

# УКРАЇНСЬКИЙ ФІТОЦЕНОЛОГІЧНИЙ ЗБІРНИК

Випуск 25

СЕРІЯ С. ФІТОЕКОЛОГІЯ

UKRAINIAN PHYTOSOCIOLOGICAL  
COLLECTION

Issue 25

SERIES C. PHYTOECOLOGY

Фітосоціоцентр  
2007

**Український фітоценологічний  
збірник**

Дідух Я.П. — головний редактор  
Соломаха В.А. — заст. гол. ред.

**Ukrainian Phytosociological  
Collection**

Didukh Ya.P. — editor in chief  
Solomakha V.A. — assistant editor

**Серія С. Фітоєкологія**

Науковий редактор — Дідух Я.П.  
відповідальний секретар —  
Коротченко І.А.  
наук. консультанти  
Шеляг-Сосонко Ю.Р.  
Міркин Б.М.

**Ser. C. Phytoecology**

Editor in scientific — Didukh Ya.P.  
editor in assistant —  
Korotchenko I.A.  
scientific advisens  
Shelyag-Sosonko Yu.R.  
Mirkin B.M.

*Редакційна рада*

*Editorial board*

Байрак О.М. (Україна)	Bajrak O.M. (Ukraine)
Бурда Р.І. (Україна)	Burda R.I. (Ukraine)
Гелюта В.П. (Україна)	Heluta V.P. (Ukraine)
Голуб В.Б. (Росія)	Golub V.B. (Russia)
Дубина Д.В. (Україна)	Dubyna D.V. (Ukraine)
Злобін Ю.А. (Україна)	Zlobin Yu.A. (Ukraine)
Остапко В.М. (Україна)	Ostapko V.M. (Ukraine)
Кондратюк С.Я. (Україна)	Kondratyuk S.Ya. (Ukraine)
Коротченко І.А. (Україна)	Korotchenko I.A. (Ukraine)
Мосякін С.Л. (Україна)	Mosjakin S.L. (Ukraine)
Мельник В.І. (Україна)	Melnik V.I. (Ukraine)
Нойгойзлова З. (Чеська республіка)	Neuhauslova Z. (Czech Republic)
Ткаченко В.С. (Україна)	Tkachenko V.S. (Ukraine)
Хитрий М. (Чеська республіка)	Khytryj M. (Czech Republic)
Чорнобай Ю.М. (Україна)	Chornobaj Yu.M. (Ukraine)
Царенко П.М. (Україна)	Tsarenko P.M. (Ukraine)
Царик Й.В. (Україна)	Tsarik Y.V. (Ukraine)
Шевчик В.Л. (Україна)	Shevchuk V.L. (Ukraine)
Яролімек І. (Словаччина)	Jarolimek I. (Slovakia)

Видавець

Publisher

Інститут ботаніки  
ім. М.Г. Холодного НАН України  
Терещенківська, 2, Київ, 01601  
факс/тел. 234-40-41  
e-meil:

M.G. Kholodny Institute of Botany  
NAS of Ukraine  
Tereschenkivska str., 2, Kyiv, 01601  
fax/tel 234-40-41  
inst@botany.kiev.ua

Засновник і співвидавець  
Український фітосоціологічний центр

Founder and Subpublisher  
Ukrainian Phytosociological Centre

Статті друкуються українською, російською та англійською мовами

**Статті попередніх випусків (2005 та 2006 рр.) розміщуються на сайті Інституту ботаніки  
[www.botany.kiev.ua](http://www.botany.kiev.ua)**

Зареєстровано Міністерством України  
у справах преси та інформації  
(Свідоцтво КВ № 2018 від 05.05.1996)

Registered by the Ministry of Press  
and Information of Ukraine  
(Certificate KV № 2018 from 05.05.1996)

Публікується з 1996 р.

Published from 1996

**Київ Фітосоціоцентр**

**Kyiv Phytosociocentre**

У цьому випуску «Фітоценологічного збірника» публікуються статті, присвячені проблемам енергії в екосистемах. Закони термодинаміки, розроблені на основі досягнень теоретичної фізики, до біотичних об'єктів спробували застосувати ще Бойль, Максвелл, Гельмгольц, Лавуазьє, Лаплас, Пастер, Виноградський та ін., але лише у ХХ ст. І.Р. Пригожин показав, як вони «працюють» у неврівноважених відкритих системах, за що був удостоєний Нобелівської премії. Наступний крок зробив Ю. Одум, який розробив підходи та методики оцінки енергетичних показників в екосистемах.

Для отримання відповідних даних під егідою ЮНЕСКО у 1960–1970-х рр. започатковано міжнародну біологічну програму «Людина і біосфера», до якої були залучені науковці різних країн світу, в тому числі СРСР. Дуже цікаві результати отримано й в Україні. Проте певним недоліком цих досліджень у СРСР було те, що отримані результати опрацьовували лише до рівня оцінки продуктивності, запасів біомаси різних типів екосистем. Накопичений величезний масив цінних даних і теоретичні узагальнення чекають свого часу. В той же час американські та західноєвропейські екологи, переводячи ці показники в енергетичні одиниці, успішно вивели екологічні проблеми в область термодинаміки, виявили цікаві закономірності і в результаті сформулювали відповідні закони.

Завдяки цьому вдалося усвідомити, що закони термодинаміки, відкриті у царині фізики, виходять за її межі і розглядаються як загальні закони природи, є ключовими теоретичними постулатами у галузі екології.

Великий інтерес до цих проблем відродився в останні роки у зв'язку з формуванням концепції сталого розвитку суспільства і усвідомленням нестачі енергетичних ресурсів, яка призводить до економічних криз, політичних конфліктів, екологічних катастроф. Енергетичні показники, які Ю. Одум називає «екологічною валютою», є основою для формування спільної мови, оперування поняттями та одиницями виміру, доступнішими для спеціалістів різних наук. На основі енергетичних показників екологи вчаться розмовляти мовою економічних понять, економісти — рахувати збитки природи, технологи — оцінювати не лише прямі, а й опосередковані результати своєї діяльності, спричинені складністю організації екосистем, їхніми емерджентними властивостями.

Тому питаннями енергетики займаються спеціалісти різних наук, зокрема біологи. У статтях цього збірника розглядаються біохімічні аспекти енергетики на молекулярному рівні (О.К. Золотарьова), енергетики мікроводоростей (Є.І. Шнюкова зі співавторами), природних екосистем (В.С. Ткаченко; Д.Ф. Деркач та В.Д. Зосімов; Я.П. Дідух і С.О. Гаврилов) та урбоекосистем м. Києва (Я.П. Дідух, У.М. Альошкіна), ґрунтів (Ю.О. Тараріко, О.Ю. Несмашна, Г.І. Личук), а також прикладні аспекти біоенергетики, зокрема отримання енергії шляхом культивування верб (Я.Д. Фучило, М.В. Сбитна, Д.Ф. Деркач).

**В.С. ТКАЧЕНКО**

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, МСП-1, Київ, 01601

## **ВТРАТИ ЕНЕРГІЇ СТЕПОВИМИ ЕКОСИСТЕМАМИ ЗА РІЗНИХ ВИДІВ ЇХ ЕКСПЛУАТАЦІЇ ТА ЕНЕРГЕТИЧНІ ОСНОВИ СУКЦЕСІЙНОЇ СТАБІЛЬНОСТІ СТЕПУ**

*Ключові слова: резерватна сукцесія, субклімакси, енергетика степу, лігнозна квота, ефективність заходів, викошування, випасання, випалювання, регулювальний комплекс*

V.S. TKACHENKO

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

### **AN ENERGY LOSSES ON DIFFERENT ASPECTS OF STEPPE ECOSYSTEMS EXPLOITATION AND ENERGETICAL BASES OF STEPPE SUCCESSIONAL STABILITY**

General characteristic of energetic features of steppe ecosystems and comparison them with more functional effective structures, that explain a homeostasis affinity to lignose quota in the spontaneous self-development of steppes, are considered. A regulatory efficiency of the different aspects of steppe exploitation (cutting, grazing and fire) are determined by the literature data. As a conclusion we postulate a necessity of an accurate dosage of such impacts in their complex using for the successional stabilization of steppe ecosystems.

*Key words: reservatic succession, subclimaxes, energetic of steppe, lignose quota, cutting, grazing, efficiency of measures, effectiveness, fire, an regulatory complex*

В.С. ТКАЧЕНКО

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України

### **ПОТЕРИ ЭНЕРГИИ СТЕПНЫМИ ЭКОСИСТЕМАМИ ПРИ РАЗНЫХ ТИПАХ ИХ ЭКСПЛУАТАЦИИ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СУКЦЕССИОННОЙ СТАБИЛЬНОСТИ СТЕПИ**

Представлены общая характеристика особенностей энергетики степных экосистем и их сравнение с функционально более эффективными структурами, что объясняет гомеостатическое тяготение степей в автогенезе к лигнозной квоте. По литературным данным определялась регуляционная эффективность разных видов эксплуатации степи (выкашивания, выпасания и выжигания). В выводах указана необходимость точного дозирования этих мероприятий в их комплексном использовании для сукцессионной стабилизации степных экосистем.

*Ключевые слова: резерватная сукцессия, субклимаксы, энергетика степи, лигнозная квота, эффективность мероприятий, выкашивание, выпасание, выжигание, регулирующий комплекс*

Степові фітосистеми є високоадаптованими до екстремальних умов аридними системами з відносно лабільною, нестійкою структурою, орієнтованою на постійний розвиток, мінливість, обумовлену невпинним слідуванням за змінами довкілля.

Дослідженнями було доведено, що «типові» фітоценоструктури степу є вторинними, біотично та антропогенно зумовленими, а їх сукцесійний потенціал, заданий сумою екзогенних впливів в історичну епоху, є дуже великим. Освоєння

© В.С. ТКАЧЕНКО, 2007

степів людиною істотно змінило природні умови їх існування, що значно вплинуло на їх стійкість та лабільність.

Надземна маса степових фітосистем змінюється в широкому діапазоні (від 1,6 до 5,7 т/га) [3, 7, 8]. Ми обрали усереднений показник 3,2 т/га сухої речовини. З півночі на південь запас надземної біомаси, який становить 20 % від загального, дещо зменшується, а підземної (80 % від загальної) — зростає [13]. Загальний запас біомаси степів майже однаковий (16 т/га, або  $288 \cdot 10^9$  Дж/га) завдяки компенсаторному механізму, що врівноважує продукційний процес [2]. Продукція (щорічний приріст) становить 140–150 % від загальної і надземної біомаси попереднього року і майже половина її (40–50 %) відчужується консументами (підземна та надземна частина — 36 % від загальної) [1, 9, 13, 18]. Підстилка розкладається дуже швидко з формуванням значної кількості гумусу, який не вимивається, а акумулюється в ґрунтовій товщі. Так формуються степові чорноземи як своєрідний високоємний акумулятор енергії різної потужності у різних типологічних відмінах степу.

