметофітів не перевищував 8%. В той же час більша частина рослин досліджених популяцій (більше 80%) характеризувалась різним ступенем плазмолізу (табл. 4.4). В одиничних пилкових зернах було виявлено повну дегенерацію їх вмісту. Така ситуація, імовірно, пов'язана з негативним впливом кліматичних умов. Проте, незважаючи на своє більш сприятливе (більш північне) положення, рослини з оази Поїнт Томас, Південні Шетландські острови, характеризувалися більш високим ступенем дефектності пилку.

Таблиця 4.4

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 острови, о. Галіндез	80,9	24,7±2,0	8,1
Район архіпелагу Аргентинські острови, мис Перес	86,4	25,5±2,2	7,4
Оаза Поїнт Томас, о. Кінг- Джордж, Південні Шетландські острови	95,6**	26,1±1,9	7,2

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

Зауважимо наперед, що дослідження макрогаметогенезу у рослин з обох регіонів дозволило виключити наявність апоміксісу, як можливу причину дегенерації пилку.

Проведене також порівняння мікро- та макрогаметгенезу у *D. antarctica* та арктичного виду – *D. beringensis*.

Встановлено, що пилкові зерна в обох видів характеризуються структурою, типовою для злаків та майже ідентичними розмірами (25.5 ± 2.2 та 26.2 ± 1.9 мкм, відповідно). Проте досліджені популяції значно відрізнялися між собою розміром, якістю та кількістю пилку. Один пиляк *D. beringensis* містив в середньому 1578 ± 88.6 пилкових зерен. Варіація їх кількості складала від 25 до 45%. Пиляки *D. antarctica* були майже в чотири рази коротші таких в *D. beringensis* та містили тільки 140 ± 15.3 пилкових зерен. Пилок в більшості своїй був стерильним (75–95%) (рис. 4.8б-г).

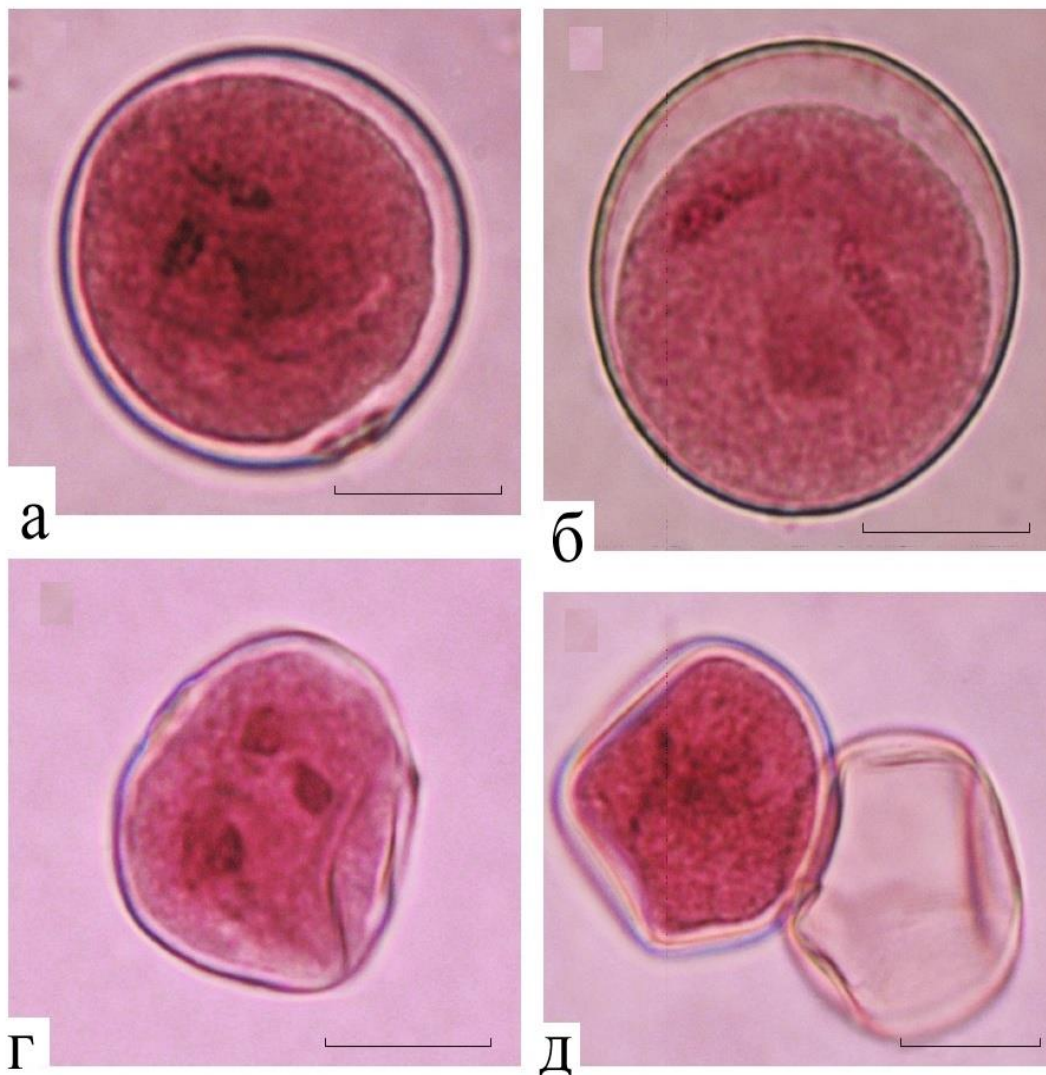


Рис. 4.8. Пилкові зерна *D. antarctica*: (а) зрілі пилкові зерна з нормальною структурою; (б) пилкові зерна з ознаками плазмолізу; (в) дегенеровані пилкові зерна (вегетативна цитоплазма сконцентрована, поверхня пилкового зерна зморщена); (г-д) дегенеровані та порожні пилкові зерна. Масштаб 10 мкм

Важливим показником є кількість енергії, що йде на запилення. Ці витрати визначаються відношенням кількості пилоквих зерен до насінневих зачатків у квітці (пилково-насіннєво-зачаткове співвідношення – P/O).

Енергія витрат зростає у ряді: клейстогамні рослини (P/O 4.7–27.7) - облігатні автогами (P/O 27.8–168.5) - факультативно автогамні рослини (P/O 796.6–5859.2) - облігатні аллологамні рослини ($P/O > 5859.2$) (Cruden, 1977). P/O відношення *D. beringensis* було 4734 ± 265.8 , що дозволяє нам визначити її як факультативно аллогамний вид. P/O відношення *D. antarctica* лежить всередині діапазону, типового для факультативно автогамних рослин ($P/O = 420 \pm 45.9$).

Розвиток мегагаметофітів досліджених рослин *D. antarctica* та *D. beringensis* відбувається у відповідності до типу Polygonum. Семиклітинні та восьмиядерні зрілі зародкові мішки містили велику яйцеклітину, з двома синегрідами, а центральна клітина мала два полярних ядра, які не зливаються перед заплідненням, та антиподіальний комплекс, який складається з 3–5 великих одноклітинних та багатоклітинних клітин (рис. 4.9а,б).

Обидва види характеризуються майже ідентичним розміром насінневих зачатків, проте відрізняються довжиною зародкового мішка по мікропілярно-халазальній осі.

Насіннєві зачатки *D. antarctica* більші таких у *D. beringensis* і різниця між ними зростає в процесі дозрівання мегагаметофіту (рис. 4.9б-в). Під час дозрівання розмір зародкового мішка у *D. antarctica* зростає більше ніж на 80% по відношенню до вихідного значення внаслідок змін центральної клітини. Він росте у мікропілярно-халазальному напрямку, а більша частина його об'єму займає велика вакуоля. Антиподи зберігають контакт з провідним пучком насіннєвого зачатка та інколи з'являються у центральній частині ембріонального мішка (рис. 4.9 в-г).

У *D. antarctica* 6.1% зрілих насінневих зачатків позбавлені зародкових мішків, та приблизно 50% зрілих макрогаметофітів демонструє нетипову

локалізацію полярних ядер. Вони локалізовані скоріше перед антиподами, ніж біля яйцеклітини (рис. 4.9 г).

Переміщення полярних ядер в халазальний район насінневого зачатку спостерігається у культурних злаків у зв'язку із значними затримками у запиленні (Yudakova et al., 2016).

Беручи до уваги екстремально-низьку якість пилку *D. antarctica*, затримка запилення та навіть його повна відсутність трапляються нерідко.

У щучника антарктичного *D. antarctica*, 6.1% зрілих насінневих зачатків позбавлені зародкових мішків, та приблизно 50% зрілих макрогаметофітів демонструє нетипову локалізацію полярних ядер. Полярні ядра локалізовані скоріше перед антиподами, ніж біля яйцеклітини (рис. 4.9г). Необхідно зауважити, що переміщення полярних ядер в халазальний район насінневого зачатку спостерігається також у культурних злаків у зв'язку із значними затримками у запиленні (Yudakova et al., 2016).

Приблизно половина насінневих зачатків *D. antarctica*, зафіксованих на пізній стадії розвитку, містить дегенеровані насінневі зачатки (рис. 4.9д). Інші насінневі зачатки цього виду з досліджуваних регіонів демонструють ембріо- та ендосперміогенез, типовий для статевих форм (рис. 4.9е).

Рослини *D. beringensis* не містять зародкових мішків з ознаками затримки запліднення. Постсингамні процеси протікають в цієї рослини без жодних порушень.

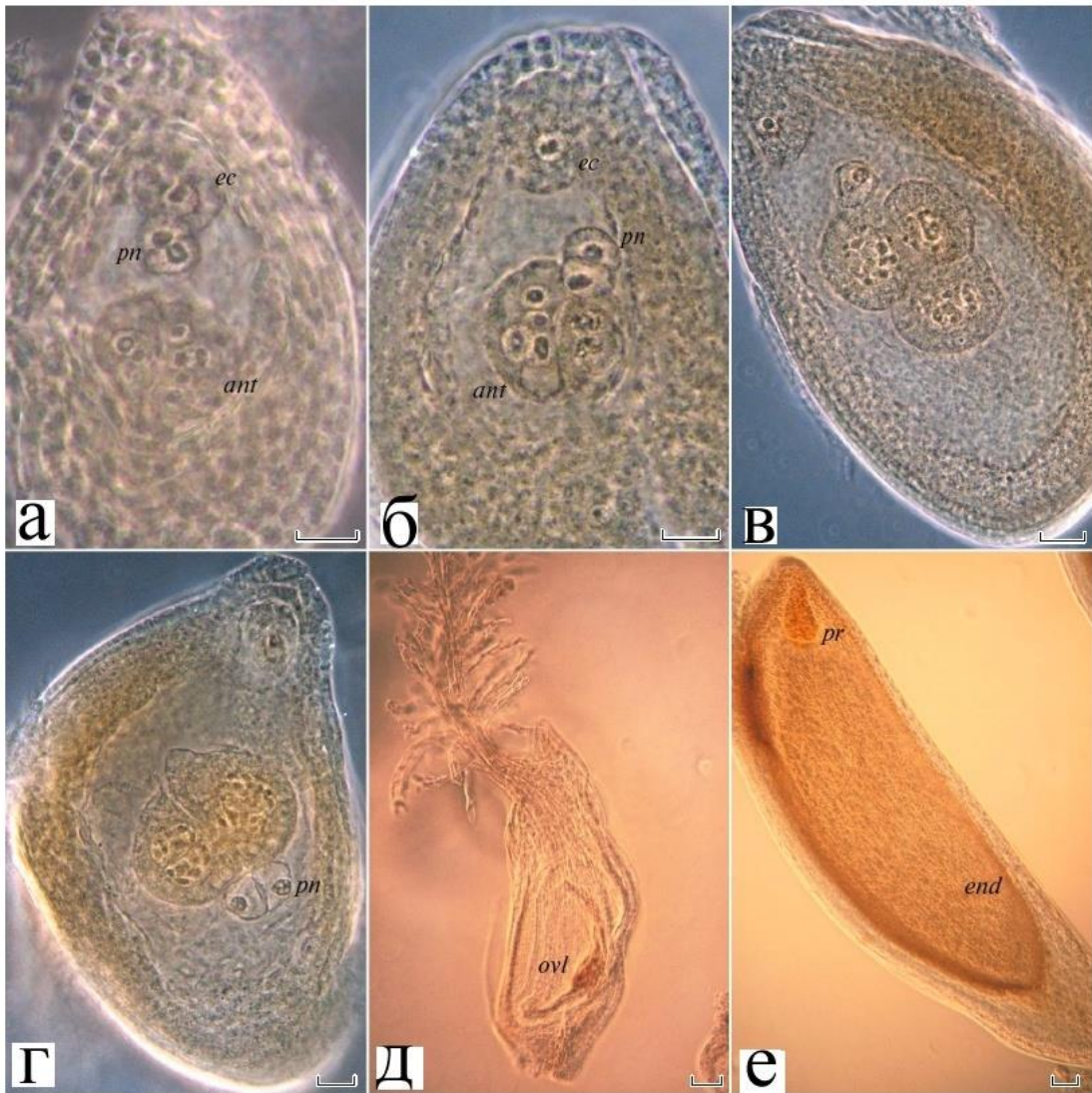


Рис. 4.9. Насінневі зачатки: (а) зрілий зародковий мішок *D. beringensis* (*ec*– яйцеклітина; *pn*–полярні ядра; *ant*–антиподи); (б) зародковий мішок *D. antarctica* в процесі дозрівання; (в) зрілий зародковий мішок *D. antarctica*; (г) зрілий зародковий мішок *D. antarctica* з атиповим розташуванням полярних ядер; насінневі зачатки ізольовані одного і того самого квітконосу *D. antarctica*; дегереновані насінневі зачатки з рештками зародкового мішка (*ovl*) (д); проембріо (*pr*) та клітинний ендосперм (*end*) (е). Масштаб 10 мкм

РОЗДІЛ 5.

ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА УМОВ ІСНУВАННЯ *DESCHAMPSIA ANTARCTICA* ТА ПОВ'ЯЗАНИХ З НЕЮ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ

У п'ятому розділі зібрано характеристику умов існування *D. antarctica* та пов'язаних з нею угруповань наземної рослинності в умовах, віддалених на 400 км на південь від районів о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови та о. Галіндез, Аргентинські острови. Представлено характеристику умов Вивчення комплексної адаптивності *D. antarctica* зростання, схему зонування рослинності в різних екологічних градієнтах та характеристику популяцій оазису Поїнт Томас, о. Кінг-Джордж. Також наведено екологічну характеристику дослідного полігону острова Галіндез, зокрема картування рельєфу, поверхневих вод, різних типів рослинності та популяцій *D. antarctica*.

5.1. Характеристика умов існування судинних рослин в оазисі Поїнт Томас, острів Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови

У цьому розділі охарактеризуємо умови існування судинних рослин в оазисі Поїнт Томас, острова Кінг-Джордж, розташованій на 400 км на північ від району архіпелагу Аргентинські острови, з відповідно більш сприятливими умовами існування.

5.1.1. Залежність *D. antarctica* та пов'язаних з ним рослинних угруповань від базових екологічних умов

У відповідності до екологічного градієнту, який формується в напрямку від краю льодовика до узбережжя океану, дослідні ділянки можна розділити на три групи. Ми припустили, що їх локалізація може відповідати послідовним стадіям колонізації рослинністю оази в минулому. Ці групи були названі колонізаційними зонами (рис. 5.1). Ми спробували виділити специфічні ознаки, які можуть характеризувати кожну зону, а також оптимальність умов для зростання судинних рослин у ній. Перша зона (I) включає ділянки 1, 2, 3, 4, 5 (прибережні локалітети), друга (II) – ділянки 6, 7, 8, які однаково віддалені, як від краю океану, так і краю льодовика. Тільки ділянка 9 належала до третьої зони (III) біля льодовика Екоłodжі, де умови зростання досить гомогенні.

Зауважимо, що судинні рослини, як і мохоподібні, були виявлені в усіх трьох колонізаційних зонах. Ці групи організмів разом з лишайниками в усіх досліджених локалітетах репрезентували першу стадію колонізації. При цьому, *C. quitensis* був більш рідкісним у порівнянні з *D. antarctica* в усіх зонах, вірогідно, через його нижчий репродуктивний успіх та відсутність здатності до вегетативного розмноження.

Зона I характеризувалася значною вологістю та навіть заболочуванням. Розташовані тут дослідні ділянки розташовувались 1-10 м н.р.м., схили мали різну експозицію, що однак не мало значного впливу. Попередніми дослідниками було показано, що поширення антарктичної тундри не залежить від крутизни та експозиції схилу (Lindsay, 1971; Barcikowski et al., 2003a,b).

Загальне проективне покриття варіювало від 12 до 98% і головним чином залежало від рельєфу); зелена водорість *Prasiola crispa* (Lightf.) Menegh також була присутня. Ця зона мала бути першою, яка звільнилася з-під льодовика та існувала протягом достатньо довгого часу. Вважається, що льодовик дуже мало впливав на цю зону, тому що він відмежований від неї досить високими грядками.

Можливо також, що в умовах м'якого океанічного впливу ця територія могла залишатися вільною від льодовика протягом періоду максимального плейстоценового зледеніння. Імовірно, подальша поступова експансія та формування рослинності на прилеглих територіях в процесі подальшого відступу льодовика відбувалася саме з цієї зони.

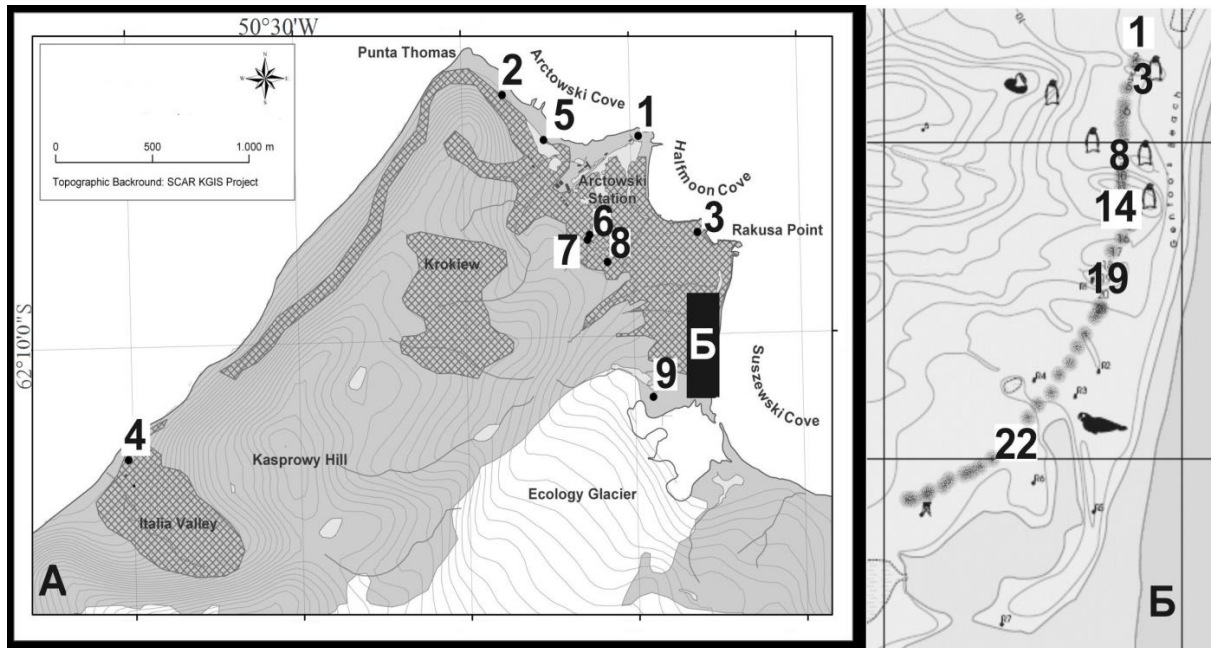


Рис. 5. 1. Схема загального поширення формації Антарктичної трав'янистої тундри (штрихом) та розташування дослідних площадок з вивчення колонізаційних зон рослинності в екологічному градієнті – край океану-край льодовика оази Поїнт Томас (А), а також трансекти з вивчення впливу колонії субантарктичного пінгвіна на композицію антарктичної трав'янистої тундри в районі польської антарктичної станції «Генрік Арцтовський», о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови (Б). Цифрами позначено відповідні дослідні площадки. Оригінальні дані поєднано з даними Carvalho et al. (2005)

Зона II характеризувалася середнім зволоженням, оскільки талі води дренувалися струмками, які направлялися в океан. Кількість сонячного світла тут, імовірно, вища; ділянки були закладені на висоті 20-50 м н.р.м., експозиція була від північної до північно-східної. Загальне проективне покриття було 100% на

усіх ділянках. Майже половину такого покриття формували мохи; *D. antarctica* суттєво домінувала над перлинницею *C. quitensis* (5:1, відповідно).

Зона III розташована за межами прибережної території на краю льодовика і являє собою кам'янисту постгляціальну морену, 5-10 м н.р.м. Загальне проективне покриття біля 56 % (50 % у мохоподібних, 3 % в *D. antarctica* та 3 % в *C. quitensis*).

Таким чином, перший параметр, який характеризує колонізаційну зону - це загальне проективне покриття обох видів судинних рослин. Отже, індивідуальне покриття *D. antarctica* чи *C. quitensis* не характеризує індивідуальність тієї чи іншої зони (табл. 5.1).

Таблиця 5.1

Загальне та індивідуальне проективне покриття *D. antarctica* та *C. quitensis* на дослідних площадках

Колонізаційна зона	Номер сайту	Загальне проективне покриття, %	Покриття <i>D. antarctica</i> , %	Покриття <i>C. quitensis</i> , %
I	1	63	30	3
	2	58	5	3
	3	80	25	25
	4	100	65	30
	5	98	95	-
II	6	100	50	10
	7	100	90	10
	8	100	25	5
III	9	56	3	3

Ще одним параметром є видове різноманіття та видова композиція вищих рослин. Зокрема, найбільше різноманіття мохоподібних спостерігали в Зоні II, порівняно з двома іншими (табл. 5.2). Печіночники виявлено лише в зоні II також,

імовірно внаслідок того, що мікрокліматичні умови тут задовільні для цих рослин.

Таблиця 5.2

Композиція видового складу мохів та лишайників на дослідних ділянках відповідно до колонізаційних зон

Види	Колонізаційна зона		
	I	II	III
<i>Sanionia georgicouncinata</i> (Müll.Hal.) Ochyra	+	+	
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.		+	
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.		+	
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	+	+	
<i>Pohlia drummondii</i> (Müll.Hal.) A.L.Tarews			+
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.			+
<i>Syntrichia princeps</i> (De Not.) Mitt.	+		+
<i>Cephaloziella varians</i> (Gottsche) Steph.		+	
<i>Barbilophozia hatcheri</i> (A.Evans) Loeske		+	

Можна припустити, що зона II також є сприятливою для розвитку асоціації *Deschampsia antarctica* – *Polytrichum piliferum* формації антарктичної трав'янистої тундри завдяки оптимальній комбінації вологості (немає заболочування) та освітленості (зона розташована на схилах та верхівках підвищень).

Для перевірки цього припущення ми проаналізували популяційні параметри *D. antarctica* та *C. quitensis* на всіх дослідних площадках. Аналіз вікової структури свідчить, що дорослі генеративні (G_2) та старі генеративні особини (G_3) домінували в популяціях *D. antarctica* в зоні I. У зонах II та III зустрічали значно більше прегенеративних (J, Im та V стадій) рослин; тут домінувала інвазивна стратегія (табл. 5.3).

Таблиця 5.3

Віковий спектр та щільність *D. antarctica* на досліджуваних площадках

№ площад ки	Дата досліджен ня	Догене ративн і стадії, %	G ₀₄₋₀₅ , G ₀₅₋₀₆ , %	G ₀₅₋₀₆ , %	SS	засохлі	Щільність, екз/м ²
1	23.01.06	-	-	13	-	87	11
2	10.01.06	16	17	16	57	-	56
3	10.01.06	-	-	-	-	-	-
4	04.01.06	30	70	-	-	-	-
5	24.01.06	-	-	-	-	-	-
7	21.01.06	5	66	16	3	10	351
9	10.01.06	25	48	21	6	-	14

*На площадках 013 та 018 через неперервність куртини *D. antarctica* визначити віковий спектр не вдалося.

Це відбиває можливість просування *D. antarctica* в обох зонах шляхом захоплення нових територій генеративним розмноженням. Проте такої ситуації не виявлено у *C. quitensis*.

Репродуктивні зусилля та біометричні показники рослин з різних зон відрізнялися, як *D. antarctica*, так і *C. quitensis*. У *D. antarctica*, застосування критеріїв Крушкала-Валіса та Манн-Вітні показало високу чи дуже високу статистичну значимість відмінностей між зонами за виміряними біометричними параметрами досліджених рослин. Тільки середнє значення довжини суцвіття в зонах II та III та середнє значення довжини найдовшого листка рослин щучника. Зони I та зони III значущо не відрізняються один від одного. Таким чином, значущу різницю спостерігали стосовно показників потужності генеративних екземплярів *D. antarctica* між трьома дослідженими зонами (табл. 5.5-5.6).

Таблиця 5.4

Результати порівняльного біометричного аналізу генеративних особин *D. antarctica* з різних колонізаційних зон оазиса Поїнт Томаса. Середнє \pm стандартне відхилення, розмір вибірки (n)

Індикатор	Зона I	Зона II	Зона III
Довжина суцвіття, см	3.3 (\pm 1.05) <i>n</i> = 91	2.78 (\pm 0.63) <i>n</i> = 60	2.72 (\pm 0.65) <i>n</i> = 20
Довжина найдовшого листка, см	2.08(\pm 0.9) <i>n</i> =119	1.15 (\pm 0.33) <i>n</i> =60	2.03 (\pm 0.42) <i>n</i> =20
Кількість квіток	11.0 (\pm 3.83) <i>n</i> = 91	9.43 (\pm 2.17) <i>n</i> = 60	13.3 (\pm 1.34) <i>n</i> = 20

Таблиця 5.5

Результати застосування критерію Крушкала-Валіса щодо біометричних параметрів генеративних особин *D. antarctica* з різних колонізаційних зон оазиса Поїнт Томаса

Індикатор	Результати
Довжина суцвіття	$\chi^2(2, N = 171) = 12.99, p = 0.002$
Довжина найдовшого листка	$\chi^2(2, N = 199) = 74.21, p < 0.001$
Кількість квіток у суцвітті	$\chi^2(2, N = 171) = 30.13, p < 0.001$

Примітка: Критерій Крушкала-Валіса свідчить, що нульова гіпотеза про однаковість значень в усіх трьох випадках може бути відкинута.

У випадку *C. quitensis* було знайдено високу значиму чи значиму різницю між зонами III, I та II за діаметром куртин. На відміну від цього параметру, кількість розеток в куртині демонструвала значиму різницю лише між зонами I та

II. По відношенню до обох параметрів, була наявна значима різниця в морфометрії *C. quitensis* між трьома колонізаційними зонами (табл. 5.8-5.9).

Таблиця 5.6

Результати застосування критерію Манн-Вітні щодо біометричних параметрів генеративних особин *D. antarctica* з різних колонізаційних зон оази Поїнт Томаса

Індикатор	Зона I vs Зона II	Зона I vs Зона III	Зона II vs Зона III
Довжина суцвіття	$U=1920.5, p = 0.002^{**}$	$U=573.5, p = 0.01^*$	$U=532, p = 0.449$
Довжина найдовшого листка	$U=935.5, p < 0.001^{***}$	$U=1033.5, p = 0.347$	$U=51.5, p < 0.001^{***}$
Кількість квіток у суцвітті	$U=2119, p = 0.019^*$	$U=400, p < 0.001^{***}$	$U=93.5, p < 0.001^{***}$

Примітка: * Значущість при $p < 0.05$; ** Значущість при $p < 0.01$; *** Значущість при $p < 0.001$.

Таблиця 5.7.

Результати порівняльного біометричного аналізу генеративних особин *C. quitensis* з різних колонізаційних зон оази Поїнт Томаса. Середнє \pm стандартне відхилення, n - розмір вибірки

Індикатор	Зона I	Зона II	Зона III
Діаметр куртини, см	1.77 (± 1.49) $n = 91$	1,93 (± 1.38) $n = 60$	2.81 (± 1.03) $n = 20$
Кількість розеток	8.83(± 7.51) $n = 60$	19.5 (± 20.22) $n = 38$	22.73 (± 23.59) $n = 15$

Таблиця 5.8.

Результати застосування критерію Крушкала-Валіса щодо біометричних параметрів генеративних особин *C. quitensis* з різних колонізаційних зон оази Поїнт Томаса

Індикатор	Результат
Діаметр куртини, см	$\chi^2 = 8.86, df=2, p = 0.012$
Кількість розеток	$\chi^2 = 8.42, df=2, p = 0.016$

Примітка: нульова гіпотеза про однаковість значень в обох випадках, може бути відкинута.

Таблиця 5.9.

Результати застосування критерію Манн-Вітні щодо біометричних параметрів генеративних особин *D. antarctica* з різних колонізаційних зон оази Поїнт Томаса

Індикатор	Зона I vs Зона II	Зона I vs Зона III	Зона II vs Зона III
Діаметр куртини, см	$U = 1555.5, p = 0.32$	$U = 87, p = 0.002^{**}$	$U = 106, p = 0.01^*$
Кількість розеток	$U = 724, p = 0.001^{**}$	$U = 392, p = 0.44$	$U = 256.5, p = 0.58$

Примітка: * Значущість при $p < 0.05$; ** Значущість $p < 0.01$; *** Значущість $p < 0.001$

Аналіз ґрунтових зразків з досліджених площадок не показав залежності рослинності від композиції тутешнього субстрату. Проте знайдено вплив самої рослинності, зокрема проективного покриття на ґрунтові характеристики, зокрема рН. Таким чином, у зоні II де проективне покриття найбільше, рН найкисліше (табл. 5.10). Це пов'язано з накопиченням більшої кількості напіврозкладених рослинних решток; рН в прильодовиковій зоні III близьке до нейтрального. Закислювання тут значно нижче, бо колонізація рослинністю тільки починається.

Вміст біогенів та рН у ґрунтових зразках з дослідних площадок у відповідності до колонізаційних зон оази

Поїнт Томас

Колонізаційна зона	Номер сайту	N, лужно-гідролізований ваний мг/100 Г	Загальні форми, %		Рухомі форми, мг/100 г			Обмінний Ca ²⁺ + Mg ²⁺ мг/100 Г ґрунту	рН	Гумус, %	
			N	P ₂ O ₅	P ₂ O ₅	K ₂ O	Na ₂ O				до Кирсанова
I	1	15,8	0,13	0,72	43,8	32,5	172,5	10,4	5,7	2,84	
	2	4,9	0,06	0,10	36,6	15,9	23,3	14,5	5,8	0,32	
	4*	32,8	0,18	0,30	60,0	45,0	478,8	12,1	4,6	2,26	
II	6	10,8	0,15	0,57	74,0	68,8	50,0	26,8	3,4	4,93	
	7	5,2	0,06	0,72	78,0	27,8	66,0	41,48	3,3	1,82	
III	9	3,9	0,03	0,26	18,8	16,5	146,0	32,6	6,6	0,38	

Не виявлено реакції популяцій судинних рослин на вміст іонів важких металів у ґрунті (табл. 5.11.)

Таблиця 5.11

Вміст (мг/кг сухої речовини) іонів важких металів та мікроелементів у зразках ґрунту з дослідних площадок відповідно до схеми колонізаційних зон оази Поїнт Томас

Колонізацій на зона	Площадк а №	Вміст, мг/кг						
		Cu	Zn	Fe	Mn	Pb	Cd	Ni
I	1	37,2	60,6	242,2	5,6	27,2	1,1	4,3
	2	27,2	5,5	30,0	2,2	5,6	0,5	3,5
	4 (8)	21,0	9,7	14,4	1,2	5,4	0,6	2,8
II	6	46,3	19,3	249,7	15,5	7,7	0,6	10,7
	7	47,1	15,9	346,3	10,4	7,1	0,3	7,6
III	9 (10)	58	10,7	212,2	53,7	3,7	0,5	5,3

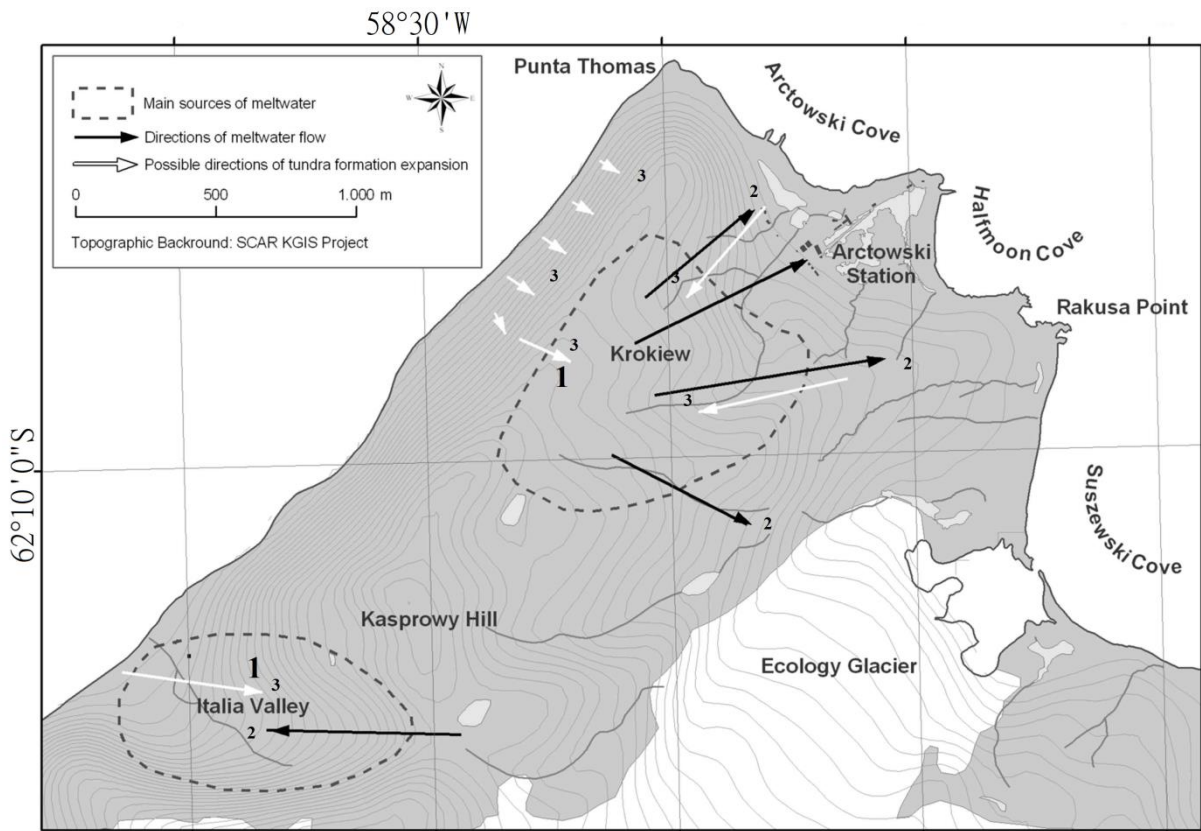


Рис. 5.2. Схема поверхневих вод в оазі Поїнт Томас біля польської антарктичної станції «Генрік Арцтовський»: 1 – території, де тане велика кількість накопченого снігу, 2 – напрямки стікання талих вод, 3 – потенційні напрямки експансії формації антарктичної трав'янистої тундри на території, які звільняються з-під льоду (ці напрямки також вказують напрямок формування головного екологічного градієнту – від берега океану до краю льодовика)

Окрім того, ми детально вивчили композицію дослідженого угруповання під впливом колоній субантарктичного пінгвіна в межах закладеної для цього трансекти (табл. 5.12). Аналіз дозволяє поділити її на дві основні частини. Частина, на якій гніздові угруповання субантарктичного пінгвіна трансформують вихідну композицію базової формації та частину трансекти, на якій такий вплив практично не відсутній.

Загальне та індивідуальне покриття різних груп рослин (окрім лишайників, у %) на дослідних площадках
трансекти від колоній пінгвінів до краю льодовика

	Загальне проєктив не покриття	Покриття <i>D. antarcti</i> <i>sa</i>	Покриття <i>S.</i> <i>quitensis</i>	Покриття <i>Prasiola</i> <i>crispa</i>	Покриття <i>Phormidium</i>	Покриття мохоподібн их	Покриття лишайників
1*	89,7	77,9	0,35	10,3	0	1,0	0,1
2	49,6	0,58	-	48,7	0	0	0,4
3**	00	0	0	0	0	0	0
4	48,9	0,18	-	48,7	0	0	0
5*	96,7	89	1,53	5,2	0,75	0,2	0
6*	97,6	44,6	0,29	17,5	4,5	46,8	0,5
7	100	52,0	-	33,1	20,9	0,2	0,8
8	70,8	0,61	-	61,2	8,5	0	0,5
9*	95,3	88,2	0,2	3,24	2,6	0,5	0,6
10	47,9	0,06	-	46,0	1,35	0	0,5
11**	0	0	0	0	0	0	0

Продовж. табл. 5.12

12	49,4	0,14	-	46,0	1,85	0	1,4
13*	99,8	74,5	2,1	17,7	4,5	0,5	0,5
14	83,2	2,64	-	74,2	6,3	0,1	0
15	45,9	0,26	0,22	0,38	0	13,6	31,4
16	64,8	9,47	2,67	0	0	32,7	20,0
17	76,1	19,6	12,6	1,17	0	39,0	3,7
18	14,9	8,02	6,48	0,01	0	0	0,4
19	34,6	3,72	4,69	0	0	15,7	10,5
20	57,8	0,83	1,53	0	0	13,5	42,0
21	12,3	2,86	7,22	0	0	2,2	0,01
22	2,4	0,46	0,43	0,06	0	1,4	0

Примітки: * – ділянки, які є базовою формацією трансформованою у вигляді “празілолових поясів”; ** – ділянки, які розташовані безпосередньо на території колонії пінгвінів.

До першої частини належить смуга дослідних площадок 1–14. Як показує аналіз цієї ділянки трансекти, рослинність тут являє собою добре розвинену формацію трав'янистої антарктичної тундри, на тлі якої знаходяться значні джерела надходження органіки. Такі джерела обумовлюють формування по своїй периферії поясів з домінуванням водорості *P. crista* - індикатору надходження органіки від тварин (Smykla et al. 2007). Ця водорість на досліджених площадках присутня лише в двох випадках з незначним покриттям. Це свідчить про мозаїчне надходження невеликої кількості органіки від морських птахів.

Ці пояси в попередніх роботах по зонуванню угруповання під впливом колоній інтерпретувалися як зона I (Smykla et al. 2006; 2007). Особливістю таких поясів є їхня невелика ширина (до 1 м), а також наявність у їхньому складі незначного проективного покриття *D. antarctica* (0,14-2,64%), що дозволяє вважати їх однією з крайніх форм базової формації, які напевне заслуговують рангу соціації (sociation). Зважаючи на високу пластичність виду-едифікатора, ця формація може існувати у цілій низці проміжних та крайніх форм, у відповідності до конкретних умов зростання. Вказана лабільність *D. antarctica* зумовлена, зокрема, широким спектром коливання нітратредуктазної активності (Krywult & Smykla, 2003). Зовнішній вигляд базової формації за межами “празиолових поясів” також має свою специфіку. Тут відмічається висока участь *D. antarctica* та порівняно низька участь *C. quitensis*, що формально відповідає типовій асоціації *D. antarctica*-*C. quitensis* (Lindsay, 1971; Longton, 1979; Smith & Corner, 1973).

Порівняння характеристик рослинності з цих ділянок (раніше згрупованих в зону III), за вивчення впливу пінгвінів (Smykla et al., 2006, 2007) з такими, отриманими у прибережній та середній зонах фрагментів оази Поїнт Томас, які не зазнають впливу надходження значних мас органіки, дозволяє припускати в разі опису першої частини трансекти, наявність аналогічної цим двом зонам композиції базової формації, яка модифікована за рахунок формування асоціацій *P. crista* та асоціацій з підвищеною участю *D. antarctica*. Втім, відсутність інформації про стан популяцій рослин-едифікаторів у цьому районі не дозволяє

нам остаточно визначити тип вегетативної зони в цьому районі: прибережна (I) чи середня (III).

Між обома виділеними різновидами формації трав'янистої антарктичної тундри інколи вдалося виділити і перехідні зони. До таких належить, зокрема, дослідна точка 7 з трансекти, виділена нами раніше у зону II градієнту впливу пінгвінів (Smykla, 2006; 2007). Для неї характерне 100% проективне покриття ценозу в умовах високого покриття як *D. antarctica*, так і *P. crispa*, а також наявність 20% синьо-зелених водоростей роду *Phormidium*. Зауважимо, що на жодній з ділянок, закладених на вільних від впливу колоній птахів територіях, таких угруповань за участю *Phormidium* не спостерігали. Потрібне додаткове дослідження для з'ясування фітосоціологічного рангу такої варіації формації трав'янистої антарктичної тундри.

Друга частина трансекти (раніше виділені зони 4 та 5) локалізується на південь від глибокого зниження, яке відділяє зону розташування колоній пінгвінів від розсіченого прибережного рельєфу, що тягнеться до північного відгалуження затоки Екоłodжи. Саме у цієї затоки і розташована остання дослідна ділянка 22. Трансекта тут проходить по території, яка до 1979 р. була льодовиковою периферією, частково вкрита льодовиком Екоłodжи (Pudelko, 2005). Поблизу від трансекти (на північний захід від неї) розташована ділянка № 9 для вивчення рослинності прильодовикової зони, яка було закладена в рамках вивчення базового градієнту берег океану-край льодовика. Аналіз тутешньої рослинності показує подібність композиції трав'янистої антарктичної тундри до ділянки №9. Це проявляється у відносно нижчому, у порівнянні з рослинністю прибережної та середньої смуги, проективному покритті ценозу, а також індивідуальному покритті едифікатора – *D. antarctica*. Характерним є також значне підвищення проективного покриття мохоподібних.

Відсутність поясів *P. crispa* та порівняно високе індивідуальне покриття *C. quitensis* свідчать про відсутність значних джерел притоку органіки. Фрагментарна присутність *P. crispa*, як і у випадку дослідних ділянок прибережної зони рослинності, можливо, пояснити спорадичним надходженням

органіки від дрібніших птахів типу *Sterna vittata*, *Catharacta sp.* та ін. (Myrcha, 1992). Нижчу частоту зростання *C. quitensis* в умовах першої частини трансекти та збільшення його участі в умовах її другої половини можливо пояснити меншою стійкістю *C. quitensis* до високого вмісту органіки. Тому можна припустити, що відмічена раніше в градієнті берег океану - край льодовика гетерогенність популяційного статусу *C. quitensis*, імовірно викликана гетерогенністю надходження органіки. Однак, біометричні параметри зразків *C. quitensis* демонструють значну гетерогенність в межах колонізаційних зон. Таким чином, успіх окремих генеративних особин *C. quitensis*, імовірно, все ж таки, перш за все, залежить від головного екологічного градієнту і лише локально модифікується впливами тварин.

Не викликає здивування, що рослинність не виявила реакції на локально великий вміст важких металів, бо в літературі показано адаптованість видів роду *Deschampsia* до подібних умов (Nkongolo et al., 2001). Наразі відомо, що *D. antarctica* також зростає на ґрунтах з високим вмістом важких металів в районі архіпелагу Аргентинські острови.

Виявлена характеристика розподілу наземної рослинності була порівняна нами з такою з району архіпелагу Аргентинські острови віддаленого на 400 км на південь, де ситуація дуже відрізнялася.

5.1.2. Моделювання впливу чинників довкілля

Висота генеративного пагону *D. antarctica* в умовах обробки прісною водою та гуано в ділянках значно перевищила таку в порівнянні з контрольними рослинами (табл. 5.13).

Вплив деяких природних факторів на біометрію генеративних рослин

D. antarctica

Умови обробки	Довжина суцвіття, см	Довжина найбільшого листка, см	Кількість квіток	Стан листків
Контроль	$2.7 \pm 0.19 / 0.7$	$0.9 \pm 0.07 / 0.1$	$8.2 \pm 0.35 / 2.4$	Деякі листки засохли
Прісна вода	$3.2 \pm 0.18 / 3.2$	$1.5 \pm 0.09 / 1.8$	$9.0 \pm 0.64 / 8.3$	Деякі листки засохли
Морська вода	$3,0 \pm 0.21 / 0.9$	$1.2 \pm 0.08 / 0.1$	$8.1 \pm 0.42 / 3.6$	Деякі листки засохли
Розчин гуано	$3.8 \pm 0.18 / 0.68$	$2.2 \pm 0.13 / 0.3$	$7.8 \pm 0.56 / 6.3$	Без засохлих листків

Однак найбільша різниця була виявлена на ділянці, яка зазнала впливу розчину гуано. Крім того, як гуано, так і два інших експериментальних фактори зумовили значне збільшення довжини найбільшого листка, причому вплив гуано був найвідчутнішим. В умовах обробки гуано загальний ріст *D. antarctica* супроводжувався появою нових зелених листів (на відміну від рослин з інших ділянок, включаючи контроль, з жовтуватими та частково засохлими листками). Кількість квітів у суцвітті в жодному випадку не відрізнялася значно від контролю, хоча в цілому ця риса може відрізнитися в різних умовах (Rowarth, 1997). Що стосується хлорофілу а, його вміст збільшувався після поливу прісною водою, але особливо значний ефект спостерігали після обробки розчином гуано. Вміст хлорофілу b суттєво підвищувався лише у рослин, яких поливали розчином гуано (табл. 5.14).

Таблиця 5.14

Вплив деяких природних факторів на вміст хлорофілу а та b (мг г⁻¹ сухої ваги) у *D. antarctica in situ*

Умови обробки	Хлорофіл а	Хлорофіл b	Хлорофіл а + b
контроль	1,286 ± 0,149	0,693 ± 0,286	1,979 ± 0,403
Прісна вода	2,107 ± 0,206	0,685 ± 0,129	2,800 ± 0,322
Морська вода	1,259 ± 0,262	0,701 ± 0,321	1,960 ± 0,581
Розчин гуано	3,234 ± 0,178	1,304 ± 0,100	4,539 ± 0,224

5.2. Характеристика умов існування та динаміки популяцій *D. antarctica* та пов'язаних з нею рослинних угруповань на дослідному полігоні острова Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови в умовах кліматичних змін

Охарактеризуємо умови існування популяцій *D. antarctica* та пов'язаних з нею рослинних угруповань в умовах віддалених на 400-км на південь від попередньо охарактеризованої оази Поїнт Томаса острова Галіндез, з району архіпелагу Аргентинські острови умовах кліматичних змін.

5.2.1. Картування ландшафтно-рельєфних елементів острова Галіндез, доступних для рослинності

Проведене картування головних ландшафтно-рельєфних елементів о. Галіндез (рис. 5.3) дозволило описати його ландшафт, доступний для колонізації рослинністю, зокрема угрупованнями судинних рослин.

Острів Галіндез – невеликий острів площею близько 1 км², складається зі своєрідного тіла з вершиною Вузл Хіл на куполі Говорухи і розташованими по різні боки від нього грядами, які тягнуться впоперек острова в бік протоки Мік (Meek Channel). Гряди розділені ярами-ущелинами. В деяких з них навесні з талих вод формуються тимчасові струмки. Ерозійна діяльність моря привела до формування на о. Галіндез кількох відмежованих, врізаними в тіло острова, затоками півостровів – в англійській традиції – поїнтів: Маріна Поїнт (Marina Point, S 65.245700°, W 64.256200°, I, тут і далі рис. 5.3) з північного заходу, Пінгвін Поїнт (Penguin Point, S 65.248750°, W 64.240040°, II) – з північного сходу, Піджин Поїнт з південного-сходу (Pigeon Point, S 65.251000°, W 64.242633, III), Стелла Поїнт (Stella Point – наша робоча назва, S 65.247880°, W 64.253380°, IV) з заходу та Кароліна Поїнт (Carolina Point – наша робоча назва, S 65.249330°, W 64.252960°, V) – з південного-заходу. Стелла та Кароліна Поїнт розділені між собою бухтою Пенола (Penola Bay) – стара британська назва, суч. назва Яхтова бухта (Yacht Bay). Далі на південь, навпроти Ворді Хаус, знаходиться Стерна Поїнт (Sterna Point – наша робоча назва, 65.251350°, 64.252460°, VI). Невеликий скелястий нунатак – Корніс Поїнт (Cornice Point – наша робоча назва, що походить від карнизу (анг. – cornice) тутешнього льодовика та похідної від неї назви протоки між о. Скуа та о. Галіндез – Cornice Channel, S 65.251794°, W 64.244999°, VII) виходить з-під льодовикового купола на крайньому південному-сході острова.

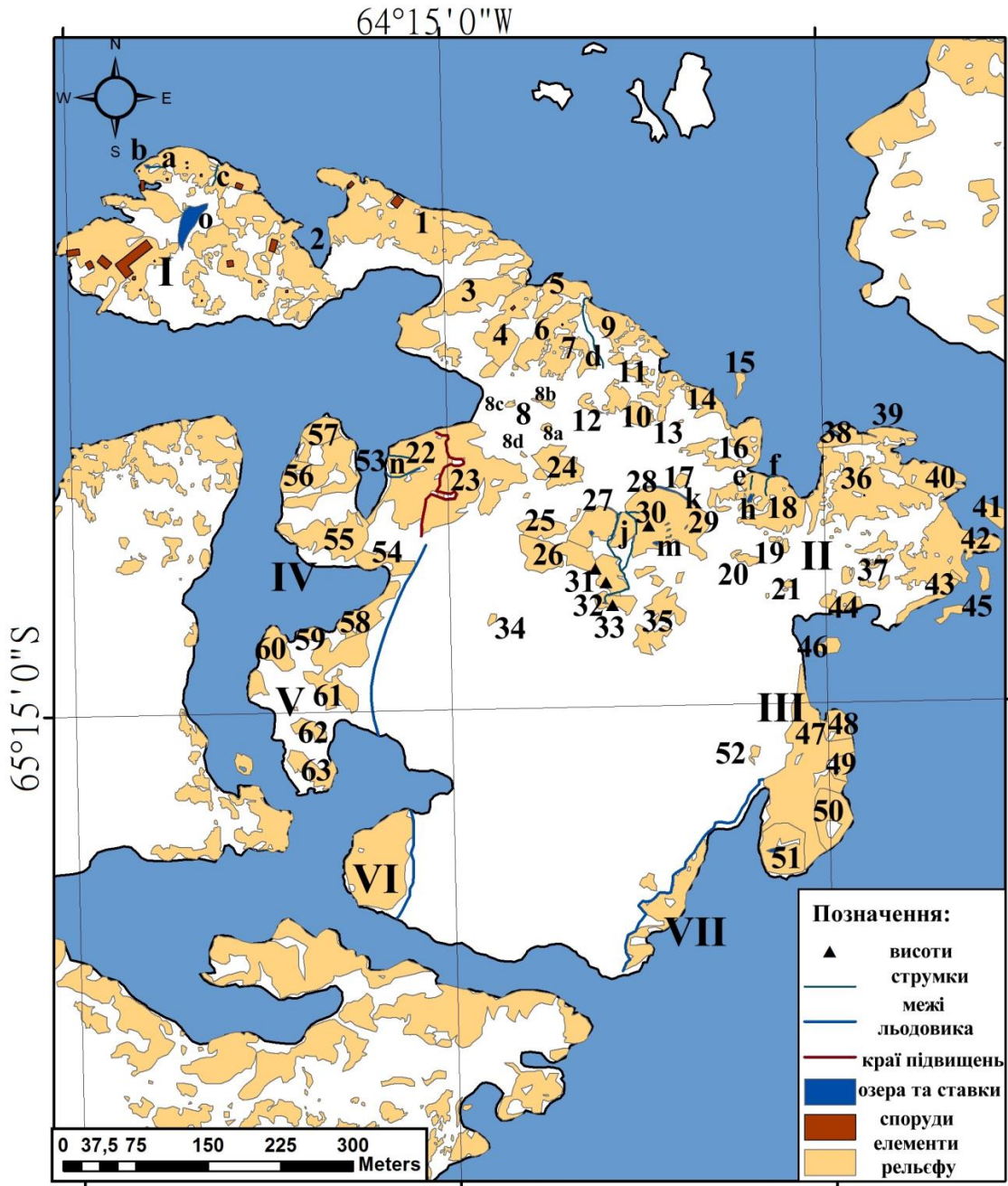


Рис. 5.3. Головні частини (позначено римськими цифрами), рельєфні елементи, які вивисуються над рівнем постійного сніжного чи льодового покриву (позначено арабськими цифрами), а також поверхневі води позначено малими латинськими літерами). Острів Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови, Морська Антарктика. Номери елементів відповідають їх опису в тексті.

Відносно плаский масив Марина Поїнт, з вільними від снігу та криги північними схилами за неглибокою затокою переходить у підвищену частину, яка також в своїй північній частині має кульмінацію у вигляді кількох паралельних

один одному відрогів гребеня Шия (Neck Ridge – тут і далі, якщо інше не зазначено, наведено наші робочі назви, S 65.245440°, W 64.251190°, 1). Крайнє підвищення обривається до моря скелястим кліфом. Південна частина Ший натомість цілорічно вкрита снігом. Затока (при таненні всього снігового покриву протока), що відділяє Шию від Марина Поїнт – Гранична (Border Creek, 2) неглибока і у відлив повністю висихає, формуючи невелику за площею літораль з дрібно-уламкового матеріалу. Далі в напрямку до центру острова його ще більш підвищену частину розтинають паралельно один до одного кілька гребенів, яри між якими спрямовані до моря. Це скельний гребінь Карпати (Karpaty Ridge, S 65.246200°, W 64.249050°, 3), далі Цвинтарний гребінь (Cemetery Ridge – тут на скельній стінці зображено православний хрест в місці поховання решток невідомої людини, S 65.246317°, W 65.246317°, 4). Тут також розташовано павільйон дуже низьких частот – ННЧ (VLF – very low frequency). Між цими двома гребенями розташовано постійно вкрити снігом улоговину. Далі в напрямку на схід, ближче до узбережжя знаходяться узгір'я Трикутник (Triangle Ridge, S 65.246130°, W 64.247450°, 5) і розташований вглиб суходолу гребінь Крим (Crimea Ridge, S 65.246571°, W 64.247868°, 6), на якому встановлено радоновий павільйон. На схід від гребеня Крим знаходиться зона особливо активної ерозії – поле Ерозії (Erosion Field, S 65.246870°, W 64.247500°, 7). На південь від них в центральній частині острова на ділянці багатий обломковим матеріалом – Поляні Казок (Tale Meadow, S 65.247252°, W 64.248096°, 8) вивищуються окремі скелі-нунатаки: Білосніжка (Bilosnigka, S 65.247420°, W 64.247780°, 8a), Крокодил (Krokodil, S 65.247420°, W 64.247740°, 8b), Великий Гном (Velyky Gnom, S 65.247180°, W 64.248540°, 8c), Монітор (Monitor, S 65.247600°, W 64.248200°, 8d). В окремі літні сезони вони можуть повністю або частково перебувати під снігом, слугуючи своєрідними індикаторами поточної засніженості. Від плато Брекчі, на схід, від'єдане долиною струмка Почайни, вздовж північного берега тягнеться неправильної форми прибережне узвишся – Трав'яне плато (Grass Plateau, S 65.246600°, W 64.246000°, 9). Вглиб острова від нього знаходиться група окремих підвищень: Зовнішня гряда (External Ridge, S

65.247291°, W64.245459°, 10), Внутрішня гряда (Internal Ridge, S 65.246967°, W 64.245683°, 11) та скеля Гачок (Hook Rock, S 65.247210°, W 64.246830°, 12). Далі на південний захід розташовуються: нунатак Аліса (Alisa Nunatak, S 65.247390°, W 64.244820°, 13), вежа Донжон (Dongon Tower, S 65.247288°, W 64.244087°, 14), навпроти якої в літоральній зоні знаходиться невелика скеля – Крапля (Крапля Rock – назва запропонована І.В. Диким, S 65.247023°, W 64.243284°, 15), далі вигнутої конфігурації гребінь Поділля (Podilla Ridge, S 65.247750°, W 64.243630°, 16). Ближче до урвища Куполу Говорухи розташовується поодинокі скеля Верблюд (Camel Rock, S 65.247830°, W 64.244770°, 17). Наступний великий скельний масив, який вивищується над поверхнею снігу – гребінь Розточчя (Roztochia Ridge, S 65.248080°, W 64.242420°, 18), який замикає це підвищене розсічене узбережжя з боку півострова Пінгвін Поїнт. На схилі зверненому до Пінгвін Поїнт зі снігу виходять невеликі нунатаки – Щекавиця (Chekavica Nunatak, S 65.248500°, W 64.242500°, 19), Донецький кряж (Donets Ridge, S 65.248667°, W 64.243117,°20) та Нунатак морських котиків (Fur Seal Nunatak, S 65.248971°, W 64.242243°, 21). У південному напрямку від вказаних гребенів (зокрема найвищих – Карпат – Цвинтарного та Криму розташовується велика вільна від снігу оаза – Мохова долина (Moss Valley, S 65.247740°, W 64.250590°, 22) з нависаючим над нею узвишшям Стелла (Stella Hill). Це підвищення має пласку вершину та стрімкий західний кліф, прорізаний карами. Верхівка нагір'я Стелла (S 65.248010°, W 64.248801, 23) розділена навпіл на західну та східну частину. На схід від останньої розміщується самостійний гребінь Замок (Zamok Ridge, S 65.247830°, W 64.247480°, 24).

Вершину острова становить центральне підвищення – купол Говорухи. Північний схил куполу складається з окремих терас: Нижньої (Lower Terrace, S 65.248483°, W 64.247560°, 25), Західної (Western Terrace, S 65.248633°, W 64.247200°, 26), Центральної (Central Terrace, S 65.248361°, W 64.246451°, 27), Східної (Eastern Terrace, S 65.248400°, W 64.245700°, 28), а також Верхнього плато (Upper Plateau, S 65.248325°, W 64.244855°, 29). Тут розташовано окрему скелясту вершину – скелю Анни (Anna Hill, S 65.248440°, W 64.245470°, 30).

Найвища партія куполу складається з тригорбого узвишся, з двома нижчими верхівками: Надія (Nadia Hill, S 65.248860°, W 64.246560°, 31) та Мрія (Mria Hill, S 65.248938°, W 64.246239°, 32), а також найвищою точкою Вузл Хіл (Woozle Hill – офіційна назва, S 65.249100°, W 64.246209°, 33 – 51 м н. р. м). На захід від головного узвишся розташовується невеликий нунатак Дельта (Nunatak Delta – формою нагадує Δ, S 65.249140°, W 64.248580°, 34) – цікавий дослідний полігон з відсутньою рослинністю, проте наявними відкладами загиблого рослинного матеріалу. На південний схід від Центральної тераси розташовується розсип низьких нунатаків – т.з. нунатак Плащ (Cloak Nunatak, S 65.248930°, W 64.244930°, 35).

Пінгвін Поїнт являє собою пласке зниження, по краю якого тягнеться півкільце каменистих підвищень, придатних для рослинності. В його північній частині знаходиться велике поле Пінгвін Поїнт (Pingvin Point Field, S 65.247956°, W 64.241632°, 36), яке з'являється з-під снігу влітку, в південній частині знаходиться система невеликих за площею скель Ребра (Rebra Rocks, S 65.248680°, W 64.240135°, 37). По краю півострова Пінгвін Поїнт тягнеться низка підвищень, що обриваються до моря: вежа Пінгвінів-Віслюків (Gentoo Tower, S 65.247608°, W 64.241038°, 38), вежа Леопарда (Leopard Tower, S 65.247617°, W 64.240483°, 39), Портова скеля (Port Rock, S 65.248111°, W 64.239225°, 40), Сторожова вежа (Watchtower, S 65.248267° W64.237883°, 41), скеля Корабель – (Ship Rock, S 65.248618°, W 64.238191°, 42).

У південній частині Пінгвін Поїнт розташовуються Лишайникова скеля (Lichen Rock, S 65.248947°, W 64.239078°, 43) та Базарна скеля (Bazar Rock, S 65.249097°, W 64.241024°, 44).

Між скелею Корабель та Лишайниковою скелею знаходиться невеликий кам'янистий пляж. Зовні в морі, біля південно-східного узбережжя Пінгвін Поїнта, розташовуються голі Бар'єрні скелі (Barrier Rocks, S 65.249279°, W 64.239742°, 45), які заливаються прибою. На південь від Пінгвін Поїнт розташована окрема скеля – півострів – Штормова вежа (Shtorm Tower, S

65.249500°, W 64.241600°, 46), та довгий пляж, що тягнеться аж до підніжжя скелястих «тумб» Піджин Поїнт.

У межах Піджин Поїнт з півночі на південь розташовуються: Мала скеля (Small Rock, S 65.250250°, W 64.241846°, 47), Північна скеля (North Rock, S 65.250130°, W 64.241500°, 48), Пінгвіняча вежа (Penguin Tower, S 65.250480°, W 64.241270°, 49), Галаслива Вежа (Noisy Tower, S 65.251000°, W 64.241600°, 50), Зелена вежа (Green Tower, S 65.251350°, W 64.242517°, 51).

Над Піджин Поїнт нависає невеликий – Голий нунатак (Nude Nunatak, S 65.250600°, W 64.243150°, 52).

Півострів Стелла являє собою скелястий гребінь, відділений від тіла острова вузькою і неглибокою Криштальною затокою (Cristal Bay – південне відгалуження Stella Bay – стара британська назва, S 65.247933°, W 64.251415°, 53). При вході на нього розташовується кам'янистий кряж – Драконяча скеля (Draco Rock, S 65.248667°, W 64.250933°, 54), а далі вздовж головної вісі півострова з півдня на північ окремі підвищення – вежа Скуа (Skua Tower, S 65.248380°, W 64.253270°, 55), вежа Стелла (Stella Tower, S 64.253380°, W 64.253380°, 56) та вежа Мартинів (Gull Tower, S 65.247454°, W 64.252726°, 57).

У порівнянні зі Стелла Поїнт, територія Кароліна Поїнт є нижчою та більш пласкою. Але тут, в північній частині, знаходиться вежа Сцилла (Scilla Tower, S 65.249110°, W 64.252000°, 58) та вежа Харбида (Charybda Tower, S 65.249250°, W 64.253017°, 59), де розташована ділянка кам'янистого розсипу, який з'являється з-під снігу влітку. Поруч також розміщується кілька інших вільних влітку від снігу ділянок – плаский кам'янистий останець – мис Вернадського (Vernadsky Cape, S 65.249430°, W 64.253910°, 60), кам'янистий розсип Центральне поле (Central Field, S 65.250190°, W 64.252870°, 61), Південне поле (South Field, S 65.250385°, W 64.253231°, 62) та найпівденніший тут мис Морських Їжаків (Sea Urchins Cape, S 65.250594°, W 64.252872°, 63).

Територія урочища Стерна Поїнт являє собою практично пласку поверхню, з якої відбувся відступ льодовика. Колишня його межа станом на 1998 р. позначена тут написом та складеним з каміння знаком (S 65.25159, W 64.25152). На поверхні

о. Галіндез, як і інших островів архіпелагу розвинений плащ чохол з продуктів вивітрювання місцевих порід з кірками десквамації. Ці процеси в районі архіпелагу Аргентинські острови активні завдяки багаторазовому протягом року переходу температури через нуль (Говоруха, 1997а,б). Проте на островах відсутні великі осипи і місця помітної акумуляції уламкового матеріалу. Ерозія сприяє утворенню на підвищених елементах рельєфу щілин і западин, де за сприятливих умов розвивається рослинність і відбувається первинне накопичення опадів і формування первинних ґрунтів (Див. Розділ 4.3). Вищеописані умови загалом обмежують зону поширення рослинності та ґрунтоутворення ділянками підвищеного рельєфу, що домінують над мертвими низинами майже/чи цілорічно вкритими снігом.

Більшість струмків вливаються в море з високих уступів берегового кліфу, утворюючи невеликі водоспади. Зокрема, два таких струмки розташовані на Маріна Поінт (рис. 4.3). Перший – струмок Пінгвінів (Penguin Creek – тут і далі наші робочі назви, а) перед дренажем до протоки Мік утворює невелике сильно забруднене послідом пінгвінів Пінгвіняче озеро (Penguin Lake, S 65.244950°, W 64.256331°, б). Другий струмок – струмок Маріна (Marina Creek, S 65.245006°, W 64.254930°, с) впадає безпосередньо до Міку, витікаючи з району розміщення складу паливного шлангу. Одним з найбільших струмків є струмок Почайна (Pochaina Creek, координати середньої течії S 65.246390°, W 64.246710°, d), який розміщується між грядями Крим та Трав'яним плато. Два струмки збігають зі схилів плато Розточчя – струмок Перлинниці (Colobanthus Creek, S 65.248117°, W 64.242690°, е) та струмок Віта (Vita Creek, S 65.248164°, W 64.242522°, f). Тут також під час танення снігу формується невелике Блакитне озеро (Blue Lake, S 65.248040°, W 64.242950°, h). Низка струмків стікає з терас куполу Говорухи – найвищої частини острова. Найбільший з них – струмок під Анна Хіл (Anna Hill Creek, S 65.248440°, W 64.245720°, j) наповнює найбільше природне озеро острова у скельної стіни куполу Говорухи – Озеро Нижнє (Lower Lake, S 65.248195°, W 64.245128°, k).

Окремі озера розташовані також по западинам верхнього плато Куполу (S 65.248445°, W 64.245239°, m). Невеликі тимчасові струмки під час танення снігу збігають в центральній частині Мохової Долини (S 65.247923°, W 64.250971°, n). Під час танення снігу та криги на острові формується низка інших трас дренажу талої води, що суттєво впливає на розвиток рослинності, завдяки постачанню необхідної води для росту рослин, а також зумовлюючи процеси формування вологолюбних угруповань килимових мохів з домінуванням мохів родів *Warnstorfia* та *Brachythecium*. Невеликі улоговини на скелястих грядках та плато о. Галіндез зайняті неглибокими озерами, що утворюються в результаті акумуляції талої води та промерзають до дна. Окрім того на Маріна Поїнт знаходиться найбільше на острові озеро Резервуар (Reservuar Lake S 65.245511°, W 64.255666°, o) (Skrypnyk & Kovalenok, 2003).