Суттєвими є також відмінності в біомасі лісу і степу, бо біомаса лісу становить в середньому 260 т/га, а швидкість енергетичного обороту дорівнює 0,035, що забезпечує відновлення біомаси протягом 28,5 років. У степу біомаса становить 1,5–5,7 т/га, а разом з опадом та підземною частиною – 16 т/га. Оскільки швидкість кругообігу для степу становить 0,48, то біомаса оновлюється не більше як за два роки, тобто в 14 разів швидше, ніж в лісі. Тільки завдяки високим темпам накопичення, формування, відмирання, віддачі та трансформації енергії степові екосистеми здатні ефективно функціонувати.

Розрахунки показують, що для підтримки структур лісу треба майже у 13,7 раза менше енергії, ніж для степу. Своєрідну «зрілість» порівнюваних систем можна оцінювати за співвідношенням приросту до біомаси (К/В), яке для лісу становить 0,035, для степу – 0,5, для ґрунту під лісом – 0,035, під степом – 0,015 [5]. Це може засвідчувати, що в лісових екосистемах біотоп і едафотоп однаково «зрілі», а в степах біотоп є менш «зрілим», ніж едафотоп. Загалом енергетичний потенціал біомаси лісових екосистем на порядок (у 16 разів) вищий, ніж у степових, а ґрунтовий у степових вищий майже у 3,5 раза, ніж у лісових.

Це значною мірою визначає спрямованість розвитку степових екосистем в автогенезі – в умовах абсолютної заповідності їх структурний дрейф спрямовується до енергійного включення лігнозних біоморф, які в сукупності формують так звану «лісову квоту» степу [14]. У кожній типологічній відміні степу вона досягається шляхом формування складної сукцесійної системи, яка в умовах заповідників дістала назву резерватної, або резерватогенних сукцесій загальновідновного характеру.

В основі макроеволюційного процесу біогеоценотичного покриву Землі лежить механізм синекологічної диференціації видів, синузій, угруповань і типів рослинності у мінливому середовищі. Цей процес забезпечує формування функціонально ефективніших структур, які досягають найвищого рівня розвитку у тропічних дощових лісах. Всі інші зональні біоми і типи рослинності формуються поза оптимумом умов середовища та за певних обмежень топічних ресурсів, або так званих екологічних екстремумів.

Степи — планетарне явище, особлива категорія ландшафтів, властива позатропічному поясу континентальних зон помірних широт. Клімаксові фітосистеми зонального типу структурно і гомеостатично обмежені кліматичними екстремумами

(аридність, континентальність) та консументним блоком екосистем. Серед них аридизація і континенталізація лишалися постійною складовою загальної спрямованості природного процесу впродовж майже всього кайнозою. Тому в структурному і енергетичному аспектах степи є пізнішим, еволюційно більш просунутим надбанням біосфери, хоча в енергетичному аспекті ліси мають вищий рівень стабільності завдяки інертності їх енергопотенціалу [5]. Адаптованість до постійно великих пасовищних втрат енергії та її раптових викидів під час пожеж урівнювала високопродуктивні степові екосистеми, відновлювала рівновагу та їх тимчасову стабільність. Враховуючи кліматичні, а подекуди й едафічні екстремуми та ресурсні обмеження (висококонтрастний континентальний клімат, низькі зимові температури, гострий дефіцит вологи та суховії, засоленість ґрунтів тощо), можна вважати, що специфіка степового біому переважно характеризується як новітній рівень адаптації до кайнозойської спрямованості природного процесу в помірних зонах Землі.

Незважаючи на це, степові екосистеми за появи найменшої можливості функціонують в енергетично ефективніших режимах на вищих рівнях акумуляції енергії, при менших її витратах та ліпших ресурсних характеристиках зовнішнього середовища (ресурсів). На це вказують історичні коливання межі лісу й степу, сучасна лісомеліоративна практика розведення лісу в степовій смузі та поведінка степових екосистем в автогенезі [14]. Гомеостатичне тяжіння до лісового типу стуктурогенезу у процесі синценогенезу та в механізмах саморегуляції обмежується дефіцитом ресурсів, що гальмує сукцесію і стабілізує ценоструктури на субклімаксових рівнях організації. В автогенезі за обмежень консументної складової степових екосистем гомеостатично проявляються фітоструктури з підвищеною часткою лігнозних біоморф у зональній квоті лісу. Це є суттєвим наслідком якісних змін структури степових фітоценозів, котрий настає після конвергентної стадії автогенезу – вона характеризує критичний період саморозвитку – «сукцесійний колапс». Це найспецифічніша фаза резерватної сукцесії степових фітосистем, яка відзначається наростанням невідповідності структури і організації навколишнім умовам, що призводить до послаблення ценотичного бар'єру та розмикання угруповань для якісних перетворень, формування нових морфофункціональних структур, сприйняття додаткових фітоценокомпонентів. Отже, «сукцесійний колапс» є перехідною перебудовною стадією, критичний стан якої пов'язаний з необхідністю структурних змін і нових адаптацій. В механізмах розвитку фітосистем його можна розглядати як критичний стан, котрий передує якісним змінам. Біфуркаційний механізм виходу з нього усуває накопичені структурні невідповідності, чому сприяє видима «деструкція» резерватних угруповань, яка відкриває шлях до сприйняття нових морфоструктур і не порушує умов збереження деяких форм, набутих у попередньому ході еволюційного розвитку. В доісторичних степах прояви «сукцесійного колапсу» епізодично виникали за умови будь-якого пригнічення або послаблення консументного блоку екосистем внаслідок спонтанних епізоотій серед тварин, порушень міграційних шляхів та інших факторів ізоляції окремих степових масивів. На ізольованих ділянках степу певний час могли діяти механізми адаптації до ендемічно трансформованих екоотопів. Локальний «сукцесійний колапс» був своєрідною системою безперервного контролю адекватності структурної організації фітосистем загальним змінам природного середовища, можливості їх переходу на вищі рівні організації – функціонально ефективніші структури (наприклад, чагарникові, лісові).

Прояви «сукцесійного колапсу» та його дрейф слідом за циклами епізоотій і ризику (флуктуаційних коливань) динамічних станів були основою еволюційного механізму степових екосистем. За умови вікових кліматичних коливань адекватні елементи структурогенезу закріплювалися в екосистемах або ж останні спрощувалися, втрачаючи попередні надбання. Тому ми вважаємо, що «блукаючий колапс» в минулій історії степового біому міг мати еволюційний смисл, виступаючи в якості одного з можливих механізмів його еволюції. Тут «блукання» адаптивного контролю довкілля певним чином синхронізувалося в часі з якісними перебудовами ландшафтних ценокомплексів, що супроводжувалися добором функціонально ефективних ценоструктур [15].

Визначення функціональної ефективності ценотичних структур є складним завданням, оскільки досконалість фітосистем ґрунтується не лише на інтенсивності біопродукційного процесу, показниках їх енергоємності та рівнів біорізноманітності, але й на таких менш явних ознаках, як термодинамічний стан, гомеостатичний статус, інформаційна ємність та ін. Одним з найфундаментальніших параметрів степових екосистем є їх енергетичний потенціал, пряме вираження якого — акумульована в системі біомаса, її продуктивність та енергія, накопичена в степових ґрунтах — чорноземах.

Порівняльний аналіз продуктивності степових екосистем на зональному профілі за даними ряду років (1955–1969) за умов невторчання (абсолютної заповідності), викошування, випасання та випалювання за літературними даними [4, 7, 10] показав її значні закономірні втрати на будь-яким чином експлуатованих ділянках степу та відносно великі флуктуації показників продуктивності у різні роки у ряду спостережень різних років. Зважаючи на те, що сутність регулювання степових екосистем практично завжди зводиться до вилучення надлишку їх надземної продукції, внаслідок викошування вона скрізь зменшилася в середньому на 0,9 т/га, що становить близько третини (28 %) від біомаси невикошуваного степу. Викосування на Михайлівській цілині призвело до втрати 15 % продукції (0,33 т/га, або близько  $0,6 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>), в Хомутовському степу — 27 % (0,88 т/га, близько  $1,6 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>), в «Кам'яних Могилах» — 36 % (1 т/га,  $1,8 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>) та 35 % надземної продукції (1,23 т/га, або  $2,2 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>) — у Стрільцівському степу. В усередненому енергетичному виразі це еквівалентно вилученню  $1,6 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>.

Різнорічні коливання продуктивності в північних відмінах степів помітно низькочастотніші — отже, біопродукція накопичується тут рівномірніше, ніж у південних відмінах. Крім того, до особливостей впливу сінокосіння на лучні степи слід додати випадки перевищення продуктивності викошуваних ділянок над невикошуваними (на рис. 1 такими були відповідні показники у 1957 та 1961 рр.).

Зрозуміло, що для необхідного в ефективному регулюванні вилучення за допомогою сінокосіння біомаси в лучних степах на 15–20 % недостатньо, оскільки відносно справжньостепових угруповань тут треба вилучати не менше 40 % біомаси, а на Михайлівській цілині її вилучається в середньому 15 % (рис. 1; в енергетичному еквіваленті близько  $0,6 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>). У Хомутовському степу сінокосінням з обороту вилучається близько третини надземної біомаси ( $1,6 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>). Очевидно, що до засобів ефективного в регулювальному аспекті вилучення біомаси в лучно-степових фітосистемах необхідно, крім сінокосіння, впроваджувати інші види їх експлуатації, бо віддалені наслідки регулярного «недобору» вилучення біомаси призведуть

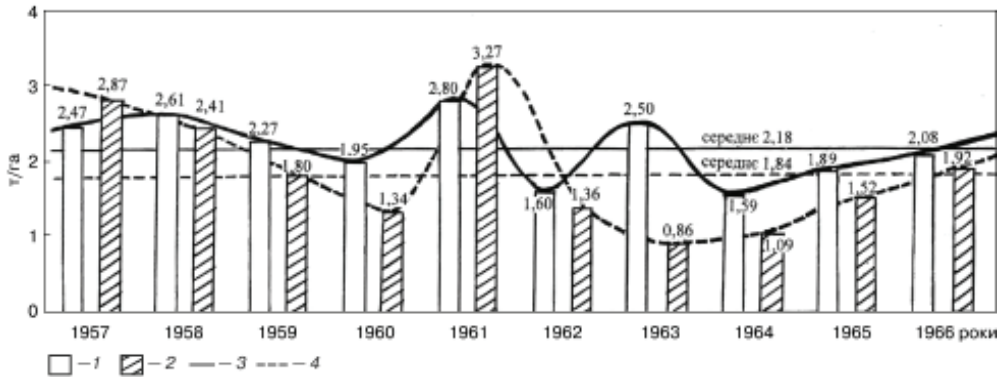


Рис. 1. Динаміка продуктивності домінуючого в плакорних умовах угруповання *Bromopsideta inermis* заповідного лучного степу Михайлівської цілини на Сумщині впродовж 1957–1966 рр. Тут і на рисунках 2–4: 1 – продуктивність невикошуваних ділянок степу; 2 – викошуваних; 3 – різнорічні коливання продуктивності та її середнє багаторічне значення для невикошуваних ділянок; 4 – викошуваних

до резерватного дрейфу фітоценозів, гомеостатично спрямованого до формування лігнозно насичених ценокомплексів.

У Хомутовському степу за сінокошіння з обороту видаляється близько третини надземної біомаси (рис. 2), що становить в середньому 0,88 т/га, або 27 % від невикошуваного контролю, та еквівалентно близько  $1,6 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup> енергії. В регуляційних зусиллях заповідних степів Приазов'я такі рівні втрат енергії внаслідок сінокошіння є близькими до дійсної регульовальної норми вилучення біомаси для даного регіонального типу степів. Можливо, що для багатьох років з низькою та середньою продуктивністю такого впливу було б достатньо, але, зважаючи на сучасне почастишання дощових років, що має позитивний зв'язок з продуктивністю і накопиченням надземної біомаси (також підстилки), слід було б збільшити норму вилучення надземної маси орієнтовно на 10–15 %, тобто до 1,3 т/га, що еквівалентно вилученню  $2,3 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup> енергії.

Майже такі само втрати надземної біомаси мають місце при викошуванні чагарниково-степових угруповань, властивих для Стрільцівського степу — філіалу Луганського природного заповідника НАН України (рис. 3). Тут різниця між продукцією невикошуваного і викошуваного степу є відносно невеликою і тільки завдяки кільком дощовим рокам у ряду спостережень (1964–1967 рр.) вона збільшилася і за весь 12-річний період становила в середньому 1,23 т/га, що еквівалентно  $2,2 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>, або вилученню 35 % акумульованої надземної біомаси. За зростаючої частоти дощових років в даному регіоні України внаслідок кліматичних змін такого середнього рівня вилучення біомаси (енергії) недостатньо для припинення дрейфу фітосистем мезотичного варіанту різнотравно-типчакково-ковилових степів у бік резерватних ценоструктур, хоча за умови середніх кліматичних параметрів (наприклад, 1958–1962 рр. на рис. 3) таких рівнів сіножатевого вилучення біомаси для даних цілей було б цілком достатньо.

Збільшення запасів надземної фітомаси у справжніх (різнотравно-типчакково-ковилових) степах, спричинене кількома або цілим рядом дощових років, підвищує суцесійний потенціал степу та істотно збільшує його лігнозну («лісову») квоту.



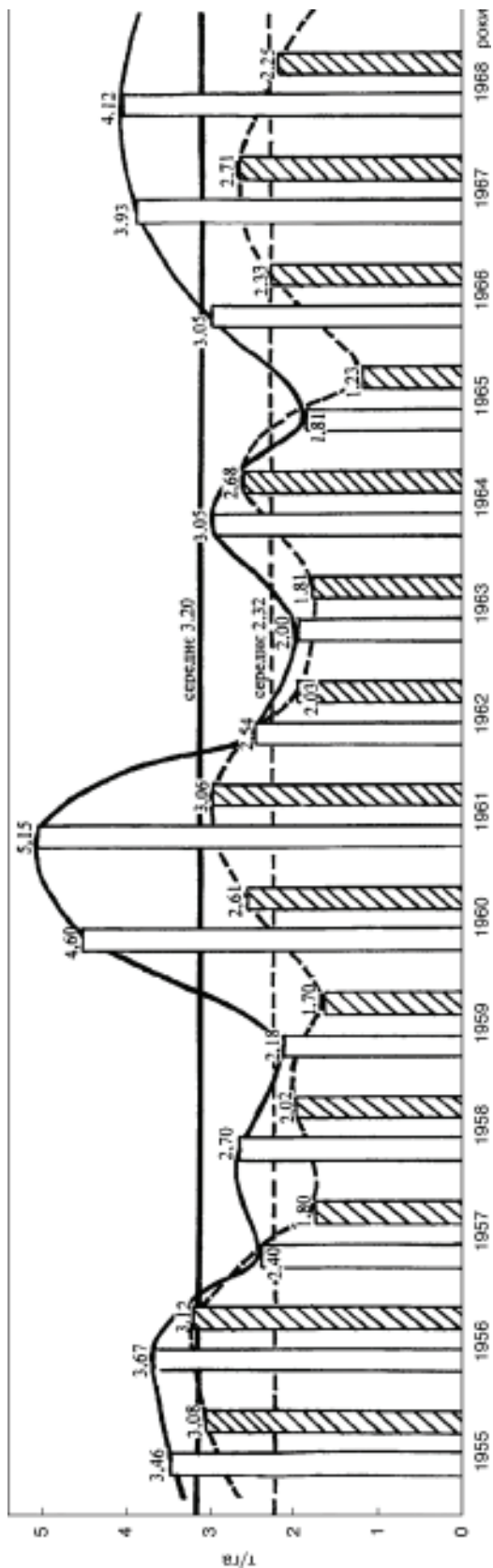


Рис. 2. Діаграма зміни продуктивності фонового у плакорних умовах Хомутівського заповідного степу угруповання *Stipa lessingiana* + *Festuca valesiaca* + *Herpae sterrorae* на викошуваних і невикошуваних ділянках у 1955–1968 рр.

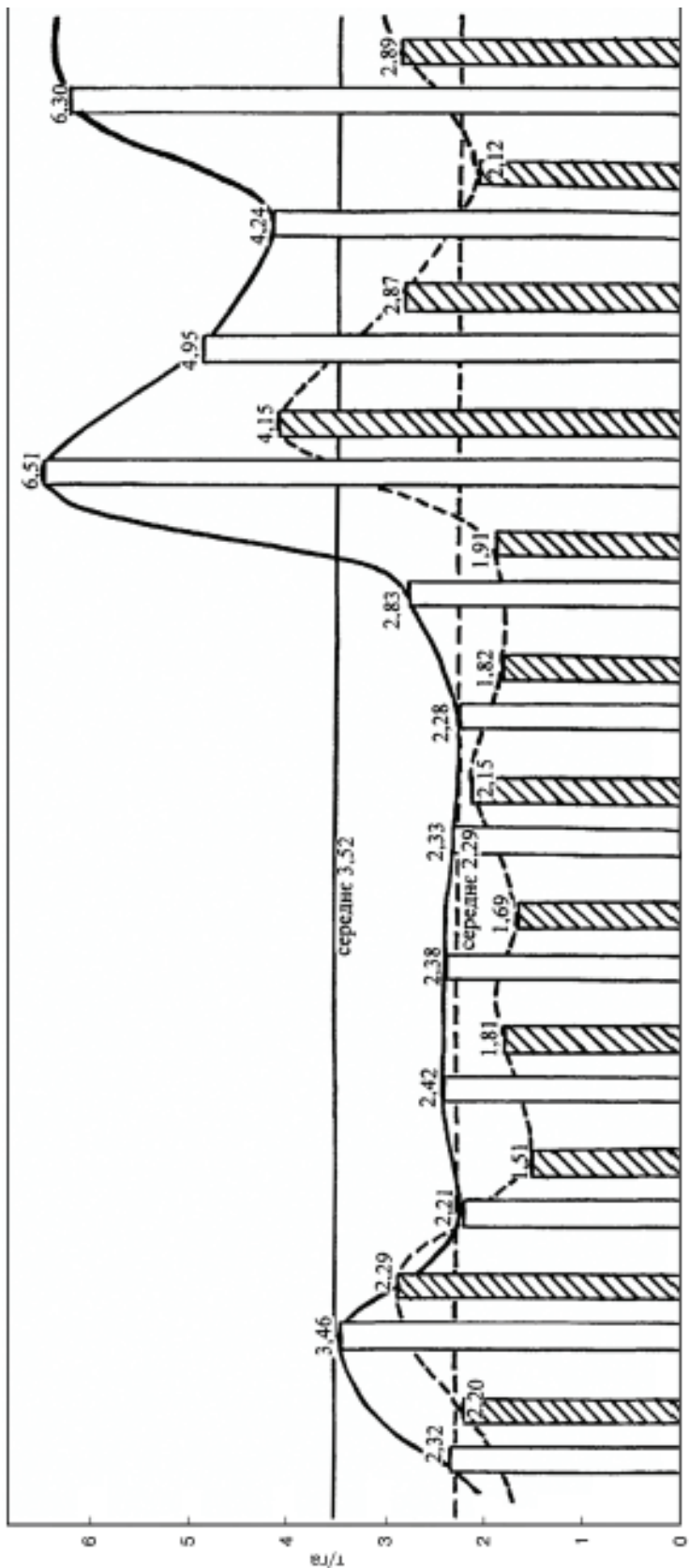


Рис. 3. Динаміка продуктивності типового для Стрільцівського степу (філіал Луганського природного заповідника) угруповання [*Caragana frutex*] – *Stipa lessingiana* + *Festuca valesiaca* упродовж 1956–1967 рр. за умов скошування та невтручання

Реалізація останньої на найдавніших і суцесійно просунутих абсолютно заповідних ділянках степу означає виключення відповідної частини біомаси з щорічного обороту (вона міститься в чагарниках і деревах), внаслідок чого чагарниково-степові фітосистеми стають енергетично і суцесійно стабільнішими порівняно з експлуатованими трав'яними ценоструктурами.

Екстремальність петрофітної відміни різнотравно-типчакково-ковиливих степів, представленої у багаторічному експерименті викошування Кам'яними Могилами [10], обумовлена близьким до поверхні заляганням кристалічних порід Українського кристалічного щита, слабкою розвиненістю та еродованістю ґрунтів на схилі екопопів. Це знижує продукційний і суцесійний потенціали петрофітних степів (рис. 4), проте специфіка водозабезпечення у тріщинуватих породах за наявності абсолютного водоупору та поліпшення водно-фізичних властивостей квазіексараційних екопопів на місцевих чорноземах (квазіперелоговий режим формується внаслідок ріучої діяльності сліпака) створюють ефект «уявної зрілості» фітосистем «Кам'яних Могили». Цей ефект проявляється у підвищеному сприйнятті лігнозних біоморф на відносно ранніх стадіях саморозвитку [14, 16]. Сформований на відслоненнях гранітів геоморфогенно-едафогенний аридускул є в більшій мірі лісопридатним, ніж рівнинні степи Приазов'я. У зв'язку з цим є слушним положення про те, що чим екстремальніші умови, тим швидше завершується суцесія. Підвищена лігнозна квота і уявна зрілість фітосистем «Кам'яних Могили» у цьому разі найкраще пояснюється енергетичною функцією, за якої певна частка загальної біомаси вже концентрується в чагарникових фітокомпонентах, здатних синтезувати продукцію зі значно меншим дефіцитом вологи. Це підтверджується, зокрема, доведеною в прямих спостереженнях синхронною кореляцією багаторічного тренду підняття рівня ґрунтових вод з наростанням площ під деревно-чагарниковою рослинністю «Кам'яних Могили» [16]. Для трав'яних ценокомпонентів запаси вод у тріщинах абсолютного водоупору є малодосяжними, тому вони більше, ніж дерева і чагарники, залежні від живлення атмосферними опадами, тобто існують за дефіциту багатьох ресурсів, передусім вологозабезпечення.