5.2.2. Загальна характеристика та просторовий розподіл рослинності острова Галіндез

Незалежно від типу гірських порід, рослинний покрив на островах загалом менш розвинений на західних островах архіпелагу, що розташовані далі в морі з підвітряного боку. Острови, розташовані в східній частині архіпелагу (до них відноситься і Галіндез), знаходяться у вітряній тіні, тому більш захищені, вкриті розвиненою рослинністю і мають значну різноманітність рослинних угруповань. Найбільш розвинений і різноманітний рослинний покрив утворюється на північних і північно-західних схилах підвищених елементів рельєфу порівняно високих островів. Тут влітку звільняються від снігу найбільші площі земної поверхні (Smith & Corner, 1973).

Острів Галіндез також належить до східної групи Аргентинських островів, які складені крихкими вулканічними породами, сприятливими для розвитку рослинності (Corner & Smith, 1973). Різні рослинні угруповання в умовах острова

(регіону архіпелагу Аргентинські острови) займають більшу частину вільних від криги та льоду влітку ділянок (рис. 5.4). В абсолютній більшості це вищеописані скельні гряди, плато, прибережні «вежі» та окремі скелі-нунатаки. Цікаво, що в умовах скелястих схилів гір берегової лінії континенту рослинний покрив присутній і на висоті 408 м н.р.м. (схили гори Демарія, Рошаль та ін., 2013).

Як свідчать результати нашого картування, більшу частину потенційно доступних для існування рослинності ділянок о. Галіндез вкриває дуже розріджена рослинність – комплекс низки угруповань, картований нами як шар «загальна рослинність». Конкретна комбінація рослинності залежить від висоти підвищення, відстані від моря, тривалості безсніжного періоду, локального впливу як невеликих скупчень птахів, так і великих колоній. Загалом найпоширенішими в регіоні за своєю площею є угруповання кущистих, листових лишайників та мохових куртин (безпосередньо на скельному субстраті) та угруповання килимових мохів (в проміжках між скельним субстратом).

Угруповання наскельних кущистих, листових лишайників та мохових куртин вкривають скелі та їх уламки, виступи, що утворилися внаслідок ерозії. Разом з домінантними видами: *Usnea antarctica* та *Umbilicaria antarctica* в складі наскельних лишайникових угруповань регіону зафіксовано низку інших кущистих та листоватих видів лишайників. Поряд з лишайниками тут зростають темні куртини *Taraxia regularis*. Gremmen et al. (1994) виділяють лишайниковий компонент цього угруповання в спеціальний *Usnea complex*. Цей комплекс видів існує на крутих схилах, за відсутності чи незначного надходження гуано та низького вмісту хлоридів.

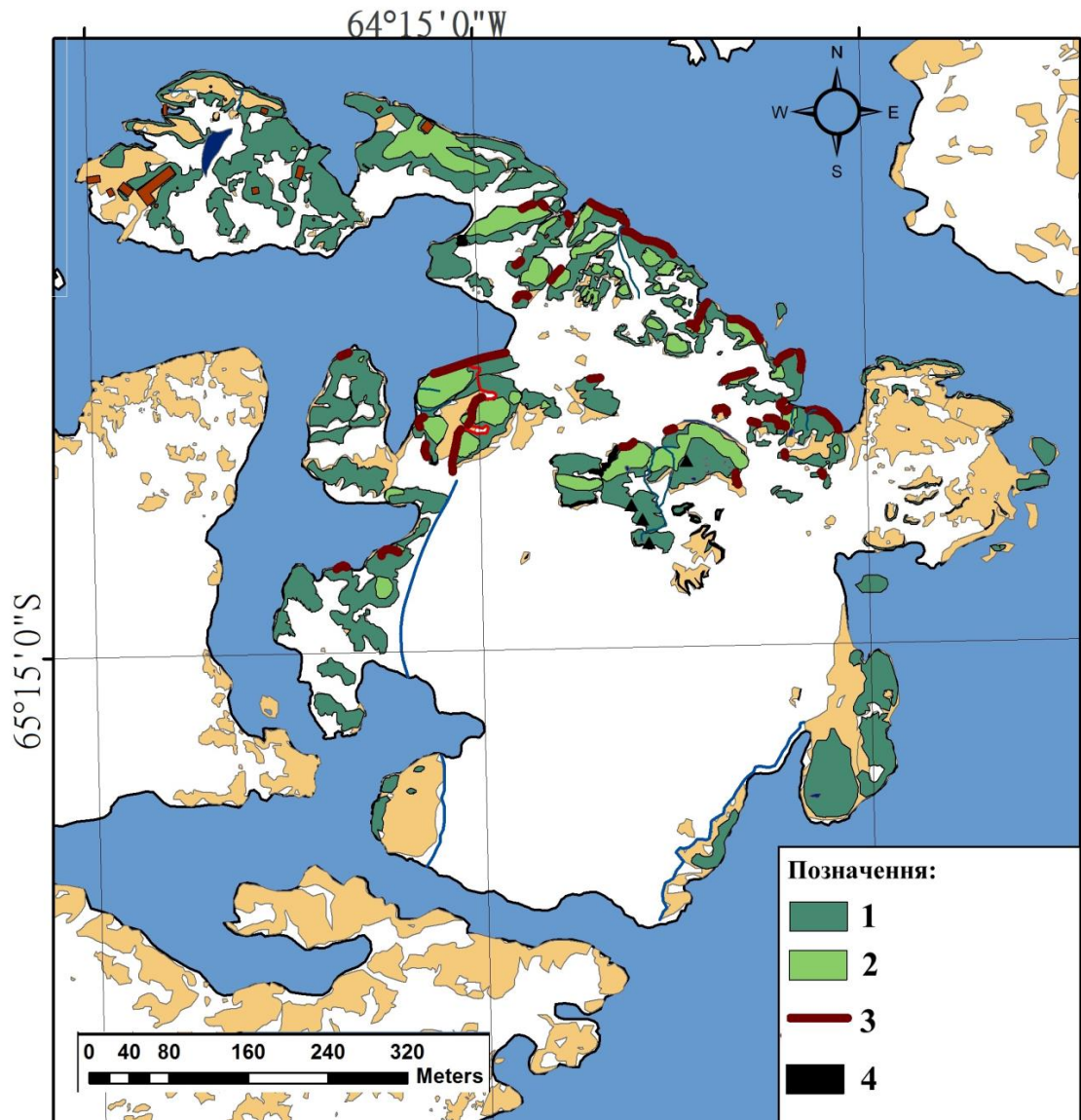


Рис. 5.4. Схема поширення «загальної рослинності» (1), угруповання торф'янистих мохів (2) та біотопу захищених скельних стінок (3), а також ділянок загиблої внаслідок засніження рослинності (4) на о. Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови, Морська Антарктика

У прибережних зонах чи на верхівках плато та хребтів, за умови впливу морських солей чи обмеженого доступу органіки від невеликого скупчення птахів, на перше місце виходять нітрофільні угруповання накопних лишайників, лишайниковий компонент яких виділено Gremmen et al. (1994) в *Mastodia-Rinodina complex*. Цей комплекс зустрічається на менш крутих схилах зі значним впливом гуано і відносно великою концентрацією хлоридів. У чистому вигляді його можна спостерігати на прибережних скелях низьких частин острова –

Марина Поїнт, Кароліна Поїнт тощо. Угрупування *Mastodia-Rinodina* complex важко напряму асоціювати з виділеним раніше Smith & Corner (1973) угрупованням накипних лишайників, адже деякі масові види накипних лишайників, такі як *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC, відносяться до попереднього *Usnea complex* і зростають в складі угруповання кущистих, листових лишайників та мохових куртин. Нітрофільні угруповання лишайників характеризуються значним різноманіттям видів. Тут нами також описано новий вид ліхенофільного гриба - *Sagediopsis bayozturkii* sp. nov. (Ascomycota, Adelococcaceae), що зростає на широко-поширеному нітрофільному лишайника *Acarospora macrocyclos* Vain. (Halici et al., 2017).

Зауважимо, що різні рельєфні елементи мають різні модифікації базового угруповання кущистих лишайників та мохових куртин. Зокрема, значно відрізняються між собою ділянки берегових кліфів, приморських схилів височин тощо. Так, на верхівках скельних гряд о. Галіндез, звернених до Міку зустрічається варіант з домінуванням *Bucklmaiella sudetica* (Funk) Bednarek-Ochyra & Ochyra, віднесений (Smith & Corner, 1973) до *Tareaea-Racomitrium austro-georgicum* sociation. Проте через мікроплощі, які займають окремі варіанти, їх дискретне картування важке у реалізації. Натомість, цілком можливо вивчити поширення і картувати угруповання в умовах біотопу т.зв. «мартинячих скель» – прибережних місць годівлі та гніздування домініканських мартинів, які віднесені до *Tortula-Grimmia antarctici* association – *Tortula* sociation на підставі окресленого набору видів, з стабільною присутністю *Syntrichia magellanica* (Mont.) R.H. Znaer (Smith & Corner, 1973). Окремо також треба зупинитися на картованому нами на основі специфічних умов існування рослинності біотопі захищених скельних стінок (Rock faces, рис. 5.4). Присутнє тут угруповання відповідає одному з варіантів субформації кущистих лишайників та мохових куртин – ансамблям мохоподібних та лишайників на скельних мікросередовищах (Bryophyte та lichen assamblages of rock micro-habitats), (Smith & Corner, 1973).

Цей біотоп характеризується цілим набором видів наскельних мохів, таких як *Bartramia patens* Brid., *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb., *Schistidium*

antarctici (Cardot) L. I. Savicz & Smirnova, а також накипними, кущистими та листовими лишайниками. В більш вологих умовах присутні також печіночники та водорості. Біотоп представляє собою добре захищені від вітру умови, а також швидко звільняється від снігу під час відлиг, що створює для його рослинності додаткові переваги. Угруповання килимових мохів колонізують будь-які щілини в кам'янистій породі, в яких затримується тала вода. Їх більш сухий варіант в дослідженому регіоні формує переважно *Sanionia georgicouncinata* (Müll. Hal.) Ochyra, рідше *Sanionia uncinata* (Hedwig) Loeske. До складу угруповання також входить ще кілька інших видів мохів: *Brachythecium austroglareosum* (C. Muell.) Kindb., *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. (Вперше наведено нами для району архіпелагу Аргентинські острови, Ellis et al., 2016), *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L.Sm., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., а також *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. У складі угруповань килимових мохів також беруть участь деякі лишайники, такі як *Psoroma hypnorum* (Vahl) Gray. Загалом це угруповання килимових мохів є одним з найпоширеніших в регіоні. Подекуди воно формує килими площею в квадратні метри. Вкраплення килимових мохів існують і на покладах торфу поміж куртинами угруповання торф'янистих мохів. Дрібними фрагментами такі угруповання трапляються навіть на островах, сформованих переважно метаморфічними породами (Бархани, Фордж), які слабо підлягають ерозії, а також на найменших і найнижчих островах, таких як Леопард, Блек, Троє Поросят тощо.

Таким чином, фрагменти угруповання килимових мохів – т.зв. «саніонові вставки» зустрічаються і в досить несприятливих умовах: в найнижчих тривалий час вкритих снігом місцях. Це свідчить, що вони є чи не найвитривалішими з мохових угруповань регіону. Мохи роду *Sanionia* поширені практично на всіх островах архіпелагу. Показано також, що вони активно використовується птахами, зокрема домініканським мартинком як гніздовий матеріал (Parnikoza et al., 2012), що може також пояснювати таке широке поширення. У вологіших умовах днищ дренажних кулуарів, по берегах струмків чи вологих вставках на мохових полях угруповання торф'янистих мохів зустрічаються покриви більш

вологолюбних килимових мохів *Brachythecium austrosalebrosum* (Müll. Hal.) Kindb. чи *Warnstorfia fontinaliopsis* (Müll. Hal.) Ochyra.

У 2017 р. в скельній западині на мисі Расмуссен нами також, вперше в Антарктиці, було виявлено водоносний торф'яник глибиною до 50 см (Loisel et al., 2017).

Судинні рослини в більшості випадків є складовою угруповання килимових мохів (варіанту з *Sanionia*). Особливості їх угруповань будуть розглянуті в наступному підрозділі.

Угруповання торф'янистих мохів, представлені моховими полями, були повністю картовані (рис. 5.4). Це досить стійкі до несприятливих умов угруповання, які в описаному регіоні зростають навіть на значних висотах (300 м н.р.м. – Edge Hill, mt. Demaria – 255 м н.р.м., Рошаль та ін., 2013). В цих угрупованнях відбувається відкладання торфу, через що їх ще називають мохові банки (moss banks).

Наразі на о. Галіндез ми ідентифікували більше 30 таких мохових полів. Окрім цього, менші фрагменти даного угруповання трапляються як вкраплення в інші угруповання. Як показує дослідження мохового поля Сміта (S 65.247700°, W 64.250783°), максимальна глибина залягання торфу до рівня пермафросту досягає 45 см. Нижче за цю відмітку залягає 30-40 см товща торфу в щілинах між каменями, охоплена пермафростом. Вік таких мохових банків сягає 3800 років (Yu et al., 2016). Наразі зберігається раніш описане (Smith & Corner, 1973) домінування в складі мохових полів о. Галіндез *Polytrichum strictum*. *Chorisodontium aciphyllum* зустрічається переважно як домішка у складі частини мохових полів лише в найбільш захищених від вітрів ділянках. У районі дослідження ці угруповання можуть досягати висот 300-340 м н.р.м. (Smith & Corner, 1973).

У складі цього угруповання нами було вперше для району архіпелагу Аргентинські острови виявлено мох *Pohlia drummondii* (Müll.Hal.) A. L. Tarews (Ellis et al., 2016).

Необхідно зазначити, що угруповання верхівок скельних субстратів, скельних стінок та торф'янистих мохів, які займають фрагменти досить піднесених елементів рельєфу, вкриваються снігом на зиму лише частково. Це приводить до поновлення вегетації на них, особливо в випадку лишайників та, частково, мохів під час зимових відлиг (так як це спостерігається в помірних широтах). Це також приводить до загибелі зовнішніх експонованих до вітру та слабо прикритих снігом частин мохових банків. Значний вплив на площі, що вкриті таким типом угруповань, має також значний рівень сніжності в окремі сезони. Адже площа ділянок, які відтають щосезону, сильно варіює. Загалом периферія вільних від снігу ділянок куполу Говорухи оточена фрагментами загиблих мохових угруповань килимових та торф'янистих мохів. Найбільш помітні вони в Ущелині мертвого моху на схилі куполу Говорухи (Died Moss Ravine, S 65.248240°, W 64.247475°, рис. 4.4). Загиблі близько 1900 р., ці фрагменти рослинності мають вік близько 600-800 років (Yu et al., 2016). Проте ділянки загиблих мохових угруповань за сприятливих умов здатні до регенерації.

Варто відзначити наявність на о. Галіндез в районі архіпелагу Аргентинські острови ділянок, на яких відкриваються обмежені низинні ділянки, які теж доступні для рослинності. Проте площа таких ділянок в порівнянні з аналогічними, наприклад, на о. Лічфілд (Litchfield Island, S 64.771585°, W 64.089174°) в районі бухти Артура (Arthur Harbour), дуже мала. Зокрема, такі низини зафіксовані на о. Галіндез на схід від великого будинку Магнітної станції (S 65.245323°, W 64.250635°) та в гирлі струмка Почайна (S 65.246390°, W 64.246710°). Втім, на відміну від о. Лічфілд чи аналогічних біотопів на Південних Шетландських островах, на о. Галіндез в таких умовах зустрічаються лише мохоподібні – переважно *Sanionia* і немає судинних рослин. Це пояснюється коротшою тривалістю літнього звільнення з-під снігу цих ділянок.

5.2.3. Характеристика популяцій судинних рослин з модельного острова Галіндез

Популяції *D. antarctica* в районі архіпелагу Аргентинські острови поширені, головним чином, в прибережній зоні. На о. Галіндез, зокрема, на відстані від декількох до двадцяти метрів від моря на скалах північної та північно-західної експозиції острова.

Щучник тут не формує, як в районі оазису Поїнт Томас, своїх угруповань, а зростає в угрупованні *Sanionia* (тут зростають два види - *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske і *S. georgicouncinata* (Müll. Hal.) Ochyra, - дуже складні у візуальному розрізненні, Ochyra et al., 2008). У той же час вони уникають поширених на схилах північної експозиції значних по площі угруповань торф'янистих мохів: *Polytrichum strictum* Brid. і *Chorisodontium aciphyllum* (Hook f. & Wilson) Broth.

Щучник є найвибагливішим до з'являються з-під снігу і найдовше залишаються не засніженими (Parnikoza et al., 2015). Водночас, *D. antarctica* зростає у мікро-заглибленнях між камінням чи скельних нішах, що захищає її від пронизливого вітру та сприяє накопиченню снігу взимку, що зберігає від вимерзання. Локалітети щучника наразі представлені різного розміру популяціями, групами чи окремими особинами (рис. 5.5-5.6, табл. 5.15).

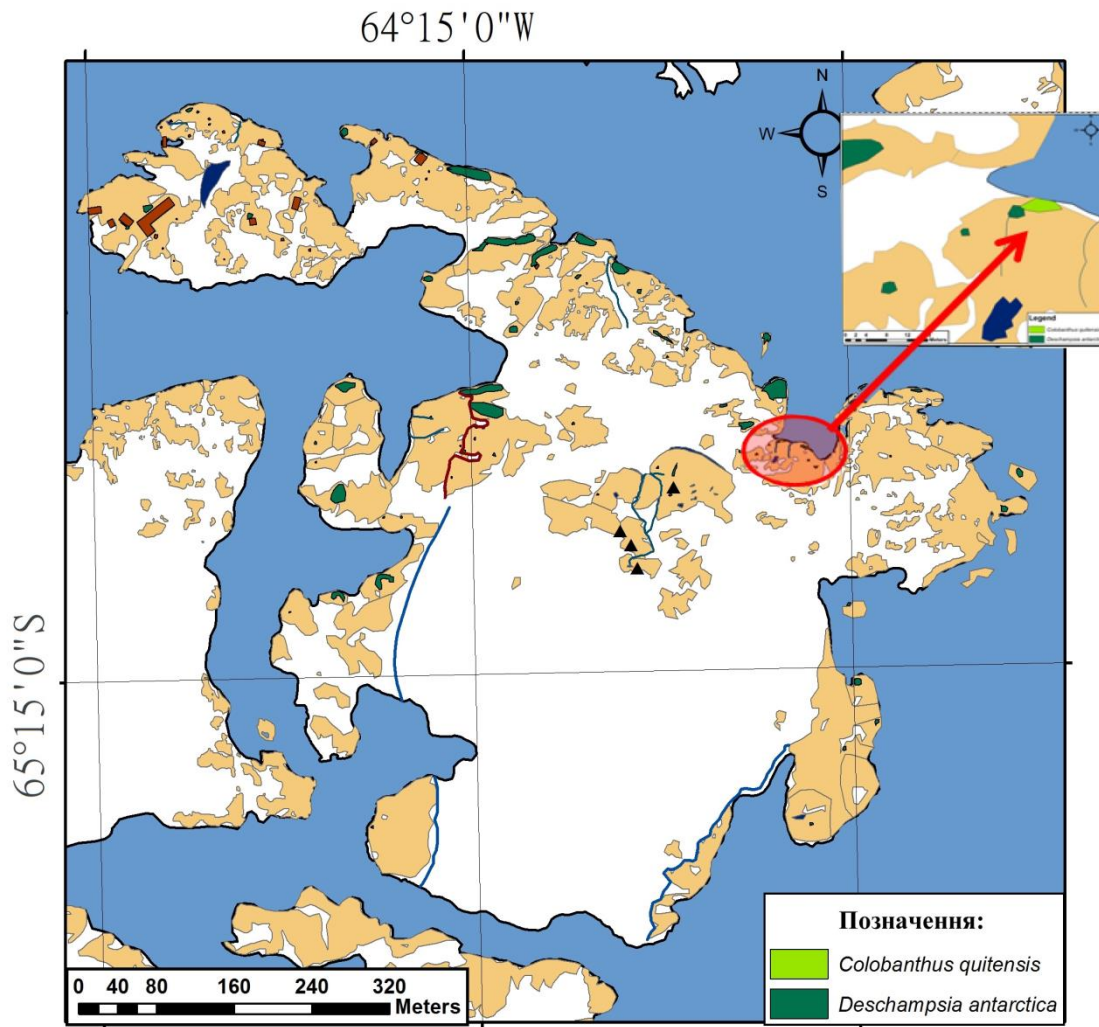


Рис. 5. 5. Схема поширення *D. antarctica* та *C. quitensis* на острові Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови, Морська Антарктика

Їх початкове походження на власне Аргентинських островах може бути пов'язано з гніздуванням у прибережній зоні птахів. Поширення популяцій збігається із зонами гніздування домініканських мартинів. Зокрема, в районі архіпелагу Аргентинські острови виявлено ініціальні угруповання на розсипах черепашок молюсків - лімпетів (Parnikoza et al., 2012; Парникоза и др., 2014). Натомість, вихідними для первинного заселення Аргентинських островів можуть бути великі популяції на берегових мисах та оазах Антарктичного півострова, де щучник зростає до висоти 185 м н.р.м.(мис Туксен, Smith & Corner, 1973).

У більшості локалітетів о. Галіндез проективне покриття щучника не перевищує 1-5% і лише дуже локально (на площах близько 1 м²) щучник може

вкривати до 100% поверхні. Окремі локалітети займають значну площу, як наприклад, популяція на гребені Шия, плато Трикутник, вході до Мохової долини та ін. (рис. 5.6). 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 & Smith, 1994).

Що стосується *C. quitensis*, то в умовах району архіпелагу Аргентинські острови цей вид залишається надзвичайно рідкісним. Як ми вже вказували, на острові Галіндез для перлинниці відомо лише одне місцезростання (рис. 5.6). Зауважимо, що ми підтвердили також раніш вказані місцезростання цього виду на острові Скуа – мис Фінгер Поїнт та острові Вісімка. Окрім того, в процесі дослідження архіпелагу знайдено деякі інші, раніше не описані популяції цього маловивченого виду.

Характеристика локалітетів (популяції і одиничних місць зростання) *D. antarctica* на о. Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови, Морська Антарктика

Номер локалітету	Координати локалітету	Відстань від берега, м	Чисельність локалітету	Відстань від гнізда	Відстань від гнізда півд.-поляр.	Наявність слідів харчування мартинів	Приток гуано віскок вихід пінгвінів	Антропозенний вплив	ЗПП, %	ПП, <i>D. Antarctica</i>	ПП, <i>Saniona</i> та ін.
1.	65° 14.751'S 64° 15.453'W	30	9	-	-	+	-	+	3	1	2
2.	65° 14.728'S 64° 15.459'W	1	6	-	20	-	+	-	-	-	-
3.	65° 14.738'S 64° 15.411'W	47	216	-	-	-	+	+	90	25	65

Продовжж. табл. 5.15

4.	65° 14.742'S 64° 15.384'W	61	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5.	65° 14.697'S 64° 15.370'W	11	1	11	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6.	65° 14.687'S 64° 15.348'W	2	45	-	-	+	+	+	+	+	1	0,5	0,5	-	-	-	-
7.	65° 14.707'S 64° 15.254'W	14	3	-	39	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
8.	65° 14.709'S 64° 15.268'W	20	2	-	40	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
9.	65° 14.748'S 64° 15.292'W	89	54	-	-	-	-	-	-	+	50	2	48	-	-	-	-
10.	65° 14.704'S 64° 15.160'W	1	50	3	-	+	+	+	-	-	5-25	4-24	1	-	-	-	-
11.	65° 14.728'S 64° 14.992'W перевірити	12	500	-	54	-	-	-	-	-	10-	1-10	9-10	-	-	-	-
											20						

Продовж. табл. 5.15

12.	65° 14.784'S 64° 15.055'W	2	17	-	-	+	-	-	-	10	1	9
13.	65° 14.796'S 64° 15.025'W	22	1	2	-	+	-	-	-	10	-**	10
14.	65° 14.768'S 64° 14.959'W	49	6	-	24	-	-	-	-	5-10	1	4-9
15.	65° 14.765'S 64° 14.914'W	38	204	-	-	-	-	-	-	5-10	1-5	4-5
16.	65° 14.779'S 64° 14.912'W	51	400	-	-	-	-	-	-	5-40	4-30	1-10
17.	65° 14.795'S 64° 14.920'W	56	6	-	4	-	-	-	-	50	1	49
18.	65° 14.814'S 64° 14.943'W	18	11	-	18	+	-	-	-	5	0,5	4,5
19.	65° 14.764'S 64° 14.852'W	9	333	-	-	+	-	-	-	50-	25	25-55
20.	65° 14.765'S 64° 14.840'W	9	75	-	-	+	-	-	-	80	35	35

21.	65° 14.767'S 64° 14.810'W	5	1	+	-	+	-	-	-	0,5	0,5	-
22.	65° 14.848'S 64° 14.952'W	10	230	11-20	9	+	-	-	-	50	25	25
23.	65° 14.854'S 64° 15.025'W	22	30	-	4	+	-	-	-	60	1	59
24.	65° 14.860'S 64° 14.993'W	42	3	-	19	+	-	-	-	1-40	-	1-40
25.	65° 14.876'S 64° 14.990'W	74	2	-	15	+	-	-	-	1-40	-	1-40
26.	65° 14.864'S 64° 14.963'W	17	2	-	15	+	-	-	-	60	-	59
27.	65° 14.876'S 64° 14.966'W	39	7	-	12	-	-	-	-	1-40	0,5	0,5-39,5
28.	65° 14.867'S 64° 14.846'W	164	2	-	7	-	-	-	-	1-2	-	1-2
29.	65° 14.783'S 64° 14.792'W	8	500	0-19	-	+	-	-	-	10	1	9

39.	65° 14.864'S 64° 14.619'W	42	1	-	18	+	-	-	1	-	1	-	1
40.	65° 14.880'S 64° 14.557'W	15	240	-	17	-	-	-	50- 60	3	47-57		
41.	65° 14.885'S 64° 14.549'W	20	3	-	-	-	-	-	1	-	1		
42.	65° 14.920'S 64° 14.587'W	95	1	-	-	-	-	-	1	-	1		
43.	65° 14.850'S 64° 14.472'W	4	67	50	-	-	+	-	5-20	4-19	1 + Prasiola		
44.	65° 14.857'S 64° 14.429'W	7	10	15	-	+	-	-	5-10	4-9	1 + Prasiola		
45.	65° 14.853'S 64° 14.401'W	4	66	16	-	+	+	-	15- 20	5-10	10		
46.	65° 14.896'S 64° 14.273'W	9	261	12	-	+	+	-	5-95	1-91	4		
47.	65° 14.916'S 64° 14.294'W	16	117	5	-	+	-	-	5	5	<1		

Продовж. табл. 5.15

48.	65° 14.975'S 64° 14.477'W	3	87 (40)	10	-	+	+	+	-	5-20	1	4-19
49.	65° 15.011'S 64° 14.501'W	7	30	-	-	+	+	+	-	1-5	1-5	0
50.	65° 15.030'S 64° 14.485'W	12	36	-	-	+	+	+	-	5	3	2
51.	65° 15.052'S 64° 14.498'W	15	63	3	-	+	+	+	-	40	1-20	20-39
52.	65° 15.081'S 64° 14.551'W	13	1	-	18	+	+	+	-	5	-	5
53.	65° 14.847'S 64° 15.164'W	14	227	3	-	+	+	-	-	5-50	1-40	4-10
54.	65° 14.870'S 64° 15.206'W	5	26	1-2	20	+	+	-	-	20	5	15
55.	65° 14.885'S 64° 15.199'W	14	3	-	-	+	+	-	-	20	-	20
56.	65° 14.896'S 64° 15.180'W	33	30	25	-	+	+	-	-	5	1	4

Продовж. табл. 5.15

57.	65° 14.915'S 64° 15.088'W	15	8	-	11	+	-	-	5-40	1	4-39 на межі з політріх
58.	65° 14.920'S 64° 15.056'W	14	2	-	-	-	-	-	40	1	39 на межі з політріх
59.	65° 14.922'S 64° 15.043'W	21	13	10	-	+	-	-	80- 100	1	79-99
60.	65° 14.947'S 64° 15.120'W	10	89	-	5	+	-	-	40	1-20	20-39
61.	65° 14.955'S 64° 15.181'W	15	210	10	-	+	-	-	10- 40	1	9-39
62.	65° 14.954'S 64° 15.228'W	8	1	2	28	+	-	-	10- 40	-	10-40
63.	65° 14.966'S 64° 15.235'W	14	1	25	3	-	-	-	10	-	10

Продовж. табл. 5.15

64.	65° 14.918'S 64° 14.832'W	248	1	-	10	-	-	-	40	-	40 край банку політріху м
65.	65° 14.901'S 64° 14.794'W	184	1	-	15	-	-	-	10	-	10
66.	65° 14.907'S 64° 14.730'W	159	11	-	10	-	-	-	5	-	5
67.	65° 14.896'S 64° 14.753'W	148	12	-	-	-	-	-	5	-	5

*Вказано лише у випадку розташування гнізда поблизу від відповідного локалітету *D. antarctica*

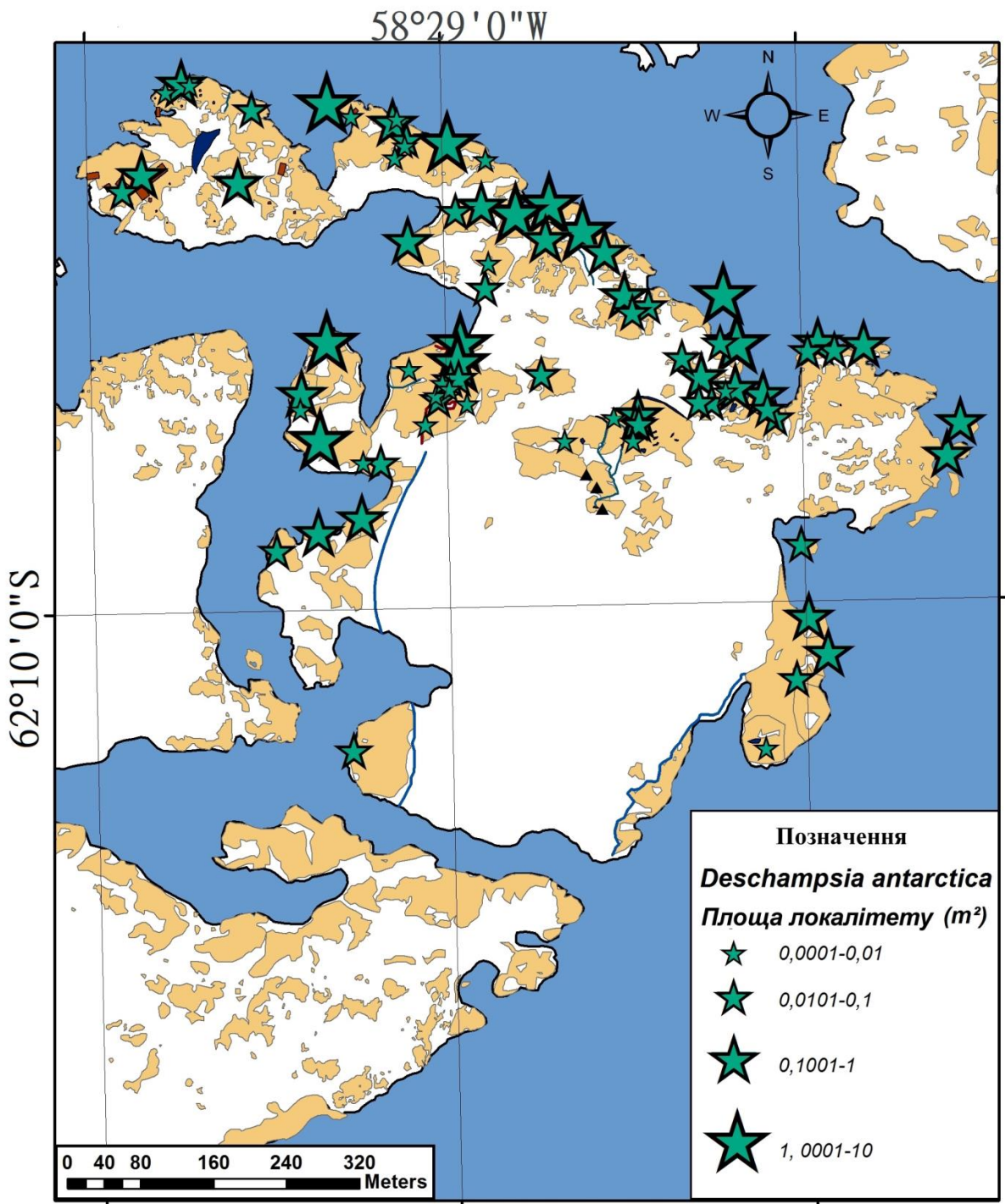


Рис. 5.6. Схема розташування та розміри локалітетів *D. antarctica* на острові Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови, Морська Антарктика

Наведемо характеристику дослідних площадок, закладених у місцях поширення обох судинних рослин на о. Галіндез та Скуа:

о. Галіндез 1, 2006/07, 2007/08, S 65°14,878', W 64°14,556'. Місцезростання *C. quitensis* та *D. antarctica*. Дослідна площадка розташована скелях Пінгвін Поїнт у тріщині майже вертикальної скелі північно-східної експозиції з нахилом 1-45°, вкритої лишайниками та мохами, 10 м н.р.м., 10 м від узбережжя. В 20-25 м від двох гнізд *Catharacta maccormiki*.

о. Галіндез 2, 2006/07, S 65°14'43.9'', W 64°15'02.7'', місцезростання *D. antarctica*. Дослідна площадка розташована на верхівці плато-подібного підвищення біля анемометра, 15 м від великого Магнітного павільйону. Схил експонований на південь, має нахил 5-10°, 10 м н.р.м., 20 м від узбережжя, на відстані 30 м наявне гніздо *C. maccormiki*.

о. Галіндез 3, 2006/07, S 65°14'43.9'', W 64°14'58.0'', місцезростання *D. antarctica*. Дослідна площадка розташована неподалік від узбережжя, за великим Магнітним павільйоном на схилі північної експозиції, з нахилом 5-10°, 5 м н.р.м., на відстані 4-5 м від узбережжя.

о. Галіндез 4, 2006/07, S 65°14'53.8'', W 64°14'43.1'', місцезростання *D. antarctica*. Дослідна площадка локалізована на схилі Вузл-Хіл, під г. Анни з південно-західною експозицією, нахилом 5°, 41 м н.р.м., на відстані 200-250 м від узбережжя, на відстані 30 м наявне гніздо *C. maccormiki*.

о. Галіндез 5, 2007/08, S 65°14,880', W 64°14,556', місцезростання *D. antarctica*. Дослідна площадка розташована в північно-східній частині острова на верхівці каменистого схилу північної експозиції з нахилом 10-15°, 10 м н.р.м., на відстані 8 м від узбережжя та 1 м від стрімкого урвища.

о. Галіндез 6, 2007/08, S 65°14.856', W 64°14.448', місцезростання *D. antarctica*. Дослідна площадка (1 м²) локалізована в північно-східній частині острова, на верхівці гірського схилу північно-східної експозиції з нахилом 5°, 10 м н.р.м., на відстані 8 м від узбережжя та 1 м від крутої скелі.

о. Скуа, Локус А, 2006/07, 2007/08, S 65°15.302', W 64°16.486', місцезростання *C. quitensis* та *D. antarctica*. Дослідна площадка (9 м²) розташована у верхній частині схилу північно-західної експозиції з нахилом 6°, 6 м н.р.м., 4 м від крутого схилу висотою 8 м на відстані 10 м від узбережжя. Локус *C. quitensis*

розтягнутий 8 м з півночі на південь та 3 м з заходу на схід. На відстані 50 м на північний-схід наявне гніздо *C. maccormiki*.

о. Скуа, Локус В, 2006/07, S 65°15'18.0'', W 64°16'27.9'', місцезростання *C. quitensis* та *D. antarctica*. Дослідна площадка локалізована на північний-схід від колонії А, що експонована на північний-захід з нахилом 15°, 6 м н.р.м., на відстані 5-10 м від узбережжя.

о. Скуа, Локус С, 2006/07, S 65°15'18.1'', W 64°15'29.0'', місцезростання *C. quitensis* та *D. antarctica*. Дослідна площадка (1 м²) розташована в середній частині скелястого схилу північно-західної експозиції, з нахилом 15° в тріщині, на відстані 5 м на північ від локусу В, 7 м н.р.м., на відстані 30 м від нього знаходиться гніздо *C. maccormiki*.

Таблиця 5.16

Загальне проективне покриття та проективне покриття окремих видів судинних рослин на дослідних площадках

Дослідна площадка	Покриття, %	Покриття <i>D. antarctica</i> , %	Покриття <i>C. quitensis</i> , %
Галіндез 1	1-40	1	1
Галіндез 2	46	1	-
Галіндез 3	15	7	-
Галіндез 4	40	10	-
Галіндез 5	100	15	-
Галіндез 6	80	10	-
Скуа, Локус А	10	2	2
Скуа, Локус В	40	3	2
Скуа, Локус С	45	2	3

Як стає зрозуміло з аналізу екологічного оточення, угруповання судинних рослин наразі сконцентровані в прибережних територіях, переважно на схилах північної чи північно-західної експозиції та займають підвищені схили. Таке розташування сприяє накопиченню органічної речовини на покладах черепашок лімпетів, нанесених *Larus dominicanus*, та розвитку ґрунтів. Тільки площадка Галіндез 4 представляла собою внутрішньо-острівну популяцію *D. antarctica*.

Проективне покриття угруповань варіює від 1 до 100% (дуже локально) та залежить від умов росту. Майже скрізь в місцях поширення обох видів судинних рослин зустрічаються скельні виходи, площа яких визначає загальне покриття угруповання. В табл. 5.16 проективне покриття наведено для всіх досліджених площадок, на яких зазвичай лише певна частина території вкрита рослинністю. Тільки в випадку площадки Галіндез 5 у сезоні 2007/08 рр. угруповання утворене одним фрагментом, яке оточують скелі. Отже, вся територія угруповання обмежується одним фрагментом. Проективне покриття *D. antarctica* зазвичай не перевищувало 15%.

Таблиця 5.17

Щільність та різноманіття різних видів мохоподібних в асоціації з *D. antarctica* та *C. quitensis* в районі архіпелагу Аргентинські острови

Площадка	Індивідуальне покриття, %				
	1	2	3	4	5
Галіндез 1	25-50	1-5	-	-	-
Галіндез 2	25-40	-	-	-	-
Галіндез 3	25-40	25	-	-	1-5
Галіндез 4	10-25	-	25-50	-	-
Галіндез 5	50-90	1	-	-	-
Галіндез 6	25	-	-	-	-
Скуа, Колонія А	15	-	-	-	-
Скуа, Колонія В	25-70	-	-	-	-
Скуа, Колонія С	40	1	-	-	-

Примітки: 1 – *Sanionia georgicouncinata* (Müll. Hal.) Ochyra, 2 – *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb, 3 – *Polytrichum strictum* Brid., 4 – *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., 5 – *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm.

C. quitensis, загалом, є мінорним компонентом угруповань, індивідуальне покриття якого не перевищує 2%, хоча локально на ділянках, які не перевищують 1 м², він може зростати компактними групами. Різноманіття мохів демонструє, що судинні рослини зростають як домішка до субформації килимкових мохів (Smith & Corner, 1973): значну частину проективного покриття в них утворює *Sanionia georgicouncinata* (Mull.Hal.) Ochyra (= *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst.), (табл. 5.16).

5.2.4. Віковий спектр рослин *D. antarctica* та *C. quitensis* о. Галіндез

Дані щодо вікового спектру рослин *D. antarctica* та *C. quitensis* представлені в табл. 5.18 та 5. 19 відповідно.

Таблиця 5.18

Віковий спектр *C. quitensis* району архіпелагу Аргентинські острови

Площадка	Загальна кількість куртин	Прегенеративні особини, %	Генеративні особини, %	Мертві особини, %
Галіндез 1, 2006/07 рр.	22	27	68	5
Галіндез 1, 2007/08 рр.	72	50	46	4
Скуа, Колонія А	138	12	85	3
Скуа, Колонія В	148	15	85	0
Скуа, Колонія С	50	20	78	2

Дані в таблиці 5.18-5.19 показують порівняно високий відсоток прегенеративних стадій в популяціях обох видів судинних рослин, що свідчить про сприятливі сезони для розвитку рослин. Прегенеративні особини були сконцентровані, головним чином, на периферії ділянок, вкритих зрілими куртинами.

Таблиця 5.19

**Віковий спектр *D. antarctica* з дослідних площадок району архіпелагу
Аргентинські острови**

Площадка, роки	Загальна кількість куртин	Прегенеративні особини, %	Генеративні особини, %	Мертві особини, %
Галіндез 1, 2007/08	164	15	80	5
Галіндез 2, 2006/07	30	30	67	3
Галіндез 2, 2007/08	33	24	67	9
Галіндез 3, 2006/07	1078	25	45	30
Галіндез 3, 2007/08	1081	20	45	35
Галіндез 4, 2006/07	148	30	60	10
Галіндез 5, 2007/08	164	20	75	5
Галіндез 6, 2007/08	114	20	70	10
Скуа, локус А 2007/08	164	20	80	5

5.3. Формування ґрунтів в районі поширення *D. antarctica* та пов'язаних з нею рослинних угруповань

Результати аналізу свідчать про суттєві відмінності ґрунтів та процесів ґрунтоутворення між регіоном оази Поїнт Томас, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови та району архіпелагу Аргентинські острови.

5.3.1. Типи та морфологія ґрунтів оази Поїнт Томас та району архіпелагу Аргентинські острови

Зокрема, зразки ґрунту були дуже різними морфологічно. Зразки оази Поїнт Томас були темнішими та їх механічні властивості були подібними до мінеральних ґрунтів. Ці ґрунти мали два горизонти: верхній - коричневий та нижній – був визначений як зона взаємодії з материнською породою або мерзлотою (зона, що виникла внаслідок морозу ерозії). Відповідно до таксономії ґрунтів USDA, цей тип ґрунту може бути визначений як гелісоль (Gelisol). Такі ґрунти вже фіксувалися у цьому районі іншими дослідниками (Zarzycki, 1993). Зразки з острова Галіндез і острова Великий Ялур (№ 12) та мису Расмуссен являли собою суміші органічної речовини рослинного походження, що нагадували неповністю сформований торф, змішаний з дрібними порціями породи. Ще чотири зразки з Аргентинських островів склалися виключно з органічної речовини, представленої коричневими, частково розкладеними органічними залишками. Таким чином, згідно із систематикою USDA, ґрунти району архіпелагу Аргентинські острови можуть бути пов'язані з найбільш органічно багатим типом Gelisols - Histels (Histosols відповідно до систем FAO, Beyer et al., 1995).

На основі зразків відібраних в сезон 2014 р. на острові Галіндез ми більш детально дослідили морфологічні особливості ґрунтів з-під популяцій *D. antarctica* з району архіпелагу Аргентинські острови (рис. 5.7 - 5.8).

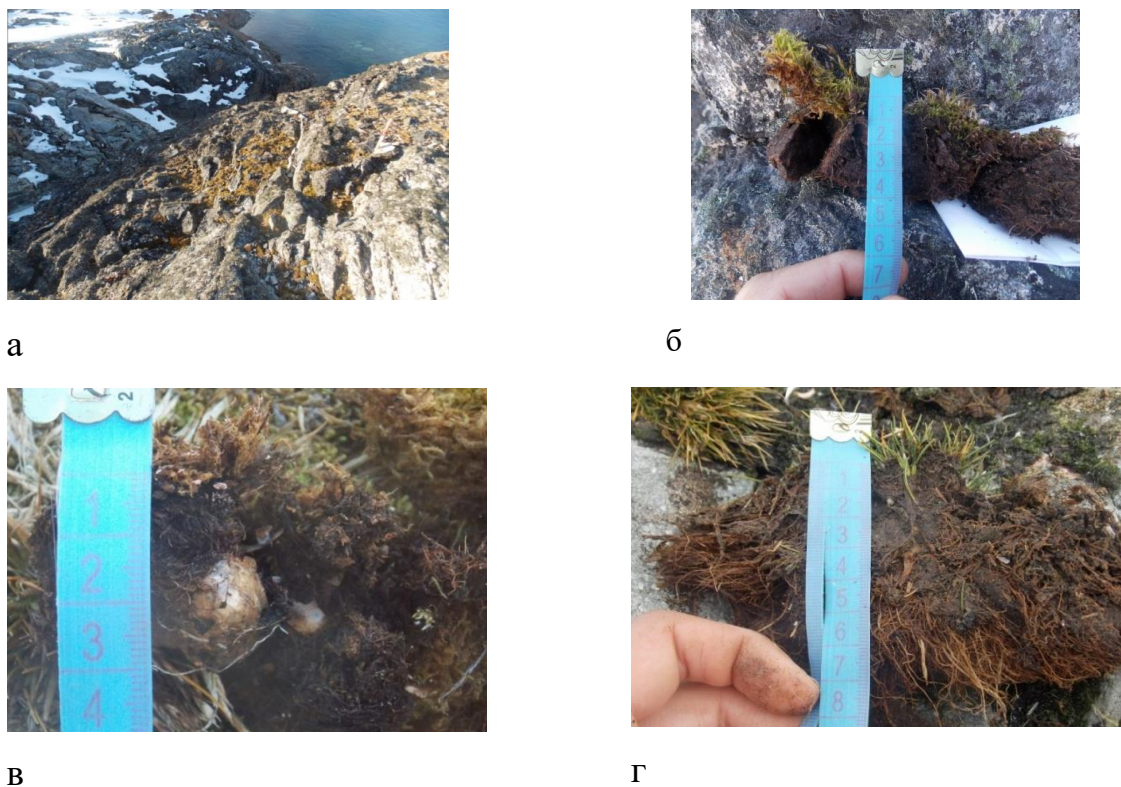


Рис. 5.7. Вибрані місця дослідження та профілі ґрунтів в районі популяцій *D. antarctica* острова Галіндез, а та б: місце проби D11 на Кладбищенській гряді як типовий локус формування лептосолі під угрупованням *Sanionia – D. antarctica* (ліворуч) показує ґрунтовий профіль лептосолі справа, в: місце проби D6, що показує профіль лептосолі під угрупованням *Sanionia-D. antarctica* на хребті Розточчя з відкладеннями мушель молюсків-лімпетів, г: місце проби D3 на Пінгвін Поїнт з орнітогенним лептосолем під популяцією *D. antarctica*

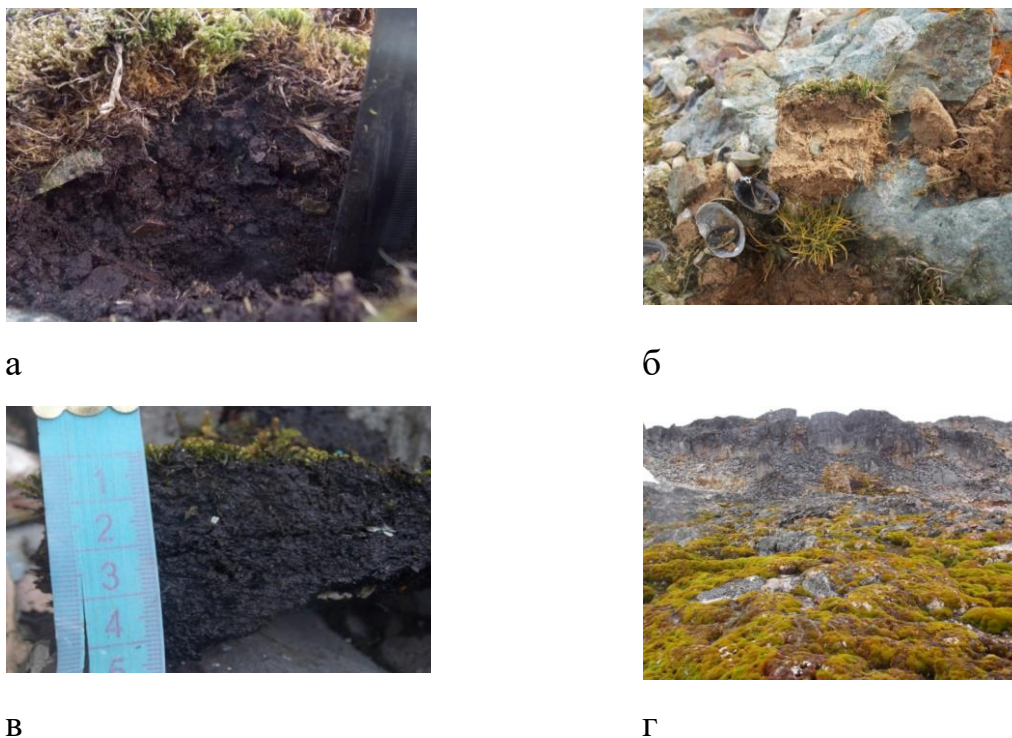


Рис. 5.8. Вибрані місця дослідження та профілі ґрунтів з острова Галіндез: а ґрунт з місцезростання популяції D8 на крутій прибережній скелі (ліворуч) – приклад еволюцію гістичних лептосолів (праворуч), б: ґрунт з місцезростання популяції D4 на Пінгвін Поїнт – приклад ортіогенних лептосолів, в: місце проби D7 біля дизельної станції – приклад глею, г - місце проби D12 – приклад (ліворуч) мохового банку, сформованого *Polytrichum-Chorisodontium* у моховій Долині

5.3.2. Хімічні характеристики ґрунту

Проаналізовані зразки різних типів ґрунту неоднорідні щодо вмісту рН та вмісту біогенних елементів, що зумовлено двома різними типами джерел органічної речовини у ґрунтах: зоо- та фітогенним (Авакумов et al., 2015b). Загалом, рН ґрунту змінювалася від 3,60 до 6,85, тобто в межах мінеральних та органогенних ґрунтів. Але на 5 ділянках у оазисі Поїнт Томас рН була майже нейтральною або злегка кислою, і лише на 1 ділянці (схили № 4, Уплас) вона була

сильно кислою. Ґрунти з району архіпелагу Аргентинські острови були в основному сильно кислими, і тільки на острові Галіндез і мисі Расмуссен рН була близька до нейтральної (табл. 5.20). Це підкислення подібне до того, що спостерігали Власов та співавт. (2005) у випадку формування ґрунту під мохוליщайниковими угрупованнями та може вказувати на загальний напрямок процесів ґрунтоутворення в Морській Антарктиці. В цілому, наш аналіз показує в основному кислотне розкладання в ґрунтах на Аргентинських островах і менш агресивне середовище в випадку оази Поїнт Томас. Тим не менш, аналіз проективного покриття в районі архіпелагу Аргентинські острови та на острові Кінг-Джордж) не показав жодного зв'язку між розвитком рослинності та рН ґрунту.

Ми виявили суттєві відмінності в загальному вмісті біогенної речовини між ґрунтами з двох районів Морської Антарктики, відокремлених один від одного великою відстанню. Біогенний вміст у ґрунтах з району архіпелагу Аргентинські острови був у 10-100 разів вищим, ніж у випадку оази Поїнт Томас.

Вимірювані величини були нехарактерними для мінеральних ґрунтів. Вміст вуглецю та азоту в зразках з району архіпелагу Аргентинські острови був відносно високим, імовірно через включення відмерлих кущів *D. antarctica*, багатих на С і N (Fabiszewski & Wojtun, 2000; Juchnowicz-Bierbasz & Rakusa-Suszczewski, 2002; Abakumov et al., 2009). Вміст фосфору був наближеним до такого з гуано птахів та вегетативних частин рослин.

Вміст біогенів та рН ґрунтів дослідних ділянок із зон з різним ступенем антропогенного навантаження та ділянок моделювання впливу різних природних факторів в умовах оази Поїнт Томас, острів Кінг-Джордж, Морська Антарктика.

Таблиця 5.20

**Вміст азоту, фосфору, вуглецю та обмінна кислотність (рН_{KCl})
грунтоподібних субстратів ділянок з різним надходженням органічних
речовин рослинного та тваринного походження в оазі Поїнт Томас і в районі
архіпелагу Аргентинські острови**

Ділянка, №	Характеристика місцезростання	N,%	P,%	C,%	рН _{KCl}
Оаза Поїнт Томас					
1.	S 4 м відстані до прісного озера Вуйка 62°09.480', W у скельній западині, ЗПП*: 63%, 58°27.953' <i>D. antarctica</i> 30%, <i>C. quitensis</i> 3%, мозаїчне надходження гуано від птахів, можлива акумуляція рослинної органіки в скельній западині	0,13	0,72	1,64	5,7
2.	S Між паливною цистерною та 62°09.366', W прісноводним озером на скельному 58°28.757' схилі; ЗПП: 58%, <i>D. antarctica</i> 5%, <i>C. quitensis</i> 3%, мозаїчне надходження гуано від птахів	0,05	0,32	0,30	5,2
3.	Район Ракуса Поїнт, під S 62°09.734', торф'янистою куртиною в тріщині W 58°27.611 скелі, ЗПП: 80%, <i>D. antarctica</i> 25%, <i>C. quitensis</i> 25%, мозаїчне надходження гуано від птахів можливий змив органіки з прилеглих ділянок	0,06	0,1	0,10	5,8

4. S 62°10.161', W 58°27.893'	Район периферії льодовика Еколоджи, на відстані приблизно 50 м від його краю, ЗПП: 56%, <i>D. antarctica</i> 3%, <i>C. quitensis</i> 3%, мозаїчне надходження гуано від птахів	0,04	0,22	0,22	5,8
5. S 62°09.735', W 58°28.253'	Район схилів Уплаз, на березі льодовикового струмка; ЗПП: 100%, <i>D. antarctica</i> 50%, <i>C. quitensis</i> 10%, мозаїчне надходження гуано від птахів. Можливе відкладання мулистій фракції з прилеглих ділянок внаслідок активності струмка	0,10	0,57	2,92	3,6
6. S 62°10.161', W 58°27.893'	Район периферії льодовика Еколоджи, пласка поверхня невеликого пагорба на північний схід від краю льодовика, що до 1979 р. була вкрита льодовиком; вегетація відсутня, надходження гуано може відбуватися лише заносом вітром чи спорадично від крячків <i>Sterna vittata</i> Gmelin	0,03	0,26	0,22	6,6

	Район архіпелагу Аргентинські острови				
7. о. Пігерман S 65°10.453', W 64°08.452'	ЗПП 60%: 50% лишайники, 5% мохи та 5% <i>D. antarctica</i> . Вище розташовані колонії <i>Pygoscelis parrua</i> та <i>P. adeli</i> частина гуано з яких може вимиватися на ділянку	3,16	0,86	29,6	3,90
8. о. Барселот, S 65°19.731', W 64°08.613'	ЗПП 50%: 30% мохоподібних, 20% <i>D. antarctica</i> . Острів відвідується <i>Phalacrocorax atriceps</i> та <i>Pygoscelis adeli</i>	2,80	0,93	16,6	3,90
9. мис Расмуссен, S 65°14.819', W 64°05.156'	ЗПП 40%: 30% мохоподібних, 10% <i>D. antarctica</i> .	4,69	8,75	8,98	6,85
10. о. Галінде з, Трав'яне плато, S 65°14.783', W 64°14.799'	ЗПП 25%: 10% мохоподібних та 15% <i>D. antarctica</i>	3,40	7,81	8,15	5,70
11. о. Ялур (найбільший), S 65°14.139', W 64°09.330'	ЗПП 45%: 25 мохоподібних та 20% <i>D. antarctica</i>	4,50	1,60	>30	3,80

12. о. Ялур (найбільший), S 65°14.039', W 64°09.761'	ЗПП 45%: 25 мохоподібних та 20% <i>D. antarctica</i> . The island is a habitat of <i>Phalacrocorax atriceps</i> and <i>Pygoscelis adeli</i>	3,13	9,75	10,2	4,60
Ґрунти України		0,05 - 0,29	0,06 - 0,16	<5,4 5	4-9
Пташиний слід	за (Корсун, 2005)	0,6- 1,5	0,5- 1,8	-	7,4
Торф	за (Корсун, 2005)	0,8- 3,3	0,05 - 0,60	2,9- 23	4- 6,8
суха речовина <i>D. antarctica</i> надземні пагони	за (Fabiszewski & Wojtun, 2000)	1,40 - 3,37	-	31,3 0- 41,9 8	-
суха речовина <i>C. quitensis</i> надземні пагони	за (Fabiszewski & Wojtun 2000)	1,47 - 1,98	-	33,1 7- 37,4 3	-

Примітка: ЗПП – загальне проективне покриття.

Вміст С і N у ґрунтах з оазы Поїнт Томас був близький до природних мінеральних ґрунтів (див., Juchnowicz-Bierbasz & Rakusa-Suszczewski, 2002). Виходячи з цих результатів, здається, що щільна рослинність в регіоні Поїнт Томас не зумовлює підвищений біогенний вміст у ґрунтах порівняно з районом архіпелагу Аргентинські острови. Варіація загального проективного покриття та проективного покриття судинних рослин істотно не впливають на основні біогенні рівні в Морській Антарктиці. Це говорить про те, що рослинні

угруповання не відповідають за вищезазначену різницю біогенного змісту ґрунтів. На підставі наявних даних про кількість птахів в обох регіонах, очікувані обсяги надходження орнітогенних органічних речовин повинні бути порівнювальними в обох регіонах. Крім того, слід зазначити, що в кожному з регіонів значення вмісту органіки різко варіюють. Основна причина полягає в тому, що ґрунтові екосистеми Морської Антарктики є відносно молодими, а їх буферні потужності – низькими, через тонкий та фрагментований ґрунтовий покрив. У таких умовах навіть невелика локальна зміна деяких екологічних факторів може приводити до дуже мозаїчної картини ґрунтового покриття. На мисі Расмуссен, острові Галіндез та на двох ділянках острова Ялур рН зразків ґрунту була вищою (ближче до нейтральних), ніж на інших трьох досліджених ділянках Аргентинських островів, так само як і темпи мінералізації органічної речовини та вмісту фосфору. Більш розвинені ґрунти з оази Поїнт Томас (ділянка № 4, схили Уплазу) мають як сильно кислу рН, так і найвищий рівень органічного вуглецю, тобто нижчі показники мінералізації органічної речовини.

Найкращою ілюстрацією джерела органічного матеріалу становлять ґрунти, що підлягали впливу птахів. Гуано відчутно впливає на якість ґрунту. Острів Галіндез має колонії пінгвінів, поверхня в межах яких вкрита ущільненим сухим шаром світло-коричневого гуано (з його характерним аміачним запахом) і галькою. Ці молоді ґрунти, як правило, багаті на вуглець (С), азот (N), фосфор (P) та інші біогенні елементи (тобто Са, К, Mg, Na), мають низькі співвідношення С/N та велику різницю рН. Вміст мікро- та макроелементів у них також дуже різноманітний (Smykla et al., 2015). Хімічні характеристики гуано зразка О представлені у табл. 5.21.

Таблиця 5.21

Хімічні характеристики різних типів ґрунтів острова Галіндез, району архіпелагу Аргентинські острови та зразків рослин з півострова Філдес (острів Кінг-Джордж)

Код зразка	C _{org.} (%)	C:N	pH _{H2O}	pH _{KCl}	Загальний вміст (%)		
					N	P ₂ O ₅	K ₂ O
Орнітогенні ґрунти							
O	22.3	6.5	7.0	-	3.45	11.3 8	0.43
D0, C1, 0-5 cm	41.63	12.5 3	7.05	-	3.32	-	-
D0, C2, 5-12 cm	16.85	4.46	6.23	-	3.77	-	-
Лептосолі та глеї							
D1	47.0	18.1	5.0	4.1	2.60	1.67	0.21
D2	27.0	10.5	6.3	5.5	2.57	0.98	0.14
D3	49.9	16.3	6.3	6.1	3.07	3.38	0.35
D4	10.6	8.9	7.6	7.5	1.19	8.33	0.16
D5	21.3	10.5	7.4	7.4	2.02	7.10	0.20
D6	41.9	21.1	6.7	6.6	1.99	3.18	0.16
D7	32.8	21.4	6.8	5.9	1.53	1.04	0.15
D8	41.2	14.0	5.2	4.8	2.94	2.77	0.32
D9	63.0	22.8	5.5	5.0	2.76	1.56	0.21
D10	44.6	17.8	6.7	6.7	2.50	2.38	0.32
D11	45.1	18.0	6.2	6.0	2.50	2.01	0.46
Гістосолі							
D12	67.0	27.7	4.2	3.4	2.42	0.42	0.07

Продовж. табл. 5.21

D13	51.7	22.6	6.1	5.7	2.29	1.45	0.32
D14	64.8	27.3	5.1	4.1	2.37	0.79	0.42
Зразки лишайників							
L1	32.2	20	-	-	1.62	0.18	0.53
L2	34.3	30	-	-	1.12	0.08	0.35
L3	33	7	-	-	0.82	0.09	0.24
Проби мохів							
M1	-	-	-	-	1.56	0.50	0.59
M2	-	-	-	-	1.16	0.12	0.08
M3	-	-	-	-	1.74	0.72	0.36
M4	-	-	-	-	1.34	0.53	1.93

Дані показують, що гуано характеризується підвищеним рівнем рН і загальним вмістом азоту, фосфору та калію. Ці характеристики гуано також впливають на ґрунт (Ornithic Soils, місце розташування D0, табл. 4.17, що показує підвищений рН (7,05 у верхньому і 6,23 у нижньому горизонті), а також органічні речовини, високо збагачені азотом, що походить з гуано. У таких ґрунтах вміст N і C знижується зі співставними показниками, оскільки значення C/N не змінюються з часом, а вміст фосфору зростає. Висока концентрація фосфору є гарним показником орнітогенного притоку органіки до ґрунту, особливо в районах, де наразі такі колонії відсутні (Smykla et al., 2015).

Лептосолі та глейсолі характеризуються більш кислими значеннями рН у порівнянні з орнітогенними ґрунтами через накопичення достатньої кількості органічних залишків рослини у верхній частині ґрунту. Відносно високий вміст вуглецю та азоту в досліджених ґрунтах узгоджується з попередніми публікаціями (Fabiszewski & Wojtuń, 2000, Juchnowicz-Bierbasz & Rakusa-Suszczewski, 2002; Корсун, 2005; Parnikoza et al. 2011a). У той же час, деякі лептосолі з Чієрва Поїнт, які утворилися під килимом *Sanionia sp.* містили 12,2% загального вуглецю (Haus et al., 2015), що відповідає найбільшій лептосолям з

острова Галіндез з нашого дослідження (табл. 5.20). Хоча вміст N (0.88%) та P (0.49%) був порівнювальним з дослідженими нами зразками з острова Галіндез.

Ґрунти, збагачені органічною речовиною, яка походить з гуано, демонструють нижчі співвідношення C/N (в середньому 8-10) у порівнянні з лептосолями та глейсолями (9-21). Відмінності у вмісті N, а також співвідношення C/N були значними для наступних порівняних пар: гістосолі - лептосолі, лишайники/мохи - орнітогенні ґрунти та гістосолі - орнітогенні ґрунти ($p < 0,04$, $p < 0,03$, $p < 0,01$, відповідно).

Накопичення гуано також впливає на вміст фосфору; це було виявлено як для поточних орнітогенних ґрунтів, так і для посторнітогенних місць. Усі ґрунти, на яких впливає геохімічний вплив птахів, свідчать про збільшення концентрації фосфору, що відповідає попереднім публікаціям (Smykla et al., 2015). Що стосується K, то його концентрація збільшувалася пропорційно нагромадженню залишків рослини внаслідок біологічного накопичення (табл. 5.21).

Гістосолі демонструють значення рН від 4 до 6, низький вміст фосфору і високий вміст органічної речовини. Це пов'язано з рослинним походженням органічної речовини цих ґрунтів. Це також приводить до підвищення співвідношення C/N (в середньому 22-27), а також зниження рН (3-6) у порівнянні з іншими ґрунтами. Існує значна різниця між гістосолями та орнітогенними ґрунтами у вмісті органічного вуглецю ($p < 0,04$). Ми не виявили статистичних відмінностей вмісту вуглецю між гістосолями та лептосолями. Низьке надходження органічної речовини тваринного походження в гістосолі свідчить про низький вміст фосфору. Існувала суттєва різниця між гістосолями та іншими ґрунтами у вмісті фосфору ($p < 0,03$), але не між гістосолями та залишками рослин, лишайників та мохоподібних ($p > 0,05$). Для порівняння, зразок гістосолю з Чієрва Поїнт (більш північне розташування в Морській Антарктиці) з-під угруповання *Polytrichum strictum* мав порівнювальний вміст C (31,8%) і P (0,30%), але нижчий вміст N (0,72%) (Haus et al., 2015).

5.3.3. Взаємозв'язок морфології та хімізму ґрунтів з рослинністю чи впливом тварин

Локальне різноманіття та класифікація ґрунтів є окремим завданням антарктичного ґрунтознавства. Усі досліджені ґрунти відносяться до кріосолей відповідно до WRB. Ґрунти, що утворюються з масивної кристалічної породи, також можуть бути класифіковані як лептосоли (ґрунти з обмеженням для росту коренів і тонкого шару ґрунту), глейсоли (ґрунти з наявністю редоксиморфозних ознак) і навіть гітосоли в місцях, де товсті шари сировини гумусового матеріалу накопичуються в невеликих депресіях ландшафту. Класифікатор гістичні (Histic) також може використовуватися для інших ґрунтів із накопиченням сирого гумусу. Наприклад, деякі гістичні лептосоли утворюються в умовах надмірної вологості.

Колонії пінгвінів займають прибережні частини острова Галіндез: Марина Поїнт, Пінгвін Поїнт та Пігеон Поїнт, де утворилися орнітогенні ґрунти (тобто ґрунти з ознаками накопичення гуано). Спочатку орнітогенні ґрунти утворюються як гуановмісні лептосоли, що мають верхній горизонт свіжої органічної речовини з відносно великими співвідношеннями C/N і нижній горизонт з меншим співвідношенням C/N. Ми проаналізували три зразки орнітогенних ґрунтів. Свіжий поверхневий зразок (O) був темно-коричневий з дуже липкою та жирною консистенцією. Ми також проаналізували два горизонти на периферії колонії пінгвінів на Марина Поїнт: верхній C1 (0-5 см) і нижчий C2 (5-12 см). Угруповання нітрофільних водоростей *Prasiola crispa* пов'язані з околицями нинішніх і колишніх колоній пінгвінів і місць локального притоку гуано. Коли концентрація токсичного вмісту вуглецю та нітратів зменшується, інші види рослинності колонізують післяорнітогенні ґрунти. Орнітогенні ґрунти поширені в Морській Антарктиці в результаті діяльності морських птахів, яка, здається, уздовж західного узбережжя Антарктичного півострова (за винятком острова Олександра) не обмежується якоюсь широтою, а орнітогенні ґрунти є звичайними

від району бухти Хоуп ($63^{\circ}23,824' S$, $56^{\circ}59,923' W$) до бухти Маргарити ($68^{\circ}17,423' S$, $67^{\circ}8,457' W$) (Haus et al., 2015).