Викошування на петрофітних відмінах степів є досить ефективним регулювальним заходом, оскільки при цьому в середньому вилучається принаймні 1 т/га біомаси, що становить близько 36 % від запасів надземної біомаси невикористаного степу і еквівалентно  $1,8 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup> енергії. Цей показник ефективності викошування кам'янистого степу близький до дійового в штучному регулюванні, запопівий – у посушливі роки, але за усереднених умов та окремих плювіальних кліматичних періодів його регулювальна ефективність буде недостатньою. «Олучнення» як наслідок резерватної трансформації екопопів і гомеостатичного спрямування саморозвитку фітосистем, що супроводжується поліпшенням водопостачання, напевне, спонукатиме до відповідних структурних перебудов степових фітоценозів.

Відчуження косовицею акумульованої в цих умовах певної частини біомаси гальмує її розвиток, підвищує суцесійний потенціал та підсилює властиві степам екстремуми. Проте, як засвідчують результати аналізу багаторічного експериментального ряду прямих вимірювань продуктивності та енергетики лучно-степових і справжньостепових фітоценозів, гарантований регулювальний ефект практично ніде не досягається, за винятком найекстремальніших петрофітно-степових угру-

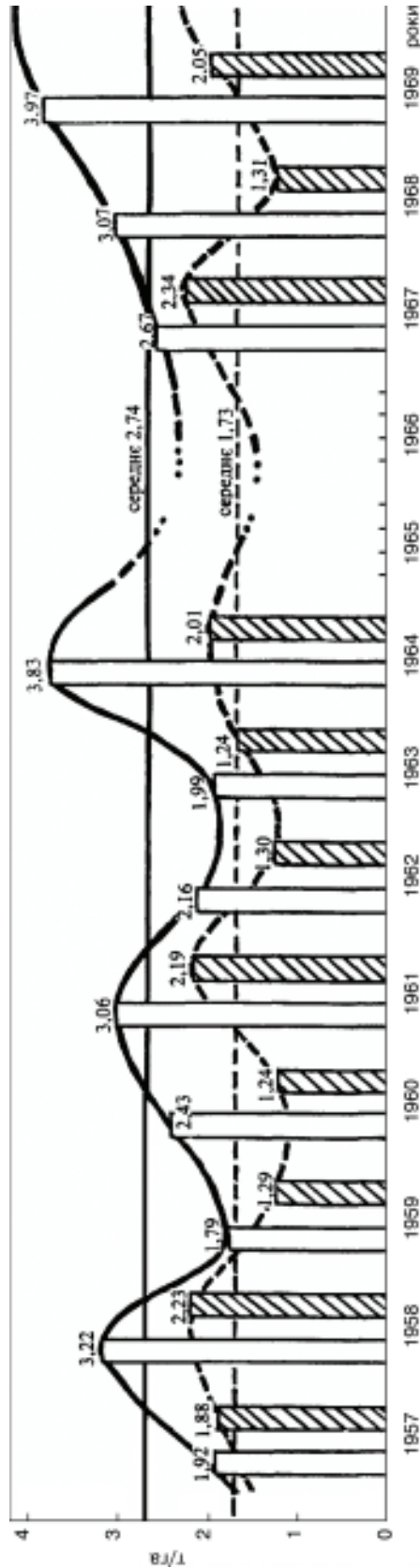


Рис. 4. Динаміка продуктивності угруповання *Spira lessingiana* + *Festuca valesiaca* + *Herba sterrosa* петрофітного степу Кам'яних Могили у 1957–1969 рр. за умов невикористання та викошування

повань «Кам'яних Моги́л». Ступінь впливовості (регульовальної ефективності) козовиці можна оцінювати за різницею енергетичних втрат між невикочуваними та викочуваними степами – тоді видно, що найменш ефективною козовиця є в лучних степах (згадана різниця тут становить близько однієї чверті від необхідної для стабільного функціонування фітосистем кількості енергії). Дещо впливовішим є викочування у справжньостепових екосистемах, особливо в їх петрофітних відмінах. Проте ці показники ефективності тільки трохи перевищують половину порогового вилучення надземної біомаси. В інших випадках скошування може бути цілком достатнім регуляційним заходом, насамперед в напівпустельних солонцюватих степах приморської смуги [17], геміпсамофітних відмінах сухих степів півдня України на еродованих схилах південної експозиції та деяких інших ектопах. Це вказує на неможливість керування розвитком степових екосистем використанням однієї лише козовиці, за якої енергетичні втрати є недостатніми для того, щоб штучно збалансувати надходження і витрати енергії, формуючи таким чином функціонально ефективне структурування фітосистем. Викочування у степах України дійсно можна вважати помірною, ощадливою формою їх експлуатації, проте його тривале застосування, за свідченням деяких авторів, може спричинити антропогенно обумовлений добір сезонних рас, видоутворення і селекцію та надмірну участь у ценозах тих видів рослин, які проявляють адаптивну пластичність до даного фактора.

Випасання худоби є одним з найприродніших і найефективніших факторів впливу на степові фітосистеми, оскільки великі консументи (коні, бізони, тури, олені, козулі та ін.) були важливим коеволюційним фактором у формуванні степового біому. Пізніше, вже за історичної епохи та разом зі свійськими тваринами в епоху кочового тваринництва, неозорі степові простори піддавалися випасанню, яке мало неухильну тенденцію до збільшення пасовищних навантажень. Загалом упродовж всього часу існування степових флористичних комплексів вони були тісно пов'язані з певними фауністичними комплексами, які розвивалися в нерозривній взаємодії як єдина система і тільки у зв'язку зі зміною господарської орієнтації в степовій смузі, обумовленою швидким розвитком землеробства, гармонійні і паритетні взаємовідносини обох біокомплексів сильно деформувались. Надмірний антропогенний вплив позначився на експлуатації тисячоліттями акумульованої енергії чорноземів – справжньої енергетичної комори степових екосистем. Це здійснювалося шляхом розорювання степів і формування сучасних агрофітоценозів та агроландшафтів. Пасовищні (і пірогенні) навантаження на цілинні степові рештки швидко досягли порогу енергетичної ємності напівзбійних пасовищ. Цілоком видозмінився або майже зник потужний консументний блок екосистем на заповідних степах, що спричинило потребу у здійсненні значних штучних, імітаційних, не завжди достатніх і обґрунтованих регуляційних зусиль. Енергетичний аспект ефективності пасовищного впливу ґрунтується на здатності плавного нарощування і зменшення навантажень від зовсім незначних, не спроможних помітно вплинути на структуру фітоценозів, до тривалих і потужних, які перевершують продуктивну здатність степового пасовища і призводять до абсолютного збою.

Загальний вплив випасання врешті-решт зводиться до пасовищної дигресії степових фітосистем, що знаходить вираз у п'яти відомих стадіях пасквальної дигресії, які стисло описав В.В. Осичнюк [10].

Діаграма зміни продуктивності справжньостепових фітоценозів під впливом випасання (рис. 5) демонструє різке і швидке зменшення запасів опаду, фітомаси

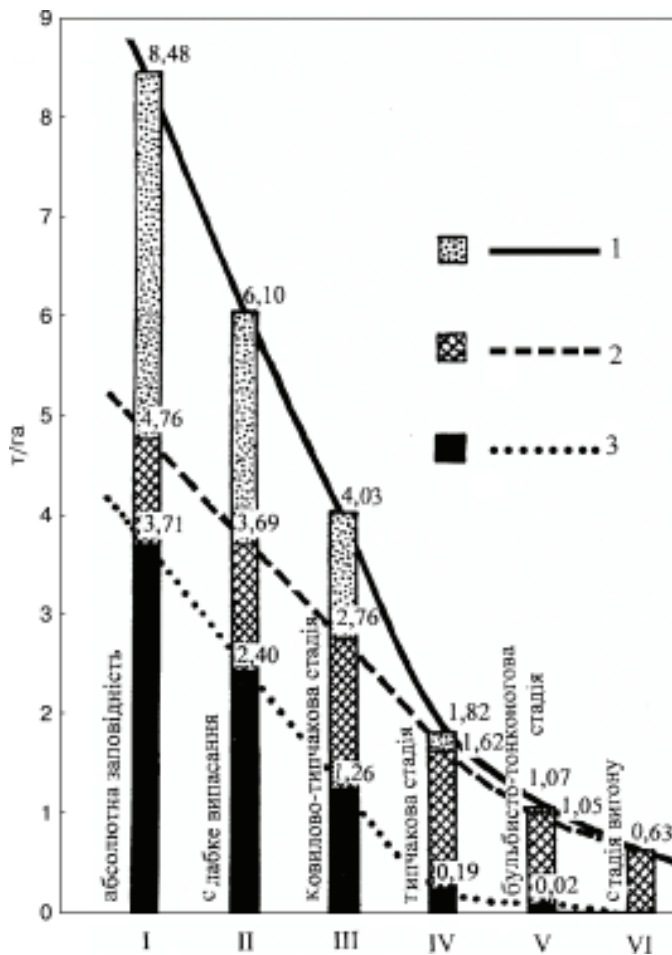


Рис. 5. Діаграма зміни продуктивності справжнього різнотравно-типчакowo-ковилового степу та основних фракцій його надземної біомаси під впливом випасання (повітряно-суха маса, т/га): I–VI – стадії збійності степу; 1 – сумарна продукція, 2 – фітомаса, 3 – опад

і загальної надземної біомаси, що характеризує випасання як дуже ефективний засіб вилучення «надлишкової» енергії, а, отже, і регулювання розвитку та стабілізації степових фітосистем. З діаграми видно, що різка дигресія степових травостоїв настає після втрати близько 80% надземної біомаси (6,77 т/га, або  $12,2 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>). Характерною особливістю реакції фітосистем на пасовищні втрати акумульованої енергії є дія компенсаторного механізму як реакції на втрати фітомаси, внаслідок чого вона до певного часу навіть трохи зростає по відношенню до інших складових надземної продукції. Зокрема, якщо фітомаса заповідного степу становила 56 % від всієї надземної продукції, то на лессінговоковилово-типчакowій стадії її частка становила 68%, а на стадії типчакowoго збою – 89 %. Це призводить до того, що на збоях надземна біопродукція представлена практично однією лише продукуючою фракцією (рис. 5).

Як уже відмічалось, потужність пасовищного впливу може плавно ковзати шкалою навантажень, тому стадійна дискретність є чисто умовною. У зв'язку з цим ми маємо можливість змінювати пасовищні навантаження, зупиняючи їх за досягнення «типового» стану фітосистем різнотравно-типчакowo-ковилового степу.

Позначені цим рівнем впливів фітоструктури можна вважати біотичним маркером «еталонного» стану степових фітосистем. Як відомо, «типовим» станом вважають такий, за якого ковили формують специфічний сріблястий аспект на початку літа. З рис. 5 видно, що домінування ковил у степових травостоях настає на рівні слабого випасання та ковилово-типчакової стадії збійності, за яких вилучається від 30 до 50% надземної біомаси, що накопичується за умови заповідання (2,38–4,44 т/га біомаси). В енергетичному еквіваленті це означає втрату від  $4,2 \cdot 10^6$  до  $8 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>. Як вказувалося раніше, викошуючи степи, втрачають в середньому від 0,334 до 1,233 т/га надземної біомаси, що еквівалентно вилученню від  $6 \cdot 10^6$  до  $2,2 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup> енергії.

Отже, лише випасання дає можливість плавно нарощувати навантаження до потрібного в регуляційних цілях рівня, до певної стадії збійності, за якої зберігаються «типові» структури степових фітоценозів. Дослідники степів [6, 10, 12] вважають, що значної пасовищної дигресії степи в доагрикультурний період зазнавали лише в окремих місцях (у зонах масового тирлування, прогону, водопою), тимчасом як на значній частині рівнинних степів пасовищні навантаження коливалися в межах слабого та помірного рівнів. Саме ці рівні ми визначили на основі логічних припущень стосовно кількісного виразу ступеня вилучення надземної біомаси та його зв'язку з «типовими» зональними структурами, що визначаються як субклімакси, обмежані досить потужним консументним блоком ще недеформованих степових екосистем. Пізніше внаслідок повсюдних перевантажень випасання відійшло від системної функції помірно експлуатованих екосистем і перетворилося в деструктивний фактор, який доповнювався антропогенно обумовленим безсистемним пірогенним впливом. Тому субклімакси антропогенного етапу розвитку степів відзначаються деформацією ценоструктур, бо обтяжені новітніми для них різноманітними вилученнями енергії з чорноземів (розорювання, гідромеліорація, вторинне засолення, різноманітні забруднення тощо). У природних степових заповідниках фактор випасання худоби в достатній мірі не апробований і не підтверджений експериментально на різних типологічних відмінах степу, а його впровадження як регуляційного заходу поки що економічно, фінансово і організаційно практично нереальне і непосильне.

Степові пали в Україні енергетично не оцінювали, хоча це має виключне значення для розуміння природи степу та практичного втілення контрольованих палів у механізми штучного (імітаційного) регулювання екосистем. Особливо актуальним це стає тепер, коли у природних заповідниках степової смуги настала гостра криза регулювання, а пожежі є надмірно частим явищем. Велика упередженість щодо шкідливості та неприпустимості палів і повна відсутність експериментальних даних стосовно впливу вогню на степові екосистеми стають причиною заборони палів як вкрай деструктивного фактора. Для аналізу ефективності контрольованого випалювання степу як регуляційного заходу еталонних якостей заповідних степів ми обрали матеріали досліджень В.В. Осичнюка [10] та В.В. Осичнюка і Г.І. Істоміної [11] щорічних випалювань в охоронній зоні заповідного Стрільцівського степу (мезотичний варіант різнотравно-типчакowo-ковилового степу, Міловський р-н, Луганська обл.).

Продуктивність степу в цих дослідженнях визначали за щорічного та епізодичного випалювання посушливого 1959 і дощового 1964 рр. та на фоні контролю – заповідання (рис. 6). Тут випалювання пасовища Стрільцівського конезаводу

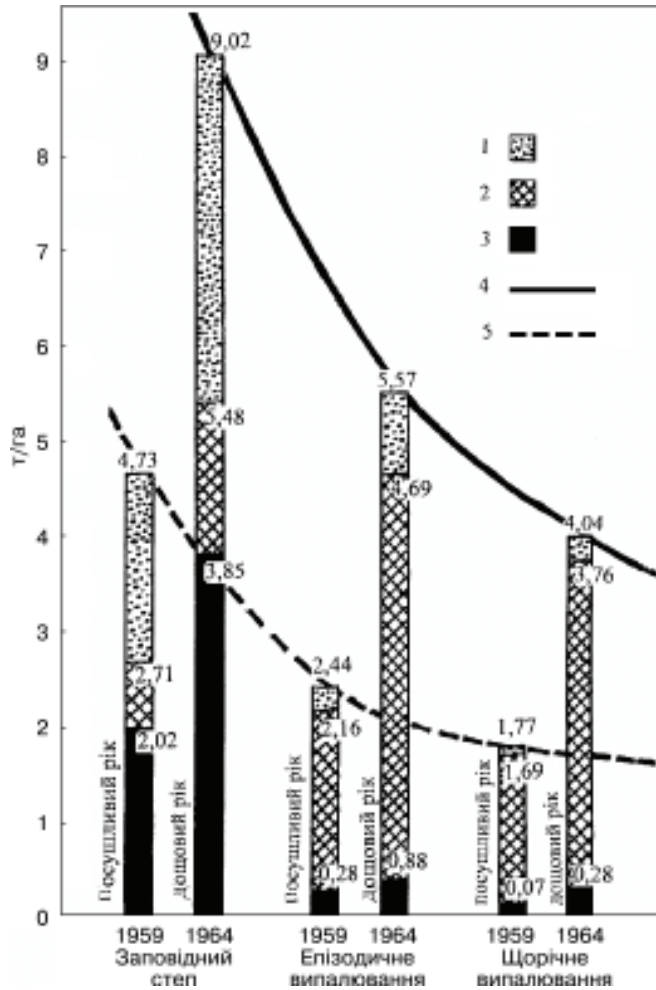


Рис. 6. Діаграма зміни продуктивності справжнього різнотравно-типчаково-ковилового степу під впливом випалювання посушливого 1959 та дощового 1964 рр. (повітряно-суха маса, т/га): 1 – сумарна надземна біомаса; 2 – фітомаса; 3 – опад; 4 – крива втрат продукції від випалювання в дощові роки; 5 – крива втрат продукції від випалювання в посушливі роки

№ 60 поєднувалося з випасанням та епізодичним викошуванням. Відзначене випадання з травостою ряду стрижневокорених багаторічників, степових чагарників та зниження ценотичного значення ряду кореневищних злаків. Панівне становище посіли ковили. Різно знизилася барвистість степу і видова насиченість травостоїв (від 38 до 22 видів на 1 м<sup>2</sup>) та біологічна продуктивність фітоценозів (майже удвічі).

З рис. 6. видно, що крутість кривої падіння запасів надземної продукції внаслідок випалювання посушливого року майже однакова з рівнями втрати надземної біомаси внаслідок випалювання у дощові роки, а втрати за посушливого року відносно дощового еквівалентні таким при випалюванні. Отже, ефективність випалювання у різні за вологозабезпеченістю роки дуже відмінна: середні втрати за випалювання в дощові роки становлять 6,21 т/га біомаси (11,1·10<sup>6</sup> Дж/м<sup>2</sup>), у посушливі – 2,98 т/га (5,3·10<sup>6</sup> Дж/м<sup>2</sup>). Середня різниця втрат при випалюванні у посушливий і дощовий роки є, таким чином, дуже великою і в абсолютнім виразі стано-



вить  $5,8 \cdot 10^6$  Дж/м<sup>2</sup>, або 3,23 т/га надземної біомаси. Випалювання за такого року призводить до втрати 38% запасу надземної продукції, а щорічне – до 55%, чого цілком достатньо для ефективного регулювання степових екосистем, гальмування або зупинки сукцесійного процесу у заповідному степу. Отож, випалювання навіть дощового року, коли воно є відносно менш ефективним, достатнє і навіть більш ніж достатнє для регулювання і відкидання степових фітосистем назад, на попередні стадії їх саморозвитку. Ще ефективнішим і почасти навіть спустошливим, дезруптивним є випалювання в посушливому році: за епізодичного випалювання втрачалось 48% надземної біомаси, а за щорічного – 63%. Це помітно перевищує норми енергетичних втрат, необхідних для структурування «типових», «еталонних» станів степу (такою нормою ми вважаємо втрати від 30 до 50% надземної біомаси). Важливо, що ми неспроможні відрегулювати цю надмірність і вогонь як некерована стихія значно порушує степові фітоценози, спричинюючи разом з іншими видами антропогенного впливу їх дигресію. Діаграма (рис. 6) добре ілюструє, що фітосистеми чітко відреагували на втрати опадів і загальної надземної біомаси компенсаційним наростанням зеленої фітомаси. Саме внаслідок цього степ після пожежі зеленіє як смарагдовий.

Виходячи з оцінки енергетичних втрат степу залежно від застосування основних видів їх експлуатації (викошування, випасання, випалювання), які є об'єктивними орієнтирами і орієнтовними показниками ефективності регуляційних заходів у розробці охоронних режимів заповідних степів, можна з певністю стверджувати необхідність включення всіх цих видів впливу до регуляційних заходів у заповідних степах України. Враховуючи переваги і недоліки кожного з факторів впливу та енергетичну ефективність планованого вилучення певної частини біопродукції, їх слід поєднувати в регуляційні комплекси, де кількісне співвідношення факторів змінюватиметься, узгоджуючись в часі з результатами оцінки стану заповідних фітосистем в обстеженнях моніторингового характеру.

1. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. – М.: Наука, 1993.
2. *Банникова И.А.* Континентальная лесостепь Евразии (структура и функция; проблемы природопользования): Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. – М., 1992. – 44 с.
3. *Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В.* Почва и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. – М.: Наука, 1975. – 130 с.
4. *Гордецкий А.В., Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В. и др.* Энергетическая и экологическая характеристика автотрофных компонентов степных экосистем // Естественные кормовые ресурсы СССР и их использование. – М.: Наука, 1978. – С. 116–132.
5. *Дідух Я.П.* Еколого-енергетичні аспекти у співвідношенні лісових і степових екосистем // Укр. ботан. журн. – 2005. – **62**, № 4. – С. 455–467.
6. *Комаров Н.Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. – М.: Гос. изд-во географич. л-ры, 1951. – 328 с.
7. *Кондратюк Е.Н., Чуприна Т.Т.* Ковыльные степи Донбасса. – Киев: Наук. думка, 1992. – 169 с.
8. *Лавренко Е.М., Андреев В.Н., Леонтьев В.Л.* Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням // Ботан. журн. – 1955. – **40**, № 3. – С. 415–419.
9. *Лавренко Е.Н., Карамышева З.В., Никулина Р.Н.* Степи Евразии. – Л.: Наука, 1991. – 145 с.
10. *Осычнюк В.В.* Зміни рослинного покриву степу / Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 249–333.
11. *Осычнюк В.В., Істоміна Г.Г.* Вплив випалювання на степову рослинність // Укр. ботан. журн. – 1970. – **27**, № 3. – С. 284–290.

12. *Пачоский И.К.* Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. – Херсон, 1917. – 366 с.
13. *Родин Л.Е., Базилевич Л.Н.* Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. – М.; Л.: Наука, 1965. – 253 с.
14. *Ткаченко В.С.* Автогенез степів України: Автореф. дис. ... д-ра. біол. наук. – К., 1992. – 49 с.
15. *Ткаченко В.С.* «Блукаючий колапс» в механізмі еволюції степових екосистем // IX з'їзд УБТ: Зб. тез. – Харків, 2001. – С. 395–396.
16. *Ткаченко В.С.* Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – 184 с.
17. *Ткаченко В.С., Маяцький Г.Б.* Сінокосіння як захід по збереженню еталонних фітоценоструктур приморських степів Чорноморського заповідника // Укр. ботан. журн. – 1992. – **49**, № 5. – С. 111–115.
18. *Walter H.* Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II. Die gemässigten und arktischen Zonen. – Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1968. – 428 s.