Інші ґрунти (за межами колоній пінгвінів) представлені, головним чином, лептосолями (ґрунти з погано диференційованими профілями) товщиною менше 10 см та початковими етапами гуміфікації на схилах та вершинах скельних гребенів (рис. 5.7а-б). Цей тип ґрунту найбільш поширений на острові Галіндез та інших островах архіпелагу і, ймовірно, досягає 400 м н.р.м. у континентальних оазах (Parnikoza et al. 2011a; Рошаль та ін., 2013). У таких умовах, як і в умовах району архіпелагу Аргентинські острови, ці ґрунти мають верхній органічний шар товщиною близько 2,0-3,5 см, та органо-мінеральний покрив з високим вмістом залишків лишайників та інших рослин та черепашок *Nacella* sp. Надходження гуано в такі ґрунти обмежено, тому ці лептосоли можна охарактеризувати як орнітогенні, наприклад, у місці розташування популяції D3 (рис. 5.7г).

З точки зору товщини профілю, більш розвинені ґрунти сформувалися в районі дослідних площадок D4 і D8 через більшу товщину підстилаючої сипкої кристалічної основи (до 19 см) (рис. 5.8 а-б). Ці ґрунти, за даними WRB, також можна класифікувати як лептосоли. Угрупування *D. antarctica* тут викликають інтенсивне накопичення гумусу (Vlasov et al., 2005; Abakimov 2010a,b), що також приводить до утворення гуміфікованих лептосолів (площадка D8) з помітним шаром залишків органічних речовин, з яким межує наступний шар з більш гуміфікованою органічною речовиною (див. Gajdošová et al., 2003). Деякі з ґрунтів містять частково розкладене гуано, що лежить вище шару рослинних решток. Ці ґрунти позначаються як орнітогенні лептосоли (рис. 5.8б).

В умовах низької слабкого дренажу утворюються глейсоли. Ми знайшли типовий глейсоль у випадку популяції D7 (рис. 5.8в). Глеєфікація та редоксиморфізм означають зменшення кількості іонів заліза в умовах дефіциту кисню. Перезволожені умови та ґрунти з редоксиморфними особливостями, знайдені в усіх регіонах Морської Антарктики, хоча редоксиморфні особливості не достатньо виражені в складі більшості з них (Haus et al., 2015).

Накопичення типового торфу відбувається під угрупуваннями, в яких

переважають мохи *Polytrichum strictum* та *Chorisodontium aciphyllum* (рис. 5.8г). Шар торфу в таких місцях може досягати товщини до 50 см, але частіше від 15 до 40 см. Він складається зі стратифікованих залишків мохоподібних, які демонструють поступове зростання ступеня розкладання речовин із зростанням глибини. Ці ґрунти відповідають гістосолям (Histosols) у класифікації ґрунтів WRB.

Лептосолі характерні для ділянок угруповання килимових мохів *Sanionia* з *Deschampsia antarctica*, тоді як угруповання *Polytrichum-Chorisodontium* беруть участь в формуванні гістосолів. Гістосолі створюють місця існування низці наземних безхребетних (Trokhymets et al., 2014). Крім того, південний полярний скуа (*Stercorarius maccormicki*) використовує торф'яники – зони формування гістосолів, для будівництва гнізда. Згідно з Haus та ін. (2015), ґрунти інших досліджених районів Морської Антарктики: затоки Хоуп, Чієрва Поїнт, бухти Артура та бухти Маргарити, як і Аргентинські острови, як правило, мають тонкі лептосолі, утворені на неглибоких чи еродованих, внаслідок дії морозу, скелях. Більші зони глибших і більш розвинених ґрунтів зустрічаються на гляціофлювіальних рівнинах, в умовах ступінчатого рельєфу, торф'яних знижень, морен, підвищених пляжів та ін. Проте, ґрунти в цих місцях, як правило, мають слабкий зв'язок з рослинністю (Haus et al., 2015).

5.3.4. Вміст мікроелементів та важких металів

Дослідні ділянки оазису Поїнт Томас характеризувалися нижчим вмістом заліза та важких металів (табл. 5.22), ніж такі з району архіпелагу Аргентинські острови (табл. 5.23). Це, імовірно, пов'язано з меншими профілями ґрунтів у випадку останнього регіону та ефектом концентрування мікроелементів та важких металів.

Таблиця 5.22

Вміст мікроелементів та важких металів в аналізованих зразках з дослідних ділянок з зон з різним ступенем антропогенного навантаження та ділянок моделювання впливу різних природних факторів

№ п/п точки відбору	Кислоторозчинна форма, мг/кг ґрунту в оазі Поїнт Томас по центру						
	Cu	Zn	Fe	Mn	Pb	Cd	Ni
Територія, яка не зазнає прямого антропогенного чи техногенного навантаження							
1	37,2	60,6	242,4	5,6	24,2	1,1	4,3
2	27,2	5,5	30	2,2	5,6	0,5	3,5
3	34,1	19,2	186,7	3,9	6,6	0,3	3,1
4	39,1	9,1	185,0	16,6	2,7	0,4	5,3
5	58,0	10,7	212,2	53,7	3,7	0,5	5,3
6	49,2	19,5	346,3	10,4	7,1	0,3	7,6

Ділянка моделювання впливів природних факторів							
Контроль ба	49,2	19,5	346,3	10,4	7,1	0,3	7,6
Морська вода, бв	45,1	45,4	257,0	10,1	10,9	0,6	9,3
Розчин гуано, бв	51,5	25,3	216,1	16,7	9,4	0,6	10,3
Територія з неконтрольованим інтенсивним антропогенним, техногенним навантаженням							
7	37,6	36,2	186,7	44,1	561,6	0,6	7,0
8	28,0	91,5	347,4	18,9	160,3	0,5	4,2

Вміст основних мікроелементів (табл. 5.23) відрізнявся в ґрунтах різних дослідних точках острова Галіндез. Попередні дослідження (Корсун, 2005; Парнікоза та ін., 2007) показали високий рівень вмісту заліза в в ґрунтах з різних точок району архіпелагу Аргентинські острови. Рівень заліза також був високим у досліджених ґрунтах з о. Галіндез.

У більшості досліджених зразків рівень марганцю був високим, за винятком зразків з дослідних площадок D4 і D5 (з рівним вмістом заліза), що можна пояснити відмінностями вмісту Mn і Fe у материнських породах. Деяке додаткове накопичення можливо з гуано (Andreev et al., 2004).

Таблиця 5.23

Загальний вміст мікроелементів різних типів ґрунту, морської води та компонентів рослинності острова Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови (мг/кг)

Код зразка	Важкі метали, мг/кг						
	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Mn	Fe
O	122.5	215. 5	26.3	3.2	7.2	20.6	863.3
D1	43.9	50.8	63.8	0.7	1.6	54.3	13242.5
D2	192.5	616. 5	1760. 0	29.8	11.4	252.5	15685.0
D3	49.2	101. 4	9.5	12.7	2.4	49.9	69.3
D4	0.2	0.4	5.8	0.6	2.2	0.6	4.5
D5	0.3	0.5	5.5	1.0	2.5	1.0	5.5
D6	0.2	8.0	4.8	10.1	4.4	36.2	3.8
D7	1856. 3	667. 1	741.3	20.9	12.2	77.1	18623.8
D8	70.0	52.2	12.4	2.0	2.2	90.0	12197.5
D9	30.5	53.2	6.9	2.8	3.0	76.3	25.8
D10	52.9	105. 1	49.6	1.3	3.6	123.4	11841.3
D11	18.0	55.4	6.3	2.8	1.5	104.3	14857.5
D12	5.4	19.9	7.6	0.3	1.8	42.9	2886.2
D13	20.7	104. 1	8.5	2.6	3.1	495.0	10052.5
D14	13.0	14.5	3.1	0.5	2.1	29.3	66.6

Продовж. табл. 5.23

Морська вода	0.04	0.08	0.79	0.15	0.51	-	0.85
Літоральна зона	1.8	4.6	3.7	0.1	-	-	-
M1	3.5	12.9	2.1	0.2	2.1	12.8	321.0
M2	2.5	16.0	2.1	0.3	1.1	40.8	5702.5
M3	4.7	13.8	1.1	0.3	3.5	15.2	3472.5
M4	5.5	10.0	1.3	0.2	4.7	14.0	1337.3

Значно вищі рівні Ni і Cd були виявлені у зразках D2 та D7, які знаходяться в безпосередній близькості від станції “Академік Вернадський” та можуть бути забруднені. Проте високі концентрації Cd, що дорівнюють, імовірно, забрудненим зразкам D2, раніше також спостерігали на острові Великий Ялур, що немає суттєвого антропогенного впливу. Вміст Cd у ґрунтах всіх інших вивчених локусів на о. Галіндез був порівнянний з ґрунтами без антропогенного впливу з району архіпелагу Аргентинські острови, які раніше вивчалися (Parnikoza et al., 2007). Згідно з даними Недогібченко та співавт. (2013), вміст Cd у базовій породі 0,1-0,3 мг/кг, а в поверхневих відкладах на схилах Вузл Хіл (о. Галіндез) змінюється в діапазоні 0,04-33,3 мг/кг.

Вміст Cu, Pb та Zn, так само як і Fe та частково Mn, є низьким у зразках з популяцій D4, D5 та D6, які представляють більш-менш непорушені ґрунти. Інші зразки (за винятком, імовірно, забруднених D2 та D7) продемонстрували середні кількості цих елементів, які можуть бути спричинені забрудненням станції. Вміст Cu, Pb та Zn був високим у гуано, яке також багате залізом.

Що стосується Cu, то надходження з базової породи цілком можливе. Попередні дослідження показали більш високі концентрації Cu в ряді випадково вибраних місць на Аргентинських островах у порівнянні з забрудненими територіями на острові Галіндез (Parnikoza et al., 2007). За даними Недогібченко

та співавт. (2013), вміст Cu у поверхневих родовищах у схилах г. Вузл Хіл становить від 1,9 до 28,3 мг/кг. Низький і середній вміст Zn і Pb від острова Галіндез був порівняний з даними, отриманими раніше випадково вибраними місцями регіону (Parnikoza et al., 2007). За словами Недогібченко та співавт. (2013 р.) Вміст Zn та Pb у поверхневих родовищах схилів Вузл Хіл коливався між 2.4-262.1 та 2.4-10.6 мг/кг відповідно. В цілому, ґрунти острова Галіндез мають вищий вміст мікроелементів та важких металів порівняно з оазою Поїнт Томас.

Різниця між цими місцями формування ґрунту обумовлена впливом тонкого розпушеного ґрунтового профілю на острові Галіндез у порівнянні з ділянками Поїнт Томас, тоді як обсяги антропогенного впливу станції порівнювальна в обох місцях. Високий вміст Cu, Zn, Mn та Fe в гістосолях (D12, D13), ймовірно, викликаний переходом цих елементів з мохоподібних. За словами Zhovinsky та співавт. (2014), мохи, як видається, сприяють великій кількості мобільної форми Fe (44,4%), оскільки цей елемент є необхідним для їх нормального росту.

Як зазначав Р. Баргаглі (Bargagli, 2005), мобільність мікроелементів та інших забруднювачів у ґрунтах зменшується в присутності органічного матеріалу та глини. В антарктичних ґрунтах з відносно низьким вмістом органічних речовин, розчинні та нерозчинні хімікати рухаються дуже повільно через низький вміст вологи, тому міграція забруднюючих речовин з фрагментів розсипаного сміття та будівель незначна. Аналізи морської води та ґрунтів з прибережної зони показали незначне накопичення мікроелементів з морських спреїв. Різниця між цими місцями ґрунту обумовлена впливом тонкого розпушеного ґрунтового профілю на острів Галіндез у порівнянні з точками Томаса, тоді як діяльність станції однакова в обох місцях (Корсун та ін., 2008; Parnikoza et al., 2010). Високий вміст Cu, Zn, Mn та Fe в гістосолях (D12, D13), ймовірно, викликаний накопиченням цих елементів з моху. За даними Zhovinski et al. (2014), мохи, як видається, сприяють великій кількості мобільної форми Fe (44,4%), оскільки цей елемент є необхідним для їх нормального росту. Як зазначав Баргаглі (2005), мобільність мікроелементів та інших забруднювачів у ґрунтах зменшується в присутності органічного матеріалу та глини. В антарктичних ґрунтах з відносно низькими

вмістом органічних речовин, розчинні та нерозчинні хімічні речовини рухаються дуже повільно через низький вміст вологи, тому міграція забруднюючих речовин з розбитих акумуляторів, розсипаного сміття та будівель незначна. Аналізи морської води та ґрунтів з прибережної зони показали, що накопичення мікроелементів з морського спрею незначне.

5.3.5. Мікробіологічна характеристика ґрунтів

Загальна кількість бактерій у досліджених зразках ґрунту коливалася від 3,95 до 0,22 млрд. на 1 г ґрунту. Найбільшу поширеність мікроорганізмів було виявлено в орнітогенних ґрунтах (D0), тоді як в інших зразках це значення було на порядок нижче (табл. 5.24). Ці дані добре узгоджуються з попередніми результатами інших регіонів Антарктики (Abakumov, 2010; Smykla et al., 2015). Загальна кількість бактерій в орнітогенних ґрунтах (D0) була порівняна з рівнями, отриманими для раніше досліджених зразків зональних ґрунтів помірних широт, тоді як у лептосолі, вони були на порядок нижчими, ніж у помірних регіонах.

Багато дослідників стверджують, що малі форми бактерій (нанобактерії, розмір яких зазвичай не перевищує 200 нм) краще витримують екстремальні умови. Такі клітини виявляються прямими мікроскопічними методами (Duda, 2012; Lysak et al., 2010).

У всіх досліджених зразках виявлено малі форми бактерій, що проходять через мембранні фільтри з розміром пор 200 нм. Кількість таких нанобактерій коливається від 0,13 до 0,002 млрд. клітин на 1 г ґрунту. Вони склали від 0,6 до 10% загальної кількості бактерій, що було набагато нижчим, ніж раніше повідомлялося з примітивних органо-мінеральних ґрунтів Східної Антарктиди, де в деяких горизонтах частка нанобактерій досягала 70-80% (Kudinova, 2015).

Таблиця 5.24

Мікробіологічні характеристики проб ґрунту з островів Галіндез і Вінтер

Код зразка	Загальна кількість бактерій, млрд. клітин на 1 г ґрунту	Відфільтровані форми бактерій (ВФБ)		Кількість гетеротрофних бактерій, млн. ККФ на 1 г ґрунту
		Кількість мільярдів клітин на 1 г ґрунту	Частка ВФБ у загальній кількості бактерій (%)	
D0	3.950 ± 0.806	0.134 ± 0.025	3.4	22.800 ± 6.840
V1	0.946 ± 0.283	0.016 ± 0.005	1.7	2.850 ± 0.855
V2	0.747 ± 0.261	0.013 ± 0.004	1.7	1.500 ± 0.500
V4	0.597 ± 0.178	0.060 ± 0.04	10.2	9.810 ± 1.962
V5	0.495 ± 0.198	0.040 ± 0.017	8.2	0.076 ± 0.008
V6	0.223 ± 0.093	0.013 ± 0.004	6.0	46.500 ± 6.975
V7	0.324 ± 0.130	0.002 ± 0.0008	0.6	0.129 ± 0.026

Наші результати узгоджуються з попередніми звітами від "нормальних" зональних ґрунтів, де частка нанобактерій не перевищувала 5-7% (Lysak et al., 2010; 2014). Кількість гетеротрофних бактерій у досліджених ґрунтових зразках варіювала від 0,07 до 46,50 млн. ККФ на 1 г ґрунту. Орнітогенні ґрунти показали найбільшу кількість гетеротрофних бактерій, що вказує на їх роль у розкладанні зоогенних матеріалів.

РОЗДІЛ 6.

ОСОБЛИВОСТІ ВПЛИВУ ПТАХІВ НА *D. ANTARCTICA* ТА ПОВ'ЯЗАНІ З НЕЮ
НАЗЕМНІ РОСЛИННІ УГРУПОВАННЯ

У шостому розділі розглянуто аспекти впливу морських птахів Антарктики на популяції *D. antarctica* та пов'язані наземні екосистеми регіону. Зокрема, розглянуто участь птахів у перенесенні судинних рослин, інших компонентів рослинності та безхребетних тварин в двох аналізованих регіонах. Проаналізовано також зв'язок між поширенням *D. antarctica* та місцями харчової та гніздової активності мартинів. Крім того, розглянуто експеримент зі штучного пересадження судинних рослин в оазі Поїнт Томас. Окрему увагу приділено впливу колоній пінгвінів на трансформацію популяції *D. antarctica* району архіпелагу Аргентинські острови.

6.1. Розповсюдження *D. antarctica* та інших компонентів рослинності домініканським марином в умовах оазі Філдес, острова Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови та району архіпелагу Аргентинські острови

Значний вплив на формування рослинних угруповань та їх просторовий розподіл здійснюють морські літаючі птахи, що позначається в надходженні органіки від них з гуано. Окрім того, ці птахи Антарктиди, зокрема домініканський мартин та поморники, мають значний вплив на розповсюдження рослинності в регіоні. Перший вид, що гніздує переважно в прибережній зоні, може створювати тут нові ініціальні вогнища поширення рослинності, зокрема угруповання килимових мохів з щучником та угруповання наскельних кущових, листуватих лишайників та мохових куртин (Parnikoza et al., 2012). Саме з перенесенням марином та додатковим (але не надлишковим) надходженням

органіки з гуано птаха, а також мінеральних елементів з розкладених мушель, пов'язане виникнення популяцій щучника. Глибини проток та характер острівних абразивних схилів о. Галіндез та Аргентинських островів сприяють поширенню тут головного корму мартинів – лімпета. Мартин навіть створює в регіоні специфічні біотопи, названі нами «мартинячі скелі», де внаслідок харчової активності мартинів накопичується значна кількість черепашок лімпета. Тут також ці птахи і гніздують. «Мартинячі скелі» надзвичайно сприятливі для приживлення щучника. Що стосується південно-полярного поморника (*Stercorarius maccormicki* H. Saunders, 1893) і рідкісного в районі Аргентинських островів бурого поморника (*Stercorarius antarcticus* (Lesson, 1831)), то ці види можуть виступати вторинним розповсюджувачем наземної рослинності (Парнікоза та ін., 2014). Локальний приток органіки від птахів демонструє поява в складі угруповання килимових мохів зеленої нітрофільної макроводорості *Prasiola crispa* (Lightfoot) Kützing.

Рис. 6.1. та 6.2. ілюструють загальні пропорції різних гніздових матеріалів, присутніх у гніздах домініканських мартинів на півострові Філдес та в районі архіпелагу Аргентинські острови, відповідно. В обох регіонах вивчені гнізда домініканських мартинів були побудовані переважно з рослинного матеріалу (Парнікоза, 2018). У районі оазиса Філдеса в гніздах домінували мохи і лишайники, частка *D. antarctica* була відносно невеликою і істотно не відрізнялася від інших матеріалів, таких як черепашки молюсків лімпетів та пір'я. Протягом сезонів 2013/14 рр. (Kruskal-Wallis $H = 25.96$, $p < 0.0001$) та 2014/15 рр. (Kruskal-Wallis $H = 20.63$, $p = 0.001$) пропорції різних матеріалів були розподілені досить рівномірно, тоді як у 2015/16 рр. частка мохів значно зросла (Kruskal-Wallis $H = 13.23$, $p = 0.0213$). Для порівняльного розподілу див. значення множинного порівняльного аналізу представлена для всіх сезонів з оазиса Філдеса, табл. 6.1.

Таблиця 6.1

Значення множинного порівняльного аналізу Дана для попарного порівняння всіх груп фракцій гніздового матеріалу домініканського мартина, район оазис Філдеса. Дані узагальнені за весь період дослідження

	Статистична різниця за $P < 0.05$				
Матеріали	Мохоподібні	<i>Deschampsia</i>	Лишайники	Лімпети	Пір'я
Мохоподібні					
<i>Deschampsia</i>	-47,36				
Лишайники	по	-48,24			
Лімпети	39,64	немає	40,52		
Пір'я	32,86	немає	33,74	немає	
Інше	34,74	немає	35,62	немає	немає

Ця річна мінливість у складі гнізд може бути пов'язана з використанням різних місць гніздування в оазі домініканськими мартинами або відмінностей у наявності рослинних матеріалів через сезонну мінливість сніжного покриву.

В районі архіпелагу Аргентинські острови мохоподібні також домінували серед фракцій гнізда, але з великою часткою зустрічалася *D. antarctica*, яка складала другий найважливіший матеріал, причому обидва вони використовувалися значно більшою мірою, ніж будь-які інші матеріали (Kruskal-Wallis $H = 981.9$, $p < 0.0001$). Значення множинного порівняльного аналізу Дана, див. табл. 6.2.

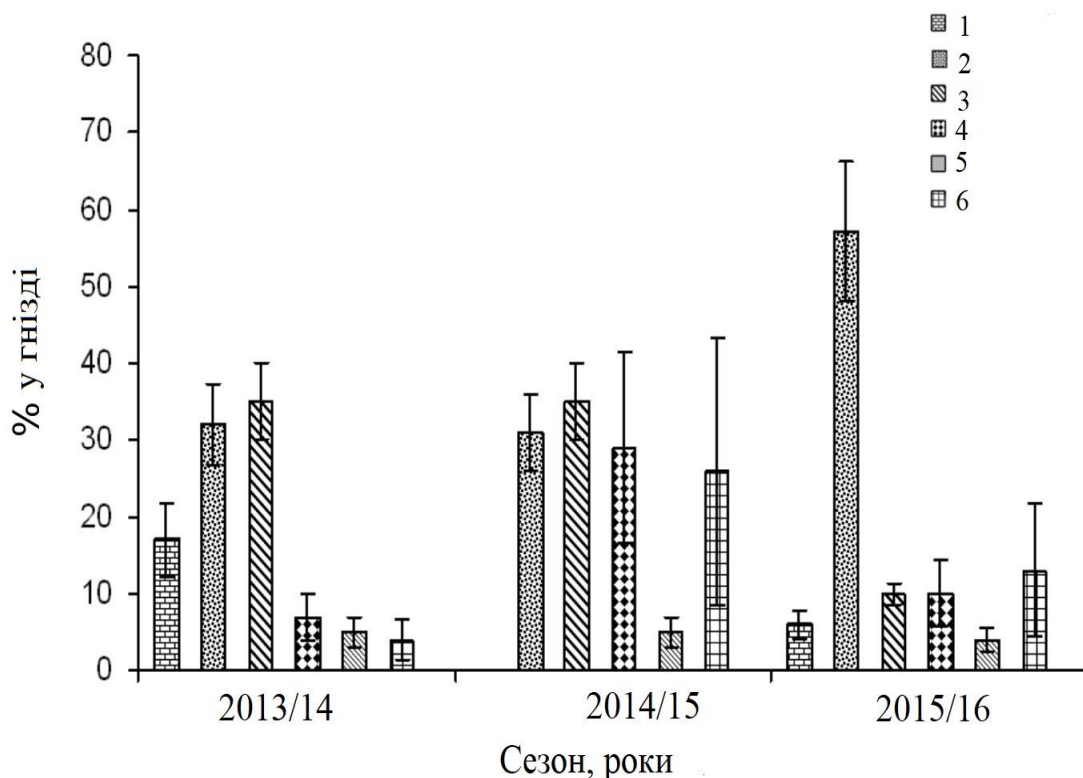


Рис. 6.1. Пропорційний склад гніздових матеріалів, що використовувались домініканським мартинком у районі півострова Філдес в кожному дослідженому сезоні. 1 – *D. antarctica*, 2 – мохоподібні, 3 – лишайники, 4 – пир'я, 5 – мушлі лімпетів, 6 – водорості. Зазначено величини стандартної помилки

Наявність *D. antarctica* та інших компонентів рослинності у гніздах на півострові Філдес показано на рис. 6.1 та в районі архіпелагу Аргентинські острови на рис. 6.4. і табл. 6.22. Порівняння наявності різних матеріалів між великим островом Галіндез та порівняно невеликим островом Індикатор представлено на рис. 6.3-6.6. Всього 20 таксонів рослин та лишайників були зібрані в гніздах району півострова Філдес та 24 – в районі архіпелагу Аргентинські острови.

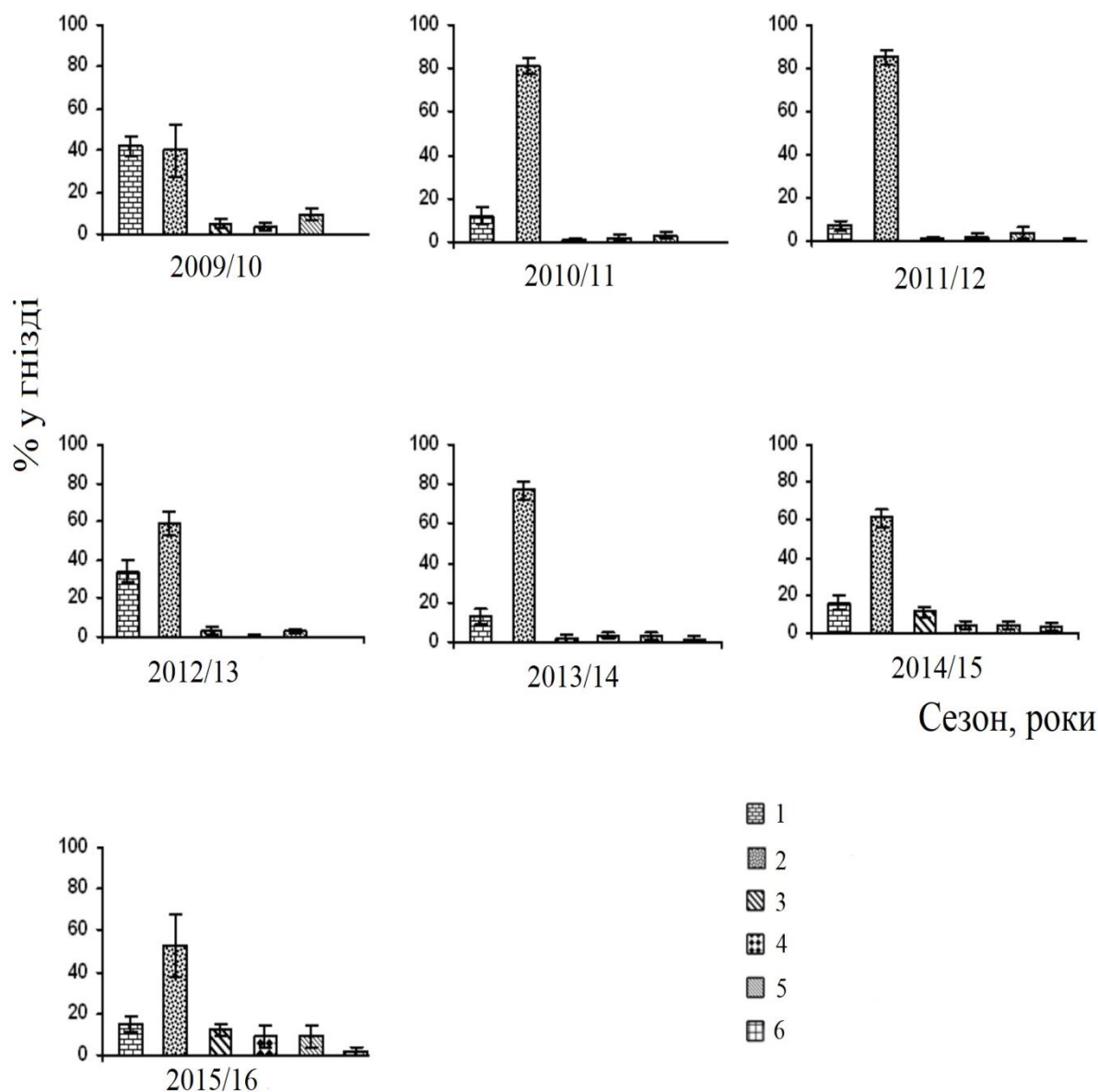


Рис. 6.2. Пропорційний склад гніздових матеріалів, що використовувувались домініканським мартиниом у районі архіпелагу Аргентинські острови в кожному дослідженому сезоні. 1 – *D. antarctica*, 2 – мохоподібні, 3 – лишайники, 4 – пір'я, 5 – мушлі лімпетів, 6 – водорості. Зазначено величини стандартної помилки

В умовах півострова Філдес в сезоні 2013/14 рр. лише 50% (7 із 14) досліджених гнізд містили *D. antarctica*, а ті, в яких щучник був відсутнім, не містили його й у сезоні 2014/15 рр. У 2015/16 рр. частка гнізд мартинів, що містили *D. antarctica*, становила 33% (2 із 6). Частка щучника в матеріалі гнізда становила від 6 до 17%. В умовах району архіпелагу Аргентинські острови у більшості гнізд виявлено *D. antarctica* (табл. 6. 2), що складає 7-42%. Частина

матеріалу, зібраного на півострові Філдес, включала в себе живу та вкорінену *D. antarctica*. Рослини такого стану були виявлені у 4 із 7 гнізд, що містили *D. antarctica* в сезоні 2013/14 рр., та в одному із двох гнізд, що містили *D. antarctica*, у сезоні 2015/16 рр. Значна частка щучника у цих гніздах мала насіння (50-100% особин), що, ймовірно, також вказує на те, що в умовах гнізда, умови більш сприятливі для статевого розмноження.

Матеріал мохоподібних, присутній у зборах з острова Філдес, вказує на те, що рід *Sanionia*, перш за все, *S. uncinata* (Hedw.) Loeske, був найчастіше використовуваним матеріалом домініканських мартинів. Його середній внесок у фракцію мохоподібних становив від 88 до 98% у різні сезони. Близький вид - *S. georgicouncinata* (Müll.Hal.) Ochyra & Hedenäs, зустрічався лише в окремих гніздах і набагато рідше. Проте на Аргентинських островах саме *S. georgicouncinata* найчастіше використовувалася мартинами (77-95% фракції мохоподібних).

Інші види мохів, представлені у гніздах, принаймні протягом одного сезону при частці більше 10% фракції мохоподібних включали *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb. (обидва регіони), *Syntrichia magellanica* (Mont.) R.H. Ztaer (обидва регіони), *S. filaris* (Müll.Hall.) R.H.Ztaer та *S. antarctica* (Hampe) R.H. Ztaer (район острова Філдес), *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (район архіпелагу Аргентинські острови), *Hennediella heimii* (Hedw.) R.H. Ztaer (район острова Філдес), *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L. Sm. (район острова Філдес) *Brachythecium austrosalebrosus* (Müll.Hal.) Kindb. (обидва регіони), *Chorisodontium aciphyllum* (Hook.f. & Wilson) Broth. (Fildes area), *Polytrichum strictum* Brid. (район архіпелагу Аргентинські острови), *Polytrichum juniperinum* Hedw. (район архіпелагу Аргентинські острови) та *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (район архіпелагу Аргентинські острови). Внесок інших видів мохів в матеріали гнізд в обох досліджуваних регіонах був незначний та нерегулярний (рис. 6.4-6.5).

Лишайники становлять ще один основний матеріал у гніздах мартинів. В умовах півострова Філдес, лишайники були другим найбільш частим матеріалом гнізд після мохів, тоді як на Аргентинських островах їх частка була значно нижчою. У обох регіонах переважають фракції кущистих лишайників роду *Usnea*. В умовах оазису Філдес, протягом трьох сезонів дослідження ми спостерігали як *Usnea antarctica* Du Rietz. (з частотою зустрітваності 50-86%), так і *Usnea aurantiacoatra* (Jacq.) Vory (з частотою зустрітваності 33-64%). На Аргентинських островах рід *Usnea* в гніздах представлений майже виключно *Usnea antarctica* Du Rietz (з частотою зустрітваності 67-93%). Тільки 2 гнізда сезону 2103/14 на Аргентинських островах мали незначну присутність *U. aurantiacoatra* (з частотою зустрітваності 3%).

В умовах оазису Філдес, також часто зустрічався в гніздах лишайник *Ramalina terebrata* Hook.f. & Taylor. Лишайники *Umbilicaria antarctica* Frey & IM Lamb., *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., *Cetraria aculeata* (Shreb.) Fr., *Physcia* sp., *Cladonia* sp., та *Coelopogon epiphorellus* (Nyl.) Brusse & Kärnefelt були виявлені тільки як незначні компоненти в гніздах на Аргентинських островах.

Фракція водоростей в матеріалі гнізда обох вивчених регіонів включала наземну листувату водорість *Prasiola crispa* (Lightf.) Kütz. та деякі морські водорості. Як на Філдес, так і на Аргентинських островах, *P. crispa* представляла незначну частку матеріалів гнізда. Однак, вона зустрічалася в гніздах регулярно в обох регіонах (рис. 6.3-6.6).

На острові Філдес значна частка фракції морських водоростей була зафіксована у всіх сезонах досліджень. Вони були основною фракцією водоростей у чайних гніздах. Морські водорості були присутні в 28% гнізд у 2013/14 рр. та у 100% гнізд в 2014/15 рр. та 2015/16 рр., в основному морські водорості були представлені *Desmarestia* sp., *Plocamium* sp. та *Curdiea* sp. (рис. 6.3.). Лише 14% зразків гнізд з район архіпелагу Аргентинські острови у сезоні 2009/10 рр. містили ідентифіковані морські водорості (рис. 6.4).

Наші прямі спостереження свідчать про те, що птахи збирають та переносять матеріал у гніздовий період з місць з багатою рослинністю до місць розташування гнізд, де рослинність часто малорозвинена.

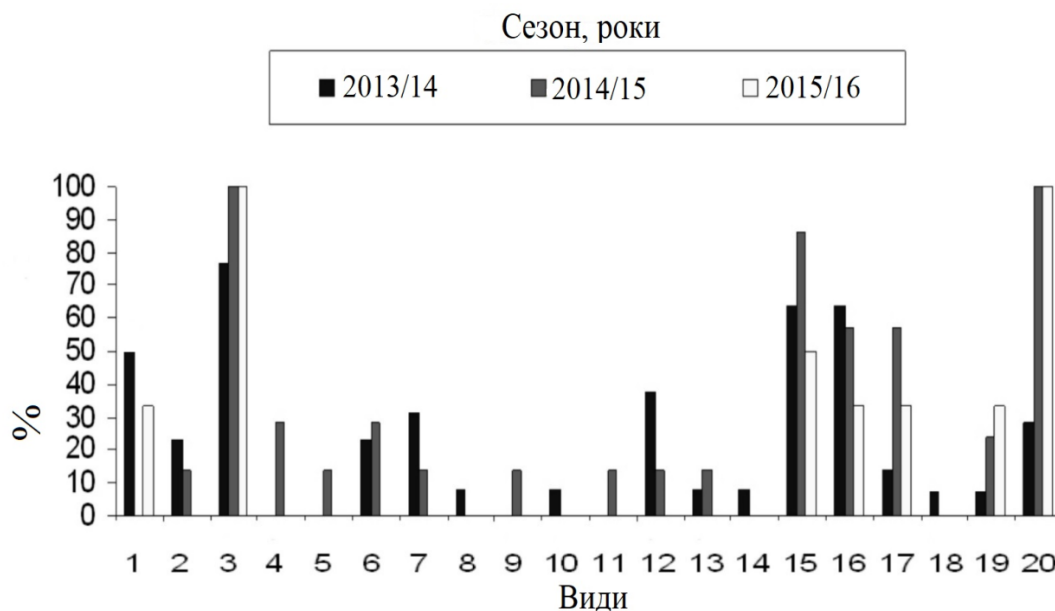


Рис. 6.3. Частота *D. antarctica* та інших компонентів рослинності (% від кількості зразків, в яких був присутній матеріал): а - загальний набір даних для трьох сезонів (дані для всіх мохів, крім *Sanionia uncinata*, тільки з сезонів 2012/13 рр. та 2014/15 рр.), район півострова Філдес. У сезоні 2014/15 рр. були вивчені тільки гнізда, що не мали *D. antarctica*. 1 – *Deschampsia antarctica*, 2 – *Sanionia georgicouncinata*, 3 – *Sanionia uncinata*, 4 – *Bryum pseudotriquetrum*, 5 – *Syntrichia magellanica*, 6 – *Syntrichia filaris*, 7 – *Syntrichia antarctica*, 8 – *Syntrichia saxicola*, 9 – *Brachythecium austrosalebrosum*, 10 – *Schistidium antarctici*, 11 – *Hennediella heimii*, 12 – *Polytrichastrum alpinum*, 13 – *Chorisodontium aciphyllum*, 14 – *Pohlia cruda*, 15 – *Usnea antarctica*, 16 – *Usnea aurantiacoatra*, 17 – *Ramalina terebrata*, 18 – *Sphaerophorus globosus*, 19 – *Prasiola crispa*, 20 – морські водорості

Більшість оглянутих гнізд з районі архіпелагу Аргентинські острови містили зелені пагони з корінням (які мали можливість вегетативного приживлення; середній відсоток варіюється від 49-100% у різні сезони). Крім того, тут спостерігали високий відсоток рослин з насінням (77-95% у різні сезони).

Поблизу деяких гнізд виявлено особини щучника, які прижилися чи проросли (наприклад, для острова Гротто в 2012 р., острів Ларус (65.244060° S, 64.244110°) чи східного острова групи Троє Маленьких Поросят у 2016 р.).

Наші прямі спостереження свідчать про те, що птахи збирають та переносять матеріал у гніздовий період з місць з багатою рослинністю до місць розташування гнізд (рис. 6.8), де рослинність часто малорозвинена.

Таблиця 6.2

Значення множинного порівняльного аналізу Дана для попарного порівняння всіх груп фракцій гніздового матеріалу домініканського мартина, район архіпелагу Аргентинські острови, узагальнені дані за весь період дослідження

	Статистична різниця за $P < 0.05$				
Матеріали	Мохоподібні	<i>Deschampsia</i>	Лишайники	Лімпети	Пір'я
Мохоподібні					
<i>Deschampsia</i>	-425,4				
Лишайники	681,5	256,1			
Лімпети	573	147,6	-108,5		
Пір'я	634,6	209,2	немає	немає	
Інше	930,5	505,1	249	357,5	295,9

Відсоток гнізд, що містять *D. antarctica* на різних островах, район архіпелагу Аргентинські острови. *Сайти з

відносно численними популяціями *D. antarctica*

Сезони, роки	* о. Га лінде з	*о. Вінт ер	*о. Скуа	Дика скеля	о. Ін дика тор	*мис Расм уссен	о-ва Трое поро сят	о. Гр отто	*о-ви Корне р	о-ви Барх ани	*о-ви Ялурі	Скеля Баттон Рок	о-ви Шелте ри	О. Мут
2009/ 10	100	100	100	100	100	100	-	-	-	-	-	-	-	-
2010/ 11	100	100	50	-	67	-	-	100	-	-	-	-	-	-
2011/ 12	100	100	100	100	100	-	78	80	-	20	-	100	-	-
2013/ 14	100	33	100	100	82	-	33	95	-	-	100	0	0	100
2014/ 15	100	100	100	86	84	-	17	58	-	-	-	0	-	-
2015/ 16	100	80	100	100	100	-	67	100	100	20	100	100	89	-

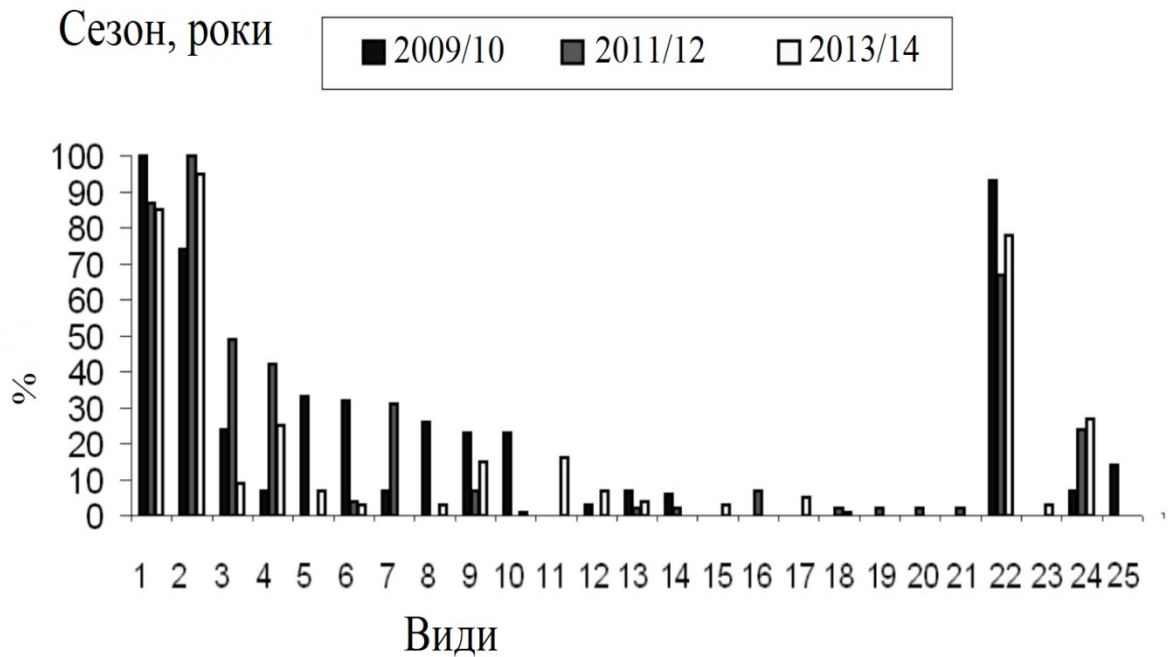


Рис. 6.4. Частота *D. antarctica* та інших компонентів рослинності (% від кількості зразків, в яких був присутній матеріал). Узагальнені дані за три сезони, район архіпелагу Аргентинські острови: 1 – *Deschampsia antarctica*, 2 – *Sanionia georgicouncinata*, 3 – *Polytrichum strictum*, 4 – *Bryum pseudotriquetrum*, 5 – *Sanionia uncinata*, 6 – *Syntrichia magellanica*, 7 – *Pohlia nutans*, 8 – *Polytrichum piliferum*, 9 – *Brachythecium austrosalebrosum*, 10 – *Ceratodon purpureus*, 11 – *Polytrichum juniperinum*, 12 – *Warnstorfia fontinaliopsis*, 13 – *Polytrichastrum alpinum*, 14 – *Bryum pallescens*, 15 – *Brachythecium austroglareosum*, 16 – *Bartramia patens*, 17 – *Hypnum revolutum*, 18 – *Pohlia cruda*, 19 – *Bryum archangelicum*, 20 – *Tareaea depressinervis*, 21 – *Chorisodontium aciphyllum*, 22 – *Usnea antarctica*, 23 – *Usnea aurantiaco-atra*, 24 – *Prasiola crispa*, 25 – морські водорості

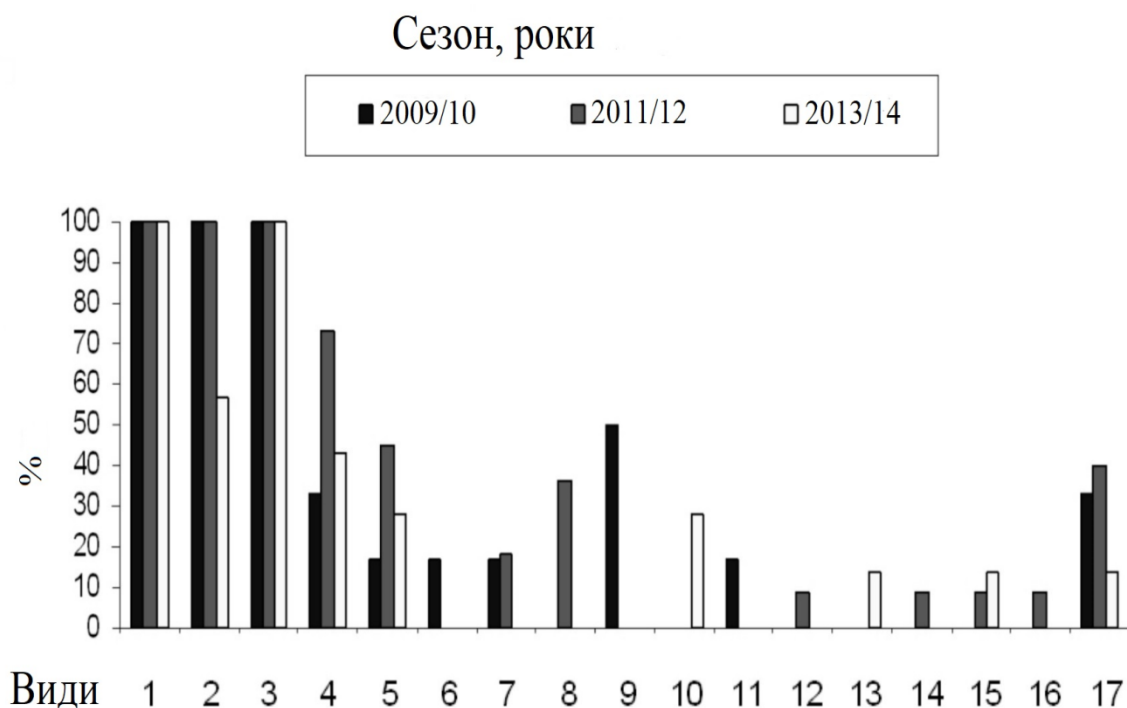


Рис. 6.5. Частота *D. antarctica* та інших компонентів рослинності (% від кількості зразків, в яких був присутній матеріал): дані за три сезони, о. Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови: 1 – *Deschampsia antarctica*, 2 – *Usnea antarctica*, 3 – *Sanionia georgicouncinata*, 4 – *Polytrichum strictum*, 5 – *Bryum pseudotriquetrum*, 6 – *Sanionia uncinata*, 7 – *Syntrichia magellanica*, 8 – *Pohlia nutans*, 9 – *Brachythecium austrosalebrosum*, 10 – *Polytrichum juniperinum*, 11 – *Warnstorfia fontinaliopsis*, 12 – *Polytrichastrum alpinum*, 13 – *Brachythecium austroglareosum*, 14 – *Bartramia patens*, 15 – *Pohlia cruda*, 16 – *Chorisodontium aciphyllum*, 17 – *Prasiola crispa*

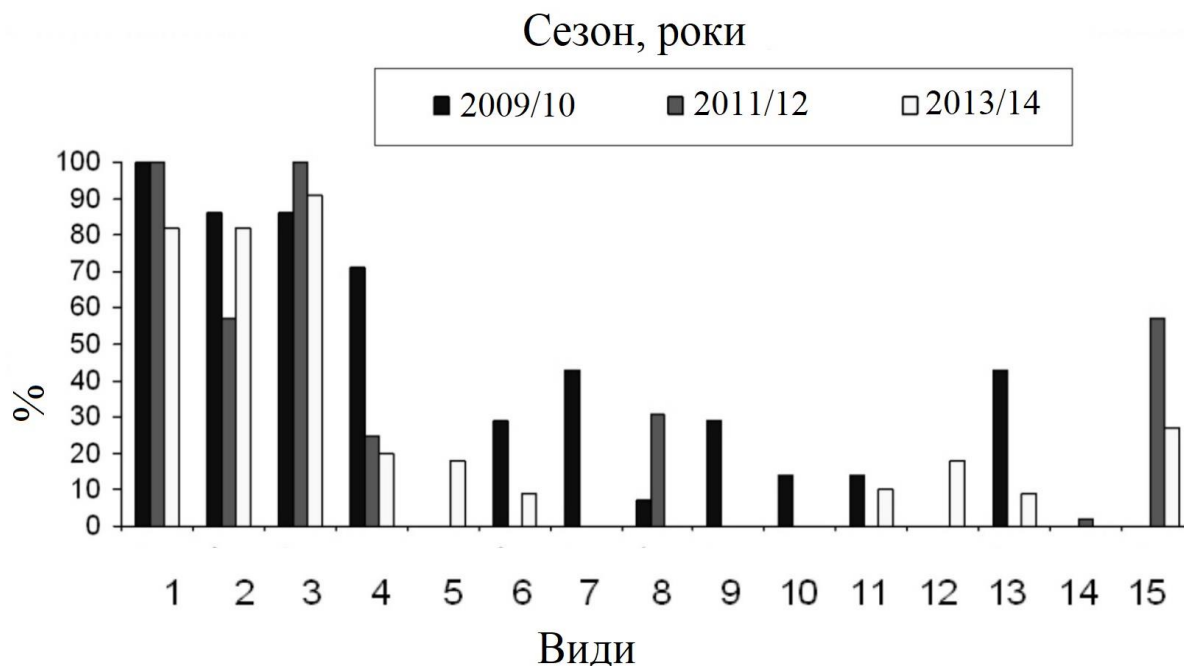


Рис. 6.6. Частота *Deschampsia antarctica* та інших компонентів рослинності (% від кількості зразків, в яких був присутній матеріал) дані за три сезони, о. Індикатор, район архіпелагу Аргентинські острови: 1 – *Deschampsia antarctica*, 2 – *Usnea antarctica*, 3 – *Sanionia georgicouncinata*, 4 – *Bryum pseudotriquetrum*, 5 – *Sanionia uncinata*, 6 – *Syntrichia magellanica*, 7 – *Pohlia nutans*, 8 – *Polytrichum piliferum*, 9 – *Brachythecium austrosalebrosum*, 10 – *Ceratodon purpureus*, 11 – *Warnstorfia fontinaliopsis*, 12 – *Polytrichastrum alpinum*, 14 – *Bryum archangelicum*, 15 – *Prasiola crispa*

Другий антарктичний вид судинних рослин - перлиниця *Colobanthus quitensis*, був відсутній у матеріалі Філдеса. Він був лише один раз відмічений у матеріалах гнізд з району Аргентинських островів (у сезоні 2015/16), у гнізді домініканського мартина на скелі Зуб поблизу Фінгер Поїнт, о. Скуа (65.254433°, 64.275017°), рис. 6.7а. Ми також зареєстрували свідчення того, що *C. quitensis*, збирають деякі птахи на Фінгер Поїнт, рис. 6.7 б-в. У тому ж сезоні на північному узбережжі острова Блек (65°15.500' S, 64°16.852' W) в зоні діяльності домініканського мартина (можливо, на місці гніздування) було виявлено одну зрілу та дві молодих особини *C. quitensis* (рис. 6.7г). Ці факти дозволяють припустити, що перенесення цієї рослини птахами можливе, але рідко.

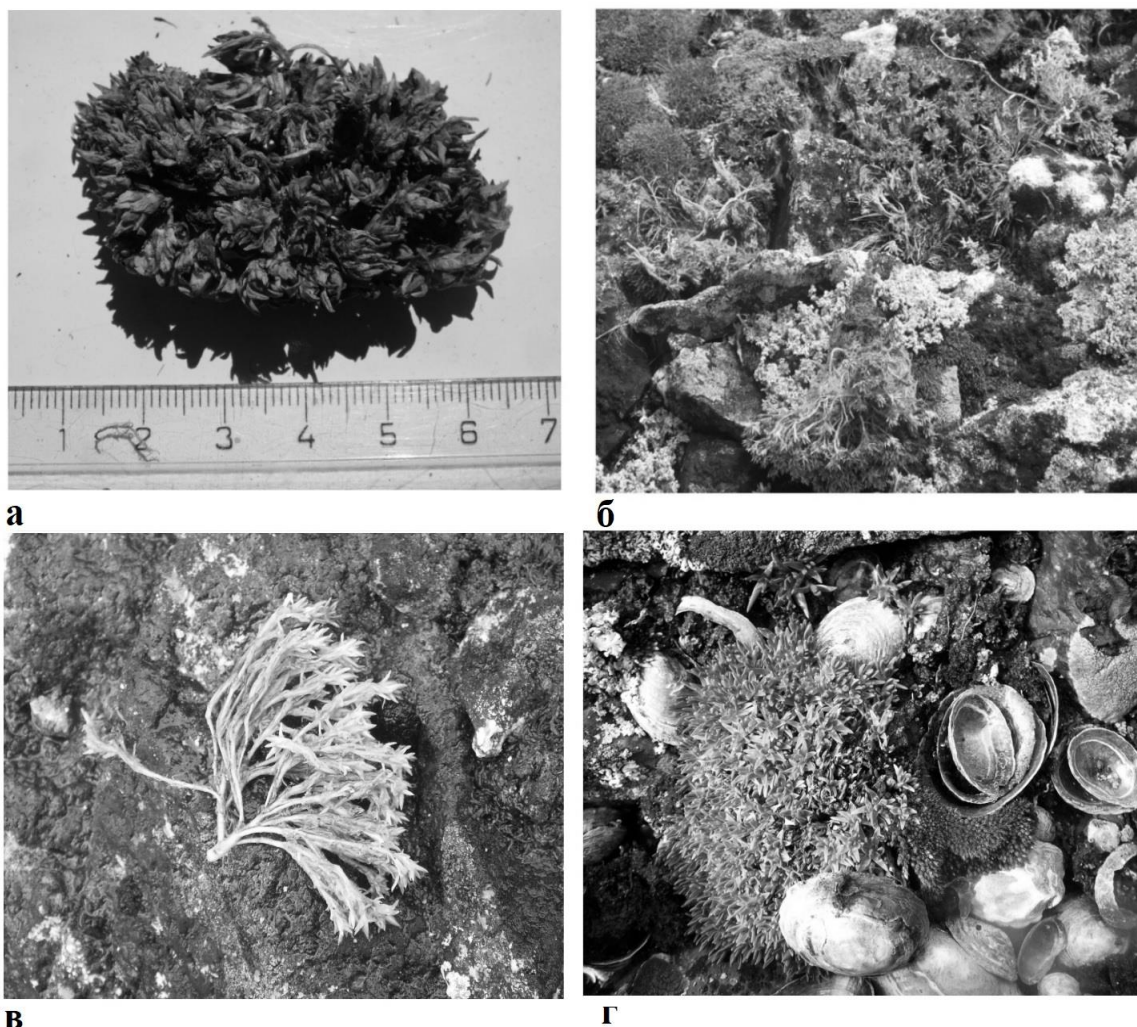


Рис. 6.7. Антарктична перлинниця *Colobanthus quitensis* у зв'язку з гніздовою поведінкою домініканського мартина на Аргентинських островах: а - зразки перлинниці з гнізда мартина (сезон 2015/16), б-в - сліди використання птахами *C. quitensis*, Фінгер Поінт (о. Скуа); фотографії з 2016 року: г - куртин перлинниці, знайдена на острові Блек в межах зони активності мартинів

У сезоні гніздування 2015/16 рр. ми помітили, що деякі ділянки мають відчутну перевагу при зборі гніздового матеріалу птахами. Деякі з таких місць збігалися з соціальними об'єднаннями мартинів, відомими як "клуби". У сезоні 2015/16 рр. зафіксовано низку таких клубів, розташованих на острові Скуа (одна з північних скель), у північній частині острова Індикатор, на північному березі острова Галіндез, поблизу скелі Крапля ($65^{\circ}14.827' S$, $64^{\circ}14609'W$), на острові

Ларус та скелі на північний схід від острова Гротто ($65^{\circ} 14,668'S$, $64^{\circ}14,656'W$), а також на північному і центральному з островів групи Шелтер та в бухті з каменистими скелями в протоці між островами Бархани. Відстань перенесення гніздового матеріалу між цими місцями становила 0,5-1 км. Острів Гротто та південна частина острова Уругвай також використовувалися мартинами для збору рослинного матеріалу для гнізд.

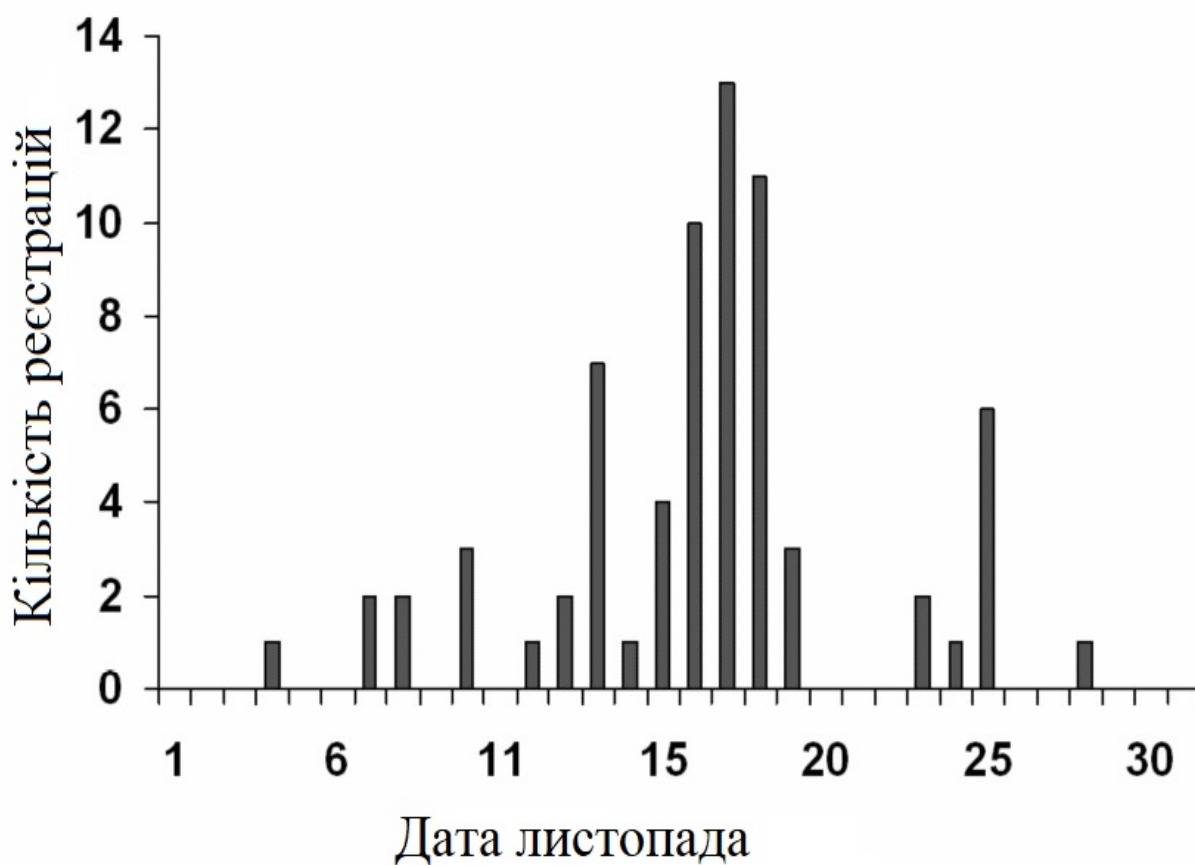


Рис. 6.8. Кількість зареєстрованих випадків перенесення гніздового матеріалу домініканськими мартинами в листопаді 2015 р. на о. Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови, на основі щоденних візуальних спостережень

6.2. Результати експериментів зі штучного пересаджування *D. antarctica*

В умовах оазису Поїнт Томас, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови було проведено штучне моделювання перенесення судинних рослин Антарктики (рис. 6.9).

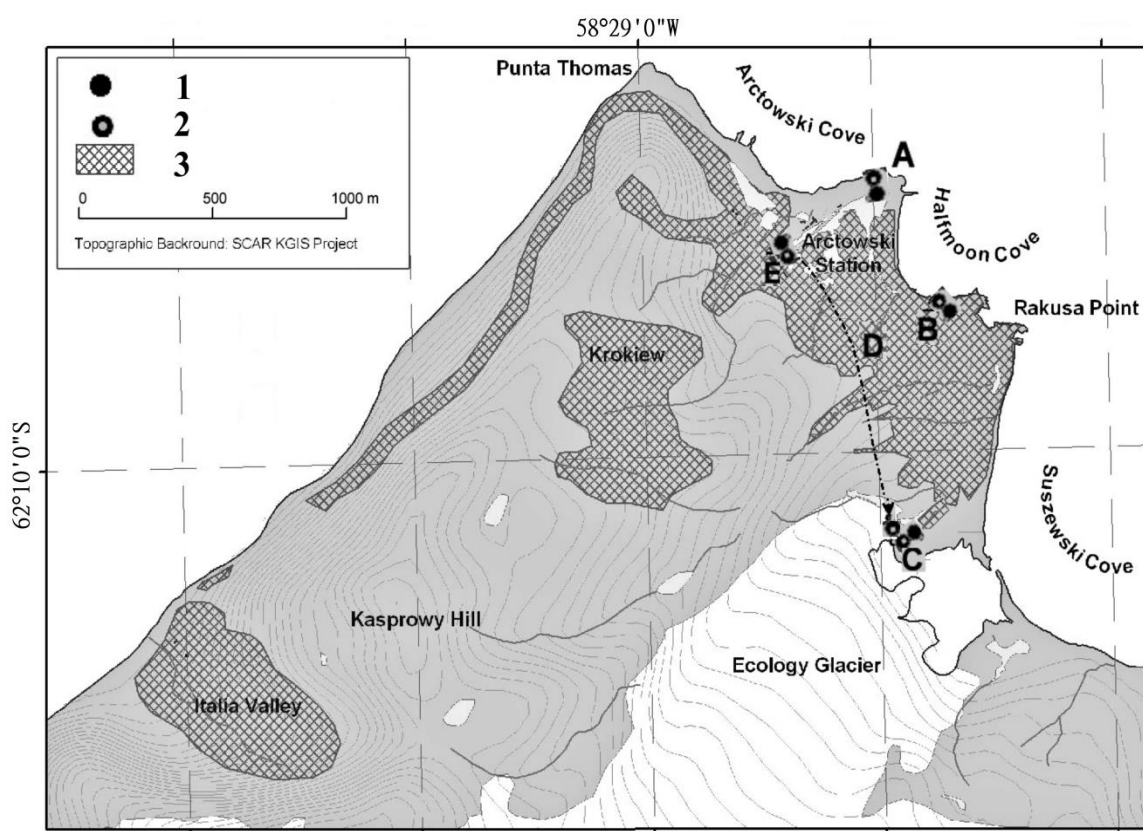


Рис. 6.9. Місця відбору та пересадки рослин *D. antarctica* та *C. quitensis* в умовах оазису Поїнт Томас, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови. Примітка: місця перенесення описано в табл. 6.4

Обидва види пережили пересадку лише в прильодовиковій області, яка забезпечує достатню ґрунтову вологість під впливом талої води з льодовика. Зважаючи на це, пересадка не була успішною у двох рівнинних районах

поширення трав'янистої антарктичної тундри (D) та (E). На ділянці (B) ґрунт на сусідній скелі виявився не достатньо глибоким і через високий рівень сонячного випромінювання куртини посохли. Слід також підкреслити, що високі температури та посуха південного літа 2005/06 рр., також могли негативно вплинути на наш експеримент. Вологий літній сезон цілком сприяв укоріненню пересаджених куртин у (B) та (E), однак, надмірне вимивання дощем ґрунту також може створювати несприятливі умови, як показано в (A).

Таблиця 6.4

Результати експериментів з пересадки рослин *D. antarctica* та *C. quitensis* в умовах оазису Поінт Томас, о. Кінг-Джордж, Південні Шетландські острови

Сайт	Дата	Результат
A	23.11.05	Негативний: дві куртини (а та с) були вимиті під час шторму, третя загинула внаслідок впливу морської води
B	22.01.06	Негативний: всі куртини всохли
C	03.03.06	Позитивний: усі куртини прижилися
D	03.03.06	Позитивний: усі куртини прижилися. Найбільш життєздатною виявилася ненавмисно перенесена незріла куртина <i>D. antarctica</i>
E	14.01.06	Негативний: всі куртини всохли

Як наслідок, успіх приживлення судинних рослин залежить від частоти різних просторових та часових обставин. Звичайно, основним чинником є наявність достатньої вологи, як це має місце у багатьох інших видів рослин в інших кліматичних умовах.

Зауважимо, що домініканські мартини починають збирати матеріал для гнізд в середині листопада (Пекло, 2007), що значно раніше часу проведення нашого експерименту і умови для приживлення в цей період можуть бути більш сприятливими. Більшість наших експериментів відбулося, коли свої гнізда будує

поморник *Catharacta antarctica* (кінець листопада – початок грудня) (Пекло, 2007).

Загалом, менші або більші вегетативні частини антарктичних судинних рослин здатні пережити транспорт птахами, і можуть успішно заселити придатні вологі умови. Це, зокрема, стосується мартина *Larus dominicanus*, основного переносника такого рослинного матеріалу. Проте успіх перенесення дуже залежить від погодних умов року. Отже, вегетативне розмноження куртин повинно бути рідким, а успіх такого розмноження є нерегулярним. Перенесення рослинного матеріалу також може порушити ізоляцію популяцій рослин та збільшити генетичну варіацію виду.

Окрім того, в 2006 р. впродовж літнього сезону, було також здійснено три пересадки куртин *Deschampsia antarctica* поблизу станції на острові Галіндез. Всі вони були успішними – рослини прижилися. Проте пізніше рослини загинули внаслідок впливу пінгвінів та недостатньо добре обраного місця пересадки.

6.3. Тихоходи з гніздового матеріалу домініканського мартина

Окремо досліджено гніздовий матеріал домініканського мартина з району півострова Філдес та району архіпелагу Аргентинські острови на предмет наявності тихоходів. Ці тварини були виявлені в наступних зразках:

I. 62°12.915'S, 58°56.301'W, 5 м н.р.м, острів Ардлі, біля острову Кінг-Джордж, гніздо домініканського мартина (мохоподібні – 40%, лишайники – 25% вихідного гніздового матеріалу), дата: 02.2015, (139 тварин, 24 шкурки, 18 яєць): *Echiniscus jenningsi* Dastych, 1984, *Echiniscus merokensis merokensis* Richters, 1904, *Testechiniscus meridionalis* Murray, 1906, *Diphascon langhovdense* Sudzuki, 1964, *Diphascon puchalskii* sp. nov. (новий для науки вид), *Diphascon rudnickii* sp. nov. (новий для науки вид), *Hypsibius conwentzii* sp. nov. (новий для науки вид),

Adropion greveni Dastych, 1984, *Acutuncus antarcticus* Richters, 1904, *Mesobiotus aradasi* (Binda et al., 2005).

II. 65°14.859'S, 64°15.578'W, 6 м н.р.м., район архіпелагу Аргентинські острови, острів Вінтер, гніздо домініканського мартина (мохоподібні – 82%, *Deschampsia antarctica* – 15%, лишайники – 1% вихідного гніздового матеріалу), дата: 02.2014, (1 доросла тварина): *Mesobiotus aradasi* Binda, Pilato та Lisi, 2005.