**Я.П. ДІДУХ, С.О. ГАВРИЛОВ**

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська 2, МСП-1, Київ. 01601  
didukh@botany.kiev.ua

**ДИНАМІКА ЗАПАСУ ТА ЕНЕРГЕТИЧНОГО ПОТЕНЦІАЛУ  
ПІДСТИЛКИ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ  
ЗА ПЕРІОД ВЕГЕТАЦІЇ 2007 р.  
(на прикладі модельних ділянок  
заказника «Лісники», м. Київ)**

*Ключові слова: екосистема, ліс, підстилка, енергозапас, баланс, вегетаційний період, стабільність*

*Ya.P. DIDUKH, S.A. HAVRILOV*

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev

**DYNAMICS OF STORAGE AND ENERGY POTENTIAL OF DEBRIS LAYER  
OF FOREST ECOSYSTEMS FOR THE VEGETATIONAL PERIOD OF 2007  
(based on the exemplary lots of the reserve «Lesniki», Kiev)**

Research has been conducted during April–October based on the key monitored plots that were set up in two associations of deciduous (Ficario- Fraxinetum; all. Alno- Ulmion) and coniferous (all. Chamaecytiso- Pinion) forests with the treestand over a 100 years old. Monthly estimations of the amount of the debris layer enabled to evaluate dynamics of its accumulation and to calculate corresponding indicators of energy. It has been established that seasonal fluctuations of these indicators are significantly greater in nemoral forests as compared to the coniferous forests. Intensity of the debris layer accumulation in the deciduous forests was two times that of the coniferous forests. Based on the comparison of the intensity of the debris accumulation and degradation, sustainability of coniferous forests was calculated to be twice that of deciduous forests.

*Key words: ecosystem, forest, debris layer, stock of energy, balance, vegetational period, stability*

*Я.П. ДИДУХ, С.А. ГАВРИЛОВ*

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України, г. Київ

**ДИНАМИКА ЗАПАСА И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОДСТИЛКИ  
ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЗА ПЕРИОД ВЕГЕТАЦИИ 2007 г.  
(на примере модельных участков заказника «Лесники», г. Киев)**

Исследования проведены в апреле–октябре на мониторинговых ключевых участках двух ассоциаций лиственных (Ficario- Fraxinetum; all. Alno- Ulmion) и хвойных (all. Chamaecytiso- Pinion) лесов, возраст древостоя которых превышает 100 лет. Определяли ежемесячные запасы подстилки, что позволило оценить динамику ее накопления и рассчитать соответствующие энергетические показатели. Установлено, что в неморальных лесах эти показатели характеризуются более значительными сезонными колебаниями, чем в хвойных, а интенсивность накопления подстилки в лиственных лесах в два раза выше, чем в хвойных. Сравнивая интенсивность накопления и разложения подстилки рассчитано, что устойчивость хвойных лесов в два раза превышает таковую лиственных.

*Ключевые слова: экосистема, лес, подстилка, энергозапас, баланс, вегетационный период, стабильность*

© Я.П. ДІДУХ, С.О. ГАВРИЛОВ, 2007

## Вступ

Рослинний покрив відіграє ключову роль в акумуляції сонячної енергії та її подальшій трансформації як у відповідних трофічних ланцюгах, так і у процесах формування ґрунту.

Дослідження енергетичних потоків в екосистемах дозволяє розкрити механізми і напрямки еволюції екосистем. На основі цього сформульовано принцип, згідно з яким енергетичний потенціал є рушійною силою, котра визначає вектор еволюції екосистем [1]. Вивчення енергопотоків в екосистемах базується на постулатах термодинаміки, які хоча і сформульовані фізиками, але виходять далеко за межі цієї науки і є законами природи. Використання термодинамічних підходів поставило в центр уваги проблеми функції екосистем, що дає можливість оперувати такими важливими характеристиками, як стійкість, толерантність, розвиток, стабільність у кількісних показниках і на їх основі здійснювати різноманітні розрахунки та порівняльні оцінки.

Серед різних типів екосистем ліси є одними з найбільш високоенергетичних та стабільних, їм властивий надземний тип акумуляції органічної речовини. Найбільші запаси енергії лісів зосереджені в деревині, однак у формуванні енергопотоків у системі «рослинність–ґрунт» ключову роль відіграє підстилка, спосіб накопичення і швидкість розкладання якої характеризують функціонування екосистеми.

Лісова біоценологія розглядає підстилку як самостійний біогоризонт, що об'єднує фітоценоз і ґрунт. Відповідно, вона є важливим джерелом живлення наземних консументів і редуцентів та забезпечення ґрунтового блоку біоценозу [3, 4, 7].

Запас органічної речовини, сконцентрований у підстилці [7], може виступати одним з інтегральних параметрів загальної стійкості лісових екосистем, оскільки відображає інтенсивність деструкційних процесів у лісових ценозах. Наприклад, надмірне накопичення мортмаси свідчить про незавершеність біогеохімічних циклів, що супроводжується суттєвим зниженням продуктивності та стійкості лісів внаслідок гальмування біогеохімічного кругообігу, а швидке її розкладання визначає віддаленість від клімаксового стану екосистем. Тому дослідження запасів і трансформації енергії в підстилці є досить актуальним.

## Об'єкт та методика досліджень

Для проведення досліджень обрано два досить типові лісові полігони, різні за складом домінантів та вологістю. Один з них знаходиться у заплаві р. Сіверки (заказник «Лісники», Конча-Заспівське лісництво, кв. 12, точка N 50°17'39,9'', E 030°32'57,3'', 101 м над р.м.), є різновіковою вологою дібровою ( $D_4$ ) ас. *Ficario-Fraxinetum*, що відноситься до союзу *Alno-Ulmion*. Вік найстаріших дерев перевищує 100 років.

Другий полігон розташований на боровій терасі р. Дніпра південніше м. Києва (кв. 29, точка N 50°16'45,9''; E 030 34'58,9'') і представляє собою насадження соśni ( $B_3$ ) віком понад 120 років. У цілому ці ліси є досить стабільними екосистемами, близькими до клімаксового стану.

На моніторингових ділянках площею 50х50 м знімали параметри, що не передбачають відчуження біомаси (геоботанічні описи, картування, заміри дерево-стану). Кожна обрана ділянка за домінантами трав'яного ярусу поділялася на дві

частини. Так, у широколистяному лісі на одній частині полігону (ділянка Д<sub>1</sub>) навесні домінував *Allium ursinum*, а на іншій (ділянка Д<sub>2</sub>) виражений домінант не формується. У сосновому лісі у верхній частині схилу (ділянка Д<sub>3</sub>) домінували злаки, тоді як в нижній частині (ділянка Д<sub>4</sub>) — різнотрав'я.

Окрім дослідних ділянок, в аналогічних умовах відбирали підстилку відповідно до методичних вказівок [6].

Ритміку процесів надходження та деструкції запасів мортмаси підстилки досліджували протягом вегетаційного періоду ( $T \geq 5^\circ\text{C}$ ). Відібрану підстилку поділяли на активну (листя, хвоя, суха трава, мох, насіння) та інертну (або відпад — гілки, шишки, плоди, кора, коріння) фракції, які окремо зважували і висушували. Енергетичний еквівалент 1 кг сухої речовини компонентів фітодетриту становив: підстилки діброви — 17,6 кДж, кори і гілок широколистяного лісу — 17,4, підстилки соснового лісу — 17,2, деревного відпаду сосни — 17,5, шишок — 18,2 кДж [5].

### Результати досліджень та їх обговорення

Серед чинників, які суттєво впливають на нагромадження мортмаси підстилки, важливими є склад та структура деревостану, його місцезнаходження та продуктивність, а також наявність та склад трав'яно-мохового ярусу. Водночас втрати у річному циклі підстилки значною мірою залежать від пори року. Основна їх частина припадає на теплий період, коли трансформація відбувається найінтенсивніше [5, 6].

У результаті проведених у 2007 р. спостережень на моніторинговому полігоні широколистяного лісу встановлено, що на час відновлення вегетації деревостану (середина квітня) запас підстилки під його наметом на ділянці Д<sub>1</sub> становив 2,7 т/га, в тому числі безпосередньо її активної фракції — 2 т/га. На ділянці Д<sub>2</sub> маса підстилки була нижчою на 17 % (рис. 1). Починаючи з травня запас підстилки істотно збільшився на обох ділянках — до 3–3,5 т/га. Це пов'язано з відпадом сухих гілок, суцвіть, лусок після зимового періоду та відмиранням рано вегетуючих трав'яних рослин.

Вплив останнього компонента є досить суттєвим, оскільки маса активної фракції підстилки на ділянці Д<sub>1</sub>, де живий рослинний покрив формувався за рахунок *Allium ursinum*, становила 9,1 т/га, тоді як на ділянці Д<sub>2</sub> з нижчим покриттям трав'яного покриву вона була у 1,6 рази меншою — 5,8 т/га.

Пік накопичення мортмаси підстилки на ділянках Д<sub>1</sub> та Д<sub>2</sub> модельного полігону тривав з середини травня до середини червня, коли закінчувався цикл розвитку ефемероїдів. Тоді її маса становила 9,9–10,3 т/га, тобто була на 30–40% більшою за середньовегетаційний показник.

У подальшому запаси активної фракції підстилки знижувалися внаслідок посилення деструкційних процесів і на момент інтенсивного надходження цього річного опаду — у другій половині вересня — становили 3,1–3,7 т/га. Встановлено також, що основна маса фітодетриту депонувалася протягом жовтня і становила майже 7 т/га (рис. 1).