III. 65°14.442'S, 64°15.286'W, 13 м н.р.м, район архіпелагу Аргентинські острови, острів Гротто, гніздо домініканського мартина (мохоподібні – 61%, лишайники – 20%, *D. antarctica* – 15% вихідного гніздового матеріалу), дата 02.2014, (111 тварин, 9 шкурок): *Bryodelphax olszanowskii* sp. nov. (новий для науки вид), *Echiniscus merokensis merokensis* (Richters, 1904), *Diphascon langhovdense* (Sudzuki, 1964), *Diphascon puchalskii* sp. nov. (новий для науки вид), *Acutuncus antarcticus* (Richters, 1904), *Ramajendas* sp., *Mesobiotus aradasi* (Binda et al., 2005).

IV. 65°14.554'S, 64°16.431'W, 12 м н.р.м, район архіпелагу Аргентинські острови, центральний острів групи Троє Поросят, гніздо *L. dominicanus* (мохоподібні – 85%, лишайники – 1% вихідного гніздового матеріалу), дата 02.2014, (275 дорослих тварин, 74 шкурок, 111 яець): *Diphascon puchalskii* sp. nov. (новий для науки вид), *Acutuncus antarcticus* (Richters, 1904), *Mesobiotus aradasi* (Binda et al., 2005).

V. 65°14.842'S, 64°15.179'W, 4 м н.р.м, район архіпелагу Аргентинські острови, острів Галіндез, Стелла Поінт, гніздо домініканського мартина (мохоподібні – 61%, *D. antarctica* – 35%, лишайники – 1% вихідного гніздового матеріалу), дата: 02.2014, (10 дорослих тварин, 2 шкурки): *Mesobiotus aradasi* (Binda et al., 2005).

VI. 65°15.079'S, 64°15.138'W, 4 м н.р.м, район архіпелагу Аргентинські острови, острів Галіндез, Стерна Поінт, гніздо домініканського мартина (мохоподібні – 63%, *D. antarctica* – 30% вихідного гніздового матеріалу), дата: 02.2014, (53 дорослих тварин, 6 яець): *Echiniscus jenningsi* (Dastych, 1984), *Mesobiotus aradasi* (Binda et al., 2005), *Minibiotus vinciguerrae* (Binda et al., 1992).

VII. 65°14.589'S, 64°15.864'W, 10 м н.р.м., район архіпелагу Аргентинські острови, Скеля Баттон, гніздо домініканського мартина (мохоподібні – 90%, лишайники – 2%, *D. antarctica* – 1% вихідного гніздового матеріалу), дата: 02.2014, (9 дорослих тварин, 1 шкурка, 5 яєць): *Mesobiotus aradasi* (Binda et al., 2005).

6.4. Вплив пінгвінів та інших тварин на популяції *D. antarctica* та пов'язані з нею рослинні угруповання

У районі архіпелагу Аргентинських островів, як і у Морській Антарктиці загалом, найбільший вплив на екосистеми здійснюють пінгвіни. На о. Галіндез це, головним чином, субантарктичний чи віслюковий пінгвін (*Pygoscelis papua*). За результатами регулярних спостережень українських зоологів, у районі архіпелагу Аргентинських островів відбувається просування цього пінгвіна на південь (Дукуу et al., 2013). Найпівденнішою точкою його гніздування наразі є острів Грін (М. Ф. Весельский, особисте повідомлення, 2016 р.).

На вже існуючих колоніях кількість гніздуючих пар зростала. Зокрема, якщо в 2011 р. на острові Галіндез було 357 гнізд цього птаха (результат обліку Д. В. Пилипенка), то у 2016 р. біологами-зимівниками М. Ф. Весельским та П. Б. Хаєцьким було нараховано вже 972 гнізда. За повідомленнями британських та українських зимівників відомо, що до сезону 2007/08 рр. ці пінгвіни на острові Галіндез взагалі не гніздували.

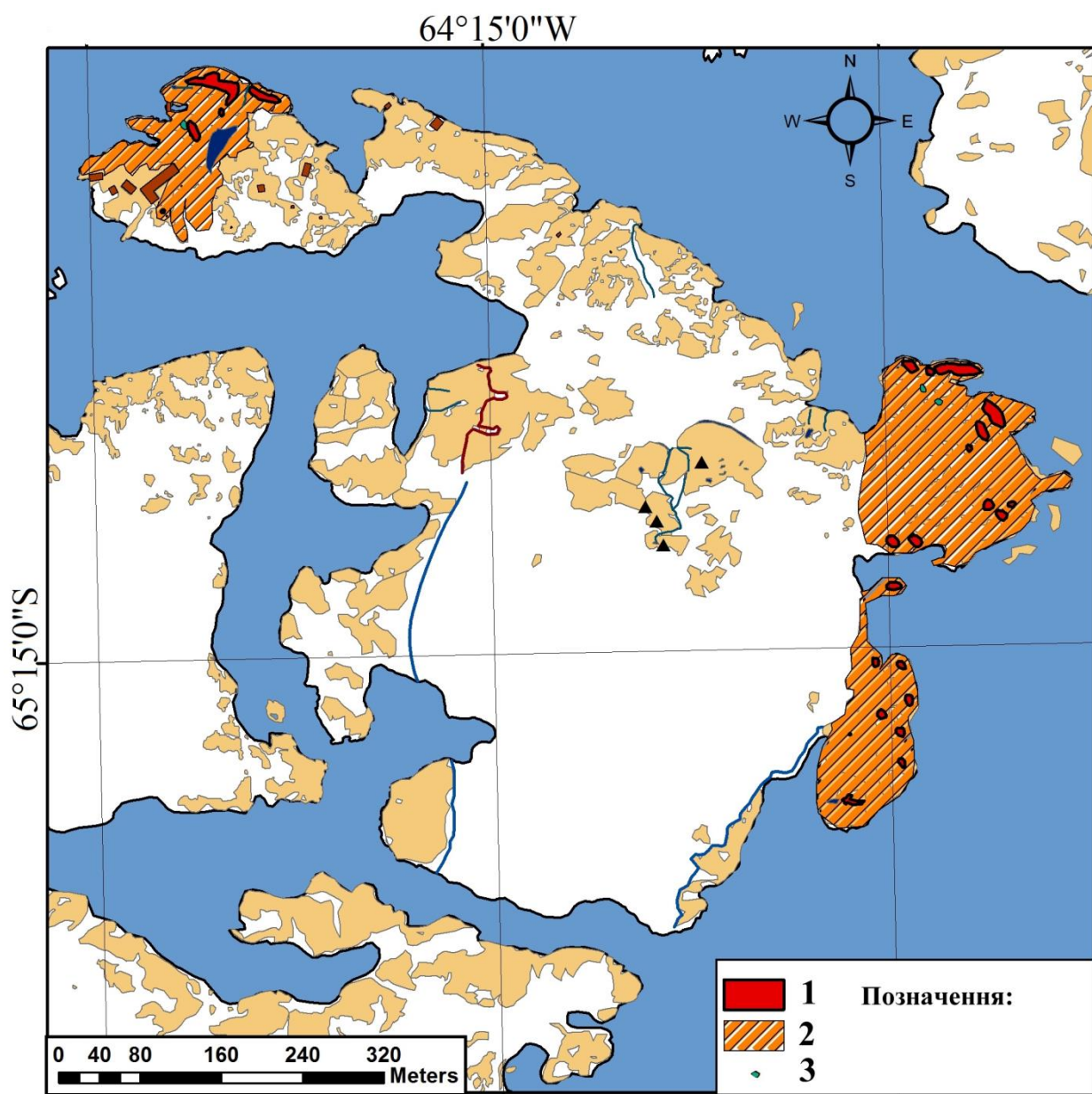


Рис. 6.10. Розташування станом на 2017 р.: колоній субантарктичних пінгвінів *Pygoscelis papua* (1), ділянок їх впливу (2), а також фрагментів загиблого внаслідок появи колоній пінгвінів угруповання торф'янистих мохів (3), острів Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови, Морська Антарктика

Поява пінгвінів привела до різкого збільшення надходження їх відходів, що негативно позначилося на рослинності – спочатку на Пінгвін Поїнт та Марина Поїнт (з сезону 2007/08 рр.), а згодом і у районі Піджин Поїнт (з сезону 2010/11 рр., хоча скупчення пінгвінів реєстрували тут і раніше). У перших двох локалітетах вихідна рослинність на значних площах скелястих підвищень,

зайнятих пінгвінами, повністю винищена. Тут нам також вдалося відшукати муміфіковані залишки загиблих фрагментів угруповання торф'янистих мохів (S 65.245220°, W 64.256240°; S 65.247770°, W 64.240915°; S 65.248010°, W 64.240740°, рис. 6.8). Загальний аналіз умов існування дозволяє припускати, що окрім цих мохових полів тут до впливу пінгвінів могли існувати також інші звичайні для острова угруповання. Це підтверджується спостереженнями в південній частині Пінгвін Поїнт та Піджин Поїнт, де пінгвіни почали гніздувати впродовж останніх 6 років. Зокрема, в південній частині Пінгвін Поїнт зафіксовано невеликі рештки вихідного наскельного угруповання кущистих та листових лишайників та мохових куртин, які зазнали значного руйнівного впливу колонії пінгвінів. На Піджин Поїнт (S 65.250183°, W 64.241683°), де колонії ще не спричинили значного руйнуючого впливу, також спостерігали ознаки підтравлювання рослинності, зокрема локусів щучника. Можна припустити, що колись розповсюджений мартинами щучник тепер адаптується до нового фактору – пінгвінів, а навколишня рослинність, зокрема лишайникові комплекси, потроху гинуть паралельно із зростанням кількості гуано.

У найстаріших колоніях Пінгвін Поїнт та Марина Поїнт наразі наявні значні ділянки із повністю знищеною рослинністю та поверхнею, вкритою гуано пінгвінів. Натомість єдиним типом рослинності по периферії цих ділянок стало угруповання зелених мікроводоростей на скельних стінках з домішкою *Prasiola crispa*.

Проте на периферії колоній пінгвінів може успішно зростати *D. antarctica*. Взаємозв'язок щучника з колоніями пінгвінів не є простим. Як свідчить порівняння даних J. A. Fowbert та R.I.L. Smith з 1990-х рр. (Fowbert & Smith, 1994) та наших даних, пінгвіни можуть бути відповідальні за зникнення локалітетів щучника в центральній частині Пінгвін Поїнт. Зникнення низки малих локалітетів у 2016 р. в порівнянні з 2014 р. на Марина Поїнт (локалізувалися приблизно в районі загиблих мохових банків) теж може бути пов'язано зі зростанням активності пінгвінів. Також в 2014-16 рр. відмічено загибель внаслідок затоптування пінгвінами двох експериментально пересаджених зимівником

І. В. Диким у 2006 р. куртин щучника. Поряд з цим, як свідчить порівняння даних (Fowbert & Smith, 1994), основні локалітети щучника безперечно пережили появу пінгвінів. Імовірно, в умовах надходження відходів життєдіяльності пінгвінів відбулася перебудова первинних саніоново-щучникових ценозів (імовірно, створених на прибережних скелях мартинами) на монодомінантні угруповання щучника з домішкою нальоту зелених водоростей та *Prasiola crispa*. Подібні процеси загибелі низки рослинних комплексів спостерігаються також на мисі Туксен, де наразі також формується нова колонія субантарктичного пінгвіна. Окрім безпосередньо трансформованих колоніями районів, значні прилеглі території знаходяться під пресом впливу пінгвінів, які розосереджуються тут під час своєї річної активності (рис. 6.10).

Експансія субантарктичного пінгвіна та її вплив на рослинність, на нашу думку, може бути закономірною реакцією на періодичні кліматичні коливання, до того ж вона може періодично збагачувати наземні екосистеми органікою. Адже через деякий час після зниження концентрації органіки нижче токсичного рівня на палеоколоніях відтвориться звичайна для цього району Морської Антарктики рослинність. Залежність екосистем Антарктики від колоній пінгвінів детально вивчали на Південних Шетландських островах (Tatur, 2002).

Інші види морських птахів лише обмежено використовують рослинність. Зокрема, океанник Вільсона (*Oceanites oceanicus*) влаштовує нори в мохових полях угруповання торф'янистих мохів. Біла сивка (*Chionis alba*), синьоокий баклан (*Phalacrocorax atriceps*) та південний велетенський буревісник (*Macronectes giganteus*) також можуть використовувати для побудови гнізд мохи та інші рослинні матеріали, що може приводити до їх розповсюдження (Пекло, 2007; Парникоза и др., 2014; 2015).

Окрім пінгвінів додатковим джерелом значного надходження органіки виступають також морські котики (*Arctocephalus gazella*) та зрідка інші ластоногі тварини. Значні скупчення котиків на о. Галіндез пов'язані з вищезгаданими пляжами Пінгвін Поінта та Піджин Поінта, які позбавлені рослинності. Зрідка поодинокі котиків можна побачити також на деяких вкритих рослинністю

ділянках, наприклад, прибережних схилах гребеня Шия. Проте їх кількість тут незначна та суттєвого впливу вони, імовірно, не справляють. Важливою, проте недостатньо вивченою є роль детритоїдних безхребетних, зокрема Collembola просторовий розподіл яких та динаміка потребують більш детального вивчення (Трохимець та ін. 2014).

РОЗДІЛ 7.

ВПЛИВ КЛІМАТИЧНОЇ СИТУАЦІЇ, АНТРОПОГЕННИЙ ПРЕС ТА ПРОПОНОВАНІ ПРИРОДООХОРОННІ ЗАХОДИ В РАЙОНІ РОЗТАШУВАННЯ УКРАЇНСЬКОЇ АНТАРКТИЧНОЇ СТАНЦІЇ «АКАДЕМІК ВЕРНАДСЬКИЙ»

У цьому розділі розглянуто сучасні макрокліматичні та антропогенні впливи на популяції *D. antarctica* та пов'язані наземні екосистеми регіону. Зокрема, розглянуто динаміку метапопуляції *D. antarctica* модельного полігону острова Галіндез, а також антропогенні фактори впливу в районі УАС «Академік Вернадський» (зокрема, картовано ділянки антропогенного впливу), а також, зростаючий з року в рік, фактор туризму на рослинність в районі архіпелагу Аргентинських островів. Розглянуто питання обмеження доступу туристів на острови та миси з цінними наземними рослинними угрупованнями, а також питання створення території, що має статус, особливої охорони (АРОО, англ. - ASPA) в районі архіпелагу Аргентинські острови.

7.1. Динаміка популяцій *D. antarctica* та *C. quitensis* о. Галіндез у зв'язку з кліматичними змінами в регіоні

Ми порівняли кількість популяцій *D. antarctica* на острові Галіндез, та *C. quitensis* на островах Галіндез та Скуа, а також кількість рослин протягом 2006/07 рр. з даними старих британських обліків доступних в літературі, і не виявили подальшої експансії (рис. 7.1, Додаток Б, табл. 7.1).

Таблиця 7.1

Динаміка популяцій *C. quitensis* на островах Галіндез та Скуа

Площадка	Роки							
	1964*	1967	1974	1977	1981	1990	2006/08**	2007/08
Галіндез 1	22	32	60(47)	68	91	150 (144)	22	75
Скуа, Колонія А	20	НД	65	НД	НД	134	НД	138
Скуа, Колонія В	10	НД	НД	НД	НД	13	33	НД
Скуа, Колонія С	20	НД	НД	НД	НД	93	148	НД

Примітка:* - Відомості за 1964 р. та 1990 р. походять з публікації Fowbert & Smith (1994) і не включають дані по прегенеративним особинам; ** Дані для 2006/07 рр. Та 2007/08 рр. оригінальні та включають відомості щодо усіх вікових стадій. НД – немає даних

Загалом, на острові Галіндез ми виявили 59 популяцій *D. antarctica*, згідно з Fowbert & Smith (1994) було показано 74 популяції станом на 1990 р.

Аналіз динаміки популяцій *D. antarctica* о. Галіндез демонструє тривале існування щільних популяцій на острові з чисельністю рослин >1500 (1990 р.) – 1078 (2006/07 рр.), >900 (1990 р.) – 1088 (2006/07 рр.), та >600 (1990 р.) – 1032 (2006/07 рр.). Зростання кількості куртин станом на 2006/2007 рр. встановлено у зоні D та секторі Пінгвін Поїнт.

Варто зазначити, що для перлинниці між облікованими великими локусами *Colobanthus* можуть бути знайдені менші, тому що не зрозуміло, чи попередні

дані моніторингу стосуються цілих популяцій чи вибірок. Інколи також не зовсім зрозуміла послідовність опису популяцій.

Повні обліки кількості рослин та популяцій в сезони 2014 та 2016 рр. дозволили нам побудувати криву динаміки розміру популяції *D. antarctica* о. Галіндез. До неї, за допомогою поліному третього ступеня, була підібрана крива, яка описує загальний тренд популяції, рис. 7.1.

Отриманий тренд добре узгоджується з показниками кліматичної ситуації в районі архіпелагу Аргентинські острови. За даними антарктичної станції «Фарадей/Академік Вернадський», як і інших сусідніх станцій, відомо, що протягом останніх 20-25 років спостерігали зростання середньорічних температур повітря (більш ніж на 2°C). Зокрема, зросли значення абсолютних мінімумів і, в цілому, звужився інтервал реєстрації температур, перш за все в зимовий період. Відповідно значно знизилася ймовірність настання сильних похолодань (до -35°C і т. і.). За даними вимірів останніх 15 років, ймовірність реєстрації температур нижче -35°C практично дорівнювала нулю. Також відбулося згладжування добового ходу температур (Мартазінова та ін., 2010; Franzke, 2013).

Ця тенденція добре збігається із, зареєстрованими британськими дослідниками, загальним збільшенням популяції *D. antarctica* на острові Галіндез. До неї, за допомогою поліному третього ступеня, була підібрана крива, яка описує загальний тренд популяції, рис. 7.1.

Натомість у 2001-2017 рр. середня річна та сезонна температура повітря мала тенденцію до похолодання. Станом на 2017 р. вона була ще статистично не значима, однак середня температура літнього та весняного сезонів виявилася в межах норми 1961-90 рр. (Мартазінова та ін., 2011/12). Відображенням цього може бути зменшення загальної популяції *D. antarctica* на о. Галіндез, та поступова стабілізація чисельності в період з 2006 по 2016 рр. Така ситуація добре корелює із спостереженнями про малосприятливі для наземних рослинних угруповань сезони в цей час (раннє випадання снігу восени та пізнє сходження навесні).

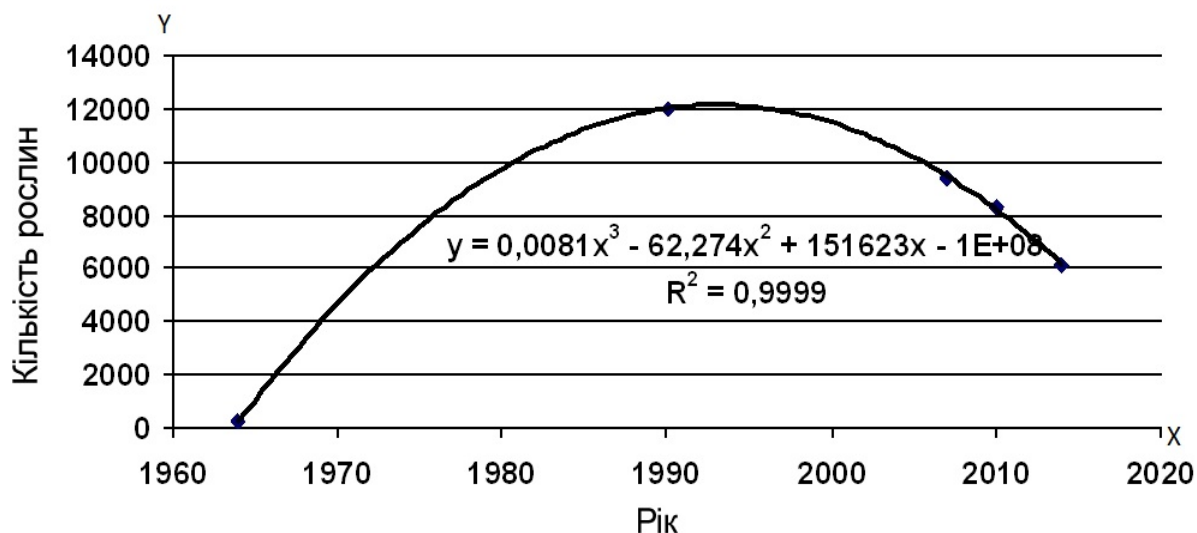


Рис. 7.1. Загальна динаміка кількості рослин метапопуляції *D. antarctica* о. Галіндез для сезонів, в які було виконано повний облік

7.2. Антропогенний вплив на популяції *D. antarctica* та пов'язані з ним наземні рослинні угруповання в Морській Антарктиці та на острові Галіндез

Діяльність людини на шостому континенті наразі складається з двох головних складових:

1. Науково-логістична діяльність;
2. Туристична активність.

Перша здійснює суттєвий вплив на екосистеми Антарктики шляхом вилучення антарктичних територій під наукові бази, а також має суттєвий вплив на наземні екосистеми у їх околицях. Такий вплив виражається в знищенні частини наземних екосистем під будівництво самої бази, площадку її обслуговування, а також забруднення прилеглої території внаслідок діяльності дизельних агрегатів. Зокрема, у випадку станції «Академік Вернадський» територія обслуговування станції займає невелику частину острова Галіндез – півострів Марина, і лише деяке наукове обладнання знаходиться за його межами. Головними ж елементами забруднення наземних екосистем слугують дизельні

агрегати станції та снігоходи (Abakumov et al., 2015a; Parnikoza et al., 2017). Велику загрозу морському довкіллю представляють операції з переливу палива з кораблів у наливні баки.

Поряд з цим, розбудова станційних споруд може приводити до утворення захищених умов, в яких утворюються нові комплекси наземної рослинності. Таке явище виявлено як на українській станції, «Академік Вернадський» - популяції щучника (*Deschampsia antarctica* É. Desv.) поблизу будинку аерології та ін., а також на американській станції «Палмер», де популяції щучника та перлинниці (*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.) існують на штучно насипаних поверхнях. Окрім того, популяція перлинниці поблизу однієї із споруд станції «Палмер» на штучно насипаних ґрунтах з 2014 р. до 2018 р. значно збільшила свою площу. На станції «Академік Вернадський» і, меншою мірою, на станції «Палмер», спостерігали поширення лишайників родів *Xanthoria*, *Mastodia*, *Rhizoplaca* та ін. на конструктивні елементи, головним чином, опори станції (Parnikoza et al., 2018).

Другий фактор – туристична активність, останнім часом різко зростає. У цілому загальна кількість відвідувачів Антарктики у 2017-2018 рр. становила 51,707 осіб, що на 17% більше, ніж у попередньому сезоні. Більшість, 41,996 відвідувачів подорожували на суднах, які пропонували екскурсії на берег (IAATO reports., 2018). Йдеться, як про туристів, які прибувають в Антарктику на туристичних судах під опікою гідів, так і людей, які вибираються сюди на малих яхтах, катамаранах тощо.

Перші – строго регулюються, проте їх кількість стрімко зростає, що є загрозою само по собі. Окрім того, зростає саме кількість туристів, які сходять на берег. 580 осіб відвідали польові табори у полях Антарктиди з операторами IAATO. Натомість самостійні туристи мають змогу потрапляти практично скрізь з дуже слабким контролем. Це несе потенційно велику загрозу. Наявність грошей часто породжує шалені ідеї. Водночас біорізноманіття наземних екосистем дуже вразливе і нерівномірно поширене. Так, в районі архіпелагу Аргентинські острови дуже нерівномірно поширена інаш судинна рослина – перлинниця. А такий рідкісний лишайник *Himantormia lugubris* (Hue) M. Lamb, який в цьому районі

знаходиться на південній межі ареалу, у дослідженому регіоні відомий лише з двох місць. Зважаючи на це, будь-яка випадкова діяльність може призвести до зникнення цих локалітетів. У районі архіпелагу Аргентинські острови виявлено також різні хромосомні форми щучника антарктичного, що показує те, що до кожної його популяції треба підходити обережно.

Частково на рослинності острова Галіндез та інших островів Аргентинського архіпелагу позначився антропогенний фактор, пов'язаний з діяльністю бази «Фарадей»/«Академік Вернадський». Зокрема, з 1930-х рр. на острові Вінтер (стара база Ворді Хаус), а з 1954 р. в районі Маріна Поінт відбулося заміщення ділянок природного рельєфу та рослинності під зведення споруд станції. Деякі споруди розташувалися і на інших ділянках острова Галіндез. Постали ділянки постійного технічного навантаження: обслуговування наукового обладнання, ділянки швартування судна та переливу палива, експлуатації снігоходів, туристичного відвідування (рис. 7.2).

Процеси будівництва та активність людини, імовірно, привела до утворення штучно захищених від вітрів локалітетів популяцій щучника в районі великого будинку Магнітки, павільйону аерології та північніше від головного будинку станції. Зокрема, в останньому локалітеті (S 65.245633°, W 64.256850°) у 1964 р. було зафіксовано лише одну рослину, а у 1990 р. – вже 175, а популяції в районі великого будинку Магнітки та павільйону аерології у 1990 р. взагалі не існували (Fowbert & Smith, 1994).



Рис. 7.2. Розташування об'єктів інфраструктури станції «Академік Вернадський», острів Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови, Морська Антарктика

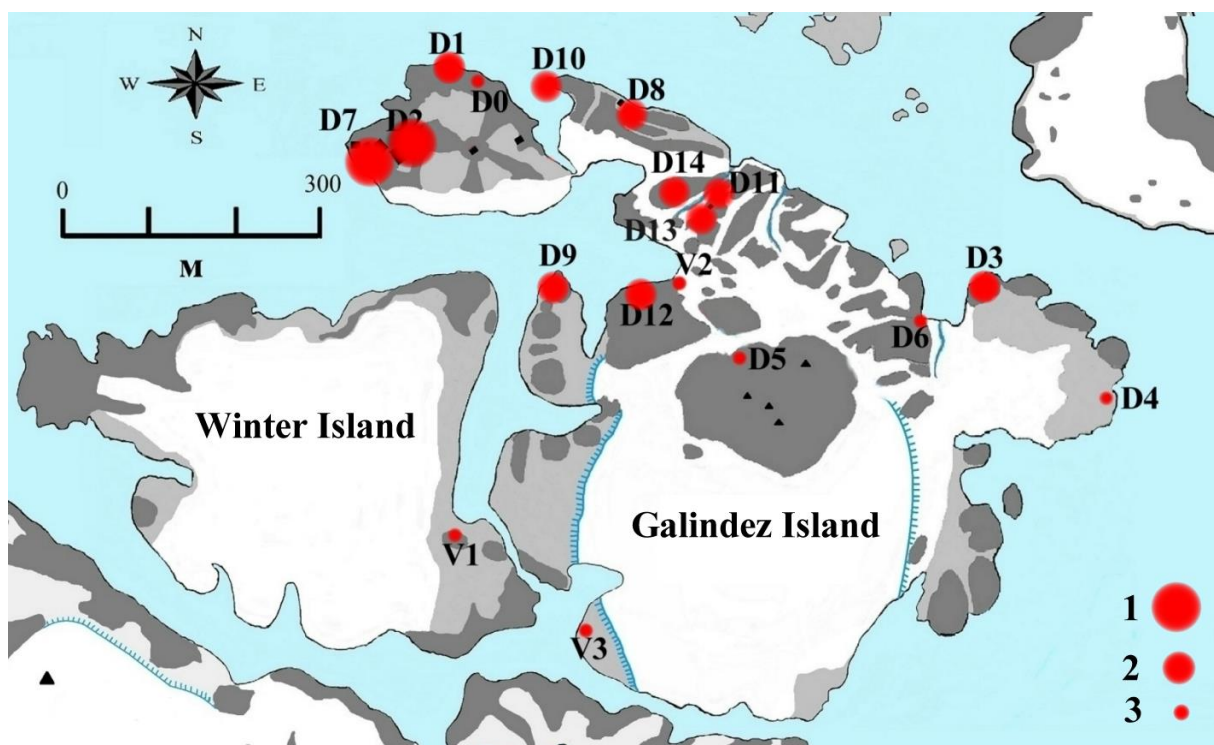


Рис. 7.3. “Гарячі” точки забруднення важкими металами в районі УАС «Академік Вернадський», о. Галіндез, районі архіпелагу Аргентинські острови: 1 – сильнозабруднені; 2 – забруднені; 3 – фонові території

Появу щучника зафіксовано і біля входу до станції з боку метеоганку (2014). Аналогічне явище поширення аборигенних рослин відмічено нами раніше в оазі Поінт Томас, о. Кінг-Джордж (Parnikoza & Kozeretska, 2007), а також на території американської станції «Палмер» (2014 р.). Відмічено також факт колонізації фрагментів будівель та конструкцій комплексу станції британського періоду (побудова 1950-70-хх рр.) накипними та листуватими лишайниками та водоростями (рис. 7.4). На спорудах українського періоду – після 1996 р., поширення лишайників на даний час не спостерігається.

64°15'0"W

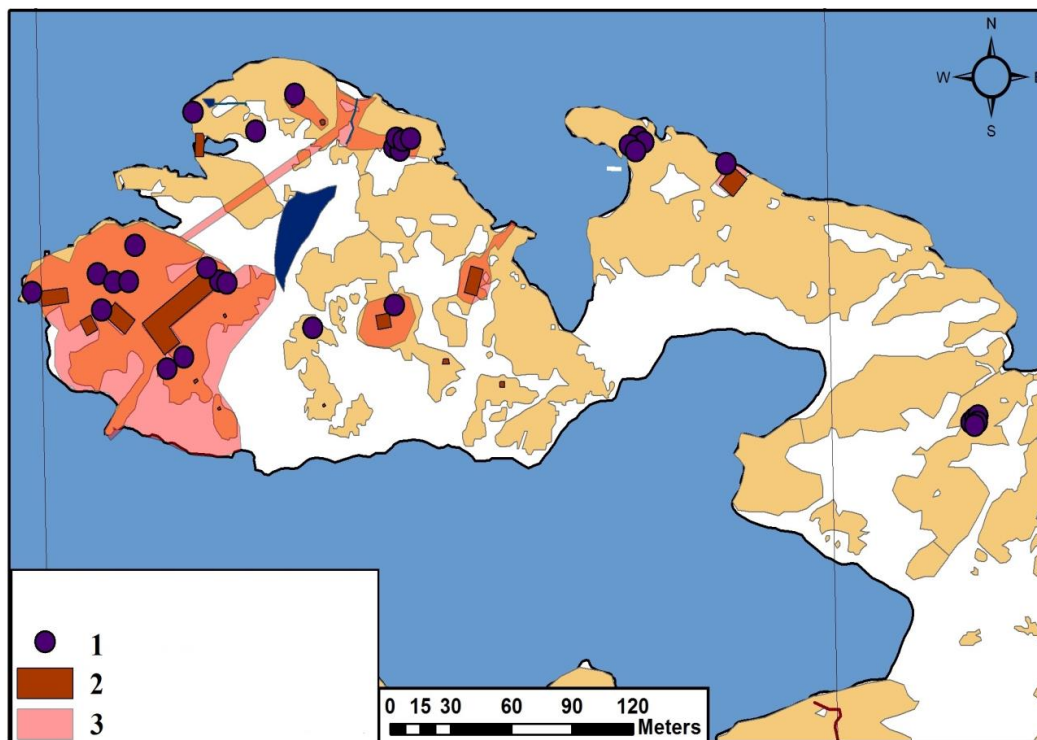


Рис. 7.4. Сучасне поширення лишайників та водоростей на спорудах станції «Академік Вернадський»: 1-лишайники на спорудах станції, 2 – споруди станції, 3- території, які знаходяться під антропогенним впливом.

7.3. Пропоновані заходи щодо охорони популяцій *Deschampsia antarctica* та наземних рослинних угруповань

Наразі в Антарктиці лише території природоохоронних об'єктів – особливо охоронюваних природних територій (ASPА), є захищеними від усіх вищевказаних впливів. Ці території відповідають категорії Ia IUCN - строго охоронювані природні території. Зрозуміло, що вони мають найбільші шанси бути збереженими серед інших територій Антарктики незалежно від майбутнього Антарктичного договору.

На жаль, сучасна мережа спеціально захищених територій Антарктики (ASPAs) є недостатньою та не репрезентативною та потребує термінового

розширення через чутливість Антарктиди до збільшення загроз, пов'язаних зі зміною клімату та діяльністю людини (Cannone et al., 2018).

Згідно зі ст. 5 додатку V до Протоколу про охорону навколишнього природного середовища Антарктики: *«Будь-яка Сторона, Комітет, Наукова комісія з антарктичних досліджень або Комісія з охорони морських живих ресурсів Антарктики можуть запропонувати територію призначену для оголошення Спеціально охоронюваної території Антарктики (Antarctic Specially Protected Area - ASPA) або Спеціально керовану територію Антарктики (Antarctic Specially Managed Area - ASMA) шляхом подання пропозиції плану управління до Консультативної наради з Договору про Антарктику».*

Зрозуміло також, що невеличкі існуючі АРОО, найближчі до Аргентинських островів, – острів Личфілд та острів Грин, представляють собою вже трохи відмінні екосистеми і зовсім не забезпечують охорони усього різноманіття наземних екосистем цього району. Відповідно якою ж має бути АРОО з робочою назвою «район архіпелагу Аргентинські острови»?

Згідно зі ст. 3 додатку V до Протоколу про охорону навколишнього природного середовища Антарктики: *«1. Будь-яка територія, включаючи будь-яку морську територію, може бути визначена як спеціально охоронюваною територією Антарктики (ASPA) для захисту природоохоронних, наукових, історичних, естетичних цінностей або цінності пов'язаної з наявністю дикої природи, будь-якої комбінації цих цінностей або поточних або запланованих наукових досліджень» (Annex V).*

Отже, запланована ASPA може включати в себе як ділянки сухопутних, так і морських екосистем, а також створюватися на основі комплексної цінності. Таким критеріям повністю відповідає територія проектованої ASPA «район архіпелагу Аргентинські острови».

«2. Сторони прагнуть ідентифікувати в межах систематичної еколого-географічної мережі та включити до серії особливо охоронюваних районів Антарктики: райони, що не піддавалися впливу людини, з тим щоб у

майбутньому можливе було порівняння з місцями, на які вплинула діяльність людини» (Annex V).;

Дійсно виділення великої недоторканої зони дозволить проводити адекватне порівняння розвитку екосистем, як на порушених антропогенною діяльністю ділянках, так і на захищених від неї.

«(b) репрезентативні приклади великих наземних, у тому числі льодовикових та водних екосистем та морських екосистем» (Annex V).

Територія запропонованої АРОО має включати всі типи наземних та морських біотопів, а також рослинних угруповань, які зустрічаються в цьому районі. Відповідно до наших даних флора району архіпелагу Аргентинські острови нараховує 2 види судинних рослин, 7 печіночників, близько 49 мохів, 123 лишайників, та 1 зелену водорість (*Prasiola crispa*) (Parnikoza & Halic, 2017). Наявні перигляціальні ландшафти з ініціальними ґрунтами типу лептосолів, глейсолів, орнітосолів, гістосолів та органо-акумулятивні ґрунти (Parnikoza et al., 2017), виражені ефемерні струмки та літні прісноводні водойми. Специфікою дослідженого регіону в межах Морської Антарктики є поширення рослинності лише по підвищених ділянках, які влітку не вкриті снігом.

«(c) райони з важливими або незвичними комплексами видів, включаючи великі колонії розмноження місцевих птахів або ссавців» (Annex V).

Під охорону мають потрапити місцезростання рідкісних видів, видів на межі ареалу, а також колонії морських птахів: пінгвінів та бакланів. Зокрема, мають бути взяті під охорону найбільш південні гніздивлі антарктичного поморника (*Stercorarius antarcticus*), рідкісні гніздивлі сніжного буревісника (*Pagodroma nivea*), південна межа гніздування антарктичного пінгвіна (*Pygoscelis antarctica*) та найпівденніші колонії субантарктичного пінгвіна (*P. rapua*).

«(d) типовий локалітет чи єдиний відомий локалітет поширення будь-якого виду» (Annex V).

Описуваний район був одним з перших, де в Антарктиці взагалі проводилися ботанічні спостереження. Ботанічні дослідження в рамках Французької Антарктичної експедиції 1904-1907 рр. проводив J. Turquet. Результатом стало,

окрім іншого, перше повідомлення про зростання на території західного узбережжя Антарктичного півострова двох квіткових рослин: антарктичних щучника та перлинниці. До грудня 1904 р. було описано більшість островів архіпелагу Вільгельма: Бус (Booth), Ховгаард (Hovgaard), Плено (Pleneau), Пітерман (Petermann), а також група Аргентинських островів. Під час наступної французької антарктичної експедиції 1908-10 рр. ботанічні дослідження здійснював М. L. Gain. Він зібрав перші зразки лишайників та мохів, а також щучника з району архіпелагу Аргентинські острови. Зокрема, він повідомив про знахідки щучника на островах Пітерман та Барселот (Berthelot), мисі Расмуссен (Cap Rasmussen) та мисі Перес (Cape Pérez). Низка видів, таких як *Himantormia lugubris* та *Coelopogon epiphorellus* (Nyl.) Brusse et Kärnefelt перебувають тут на південній межі поширення (Smith & Corner, 1973).

«(e) території, що представляють особливий інтерес для поточних або планових наукових досліджень» (Annex V).

Весь район архіпелагу Аргентинські острови належить до регіону, де з 1947 р. проводяться інтенсивні дослідження, спочатку британських, а потім українських дослідників.

«(f) приклади визначних геологічних, гляціологічних або геоморфологічних особливостей» (Annex V).

В геологічній будові островів архіпелагу Аргентинські острови спостерігається гетерогенність. Східна група островів: Фанфари, Ірізар, Уругвай, Гротто, Корнер, Галіндез, Вінтер, Скуа, Троє Поросят, Шелтер, Леопард та Блек сформовані переважно дацитовими та андезитовими туфами, рідше андезитами та дацитами (Митрохин & Бахмутов, 2017). Ці породи верхньо-юрської вулканічної групи загалом більш сприятливі для розвитку рослинності (Smith & Corner, 1973, власні спостереження). Західна група островів: Анаграм, Фордж та Бархани – молодші і складаються переважно з порід андської інтрузивної серії (верхня крейда – ранній третинний час): габроїдів та гранітоїдів, які загалом менш сприятливі для розвитку рослинності. З інтрузивних порід складені також острови Пітерман (північна частина з габроїдів, південна – з гранітоїдів), Бус, Плено та ін.

Зустрічаються інтрузивні породи також і на материку – мисі Туксен та мисі Расмуссен (Митрохин & Бахмутов, 2017). Осадкові породи: пісковики, конгломерати, гравеліти та силіцити, залягають у вигляді малопотужних стратифікованих товщ в оточенні вулканітів на островах Скуа, Корнер та Галіндез (Митрохин & Бахмутов, 2017).

«(g) території підвищеного естетичного значення та території дикої природи» (Annex V).

В районі розташовані одні з найгарніших в регіоні ландшафтів – зокрема, тут розташована видовищна протока Лемейер та монументальні гори вздовж узбережжя Антарктичного півострова.

«(h) сайти або пам'ятники визнаної історичної цінності» (Annex V);

Район запланованої АРОО включає історичні сайти: Ворді Хаус (о. Вінтер), Порт Шарко (о. Бус), бухта Обрізання (о. Пітерман) (рис. 7.6). Отже, за усіма вихідними критеріями проєктована АРОО «район архіпелагу Аргентинські острови» відповідає вимогам ст. 3 додатку V до Протоколу про охорону навколишнього природного середовища Антарктики.

Необхідно також визначитися із загальною територією проєктування АРОО у регіоні. Зрозуміло, що АРОО без жодних проблем може включити маловідвані західні острівні групи острови Бархани (The Barchans) і острови Фордж (The Forge), що являють собою приклад островів сформованих гарнітоїдами. На відстані 5 км на північний захід від архіпелагу Аргентинські острови розташовані острови Анаграм (The Anagram). Небагата флора цих островів нагадує таку на фрагментах континенту. З вулканічних островів Аргентинського архіпелагу, багатих на рослинність, кожен має свою своєрідність. Проте найбільш репрезентативними є острови Галіндез, Уругвай, Скуа, Ірізар та Корнер. Зважаючи на те, що острів Галіндез є островом, на якому розташовується Українська антарктична станція «Академік Вернадський» (S 65.245686°, W 64.257051°) та вся основна дослідна активність, входження його до АРОО створило би проблеми. На острові Вінтер (Winter) розташовано Ворді Хаус –

об'єкт масового відвідування. Обидва острови та протоки біля них мають мати окремий менеджмент план, що забезпечить збереження їх екосистем.

Натомість острови Ірізар (Irizar), Уругвай (Uruguay), Скуа (Skua) та Корнер (Corner) (кожен площею близько 1 км) з прилеглими малими островами наразі відвідуються рідко та збереглися в непорушеному стані та майють увійти до АРОО. З малих островів архіпелагу надзвичайно цінним є острів Блек (Black), на якому зареєстровано виникнення нової популяції перлинниці, острів Вісімка (Eight Island – назва наша, на основі характерної форми, в попередній літературі цей острів згадується як «*острів на південь (південний-захід) від о. Ірізар*», S 65.226190°, W 64.209840°) – невеликий острів містить фрагменти усіх базових екосистем регіону. Тут також наявна популяція перлинниці, яка моніториться з 1970-х рр., невеликі острівні групи: Троє Поросят (Three Little Pigs) і Шелтер (Shelter), о. Індикатор (Indicator), Леопард (Leopard), Фанфари (Fanfary), а також досить великий, але низький острів Гротто з прилеглими островами Ларус та ін. – цінні тим, що представляють надзвичайно бідну рослинність в умовах гніздування морських птахів: домініканських мартинів та поморників. Тут сформувалися, або періодично формуються елементи рослинності за участі щучника антарктичного. Зважаючи на це, поширення цього злаку та інших компонентів рослинності є надійним індикатором поточних кліматичних умов. Ці острови використовують для відпочинку ластоногі – тюлені Уеддела та морські котики.

З півночі Аргентинські острови відокремлені Французькою протокою (French Passage) шириною близько 4 км від значно більших островів архіпелагу Вільгельма: Пітерман, Ховгард, Плено і Бус. Ці острови являють собою цінні ландшафтні елементи. Зокрема, високий острів Бус формує протоку Лемайер. Тут також розташовується історичний пункт – Порт Шарко. Під охорону має потрапити натомість західне узбережжя цього острова з колоніями домініканських мартинів. Важливо також захистити найбільш південне гніздування антарктичного пінгвіна.

Іншими двома відвідуваними островами є Плено та Пітерман. На останньому також розташований історичний пункт – місце однієї із зимівель Ж.Б. Шарко.

Натомість північна частина о. Пітерман з цінною рослинністю за участі щучника антарктичного має потрапити під охорону.

В акваторії протоки Пенола на відстані 4 км від о-ва Галіндез розташовані о-ви Ялури (Yalour). Тут концентрується цінне різноманіття в умовах островів з значним орнітогенним впливом. Виявлено унікальну міксоплоїдну форму щучника антарктичного з перебудованим триплоїдним модальним набором хромосом (Navrotska et al., 2017). Ця своєрідність стала причиною того, що на о-вах Ялурах було обмежено туристичне відвідування лише південною частиною великого острова (рис. 7.5).

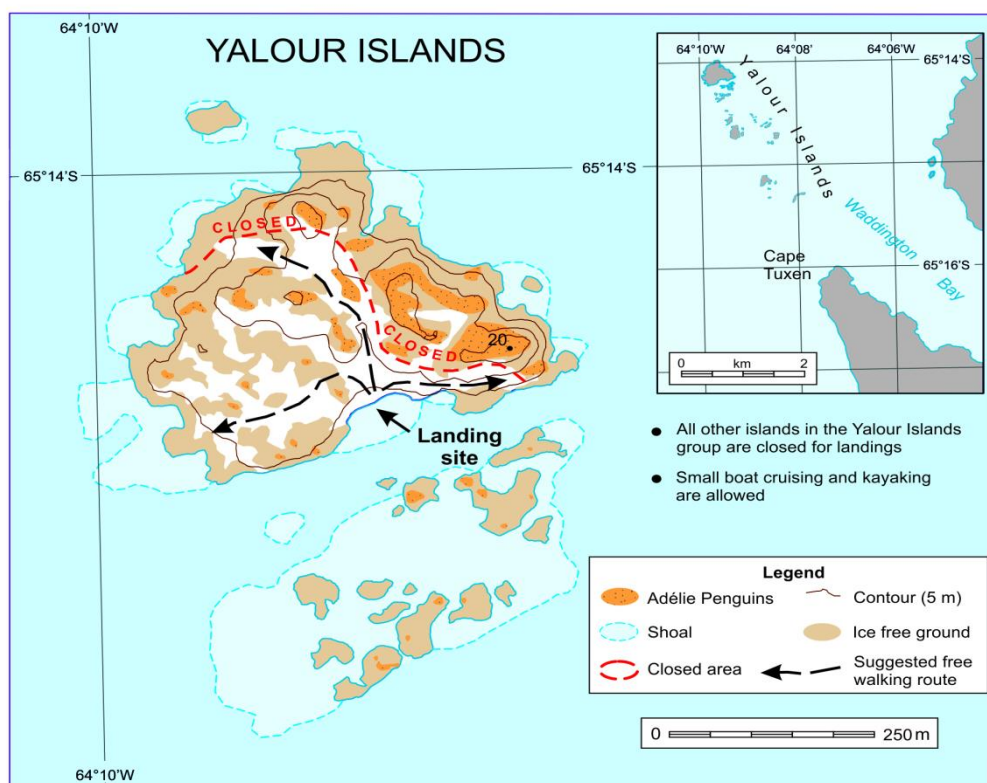


Рис. 7.5. Закрита за нашою пропозицією на 39 з'їзді сторін Антарктичного договору (Сантьяго, Чилі 23 травня - 1 червня 2016 р.) для туризму територія - північна частина острова Великий Ялур та всі малі острови запропоновано до включення у АРОО

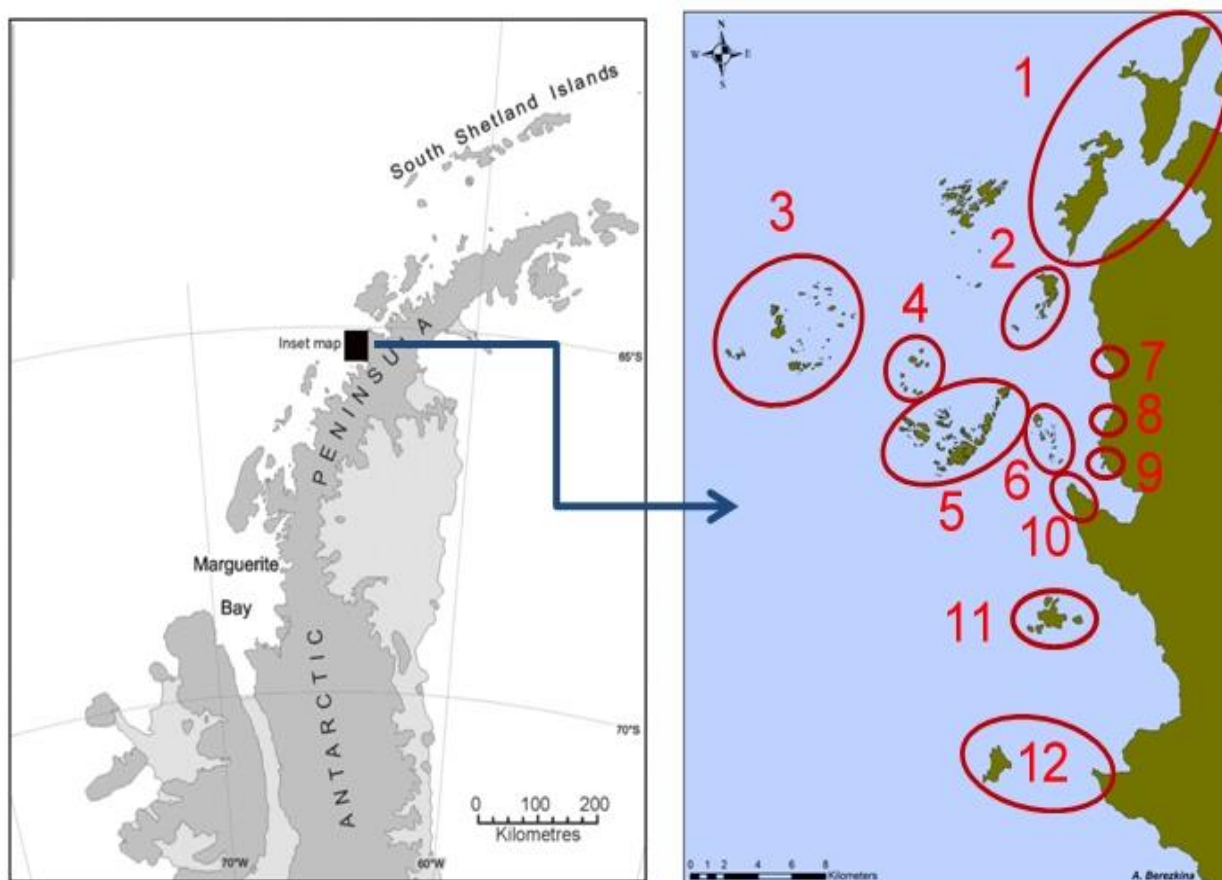


Рис. 7.6. Регіон проєктованої АРОО "Аргентинські острови": 1 – острови Плено, Бус та Хогвард, 2 – острови Пітерман, 3 – острови Крулс та Рока, 4 – острови Анаграм, 5 – Бархани, Фордж та Центральні Аргентинські острови, острови Ялури, 7 – мис та острів Мут, 8 – Едже-Хілл, 9 – мис Расмуссен, 10 – мис Туксен, 11 – острови Берселот, 12 – острів Дарбо та мис Перес

РОЗДІЛ 8.

КОМПЛЕКСНА АДАПТИВНІСТЬ *DESCHAMPSIA ANTARCTICA* В ПРИРОДНИХ УМОВАХ

У восьмому розділі наведено матеріали розробки та застосування у моніторингу комплексного показника адаптивності – зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП). На першому етапі відпрацьовано його розрахунок для сезону 2006 р. на основі окремих показників адаптивності популяцій *D. antarctica* оази Поїнт Томас, острів Кінг-Джордж. На наступному етапі розрахунок ЗЛПП було здійснено для 6 антарктичних літніх сезонів острова Галіндез, внаслідок чого отримано динаміки трендів комплексної адаптивності. На завершальному етапі вивчено внесок температури приземного шару вимірної за допомогою логерів для сезону 2017/18 рр. та вмісту органічних речовин у ґрунті у показник ЗЛПП.

8.1. Комплексна адаптивність *D. antarctica* в умовах Поїнт Томас

У лабораторії після декількох тижнів транспортування та зберігання зібраних зразків *D. antarctica* вимірювали біометричні та цитологічні параметри. Біометричні параметри вимірювали на висушених рослинах. Вони включали: висоту генеративного стебла, довжину листка, довжину квітки, довжину суцвіття, кількість квіток на суцвіття. Ці параметри були обрані як репрезентативні для життєвої форми *D. antarctica*, що складається з листяної розетки та пагонів суцвіття (Gielawanowska, 2005; Parnikoza et al., 2011a,b). Значення проективного покриття та біометричні параметри, отримані в ході цього дослідження, наведено в Таблиці 8.1. Просторові похідні індикаторів адаптації (або різниці між

популяціями з різним розташуванням за цими даними): абсолютні різниці проективного покриття, різниця між популяціями за показниками цитофотометрії ДНК у ядрі та біометрії рослин, розраховані за критерієм медіани, представлено в таблиці 8.2.

Результати екстремального групування за допомогою регресійного аналізу для всіх трьох наборів відстаней всіх досліджених популяцій наведено на рис. 8.1-8.3. На рис. 8.1. показано результати регресійного аналізу, що стосуються біометричних відмінностей (ΔPh) і різниці між відстанями проективного покриття ($|\Delta S|$), рис. 8.2. демонструє цитофотометричні відстані ($\Delta_{ввДНК}$), різницю у відстанях проективного покриття ($|\Delta S|$), рис. 8.3. для різниць за біометрією (ΔPh) та цитофотометрією ($\Delta_{ввДНК}$).

Географічне розгашування та короткий екологічний опис показників успішності популяції *D. antarctica* на досліджених площах в районі Адміральської затоки, а саме оази Поінт Томас

Код популяції	№ ділянки	Індивід уальне проєктивне покриття	Популяційні характеристики відповідно схеми аналізу						кількість квіток суцвітті
			ввДНК, С	висота генеративно го пагону, см	довжина листка, см	довжина суцвіття, см	довжина квітки, мм		
11Str	11	5	100/1.4 ± 0.1/0.4/98-2	5/3.4 ± 0.1/0.1/ 5- 0/0.3	126/2.4 ± 0.05/ 0.3/106- 20/0.6	5/2.5 ± 0.1/0.1/ 5- 0/0.2	33/4.8 ± 0.1/0.2/ 0- 33/0.5	5/6.6 ± 1.7/14/ 4-1/3.4	
17Fig	17	10	100/1.1 ± 0.1/0.3/99-1	10/2.2 ± 0.3/0.9/8- 2/0.9	78/1.8 ± 0.1/0.7/67- 11/0.8	10/1.3 ± 0.2/0.3/8-2/0.5	77/4.7 ± 0.1/0.4/ 0- 77/0.4	10/7.2±1.8/34/ 8-2/5.5	

Продовж. табл. 8.1

27Mit	27	90	100/0.9 ± 0.1/0.3/99-1	14/3.7 ± 0.3/0.6/9- 5/0.7	119/2.0 ± 0.1/0.5/107- 12/0.5	13/1.7 ± 0.2/0.3/5-8/0.5	138/4.9 ± 0.02/ 0.1/0-138/0.3	12/9.8±1.2/12/ 6-6/3.5
29Fer	29	10	100/3.5 ± 0.2/3.5/43- 57	3/2.9 ± 0.5/0.7/ 2- 1/0.7	143/3.4 ± 0.2/2/ 72-71/1	3/1.9 ± 0.1/0.2/ 1- 2/0.1	27/4.7 ± 0.1/ 0.3/0-27/0.5	3 / 9.0±1.1 / 4/ 2-1/1.6
30Itl	30	70	81/9.9 ± 0.8/55 /1-80	3/2.8 ± 0.1/0.1/ 2- 1/0.2	81/2.4 ± 0.1/0.6/62- 19/0.8	3/2.2 ± 0.4/0.6/ 1- 2/0.6	43/5.0 ± 0.1/0.4/0-43/0.5	3 / 14 ± 4.2 / 54/ 1-2/6
31Puh	31	25	100/2.2 ± 0.1/1.2/78- 22	7/2.8 ± 0.2/0.3/ 3- 4/0.5	128/1.61 ± 0.05/0.29/99- 29/0.53	7/1.70 ± 0.02/ 0.08/5-2/0.04	64/4.5 ± 0.2/0.3/0-64/0.5	7/ 9.1 ± 1.2/ 10/ 3-4/3.0

Примітка: Схема даних в таблиці: кількість виміряних об'єктів / середнє значення ± середня похибка / дисперсія / кількість величин у групі нижче або дорівнює середній групі - кількість величин у групі вище, ніж середня група / стандартна помилка.

Різниця попарних відстаней між медіанами розподілів за індикаторами: біометрією, відносним вмістом ДНК в ядрі (ΔвДНК), попарній різниці проективного покриття ($|\Delta S|$) *D. antarctica* на досліджених ділянках в районі Адміральської затоки, в оазі Поїнт Томас. Дані класифіковано за різницею проективного покриття

Пари досліджених площадок	Код популяції	ΔS	Різниця попарних відстаней між медіанами (1-5) розподілів						
			ΔвДНК	висота генеративного пагону, см	довжина листка, см	довжина суцвіття, см	довжина квітки, мм	кількість квіток у суцвітті	
17Flg - 29Fer	17-29	0	76.14	0	0	0	0	0	0
11Str - 17Flg	11-17	5	0	0	0	0	0	0	0
11Str - 29Fer	11-29	5	5.68	0	0	4.44	0	0	0
17Flg - 31Puh	17-31	15	21.68	0	6.86	0	0	0	0
31Puh - 29Fer	31-29	15	25.62	0	21.13	0	0	0	0
11Str - 31Puh	11-31	20	18.94	4.31	14.11	0	0	0	0
27Mit - 30Itl	27-30	20	173.96	0	6.57	0	0	0	0
30Itl - 31Puh	30-31	45	115.42	0	46.64	0	0	0	0
17Flg - 30Itl	17-30	60	172.98	0	0	0	0	0	0

Продовж. табл. 8.2

30Itl - 29Fer	30-29	60	71.89	0	0	0	0	0	0
11Str - 30Itl	11-30	65	170.08	0	0	0	0	0	0
27Mlt - 31Puh	27-31	65	21.68	0	30.76	0	0	0	0
17Flg - 27Mlt	17-27	80	10.1	0	0	3.98	0	0	0
27Mlt - 29Fer	27-29	80	76.14	0	4.55	0	0	0	0
11Str - 27Mlt	11-27	85	0	0	0	5.52	0	0	0

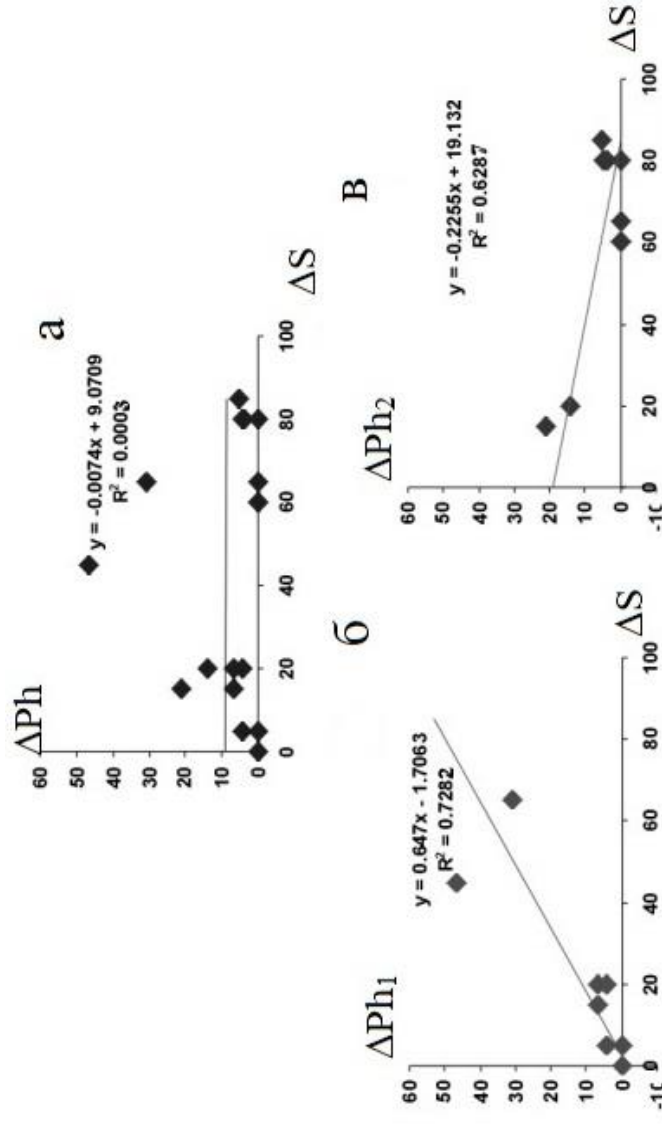
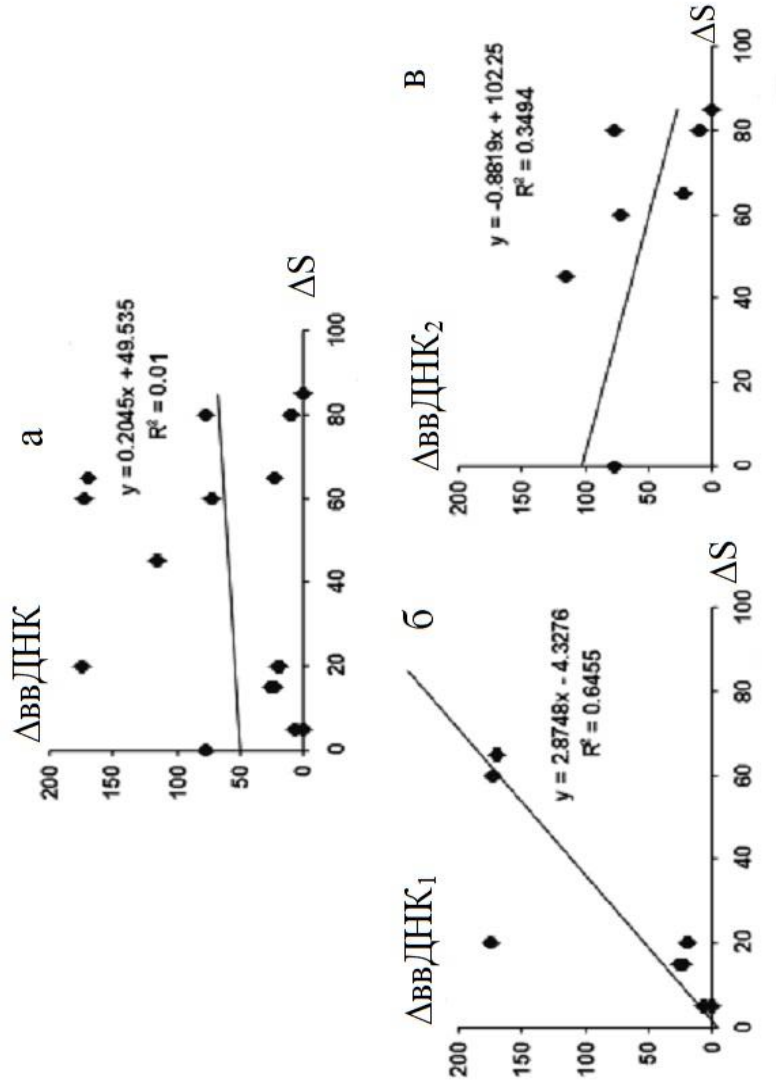


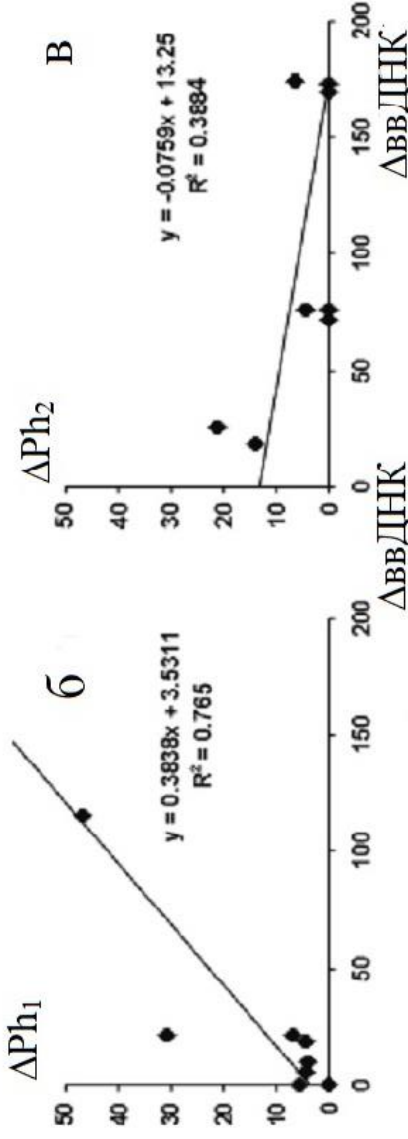
Рис. 8.1. Парне порівняння відстаней між кожними двома популяціями (а) з метою групування на групи з позитивним (б) та негативним (в) коефіцієнтом кореляції за допомогою регресійної техніки між наборами парних відстаней на індивідуальному (ΔPh₁) та популяційному рівнях (|ΔS|) для *D. antarctica* з Адміральської бухти (острів Кінг-Джордж). На графіку представлено рівняння лінійної регресії та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції. Значення критеріальної статистики для відповідних R², представлених на графіках: а – F_{1,15}=0.00001 (нижче за верхню 5% межу F-розподілу для N=17 (F_{1,15}=4.54)), б – F_{1,7}=16.07 та в – F_{1,6}=11.85 (вищі за верхню 5% межу F-розподілу для N=9 (F_{1,7}=5.59) та N=8 (F_{1,6}=5.99) відповідно). Це означає, що кореляція відсутня у першому випадку і наявна у другому та третьому випадках. Групи з позитивною кореляцією ('позитивна' група) позначено нижнім індексом 1, групи з негативною кореляцією ('негативна' група) позначено нижнім індексом 2.

Рис. 8.2. Попарне порівняння відстаней між кожними двома популяціями (а) з метою групування на групи з позитивним (б) та негативним (в) коефіцієнтом кореляції за допомогою регресійної техніки між наборами попарних відстаней на клітинному (ΔS) для *D. antarctica* популяційному рівнях ($|\Delta S|$) для *D. antarctica* з Адміральської бухти (острів Кінг-Джордж).