Протягом вегетаційного періоду підстилка формувалася нерівномірно і в різних пропорціях. Так, надходження скелетної частини — гілок та кори — мало дещо іншу тенденцію. На ділянці Д<sub>1</sub> їх стійке збільшення зафіксовано починаючи з червня (3,5 т/га) і до кінця вегетації, коли ця маса зросла на 38 %. Порівняно з вихідним

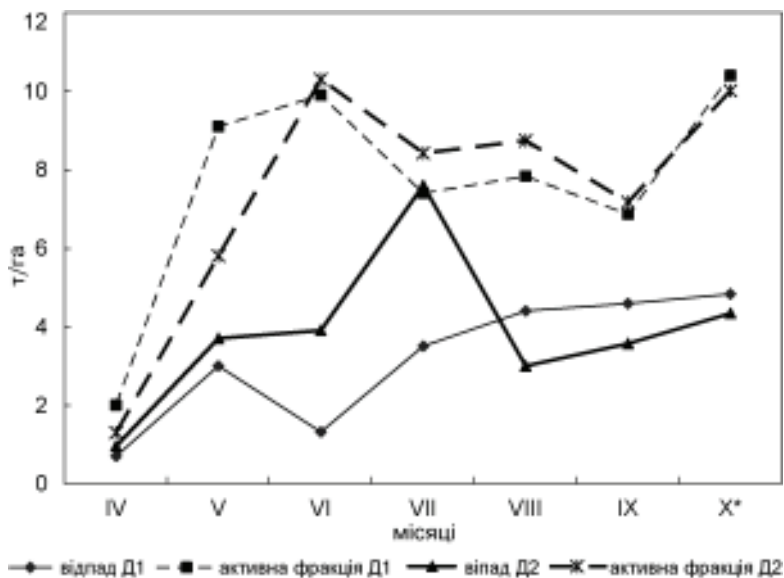


Рис. 1. Динаміка запасів підстилки у широколистяному лісі протягом вегетаційного періоду на ділянках Д<sub>1</sub> та Д<sub>2</sub> (заказник Лісники)

(квітневим), показник у жовтні був більшим майже у 7 разів, а відносно середньо-вегетаційного — у 1,5 рази. Загалом інертна частина підстилки у середньому за вегетацію співвідносилася з його активною фракцією на ділянці Д<sub>1</sub> як 1:2,4, а на ділянці Д<sub>2</sub> — 1:1,9. Отже, груба фракція підстилки внаслідок сапротрофної конверсії розкладається повільніше, проте її загальні запаси є нижчими порівняно з показником запасу активного детриту.

Рослинні угруповання значно відрізняються між собою за режимами утворення первинної продукції внаслідок різного складу ценопопуляцій, фіксації фізіологічно активних речовин різними видами, впливу едафічних факторів тощо.

На відміну від листяних лісів, характерною особливістю ритміки накопичення підстилки у хвойних лісах є її цілорічне і рівномірніше поповнення протягом року за рахунок опаду. При цьому зимовий опад може становити від 39 до 82 % від загальнорічної його маси [7].

Ми встановили, що в сосновому лісі запаси підстилки збільшувалися з весни до осені без якихось істотних перепадів (рис. 2). Мінімальними запаси активної фракції підстилки були у квітні: на ділянці 3 — 43 %, 4 — 51 % від середнього показника за обліковий період. Восени запаси підстилки перевищували середній рівень, відповідно, на 24 та 10 %. Слід відмітити, що запаси підстилки у верхній частині схилу весною та на початку літа були вищими в середньому на 32 % порівняно з запасами, зафіксованими у нижній його частині.

У другій половині літа та восени, навпаки, запас підстилки на ділянці Д<sub>4</sub> на 5,2–11,3 % переважав аналогічний, відзначений на ділянці Д<sub>3</sub>. Очевидно, що така тенденція пов'язана з розвитком трав'яного рослинного покриву — різотрав'я розвивалося швидше у першій, а злаки — у другій половині літа.

Динаміка надходження відпаду (крім шишок), який у структурі фітодетриту ділянок становив, залежно від періоду вегетації, від 7 до 35 %, мала вигляд кривої з двома піками — наприкінці травня — початку червня та у серпні. У цей час маса

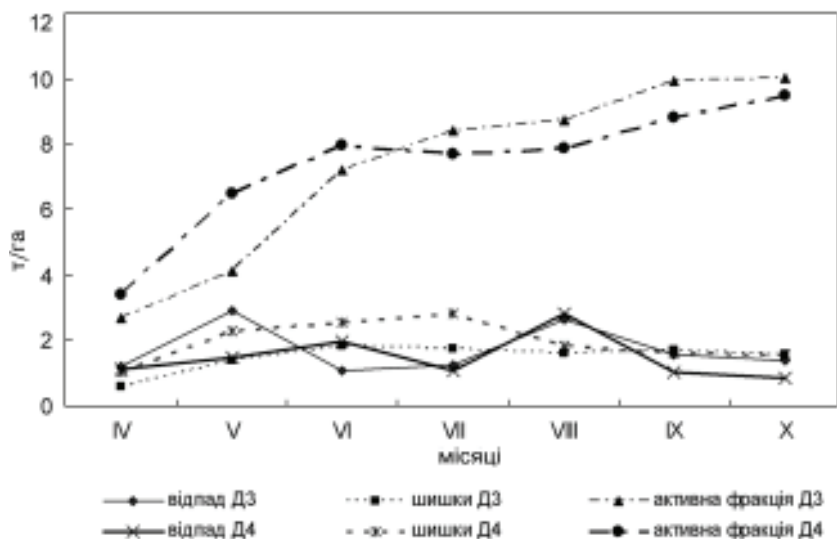


Рис. 2. Динаміка запасів підстилки у сосновому лісі на ділянках Д<sub>3</sub> та Д<sub>4</sub> (заказник Лісники)

інертної фракції підстилки в абсолютній величині становила 2–2,9 т/га і була більшою за середньовегетаційний показник на 35–90 %.

В інші періоди спостережень запас грубої фракції був нижчим за середній на 8–43 %. Обсяг відпаду на ділянці Д<sub>3</sub>, тобто у верхній частині схилу, був на 14 % вищим порівняно з ділянкою Д<sub>4</sub>, розташованою в нижній частині схилу.

Встановлено, що фракція шишок є вагомим компонентом скелетної частини підстилки, що за обсягами наближалася до камбіальної частини відпаду (гілок та кори); на ділянці Д<sub>3</sub> запас шишок був нижчим на 13 %, а на ділянці Д<sub>4</sub> перевищував цей показник на 32 %. За період року з активними температурами (зокрема, з травня по липень) зафіксовано тенденцію до збільшення надходження шишок під намет лісу, коли відхилення від середнього (1,50 та 1,96 т/га) на ділянці 3 становило 8–22 %, а 4 — 17–44 %. З кінця літа шишок опадало дещо менше. Отже, на динаміку грубої частини підстилки весняно-осіннього періоду впливали феноритми у лісовому ценозі.

Відомо, що основна частина втрат підстилки припадає на теплий період року, тоді як взимку темпи деструкції сповільнюються [7]. Враховуючи це, можна припустити, що погодні умови (тепла і малосніжна зима) сприяли безперервності біотичної конверсії детриту, в результаті чого весняні запаси підстилки на моніторингових полігонах виявилися значно нижчими порівняно з показниками кінця вегетації 2006 р. (близько 15 т/га у широколистяному і 14 т/га у сосновому лісі).

Лісові біогеоценози є відкритими екологічними системами, що ефективно функціонують завдяки взаємодії їх компонентів, яка ґрунтується на речовинно-енергетичному обміні між ними. Лісовим екосистемам властивий надземний тип накопичення органічної маси, тому лісова підстилка є одним з основних і потужних акумуляторів енергії.

Депонування підстилки в лісовому ценозі безпосередньо пов'язане з типом та бонітетом деревостану. У зв'язку з цим енергопотенціал мортмаси під наметом лісу не є стабільним, оскільки зазнає впливу зовнішніх та внутрішніх факторів.

За результатами досліджень встановлено, що протягом періоду спостережень енергопотенціал підстилки змінювався, відповідно до динаміки змін її запасу, зумовлених інтенсивністю надходження опаду (рис. 3).

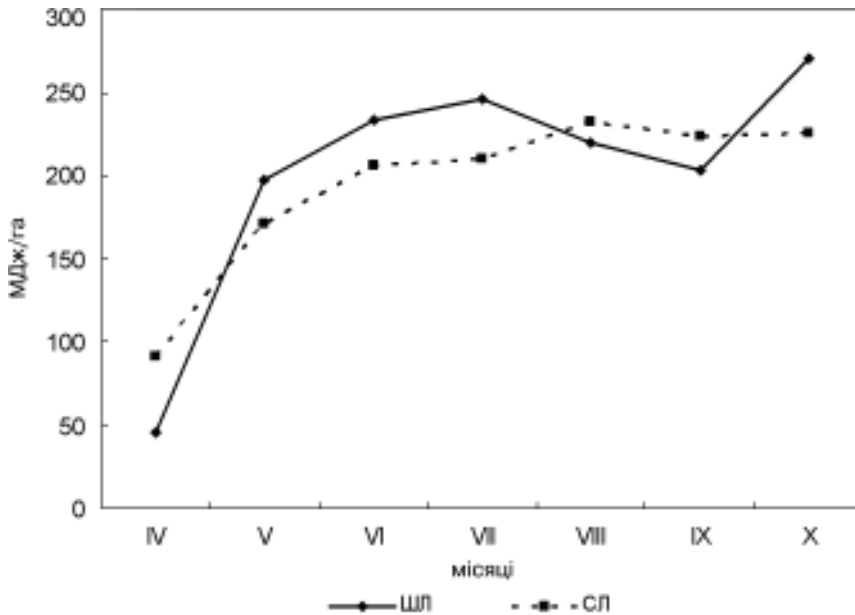


Рис. 3. Динаміка енергопотенціалу широколистяного (ШЛ) та соснового (СЛ) лісу

Як засвідчують криві, показники енергетичного потенціалу підстилки широколистяного лісу характеризуються більшою варіабельністю, ніж соснового, що зумовлене різними причинами. По-перше, ділянки мали різні стартові позиції: у широколистяному лісі енергетичний еквівалент підстилки становив 45,3 МДж/га, тоді як у мортмасі соснового лісу зосереджено енергії удвічі більше, оскільки хвоя розкладається значно повільніше, ніж листя. У подальшому у діброві спостерігалось різке збільшення енергопотенціалу підстилки з двома чітко вираженими піками: перший — травнево-липневий, пов'язаний з надходженням до підстилки широколистяного лісу відмерлого трав'яного компонента — ефемероїдів, другий — у жовтні, внаслідок опадання листя. У сухій речовині мортмаси соснового лісу енергопотенціал змінювався більш плавно і був майже на 7 % нижчим, ніж у діброві. Така тенденція пов'язана як з рівномірнішим характером розвитку рослинного покриву протягом вегетаційного сезону, так і поступовим і рівномірним опадом хвої.

У цілому за час дослідження енергозапас листяного лісу збільшився з 45,3 до 270 МДж/га, тобто у 6 разів, а соснового — від 90 до 220 МДж/га, тобто у 2,5 рази. Оцінюючи різницю накопичення енергозапасів цих лісів відносно періоду накопичення (183 доби), обчислюємо потужність накопичення енергозапасів:  $P = E/T$ , де  $P$  — потужність (вт),  $E$  — енергія (Дж),  $T$  — час (сек). Для листяних лісів цей показник становить 14,2 вт, соснових — 8,2 вт, тобто інтенсивність накопичення підстилки за період вегетації у листяних лісах удвічі перевищує такий соснових лісів. Водночас потужність розкладання підстилки за цей період становить, відповідно, 30 та 25 вт, тобто удвічі нижча [2]. Виходячи з того, що протягом року потужність на-



копичення і розкладання підстилки врівноважується, то в період вегетації перший переважає над останнім. Враховуючи кореляцію між ступенем накопичення — розкладання підстилки та стабільністю екосистем, можемо дійти висновку, що соснові ліси є удвічі стабільнішими, ніж листяні, а показники резистентності (відновлення) мають зворотний характер.