а – $F_{1,15}=0.15$ (нижче за верхню 5% межу F-розподілу для $N=17$ ($F_{1,15}=4.54$)), б – $F_{1,7}=12.747$ та в – $F_{1,6}=3.21$ (вище за верхню 5% межу F-розподілу для $N=9$ ($F_{1,7}=5.59$) та нижче для $N=8$ ($F_{1,6}=5.99$) відповідно). Це означає, що кореляція відсутня у першому та третьому випадках і наявна у другому випадку, однак, значення критеріальної статистики в випадку “в” є помітно вищим, ніж у випадку “а”. Групи з позитивною кореляцією (‘позитивна’ група) позначено нижнім індексом 1, групи з негативною кореляцією (‘негативна’ група) позначено нижнім індексом 2

Рис. 8.3. Попарне порівняння відстаней між кожними двома популяціями (а) з метою групування на групи з позитивним (б) та негативним (в) коефіцієнтом кореляції за допомогою регресійної техніки між наборами парних відстаней на клітинному ($\Delta\text{ВВДНК}$) та індивідуальному рівнях ($|\Delta\text{Ph}|$) для



D. antarctica з Адміральської бухти (острів Кінг-Джордж). На графіку представлено рівняння лінійної регресії та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції. Значення критеріальної статистики для відповідних R^2 , представлених на графіках: а – $F_{1,14}=0.00001$ (нижче за верхню 5% межу F-розподілу для $N=16$ ($F_{1,14}=4.60$)),

б – $F_{1,6}=19.530$ та в – $F_{1,6}=3.81$ (вище за верхню 5% межу F-розподілу для $N=8$ ($F_{1,6}=5.99$) у випадку “б” та нижче у випадку “в”). Це означає, що кореляція відсутня у першому та третьому випадках і наявна у другому випадку, однак, значення критеріальної статистики в випадку “в” є помітно вищим, ніж у випадку а. Групи з позитивною кореляцією (“позитивна” група) позначено нижнім індексом 1, групи з негативною кореляцією (“негативна” група) позначено нижнім індексом 2

ΔS	ΔS - ΔPh		ΔS - ΔВВДНК		ΔВВДНК - ΔPh		
	“позитивна група”	“негативна група”	“позитивна група”	“негативна група”	“позитивна група”	“негативна група”	
0	17Flg-29Fer			17Flg-29Fer		17Flg-29Fer	
5	11Str-17Flg		11Str-17Flg		11Str-17Flg		
5	11Str-29Fer		11Str-29Fer		11Str-29Fer		
15	17Flg-31Puh		17Flg-31Puh		17Flg-31Puh		
15		31Puh-29Fer	31Puh-29Fer			31Puh-29Fer	
20	11Str-31Puh	11Str-31Puh	11Str-31Puh		11Str-31Puh	11Str-31Puh	
20	27Mlt-30Itl		27Mlt-30Itl			27Mlt-30Itl	
45	30Itl-31Puh			30Itl-31Puh	30Itl-31Puh		
60		17Flg-30Itl	17Flg-30Itl			17Flg-30Itl	
60		30ITL-29Fer		30ITL-9Fer		30ITL-29Fer	
65		11Str-30Itl	11Str-30Itl			11Str-30Itl	
65	27Mlt-31Puh			27Mlt-31Puh	27Mlt-31Puh		
80		17Flg-27Mlt		17Flg-27Mlt	17Flg-27Mlt		
80		27Mlt-29Fer		27Mlt-29Fer		27Mlt-29Fer	
85		11Str-27Mlt		11Str-27Mlt	11Str-27Mlt		

Рис. 8.4. Попарні відстані між популяціями на клітинному, індивідуальному та популяційному рівнях для “позитивних” та “негативних” груп. Пари розташовано вздовж вертикальної вісі, позначеної |ΔS| (попарні відстані за характеристикою “проективне покриття”) в напрямку зростання. Примітка: “позитивна група” та “негативна група”, “позитивна група” та “негативна група”, “позитивна група” та “негативна група”. Примітки: кількість пар комбінацій у кожній групі (три, дві чи одна) зменшувалася із зменшенням відсотку заповнюючого комірку сірого кольору в ‘позитивних’ групах та збільшувалась із зменшенням цієї характеристики в ‘негативних’ групах. Коди популяцій розшифровано в Розділі 3, підрозділі 3.2.

Схему взаємодії між парами популяцій проаналізовано для трьох наборів комбінацій попарних відстаней на популяційному ($|\Delta S|$), індивідуальному (ΔPh) та клітинному ($\Delta \text{ввДНК}$) рівнях для кожної з “позитивних” та “негативних” груп (рис. 8.4, рис. 8.5б).

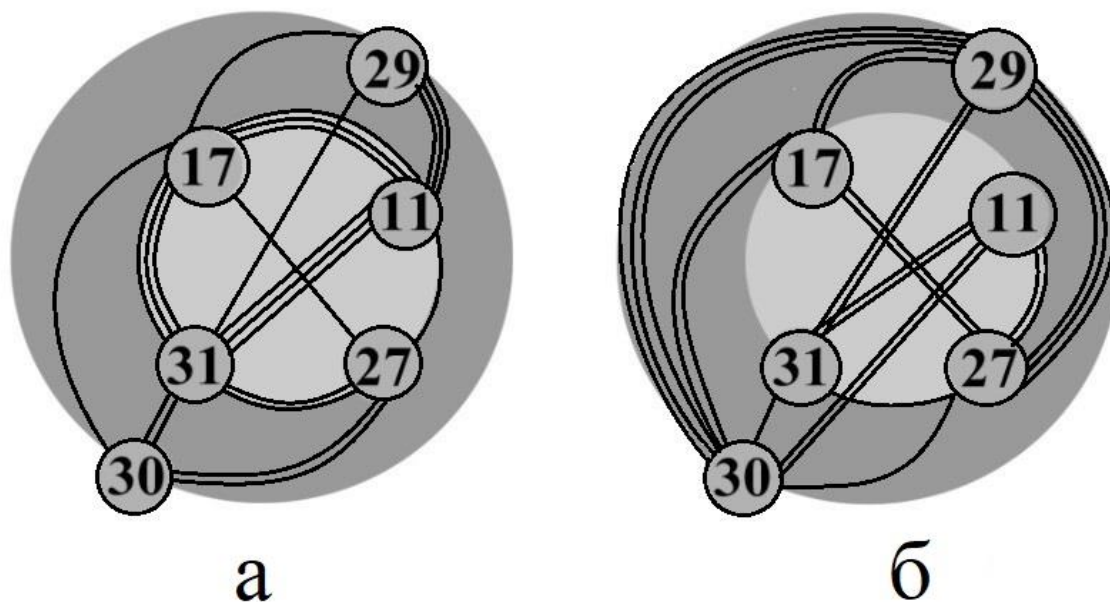


Рис. 8.5. Схема комплементарності попарних відстаней популяцій між ‘позитивними’ (а) та ‘негативними’ (б) групами для *D. antarctica* Адміральської Бухти (острів Кінг-Джордж).

Значення ЗЛПП для всіх досліджених популяцій було розраховане у спосіб, описаний вище (рис. 8.6).

Розрахунок ЗЛПП дозволяє описати досліджені популяції наступним чином. Популяції 31Puh, 11Str, та 17Flg мають позитивні значення ЗЛПП (3, 2 та 1 бали відповідно). Це свідчить про те, що для цих популяцій всі індекси, які визначають значення ЗЛПП, мають тенденцію збільшуватися синхронно. Синхронні зміни у всіх індексах пристосовуваності рідко зустрічалися в наших наборах даних, і була найбільш чіткою в популяції 31Puh, яка мала значення ЗЛПП 3.

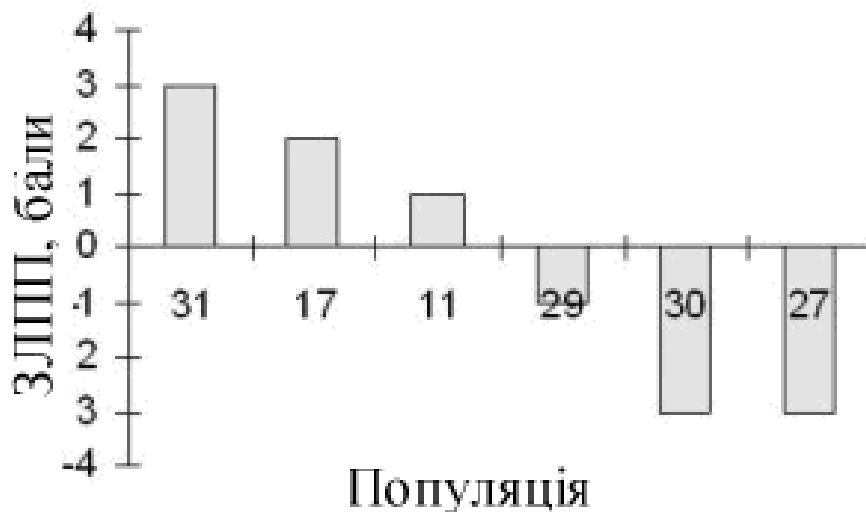


Рис. 8.6. Зведений латентний показник пристосовуваності популяцій *D. antarctica* (номери популяцій 31, 17, 11, 29, 30 та 27) оази Понт Томаса, о. Кінг-Джордж.

Отримані дані та їх аналіз наводять на думку, що 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 із нижчими позитивними значеннями ЗЛПП - 11Str та 17Flg.

Популяції 29Fer, 30Itl та 27Mlt мають негативні значення ЗЛПП (-1, -3 та -3 бали відповідно). Це означає, що збільшення кожного показника для цих популяцій асоційоване із зменшенням одного (-1 бал) чи трьох (-3 бали) інших індексів. У цьому випадку, ЗЛПП не залежить від географічних відстаней, і отримані результати узгоджуються з концепцією мозаїчних умов мікрооточення навіть за умов малих відстаней в Морській Антарктиці.

8.2. Комплексна адаптивність *D. antarctica* впродовж шести сезонів на острові Галіндез

На першому етапі дослідження ми отримали набір експертних оцінок проективного покриття, морфометричних показників та вмісту окремих фракцій запасних та захисних білків насіння, частину отриманих даних наведено у табл. 8.3 та на рис. 8.7-8.9.

На наступному етапі отримано набір попарних порівнянь за допомогою визначення абсолютного значення різниць для показника проективного покриття (ΔS) і вмісту окремих фракцій білків насіння (ΔPr) та за допомогою критерію медіани для визначення відстаней між медіанами розподілів кількох біометричних показників (ΔPh). Ці результати частково наведено в табл. 8.3-8.4.

Як видно з табл. 8.3, проективне покриття є показником, який не зазнає різких змін: перші два роки досліджень він змінювалася незначно, останні чотири роки він не змінювався.

На рис. 8.7 показано, що довжина листка є мінливим показником, який залежить, очевидно, як від мікроумов зростання конкретної популяції, так і від погодних умов сезону. Це стосується також інших досліджених морфометричних показників. Тому після вимірювання біометричних показників у рослин досліджених популяцій біометричних показників було проведене попарне порівняння популяцій за цими показниками за допомогою критерію медіани (Mood median test) (Поллард, 1982), приклад результатів якого наведено у таблиці 8.3.

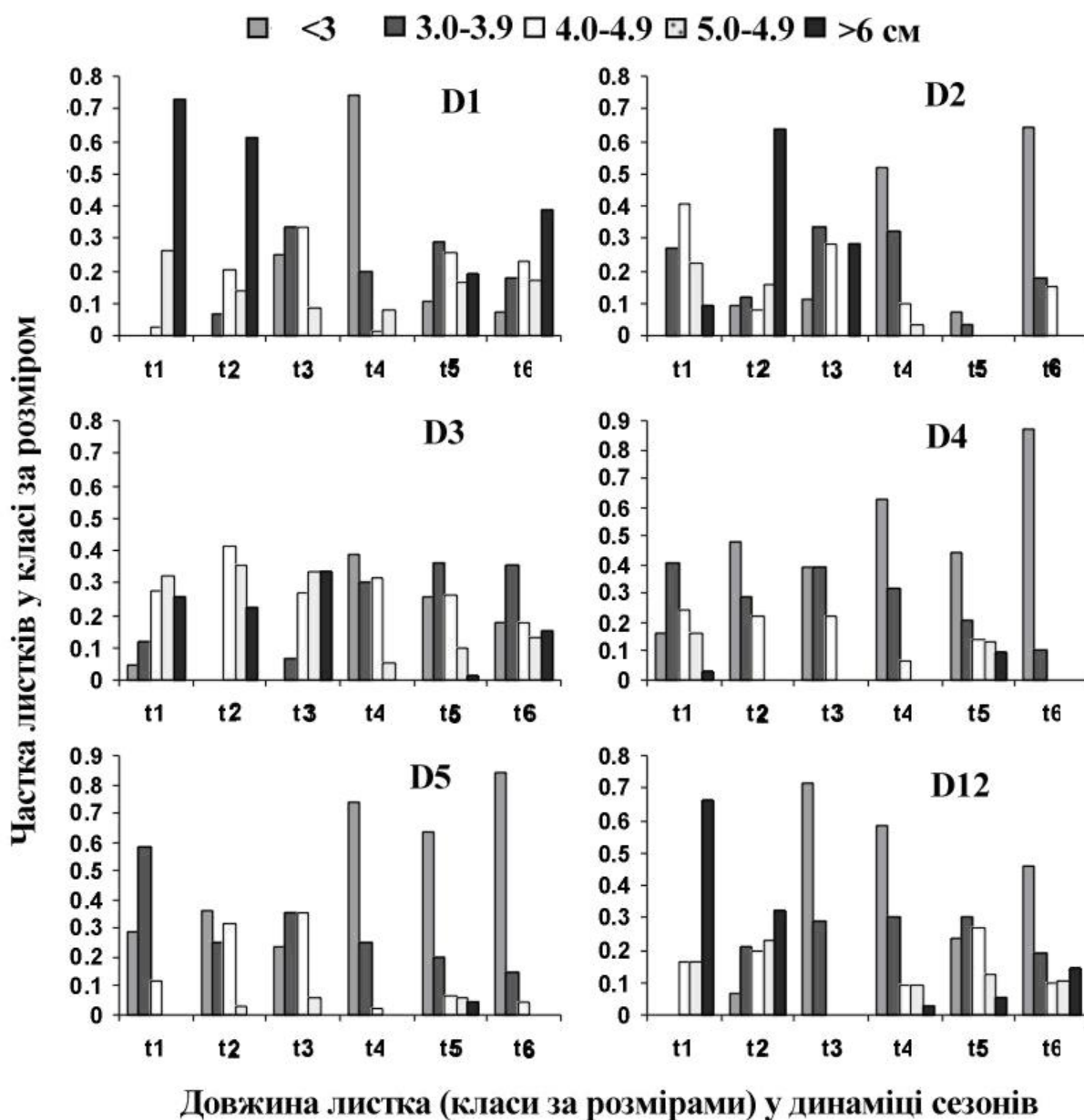


Рис. 8.7. Динаміка розподілів за довжиною листка (класи за розмірами) для популяцій *D. antarctica* о. Галіндез (D1, D2, D3, D4, D5, D12), району архіпелагу Аргентинські о-ви: у сезонах: t1 - 2012/13 pp., t2 - 2013/14 pp., t3 - 2014/15 pp., t4 - 2015/16 pp., t5 - 2016/17 pp., t6 - 2017/18 pp.

Для популяцій, в яких було проведене експертне оцінювання проєктивного покриття, проаналізовано деякі біометричні показники та визначено відхилення між популяціями за цими показниками (табл. 8.3-4), проведено електрофорез

білків насіння в умовах денатурації з метою аналізу фракцій запасних і захисних білків у різні роки.

На підставі денситометричного аналізу електрофореграм запасних та захисних білків насіння отримано дані, представлені на рис. 8.8. Тут подано середні значення часток груп білків насіння *D. antarctica* за розмірами, що відповідають глобулінам - >150 кДа; глютенінам - 94-145 кДа; S-бідним проламінам - 45-80 кДа; S-багатим проламінам - 20-40 кДа; частині S-багатих проламінів і, ймовірно, білку IRIP - 27-31 кДа; не до кінця сформованим проламінам та низькомолекулярним дегідринам - <20 кДа, характерним для пшениці *Triticum aestivum* L.

Із рис. 8.8. видно, що у всіх представників популяцій для кожної групи білків якісно профілі динаміки частки кожної даної фракції є подібними, проте існують відміни за кількісним вмістом кожної частки.

Після визначення в досліджених популяціях часток окремих груп запасних та захисних білків насіння *D. antarctica*, було проведене попарне порівняння популяцій за спектром з шести головних фракцій білків насіння для кожного з п'яти сезонів. Приклад результатів для одного з сезонів (2017/2018 рр.) наведено у таблиці 8.5.

Деякі морфометричні показники рослин *D. antarctica* досліджених популяцій з о. Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови для шести сезонів вивчення

Популяція	Проективне покриття, %, у сезони, рр.						Довжина листка, см, у сезони*, рр.					
	2012	201	2015/2016	2016/2017	2017	2018	2012/2013	2013/2014	2014/2015	2015/2016	2016/2017	2017/2018
D1	1	1	1	1	1	1	6.2±0.1/35	60//5.8±0.1 /	3.6±0.3/1	2.6±0.1/79	4.6±0.1/314	5.6±0.2/86
D2	25	30	30	30	30	30	4.6±0.2/22	5.5±0.2/83	4.4±0.3/1	2.9±0.1/97	2.8±0.1/70	2.7±0.1/63
D3	5	5	3	3	3	3	5.1±0.2/44	5.3±0.1/31	5.4±0.2/1	3.45±0.1/63	3.6±0.1/256	4.3±0.2/90
D4	3	5	3	3	3	3	3.9±0.2/37	3.0±0.1/58	3.1±0.2/1	2.6±0.1/92	3.5±0.1/316	2.1±0.1/75
D5	1	1	1	1	1	1	3.2±0.1/34	3.3±0.1/88	3.6±0.2/1	2.4±0.1/101	2.7±0.1/172	2.2±0.1/69

Продовж. табл. 8.3

D9	60	10	15	15	15	15	15	4.8±0.2/43	5.4±0.1/71	-	3.2±0.2/24	4.0±0.1/227	2.46±0.1/96
D12	3	5	10	10	10	10	10	6.0±0.1/30	5.0±0.1/93	2.4±0.2/7	3.0±0.1/145	3.8±0.1/351	3.7±0.2/83

Примітка. *Схема, за якою наведено дані у комірках таблиці довжина листка: середнє вибіркоче значення ± середнє вибіркоче відхилення/ кількість виміряних листків рослин.

Різниця між медіанами розподілів для різних пар досліджених популяцій *D. antarctica* о. Галіндез за довжиною листка та квітки (ΔPh) та за різницями площ індивідуального проективного покриття ($|\Delta S|$) для шести сезонів

вивчення

Пари популяцій	Відхилення за проективним покриттям, % ($ \Delta S $) у роках												Відхилення між розподілами для різних пар за довжиною листка, (ΔPh) у сезони, довшиною квітки, (ΔPh) у сезони, рр.											
	201						201						201						201					
	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	
	2/	3/	4/	5/	/	7/	2012	3/	4/	5/	/	6/	7/	201	2/	3/	4/	5/	6/	7/	2017/	2018		
	201	201	201	201	201	201	2013	201	201	201	2016	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201	201		
	3	4	5	6		8		4	5			7	8	3	4	5	6	7						
D1 -	24	29	29	29	29	29	21.0	0	0	0	6.34	79.	53.	0	24.	0	0	16.				0		
D2							5					93	64		71			1						
D1 -	4	4	4	4	4	4	13.7	4.48	9.4	16.5	42.	11.	0	0	0	0	0	0				0		
D3							8				31	01												
D1 -	2	4	4	4	4	4	36.8	62.0	0	0	37.	95.	0	15.	17.	9.4	14.					7.92		
D4							1	9			65	07		03	96	1	72							

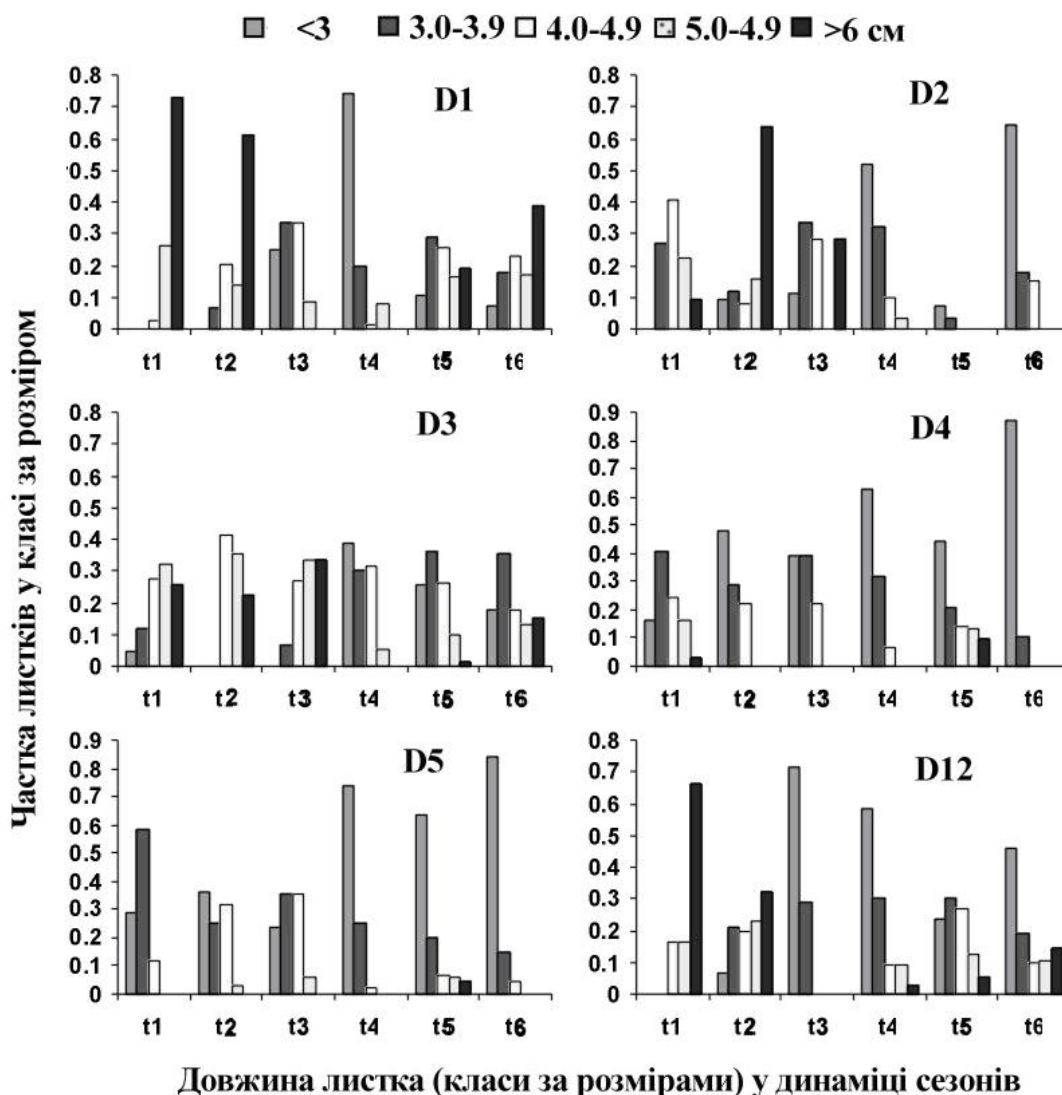


Рис. 8.8. Середні значення часток груп білків насіння *D. antarctica* для популяцій о. Галіндез, район архіпелагу Аргентинські острови за розмірами, що відповідають глобулінам - >150 кДа; глютенінам - 94-145 кДа; S-бідним проламінам - 45-80 кДа; S-багатим проламінам - 20-40 кДа; частині S-багатих проламінів і, ймовірно, білку IRIP - 27- 31 кДа; не до кінця сформованим проламінам та низькомолекулярним дегідрінам - <20 кДа, характерним для пшениці, для досліджених популяцій впродовж шести сезонів: впродовж шести сезонів: t1 - 2012/13 pp., t2 - 2013/14 pp., t3 - 2014/15 pp., t4 - 2015/16 pp., t5 - 2016/17 pp., t6 - 2017/18 pp.

Таблиця 8.5.

Результати попарних порівнянь за вмістом шести основних фракцій білків насіння ($|\Delta Pr|$) *D. antarctica* семи популяцій о. Галіндез у сезоні 2017/2018 рр.

Пари популяцій	Різниця у частках основних фракцій протеїнів насіння ($ \Delta Pr $) для груп білків із розмірами, які наведено у кДа:				
	<150	94-145	45-80	20-40	27-31
D1 - D2	0.055	0.001	0.067	0.043	0.018
D1 - D3	0.069	0.004	0.018	0.021	0.008
D1 - D4	0.017	0.014	0.001	0.01	0.008
D1 - D5	0.03	0.006	0.005	0.006	0.018
D1 - D9	0.047	0.036	0.116	0.129	0.046
D1 - D12	0.049	0.006	0.015	0.002	0.005
D2 - D3	0.124	0.005	0.085	0.022	0.01
D2 - D4	0.072	0.013	0.066	0.033	0.026
D2 - D5	0.085	0.005	0.072	0.037	0.036
D2 - D9	0.102	0.037	0.183	0.172	0.064
D2 - D12	0.006	0.007	0.052	0.041	0.023
D3 - D4	0.052	0.018	0.019	0.011	0.016
D3 - D5	0.039	0.01	0.013	0.015	0.026
D3 - D9	0.022	0.032	0.098	0.15	0.054
D3 - D12	0.118	0.002	0.033	0.019	0.013
D4 - D5	0.013	0.008	0.006	0.004	0.01
D4 - D9	0.03	0.05	0.117	0.139	0.038
D4 - D12	0.066	0.02	0.014	0.008	0.003
D5 - D9	0.017	0.042	0.111	0.135	0.028
D5 - D12	0.079	0.012	0.02	0.004	0.013
D9 - D12	0.096	0.03	0.131	0.131	0.041

Усі набори попарних порівнянь популяцій, приклади яких наведено в табл. 8.3 та 8.4, групували за трьома парами попарних різниць показників пристосовуваності між популяціями: $|\Delta S| - \Delta Ph$, $|\Delta S| - |\Delta Pr|$ та $\Delta Ph - |\Delta Pr|$ для кожного з шести років.

Приклад екстремального групування за парою різниць показників $\Delta Ph - |\Delta Pr|$, де з наборів ΔPh взято набір різниць між кожною парою показників за довжиною листка та з наборів $|\Delta Pr|$ взято набори різниць вмісту протеїнів фракцій >150 та 27-31 кДа у сезоні 2017/18 рр., наведено на рис. 8.9.

Ряди даних для кожного варіанту попарного порівняння, які відповідають позитивній та негативній групам, побудовано за методом екстремального групування за допомогою техніки парної лінійної регресії. Частина точок на площині, що утворювала лінійну залежність з позитивним коефіцієнтом кореляції, віднесено до позитивної групи, а ту що утворювала лінійну залежність з негативним коефіцієнтом кореляції, віднесено до негативної групи. Ці ряди обробляли, як описано в Розділі 3 з метою отримання ЗЛПП для кожної популяції в кожному сезоні. ЗЛПП має об'єднувати всі виміряні показники.

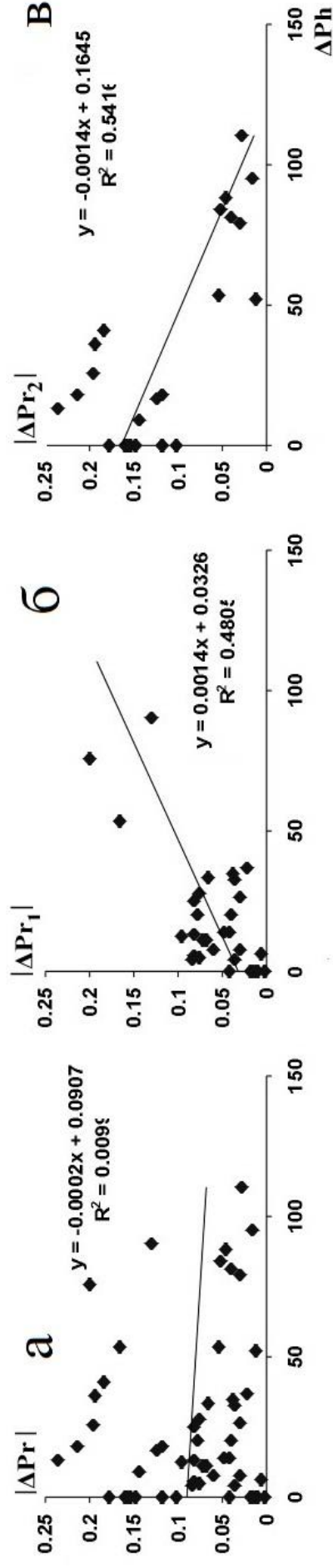


Рис. 8.9. Залежність наборів різниць між розподілами рослин *D. antagistica* популяції о. Галіндез за показником довжини листка (ΔPh) та наборів різниць вмісту протеїнів ($|\Delta Pr_1|$ - для всіх досліджених точок на площині, $|\Delta Pr_1|$ - для точок на площині, які увійшли в позитивну групу, $|\Delta Pr_2|$ - для точок на площині, які увійшли в негативну групу) фракцій >150 кДа у сезоні 2017/2018 рр.: а – для всіх досліджених величин між усіма популяціями; б – для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між $|\Delta Pr_1|$ та ΔPh , отриману методом найменших квадратів; в – для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між $|\Delta Pr_2|$ та ΔPh . На графіках а,б,в наведено рівняння прямих регресії, проведених методом найменших квадратів та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції між значеннями $|\Delta Pr_1|$, $|\Delta Pr_2|$ та ΔPh . Значення критеріальної статистики для величин R^2 , наведених на графіках: а – $F_{1,53}=0.53$ (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=55$ ($F_{1,43}=4.08$)), б – $F_{1,29}=17.55$ та в – $F_{1,22}=26.00$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=31$ ($F_{1,29}=4.18$), б – $F_{1,24}=9.00$ та в – $F_{1,27}=20.52$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=26$ ($F_{1,24}=4.26$)), що означає відсутність лінійної залежності у першому випадку (а) і наявність лінійної залежності у другому та третьому випадках (б, в)

В умовах низької генетичної гетерогенності *D. antarctica* в Антарктиці загалом та в районі архіпелагу Аргентинські острови зокрема (Andreev et al., 2010; Volkov et al., 2010), можна припустити, що мінливість досліджених показників пов'язана з реакцією на вплив довкілля. Зокрема, частка кожного із запасних та захисних білків насіння залежить, очевидно, від умов, в яких зростала рослина і, відповідно, від її морфометричних показників, які, в свою чергу, пов'язані із щільністю зростання рослин. Вміст кожної фракції захисних та запасних білків насіння є проявом успішності насіння в умовах кожного конкретного сезону і реалізується шляхом взаємодії конкретного генотипу та умов навколишнього середовища. Ймовірно, в цьому випадку також можуть бути задіяні епігенетичні механізми динамічної спадкової пам'яті – тобто система запам'ятовування всіх змін у мережі організму через зміни довкілля (Чураев, 2006). З метою пошуку залежностей між вищезгаданими показниками, побудовано ряди часток білків з різними масами: протеїни, 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) (Созинов, 1985). Побудовано також ряди кількох морфометричних показників: довжина листка, довжина суцвіття, довжина квітки та кількість квіток у суцвітті, а також значень проективного покриття.

Результати екстремального групування за трьома парами показників обробляли, як описано в роботі Мірjuta та ін. (2017a).

Далі пораховано кількість балів для кожної популяції окремо для кожної пари показників, нормовано їх і нанесено на графік у вигляді динаміки складових ЗЛПП (I_1 , I_2 , I_3) (рис. 8.10).

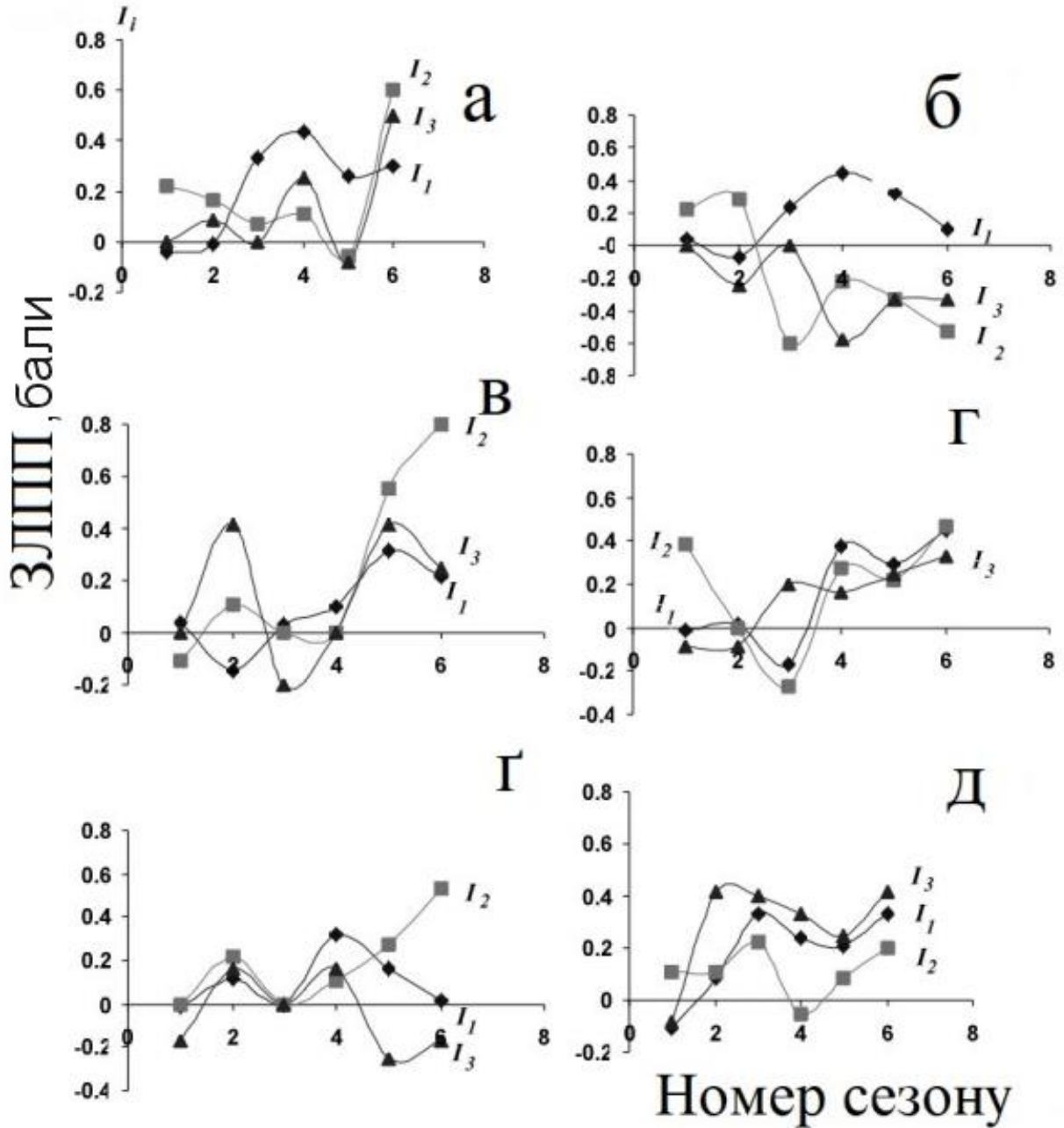


Рис. 8.10. Залежність складових зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛП) від умов сезону для шести популяцій *D. antarctica* о. Галіндез, із різним мікрооточенням: сезони, рр.: 1 – 2012/2013, 2 – 2013/2014, 3 – 2014/2015, 4 – 2015/2016, 5 – 2016/2017, 6 – 2017/2018 (за віссю абсцис) за парами різниць показників $|\Delta Pr| - \Delta Ph - I_1$, $|\Delta S| - |\Delta Pr| - I_2$, $|\Delta S| - \Delta Ph - I_3$ (вісь ординат). Популяції: а – D1, б – D2, в – D3, г – D4, г – D5, д – D12

Перша складова ЗЛП I_1 (за першою парою показників $|\Delta Pr| - \Delta Ph$) за формою профілю популяції утворюють групи: до першої групи відносяться популяції D1,

D2 та D12 (I_1 в ній проходить через максимум у сезоні 2015/2016 для D1, D2 та у сезоні 2014/2015 для D12).

До другої групи відносяться популяції D3, D4 та D5 (I_1 коливається у часі).

Значення I_2 складових ЗЛПП у другій парі показників $|\Delta S| - |\Delta Pr|$ утворюють групи.

- 1) Зокрема, значення I_2 складових ЗЛПП у другій парі показників $|\Delta S| - |\Delta Pr|$ утворюють групу, в яку входять популяції: D2, D4 та D12 (I_2 коливається з проходженням через мінімум у сезоні 2014/2015 рр.
- 2) Значення I_2 складових ЗЛПП у другій парі показників $|\Delta S| - |\Delta Pr|$ утворюють також групу для популяцій D2, D4, з проходженням через максимум у сезоні 2014/2015 та мінімум у сезоні 2015/2016 рр. для D12).

Значення I_3 складових ЗЛПП у третьої пари показників $|\Delta S| - \Delta Ph$ також утворюють окремі групи:

- 1) Популяції D1, D5 (I_3 коливається з максимумами 2013/2014 рр. та 2015/2016 рр.),
- 2) Популяції D2 та D4 (I_3 коливається з максимумом у 2014/2015 рр.),
- 3) Популяція D3 (коливається з максимумом у 2013/2014 рр. та мінімумом 2015/2016 рр.),
- 4) Популяція D12 (проходить через максимум у 2013/2014 рр. та мінімум у 2016/2017 рр.).

Як видно з цього аналізу, за різними парами показників ЗЛПП не утворює стабільні набори груп в межах досліджуваних популяцій з природного середовища району Аргентинських островів, Морської Антарктики. Тому слушним є об'єднати їх у сумарний показник зведеного латентного показника пристосовуваності - ЗЛПП (рис. 8.11).

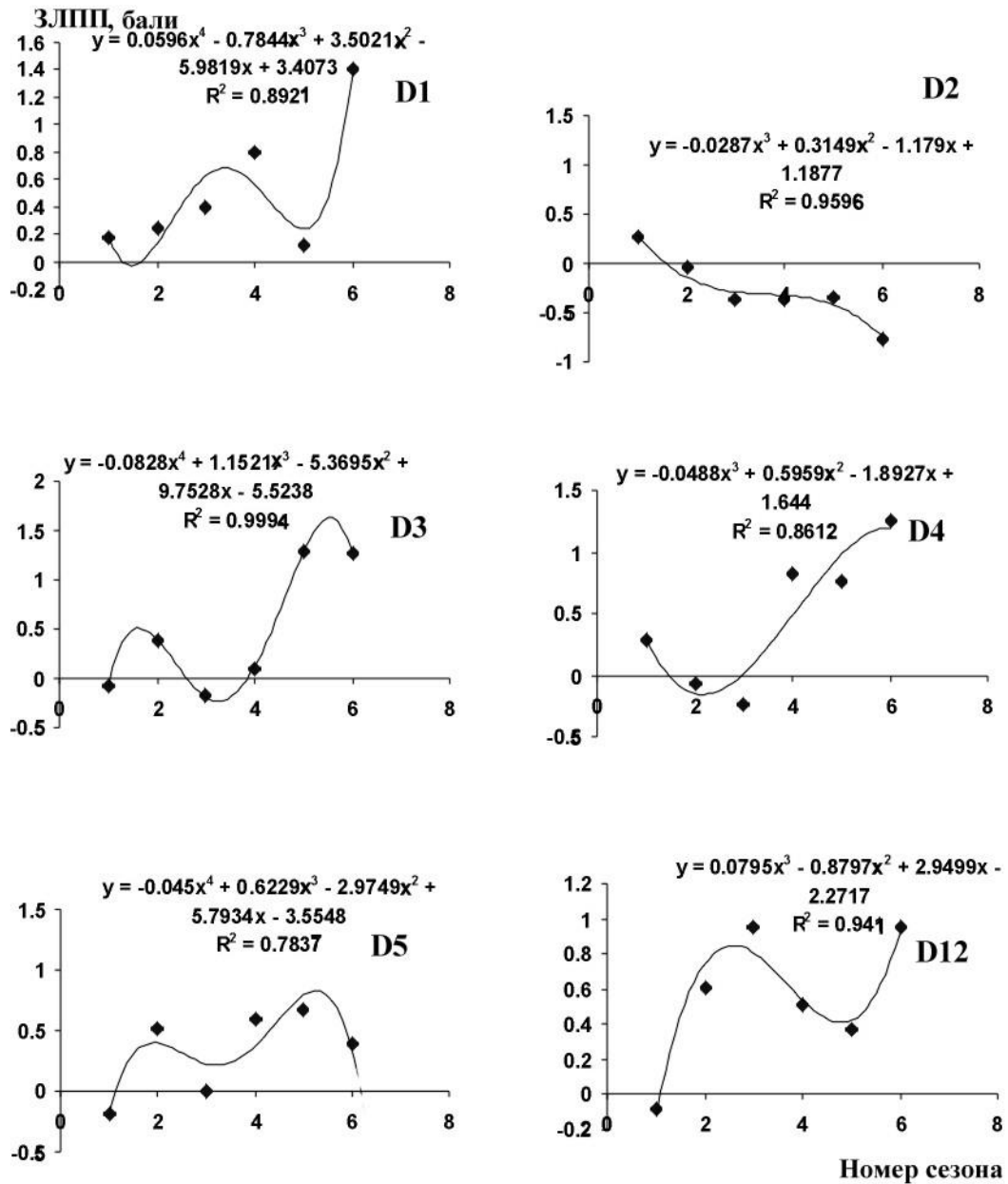


Рис. 8.11. Зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) для шести досліджених популяцій *D. antarctica* (D1, D2, D3, D4, D5, D12), о. Галіндез, в динаміці шести сезонів: 1 - 2012/13 рр., 2 - 2013/14 рр., 3 - 2014/15 рр., 4 - 2015/16 рр., 5 - 2016/17 рр., 6 - 2017/18 рр.

З рис. 8.11 видно, що тренд ЗЛПП деяких досліджених популяцій 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 шостою точкою популяції за формою тренду утворюють групи: D1 та D12 (тренд проходить через максимум і мінімум), D3 та D5 (підтверджено коливальний характер тренду) (Мірюта та ін., 2017а). Популяції D2 та D4 повели себе по-різному: тренд D2 показує монотонне падіння, у D4 тренд проходить через мінімум і прямує до максимуму. Це означає, що у популяції D2 у сезоні 2017/2018 рр. знаходяться у протифазі $|\Delta S| - \Delta Ph$ та $|\Delta S| - \Delta Pr$, $\Delta Pr - \Delta Ph$ - у фазі, тоді як у популяції D4 всі три пари показників змінюються у фазі. Результати, представлені на рис. 8.11 наводять на думку, що продовження динаміки, можливо, покаже коливальну форму тренда ЗЛПП (поліном третього ступеня) з різним періодом та фазою коливань кожної дослідженої популяції. Особливим випадком може виявитись популяція D2 через те, що значення її проєктивного покриття перевищує таке у решти популяцій приблизно у 10 разів.

8.3. Вплив температури поверхні ґрунту та вмісту органічних речовин у ґрунтах на комплексну пристосовуваність *D. antarctica*

Значення середньодобової температури поверхні ґрунту впродовж досліджених місяців на контрольній ділянці - моховий банк Сміта, були нижчими за такі для більшості досліджених площадок *D. antarctica*. Подібні значення було отримано для популяції *D. antarctica* D6: протягом грудня показники температури були нижчими, ніж у інших популяцій та контрольної точки (рис. 8.12), що, ймовірно, пояснюється заляганням тут снігу. Впродовж усього дослідження температурна крива тут не підтверджує висловленого у літературі припущення про обрання *Colobanthus quitensis* найбільш захищених умов (Smith, 2003).

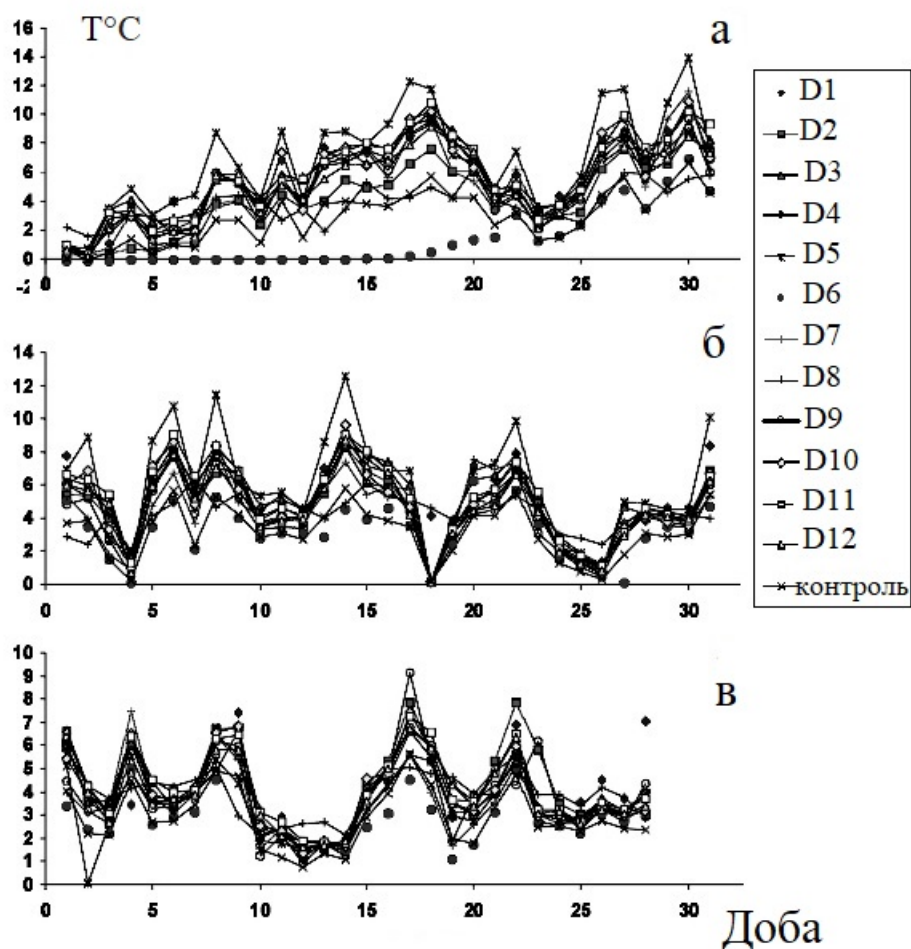


Рис. 8.12. Середньодобова температура поверхні ґрунту на території дослідних популяцій *D. antarctica* та контрольній ділянці угруповання торф'янистих мохів (мохове поле Сміта), о. Галіндез: а - грудень 2017 р., б - січень 2018 р., в - лютий 2018 р.

Найвища температура повітря, яку спостерігали у випадку популяції D5 в грудні 2017 р. та січні 2018 р., погіршилася в лютому та березні 2018 р. Це пов'язано, ймовірно, із її найвищим положенням, та, відповідно, найбільш швидким нагріванням. Також високими показниками у грудні-січні 2017/18 рр. характеризувалися популяції D1 та D7 в береговій зоні на експонованих скелях. Грудень-січень – період, коли усі популяції були в найсприятливіших умовах у зв'язку з довгим літнім днем. Протягом лютого-березня 2018 рр. найвищими значеннями температури повітря характеризувалася площадка D1. Що стосується популяції D8, то температурна крива була тут більш згладжена за рахунок

підігрівання викидами дизельної, проте це більш контрастно помітно в кінці сезону. Характеристики варіювань показника температури приземного шару зафіксованого за допомогою логерів, наведено в таблиці 8.6.

Таблиця 8.6

Показники температури поверхні ґрунту, виміряні впродовж грудня 2017 - лютого 2018 рр. для ділянок зростання досліджених популяцій *D. antarctica* та контрольної ділянки угруповання торф'янистих мохів, острів Галіндез: дані у комірках таблиці: середнє значення \pm стандартне відхилення / дисперсія

Популяція	Середня температура грудня, °С*	Діапазон температур грудня, °С	Середня температура січня, °С	Діапазон температур січня, °С	Середня температура лютого, °С	Діапазон температур лютого, °С
D1	5,7 \pm 2,7/7,5	0,3-10,5	5,4 \pm 2,1/4,6	1,3-9,0	4,1 \pm 1,6/2,7	1,7-7,4
D2	4,1 \pm 2,5/6,1	0,2-8,5	4,5 \pm 2,0/4,1	0,1-8,2	4,2 \pm 1,8/3,4	1,2-7,8
D3	5,8 \pm 2,6/7,0	0,3-10,4	5,2 \pm 2,2/5,0	0,1-8,4	3,9 \pm 1,4/2,0	1,6-6,6
D4	4,9 \pm 2,7/7,5	-0,2-9,7	4,3 \pm 2,1/4,3	0,1-8,2	3,6 \pm 1,8/3,1	0,9-9,1
D5	6,8 \pm 3,4/11,6	0,7-14,0	6,0 \pm 3,1/10,1	0,1-12,5	3,3 \pm 1,4/2,1	0-5,9
D6	1,3 \pm 2,0/4,0	-0,1-7,0	3,2 \pm 1,7/2,8	0-6,2	2,9 \pm 1,1/1,3	1,0-5,7

Продовж. табл. 8.6

D7	5,1±2,8/8,0	0,3-11,5	4,5±2,0/4, 1	0,1-8,1	3,5±1,5/2, 2	1,4-7,5
D8	3,7±1,4/2,0	1,5-6,3	4,3±1,1/1, 1	1,9-6,4	3,9±1,0/1, 0	2,1-5,8
D9	5,3±2,7/7,1	0,1-9,6	4,8±2,2/4, 8	0,1-9,0	4,0±1,5/2, 3	1,7-6,8
D1 0	5,5±2,9/8,4	0,1-11,0	4,8±2,3/5, 4	0,1-9,6	4,0±1,6/2, 7	1,4-7,4
D1 1	5,8±2,9/8,3	0,1-11,0	5,2±2,3/5, 3	0,1-9,0	4,2±1,6/2, 7	1,7-7,2
D1 2	5,0±2,5/6,4	0,2-9,1	4,6±2,1/4, 6	0,1-8,7	3,9±1,5/2, 7	1,7-7,2
кон тро ль	2,9±1,8/3,4	-0,1-6,7	3,1±1,6/2, 6	0,1-5,8	2,9±1,3/1, 6	0,7-5,6

Окремо ми також вивчили загальну різницю між показниками температури поверхні ґрунту з логерів. Протягом грудня 2017 р. різниця середньої денної температури в один той самий день між дослідженими популяціями складала в середньому 6°C, мінімальна різниця 1,7°C, максимальна – 12,1°C. Протягом січня 2018 р. різниця середньої денної температури повітря в один той самий день між дослідженими площадками складала в середньому 3,8°C, мінімальна різниця 1,6°C, максимальна – 8,0°C. Протягом лютого 2018 р. різниця середньої денної температури в один той самий день між дослідженими популяціями складала в середньому 2,6°C, мінімальна різниця 1,0°C, максимальна – 4,6°C. Таким чином, повністю підтвердилася очікувана гетерогенність мікроклімату між окремими площадками, на яких зростають досліджені популяції.

При порівнянні даних середньомісячних температур поверхні ґрунту (рис. 8.12) із ЗЛПП для сезону 2017/18 рр. (рис. 8.13) видно, що знайти кореляційну залежність між ними не вдасться. Ми припустили, що більш ефективним буде пошук залежностей кожного з досліджених показників пристосовуваності від температури.

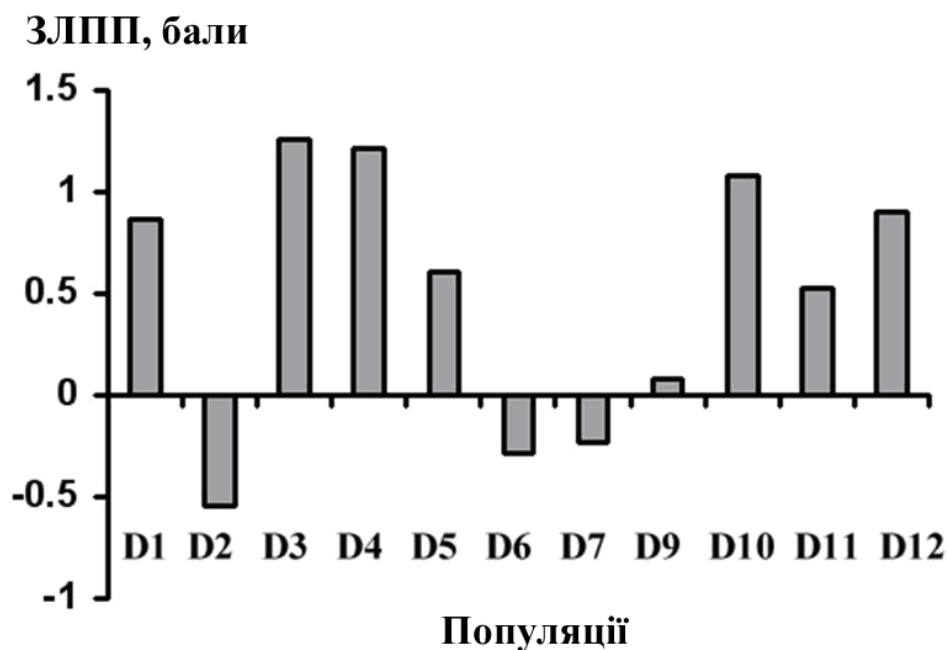


Рис. 8.13. Зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) для одинадцяти досліджених популяцій *D. antarctica*, о. Галіндез, у сезоні 2017/2018 рр.

Виявилось, що зміна температур повітря між локалітетами популяцій не впливає значущо на досліджені показники пристосовуваності, окрім білків IRIP впродовж грудня 2017 та січня 2018 рр. Тому ми розділили їх на групи шляхом екстремального групування з значущою позитивною та негативною кореляцією і визначили ймовірність потрапляння в ту чи іншу групу рослин кожної з популяцій, яка після нормування (врахування числа точок та показників) - показник, який ми назвали зведеним показником впливу температури (ЗПВТ) (рис. 8.14б).

Подібним чином було проаналізовано дані за органічними групами (рис. 8.15а) і отримано показник, що описує внесок вмісту органічних груп ґрунту - зведений показник впливу вмісту органічних груп у ґрунті (ЗПВГ) (рис. 8.15б).

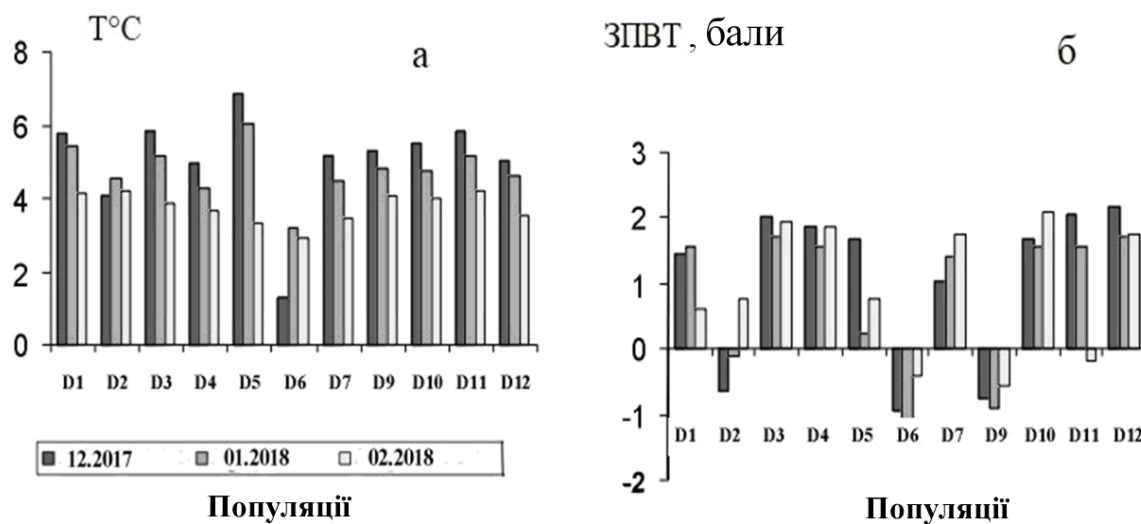


Рис. 8.14. Середньомісячні температури поверхні ґрунту T°C (а) та зведений показник впливу температури (ЗПВТ) на показники пристосовуваності досліджених популяцій *D. antarctica* T°C (б)

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 органічних груп ґрунту місцезростання супроводжуються невеликими/великими змінами у досліджених показниках пристосовуваності (для відповідної пари популяцій). До негативної групи належать популяції, у рослин з яких невеликі/великі зміни у температурі поверхні/вмісті органічних груп 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 групи з протилежною реакцією на зміни, тож треба індивідуально аналізувати до якої з підгруп належить та чи інша популяція. Наприклад, у популяції D2 з ЗПВТ

близьким до 0 та негативним ЗПВГ, найбільший внесок у знак ЗПВГ та ЗПВГ просторові різниці температури та складу органігенів ґрунтів здійснюють на просторові різниці у проективному покритті по відношенню до інших популяцій (табл. 8.15).

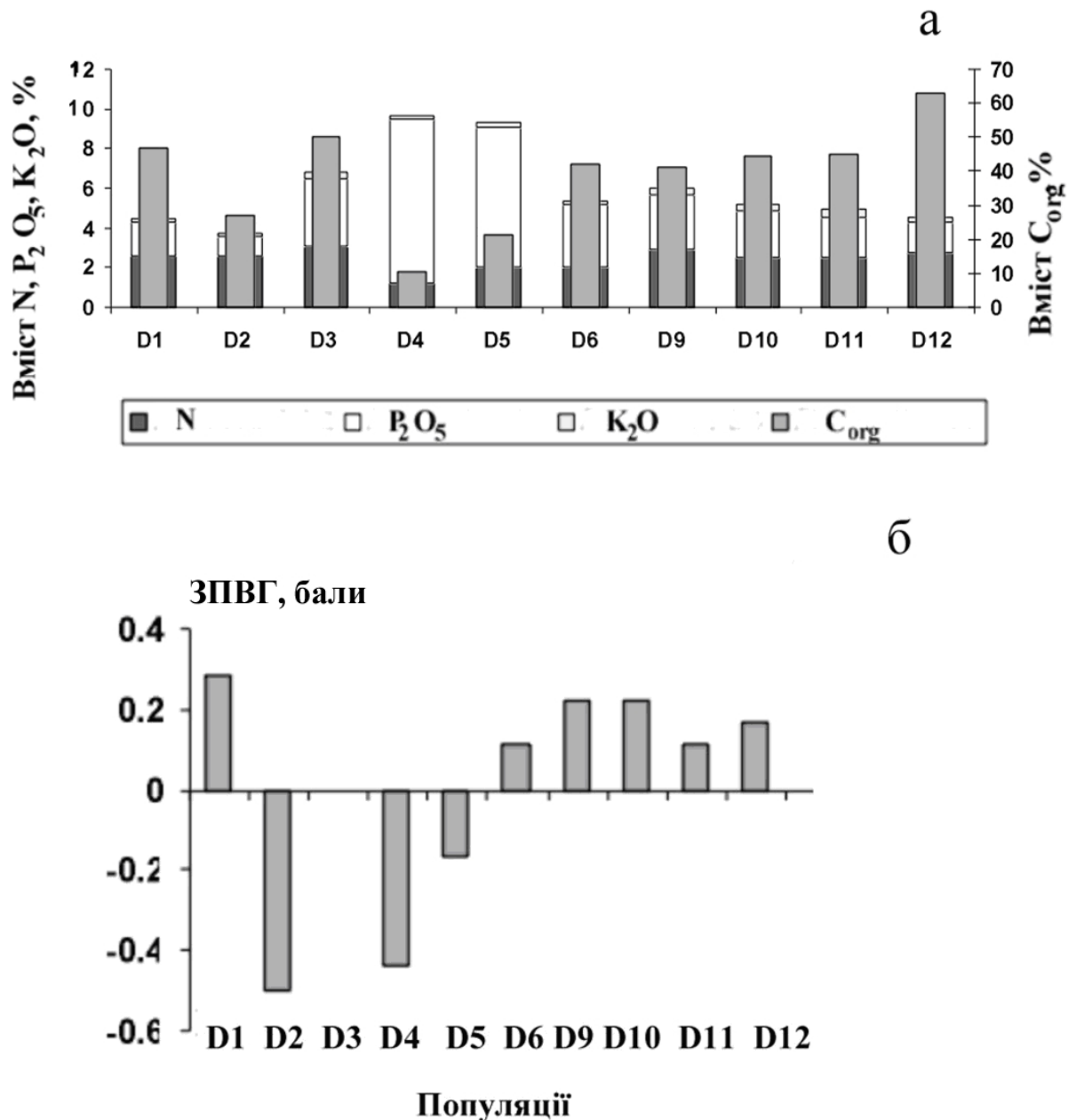


Рис. 8.15. Вміст органігенів у ґрунті (а) та зведений показник впливу вмісту органігенів у ґрунті на проективне покриття (ЗПВГ) (б) досліджених популяцій *D. antarctica*

Проективне покриття - найбільш стабільний показник (має найбільший час релаксації), як і склад органігенів ґрунтів, температура - найменш стабільний

(має найменший час релаксації). Як видно з рис. 8.16б, просторове відхилення температурних показників у грудні 2017 р. для D2 знаходилося в інтервалі 0 - 4°C, точки, які відносяться до D2 обведено трикутником (тонка лінія). Аналогічними є рис. 8.16б,в для січня та лютого 2018 рр., відрізняється інтервал температур: 0 - 2°C (рис. 8.16б) та 0 - 1.5°C (рис. 8.16в).

Змінилася також кількість точок, що потрапляють у різні групи (рис. 8.16в). Зокрема, найстабільнішою протягом трьох літніх місяців є середньомісячна температура повітря (T_i , $i=1,2,3$) саме в локалітеті популяції D2 (рис. 8.16а), чого не можна сказати про ЗПВТ $_i$ ($i=1,2,3$) (рис. 8.16б).

Ці обставини наводять на думку, що маючи високе значення проективного покриття, популяція D2 порівняно з іншими популяціями, є найбільш незалежною від зовнішніх умов. В такому випадку зовнішні умови впливають на варіації пристосовуваності окремих рослин за іншими показниками. Це сприяє успіху цієї популяції, яка виникла, ймовірно, внаслідок захисту будинком станції, а можливо і за іншої допомоги людини чи покращення умов зростання на острові впродовж 1964-1990 рр. (Fowbert & Smith, 1994).

Загалом, чим більша за чисельністю популяція, тим вона успішніша. Проте це не означає, що малі популяції не мають можливості вижити.

Вплив температури не був рівномірним впродовж усього часу дослідження. Внески впливу чинника температури у окремі місяці сезону у досліджені показники пристосовуваності, наведені у таблиці 8.7.

Внески змін температури у просторові різниці показників вмісту різних фракцій білків насіння (ΔPr), морфометричних показників (ΔPh) та проективного покриття ($|\Delta S|$), де T_1 - середня температура у грудні 2017 р., T_2 , - у січні 2018 р., T_3 - у лютому 2018 р.; результуючі показники впливу температури за три літні місяці (ЗПВТ_c = (ЗПВТ₁ + ЗПВТ₂ + ЗПВТ₃)/3) та просторових змін вмісту органігенів ґрунтів (ЗПВГ) у просторові різниці показника проективного покриття досліджених популяцій *D. antarctica* о. Галіндез

Код	(ΔPr - ΔT_1) x50	(ΔPr - ΔT_2) x50	(ΔPr - ΔT_3) x50	(ΔPh - ΔT_1) x40	(ΔPh - ΔT_2) x40	(ΔPh - ΔT_3) x40	($ \Delta S $ - ΔT_1) x10	($ \Delta S $ - ΔT_2) x10	($ \Delta S $ - ΔT_3) x10	ЗПВТ _c	ЗПВГ
D1	0.72	0.72	0.62	0.025	0.225	0.575	0.7	0.6	-0.6	1.195	0.28
D2	0.1	0.36	0.3	0.05	0.35	-0.05	-0.8	-0.8	0.5	0.003	-0.5
D3	0.66	0.7	0.68	0.65	0.325	0.65	0.7	0.7	0.6	1.888	0
D4	0.4	0.36	0.42	0.875	0.6	0.725	0.6	0.6	0.7	1.76	-0.44
D5	0.36	0.52	-0.18	0.7	-0.8	0.35	0.6	0.5	0.6	0.88	-0.167
D6	-0.1	0.16	0.16	-0.05	-0.35	0.225	-0.8	-0.9	-0.8	-0.818	0.111
D9	-0.56	-0.46	-0.12	0.7	0.35	0.275	-0.9	-0.8	-0.7	-0.738	0.222
D10	0.52	0.48	0.68	0.45	0.475	0.7	0.7	0.6	0.7	1.768	0.222
D11	0.76	0.5	0.58	0.6	0.25	-0.05	0.7	0.8	-0.7	1.15	0.111
D12	0.46	0.2	0.38	0.9	0.8	0.775	0.8	0.7	0.6	1.872	0.167

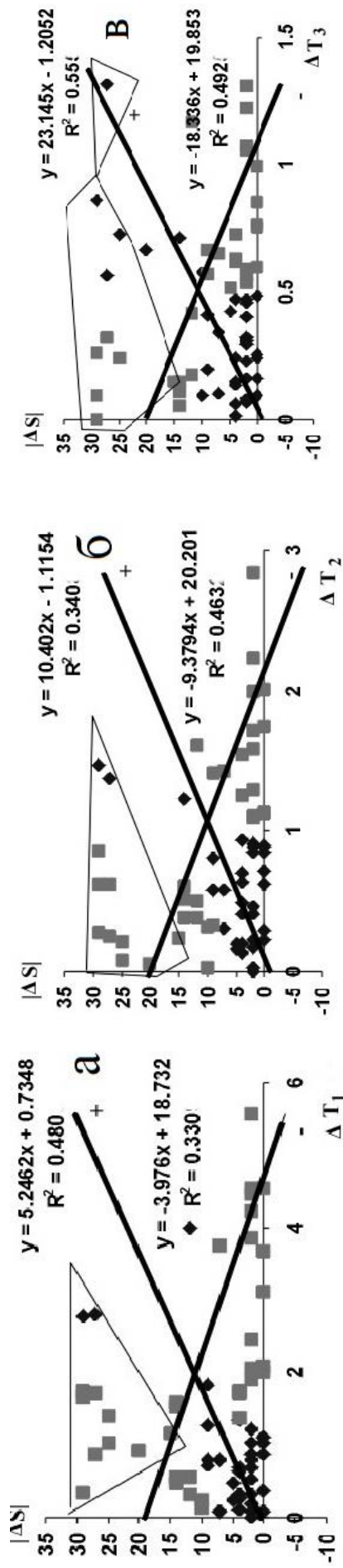


Рис. 8.16. Залежність наборів різниць між просторовими відстанями у проективному покритті ($|\Delta S|$) рослин досліджених популяцій *D. antargctica* о. Галіндез в сезон 2017/18 рр. та наборів різниць середніх температур за місяць у відповідних популяціях (ΔT_1 - у грудні 2017, ΔT_2 - у січні 2018, ΔT_3 - у лютому 2018) для всіх досліджених точок площини, розподілених по групах: **а** – у грудні 2017, **б** – у 01.2018, **в** – у лютому 2018. На графіках **а, б, в** наведено рівняння прямих регресії (товсті лінії), проведенних методом найменших квадратів та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції між значеннями $|\Delta S|$ та ΔT_1 , ΔT_2 , ΔT_3 , розподілених по групах: позитивній (+ ♦) та негативній (- □). Тонкою лінією окреслено точки, які мають відношення до популяції D2. Значення критеріальної статистики для величин R^2 , які характеризують частково наведені на графіках значення для всіх точок площини: $F_{1,64}=0.320$ (**а**), $F_{1,64}=2.816$ (**б**) та $F_{1,64}=0.064$ (**в**) (не перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для всіх точок площини); для позитивної групи (+ ♦) $F_{1,30}=27.78$ (**а**), $F_{1,29}=15.510$ (**б**) та $F_{1,33}=18.18$ (**в**) (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=66$ ($F_{1,64}=4.00$)); для негативної групи (- □) $F_{1,32}=17.31$ (**а**), $F_{1,32}=27.616$ (**б**) та $F_{1,29}=28.13$ (**в**) (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=34$ ($F_{1,30}=4.17$), та $N=31$ ($F_{1,29}=4.18$)). Це означає відсутність лінійної залежності у першому випадку (значення для всіх точок площини) і наявність лінійної залежності у другому та третьому випадках (значення для позитивної та негативної груп) для трьох літніх місяців (**а, б, в**). Для популяції D2 це означає, що перші два місяці 80% популяції реагують на малі просторові зміни температури, 20% - на великі (рис. 8.16**а, б**). Коли просторові зміни температури вирівнюються (у лютому 2018) відбувається перерозподіл між групами: 60 та 40 % відповідно (рис. 8.16**в**)

Розглянемо також приклад негативного внеску досліджених показників пристосовуваності у ЗПВГ на прикладі дослідної популяції D2. Оскільки проективне покриття у D2 є найбільшим, то і просторові відхилення від менших популяцій є великими. За вмістом органігенів лише пар D2-D9, D2-D12 потрапляють у позитивну групу, і вони мають середні у групі всіх досліджених популяцій відхилення за цим показником, цим значенням відповідають середні відхилення за проективним покриттям. Решта попарних порівнянь попадають у негативну групу. Ця обставина наводить на думку, що за умов високих значень проективного покриття порівняно з іншими популяціями, популяція D2 є найбільш незалежною від зовнішніх умов. Зовнішні умови впливають на варіації пристосовуваності окремих рослин за різними показниками, що сприяє успіху цієї популяції, яка виникла, імовірно, внаслідок захисту будинком станції, а можливо і за іншої допомоги людини чи покращення умов зростання на острові впродовж 1964-1990 рр. (Fowbert & Smith, 1994).

Чим більша за чисельністю популяція, тим вона успішніша, але це не означає, що малі популяції не мають можливості вижити. Для виживання вони використовують інші стратегії (Мірюта, 2017б).

За визначенням (Айвазян та ін., 1989), зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) - це зведений показник реакції популяції рослин на весь комплекс умов, які з якоїсь причини не визначали, тобто латентних умов. ЗЛПП обчислюється на основі показників пристосовуваності рослин, які є відповіддю на мінливі зовнішні умови довкілля та піддаються вимірюванню. Розкриття питання, які ж саме умови є визначальними для формування індивідуальної пристосовуваності вимагає застосування вимірів. У нашому дослідженні ми визначали і враховували температуру повітря та вміст органігенів у ґрунтах. Вплив цих параметрів на рослини не є однозначним, тому ми визначали зведені показники впливу окремо температурного (по літніх місяцях сезону окремо (ЗПВТ₁, ЗПВТ₂, ЗПВТ₃) і разом (ЗПВТ_c=(ЗПВТ₁+ЗПВТ₂+ЗПВТ₃)/3)) і ґрунтового (ЗПВГ) окремо та сумісно - ЗПВТ_c+ ЗПВГ=ЗПВТ_{cГ}. Результати наведено у табл. 8.8.

Таблиця 8.8.

Внески у зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) зведеного показника впливу температури поверхні ґрунту (ЗПВТ) та зведеного показника впливу органогенів ґрунтів (ЗПВГ), де ЗПВТ₁ - зведений показник впливу температури поверхні ґрунту у грудні 2017 р., ЗПВТ₂ - у січні 2018 р., ЗПВТ₃ - у лютому 2018 р.; $ZПВТ_c = (ЗПВТ_1 + ЗПВТ_2 + ЗПВТ_3) / 3$, ЗПВГ - зведений показник впливу вмісту органогенів ґрунтів, $ZПВТ_{cГ} = ЗПВТ_c + ЗПВГ$, n - кількість досліджених популяцій, R² - 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 впливу у ЗЛПП

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

Аналіз даних, наведених у табл. 8. 8. дозволяє зробити висновок, що найбільший внесок (близько 80%) фактору температури приземного шару у ЗЛПП популяцій *D. antarctica* о. Галіндез має місце в грудні 2017 р. (ЗПВТ₁). У січні 2018 р. (ЗПВТ₂) - 70%, у лютому 2018 р. (ЗПВТ₃) значення внеску не було значущим. 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 вплив вологості, засоленості ґрунту та інших факторів (вони залишилися латентними).

РОЗДІЛ 9.
КОМПЛЕКСНА АДАПТИВНІСТЬ *D. ANTARCTICA* В УМОВАХ
МІКРОКЛОНАЛЬНОГО РОЗМНОЖЕННЯ

У дев'ятому розділі проаналізовано комплексну адаптивність щучника в умовах штучного культивування в штучних умовах *in vitro*. В умовах стандартизованого культивування ми дослідили листки рослин *D. antarctica* одинадцяти генотипів отриманих з насіння, зібраного з різних островів архіпелагу Аргентинські острови. Рослини деяких генотипів відрізнялись за цитогенетичними показниками. Вивчали довжину листків, вміст захисних білків електрофоретично та вміст флавоноїдів у листках хроматографічно. Визначили також розмір геному рослин (2С ДНК у нг) та ступінь інгібування реакції транскрипції РНК фага Т7 рослинними екстрактами в модельній системі. Оцінено індивідуальність досліджених генотипів та, відповідно, збереження вихідних адаптивних властивостей на основі розрахунку зведеного латентного показника пристосовуваності (ЗЛПП).

Отримані дані щодо досліджених параметрів адаптивності для мікроклонального розмноження рослин 11 досліджених генотипів *D. antarctica* за умов стандартизованого вирощування *in vitro* наведено на рис. 9.1- 9.13.

Рослини генотипів DAR12 (міксоплоїд, з диплоїдним модальним класом, що містить в різних частинах кореневої меристеми 1-3 В-хромосоми) та Y66, (міксоплоїд з модальним класом, який формує триплоїдні клітини) характеризувалися найбільшою довжиною листків. Домінуючі у цих рослин є 5-й клас за розміром листків 10-11.9 см. Диплоїдні рослини генотипу L59 мали розподіл із 3-м домінуючим класом і довгим «хвостом» у бік більших розмірів (6.0 - >18.0 см).

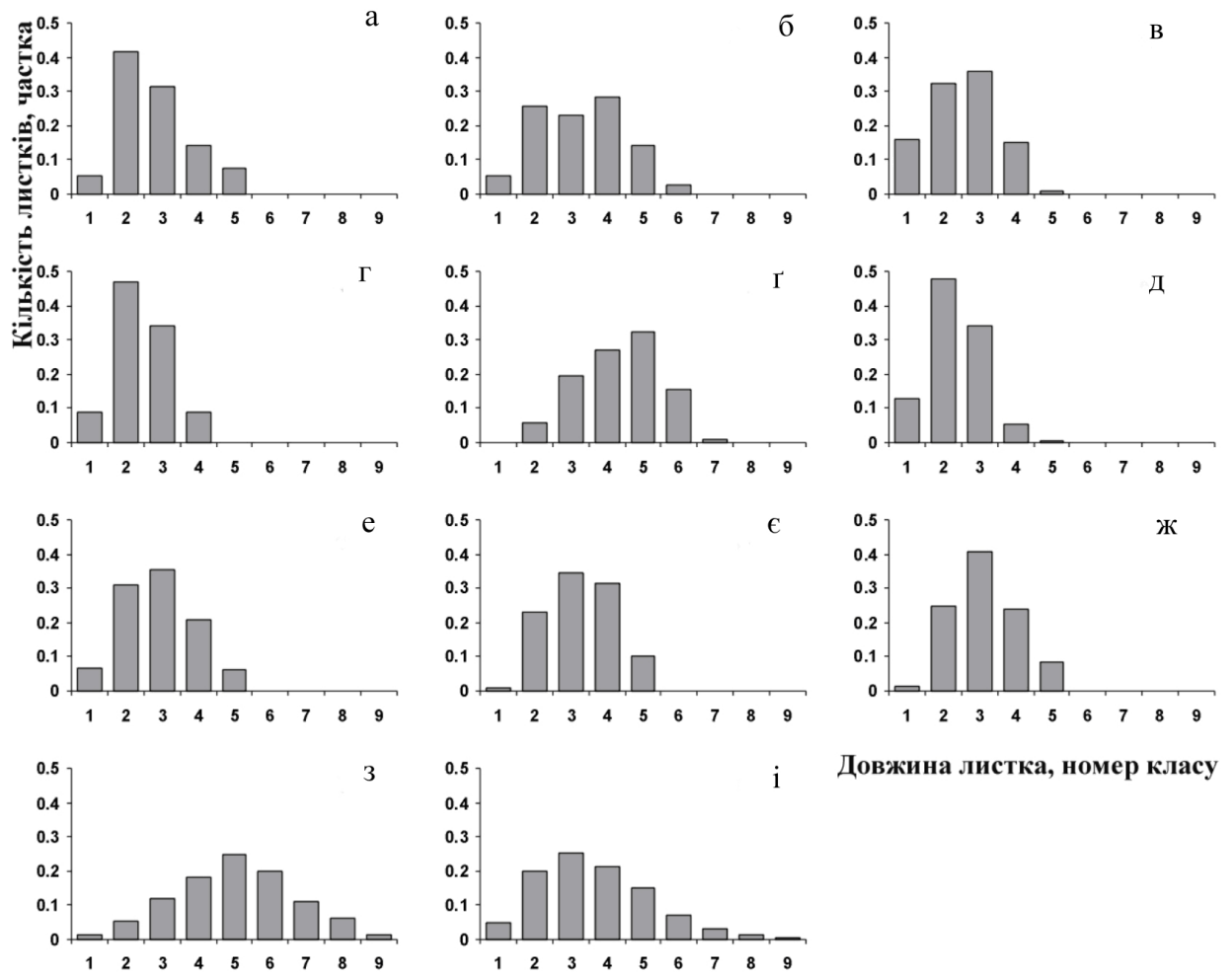


Рис. 9.1. Розподіли за довжиною листка рослин досліджених генотипів *D. antarctica* за умов стандартизованого вирощування *in vitro*: а – G/D4-1, б – G/D12-2а, в – G/D12-1, г – Y62, ґ – Y66, д – Y67, е – S22, є – R35, ж – W1, з – DAR12, і – L59. Класи за довжиною листка, см: 1 - <3.9; 2 - 4.0 - 5.9; 3 - 6.0 - 7.9; 4 - 8.0 - 9.9; 5 - 10.0 - 11.9; 6 - 12.0 - 13.9; 7 - 14.0 - 15.9; 8 - 16.0 - 17.9; 9 - >18.0 см

У диплоїдних рослин генотипів G/D4-1, Y62, Y67 найбільшу частку склали листки 2-го (4.0 - 5.9 см), а у рослин генотипів S22 (рис. 9.1є), G/D12-1, R35, W1 – 3-го (6.0 - 7.9 см) класів. Рослини генотипу G/D12-2а мають домінуючі другий-четвертий класи довжини листків (4.0 - 9.9 см).

Виявлена мінливість добре співвідноситься з показаною раніше гетерогенністю морфометричних параметрів у природних популяціях *D. antarctica* (Parnikoza et al., 2015). Загалом габітус та морфометричні

характеристики рослин *D. antarctica* сильно залежать від мікроумов зростання. Майже в кожній популяції району архіпелагу Аргентинські острови вдається відшукати дрібні рослини, які зростають на відкритих ділянках та більші за розміром з довшими листками, які ховаються в розщелинах скель та захищені від вітрів. Проте в даному випадку гетерогенність спостерігали у рослин, вирощуваних в стандартизованих умовах *in vitro*. У таких випадках треба порівнювати між собою повні розподіли за вимірюваною ознакою, а не окремі модальні класи. Тому після вимірювання розмірів листків ми провели попарне порівняння розподілів за довжиною листка методом критерію медіани (Mood median test) (Поллард, 1982), приклад результатів якого наведено у табл. 9.1.

Наведені результати свідчать, що майже для всіх показників встановлено попарні кількісні відмінності, що не дорівнюють нулю.

Для тих самих рослин, в яких було вивчено довжину листка, було поставлено та оброблено електрофорез білків у денатуруючих умовах з метою аналізу фракцій білків у листках. Приклад електрофорезу представлено на рис. 9.2.

На наступному етапі обробки результатів дослідження було отримано набір попарних порівнянь за допомогою визначення абсолютного значення різниці для показників розміру геному, відносного вмісту окремих фракцій білків і флавоноїдів з листків вивчених рослин, показника інгібування транскрипції та за допомогою критерію медіани для визначення відстаней між медіанами розподілів за довжиною листка. Ці результати наведено в табл. 9.1.

Таблиця 9.1.

Різниця між медіанами розподілів для різних пар одинадцяти порівнюваних генотипів *D. antarctica*, що вирощуються *in vitro*, за довжиною листка ($|\Delta Ph|$) та різниці відносного вмісту двох флавоноїдів ($|\Delta Fl|$), шести фракцій білків листків ($|\Delta Pr|$), розміру геному $|\Delta Gs|$ та інгібування транскрипції $|\Delta In|$

Пари порівнюваних генотипів	$ \Delta Ph $	$ \Delta Fl $	$ \Delta(Gs) $	$ \Delta(In) $	$ \Delta Pr $ (кДа)					
					66	45	36	24	22	14
DAR12-G/D12-2a	36.49	1.580	0.02	0.024	0.005	0.001	0.009	0.006	0.008	0.004
DAR12-R35	57.99	1.500	0.09	0.024	0.009	0.01	0.01	0.022	0.004	0.006
DAR12-S22	159.78	2.520	0.08	0.046	0.007	0.014	0.003	0.017	0.005	0.004
DAR12-Y66	27.68	1.010	5.88	0.022	0.008	0.021	0.004	0.016	0.001	0.007
DAR12-Y67	332.64	1.420	0.07	0.008	0.013	0.037	0.007	0.012	0.001	0.002
DAR12-Y62	299.56	0.400	0.01	0.176	0.012	0.042	0.009	0.019	0.002	0.005
DAR12-G/D12-1	219.22	2.640	0.16	0.024	0.007	0.009	0.008	0.016	0.002	0.004
DAR12-G/D4-1	253.49	1.700	0.15	0.037	0.005	0.001	0.007	0.009	0.003	0.005
DAR12-L59	76.51	3.450	0.15	0.031	0.005	0.018	0.001	0.001	0.005	0.001

Продовж. табл. 9.1

DAR12- W1	146. 84	1.010	0.05	0.37 3	0.0 04	0.02 2	0.013	0.00 2	0.00 8	0.0 01
G/D12-2a- R35	6.05	0.080	0.07	0.04 8	0.0 14	0.00 9	0.001	0.01 8	0.00 4	0.0 03
G/D12-2A- S22	28.5 9	0.940	0.1	0.02 2	0.0 12	0.01 3	0.006	0.01 3	0.00 5	0.0 01
G/D12-2a- Y66	22.7 7	0.570	5.9	0.04 6	0.0 13	0.02	0.005	0.01 2	0.00 1	0.0 1
G/D12-2a- Y67	20.7 9	0.160	0.05	0.03 2	0.0 18	0.03 6	0.002	0.00 8	0.00 1	0.0 05
G/D12-2a- Y62	15.4 7	1.180	0.01	0.2	0.0 17	0.04 1	0.0	0.01 5	0.00 2	0.0 08
G/D12-2a- G/D12-1	29.0 4	1.060	0.18	0.04 8	0.0 02	0.00 8	0.001	0.01 2	0.00 2	0.0 07
G/D12-2a- G/D4-1	21.6 8	0.120	0.17	0.06 1	0.0	0.0	0.002	0.00 8	0.00 8	0.0 04
G/D12-2a- L59	0	1.870	0.17	0.00 7	0.0 1	0.01 7	0.01	0.00 7	0.01 1	0.0 06
G/D12-2a- W1	3.94	0.570	0.07	0.39 7	0.0 09	0.02 1	0.022	0.00 9	0.00 1	0.0 08
R35-S22	81.2 6	1.020	0.17	0.07	0.0 02	0.00 4	0.007	0.00 4	0.00 2	0.0 06
R35-Y66	6.62	0.490	5.97	0.00 2	0.0 01	0.01 1	0.006	0.00 3	0.00 4	0.0 05
R35-Y67	173. 48	0.080	0.02	0.01 6	0.0 04	0.02 7	0.003	0.00 1	0.00 2	0.0
R35-Y62	141. 58	1.100	0.08	0.15 2	0.0 03	0.03 2	0.001	0.00 6	0.00 5	0.0 03

Продовж. табл. 9.1

R35- G/D12-1	92.5 9	1.140	0.25	0.0	0.0	0.00	0.002	0.00	0.00	0.0
					16	1		3	5	02
R35-G/D4- 1	90.6	0.200	0.24	0.01	0.0	0.00	0.003	0.00	0.00	0.0
				3	14	9		1	3	02
R35-L59	0	1.950	0.24	0.05	0.0	0.00	0.011	0.01	0.00	0.0
				5	04	8		7	9	04
R35-W1	35.2 9	0.490	0.14	0.34	0.0	0.01	0.023	0.01	0.01	0.0
				9	05	2		2		02
S22-Y66	130. 19	1.510	5.8	0.06	0.0	0.00	0.001	0.01	0.00	0.0
				8	01	7		1	4	09
S22-Y67	33.1 1	1.100	0.15	0.05	0.0	0.02	0.004	0.00	0.00	0.0
				4	06	3		7	6	04
S22-Y62	0	2.120	0.09	0.22	0.0	0.02	0.006	0.01	0.00	0.0
				2	05	8		4	3	07
S22- G/D12-1	0	0.120	0.08	0.07	0.0	0.00	0.005	0.01	0.00	0.0
					14	5		1	3	06
S22-G/D4- 1	0	0.820	0.07	0.08	0.0	0.01	0.004	0.01	0.01	0.0
				3	12	3		6	2	02
S22-L59	56.2 9	0.930	0.07	0.01	0.0	0.00	0.004	0.01	0.01	0.0
				5	02	4		1	3	
S22-W1	17.3 5	1.510	0.03	0.41	0.0	0.00	0.016	0.01	0.00	0.0
				9	03	8			7	11
Y66-Y67	250. 73	0.410	5.95	0.01	0.0	0.01	0.003	0.00	0.00	0.0
				4	05	6		6	9	06
Y66-Y62	216. 32	0.610	5.89	0.15	0.0	0.02	0.005	0.01	0.00	0.0
				4	04	1		3	6	09
Y66- G/D12-1	153. 82	1.630	5.72	0.00	0.0	0.01	0.004	0.01	0.00	0.0
				2	15	2			6	08

Продовж. табл. 9.1

Y66-G/D4-1	166.74	0.690	5.73	0.015	0.013	0.02	0.003	0.005	0.001	0.002
Y66-L59	32.73	2.440	5.73	0.053	0.003	0.003	0.005	0.006	0.005	0.013
Y66-W1	76.84	0.000	5.83	0.351	0.004	0.001	0.017	0.013	0.003	0.008
Y67-Y62	0	1.020	0.06	0.168	0.001	0.005	0.002	0.003	0.006	0.011
Y67-G/D12-1	7.78	1.220	0.23	0.016	0.002	0.008	0.001	0.006	0.006	0.001
Y67-G/D4-1	16.7	0.280	0.22	0.029	0.018	0.006	0.0	0.001	0.006	0.011
Y67-L59	140.38	2.030	0.22	0.039	0.008	0.009	0.008	0.005	0.004	0.006
Y67-W1	61.54	0.410	0.12	0.365	0.009	0.005	0.02	0.002	0.007	0.009
Y62-G/D12-1	0	2.240	0.17	0.152	0.019	0.003	0.001	0.001	0.007	0.008
Y62-G/D4-1	16.2	1.300	0.16	0.139	0.017	0.001	0.002	0.004	0.002	0.005
Y62-L59	112.72	3.050	0.16	0.207	0.007	0.004	0.01	0.003	0.001	0.002
Y62-W1	41.94	0.610	0.06	0.197	0.008		0.022	0.0	0.001	0.003
G/D12-1-G/D4-1	0	0.940	0.01	0.013	0.002	0.008	0.001	0.007	0.003	0.003
G/D12-1-L59	66.9	0.810	0.01	0.055	0.012	0.009	0.009	0.004	0.003	0.002

G/D12-1- W1	17.3 5	1.630	0.11	0.34 9	0.0 11	0.01 3	0.021	0.00 3	0.0 01	0.0 01
G/D4-1- L59	66.3 5	1.750	0.0	0.06 8	0.0 1	0.01 7	0.008	0.00 9	0.0 03	0.0 03
G/D4-1- W1	10.5 8	0.690	0.1	0.33 6	0.0 09	0.02 1	0.02	0.01 3	0.00 02	0.0 02
L59- W1	14.0 3	2.440	0.1	0.40 4	0.0 01	0.00 4	0.012	0.00 3	0.00 5	0.0 02

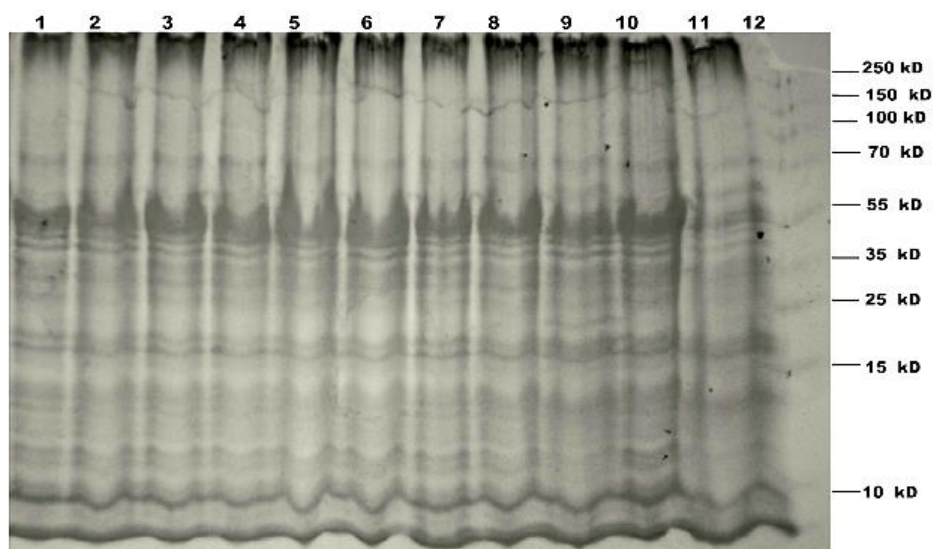


Рис. 9.2. Електрофореграма загальних білків у листках *D. antarctica* різних генотипів : 1 - G/D12-2а, 2 - G/D4-1, 3 - G/D12-1, 4 - DAR12, 5 - S22 , 6 - Y66, 7 - Y67, 8 – Y62, 9 – R35, 10 – L59, 11 - W1, 12- Маркер Spectra Multicolor Low Range Protein Ladder

У результаті аналізу електрофореграм білків листків рослин, одна з яких представлена на рис. 9. 2, отримано дані, представлені на рис. 9.3. Спираючись на дані, наведені у роботах (Созинов, 1985; Шалого и др., 2012) тут наведено значення часток груп білків листків рослин різних генотипів за розмірами у кДа: 66-67 - великий hs-протеїн-шаперон; 45 - *RuBisCO*; 36 - один з антифризних білків

(у *Secale cereale* L.); 24 - один з шаперонів *Triticum aestivum*; 20-22 - один з антифризних білків *D. antarctica*; 14 - малий hs-протеїн, дегідрин.

Як видно з рис. 9.3, за профілем частки вмісту білків рослини усіх генотипів, крім DAR12 (рис. 9.3а), у якому виявлено меншу частку протеїна розміром 36 кДа та більшу частку протеїна розміром 24 кДа порівняно з профілями частки вмісту білків інших генотипів, що змінює профіль частки вмісту білків на рис. 9.3а, є подібними, але між частками фракцій білків рослин існує кількісна різниця. Тому для досліджених генотипів провели попарне порівняння за характеристикою “частка фракцій білків”, результати якого наведено у табл. 9.1. З наведених результатів видно, що попарні кількісні відмінності майже для всіх показників вмісту білків не дорівнюють нулю.

Виявлена мінливість за вмістом флавоноїдів у рослин *D. antarctica*, що зростають в умовах *in vitro*, має співвідноситися з показаною вище гетерогенністю за довжиною листка (рис. 9.4, табл. 9.1). З літератури відомо, що існує взаємозалежність між продукцією фенольних сполук та морфометричними показниками (Lambers et al., 2008). Зокрема, довжину листків регулюють ауксини, а синтез ауксинів у рослині у відповідь на дію ультрафіолету регулюють флавоноїди. Так, флавоноїд лютеолін виступає синергістом ауксину β -індолілоцтової кислоти (ІОК) внаслідок чого ріст листків стимулюється. Інший флавоноїд – апігенін – рослина виробляє під дією ультрафіолету і він є кофактором ферменту ІОК-оксидази, а, відповідно, є антагоністом ІОК. Внаслідок їх спільного впливу листки рослини є коротшими (Grotewold, 2006).

Результати аналізу розміру геному наведено на рис. 9.5.

Таким чином, можна припустити, що в природних умовах у рослин *D. antarctica* домінує синтез апігеніну, внаслідок чого листки коротші, а в рослин за умов культивування *in vitro* і відсутності значного впливу ультрафіолету, накопичується значно менше апігеніну, що сприяє їх росту.

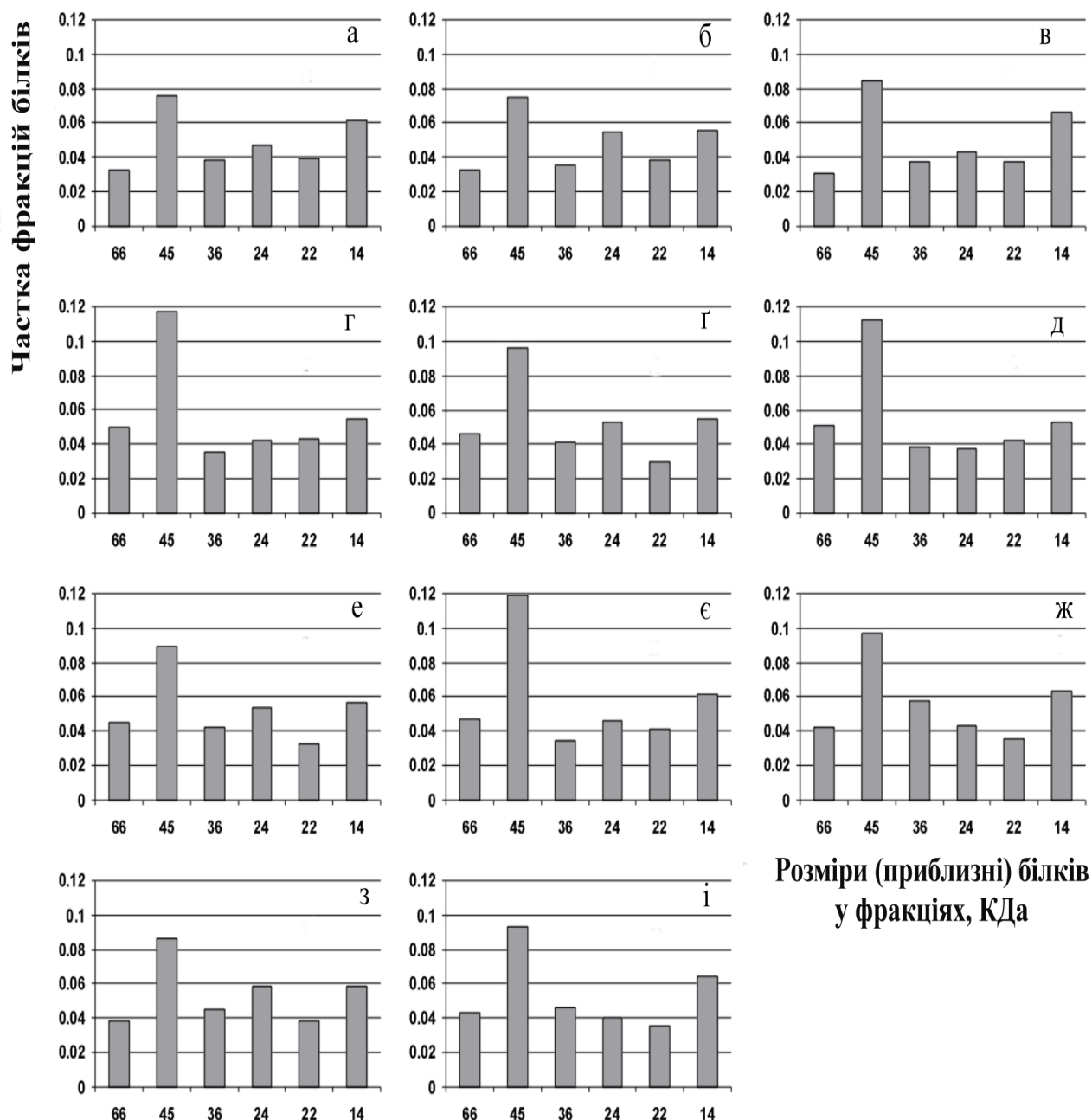


Рис. 9.3. Середні значення часток різних груп білків у листках рослин *D. antarctica* за умов стандартизованого вирощування *in vitro*. Досліджені генотипи: а – G/D4-1, б – G/D12-2a, в – G/D12-1, г – Y62, г – Y66, д – Y67, е – S22, є – R35, ж – W1, з – DAR12, і – L59. Представлені білки за розмірами у кДа: 66-67 - великий hs-протеїн-шаперон; 45 - RuBisCO (мала субодиниця); 36 - один з антифризних білків (у *Secale cereale* L.); 24 - один з шаперонів *Triticum aestivum*; 20-22 - один з антифризних білків *D. antarctica*; 14 - малий hs-протеїн, дегідрин

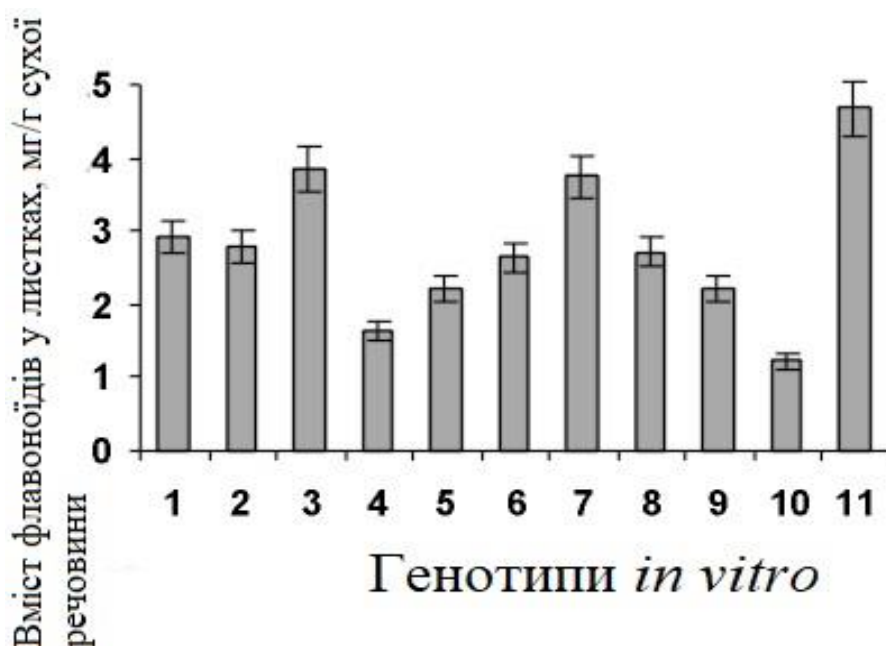


Рис. 9.4. Вміст флавоноїдів у листках *D. antarctica* за їх вирощування в умовах *in vitro*. Вивчено рослини наступних генотипів: 1 – G/D4-1, 2 –G/D12-2а, 3 – G/D12-1, 4 – Y62, 5 – Y66 , 6 – Y67, 7 – S22, 8 – R35, 9 – W1, 10 – DAR12, 11 – L59

Розраховані розміри геному для різних генотипів наведено у табл. 9.2. На першому етапі обробки експериментальних даних отримано набір експертних оцінок для ступеню інгібування реакції транскрипції в модельній системі *in vitro* екстрактами з листків рослин *D. antarctica*. Отримані дані наведено на рис. 9.6-9.7.

Як видно з рис. 9.7, найкраще інгібують транскрипцію вірусів екстракти з рослин G/D4-1, S22 та W1, найслабший захист від вірусів в рослин G/D12-2а та Y62.

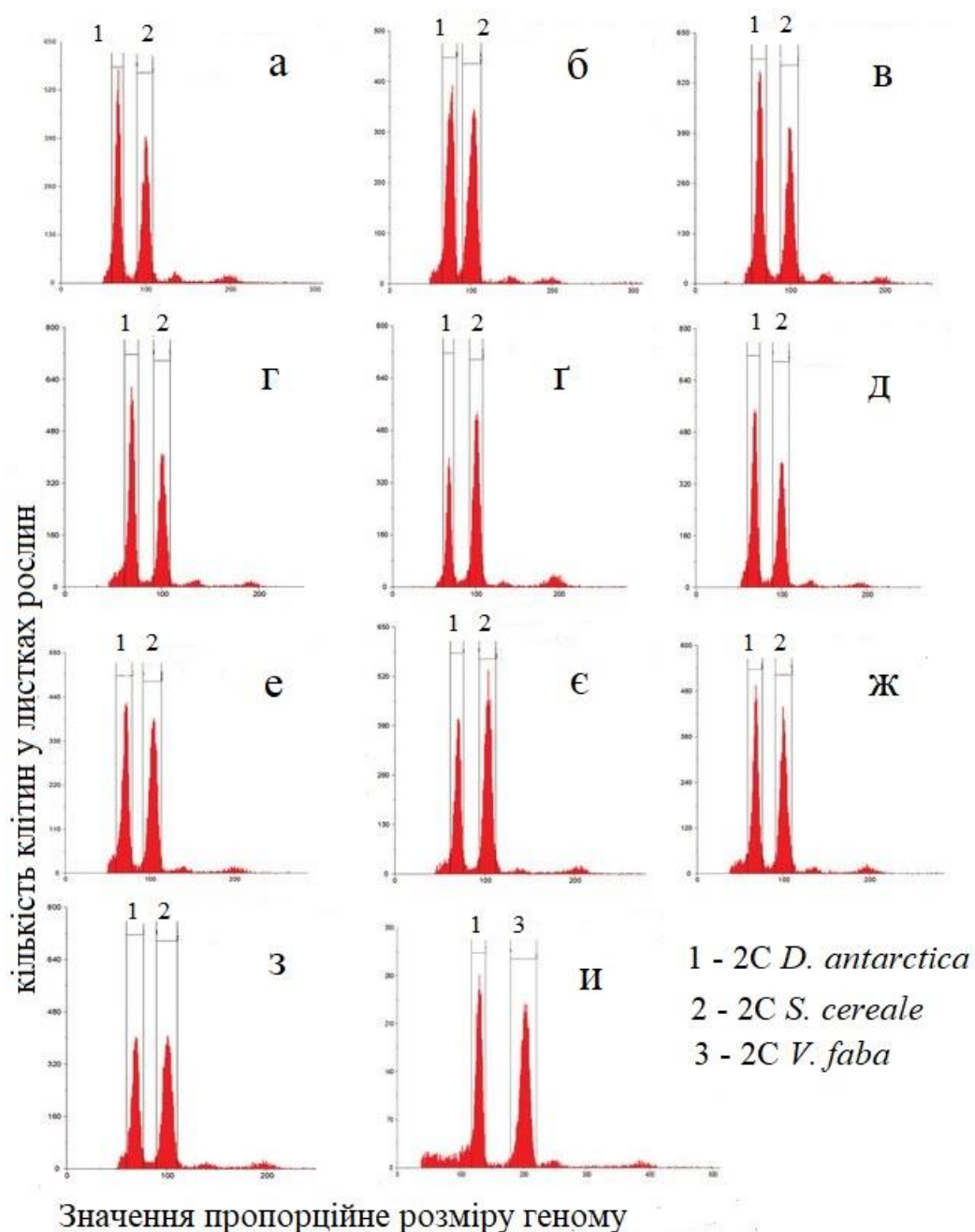


Рис. 9.5. Діаграми розподілів за розміром геному клітин листків рослин досліджених генотипів *D. antarctica* порівняно із стандартом за умов стандартизованого вирощування *in vitro*: а – G/D4-1, б – G/D12-2а, в – G/D12-1, г – Y62, г – Y66, д – Y67, е – S22, є – R35, ж – W1, з – DAR12, и – L59

На наступному етапі обробки результатів дослідження було отримано набір попарних порівнянь за допомогою визначення абсолютного значення різниці для показника ступеню інгібування реакції транскрипції в модельній системі

екстрактами з листків рослин *D. antarctica*. Ці результати наведено в табл. 9.1 та на рис. 9.7.

Таблиця 9.2

**Розмір геному рослин *D. antarctica* досліджених генотипів,
культивованих за стандартних умов *in vitro***

№	Генотип	Розмір геному, пг
1	G/D4-1	11.01 ± 0.03
2	G/D12-2a	10.84 ± 0.09
3	G/D12-1	11.02 ± 0.06
4	Y62	10.85 ± 0.10
5	Y66	16.74 ± 0.07
6	Y67	10.79 ± 0.07
7	S22	10.94 ± 0.04
8	R35	10.77 ± 0.02
9	W1	10.91 ± 0.04
10	DAR12	10.86 ± 0.04
11	L59	11.01 ± 0.12

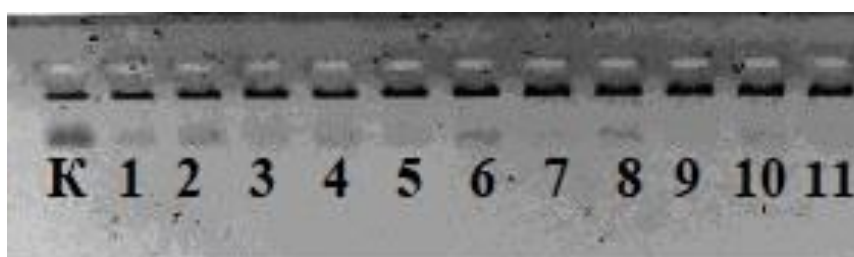


Рис. 9.6. Електрофореграма результатів інгібування транскрипції бактеріофага T7 у модельній системі екстрактами з листків *D. antarctica* різних генотипів: **1** - G/D4-1, **2** - G/D12-2a, **3** - G/D12-1, **4** - Y62, **5** - Y66, **6** - Y67, **7** - S22, **8** - R35, **9** - W1, **10** - DAR12, **11** - L59, **К** - контроль без додавання екстракту

Як видно з рис. 9.7, найкраще інгібують транскрипцію вірусів екстракти з рослин G/D4-1, S22 та W1, найслабший захист від вірусів в рослин G/D12-2а та Y62.

На наступному етапі обробки результатів дослідження було отримано набір попарних порівнянь за допомогою визначення абсолютного значення різниці для показника ступеню інгібувannya реакції транскрипції в модельній системі екстрактами з листків рослин *D. antarctica*. Ці результати наведено в табл. 9.1 та на рис. 9.7.

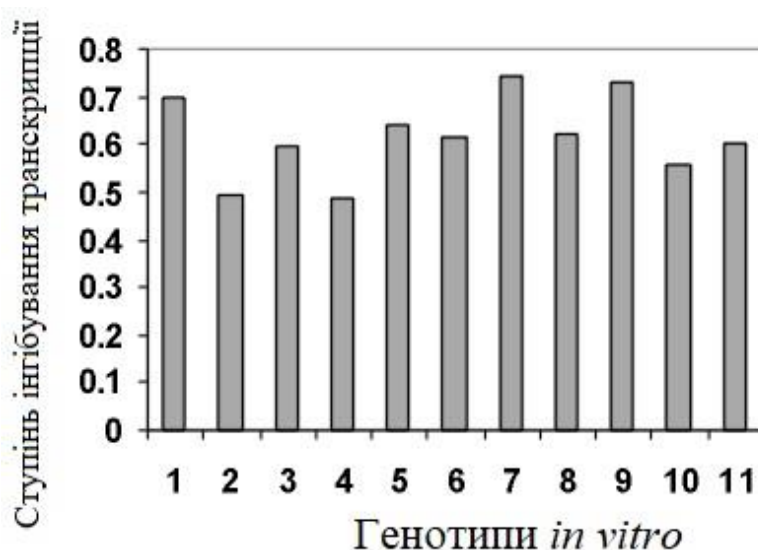


Рис. 9.7. Ступінь інгібувannya транскрипції бактеріофага T7 у модельній системі екстрактами з листків *D. antarctica* різних генотипів: **1** - G/D4-1, **2** - G/D12-2а, **3** - G/D12-1, **4** - Y62, **5** - Y66, **6** - Y67, **7** - S22, **8** - R35, **9** - W1, **10** - DAR12, **11** - L59

Що стосується інгібувannya реплікації ДНК *in vitro* в модельній системі рослинними екстрактами *D. antarctica*, то її не виявлено. Усі набори попарних порівнянь рослин вивчених генотипів, які наведено в табл. 9.1, порівнювали попарно за десятьма парами показників пристосовуваності: $|\Delta Gs| - |\Delta Ph|$, $|\Delta Gs| - |\Delta Pr|$, $|\Delta Gs| - |\Delta Fl|$, $|\Delta Ph| - |\Delta Pr|$, $|\Delta Fl| - |\Delta Pr|$, $|\Delta Fl| - |\Delta Ph|$ та $|\Delta Gs| - |\Delta In|$, $|\Delta In| - |\Delta Pr|$, $|\Delta In| - |\Delta Fl|$, $|\Delta In| - |\Delta Ph|$ (де $|\Delta Gs|$ - набір абсолютних значень попарних відстаней між розмірами геному (в пг), $|\Delta Ph|$ - набір значень попарних відстаней (в умовних

одиницях) між розподілами за довжиною листка, $|\Delta Pr|$ - набір абсолютних значень попарних різниць часток вмісту окремих захисних білків, $|\Delta Fl|$ - набір абсолютних значень попарних різниць вмісту флавоноїдів (в мг/г), $|\Delta In|$ - набір абсолютних значень попарних відстаней між ступенем інгібування синтезу РНК у модельній системі транскрипції бактеріофагу Т7 екстрактами рослин досліджених генотипів) було розподілено на групи методом екстремального групування, приклад якого наведено на рис. 9.8.

За даними екстремального групування для кожного варіанту попарного порівняння досліджених характеристик за допомогою техніки парної лінійної регресії побудовано ряди, що відповідають “позитивній” та “негативній” групам. Частину точок на площині, яка утворила лінійну залежність з позитивним коефіцієнтом кореляції, було віднесено до “позитивної” групи, а ту, що утворила лінійну залежність з негативним коефіцієнтом кореляції, було віднесено до “негативної” групи. Далі ці ряди даних обробляли, як описано вище, з метою отримання ЗЛПП для рослин кожного генотипу. ЗЛПП має об’єднувати всі набори даних всіх характеристик.

Розраховані значення ЗЛПП для кожної пари показників та сумарного ЗЛПП для рослин кожного генотипу представлено на рис. 9.9-9.10.

Загалом, негативні значення ЗЛПП у деяких пар характеристик спостерігали для рослин генотипів Y66, W1, DAR12, L59, Y62 та S22 відповідно у 6-ти, 5-ти, 3-х, 2-х, 1-й та 1-й парах характеристик. Значення сумарного ЗЛПП виявились негативними для Y66 та W1 (рис. 9.10).

Таким чином, за значенням і знаком зведеного латентного показника пристосовуваності рослини *D. antarctica* генотипів G/D4-1, G/D12-2a, G/D12-1, Y62, Y66, Y67, S22, R35, W1, DAR12, L59, вирощені в стандартизованих умовах *in vitro*, є унікальними. Зокрема, сумарний ЗЛПП має негативні значення для Y66 за рахунок таких пар характеристик: $|\Delta Gs| - |\Delta Ph|$, $|\Delta Gs| - |\Delta Fl|$, $|\Delta Gs| - |\Delta Pr|$, $|\Delta In| - |\Delta Ph|$, $|\Delta In| - |\Delta Pr|$, $|\Delta Gs| - |\Delta In|$ та для W1 - за рахунок $|\Delta Fl| - |\Delta Pr|$, $|\Delta In| - |\Delta Ph|$, $|\Delta In| - |\Delta Fl|$, $|\Delta In| - |\Delta Pr|$, $|\Delta Gs| - |\Delta In|$.

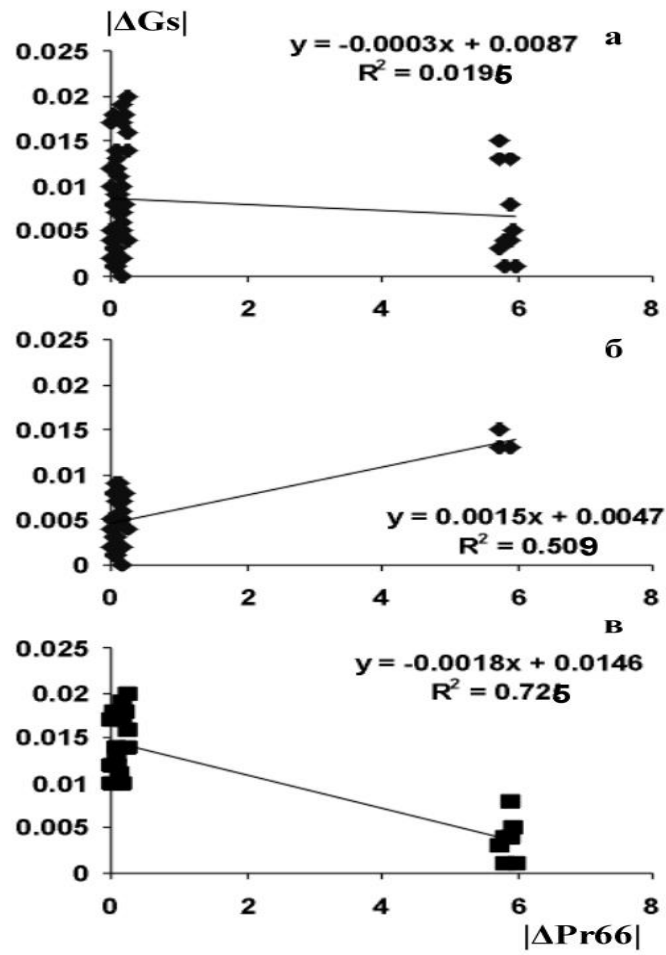


Рис. 9.8. Приклад застосування методу екстремального групування до пари характеристик $|\Delta Gs|$ - $|\Delta Pr66|$ рослин *D. antarctica* за умов вирощування *in vitro*. Порівняння набору різниць розміру геному ($|\Delta Gs|$) та відносного вмісту білка розміром 66 кДа ($|\Delta Pr66|$): а – для всіх досліджених величин між усіма генотипами; б – для різниць, які мають залежність з позитивною кореляцією між $|\Delta Gs|$ і $|\Delta Pr66|$; в – для різниць, які мають залежність з негативною кореляцією між цими характеристиками. На графіках а,б,в наведено рівняння прямих регресії, проведених методом найменших квадратів та квадрати відповідних коефіцієнтів кореляції між значеннями $|\Delta Gs|$ - $|\Delta Pr66|$. Значення критеріальної статистики для величин R^2 , наведених на графіках: а – $F_{1,53}=1.06$ (не перевищує значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=55$ ($F_{1,53}=4.08$)), б – $F_{1,28}=29.04$ та в – $F_{1,23}=60.63$ (перевищують значення верхньої 5% межі F-розподілу для $N=28$ ($F_{1,28}=4.20$) та $N=25$ ($F_{1,23}=4.28$)). Це означає у випадку (а) відсутність лінійної залежності і у випадках (б, в) наявність лінійної залежності

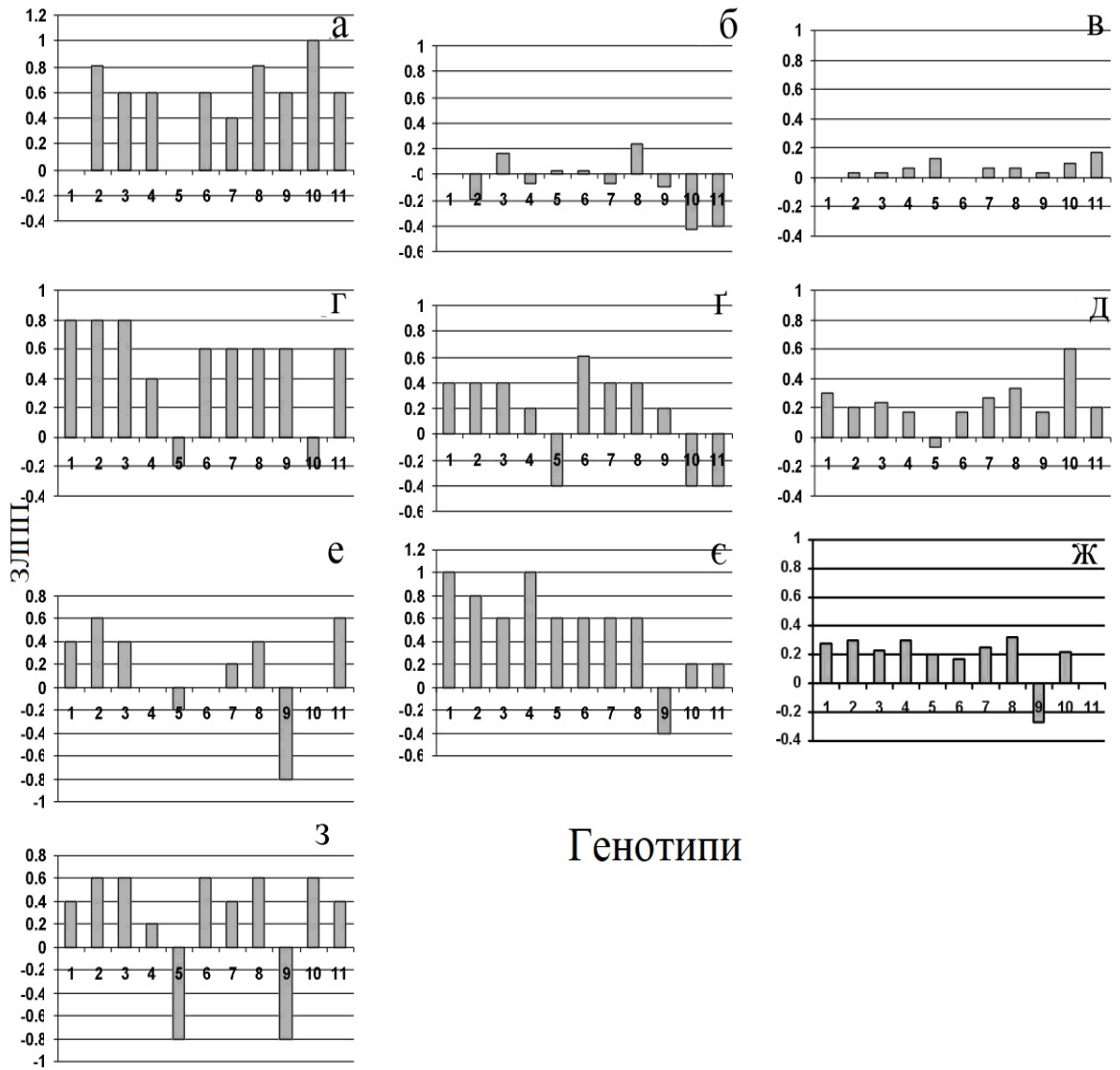


Рис. 9.9. Зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) у балах для кожної пари показників а – $|\Delta Fl| - |\Delta Ph|$, б – $|\Delta Fl| - |\Delta Pr|$, в – $|\Delta Ph| - |\Delta Pr|$, г – $|\Delta Gs| - |\Delta Ph|$, д – $|\Delta Gs| - |\Delta Fl|$, е – $|\Delta Gs| - |\Delta Pr|$, є – $|\Delta In| - |\Delta Ph|$, и – $|\Delta In| - |\Delta Fl|$, і – $|\Delta In| - |\Delta Pr|$, ї – $|\Delta Gs| - |\Delta In|$ для рослин *D. antarctica* різних генотипів, вирощених *in vitro*: 1 – G/D4– 1, 2 – G/D12– 2а, 3 – G/D12– 1, 4 – Y62, 5 – Y66, 6 – Y67, 7 – S22, 8 – R35, 9 – W1, 10 – DAR12, 11 – L59

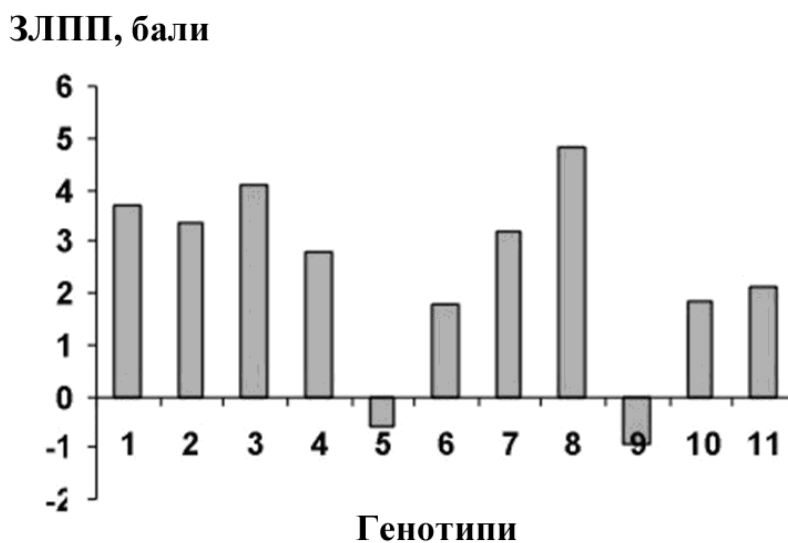


Рис. 9.10. Зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП) для рослин різних генотипів *D. antarctica*, вирощених *in vitro*: 1 – G/D4– 1, 2 – G/D12– 2a, 3 – G/D12-1, 4 – Y62, 5 – Y66, 6 – Y67, 7 - S22, 8 – R35, 9 – W1, 10 – DAR12, 11 – L59

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). Про що може свідчити така індивідуальність? Перш ніж почати аналіз результатів, нагадаємо, що наразі ми порівнюємо як ряди даних, що підлягають розгляду в формалізмі *m*-систем (в нашому випадку - продукти білкового і вторинного (флавоноїди) метаболізму, що є змінними стану системи) (Чураєв, 2006), так і ряди даних, які підлягають розгляду в формалізмі *L*-систем (у розглянутому випадку - формування системи листків, що є змінними структури системи) (Зубаирова и др., 2012). Наприклад, стан кожної клітини в тканині можна охарактеризувати рівнем експресії певного набору генів - ці показники будуть змінними станів кожної клітини і тканини. Опис за допомогою цих змінних тканини, яка функціонує у часі і змінює свій стан під впливом зовнішніх

та/або внутрішніх причин, є прикладом динамічної системи. Якщо представити тканину як систему, структура якої визначається набором клітин-підсистем, то між якими існують певні зв'язки (потоки сигналів між сусідніми клітинами). У результаті росту та поділу клітин будова тканини змінюється, змінюється оточення клітин, і відповідно, змінюються потоки сигналів між ними (Зубаирова и др., 2012; 2014). Такими сигнальними молекулами в ауксиновому обміні, який відповідає за ріст рослини, є флавоноїди. Темпи росту рослин і їхніх органів контролюються ауксином (індоліл-3-оцтовою кислотою - ІОК), а флавоноїди є регуляторами ауксинового обміну (Макаренко & Левицкий, 2013).

Виходячи з викладеного, проаналізуємо тонку структуру ймовірнісних взаємодій між показниками різних ієрархічних рівнів, описаних в літературі в m- та L-формалізмах (Чураев, 2006, Зубаирова и др., 2012; 2014). За схемою, подібною до побудови ймовірнісних моделей для рослин п'яти генотипів (Мірjuta та ін., 2016), було побудовано ймовірнісні моделі для рослин одинадцяти генотипів за більшою кількістю характеристик.

Для цього набори попарних порівнянь популяцій групували для десяти пар показників пристосовуваності (рис. 9.9). На основі цих даних було побудовано ймовірнісні схеми аналогічні наведеним у (Парнікоза та ін., 2017), які являють собою тонку структуру ймовірнісних взаємодій між показниками різних ієрархічних рівнів і представлені на рис. 9. 11, і частково – 9. 2.

Узагальнення особливостей ймовірнісних зв'язків у рослин *D. antarctica*, культивованих в стандартизованих умовах *in vitro*, дає можливість отримати гіпотетичну схему таких зв'язків для інтегральної характеристики “розмір геному” і таких залежних від довкілля характеристик як “довжина листка”, “захисні білки” та “вміст флавоноїдів”, а також “антивірусна активність”.

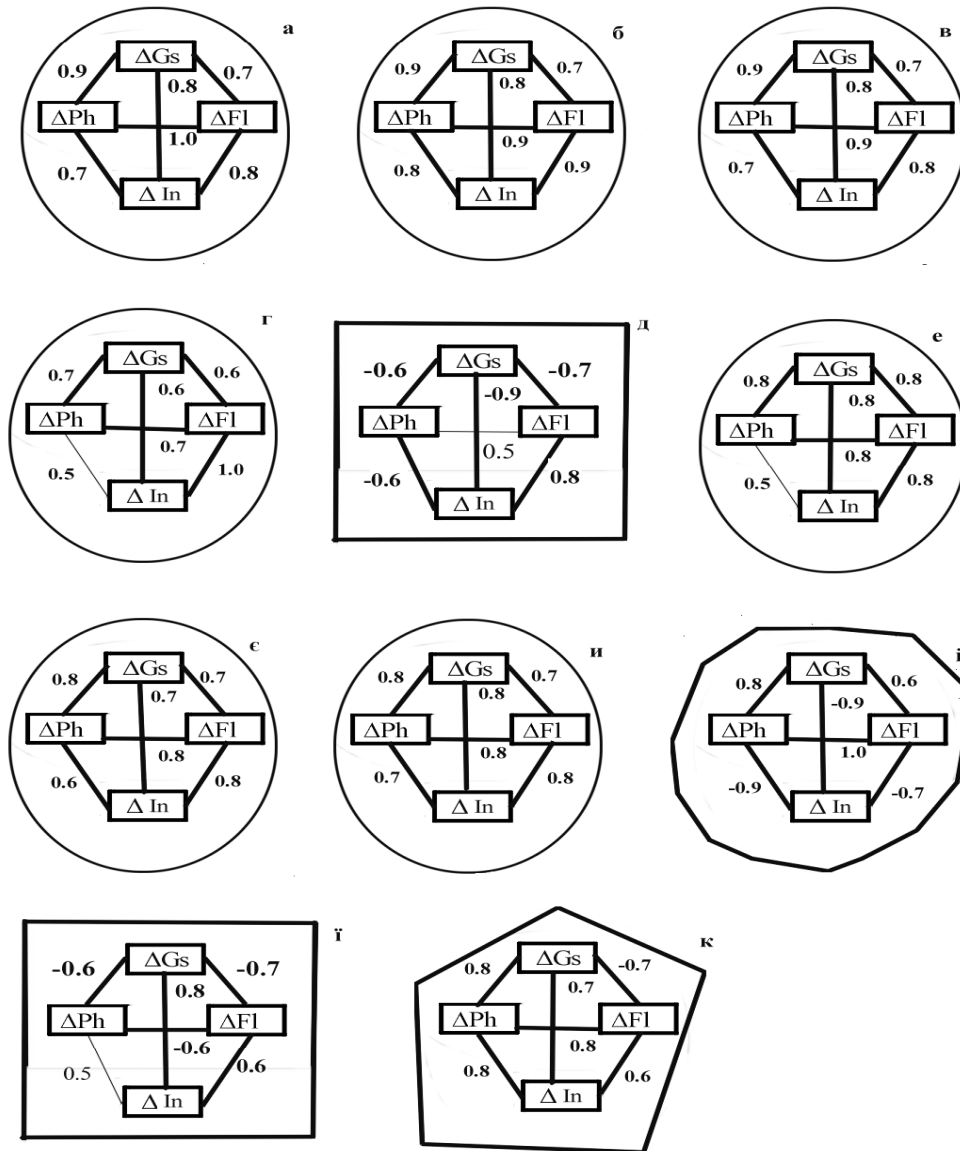


Рис. 9.11. Схема ймовірнісних зв'язків між розміром геному, розмірами листків, вмістом флавоноїдів та ступенем інгібування РНК в модельній системі бактеріофага Т7 у рослин *D. antarctica* за умов стандартизованого вирощування *in vitro*. Цифрами позначено ймовірність для кожного генотипу синхронності (+) або асинхронності (-) процесів, які описуються порівнюваними рядами даних. Овалами обведено рослини генотипів, які мають позитивні ймовірнісні зв'язки, прямокутниками - рослини, які мають три або чотири негативні зв'язки (диплоїд з В-хромосомами DAR12 - три негативні зв'язки і триплоїд Y66 - чотири негативні зв'язки), рослини диплоїдного генотипу W1, який має три негативних ймовірнісних зв'язки - багатокутником, рослини диплоїдного генотипу L59, який має лише один негативний ймовірнісний зв'язок - п'ятикутником

Слід підкреслити, що рослини було отримано з насіння різних популяцій, а вирощували їх в однакових умовах. Зокрема, виявлено виразні відміни між більшістю рослин диплоїдних генотипів та рослинами з хромосомним поліморфізмом. Так, рослини диплоїдних генотипів (обведені овалами) характеризувалися синхронністю зв'язку між змінами розміру геному та обох досліджених показників пристосовуваності. Оцінку характеру зв'язку дає аналіз чотирикутника, утвореного лініями, які позначають ймовірнісні зв'язки між парами досліджених параметрів $|\Delta Gs| - |\Delta Ph|$, $|\Delta Gs| - |\Delta Fl|$, $|\Delta Ph| - |\Delta Fl|$, $|\Delta Gs| - |\Delta In|$, $|\Delta In| - |\Delta Fl|$ та $|\Delta In| - |\Delta Ph|$. Знак при значенні ймовірності потрапляння в “позитивну” групу свідчить про синхронний (позитивний) зв'язок (+, збільшення одного параметру супроводжується збільшенням іншого) чи “негативну” – асинхронний (негативний) зв'язок (-, збільшення одного параметра характеризується зменшенням іншого). Що стосується рослин генотипу Y66, який є триплоїдом, то на відміну від рослин генотипів диплоїдних, для перших двох пар характеристик для нього характерні негативні ймовірнісні зв'язки. Це означає, що збільшення розміру геному у представників даного генотипу призведе до зменшення довжини листка з ймовірністю 0.6, вмісту флавоноїдів з ймовірністю 0.7 та ступеню інгібування синтезу РНК у вірусів з ймовірністю 0.9, тоді як відносини між довжиною листка і вмістом флавоноїдів можуть бути в половині випадків позитивними, а в іншій половині - негативними; збільшення довжини листка супроводжується зменшенням інгібувальної активності синтезу РНК у вірусів з ймовірністю 0.6, збільшення вмісту флавоноїдів супроводжується збільшенням інгібуючої активності синтезу РНК у вірусів з ймовірністю 0.8. Тобто набір флавоноїдів впливає як на довжину листка, так і на інгібувальну активність. Подібну картину спостерігали у випадку генотипу DAR12, але відміна полягає у тому, що ймовірнісний зв'язок між вмістом флавоноїдів та довжиною у листка цього генотипу є негативним (-0.7) на відміну від розглянутих вище диплоїдів та триплоїда. Крім того, для рослин генотипу DAR12 позитивними є зв'язки $|\Delta Gs| - |\Delta In|$ та $|\Delta In| - |\Delta Fl|$. За умов стандартизованого культивування, коли клоновані рослини за молекулярними і хромосомними маркерами були

стабільними (Спірідонова та ін., 2016), виявлена ситуація може свідчити про вирішальне значення складової “розмір геному”. Хоча не тільки схеми ймовірнісних зв’язків мають негативні значення у випадках генотипів з хромосомними модифікаціями. Так, у випадку рослин диплоїдного генотипу W1 виявлено три негативних ймовірнісних зв’язки $|\Delta Gs| - |\Delta In|$, $|\Delta Fl| - |\Delta In|$, $|\Delta Ph| - |\Delta In|$, а у випадку диплоїдного генотипу L59 - один $|\Delta Gs| - |\Delta Fl|$ (рис. 9.11).

На рис. 9.12-9.14 наведено приклади ймовірнісних зв’язків між аналізованими рядами даних: розміром геному, довжиною листків, вмістом флавоноїдів та білків для рослин трьох з одинадцяти досліджених генотипів *D. antarctica*. Для аналізу результатів обрано рослини трьох генотипів, отримані з насіння, що було зібране в одному локалітеті острова Великий Ялур (район архіпелагу Аргентинські острови, Морська Антарктика) в один сезон; це генотипи Y62, Y66, Y67. Трикутник, утворений лініями, що позначають ймовірнісні зв’язки $|\Delta Gs| - |\Delta Ph|$, $|\Delta Gs| - |\Delta Fl|$, $|\Delta Ph| - |\Delta Fl|$, є подібним за позитивними значеннями ймовірнісних зв’язків для рослин генотипів Y62 (диплоїд) та Y67 (міксоплоїд з диплоїдним модальним класом), табл. 9.1. Це означає, що при збільшенні кожного з цих параметрів збільшується інший. Що стосується рослин генотипу Y66, який є триплоїдом, то для перших двох пар характеристик для нього характерні негативні ймовірнісні зв’язки. Це означає, що при подальшому збільшенні розміру геному, у переважній більшості рослин мають зменшуватись довжина листка з ймовірністю 0.6 та вміст флавоноїдів з ймовірністю 0.7, тоді як відносини між довжиною листка і вмістом флавоноїдів можуть стати в половині випадків позитивними, а в іншій половині - негативними, порушуючи позитивну залежність цих характеристик, характерну для диплоїдів (Мірjuta та ін., 2017). Що стосується характеристики “інгібування транскрипції”, то, на відміну від рослин генотипів Y62 та Y67, у Y66 спостерігали негативні ймовірнісні зв’язки у парах характеристик $|\Delta In| - |\Delta Ph|$ (-0.6) та $|\Delta Gs| - |\Delta In|$ (-0.9) (рис. 9.12-9.14).

Y62

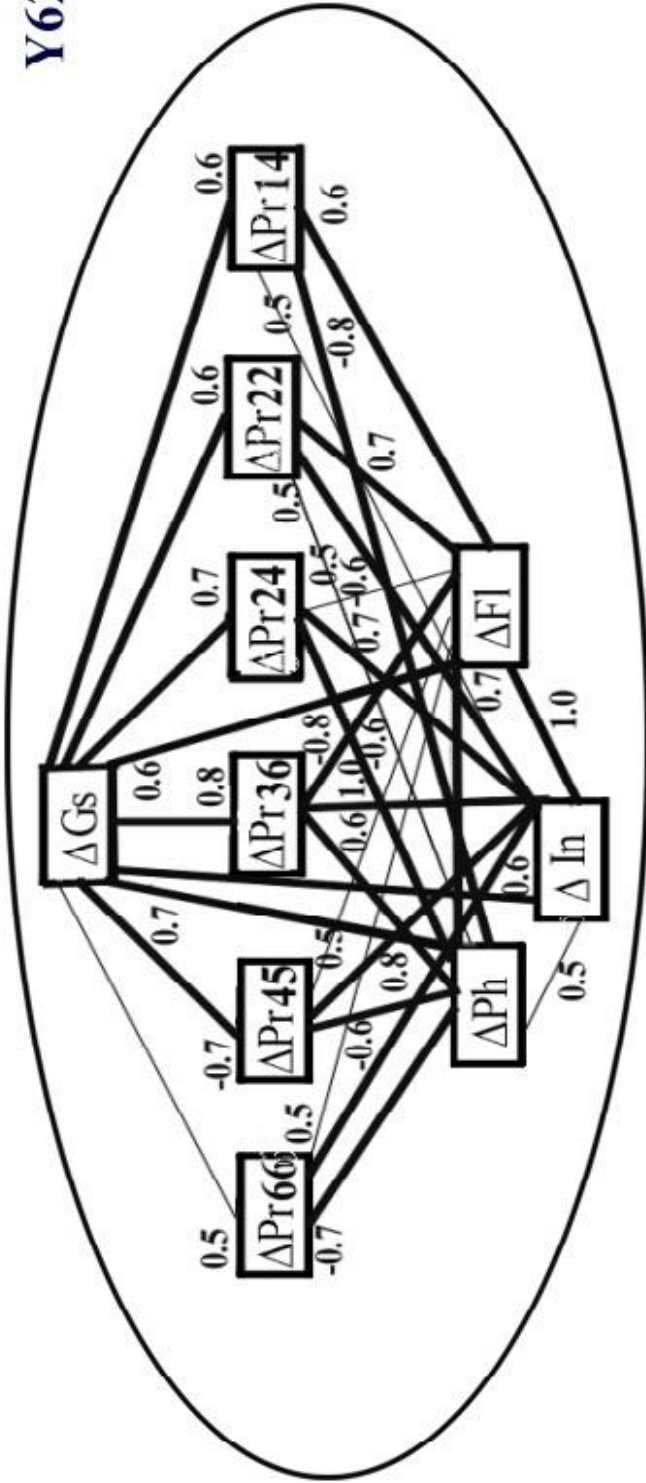


Рис. 9.12. Приклад залежностей (ймовірнісних зв'язків) між рядами даних: розмірами геному, розмірами листків, вмістом флавоноїдів, вмістом білків та ступенем інгібування синтезу РНК для рослин *D. antargctica* Y62 : $|\Delta Gs|$ - різниці розмірів геному, $|\Delta Ph|$ - відстані за розподілами рослин різних генотипів за довжиною листка - $|\Delta Pr|$; різниці часток груп білків за розмірами у КДа $|\Delta Pr66|$ - 66-67, $|\Delta Pr45|$ - 45, $|\Delta Pr36|$ - 36, $|\Delta Pr24|$ - 24, $|\Delta Pr22|$ - 20-22, $|\Delta Pr14|$ - 14; $|\Delta Fl|$ - різниці вмісту флавоноїдів та $|\Delta In|$ - набір абсолютних значень парних відстаней між ступенем інгібування синтезу РНК у модельній системі транскрипції бактеріофагу T7 екстрактами рослин досліджених генотипів. Цифрами позначено ймовірність для рослин кожного генотипу синхронності (+) або асинхронності (-) процесів, що описуються порівнюваними рядами даних. Овалом виділено рослину диплоїдного генотипу

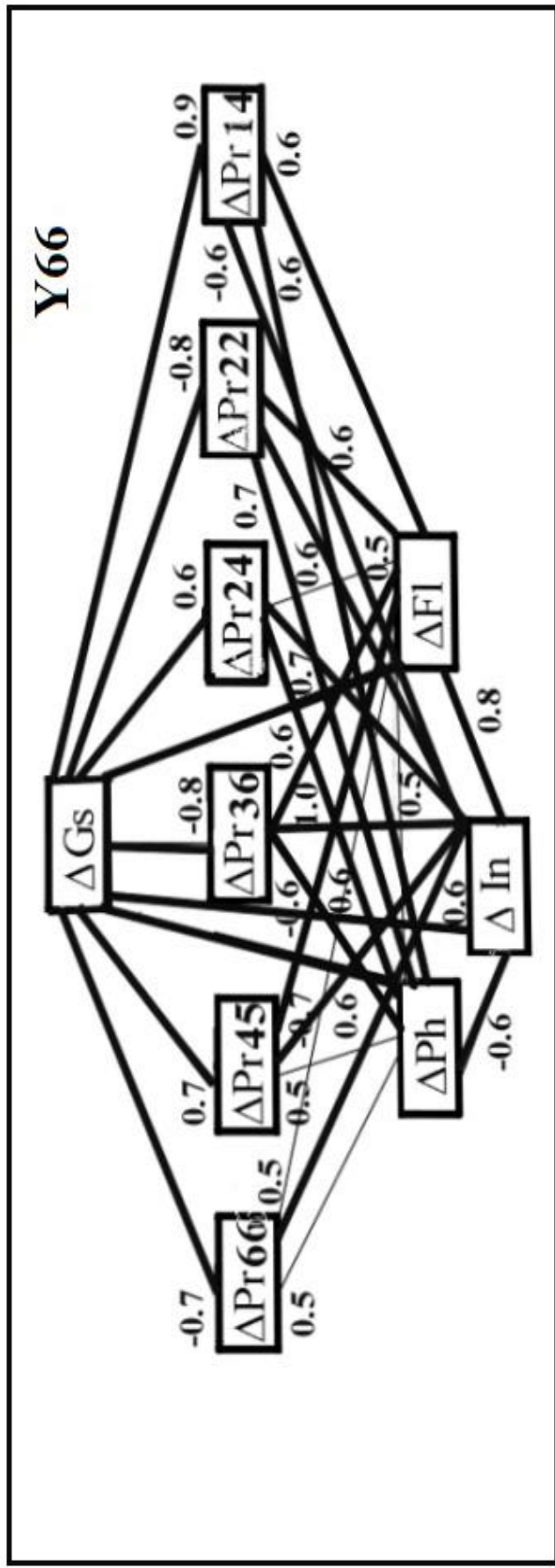


Рис. 9.13. Приклад залежностей (ймовірнісних зв'язків) між рядами даних: розмірами геному, розмірами листків, вмістом флавоноїдів, вмістом білків та ступенем інгібування синтезу РНК для рослин *D. antarctica* Y66 : $|\Delta Gs|$ - різниці розмірів геному, $|\Delta Ph|$ - відстані за розподілами рослин різних генотипів за довжиною листка - $|\Delta Pr|$; різниці часток груп білків за розмірами у КДа $|\Delta Pr66|$ - 66-67, $|\Delta Pr45|$ - 45, $|\Delta Pr36|$ - 36, $|\Delta Pr24|$ - 24, $|\Delta Pr22|$ - 20-22, $|\Delta Pr14|$ - 14; $|\Delta FI|$ - різниці вмісту флавоноїдів та $|\Delta In|$ - набір абсолютних значень парних відстаней між ступенем інгібування синтезу РНК у модельній системі транскрипції бактеріофагу T7 екстрактами рослин досліджених генотипів. Цифрами позначено ймовірність для рослин кожного генотипу синхронності (+) або асинхронності (-) процесів, що описуються порівнюваними рядами даних. Прямокутником виділено рослину триплідного генотипу

Y67

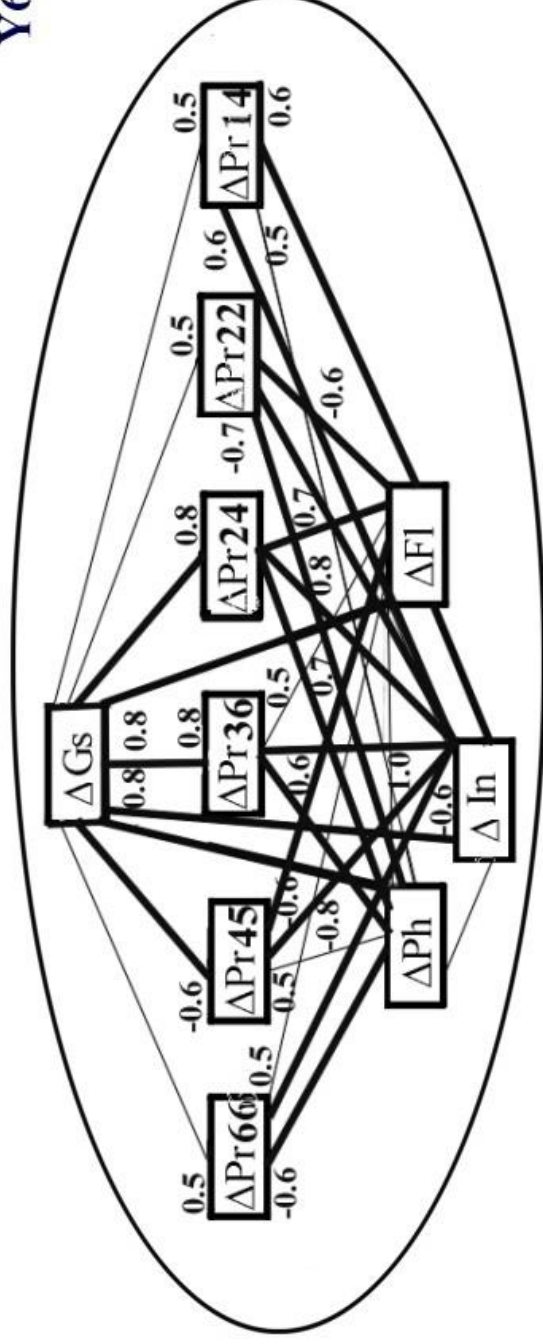


Рис. 9.14. Приклад залежностей (ймовірнісних зв'язків) між рядами даних: розмірами геному, розмірами листків, вмістом флавоноїдів, вмістом білків та ступенем інгібування синтезу РНК для рослин *D. antarctica* Y67 : $|\Delta Gs|$ - різниці розмірів геному, $|\Delta Ph|$ - відстані за розподілами рослин різних генотипів за довжиною листка - $|\Delta Pr|$; різниці часток груп білків за розмірами у КДа $|\Delta Pr66|$ - 66-67, $|\Delta Pr45|$ - 45, $|\Delta Pr36|$ - 36, $|\Delta Pr24|$ - 24, $|\Delta Pr22|$ - 20-22, $|\Delta Pr14|$ - 14; $|\Delta Fl|$ - різниці вмісту флавоноїдів та $|\Delta In|$ - набір абсолютних значень попарних відстаней між ступенем інгібування синтезу РНК у модельній системі транскрипції бактеріофагу T7 екстрактами рослин досліджених генотипів. Цифрами позначено ймовірність для рослин кожного генотипу синхронності (+) або асинхронності (-) процесів, що описуються порівнюваними рядами даних. Овалом виділено рослину диплоїдного генотипу

Ймовірнісні зв'язки $|\Delta G_s| - |\Delta Pr|$ у триплоїдних рослин генотипу Y66 мають той самий знак, що й у диплоїдних і міксоплоїдних рослин Y62 і Y67 відповідно для білків розміром 24 кДа (що відповідає за вагою одному з шаперонів *Triticum aestivum*) та 14 кДа (що відповідає малому hs-протеїну, дегідрин). Для останнього білка у триплоїдних рослин генотипу Y66 значно збільшилася ймовірність потрапляння в позитивну групу; однак знак змінюється на протилежний для білків розміром 45 кДа (що відповідає RuBisCO), 36 кДа (що відповідає одному з антифризних білків у *Secale cereale* L.), 20-22 кДа (що відповідає одному з антифризних білків *D. antarctica*). Ймовірнісні зв'язки $|\Delta G_s| - |\Delta Pr|$ для білка 66-67 кДа (що відповідає великому hs-протеїну-шаперону) у триплоїдних рослин Y66 є негативними (-0.7), тоді як у диплоїдних і міксоплоїдних рослин генотипів Y62 і Y67 з рівною ймовірністю потрапляють як у позитивну, так і у негативну групу (0.5) (рис. 9.12). Щодо характеристики “інгібування транскрипції” можна сказати, що для рослин трьох генотипів Y62, Y66 та Y67 у парі характеристик $|\Delta In| - |\Delta Pr|$ спостерігаються позитивні ймовірнісні зв'язки для білків 24 кДа (0.7, 0.7, 0.8) та 36 кДа (1.0, 1.0, 1.0); позитивні ймовірнісні зв'язки у гіпотриплоїда Y66 (0.6) і міксоплоїда Y67 (0.6) та негативний - у диплоїда Y62 (-0.6) для 20-22 кДа. Для дегідрини 14 кДа ймовірнісні зв'язки були такі у Y62 - 0.5, у Y66 - 0.6 Y67 - 0.6. Ймовірнісні зв'язки $|\Delta G_s| - |\Delta Pr|$ для білка 66-67 кДа (великий hs-протеїн-шаперон) у гіпотриплоїдних рослин Y66 є позитивними (0.6), тоді як у диплоїдних і міксоплоїдних рослин генотипів Y62 і Y67 негативними (-0.6). Для білків розміром 45 кДа (RuBisCO) позитивними є зв'язки у диплоїда Y62 (0.8) і Y66 (0.6) та негативним - у міксоплоїда Y67 (-0.8).

РОЗДІЛ 10.
ЕКОЛОГО-АДАПТАЦІЙНІ ОСОБЛИВОСТІ *D. ANTARCTICA* В ПРИРОДІ ТА
ДОСЛІДІ.
АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ ОТРИМАНИХ РЕЗУЛЬТАТІВ

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. *Deschampsia antarctica* характеризується набором адаптацій на різних рівнях організації, а також має екологічні зв'язки з іншими організмами.

Однією з найважливіших характеристик адаптивного потенціалу *D. antarctica* гетерогенність її природних популяцій на генетичному рівні. Порівняльний аналіз послідовностей регіону *ITS1–2* рДНК свідчить, що загальний поліморфізм є дуже низьким, а всі вивчені популяції щучника антарктичного з обох досліджених районів Антарктики та Південної Америки за послідовністю *ITS1–2* рДНК є спорідненими. Виявлено наявність антарктичних генотипів *D. antarctica*, що відрізнялися від рослин з Вогняної Землі та Мальвінських островів специфічними мутаціями у дослідженому регіоні рДНК. Продемонстровано, що генетично відмінні рослини можуть співіснувати на близьких чи тих самих територіях Антарктики. Поліморфізм рДНК, знайдений в антарктичних популяціях може бути пов'язаний з поєднанням різних генотипів, як внаслідок кількох міграцій, так і пізнішої появи нових мутацій. Метод аналізу поліморфізму усього геному - RAPD, також виявляючи невелику гетерогенність, тим не менше показує, що досліджені рослини належать до двох груп, які відповідають обом дослідженим регіонам. Тобто, наявне розмежування між двома популяціями, розташованими в різних широтах. Показано також можливість застосування для вивчення дивергенції і гетерогенності популяцій *D. antarctica* з різних регіонів поліморфізму генів тубулінів.

Одним з відомих механізмів адаптації до екстремальних умов довкілля судинних рослин є мінливість хромосомного набору, поліплоїдизація чи анеуплоїдизація. Встановлено, що більшість досліджених рослин *D. antarctica* були диплоїдними ($2n=26$), виявлено міксоплоїдні рослини з триплоїдним модальним числом ($2n=36-39$), та диплоїдні рослини з додатковими В-хромосомами ($2n=26+0-3B$). У міксоплоїдних рослин з диплоїдним модальним числом хромосом в апікальній меристемі коренів зустрічались, окрім анеуплоїдних, також клітини з тетраплоїдними хромосомними числами. Вказані механізми, загалом, відомі для інших рослин-екстремофілів (Rosato et al., 1998; Plowman & Bougourd, 1994; Кунах, 2010; 2011).

Зміни в хромосомному наборі, що виявлені в *D. antarctica* з острова Дарбо, можуть бути зумовленими особливостями біології та репродуктивної системи цього виду. Високий рівень анеуплоїдії був показаний для видів, які поновлюються вегетативно (чи апоміктично) (Кунах, 2005; 2011). Зважаючи на це, значну увагу було приділено вивченню розвитку чоловічого та жіночого гаметофіту.

Всупереч очікуванням, жіноча репродуктивна сфера виявилася в *D. antarctica* винятково стійкою до впливу факторів довкілля. Не виявлено порушень в розвитку жіночого гаметофіту та апоміксису, що могли б бути відповідальні за вищевказану цитогенетичну мінливість. Не показано також якихось специфічних механізмів захисту жіночого гаметофіту. Більше того, порівняльний аналіз контрастних за умовами зростання *D. antarctica* та *D. beringensis* показав практично ідентичні за розміром та структурою пилкові зерна, структуру зародкових мішків, а також особливості ембріо- та ендоспермогенезу. Єдині виявлені відмінності пов'язані з розміром зрілих мегагаметофітів, якістю та кількістю пилку у пиляках. Можливо, збільшення розміру зародкових мішків відбиває функціональні модифікації, які ведуть до інтенсивної акумуляції води у вакуолі центральної клітини. Це явище може бути адаптивним процесом, тому що акумуляція води в зрілому зародковому мішку підвищує шанси успішного розвитку зародка та ендосперму в умовах дефіциту вологи у ґрунті. *D. beringensis*,

яка зростає у дуже вологих умовах, не потребує подібної акумуляції води. У цього виду зародкові мішки дуже різні за розміром. Лімітуючим фактором для *D. antarctica* є, скоріше, низькі температури у вегетаційний сезон, ніж брак вологості. Зокрема, низькотемпературний режим в період квітування також викликає вищу дефектність пилку *D. antarctica* у порівнянні з популяціями *D. beringensis* з Камчатки. Ми припускаємо, що до значної стерильності пилку, можуть призводити порушення мейозу при мікрогаметогенезі у *D. antarctica*.

Показано різницю умов існування та стану популяцій щучника антарктичного в умовах двох віддалених на 400 км з півночі на південь оаз Поїнт Томаса, острова Кінг-Джордж та архіпелагу Аргентинські острови. Відзначено великі площі, які займає рослинність загалом та угруповання *D. antarctica* – формація антарктичної трав'янистої тундри в умовах оазі Поїнт Томаса. Результатом вивчення в оазі Поїнт Томас стало виділення окремих колонізаційних зон в екологічному градієнті від краю льодовика до берега океану. Зона I, розташована в прибережній зоні і є, ймовірно, вихідною. В ній домінують старі генеративні рослини. Зона II, яка однаково віддалена як від океану, так і від льодовика, вірогідно, оптимальна для судинних рослин в наш час внаслідок значної вологості протягом сезону і кращому збереженню рослинності під снігом взимку. Порівняно добре розвинена рослинність цієї зони спричинює значне надходження напіврозкладеної органіки – залишків рослин, що сприяє формуванню ґрунтового покриву та його гуміфікації. Зона III, яка найближча до краю льодовика, відбиває експансію трав'янистої антарктичної тундри на ділянки, які звільнилися з-під криги. В зонах II та III спостерігалася значна частка пре-генеративних рослин.

В більш південному регіоні архіпелагу Аргентинські острови показано поширення рослинності переважно на підвищених елементах рельєфу, на яких сходження снігу відбувається раніше, а вегетаційний період є довшим. *D. antarctica* поширена у вигляді окремих локалітетів, на відміну від суцільних полів поширення в умовах оазі Поїнт Томас. Локалітети представлені поодинокими рослинами, групами рослин та окремими популяціями. При цьому

щучник тут не утворює окремого угруповання і найчастіше виступає лише як додаток до угруповання килимкових мохів роду *Sanionia*.

Популяції щучника в обох досліджених регіонах є правобічними з домінуванням генеративних екземплярів. Вплив мікроумов (вологості, мозаїчного надходження гуано від птахів), в межах однієї колонізаційної зони продемонстровано безпосередньо в природі в умовах оазису Поїнт Томас на трансекті, яка проходила через колонію субантарктичного пінгвіна (*Pygoscelis rara*). Цей вплив виражався у зміні композиції базового угруповання, зокрема появі нітрофільних видів в околицях гнізд. Особливості такого впливу продемонстровані нами шляхом моделювання впливу факторів довкілля: поливу прісною та морською водою, а також розчином гуано на морфометричні параметри, а також вміст хлорофілів у *D. antarctica*. Продемонстровано відчутний вплив фактору зволоження (як у випадку прісної води, так і гуано), а також стимулюючий вплив надходження органіки з розчину гуано.

У зв'язку з поширенням рослинних угруповань за участі *D. antarctica* було вивчено питання про його роль у ґрунтоутворенні. Важливо було, зокрема, порівняти наслідки ґрунтоутворювальних процесів під наземною рослинністю з двох досліджених регіонів Морської Антарктики. Як в умовах оазису Поїнт Томаса (о. Кінг-Джордж), так і архіпелагу Аргентинські острови, на ділянках поширення рослинності виявлено ініціальні етапи ґрунтоутворення. Одним з головних джерел надходження органіки були рослини, зокрема *D. antarctica* (це демонструє екологічну роль цього злаку для формування наземних екосистем Морської Антарктики). Це виражалося у високому вмісті напіврозкладеної органіки в ґрунтах з обох регіонів, що викликало закислення. Водночас, виявлено відміни між регіонами. Зокрема, наявність відносно погано розвинених ґрунтів (збагачених напіврозкладеним рослинним чи тваринним матеріалом) в районі архіпелагу Аргентинські острови контрастує з більш розвиненими ґрунтами оазису Поїнт Томаса. Причиною такої різниці є, безумовно, кращі екологічні умови і більш розвинені угруповання *D. antarctica* в другому регіоні. Менший профіль ґрунтів в місцезростаннях *D. antarctica* в районі архіпелагу Аргентинські острови

(6-19 см) у порівнянні з оазою Поїнт Томас (близько 40 см), що в свою чергу, сприяє ефекту концентрування тут важких металів. У місцях підвищеного антропогенного навантаження виявлено гарячі точки забруднення, які вимагають постійного контролю.

Вищенаведена екологічна характеристика та мозаїчне поєднання різних генетичних варіантів в межах ареалу *D. antarctica* зумовили необхідність звернути увагу на механізми вегетативного розмноження та розповсюдження цієї рослини. Відповідно до результатів наших спостережень, вегетативне розмноження в регіоні здійснюється переважно птахами, які використовують рослини в якості гніздового матеріалу. Птахи можуть бути вектором перенесення діаспор. Порівняння використання *D. antarctica* домініканським мартинином в двох регіонах Антарктики показало, що в умовах більшої доступності різних гніздових матеріалів на о. Кінг-Джордж щучник використовується мартинином лише в випадку безпосередньої близькості до гнізда. Поряд з цим, в умовах архіпелагу Аргентинські острови щучник є регулярним компонентом гнізд, заради якого птахи навіть здійснюють дальні перельоти. Перенесення щучника з віддалених районів з великою щільністю підтверджено нашими прямими спостереженнями мартинів, які збирали та переносили гніздовий матеріал, а також аналізом гніздового матеріалу, що губився птахами під час перенесення у районі архіпелагу Аргентинські острови.

Використання архівних британських даних 1960-1990-х рр. та даних нових обстежень дослідної метапопуляції *D. antarctica* острова Галіндез у сезони 2006, 2014 та 2016 рр. дозволили побудувати динаміку чисельності популяції острова Галіндез за досліджений період та порівняти її із загальною кліматичною ситуацією в регіоні. Виявлено, що популяції судинних рослин не демонструють подальшого зростання. Навпаки, загальний тренд популяції острова Галіндез демонструє спад. 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, підтверджується можливість використання *D. antarctica* як індикатора кліматичних змін.

Описані вище еколого-адаптаційні характеристики становлять велике значення, як вихідний матеріал для налагодження моніторингу популяцій *D. antarctica* та пов'язаних з ним угруповань в регіоні.

У зв'язку з антропогенними чинниками, які впливають на популяції *D. antarctica*, зокрема, забрудненням та зростанням туризму, запропоновано створення особливо-охоронюваної природної території в районі архіпелагу Аргентинські острови. Це дозволить зберегти все різноманіття варіантів зростання *D. antarctica*, його цитогенетичні та молекулярно-генетичні форми, виявлені в регіоні. Першим кроком до цього став наш внесок у закриття від туризму північної частини острова Великий Ялур, рішення про що було прийнято на засіданні Антарктичного договору в Сантьяго, Чилі 23 травня - 1 червня 2016 р.

Зважаючи на те, що наші дослідження, а також дослідження інших авторів (див. Розділ 2) не дали інформації про виключні чи специфічні адаптаційні механізми *D. antarctica*, ми звернули увагу на механізми взаємодії відомих адаптаційних реакцій в процесі формування поточної пристосовуваності дослідженого об'єкту. На основі оцінки попарних кореляцій таких показників, як деякі морфометричні параметри рослин, та показники проективного покриття та імовірного підходу запропоновано та випробувано в умовах оази Поїнт Томас показник оцінки комплексної адаптованості *D. antarctica* – зведений латентний показник пристосовуваності (ЗЛПП). ЗЛПП описує сумарний вплив умов довкілля на основі вимірних параметрів адаптивності в рослин даної популяції.

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 із зменшенням одного чи всіх інших показників. Також виявилось, що ЗЛПП не

залежить від географічних відстаней, і отримані результати фактично свідчать про наявність мозаїчних умов мікрооточення навіть за малих відстаней між популяціями у Морській Антарктиці.

Комплексна антистресова відповідь рослин спричинена змінами у довкіллі може бути пояснена, виходячи з положень теорії епігенетичних саморегульованих мереж (Tchuraev, 2006), інтегральною (оркестровою) відповіддю на клітинному, організменному та популяційному рівнях на поточні мікроумови, кореговані загальними макроумовами конкретного сезону. Зазначимо, що профіль мікроумов не є стабільним і буде змінюватися від сезону до сезону. Дослідження ЗЛПП за показниками проективного покриття, морфометрії рослин та вмістом білків у насінні в умовах шести сезонів о. Галіндез (архіпелаг Аргентинські острови) показало, що координація адаптивних процесів знаходиться під сильним впливом умов, яких зазнала та чи інша популяція протягом певного сезону. Одержані криві показують індивідуальність та коливальний характер цього процесу, що подібний до коливального характеру метеорологічних показників. Таким чином, ЗЛПП демонструє варіації, які можна пов'язати зі зміною чинників довкілля, що проливають світло на лабільність системи адаптації в цієї рослини. Окрім того, ЗЛПП може бути важливим показником адаптованості для застосування у моніторингу в динаміці антарктичних сезонів.

Розкриття деяких чинників, які складаються в рамках загального впливу довкілля (латентних умов) на комплексну адаптованість, вимагало застосування вимірів безпосередньо у мікроумовах кожної конкретної популяції. Зокрема, завдяки логерам нам вдалося виміряти температуру поверхню ґрунту для всіх досліджених популяцій о. Галіндез. Як інший фактор, оцінено внесок раніше визначеного вмісту органігенів у ґрунтах відповідних популяцій. Виявлено роль впливу температури поверхні ґрунту у ЗЛПП досліджених популяцій *D. antarctica* (рис. 10.1). Встановлено, що вплив температури характеризувався як позитивними, так і негативними внесками.

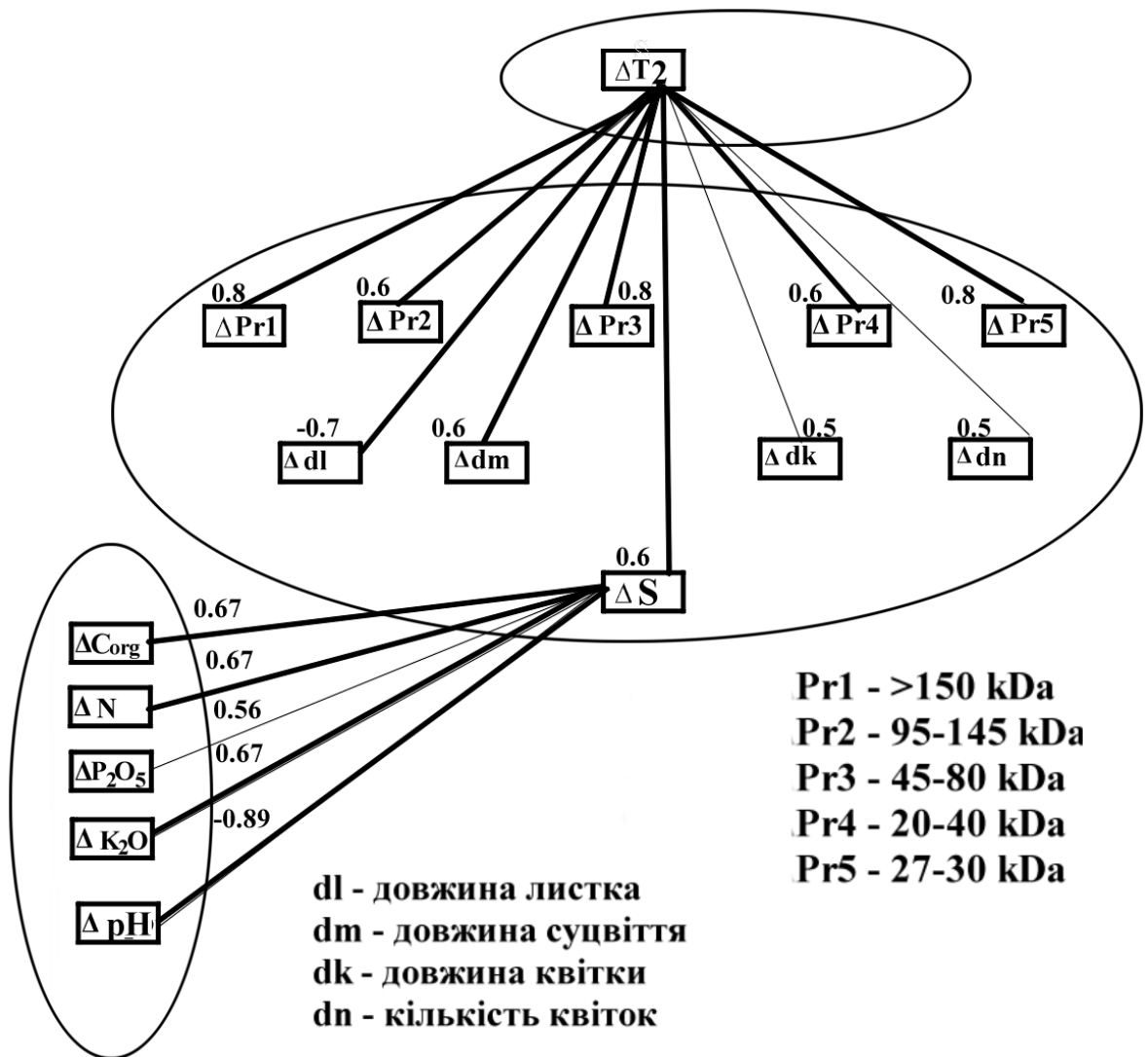


Рис. 10.1. Вплив температури виражений у ЗПВТ та складу органогенів виражений у ЗПВГ на показники пристосовуваності на прикладі популяції D1 у січні місяці 2018 р. (T_2), dl-dn – біометричні показники, Pr1-5 фракції білків відповідних груп за масою

Позитивними були внески у рослин популяцій, для яких невеликі/великі зміни у температурі місцезростання супроводжувалися невеликими/великими змінами у досліджених показниках пристосовуваності. Негативними були внески у рослин популяцій, у яких невеликі/великі зміни у температурі місцезростання

супроводжуються великими/невеликими змінами у всіх досліджених показниках пристосовуваності.

Показник вмісту органігенів у ґрунті мав значущий вплив лише сумарно з фактором температури.

Таким чином, показано, що виживання *D. antarctica* супроводжується динамічною взаємодією адаптаційних механізмів у відповідь на мікроумови антарктичного довкілля, що відображає гетерогенність значень ЗЛПП для окремих популяцій у поточному сезоні. Поряд з цим виявлено динамічний характер комплексної адаптації, вираженої у значенні ЗЛПП у відповідь на коливання антарктичних макроумов у різні роки.

На основі застосування ЗЛПП для природних популяцій за одночасного контролю температури, ми розробили методологічний підхід для організації та проведення моніторингу впливу довкілля на популяції індикаторного злаку *D. antarctica* в у мовах Морської Антарктики.

D. antarctica є також перспективним об'єктом для біотехнології з огляду на великий адаптивний потенціал та можливість отримання цінних для лікарської галузі речовин, наприклад, описаних флавоноїдів. Проте, використання сировини безпосередньо з Антарктиди з огляду на встановлені природоохоронні обмеження є неможливим.

Ми показали унікальність показника комплексної адаптивності за розміром геному, довжиною листка, частками деяких основних і захисних білків, вмістом флавоноїдів, антивірусною активністю екстрактів листків (ЗЛПП) для рослин *D. antarctica* одинадцяти різних генотипів за стандартних умов мікроклонального вирощування (рис. 10.2 та 10.3).

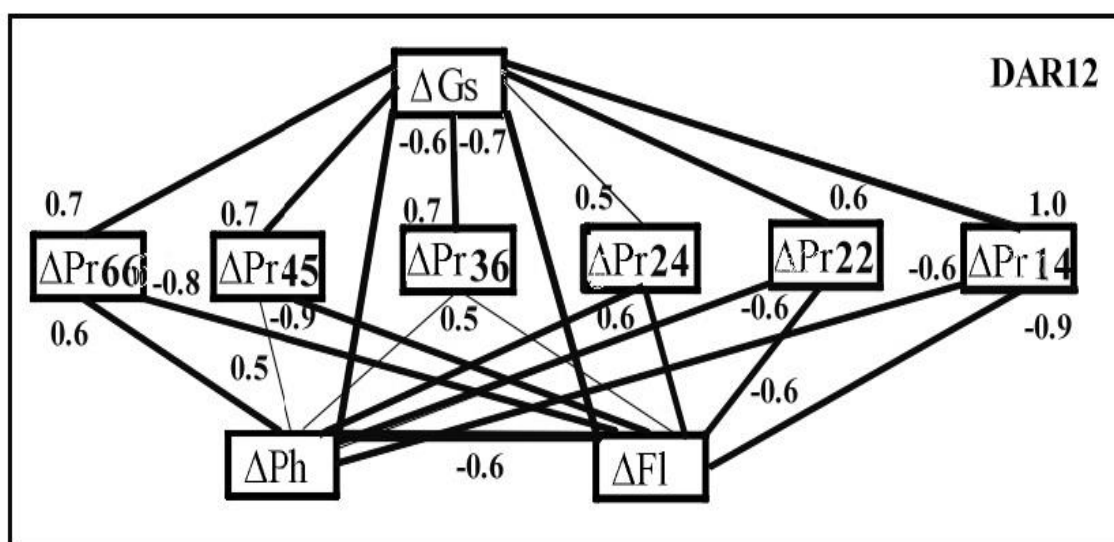


Рис. 10.2. Диплоїд з В-хромосомами DAR12, що має три або два негативні зв'язки. Унікальність ймовірнісних зв'язків рослин *D. antarctica* одинадцяти генотипів в залежності від їхнього походження та розміру генома. Схема ймовірнісних зв'язків між рядами даних: розмірами геному, розмірами листків, вмістом флавоноїдів та вмістом захисних білків в листках для рослин одинадцяти досліджених генотипів *D. antarctica*: $|\Delta Gs|$ - різниці розмірів геному, $|\Delta Ph|$ - відстані за розподілами рослин різних генотипів за довжиною листка, різниці часток груп білків за розмірами у КДа $|\Delta Pr66|$ - 66-67, $|\Delta Pr45|$ - 45, $|\Delta Pr36|$ - 36, $|\Delta Pr24|$ - 24, $|\Delta Pr22|$ - 20-22, $|\Delta Pr14|$ - 14, та різниці вмісту флавоноїдів $|\Delta Fl|$. Цифрами позначено ймовірність для рослин кожного генотипу синхронності (+) або асинхронності (-) процесів, що описуються порівнюваними рядами даних. Овалами обведено генотипи (усі диплоїдні), які мають позитивні ймовірнісні зв'язки в основному трикутнику ($|\Delta Gs|$ - $|\Delta Ph|$ - $|\Delta Fl|$).

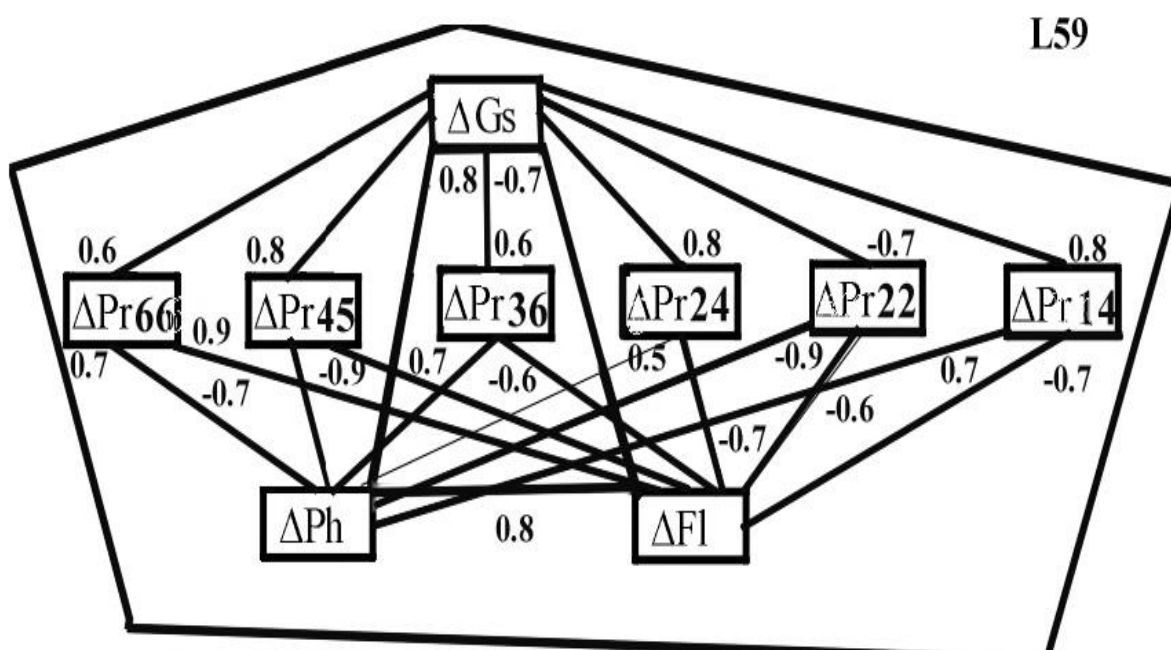


Рис. 10.3. Диплоїдний генотип L59, який має лише один негативний ймовірнісний зв'язок. Унікальність ймовірнісних зв'язків рослин *D. antarctica* одинадцяти генотипів в залежності від їхнього походження та розміру геному. Схема ймовірнісних зв'язків між рядами даних: розмірами геному, розмірами листків, вмістом флавоноїдів та вмістом захисних білків в листках для рослин одинадцяти досліджених генотипів *D. antarctica*: $|\Delta Gs|$ - різниці розмірів геному, $|\Delta Ph|$ - відстані за розподілами рослин різних генотипів за довжиною листка, різниці часток груп білків за розмірами у КДа $|\Delta Pr66|$ - 66-67, $|\Delta Pr45|$ - 45, $|\Delta Pr36|$ - 36, $|\Delta Pr24|$ - 24, $|\Delta Pr22|$ - 20-22, $|\Delta Pr14|$ - 14, та різниці вмісту флавоноїдів $|\Delta Fl|$. Цифрами позначено ймовірність для рослин кожного генотипу синхронності (+) або асинхронності (-) процесів, що описуються порівнюваними рядами даних. Овалами обведено генотипи (усі диплоїдні), які мають позитивні ймовірнісні зв'язки в основному трикутнику ($|\Delta Gs|$ - $|\Delta Ph|$ - $|\Delta Fl|$)

Така унікальність, імовірно пов'язана із збереженням вихідної генетичної інформації у пророщеному насінні, а також впливом параметра розмір геному у рослин *D. antarctica*. Останній інтегральний показник впливає на його ймовірнісні зв'язки між такими ознаками пристосовуваності, як довжина листка, відносна

частка деяких захисних білків та RuBisCO у загальному пулі білків у листках, вміст флавоноїдів у листках, та їх інгібуюча активність транскрипції РНК у модельній тест-системі.

Екстремальне групування значень попарних порівнянь рослин різних генотипів, отриманих з насіння природних популяцій *D. antarctica*, вивчених за всіма дослідженими показниками пристосовуваності та розміром геному дозволило для кожної порівнюваної пари виділити групи, які мають значиму позитивну кореляцію вивчених показників, та групи, які мають значиму негативну кореляцію. На основі цього обчислено ЗЛПП для рослин *D. antarctica* одинадцяти різних генотипів за стандартних умов вирощування. За значенням ЗЛПП досліджені рослини різних генотипів за стандартних умов вирощування виявились унікальними.

Таким чином, ми показали, що існування *Deschampsia antarctica* в антарктичних умовах забезпечується не наявністю специфічних механізмів адаптації, а синхронною чи асинхронною взаємодією звичайних механізмів пристосовуваності (на індивідуальному та популяційному рівнях організації) у відповідності до мозаїки мікроумов антарктичного довкілля. Вперше виявлено динамічний характер комплексної адаптації *D. antarctica* у відповідь на коливання антарктичних макроумов. Показано також роль взаємодії досліджуваного виду з іншими організмами, зокрема, птахами-переносниками рослин, які сприяють їхньому розповсюдженню та перенесенню адаптивної спадкової інформації.

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 оазису 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 ґрунту 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.

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Айвазян, С.А., Бухштабер, В.М., Енюков, И.С., & Мешалкин, Л.Д. (1989). *Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности*. Москва: Финансы и статистика.
2. Александров, В. Я. (2014). *Климат Антарктического полуострова и его изменения*. In В. Я. Александров & А. И. Угрюмов (Eds.). СПб.: РГГМУ.
3. Алёхина, Н.Д., Балнокин, Ю.В., & Гавриленко, В.Ф. (2005). *Физиология растений*. In И.П.Ермаков (Ed.). Москва: Академия
4. Войников, В.К., Иванова, Г.Г., & Рудиковский, А.В. (1984). Белки теплового шока растений. *Физиология растений*, 31, 970–979.
5. Говоруха, Л. С. (1997). Краткая географическая и гляциологическая характеристика архипелага Аргентинские острова. *Бюллетень Українського антарктичного центру. Перша Укр. антаркт. експедиція 1996–1997 рр.*, 1, 17–19.
6. Говоруха, Л. С., & Тимофеев, В. Е. (1996). К гляциоклиматологии Земли Грейама. *Український географічний журнал*, 3, 66–67.
7. Гожик, П. Ф., Греку, Р. Х., Усенко, В. П., Вернигоров, В. П., Греку, Т. Р., Острецов, Г. А., ... & Моц, В. Н. (2002). Карта рельефа дна мелководной зоны архипелага Аргентинских островов в районе Украинской антарктической станции «Академик Вернадский». *Геологічний журнал*, 1, 128–131.
8. Грабительных, О.И. (2000). Функция и локализация стрессового протена массой 310кДа в ратительных митохондриях. Автореферат докторской диссертации.
9. Загречук О.М., Дробик Н. М., Козерецька І. А., Парнікоза І.Ю., & Кунах В.А. (2012). Введення в культуру *in vitro* *Deschampsia antarctica* Desv. (Роасеае) з двох районів Прибережної Антарктики. *Український антарктичний журнал*, 10–11, 289–295.
10. Зубаирова, У.С., Голушко, С.К., Пененко, А.В., & Николаев, С.В. (2014). L-система для моделирования плоских одномерно растущих растительных тканей. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 18(4/2), 945–952.

11. Зубаирова У.С., Пененко А.В., & Николаев С.В. (2012). Моделирование роста и развития растительных тканей в формализме L-систем. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 16(4/1), 816–824.
12. Кильчевский, А.В. & Хотылева, Л.В. (2012). Генетические основы селекции растений. In А.В. Кильчевский & Л.В. Хотылева (Eds.), Биотехнология в селекции растений. Клеточная инженерия. Belarus: Minsk, Navuka. (Volume 2).
13. Колисниченко, А.В., & Войников, В.К. (2003). *Белки низкотемпературного стресса у растений*. In В.К. Войников (Ed.), СО РАН. Сибирский институт физиологии и биохимии растений. Иркутск: Арт-Пресс.
14. Корсун, С. (2005). Оцінка вмісту біогенних елементів і важких металів у верхньому шарі ґрунту островів поблизу західного узбережжя Антарктичного півострова. *Український антарктичний журнал*, 3, 151–154.
15. Корсун, С. Г., Козерецька, І. А., Парнікоза, І. Ю., Шкарівська, Л. І., Луговська, К. Я., & Клименко, І. І. (2008). Вплив природних і антропогенних чинників на хімічний склад ґрунтів Прибережної Антарктики, *Агроекологічний журнал*, 4, 45–52.
16. Косаковская, И.В. (2008). *Стрессовые белки растений*. Киев: Фитосоциоцентр.
17. Кравець, О.А, Таран, Н.Ю, & Стороженко, В.О. (2011–2012). Пластичність морфогенезу та особливості репродукції рослин *Colobanthus quitensis* і *Deschampsia antarctica* в Антарктичному регіоні. *Український антарктичний журнал*, 10–11, 302–305.
18. Кравченко, А.Н., Лях, В.А., Тодераш, Л.Г. (1990). *Методы гаметной селекции растений*. Молдова: Кишинев.
19. Крогулевич, Р. Е., & Ростовцева, Т.С. (1984). *Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока*. Новосибирск: Наука.
20. Кунах, В.А. (2005) *Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні, фізіологічні та біохімічні основи*. Київ: Логос.

21. Кунах, В.А. (2010). Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*, 8(1), 99–139.
22. Кунах, В.А. (2011). *Онтогенетическая пластичность генома как основа адаптивности растений. Жебраковские чтения III. Преобразование геномов*. Минск: Право и экономика.
23. Кунах, В.А. (2013). *Мобільні генетичні елементи та геномна пластичність рослин*. Київ: Логос.
24. Куприянов, П. Г. (1989). *Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений*. Россия: Саратов.
25. Лысак, Л.В., Добровольская, Т.Г., & Скворцова, И.Н. (2003). *Методы оценки бактериального разнообразия почв и идентификации почвенных бактерий*. Москва: МАКС Пресс.
26. Макаренко, О. А., & Левицкий, А.П. (2013). Физиологические функции флавоноидов в растениях. *Физиология и биохимия культурных растений*, 45(2), 100–112.
27. Мартазинова, В. Ф., Тимофеев, В. Е. & Иванова, Е. К. (2010). Современный региональный климат Антарктического полуострова и станции Академик Вернадский. *Український антарктичний журнал*, 9, 231–248.
28. Мартазинова, В. Ф., Тимофеев, В. Е., & Иванова, Е. К. (2011–2012). Погодные условия на станции Академик Вернадский в 2011 г. и ожидаемое состояние температурного режима в летний период 2011–2012 гг. по инструментальным наблюдениям 2011г. *Український антарктичний журнал*, 10–11, 320–332.
29. Митрохин, О. В., & Бахмутов, В. Г. (2017, May). Петрографічне різноманіття та умови залягання гірських порід в районі української антарктичної станції «Академік Вернадський». Тези VIII Міжнародної антарктичної конференції – VIII МАК. Київ.
30. Мірюта, Н., Парнікоза, І., Мирюта, А., Швидун, П., Смикла, Є., Козерецька, І., & Кунах, В. (2014). Зведений латентний показник

приспосовуваності *Deschampsia antarctica* Desv. як відбиток мікроумов існування в районі Адміральської бухти (о. Короля Георга, Прибережна Антарктика). *Український антарктичний журнал*, 13, 159–174.

31. Мірюта, Н., Парнікоза, І., Швидун, П., Мирюта, Г., Пороннік, О., Козерецька, І., & Кунах, В. (2015). Порівняльний аналіз зведеного латентного показника приспосовуваності популяцій *Deschampsia antarctica* Desv., о. Галіндез (Аргентинські острови, Морська Антарктика). *Український антарктичний журнал*, 14, 216–230.

32. Мірюта, Н., Пороннік, О., Парнікоза, І., Грахов, В., Мирюта, Г., Козуб, Н., Созинов, І., & Кунах, В. (2016). Збереження унікальності за комплексною приспосовуваністю різних генотипів *Deschampsia antarctica* Desv. в умовах стандартизованого вирощування рослин *in vitro*. *Український антарктичний журнал*, 15, 60–80.

33. Мірюта, Н.Ю., Парнікоза, І.Ю., Пороннік, О.О., Мирюта, Г.Ю., Кунах, В.А. (2017а). Рослини *Deschampsia antarctica* E. Desv. з різним числом хромосом в умовах вирощування *in vitro* ймовірності зв'язки трьох показників приспосовуваності між собою та з розміром геному. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, 293–298.

34. Мірюта Н., Парнікоза І., Олійник М., Сметана Є., Мирюта Г., Пороннік О., Кунах В. (2017б). П'ятирічна динаміка зведеного латентного показника приспосовуваності популяцій *Deschampsia antarctica* (Poaceae) острова Галіндез (Аргентинські острови, Морська Антарктика). *Український антарктичний журнал*, 16, 129–142.

35. Остерман Л.А. (1981). *Методы исследования белков и нуклеиновых кислот. Электрофорез и ультрацентрифугирование (практическое пособие* (сс. 0–288). Москва: Наука.

36. Пальчиковська, Л.Г., Васильченко, О.В., Платонов, М.О., Старосила, Д.В., Порва, Ю.І., Римар, С.Ю., ... & Рибалко, С.Л. (2013). Антивірусні властивості рослинних флавоноїдів - інгібіторів синтезу ДНК і РНК. *Bioplymers & Cell*, 29(2), 150–156.

37. Парнікоза, І.Ю., Шевченко, М.С., Іноземцева, Д. М., Василюк, О. В., & Шевченко, О. С. (2008). *Раритетна флора (Охорона, вивчення, реінтродукція) (сс.0–132)*. К.: Київський еколого-культурний центр.
38. Парнікоза, І., Ожередова, І., Мірюта, Н., Козерецька, І., Смикла, Дж., & Кунах, В. (2013). Порівняльний аналіз показників популяційної успішності *Deschampsia antarctica* Desv. в районі Адміральської бухти (о. Короля Георга, Прибережна Антарктика). *Український антарктичний журнал*, 12, 186–198.
39. Парнікоза, І. Ю., Абакумов, Е. В., Дикий, І. В., Пилипенко, Д. В., Швидун, П. П., Козерецька, І. А., & Кунах, В. А. (2014). Орнитогенные локалитеты *Deschampsia antarctica* в районе Аргентинских островов (Прибрежная Антарктика). *Русский орнитологический журнал*, 23(1056), 3095–3107.
40. Парнікоза, І. Ю., Абакумов, Е. В., Дикий, І. В., Пилипенко, Д. В., Швидун, П. П., Козерецька, І. А., & Кунах, В. А. (2015). Влияние птиц на пространственное распределение *Deschampsia antarctica* Desv. острова Галиндез (Аргентинские острова, прибрежная Антарктика). *Вестник Санкт-Петербургского университета*, 3(1), 78–97.
41. Парнікоза, І.Ю., Мірюта, Н.Ю., Ройек, М., Бетехтін, А.А., Пороннік, О.О., Мирюта, Г.Ю., ... & Кунах, В.А. (2017). Рослини *Deschampsia antarctica* E. Desv. з різним числом хромосом в умовах вирощування *in vitro*. Зв'язок розміру геному та двох показників пристосовуваності. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, 304–308.
42. Парнікоза, І.Ю., Березкина, А.Є., Моїсеєнко, Є.В., Маланчук, В.М., & Кунах, В.А. (2018) Комплексна характеристика Аргентинських островів та острова Галіндез (Морська Антарктика) як полігону для вивчення динаміки наземної рослинності. *Український антарктичний журнал* (in press).
43. Пекло, А. М. (2007) *Птицы Аргентинских островов и острова Питерман*. Кривой Рог: Минерал.
44. Побежимова, Т.П., Колесниченко, А.В., & Грабительны, О.И. (2004). *Методы изучения митохондрий растений. Полярография и электрофорез*. Москва: Наука.

45. Поллард, Дж. (1982). *Справочник по вычислительным методам статистики*. Москва: Финансы и статистика.
46. Рошаль, А. Д., Краснопёрова, А. П., Дикий, И. В., Юхно, Г. Д., Сизова, З. А., Шмырев, Д. В., Гамуля, Ю. Г., & Утевский, А. Ю. (2013). Примитивные почвы горы Demaria (Graham Land, Antarctic Peninsula): Морфология, минеральный состав, вертикальное распределение. *Український антарктичний журнал*, 12, 265–281.
47. Созинов А.А. (1985). *Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции*. М.: Наука.
48. Спірідонова, К.В., Андреев, І.О., Загричук, О.М., Навроцька, Д.О., Твардовська, М.О., Дробик, Н.М., & Кунах, В.А. (2016). Генетична стабільність отриманих мікроклональним розмноженням рослин *Deschampsia antarctica* Desv. за тривалого культивування *in vitro*. *Физиология растений и генетика*, 48(6), 498–507.
49. Ставницер, М.Ф. (1958). *Таємниці шостої частини світу*. Київ: Радянська школа.
50. Таран, Н.Ю., Бацманова, Л.М., & Оканенко, О.А. (2007). Адаптаційні реакції *Deschampsia antarctica* Desv. за умов Антарктики на дію оксидного стресу, *Український ботанічний журнал*, 64(2), 279–289.
51. Таран, Ю., Оканенко, О. А, Ожередова, І. П., Козерецька, І. А., Светлова, Н.Б. (2009). Особливості складу компонентів ліпідного та пігмент-білкових комплексів фотосинтетичних мембран *Deschampsia antarctica* Desv. *Доповіді Національної академії наук України*, 2, 173–178.
52. Тимофеев, В. Е. (1997). Организация метеорологических наблюдений и сравнительный анализ развития атмосферных процессов в 1996 году на антарктической станции «Академик Вернадский». *Бюл. Укр. антаркт. центру. Вып. 1. Перша Укр. антаркт. експедиція 1996–1997 рр.*, 49–52.
53. Тимофеев, В. Е. (2003). Сравнительный анализ метеорологического режима и тропосферной циркуляции на станции «Академик Вернадский» в 1999 г. *Український антарктичний журнал*, 1, 70–78.

54. Топчій, Н. М. (2006). *Роль світлозбирального комплексу в адаптації вищих рослин до умов освітлення*. Дис. канд. біол. наук: 03.00.04. НАН України; Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного. Київ.
55. Толстикова, Е.И. (Ed.) (1968). *Атлас Антарктики*. Ленінград: Гидрометеоздат. (Том 2).
56. Трохимець, В. М., Яковенко, Н. С., Коваленко, О. С., & Дикий, І. В. (2014). Фауна безхребетних тварин мохових угруповань острова Пітерман і прилеглої регіону Антарктичного півострова. *Український антарктичний журнал*, 13, 214–224.
57. Трунова Т.И. (2007). *Растение и низкотемпературный стресс*. Тимирязевские чтения. Москва: Наука.
58. Шалого, Н. В., Доманская, И. Н., Радюк, М. С., Щербаков, Р. А., & Дремук, И. А. (2012). Накопление пероксида водорода и функционирование защитной системы в проростках ячменя при избыточном увлажнении. *Физиология растений*, 59(6), 746–755.
59. Чураев, Р.Н. (2006). Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе. *Генетика*, 42(9), 1276–1296.
60. Юдакова О.И. (2012а). *Методы исследования репродуктивных структур и органов растений*. Россия: Саратов.
61. Юдакова, О.І., Шакіна, Т.Н., Тырнов, В.С., Кунах, В.А., Козерецька, І.А., & Парнікоза, І.Ю. (2012b). Качество пыльцы и особенности структуры микрогаметофита у антарктических популяций *Deschampsia antarctica* E. Desv. *Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета*, 10, 203–207.
62. Abakumov, E.V. (2010a). Particle size distribution in soil of West Antarctica. *Eurasian soil science*, 3, 297–304.
63. Abakumov, E.V. (2010b). The sources and composition of humus in some soils of west Antarctica. *Eurasian soil science*, 43(5), 499–508.
64. Abakumov, E.V., Vlasov, D.Yu., Gorbunov, G.A., Kozeretka, I.A., Krylenkov, V.A., Lagun, V.E., Lukin, V.E., & Safronova, E. V. (2009). Contents and

composition of organics in lithosols from King George Island, the West Antarctic. *Bull. Saint-Petersburg Univ.*, 3(2), 123–136.

65. Abakumov, E. V., Parnikoza, I. Yu, Vlasov, D. Yu., & Lupachev, A. V. (2015b). Biogenic–Abiogenic Interaction in Antarctic Ornithogenic Soils. In O. V. Frank-Kamenetskaya, E. G. Panova, & D. Yu. Vlasov (Eds.), *Biogenic–Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems Part of the series Lecture Notes in Earth System Sciences, Switzerland: Springer International Publishing*.

66. Abbo, M.W., Dunford, R.P., Foote, T., Reader, S.M., Flavell, R.B., & Moore, G. (1995). Organisation of retroelement and stem-loop repeat families in the genomes and nuclei of cereals. *Chromosome Research*, 3, 5–15.

67. Alberdi, M., & Corcuera, L.J. (1991). *Cold acclimation in plants*, *Phytochemistry*, 30, 3177–3184.

68. Alberdi, M., Bravo, L. A., Gutierrez, A., Gidekel, M., & Corcuera, L. J. (2002). *Ecophysiology of Antarctic vascular plants*. *Physiol. Plant*, 115(1), 479–486.

69. Albers, F. (1978). *Karyologische und Genomatische Veränderungen Innerhalb der Gräser-Subtriben Aristaveninae und Airinae*. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 91, 693–697.

70. Alexander M. P. (1969). Differential staining of aborted and non-aborted pollen. *Stain Technol.*, 44(3), 117–122.

71. Altschul, S.F., Madden, T.L., Schaffer, A.A., Zhang, J., Zhang, Z., Miller, W., & Lipman, D. (1997). Gapped BLAST and PSIBLAST. A new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Res.*, 25, 3389–3402.

72. AMAP. Arctic Pollution Issues: A State of the Arctic Environment Report. Arctic monitoring and Assessment Programme (AMAP). (1997). Norway: Oslo.

73. Amosova, A.V., Bolsheva, N.L., Samatadze, T.E., Twardovska, M.O., Zoshchuk, S.A., Andreev, I.O., ... & Muravenko, O.V. (2015). Molecular Cytogenetic Analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae). *Maritime Antarctic. Plos One*, 10(9).

74. Andreev, I.O., Spiridonova, E.V., Kyryachenko, S.S., Parnikoza, I.Yu., Maidanyuk, D.N., Volkov, R.A., ... & Kunakh, V.A. (2010). Population-genetic

analysis of *Deschampsia antarctica* from two regions of maritime Antarctic. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 65(4), 208–210.

75. Andreev, A. V., Andreev, A. A., Kursa, M. A., Metcheva, R. P., Milinevsky, G. P., Shnyukov, S. E., & Morozenko, V. R. (2004). Heavy metal content in gentoo penguin feathers at Petermann Island and Livingston Island. *Bulgarian Antarctic research. Life science*, 4, 1–8.

76. Annex V to the Protocol On Environmental Protection to the Antarctic Treaty. https://www.ats.aq/documents/recatt/Att004_e.pdf

77. Aragon-Alcaide, L., Miller, T., Schwarzacher, T., Reader, S., & Moore, G. (1996). A cereal centromeric sequence. *Chromosoma*, 10, 261–268.

78. Bai, C., Alverson, W.S., Follansbee, A., & Waller, D.M. (2012). New reports of nuclear DNA content for 407 vascular plant taxa from the United States. *Annals of Botany*, 110 (8), 1623–1629.

79. Barcikowski, A., Czaplewska, J., Giełwanowska, I., Loro, P., Smykla J., & Zarzycki, K. (2001). *Deschampsia antarctica* (Poaceae). The Only Native Grass from Antarctica. In L. Frey (Ed.), *Studies on grasses in Poland* (pp. 367–377). Kraków: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Science.

80. Barcikowski, A., Czaplewska, J., Loro P., Łuszkiewicz, A., Smykla, J., & Wojciechowska, A. (2003a). Ecological variability of *Deschampsia antarctica* in the area of Admiralty Bay (King George Island, maritime Antarctic) In L. Frey (Ed.), *Problems of grass biology*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, 393–407.

81. Barcikowski, A., Loro, P., Łuszkiewicz, A., & Wojciechowska, A. (2003b). Variability of coverage, response pattern to habitat and biomass of *Deschampsia Antarctica* Desv. in the area of Admiralty Bay (King George Island, Maritime Antarctic), In S. Rakusa-Suszczewski (Ed.), *Admiralty Bay. Ecosystem of Maritime Antarctic Zone* (pp. 19–24). Warsaw: Institute of ecology PAS (in Polish).

82. Bardini M., Lee D., Donini P., Mariani A., Giani S., Toschi M., Lowe C., & Breviario D. (2004). Tubulin-based polymorphism (TBP): a new tool, based on

functionally relevant sequences, to assess genetic diversity in plant species. *Genome*, 47, 281–291.

83. Bargagli, R. (2005). Antarctic Ecosystems Environmental Contamination, Climate Change, and Human Impact, In M. M. Galdwell, G.Heldmaier, & R.B. Jakson (Ed.), *Ecological Studies*. Berlin, New York: SpringerVerlag, Springer. (Vol. 175).

84. Bednarek-Ochyra H., Váňa, J., Ochyra, R., & Lewis Smith, R. I. (2000). *The liverwort flora of Antarctica*. Cracow: Polish Academy of Sciences, W. Szafer Institute of botany.

85. Benbouza, H., Jean-Marie, J., & Jean-Pierre, B. (2006). Optimization of a reliable, fast, cheap and sensitive silver staining method to detect SSR markers in polyacrylamide gels. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ*, 10(2), 77–81.

86. Bentley, M. J., Johnson, J. S., Hodgson, D. A., Dunai, T., Freeman, S.P.H.T., & Cofaigh, C.O. (2011). Rapid deglaciation of Marguerite Bay, western Antarctic Peninsula in the early Holocene *Quaternary Science Reviews*, 30, 3338 – 3349.

87. Beyer, L., Sorge, C., Blume, H.-P. & Schulten, H. (1995). Soil organic matter composition and transformation in gelic histosols of coastal continental Antarctica. *Soil Biology Biochem.* 27, 1279–1288.

88. Biebasz, J. & Wojtun, B. (2000). Chemical composition of some dominating plants in the maritime Antarctic tundra (King George Island). In B. Schroeter, M. Schlensong & T.G.A. Green (Eds.), *New aspects in cryptogamic research. Contributions in Honour of Ludger Kappen*. Bibl. Lichenol., 79–91.

89. Bildanova, L.L., Salina, E.A., & Shumnyi, V.K. (2012). Basic properties and characteristics of evolution of antifreeze proteins. *Vavilov. Zh. Genet. Selektiv*, 16(1), 250–270.

90. Billings, W. D. & Mooney, H. A. (1968). The Ecology of Arctic and Alpine Plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 43(4), 481–529.

91. Birkenmajer, K., Gazdzicki, A., Krajewski, K.P., Przybycin, A., Solecki, A., Tatur, A. & Yoon Ho, I. (2005). First Cenozoic glaciers in West Antarctica. *Polish Polar Res*, 26, 3–12.

92. Bolshiyarov, D. Yu. (2006, April). The Last Glacial Maximum and a Minor Ice Age in Antarctica. Research Series of the Scientific Conference “Russia in Antarctica”, Arctic and Antarctic Scientific Research Institute, Saint-Petersburg.
93. Bölter, M., Beyer, M. & Stonehouse, B. (2002). Geocology of Antarctic coastal landscapes: characteristics, ecology and research. In L. Beyer, & M. Bölter (Eds.), *Geocology of Antarctic Ice-free Coastal Landscapes*, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, New York: Ecol. Studies.
94. Borgström, G. (1939). Formation of Cleistogamic and Chasmogamic Flowers in Wild Violets as a Photoperiodic Response. *Nature*, 144, 514–515.
95. Bravo, U. A., Ulloa, N., Zuniga, G. E., Casanova A., Corcuera, L. J. & Alberdi, M. (2001). Cold Resistance in Antarctic angiosperm. *Physiologia Plantarum*, 111(1), 55–65.
96. Bravo, L.A. & Griffith, M. (2005). Characterization of anti freeze activity in Antarctic plants. *J. Exp. Bot.*, 56(414), 1189–1196.
97. Brochmann, C., & Steen, S.W. (1999). Sex and genes in the flora of Svalbard e implications for conservation biology and climate change. *Det Norske Videnskapse Akademi. I. Den Matematik. Naturvitenskapelige. Klasse, Skrifter*, 38, 33–72.
98. Cannone, N., Convey, P., & Malfasi, F. (2018). Antarctic Specially Protected Areas (ASPAs): a case study at Rothera Point providing tools and perspectives for the implementation of the ASPA network. *Biodivers Conserv.* <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1559-1>
99. Cardone, S., Sawatani, P., Rush, P., García, A., Poggio, L. & Schrauf, G. (2009). Karyological Studies in *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae). *Polar Biology*, 32(3), 427–433.
100. Chiapella, J. (2003). Infrageneric Classification and Phylogeny of *Deschampsia* (Poaceae: Avenae). *Problems of Evolution*, 5, 221–231.
101. Chiapella, J. (2007). A molecular phylogenetic study of *Deschampsia* (Poaceae: Aveneae) inferred from nuclear ITS and plastid trnL sequence data: support for the recognition of *Avenella* and *Vahlodea*. *Taxon*, 56, 55–64.

102. Chinnusamy, V., Zhu, J., & Zhu, J.K. (2006). Gene regulation during cold acclimation in plants. *Physiol. Plant*, 126, 52–61.
103. Chwedorzewska, K. J. (2006). Preliminary Genetic Study on Species from Genus *Deschampsia* from Antarctic (King George I.) and Arctic (Spitsbergen). *Polar Bioscience*, 19, 142–147.
104. Chwedorzewska, K. J., Bednarek, P. T. & Puchalski, J. (2004). Molecular variations of antarctic grass *Deschampsia antarctica* Desv. from King George Island (Antarctica). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 73(1), 23–29.
105. Chwedorzewska, K.J., Giełwanowska I., Szczuka E., & Bochenek, A. (2008). High anatomical and low genetic diversity in *Deschampsia antarctica* E Desv. from King George Island, the Antarctic. *Pol. Polar Res*, 29(4), 377–386.
106. Chwedorzewska, K.J. & Bednarek, P.T. (2011). Genetic and epigenetic studies on populations of *Deschampsia antarctica* Desv. from contrasting environments on King George Island. *Pol. Polar Res.*, 32(1), 15–26.
107. Clapperton, C. M. (1990). Quaternary Glaciations in the Southern Ocean and Antarctic Peninsula Area. *Quaternary Science Reviews*, 9(2-3), 229–252.
108. Convey, P. (1996a). The influence of environmental characteristics on life history attributes of Antarctic terrestrial biota. *Biol. Rev.*, 71, 191–225
109. Convey, P. (1996b). Reproduction of Antarctic flowering plants. *Antarctic Science*, 8(2), 127–134.
110. Convey, P. (2003). Maritime Antarctic climate change signals from terrestrial biology. *Antarctic Research Series*, 79, 145–158.
111. Convey, P. (2011). Antarctic terrestrial biodiversity in a changing world. *Polar Biology*, 34, 1629–1641.
112. Convey, P. & Smith, R. I. L. (2005). Response of Terrestrial Antarctic Ecosystems to Climate Change. *Plant Ecology*, 41(1), 1–12.
113. Convey, P. & Smith, R. I. L. (2006). Geothermal Bryophyte Habitats in the South Sandwich Islands, Maritime Antarctic. *Journal of Vegetation Science*, 17(4), 529–538.

114. Convey, P., Gibson, J. A. E., Hillenbrand, C.-D., Hodgson, D. A., Pugh, P. J. A., Smellie, J. L. & Stevens, M. I. (2008). Antarctic Terrestrial Life—Challenging the History of the Frozen Continent? *Biological Reviews*, 83(2), 103–117.
115. Convey, P., Hopkins D. W., Roberts S. J, & Tyler A. N. (2011). Global Southern Limit of Flowering Plants and Moss Peat Accumulation. *Polar Research*, 30, 8929.
116. Corner, R.W.M. (1971). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: IV. Distribution and Reproductive Performance in the Argentine Islands. *British Antarctic Survey Bulletin*, 26, 41–50.
117. Corner, R. W. M. & Smith, R. I. L. (1973). Botanical evidence of ice recession in the Argentine Islands. *Br. Antarct. Surv. Bull.*, 35, 83–86.
118. Corte, A. (1961). Fertilidad de las Semillas Fanerogamas Que Crecen en Cabo Primavera (Costa de Danco), Peninsula Antarctica. *Contribución del Instituto Antártico Argentino*, 65, 1–16.
119. Crossley, L. (1995). *Explore Antarctica*. Cambridge: Univ. Press.
120. Cruden, R.W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31, 32–46.
121. McGonigal, D. (2008). In T. London. (Ed.), *Antarctica: a Guide to the Wildlife*. Chalfont St. Peter, UK: Bradt Guides.
122. Data of British Antarctic Service at Cambridge. (2017). <http://apex.nerc-bas.ac.uk/f?p=207:2:2462625742825624::NO::>
123. De Carvalho, V. F., Pinheiro, C. D., & Batista, P. A. (2005). Characterization of plant communities in ice-free areas adjoining the Polish Station H. Arctowski, Admiralty Bay, King George’s Island, Antarctica. <http://www.dna.gov.ar/CIENCIA/SANTAR04/CD/PDF/202BB.PDF>.
124. DNASTAR (1998). MegAlign 3.18 Edit. Software Distributed by DNASTAR Inc (Madison, WI, USA).
125. Doucet, C. J., Byass, L., Elias, L., Worrall, D., Smallwood, M. & Bowles, D. J. (2000). Distribution and Characterization of Recrystallization Inhibitor Activity in

Plant and Lichen Species from the UK and Maritime Antarctic. *Cryobiology*, 40 (3), 218–227.

126. Duda, V.I., Suzina, N.E., Polivtseva, V.N. & Boronin, A.M. (2012). Ultra-microbacteria: Formation of the concept and contribution of ultra-microbacteria to biology. *Microbiology (Moscow)*, 81(4), 379–390.

127. Dykyy, I. V., Salganskiy, O. O., & Janko, K. (2013, May). The Effect of anomal season of Antarctic summer on the reproduction of Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) near Akademik Vernadsky station. Internationalization of Antarctic research +— way to spiritual unity of humanity: abstracts VI International Antarctic Conference, 59–63.

128. Edwards, J. A. (1974). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: VI. Reproductive Performance on Signy Island. *British Antarctic Survey Bulletin*, 28, 67–86.

129. Edwards, J. A. (1975). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: VII. Cyclic Changes Related to age in *Colobanthus quitensis*. *British Antarctic Survey Bulletin*, 40, 1–6.

130. Ellis, L. T., Alataş, M., Asthana, A. K., Rawat, K. K., Sahu, V., Srivastava, A., ... Parnikoza, I.,...& Kim, J. H. (2016). New national and regional bryophyte records. *Journal of Bryology*, 47(2), 1–17.

131. Fernández Souto, D. P., Catalano, S. A., Tosto, D., Bernasconi, P., Sala, A., Wagner, M. & Corach, D. (2006). Phylogenetic Relationships of *Deschampsia antarctica* (Poaceae): Insights from Nuclear Ribosomal ITS. *Plant Systematics and Evolution*, 261(1-4), 1–9.

132. Fowbert, J. A., & Smith, R. I. L. (1994). Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands Antarctic Peninsula. *Arctic and Alpine Research*, 26(3), 290-296.

133. Franzke, C. (2013). Significant reduction of cold temperature extremes at Faraday/Vernadsky station in the Antarctic Peninsula. *International Journal of climatology*, 5, 1070–1078.

134. Frenot, Y., Chown, S.L., Whinam, J., Selkirk, P.M., Convey, P., Skotnicki, M., & Bergstrom, D.M. (2005). Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, *80*(1), 45–72.
135. Frey, L. (1999) Avenella: A Genus of the Aveneae (Poaceae) Worthy of Recognition. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, *7*, 27–32.
136. Furmańczyk, K., & Ochyra, R. (1982). Plant communities of the Admiralty Bay region (King George Island, South Shetland Islands, Antarctic) I. Jasnorzewski Gardens. *Pol. Polar Res.*, *3*(1-2), 25–39.
137. Gabrielsen, T.M., & Brochmann, C. (1998). Sex after all: high levels of diversity detected in the arctic clonal plant *Saxifraga cernua* using RAPD markers. *Mol. Ecol.*, *7*, 1701–1708.
138. Gajdošová, D., Novotná, K., Prošek, P. & Havel, J. (2003). Separation and characterization of humic acids from Antarctica by capillary electrophoresis and matrix-assisted laser desorption ionization time-of-flight mass spectrometry – Inclusion complexes of humic acids with cyclodextrins. *J. Chromatography A*, *1014*, 117–127.
139. Gamborg, O.L., & Eveleigh, D.E. (1968). Culture methods and detection of glucanases in cultures of wheat and barley. *Can. J. Biochem.*, *46*(5), 417–421.
140. Gamborg, O.L., Miler, R.A., & Ojima K. (1968). Nutrient requirement of suspension cultures of soybean root cells. *Exp. Cell Res*, *50*, 151–158.
141. Gaździcki, A. (2005, September). Cenozoic glacial history and biota evolution: evidence from South Shetlands and Antarctic Peninsula. 22 Internationale Polartagung. Germany: Jena.
142. Gerlach, W.L., & Dyer, T.A. (1980). Sequence organization of the repeating units in the nucleus of wheat which contain 5S rRNA genes. *Nucleic Acids Res.*, *11*, 4851–4865.
143. Gianoli, E., Inostoza, P., Zuniga-Feest, A., Reyes-Diaz, M., Cavieres, L. A., Bravo, L. A., & Corcuera, L. J. (2004). Ecotypic Differentiation in Morphology and Cold Resistance in Populations of *Colobanthus quitensis* (Caryophyllaceae) from Andes of Central Chile and the Maritime Antarctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *36* (4), 484–489.

144. Gidekel, M., Destefano-Beltrán, L., García, P., Mujica, L., Leal, P., Cuba, M., ... & Gutiérrez A. (2003). Identification and Characterization of Three Novel Cold Acclimation-Responsive Genes from the Extremophile Hair Grass *Deschampsia antarctica* Desv. *Extremophiles*, 7(6), 459–469.
145. Gidekel, M., Cabrera, H. W.G., Gutierrez, A, Osorio, J., Becera, J., Podhajcer, ... & Mihovilovic, I. (2011). Patent 2011/0177178 United States, 61/003,058 Extracts of *Deschampsia antarctica* Desv. with antineoplastic activity; assignee: Uxmals.A., Chile, Santiago (CL). 12/928,317.
146. Gielwanowska, I. (2005). Development Specific of Antarctic Vascular Plants *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartle. and *Deschampsia antarctica* Desv. Dissertation (in Polish). Polish: University of Warmia and Mazury.
147. Gielwanowska, I., & Szczuka, E. (2005a). New Ultrastructural Features of Organelles in Leaf Cells of *Deschampsia antarctica* Desv. *Polar Biology*, 28(12), 951–955.
148. Gielwanowska, I., Szczuka, E., Bednara, J., & Górecki, R. (2005b). Anatomical features and ultrastructure of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) leaves from different growing habitats. *Ann. Bot.*, 96, 1109–1119.
149. Gielwanowska, I., Pastorczyk, M., & Kellmann-Sopyła, W. (2011). Influence of environmental changes on physiology and development of polar vascular plants. *Papers Global Change*, 18, 53–62.
150. Greenberg, A.K., & Donoghue, M.J. (2011). Molecular systematics and character of evolution in Cryophyllaceae. *Taxon*, 60(6), 1637–1652.
151. Greene, D. M., & Holtom, A. (1971). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartle. and *Deschampsia antarctica* Desv III. Distribution, Habitats and Performance in the Antarctic Botanical Zone. *British Antarctic Survey Bulletin*, 26, 1–29.
152. Gremmen, N.J.M., Huiskes, A.H.L., & Francke, J. W. (1994). Epilithic macrolichen vegetation of the Argentine Islands, Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, 6(4), 463–471.

153. Grime, J.P. (2002). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. (2th edition). Chichester: John Wiley&Sons.
154. Grimm, G. W., Schlee, M., Komarova, N. Y., Volkov, R. A., & Hemleben V. (2005) Low-Level Taxonomy and Intrageneric Evolutionary Trends in Higher Plants. *Nova Acta Leopoldina*, 92(342), 129–145.
155. Grotewold, E. (2006). *The Science of flavonoids*. New York: Springer Science.
156. Gusta, L.V., Trischuk, R., & Weiser, C.J. (2005). Plant cold acclimation: the role of abscisic acid. *Plant Growth Reg.*, 24, 308–318.
157. Hajdera, I., Siwińska, D., Hasterok, R., & Małuszyńska, J. (2003). Molecular cytogenetic analysis of genome structure in *Lupinus angustifolius* and *Lupinus cosentinii*. *Theoretical and Applied Genetics*, 107, 988–996.
158. Halıcı, M. G., Güllü, M., Parnikoza, I. (2017). *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*, 53(3), 271–275.
159. Haus, N., Schaefer, C.E.G.R., Bockheim, J., & Pereira, T.T.C. (2015). In J.G. Bockheim (Ed.), *The Soils of Antarctica* (pp. 205–223). New York, Dordrecht, London: World Soils Book Series, Springer.
160. Hennion, F., Huiskes, A.H.L., Robinson, S., & Convey, P. (2006). Physiological traits of organisms in a changing environment, in *Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems: Antarctica as a Global Indicator* (pp. 127–157). In D.M. Bergstrom (Ed.). Dordrecht: SpringerVerlag.
161. Herr, J. J. M. (1971). A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms. *Amer. J. Bot.*, 20(8), 785–790.
162. Higgins, D.G., & Sharp, P.M. (1989). Fast and sensitive multiple sequence alignment on a microcomputer. *Comput. Appl. Biosci.*, 5, 151–153.
163. Hill, P.W., Farrar, J., Roberts, P., Farrell, M., Grant, H., Newsham, K.K., ... & Jones, D.L. (2011). Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition. *Nat. Climate Change*, 1, 50–53.

164. Holderegger, R., Stehlic, I., Smith, R. I. L., & Abbott, R. J. (2003). Population of Antarctic Hairgrass (*Deschampsia antarctica*) Show Low Genetic Diversity. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 35(2), 214–217.
165. Holdgate, M.W. (1964). Terrestrial ecology in the maritime Antarctica (pp. 181– 940). In R. Carick, M. Holdgate, & J. Prevost (Eds.). Paris: Biologie Antarctique.
166. Huiskes, A.H.L., Convey, P., & Bergstrom, D.M. (2006). Trends in Antarctic terrestrial and limnetic ecosystems, in Antarctica as a Global Indicator. *SpringerVerlag*, 1–13.
167. IAATO reports latest Antarctic tourism figures ahead of responsible tourism conference (2018). [<https://iaato.org/documents/10157/2305849/IAATO+News+Release++annual+meeting+opens+2018+FINAL.pdf/b3d9e66a-1974-4db9-b410-18250bd434fb>]
168. International Agency for Research on Cancer. IARC monographs on the evaluation of the carcinogenic risk of chemicals to humans. Polynuclear aromatic compounds. Chemical, environmental and experimental data. (1983). France: Lyon. (Part I)
169. Jefferies, R.L., & Gottlieb, L.D. (1983). Genetic variation within and between populations of the asexual plant *Puccinellia x phryganodes*. *Can. J. Botany Revue Canadienne De Botanique*, 61, 774–779.
170. Jenkins, G., & Hasterok, R. (2007). BAC ‘landing’ on chromosomes of *Brachypodium distachyon* for comparative genome alignment. *Nature Protocols*, 2(1), 88–98.
171. Jobst, J., King, K., & Hemleben, V. (1998). Molecular Evolution of the Internal Transcribed Spacers (ITS1 and ITS2) and Phylogenetic Relationships among Species of Cucurbitaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(2), 204–219.
172. John, U. P., Polotnianska, R. M., Sivakumaran, K. A., Chew, O., Mackin, L., Kuiper, M. J., ... & Spangenberg, G. C. (2009). Ice Recrystallization Inhibition Proteins (IRIPs) and Freeze Tolerance in the Cryophilic Antarctic Hair Grass *Deschampsia antarctica* Desv. *Plant, Cell and Environment*, 32(4), 336–348.

173. Jones, R. (1994). The Biogeography of the Grasses and Lowland Grasslands of South-Eastern Australia. <http://home.vicnet.net.au/~iffa/GPCconf/Jones1.pdf>
174. Jordan, G. J., & Macphail, M. K. (2003). A Middle-Late Eocene Inflorescence of Caryophyllaceae from Tasmania, Australia. *American Journal of Botany*, 90(5), 761–768.
175. Juchnowicz-Bierbasz, M., & Rakusa-Suszczewski, S. (2002). Nutrients and cations content in soil solutions from the present and abandoned penguin rookeries (Antarctica, King George's Island). *Polish J. Ecol.*, 50(1), 79–91.
176. Kalendar, R., Tanskanen, J., Chang, W., Antonius, K., Sela, H., Peleg, O. & Schulman, A. H. (2008). Cassan dra retrotransposons carry independently transcribed 5S RNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A*, 105(15), 5833–5838.
177. Kappen, L. (1993). Plant activity under snow and ice, with particular reference to lichens. *Journal of the Arctic Institute of North America*, 46(4), 297–302.
178. Kappen, L., & Schroeter, B. (2002). *Plants and Lichens in the Antarctic, their way of life and their relevance to soil formation* (pp. 327–373). In L. Bayer & M. Bölter (Eds.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. New York: Ecol. Studies 154.
179. Kejna, M. (1999). Air temperature on King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Pol Polar Res*, 20, 183–201
180. Kennedy, K.A., & Addison, P.A. (1987). Some considerations for the use of visual estimates of plant cover in biomonitoring. *Journal of Ecology*, 75, 151–157
181. Kennicutt, II.M.C., Chown, S. L., Cassano, J.J., Liggett, D., Massom, R., Peck, L.S., ... & Sutherland, W. J. (2014). Six priorities for Antarctic Science. *Nature*, 512, 23–25.
182. Kim, J.H., Ahn, I.Y., Lee, K.S., Chung, H., & Choi, H.-G. (2007). Vegetation of Barton Peninsula in the neighborhood of King Sejong Station (King George Island, maritime Antarctic). *Polar. Biol.*, 30, 903–916.
183. Kiryachenko, S. S., Kozeretska, I. A., & Rakusa-Sushchevski, S. (2005). *Deschampsia antarctica*: Genetic and Molecular Biology Aspects of Distribution in Antarctica. *Cytology and Genetics*, 39(4), 75–80.
184. Klute, A. (Ed.). (1992). *Methods of soil analyses*. USA: Madison.

185. Komárkova, V., Poncet, S., & Poncet, J. (1985). Two native vascular plants, *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl: A new southernmost locality and other localities in the Antarctic Peninsula area. *Arct. Alp. Res.*, 17, 401–416.
186. Komárkova, V., Poncet, S., & Poncet, J. (1990). Additional and revisited localities of vascular plants, *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. in the Antarctic Peninsula area. *Arct. Alp. Res.*, 22, 108–113.
187. Kozeretska, I. A., Parnikoza, I. Yu., Mustafa, O., Tyschenko, O. V., Korsun, S. G., & Convey, P. (2010). Development of Antarctic herb tundra vegetation near Arctowski station, King George Island. *Polar Science*, 3, 254–261.
188. Kozyrenko, M.M., Artyukova, E.V., Lauve, L.S., & Boltenkov, E.V. (2002). Analysis of genetic variability callus cultures of some species of genus. *Iris L. Russ. J. Biotechnol.*, 4, 38–48.
189. Kreps, J., Wu, Y., Chang, H., Zhum, T., Wang, X., & Harper, J. (2002). Transcriptome changes for *Arabidopsis* in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant Physiol.*, 130, 2129–2141.
190. Kropf, M., Kadereit, J. W. & Comes, H. P. (2002). Late Quaternary Distributional Stasis in the Submediterranean Mountain Plant *Anthyllis montana* L. (Fabaceae) Inferred from ITS Sequences and Amplified Fragment Length Polymorphism Markers. *Molecular Ecology*, 11(3), 447–463.
191. Krywult, M., Smykla, J., & Wincenciak, A. (2003). *Influence of ornithogenic fertilization on nitrogen metabolism of the Antarctic vegetation. The functioning of polar ecosystems as viewed against global environmental changes* (pp. 123–127). Krakow: The Institute of Botany of the Jagiellonian University.
192. Krzewicka, B., & Smykla, J. (2004). The lichen genus *Umbilicaria* from the neighbourhood of Admiralty Bay (King George Island, maritime Antarctic), with a proposed new key to all Antarctic taxa. *Polar Biology*, 28, 15–25.
193. Kyryachenko, S.S., Kozeretska, I.A., & Rakusa-Suszczewski, S. (2005). The genetic and molecular biological enigma of *Deschampsia antarctica* in Antarctica. *Cytol. Genet.*, 39(4), 75–80.

194. Lambers, H., Chapin, III S. F., & Pons, T.L. (2008). *Plant Physiological Ecology* (2th ed.). New York: Springer-Verlag.
195. Langer, R. H. M. & Wilson, D. (2006). Environmental Control of Cleistogamy in Prairie Grass (*Bromus unioloides* H.B.K.). *New Phytologist*, 64(1), 80–85.
196. Law, P. G., & Burstall, T. (1953). Heard Island. Australian National Antarctic Research Expedition. Interim Reports, 7.
197. Lindsay, D. C. (1971). Vegetation of the South Shetland Islands. *Br. Antarct. Surv. Bull.*, 25, 59–83.
198. Loisel, J., Yu Z., Beilman, D.W., Kaiser, K., & Parnikoza, I. (2017). Peatland Ecosystem Processes in the Maritime Antarctic During Warm Climates. *Scientific Reports*, 12344, 1–9.
199. Longton, R. E. (1979). Vegetation ecology and classification in the Antarctic Zone. *Can. J. Bot.*, 57, 2264–2278.
200. Lupachev, A.V., & Abakumov, E.V. (2013). Soils of Marie Byrd Land, West Antarctica. *Eurasian Soil Sci*, 46 (10), 994–1006.
201. Lütz, C., Blassing, M., & Remias, D. (2008, May). Different Flavanoid Patterns in *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* from the Marine Antarctic. In C. Wiencke, G.A. Ferreyra, D. Abele, & S. Marensi (Eds.), *Reports on Polar and Marine Research. The Antarctic Ecosystem of Potter Cove King George Island* (pp. 192–198).
202. Lysak, L.V., Lapygina, E.V, Kadulin, M.S., & Konova, I.A. (2014). Number, viability, and diversity of the filterable forms of prokaryotes in sphagnous high-moor peat. *Biol. Bull.* 41(3), 228–232.
203. Lysak, L.V., Lapygina, E.V., Konova, I.A., & Zvyagintsev, D.G. (2010). Population density and taxonomic composition of bacterial nanoforms in soils of Russia. *Eurasian Soil Sci.*, 43 (7), 765–770.
204. Mantovani, A. & Vieira, R. C. (2000). Leaf Micromorphology of Antarctic Pearlwort *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. *Polar Biology*, 23(8), 531–538.

205. *Manual on Vertical Electric Sounding* (pp. 1–30). (2007). Moscow: Moscow State University.
206. Marsz, A. A. (2001). The origin and classification of ice free areas (“oases”) in the region of the Admiralty Bay (King George Island, The South Shetland Islands, West Antarctica). In P. Prošek, & K. Laska (Eds.), *Ecology of the Antarctic Coastal Oasis* (pp. 7–18). Brno: Masaryk University.
207. McGraw, J. B., & Day, T. A. (1997). Size and Characteristic of a Natural Seed Bank in Antarctica. *Arctic and Alpine Research*, 29(2), 213–216.
208. MacKinney G. (2003). Absorption of light by chlorophyll solutions. *J. Biol. Chem.*, 140, 315–322.
209. Montiel, P. O. (2000). Soluble Carbohydrates (Trehalose in Particular) and Cryoprotection in Polar Biota. *Cryoletters*, 21(2), 83–90.
210. Moore, D.M. (1967). Chromosome numbers of Falkland Islands angiosperms. *Brit. Ant. Surv. Bull.*, 14, 69–82.
211. Moore, D. M. (1970). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartle. and *Deschampsia antarctica* Desv. II. Taxonomy, distribution and relationships. *Br. Antarc. Surv. Bull.*, 23, 63–80.
212. Mosquin, T. (1966). *Reproductive specialization as a factor in the evolution of the Canadian flora*. In R.L. Taylor, & R.A. Ludwig (Eds.), *The Evolution of Canada's Flora* (pp. 43–65). Toronto: University of Toronto Press.
213. Mosyakin, S. L., Bezusko, L. G. & Mosyakin, A. S. (2007). Origins of native vascular plants of Antarctica: Comments from historical phytogeography viewpoint. *Cytology and Genetics*, 41(5), 54–63.
214. Myrcha, A. (1992). *Ptaki*. In S. Rakusa-Suszczewski (Ed.), *Zatoka Admiralicji. Ekosystem strefy przybrzeżnej morskiej Antarktyki* (pp. 169–194). Instytut ekologii PAN: Dziekanów Leśny.
215. Navrotska, D. O., Twardowska, M. O., Andreev, I. O., Parnikoza, I. Yu., Betekhtin, A. A., Zahrychuk, O. M., ... & Kunakh. V. A. (2014). New forms of chromosome polymorphism in *Deschampsia antarctica* Desv. from the Argentine Islands of the Maritime Antarctic region. *Ukrainian Antarctic Journal*, 13, 185–191.

216. Navrotska, D. O., Andreev, I. O., Parnikoza, I. Yu., Spiridonova K. V., Poronnik, O. O., Miryuta, N. Yu., ... & Kunakh, V. A. (2017). Comprehensive characterization of cultivated in vitro *Deschampsia antarctica* E. Desv. plants with different chromosome numbers. *Cytology and Genetics*, 51, 422–431.
217. Navrotska, D., Andreev, I., Betekhtin, A., Rojek, M., Parnikoza, I., Myryuta, G., Poronnik, O., ... & Kunakh, V. (2018). Assessment of the molecular cytogenetic, morphometric and biochemical parameters of *Deschampsia antarctica* from its southern range limit in maritime Antarctic. *Polish Polar Research*, 39(4), 525–548.
218. NCBI Database. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein>
219. Nkongolo, K. K., Deck, A., & Michael, P. (2001). Molecular and cytological analysis of *Deschampsia cespitosa* population from Northern Ontario (Canada). *Genome*, 44(5), 818–825.
220. Ochyra, R. (1998). *The moss flora of King George's Island, Antarctica*. Kraków: W. Szafer Institute of Botany.
221. Ochyra, R, Smith, R. I. L., & Bednarek-Ochyra, H. (2008). *The illustrated moss flora of Antarctica*. Cambridge: Cambridge University Press.
222. Olave-Concha, N., Ruiz-Lara, S., Munoz, X., Bravo, L.A. & Corcuera L. J. (2004). Accumulation of Dehydrin Transcripts and Protein in Response to Abiotic Stresses in *Deschampsia antarctica*. *Antarctic Science*, 16(2), 175–184.
223. Osborne C. P. (2007). Atmosphere, Ecology and Evolution: What Drove the Miocene Expansion of C4 Grasslands? *Journal of Ecology*, 96(1), 35–45.
224. O'Reilly, J. L. (2008). *Policy and Practice in Antarctica*. Santa Cruz: University of California, ProQuest Dissertations Publishing.
225. Øvstedal, D. O., & Smith, R. I. L. (2001). *Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology*. Cambridge: CUP.
226. Ozheredova, I. P., & Kozeretska, I. A. (2008, September). Prediction of the Function of Amino Acid Products from *Deschampsia antarctica* Based on Homology with Known Proteins (pp. 190–195). 4th International Conference on Factors of Experimental Evolution of Organisms, Kyiv.

227. Ozheredova, I. P., Parnikoza, I. Yu., Poronnik, O. O., Kozeretska, I. A., Demidov, S. V., & Kunakh, V. A. (2015). Mechanisms of Antarctic vascular plant adaptation to abiotic environmental factors. *Cytology and Genetics*, 49(2), 139–145.
228. Palchykovska, L. G., Alexeeva, I. V., Kostina, V. G., Platonov, M. O., Negrutska, V. V., Deriabin, O. M., ... & Shved, A. D. (2008). New amides of phenazine-1-carboxylic acid: antimicrobial activity and structure-activity relationship. *Ukr.Biochim. Zh.*, 80(3), 140–147.
229. Parnikoza, I. Yu., Maidanuk, D. N., & Kozeretska, I. A. (2007a). Are *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. migratory relicts? *Cytology and Genetics*, 4, 36–40.
230. Parnikoza, I. Yu., Miryuta, N. Yu., Maidanyuk, D. N., Loparev, S. A., Korsun, S. G., Budzanivska, I. G., ... & Kozeretska, I. A. (2007b). Habitat and leaf cytogenetic characteristics of *Deschampsia antarctica* Desv. in Maritime Antarctic. *Polar Science*, 1, 121–127.
231. Parnikoza, I. Yu., Inozemtseva, D.M., Tyschenko, O.V., Mustafa O. & Kozeretska, I.A. (2008a). Antarctic Herb Tundra Colonization Zones in the Context of Ecological Gradient of Glacial Retreat. *Ukrainian Botany Journal*, 65(4), 504–511.
232. Parnikoza, I., Kozeretska, O., & Kozeretska, I. (2008b). Is a translocation of indigenous plant material successful in the Maritime Antarctic? *Polarforschung*, 78, 25–27.
233. Parnikoza, I.Yu., Miryuta, N.Yu., Al-Ammouri, Yu., & Kunakh, V.A. (2008c). *Rauwolfia serpentina* Benth. Cell populations dynamic in the context of different cultivation conditions in vitro. *Biopolymers and Cell*, 24, 300–309.
234. Parnikoza, I., Convey, P., Dykyi, I., Trokhymets, V., Milinevsky, G., Inozemtseva, D., & Kozeretska, I. (2009). Current status of the Antarctic herb tundra formation in the central Argentine Islands. *Global Change Biol.*, 15, 1685–1693.
235. Parnikoza, I., Kozeretska, I., & Kunakh, V. (2011a). Vascular plants of the maritime Antarctic: origin and adaptation. *Amer. J Plant Sci*, 2, 381–395.
236. Parnikoza, I., Loro, P., Miryuta, N., Kunakh, V., & Kozeretska, I. (2011b). The influence of some environmental factors on cytological and biometric parameters

and chlorophyll content of *Deschampsia antarctica* Desv. in Maritime Antarctic. *Cytology and Genetics*, 45(3), 170–176.

237. Parnikoza, I., Korsun, S., Kozeretska, I., & Kunakh, V.A. (2011c). Discussion Note on Soil Development under the Influence of Terrestrial Vegetation at two Distant Regions of the Maritime Antarctic. *Polarforschung*, 80(3), 181–185.

238. Parnikoza, I., Dykyu, I., Ivanets, V., Kozeretska, I., Kunakh, V., Rozhok, A., ... & Convey, P. (2012). Use of *Deschampsia antarctica* for nest building by the kelp gull in the Argentine Island area (maritime Antarctica) and its possible role in plant dispersal. *Polar Biol.*, 35(11), 1753–1758.

239. Parnikoza, I.Yu., Kozeretska, I.A., Andreev, M.P., & Kunakh, V.A. (2013). *Deschampsia antarctica* Desv. in the maritime Antarctic: exclusiveness or long-term adaptive strategies? *Український ботанічний журнал*, 70(5), 614–623. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

240. Parnikoza, I., Miryuta, N., Ozheredova, I., Kozeretska, I., Smykla, J., Kunakh, V., & Convey, P. (2015a). Comparative analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. population adaptability in the natural environment of the Admiralty Bay region (King George Island, maritime Antarctic). *Polar biology*, 38, 1401–1411

241. Parnikoza, I., Hadwiczak, M., Barcikowski, M., & Stempniewicz, L. (2015b, September). Arctic and Antarctic large white-headed gull species nest materials – similarity across the globe (pp. 117–118). 26th International Congress on Polar Research: High latitudes and high mountains: driver of or driven by global change? Munich, Germany: German Society for Polar Research.

242. Parnikoza, I. Yu., Abakumov, E. V., Dykyu, I. V., Pilipenko, D. V., Shvydun, P. P., Kozeretska, I. A., & Kunakh, V. A. (2015c). Influence of birds on the spatial distribution of *Deschampsia antarctica* Desv. on Galindez Island (Argentine Islands, maritime Antarctic). *Vestnik of Saint-Petersburg Univ.*, 3 (1), 78–97.

243. Parnikoza, I., Abakumov, E., Korsun, S., Klymenko, I., Netsyk, M., Kudinova, A., & Kozeretska, I. (2016). Soils of the Argentine Islands, Antarctica: Diversity and Characteristics. *Polarforschung*, 86, 83–96

244. Parnikoza, I., Abakumov, E., Korsun, S., Klymenko, I., Netsyk, M., Kudinova, A., & Kozeretska, I. (2017). Soils of the Argentine Islands, Antarctica: Diversity and Characteristics. *Polarforschung*, 86, 83–96.
245. Parnikoza, I., Rozhok, A., Convey, P., Veselski, M., Esefeld, J., Ochyra, R., ... & Kozeretska, I. (2018). Spread of Antarctic vegetation by the kelp gull: comparison of two maritime Antarctic regions. *Polar Biology*, 41(6), 1143–1155.
246. PCR: BIOS Essential techniques (1996). In: Burke, J.P. (Ed.), New-York: John Wiley & Sons.
247. Pearce, R. S. (1999). Molecular analysis of acclimation to cold. *Plant Growth Reg.*, 29, 47–76.
248. Pereira, B. K., Rosa, R. M., Silva, J., Guecheva, T. N., Oliveir, I. M., Ianistcki, M., ... & Henriques, J. A. (2009). Protective effects of three extracts from Antarctic plants against ultraviolet radiation in several biological models. *Photochem. Photobiol.*, 96(2), 117–129.
249. Pérez-Torres, E., García, E. A., Dinamarca, J., Alberdi, M., Gutiérrez, A., Gidekel, A. G., ... & Bravo, L. A. (2004). The Role of Photochemical Quenching and Antioxidants in Photoprotection of *Deschampsia Antarctica*. *Functional Plant Biology*, 31(7), 731–741.
250. Pervukhina, N. V. (1970). Problemy morfologii i biologii tsvetka (Problems of Flower Morphology and Biology). Leningrad: Nauka.
251. Peter, H.-U., Buesser, C., Mustafa, O., & Pfeiffer, S. (2008). Risk assessment for the Fildes Peninsula and Ardley Island, and development of management plans for their designation as Specially Protected or Specially Managed Areas. Federal Environment Agency Dessau-Rosslau. www.umweltbundesamt.de/publikationen/risk-assessment-for-fildes-peninsula-ardley-island.
252. Philipp, M. J., Böcher, O. Mattson & Woodell, S. R. J. (1990). A Quantitative Approach to the Sexual Reproductive Biology and Population Structure of Some Arctic Flowering Plants: *Dryas integrifolia*, *Silene acaulis* and *Ranunculus nivalis*, Meddeleser om Grønland. *Bioscience*, 34, 1–60.

253. Plowman, A. B., & Bougourd, S. M. (1994). Selectively advantageous effects of B chromosomes on germination behaviour in *Allium schoenoprasum* L. *Heredity*, 72, 587–593.
254. Polishuk, V., Kostikov, I., Taran, N., Voitsitsky, V., Budzanivska, I.G., Khyzhnyak, S., & Trokhymets, V. (2009). The complex studying of antarctic biota. *Ukrainian Antarctic Journal*, 8, 293–301.
255. Pozdnyakov, A. I. (2008). Electrical parameters of soils and pedogenesis. *Eurasian Soil Sci.*, 10, 1050–1058.
256. Pozdnyakov, A. I., Pozdnyakova, L. A. & Pozdnyakova, D. A. (1996). *Constant Electric Fields in Soils*, 1050-1058.
257. Pudelko, R. (2005). *IUNG, Site of Special Scientific Interest No.8 (SSSI – 8) King George’s Island. The coastal and shelf ecosystem of Maritime Antarctica. Admiralty Bay, King George’s Island (collected reprints)* (pp. 27– 47). Warsaw: Warsaw Univers. Press.
258. Purdy, B. G., & Bayer, R. J. (1995). Genetic diversity in the tetraploid sand dune endemic *Deschampsia mackenzieana* and its widespread diploid progenitor *D.cespitosa* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 82, 121–130.
259. Putzke, J., & Pereira, A. B. (1990). Mosses of King George’s Island, Antarctica. *Presq. Antarct. Bras.*, 2(1), 17–71.
260. Rakusa-Suszczewski, S. (2003). Functioning of the geocosystem for the West Side of Admiralty Bay (King George’s Island, Antarctica): outline of research of Arctowski Station. *Ocean and Polar Res.*, 25(4), 653–662.
261. Rebollo, R., Horard, B., Hubert, B., & Vieira, C. (2010). Jumping genes and epigenetics: Towards new species. *Gene*, 454(1–2), 1–7
262. Reisch, C. (2002). Climatic Oscillations and the Fragmentation of Plant Populations Genetic Diversity within and Among Populations of the Glacial Relict Plants *Saxifraga paniculata* (Saxifragaceae) and *Sesleria albicans* (Poaceae) (pp. 1-113). *Dissertationes Botanicae Series, Band 359*. Berlin Gebrüder Borntraeger Verlag.
263. Riffenburh, B. (2007). *Enciclopedia of the Anatarctic*. New York and London Routledge: Taylor Francis Group.

264. Rogers, S. O., & Bendich, A. J. (1985). Extraction of DNA from milligram amounts of field plant tissues. *Plant Mol. Biol.*, 5, 69–76.
265. Rosato, M., Chiavarino, A.M., Naranjo, C.A., Hernandez, J.C., & Poggio, L. (1998). Genome size and numerical polymorphism for the B chromosome in races of maize (*Zea mays* ssp. *mays*, Poaceae). *Am. J. Bot.*, 85, 168–174.
266. Ross, R. M., Hofmann, E. E., & Quetin, L. B. (1996). Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula. DC, Washington: Antarct. Res. Ser. (Volume 70).
267. Rowarth J. S. (1997). Nutrients and moisture inputs for grass seed yield. *J. Appl. Seed Production*, 15, 103–110.
268. Ruhland, C. T., Xiong, F. S., Clark, W. D., & Day, T. A. (1999). Growth and reproduction of Antarctic vascular plants in response to warming and UV radiations in the field. *Oecologia*, 119, 24–35.
269. Sambrook, J., & David, W. R. (2001). *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor. (Volume 2).
270. Schluter, P. M., & Harris, S. A. (2006). Analysis of Multilocus Fingerprinting Data Sets Containing. *Molecular Ecology*, 6(2), 569–572.
271. Seledets, V. P., & Probatova, N. S. (2003). *Ecological range and some problems of differentiation in the family Poaceae in the Russian Far East*, in *Problemy evolyutsii* (pp. 213–220). Sb. nauch. st (Problems of Evolution: Collected Scientific Papers). Vladivostok: Dal'nauka. (Volume 5).
272. Skrypnik, V. V., & Kovalenok, S. B. (2003). Natural discharge of the Galindez Island and Fresh Lake (Antarctic Peninsular) as a regional climate changes result. *Ukrainian Antarctic Journal*, 1, 154–155.
273. Smith, R. I. L. (1972). Vegetation of the South Orkney Islands with particular reference to Signy Island. *Br. Antarct. Surv. Sci. Repts.*, 68, 1–124.
274. Smith, R. I. L. (1984). Terrestrial Plant Biology of the Sub- Antarctic and Antarctic. In R. M. Laws (Ed.), *Antarctic Ecology* (pp. 61–162). London: Academic Press. (Vol. 1).

275. Smith, R. I. L. (1996). Terrestrial and freshwater biotic components of the western Antarctic Peninsula. In R. M. Ross, E.E. Hofmann, & L.B. Quetin (Eds.), *Foundation for ecological research west of the Antarctic Peninsula American Geophysical Union* (pp. 15–59). Antarctic Research series. (Vol. 70).
276. Smith, R. I. L. (2001). Plant Colonization Response to Climate Change in the Antarctic. *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykiana Brunensis. Geographia*, 25, 19–33.
277. Smith, R. I. L. (2003). The enigma of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* in Antarctica. In A.H.L. Huiskes, W.W.C. Gieskes, J. Rozema, R.M.L. Schorno, S.M. Van Der Vies, W.J. Wolff (Eds.), *Antarctic Biology in a Global Context. Blackhuys* (pp. 234–239). The Netherlands: Leiden.
278. Smith, R. I. L., & Corner, R. W. M. (1973). Vegetation of the Arthur Harbor – Argentine Islands region of the Antarctic Peninsula. *Br. Antarct. Surv. Bull.*, 33–34, 89–122.
279. Smith, R. I. L., & Poncet, S. (1987). *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* in the Terra-Firma Islands. *British Antarctic Survey Bulletin*, 74, 31–35.
280. Smykla, J., Wołek, J., & Barcikowski, A. (2007). Zonation of vegetation related to penguin rookeries on King George Island, Maritime Antarctic. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39, 143–151.
281. Smykla, J., Wołek, J., Barcikowski, A., & Loro, P. (2006). Vegetation patterns around penguin rookeries at Admiralty Bay, King George Island, Maritime Antarctic: preliminary results. *Polish Botanical Studies*, 22, 449–459.
282. Smykla, J., Wołek, J., & Barcikowski, A. (2007). Zonation of Vegetation related to penguin rookeries on King George Island, Maritime Antarctic. *Arct. Alp. Res.*, 39(1), 143–151.
283. Smykla, J., Drewnik, M., Szarek-Gwiazda, E., SiangHii, Y., Knap, W., & Emslie, S.D. (2015). Variation in the characteristics and development of soils at Edmonson Point due to abiotic and biotic factors, northern Victoria Land, Antarctica. *Catena*, 132, 56–67.

284. Sneddon B. V. (1999). The Taxonomy and Breeding System of *Colobanthus squarrosus* (Caryophyllaceae). *New Zealand Journal of Botany*, 37(2), 195–204.
285. Spangengern, G., et al. (2005). WO Patent 049835 A1, <http://www.wipo.int/pctdb/en/wo.jsp?IA=AU2004001633 &DISPLAY=DESC>
286. Spiridonova, E.V., Adnof, D.M., Andreev, I.O., & Kunakh, V.A. (2007). Stability of the Genome of Highly Productive *Rauwolfia serpentina* Benth. K-27 Cell Line at Changing Maintenance Conditions. *Biopolymers and Cell*, 23(2), 86–92.
287. Stevens, M. I., Greenslade, P., Hogg, I. D., & Sunnucks, P. (2006). Southern Hemisphere Springtails: Could Any Have Survived Glaciations of Antarctica. *Molecular biology and Evolution*, 23(5), 874–882.
288. Sugden, D. E., & Clapperton, C. M. (1977). The maximum Ice Extent on Island Groups in the Scotia Sea, Antarctica. *Quaternary Research*, 7(2), 268–282.
289. Sugden, D. E., Bentley, M. J., & Cofaigh, C. O. (2006). Geological and Geomorphological Insights into Antarctic Ice Sheet Evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, 364(1844), 1607–1625.
290. Svyetlova, N. B., Okanenko, A. A., & Taran, N. Yu. (2008, July). Impact of Ultraviolet Radiation on *Deschampsia antarctica* Desv. One of Vascular Plant Species in Antarctica,” SCAR/IASC IPY Open Science Conference, St. Petersburg.
291. Swofford, D.L. (2002). PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony(* and Other Methods). Version 4.0b10
292. Sytar, O., Kosyan, A., Taran, N., & Smetanska, I. (2014). Anthocyanins as marker for selection of buckwheat plants with high rutin content. *Gesunde Pflanzen*, 66, 165.
293. Szafer, W. (1975). *General Plant Geography*. Warszawa: Polskie Wydawnictwo Naukowe.
294. Tatur, A. (2002). 10 Ornitogenic ecosystems in the Maritime Antarctic – formation, development and disintegration. In L. Bayer & M. Bölter (Eds.), *Geocology of Antarctic Ice-free Coastal Landscapes. Ecol. Studies*, 154, 161–184.

295. Tchuraev, R.N. (2006). Genetal principles of organization and laws of functioning in governing gene networks. In N. Kolchanov & R. Hofesyaedt (Eds.), *Bioinformatics of Genome Regulation and Structure Springer Science Media* (pp. 367–377). New York: Inc.
296. Thomsashow, M.F. (1999). Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Plant. Mol. Biol.*, *50*, 571–599.
297. Turner, J., Colwell, S.R., Marshall, G.J., Lachlan-Cope, T.A., Carleton, A.M., ... & Iagovkina, S. (2005). Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology*, *25*, 279–294.
298. Turner, J., Lu H., White, I, King J.C., Phillips, T., Hosking, J.S., ... & Deb, P. (2016). Absence of 21st century warming on Antarctic Peninsula consistent with natural variability. *Nature*, *535*, 411–415.
299. U.S. Environmental Protection Agency. Method 3550b: Ultrasonic extraction. Washington DC: Office of Heath and Environmental Assessment (1996). Revision 2.
300. U.S. Environmental Protection Agency. Method 3630c: Silica gel cleanup. Washington DC: Office of Heath and Environmental Assessment (1996). Revision 3.
301. U.S. Environmental Protection Agency. Method 8310: Polynuclear Aromatic Hydrocarbons. Washington DC: Office of Heath and Environmental Assessment 1996 1986.Revision 0.
302. Upson, R., Newsham, K. K., & Read, D. J. (2008). Root-Fungal Associtions of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* in the Maritime and Subantarctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *40*(3), 592–599.
303. US EPA (United States Environmental Protection Agency). Evaluation and estimation of potential carcinogenic risks of polynuclear aromatic hydrocarbons: carcinogen assessment group. Washington DC: Office of Heath and Environmental Assessment; 1985.
304. Van de Wouw, M. J., Van Dijk, P. J., & Huiskes, A. H. L. (2008). Regional genetic diversity patterns in Antarctic hairgrass (*Deschampsia antartica* Desv.). *Journal of Biogeography*, *35*(2), 365–376.

305. Van der Putten, N., Stieperaere, H., Verbruggen, C., & Ochyra, R. (2004). Holocene Paleoecology and Climate History of South Georgia (Sub-Antarctica) Based on Macrofossil Record of Bryophytes and Seeds. *The Holocene*, *14*(3), 382–392.
306. Vlasov, D. Yu., Abakumov, E. V., Nadporozhskaya, M. A., Kovsh, N. V., Krylenkov, V. A., Lukin, V. V., & Safronova, E.V. (2005). Lithosols of King-George Island, Western Antarctica. *Eurasian Soil Sci.*, *38*(7), 681–687.
307. Volkov, R., Kostishin, S., Ehrendorfer, F., & Schweizer, D. (1996). Comparative Study of the Organization and Molecular Evolution of External Transcribed Spacer Region in rDNA of Two *Nicotiana* Species. *Plant Systematics and Evolution*, *201*(1–4), 117–129.
308. Volkov, R.A., Borisjuk, N.V., Panchuk, I.I., Schweizer, D., & Hemleben, V. (1999). Elimination and rearrangement of parental rDNA in the allotetraploid *Nicotiana tabacum*. *Mol. Biol. Evol.*, *16*, 311–320.
309. Volkov, R. A., Medina, F. J., Zentgraf, U., & Hemleben, V. (2004). Molecular Cell Biology: Organization and Molecular Evolution of rDNA, Nucleolar Dominance and Nucleolus Structure. In K. Esser (Eds.), *Progress in Botany* (pp.106–146). Berlin Springer Verlag. (Volume 65).
310. Volkov, R.A., Komarova, N.Y., & Hemleben, V. (2007). Ribosomal DNA in plant hybrids: inheritance, rearrangement, expression. *Syst. Biodiv.* *5*, 261–276.
311. Volkov, R.A., Kozeretska, I.A., Kyryachenko S.S., Andreev I.O., Maidanyuk D.N., Parnikoza, I.Yu., & Kunakh, V.A. (2010). Molecular evolution and variability of ITS1–ITS2 in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the maritime Antarctic. *Polar Science*, *4*(3), 469–478.
312. Walkley, A. (1935). An examination of methods for determining organic carbon and nitrogen in soils. *J. Agr. Sci.*, *25*, 598–609.
313. White, T.J., Bruns, T., Lee, S., & Taylor, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA Genes for phylogenetics In PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications, 315–322.

314. Yu, Z., Beilman, D. W., & Loisel, J. (2016). Transformations of landscape and peatforming ecosystems in response to late Holocene climate change in the Western Antarctic Peninsula. *Geophys. Res. Lett.*, *43*, 7186–7195.
315. Yudakova, O.I., Tyrnov, V.S., Kunakh, V.A., Kozeretska, I.A., & Parnikoza, I.Yu. (2016). Adaptation of the seed reproduction system to conditions of Maritime Antarctic in *Deschampsia Antarctica* E. Desv. *Russ. J. Dev. Biol.*, *47*(3), 138–146.
316. Zarzycki, K. (1993). Vascular plants and near glacier biotopes. In S. Rakusa-Suszczewski (Ed.), *Admiralty Bay. Ecosystem of Maritime Antarctic Zone* (pp. 247–256). Warsaw: Institute of Ecology PAS.
317. Zhang, X.H., Jaime, A., Teixeira da Silva, & Ma, G.H. (2010). Karyotype analysis of *Santalum album* L. *Caryologia*, *63*(2), 142–148.
318. Zhivet'ev, M.A., Graskova, I.A., Dudareva, L.V., Stolbikova, A.V. (2010). Change of fattyacid composition in plants during adaptation to hypothermia. *J. Stress Physiol. Biochem.*, *6* (4), 51–65.
319. Zhovinsky, E.Y., Nedogibchenko, S.M. & Kryuchenko, N.O. (2014). Trace elements in the residual soil of oasis bedrocks, Galindez Island, West Antarctica. *Kriosfera Zemli*, *18*(3), 72–75.
320. Zuciga, G.E., ZucigaFeest, A., Inostroza, P., Vega, M. Bravo, L.A., & Corcuera L.J. (2003). Sugars and enzyme activity in the grass *Deschampsia antarctica*. *Antarct. Sci.*, *15*(4), 483–491.
321. Zuniga-Feest, A., Ort, D. R., Gutierrez, A., Gidekel, M., Bravo, L. A., & Corcuera, L. J. (2005). Light Regulation of SucrosePhosphate Synthase Activity in the Grass *Deschampsia antarctica*. *Photosynthesis Research*, *111*, 55–65.
322. Zwolska, I., & Rakusa-Suszczewski, S. (2002). Temperature as an environmental factor in the Arctowski station area (King George Island, South Shetland Islands). *Global Change*, *9*, 51–65.

ДОДАТКИ

Додаток А

Анкета дослідження популяції судинної рослини

Дані, що стосуються різних точок, обраних для дослідження, повинні бути записані на окремих аркушах. Вид, що описується є тим, для якого проведене дослідження. Інші рослини повинні бути записані як «ІНШІ», і описані відповідно до вимог цього листа. У листі слід описати такі 2 види судинних рослин: *Deschampsia antarctica*, *Colobanthus quitensis* (не менше 6 популяцій для кожного виду). Їх можна знайти на дослідних ділянках із різними екологічними умовами на усій протяжності від морського узбережжя до льодовика. Це залежить від інформації з дослідних ділянок – нам потрібна наявність представників. Ви можете організувати поля для збору площею 1 м² у центрі природних популяцій.

Локалітет. Географічні координати, назва осторову й/або частини берегової лінії, просторова орієнтація (Пн, Пд, Зх, Сх або ІНША), відстань до моря та льодовика. Висота у метрах над рівнем моря
Рельєф. Оберіть пагорб, височина або западина (якщо вказано розширений напрямок), чи інше (опишіть); частина схилу (верхня, середня, нижня, підніжжя).
Нахил. Оберіть до 5° (пологий), 5-10°, 10-20°, 20-40°, понад 45° (крутий).
Сторона (орієнтація). Введіть напрямок схилу пагорбу (Пн, Пд, Зх, Сх або ІНШІЙ) .
Описані види
Розміщення відносно колоній птахів. Перелік усіх видів і кількість особин кожного виду птахів. Відстань до колонії; наявність/відсутність попередніх колоній; місця, де птахи виходять із води; рівень збагаченості гуано (низький/високий). Присутність поблизу гнізд.

<i>Оцінка людського впливу на популяцію</i>
Фітоценологічний опис (опис однорідної рослинності замість популяції) де були знайдені <u>описані види</u>
Загальне покриття рослинністю (відношення площі покритої рослинами до непокритої, %)
Покриття площі описаним видом (визначте приблизний відсоток площі, яку займає саме досліджений вид)
Рослинне покриття іншими судинними рослинами, мохами та печіночниками. Опишіть приблизно відсоток ґрунту покритого кожним видом інших судинних рослин, мохів, печіночників у %. За наявності водоростей, вкажіть відсоток покриття ґрунту ними. Будь ласка, відберіть трохи зразків та сфотографуйте їх для подальшого визначення.
Зразок 1 Зразок 2 Зразок 3 Зразок 4 Зразок 5 Зразок 6
Розмір популяцій описаних видів
Наявність генеративних рослин серед описаних видів та їхній % від загального числа особин у популяції (на 3х3-метровій ділянці землі).
Наявність постгенеративних рослин серед описаних видів – субсенільні представники та їхній % від загальног числа особин у популяції (на 3х3-метровій ділянці землі).
Наявність прегенеративних рослин, а також проростків серед описаних видів (див. далі) та їхній % від загального числа особин у популяції (на 3х3-метровій ділянці землі).
Наявність відмерлих особин.

Діаметр рослинної подушки, см, не менше 20 вимірів.
Кількість суцвіть у подушці (для <i>Deschampsia</i>), або число квіткових / плодових пар (для <i>Colobanthus</i>). Не менше 20 вимірів.
Довжина найбільш великого листка (для <i>Deschampsia</i>). Не менше 20 вимірів.
Відсоток часткового некрозу (переважно стосується <i>Colobanthus</i>)
Спостерігач:
Дата:

Додаткова процедура:

Найкращим буде встановити на вашій дослідженій ділянці реєстратор даних НОВВО (<http://www.onsetcomp.com/products/data-loggers/ua-002-08>), який буде повідомляти кожні 30 хвилин про температуру та освітленість.

Будь ласка, підготуйте загальне фото рослинності та фотографії не менше 10 представників: пререпродуктивної вікової групи або проростків.

Із цих десяти представників також необхідно:

1. 2 – 5 листків із цих видів зафіксуйте у пластиковій пробірці сумішшю 98% оцтової кислоти та етанолу (1:3).

2. Сухі екземпляри *Deschampsia* - частина пучка з суцвіттям (для детальних вимірювань і насіння). Будь ласка, збирайте тільки сектор пучка із корінням і парою (не руйнуйте весь пучок) в окремі паперові конверти. У випадку *Colobanthus*, будь ласка, збирайте лише задню гілку, найкраще з квітами / плодами, висушіть і покладіть в окремі паперові конверти.

3. Зберіть прикореневий матеріал (грунт) обох видів у стерильну сумку (50 – 100 г).

Підготовано 04.07.18

Контакт: ivan.parnikoza@gmail.com

Додаток В. Перелік опублікованих наукових праць за темою дисертації

1. **Parnikoza, I.**, Miryuta, N. Yu., Maidanyuk, D. N., Loparev, S. A., Korsun, S. G., Budzanivska, I. G., ... & Kozeretska, I. A. (2007). Habitat and leaf cytogenetic characteristics of *Deschampsia antarctica* Desv. in maritime Antarctic. *Polar Science*, 1, 121–127. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
2. **Parnikoza, I.**, Maidanuk, D. N., & Kozeretska, I. A. (2007). Are *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. migratory relicts? *Цитология и генетика*, 41(4), 36–40. (Особистий внесок: автор концепції огляду, збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
3. **Parnikoza, I.**, Inozemtseva, D.M., Tyshenko, O.V., Mustafa, O., & Kozeretska, I.A. (2008). Antarctic herb tundra colonization zones in the context of ecological gradient of glacial retreat. *Український ботанічний журнал*, 65(4), 504–511. (Особистий внесок: автор концепції огляду, збір та аналіз матеріалів, написання публікації).
4. **Parnikoza, I.**, Kozeretska, O., & Kozeretska, I. (2008). Is a Translocation of Indigenous Plant Material Successful in the maritime Antarctic? *Polarforschung*, 78(1–m2), 25 – 27. (Особистий внесок: аналіз матеріалів, написання публікації).
5. **Parnikoza, I.**, Convey, P., Dykyu, I., Trokhymets, V., Milinevsky, G., Inozemtseva, D., & Kozeretska, I. (2009). Current status of the Antarctic herb tundra formation in the Central Argentine Islands. *Global Change Biology*, 5, 1685–1693. (Особистий внесок: ідея та аналіз матеріалів, написання публікації).
6. **Парнікоза І.**, Смикла, Є., Козерецька, І., & Кунах, В. А. (2009). Особливості антарктичної трав'янистої тундри в умовах двох різних екологічних градієнтів. *Вісник Українського товариства генетиків та селекціонерів*, 7(2), 218–226. (Особистий внесок: ідея та аналіз матеріалів, написання публікації).
7. Kozeretska, I. A., **Parnikoza, I. Yu.**, Mustafa, O., Tyschenko, O. V., Korsun, S. G., & Convey, P. (2010). Development of Antarctic herb tundra vegetation near

Arctowski station, King George Island. *Polar Science*, 3, 254–261. (Особистий внесок: ідея та аналіз матеріалів, написання публікації).

8. Volkov, R. A., Kozeretska, I.A., Kyryachenko, S.S., Andreev, I.O., Maidanyuk, D.N., **Parnikoza, I. Yu.**, & Kunakh, V.A. (2010). Molecular evolution and variability of *ITS1-ITS2* in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the maritime Antarctic. *Polar Science*, 4, 469–478. (Особистий внесок: аналіз матеріалів, написання публікації).

9. Andreev, I. O., Spiridonova, E. V., Kyryachenko, S. S., **Parnikoza, I. Yu.**, Maidanyuk, D. N., Volkov, R. A., ... & Kunakh, V. A. (2010). Population-genetic analysis of *Deschampsia antarctica* from two Regions of maritime Antarctica. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 65(4), 208–210. (Особистий внесок: ідея та аналіз матеріалів, написання публікації).

10. **Parnikoza, I.**, Kozeretska, I., & Kunakh, V. (2011). Vascular plants of the maritime Antarctic: Origin and Adaptation. *American Journal of Plant Sciences*, 2, 381–395. (Особистий внесок: автор концепції огляду, збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

11. **Parnikoza, I.**, Korsun, S., Kozeretska, I., & Kunakh, V. (2011). Discussion Note on Soil Development under the Influence of Terrestrial Vegetation at two Distant Regions of the maritime Antarctic. *Polarforschung*, 80(3), 181–185. <http://epic.awi.de/30008/> (Особистий внесок: аналіз матеріалів, написання публікації).

12. **Parnikoza, I.**, Loro, P., Miryuta, N.Yu., Kunakh, V.A., & Kozeretska, I.A. (2011). The influence of some Environmental factors on Cytological and Biometric parameters and Chlorophyll content of *Deschampsia antarctica* Desv. in maritime Antarctic. *Cytology and Genetics*, 45(3), 170–176. (Особистий внесок: планування експерименту та аналіз матеріалів, написання публікації).

13. Загричук, О.М., Дробик, Н. М., Козерецька, І. А., **Парнікоза, І.Ю.**, & Кунах, В.А. (2012). Введення в культуру *in vitro* *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae) з двох районів Прибережної Антарктики. *Український антарктичний*

журнал, 10–11, 289–295. (Особистий внесок: збір вихідного матеріалу, внесок у планування дослідження, написання публікації).

14. **Parnikoza, I.**, Dykuu, I., Ivanets, V., Kozeretska, I., Kunakh, V., Rozhok, A., Ochyra, R., & Convey, P. (2012). Use of *Deschampsia antarctica* for nest building by the kelp gull in the Argentine Island area (aritime Antarctica). *Polar Biology*, 35(11), 1753–1758. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1212-5>. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

15. **Parnikoza, I.Yu.**, Kozeretska, I.A., Andreev, M.P., & Kunakh, V.A. (2013). *Deschampsia antarctica* Desv. in the maritime Antarctic: exclusiveness or long-term adaptive strategies? *Український ботанічний журнал*, 70(5), 614–623. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

16. **Парнікоза, И. Ю.**, Абакумов, Е. В., Дикий, И. В., Пилипенко, Д. В., Швидун, П. П., Козерецкая, И. А., & Кунах, В. А. (2015). Влияние птиц на пространственное распределение *Deschampsia antarctica* Desv. острова Галиндез (Аргентинские острова, прибрежная Антарктика). *Вестник Санкт-Петербургского Университета*, 3(1), 78–97. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

17. **Parnikoza, I.**, Miryuta, N., Ozheredova, I., Kozeretska, I., Smykla, J., Kunakh, V., & Convey, P. (2015). Comparative analysis of *Deschampsia antarctica* Desv. population adaptability in the natural environment of the Admiralty Bay region (King George Island, maritime Antarctic). *Polar Biology*, 38(9), 1401–1411. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

18. Мірюта, Н., **Парнікоза, И.**, Швидун, П., Мирюта, Г., Пороннік, О., Козерецька, И., & Кунах, В. (2015). Порівняльний аналіз зведеного латентного показника пристосовуваності популяцій *Deschampsia antarctica* Desv. в районі о. Галіндез протягом трьох сезонів. *Український антарктичний журнал*, 14, 143–157. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

19. Ozheredova, I.P., **Parnikoza, I.Yu.**, Poronnik, O.O., Kozeretska, I.A., Demidov, S.V., & Kunakh, V.A. (2015). Mechanisms of Antarctic Vascular Plant

Adaptation to Abiotic Environmental Factors. *Cytology and Genetics*, 49(2), 139–145. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

20. Мірюта, Н., Пороннік, О., **Парнікоза, І.**, Грахов, В., Мирюта, Г., Козуб, Н., ... & Кунах, В. (2016). Збереження унікальності за комплексною пристосовуваністю різних генотипів *Deschampsia antarctica* Desv. в умовах стандартизованого вирощування рослин *in vitro*. *Український антарктичний журнал*, 15, 60–80. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

21. Yudakova, O.I., Tyrnov, V.S., Kunakh, V.A., Kozeretska, I.A., & **Parnikoza, I.Yu.** (2016). Adaptation of the Seed Reproduction System to Conditions of maritime Antarctic in *Deschampsia antarctica* É. Desv. *Russian Journal of Developmental Biology*, 47(3), 138–146. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів).

22. Loisel, J., Yu, Z., Beilman, D.W., Kaiser, K. & **Parnikoza, I.** (2017) Peatland Ecosystem Processes in the maritime Antarctic During Warm Climates. *Scientific Reports*, 7, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12479-0>. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

23. Наліс, М. Г., Güllü, M., & **Parnikoza, I.** (2017). *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*, 53(3), 271–275. <https://doi.org/10.1017/S0032247417000043>. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

24. **Parnikoza, I.**, Abakumov, E., Korsun, S., Klymenko, I., Netsyk, M., Kudinova, A., & Kozeretska, I. (2017). Soils of the Argentine Islands, Antarctica: Diversity and Characteristics. *Polarforschung*, 86(2), 83–96. <https://doi.org/10.2312/polarforschung.86.2.83>. (Особистий внесок: ідея, збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

25. Navrotska, D. O., Andreev, I. O., **Parnikoza, I. Yu.**, Spiridonova, K. V., Poronnik, O. O., Miryuta, N. Yu., ... & Kunakh, V. A. (2017). Comprehensive characterization of cultivated *in vitro* *Deschampsia antarctica* É. Desv. plants with

different chromosome numbers. *Cytology and Genetics*, 51(6), 422–431. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

26. Рабокoнь, А.М., Демкович, А.Є., Пірко, Я.В., Андреев, І.О., **Парнікоза, І.Ю.**, Козерецька, І.А., ... & Блюм, Я.Б. (2017). Поліморфізм довжини інтронів генів β -тубуліну у *Deschampsia antarctica* Ё. Desv. з Морської Антарктики. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, 104–108. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

27. Мірюта, Н.Ю., **Парнікоза, І.Ю.**, Пороннік, О.О., Мирюта, Г.Ю., Кунах, В.А. (2017). Рослини *Deschampsia antarctica* Ё. 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*, 20, 293–298. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

28. Мірюта Н., **Парнікоза І.**, Олійник М., Сметана Є., Мирюта Г., Пороннік О., Кунах В. (2017). П'ятирічна динаміка зведеного латентного показника пристосовуваності популяції *Deschampsia antarctica* (Poaceae) острова Галіндез (Аргентинські острови, Морська Антарктика). *Український антарктичний журнал*, 16, 129–142. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

29. **Parnikoza, I.**, Rozhok, A., Convey, P., Veselski, M., Esefeld, J., Ochyra, R., ... & Kozeretka, I. (2018). Spread of Antarctic vegetation by the kelp gull: comparison of two maritime Antarctic regions. *Polar Biology*, 41(6), 1143–1155. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2274-9>. (Особистий внесок: збір та аналіз матеріалів, написання публікації).

30. Navrotska, D., Andreev, I., Betekhtin, A., Rojek, M., **Parnikoza, I.**, Myryuta, G., Poronnik, O., ... & Kunakh, V. Assessment of the molecular cytogenetic, morphometric and biochemical parameters of *Deschampsia antarctica* from its southern range limit in maritime Antarctic. *Polish Polar Research*, 39(4), 2018, 525–548.

Додаток Д 2. Апробація результатів дисертації

1. SCAR/IASC IPY Open Science Conference (St. Petersburg, Russia, 2008).
2. Internationale Polartagung der DGR in Münster (Münster, Germany, 2008).
3. International Antarctic Conference IAC 2008. Ukraine in Antarctica – National Priorities and Global Integration (Київ, Україна, 2008).
4. International Antarctic Conference IAC 2009 International Polar Year in Ukraine: results and horizons (Kharkiv, Ukraine, 2009).
5. Electronic Conference on Interactions between Antarctic Life and Environmental Factors, IPY-related Research Brno (Brno, Czech Republic, 2009).
6. Міжнародна наукова конференція присвячена 75-річчю заснування Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України (Київ, Україна, 2010).
7. 24 Internationale Polartagung der Deutschen Gesellschaft für Polarforschung. (Obergurgl, Austria, 2010).
8. V MAK 2011, V Міжнародна Антарктична конференція. (Київ, Україна, 2011).
9. VI Міжнародна Антарктична конференція «Internationalization of Antarctic research – way to spiritual unity of humanity» (Київ, Україна, 2013).
10. 25th International Congress on Polar Research. (Hamburg, Germany, 2013).
11. VII Міжнародна Антарктична конференція (Kyiv, Ukraine, 2015).
12. 26th International Congress on Polar Research: High latitudes and high mountains: driver of or driven by global change? (Munich, Germany, 2105).
13. XXXIV SCAR (Kuala Lumpur, Indonesia, 2016).
14. Polar Arctic and Antarctic Science workshop (Istambul, Turkey, 2017).
15. VIII International Antarctic Conference (Київ, Україна, 2017).
16. Polar Arctic and Antarctic Science workshop (Bremerhaven, Germany, 2017).
17. XIII Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів „Молодь і поступ біології” (Львів, Україна, 2017).

18. XV International conference of students and young scientists “Shevchenkivska vesna: boiscience advances” (Київ, Україна, 2017).

19. Centennial Celebration of bacteriophage research. (Georgia, Tbilisi, 2017).

20. 2nd Annual Meeting of the COST Action CAMo Interactions (FA1405). (Ljubljana, Slovenia, 2017).

21. Environmental Conservation and Biodiversity XIII. Congress of Ecology and Environment with International Participation (Edirne, Turkey, 2017).

22. 27th International Polar Conference (Rostock, Germany, 2018)

23. III International scientific and practical conference (Minsk, Belarus, 2018).