Головні шляхи трансформації рослинних решток можна представити як енергетично-речовинні ланцюги між біомасами сапротрофних організмів та їх підстилкою з відповідною акумульованою енергією [4, 5, 7].

Враховуючи це, за отриманими даними було проаналізовано структуру та визначено питому частку кожного компонента в енергопотенціалі мортмаси широколистяного та соснового лісу (рис. 4). Так, найбільшу частку, відповідно 71 і 66 % (ділянки Д<sub>1</sub> та Д<sub>2</sub> широколистяного лісу) та 69 і 67 % (ділянки Д<sub>3</sub> і Д<sub>4</sub> соснового лісу), у структурі енергозапасу підстилки становить її активна фракція, компоненти якої мають різний ступінь розкладання — від незначного і до такого, що втратив свою морфологічну будову. Решту енергопотенціалу мортмаси — 29–34 % у діброві та 31–33 % у сосновому лісі — формує інертна фракція, представлена відпадом (гілки, кора, шишки, корені). Слід зазначити також, що у соснових насадженнях запас енергії шишок у нижній частині схилу був на 31 % вищим, ніж у верхній.

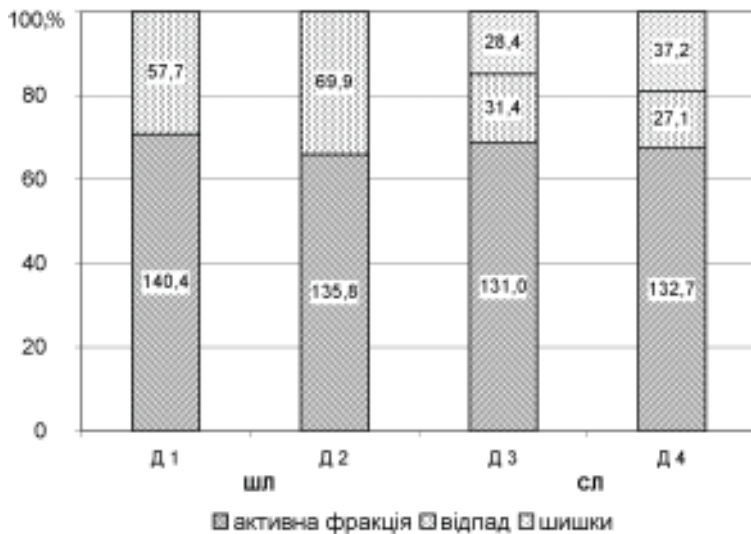


Рис. 4. Співвідношення середніх запасів енергопотенціалу компонентів підстилки широколистяного (Д<sub>1</sub>, Д<sub>2</sub>) та соснового (Д<sub>3</sub>, Д<sub>4</sub>) лісу (за вегетаційний період 2007 р.). Цифра у стовпчику відповідає запасу енергії у МДж/га

Різниця енергопотенціалу підстилки у широколистяному та сосновому лісі за погодних умов 2007 р. у середньому за вегетацію майже не змінювалася — становила близько 4 % на користь діброви.

## Висновки

На основі представленого матеріалу ми дійшли таких висновків:

1. Запас органічної речовини, сконцентрований у підстилці, відображає інтенсивність деструкційних процесів у лісових ценозах, може бути одним з інтегральних параметрів загальної стійкості лісових екосистем.

2. Динаміка запасів лісової підстилки у лісах залежить від інтенсивності надходження опаду, зокрема грубої, або скелетної частини (гілок, кори, шишок), а також інтенсивності розкладання активної фракції підстилки.

3. Баланс енергозапасів у неморальних лісах характеризується значно більшими сезонними коливаннями, ніж у лісах бореального типу, що визначає вищу інтенсивність процесів кругообігу речовин і трансформації енергії та свідчить про вищу динамічність цих екосистем. У хвойних лісах, порівняно з листяними, сезонна трансформація енергії підстилки характеризується нижчим градієнтом змін, що зумовлене як рівномірнішим накопиченням підстилки протягом сезону, так і повільнішим її розкладанням і свідчить про вищу (удвічі) інерційність екосистем бореального типу.

1. Дідух Я.П. Теоретичні проблеми еволюції рослинного покриву // Ю.Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука. – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 11–26.
2. Дідух Я.П. Порівняльна оцінка енергетичних запасів екосистем України // Укр. ботан. журн. – 2007. – **64**, № 2. – С. 177–194.
3. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. – М.: Наука, 1969 – 55 с.
4. Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. – М.: Наука, 1977. – 312 с.
5. Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. – М.: Наука, 1971 – 275 с.
6. Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – 401 с.
7. Чорнобай Ю.М. Трансформація рослинного детриту в природних екосистемах. – Львів: ДПМ НАН України, 2000. – 352 с.

**Д.Ф. ДЕРКАЧ<sup>1</sup>, В.Д. ЗОСИМОВ<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, МСП, 01601

<sup>2</sup>Київський обласний державний проектно-технологічний центр  
охорони родючості ґрунтів і якості продукції

## **ДИСИПАЦІЯ ЕНЕРГІЇ ПОТУЖНОГО ЧОРНОЗЕМУ ЗАПОВІДНИКА «МИХАЙЛІВСЬКА ЦІЛИНА» ПІД ВПЛИВОМ ЕКСПАНСІЇ *PRUNUS SPINOSA* L.**

*К л ю ч в і с л в а:* втрати гумусу, енергопотенціал, прогноз, урожай, фітомаса, речовина, енергія

*D.F. DERKACH<sup>1</sup>, V.D. ZOSIMOV<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

<sup>2</sup>Kyiv Regional State project-technological center of soil fertility  
and product quality protection, Kyiv

### **DESIPATION OF ENERGY OF POTENT CHERNOZEM IN «MIKHALIVSKA TZILYNA» RESERVE UNDER THE INFLUENCE OF THE *PRUNUS SPINOSA* L. EXPANSION**

Biological features of *Prunus spinosa* L. are described. Formulae for prognosis calculation of the blackthorn expansion in grass phytocoenosis are listed. Humus and its energy potential losses have been studied. It is established that for ten-year period of blackthorn growing with its flowerbed of 78 m in diameter on potent chernozem the meter layer of soil loses 14 t/ha of humus. It equals to energy potential loss of 3526 GJ/ha or to 1,3 cm humus layer depletion.

*К е у w o r d s:* humus, energy potential, prognosis, phytomass, clonal blackthorn shoots

*Д.Ф. ДЕРКАЧ<sup>1</sup>, В.Д. ЗОСИМОВ<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України, г. Київ

<sup>2</sup>Киевский областной государственный проектно-технологический  
центр охраны плодородия почв и качества продукции

### **ДИССИПАЦИЯ ЭНЕРГИИ МОЩНОГО ЧЕРНОЗЕМА ЗАПОВЕДНИКА «МИХАЙЛОВСКАЯ ЦЕЛИНА» ПОД ВЛИЯНИЕМ ЭКСПАНСИИ *PRUNUS SPINOSA* L.**

Дана характеристика биологических особенностей роста, развития и распространения кустарника *Prunus spinosa* L. Предлагаются формулы для определения величины площадей под терном в результате его экспансии в травяные фитоценозы степей. Исследованы потери гумуса и его эквивалента — энергопотенциала. Установлено, что за 10 лет на месте формирования на мощном черноземе куртины терна диаметром 78 м, метровый слой почвы теряет 14 т/га гумуса, что эквивалентно 3526 ГДж/га энергии, а в объемном выражении составляет слой гумуса толщиной 1,3 см.

*Ключевые слова:* потери гумуса, энергопотенциала, урожай, фитомасса, вещество, энергия

З кінця 50-х років ХХ ст. на східному краї заповідного степу «Михайлівська цілина» росло кілька особин чагарника *Prunus spinosa* L., з яких розпочалась його інтенсивна експансія в заповідник. Уже в 1974 р. виявлено три невеликі осередки терену в різних частинах абсолютно заповідного степу (АЗС). Під час геоботанічного

© Д.Ф. ДЕРКАЧ, В.Д. ЗОСИМОВ, 2007

картування в червні 1981 р. В.С. Ткаченко зафіксував на АЗС більше десятка його окремих куртин діаметром від 5 до 23 см [22]. У червені 2001 р., за даними згаданого вище автора, площа тереняків на АЗС сягала 2,02 га, а кількість поодиноких кущів і дифузно розсіяних окремих екземплярів збільшилася до 32 [23]. У періодично викошуваному степу (ПВС) ці показники становили, відповідно, 0,55 га і 9 штук.

*Prunus spinosa* надзвичайно поліморфний вид, його представники значно різняться за габітусом, варіюючи від карликових форм заввишки 0,5 м до досить високих (4–6 м) кущів.

Коренева поросль цієї рослини утворюється з додаткових або адвентивних бруньок, густо розташованих на горизонтальних коренях, що залягають переважно на глибині до 5–60 см, і лише незначна частина їх досягає 80–120 см і глибше. В.А. Колесніков відзначає, що окремі корені *P. spinosa* іноді сягали глибини 7 м [13]. Природне старіння або механічне знищення чагарника, сильне пошкодження морозами чи іншими несприятливими факторами середовища посилюють кореневе утворення і численні паростки починають інтенсивно заселяти навколишню територію. Спочатку паростки з обростаючими гілками мають однакову висоту. Досягнувши «межі критичної щільності» — деь через 3–4 роки — приріст парості куща у висоту загалом знижується на 6–15 % порівняно з поодинокими екземплярами.

Висока щільність — до 3–6 клонів на 1 м<sup>2</sup> — задіює механізм авторегуляції, який забезпечує оптимальну популяційну щільність цього виду. Остання залежить від трофності ґрунту, біологічної особливості виду і агрометеорологічних умов місцевості. Незважаючи на те, що рослина розвивається з однієї насінини і в подальшому розмножується вже вегетативним способом, але, незалежно від розміру куща, вся її коренева система поєднана. Можна припустити з високою ймовірністю, що до центральних екземплярів у посушливі періоди надходить вода, яку всмоктують периферійні паростки з оточуючих ділянок. У двометровому шарі ґрунтової товщі останніх, як правило, містяться більші запаси продуктивної вологи, ніж у центральній частині куща.

У достатній кількості вологи для хорошого росту молоді порослі вистачає лише на 3–5 років. У подальшому інтенсивність росту і стан рослин погіршується через нестачу вологи у другій половині вегетаційного періоду. Запаси вологи кореневмісного шару знижуються до рівня вологості стійкого в'янення і нижче. При цьому в розпал літа частково опадає листя і засихають нижні скелетні гілки.

Для *P. spinosa* характерний відносно швидкий ріст і розвиток як куща у цілому, так і окремих його органів. Ця властивість проявляється у швидкоплідності і активному наростанні обсягу крони, а також у деяких особливостях росту куща і проходження фенофаз пагонів та бруньок. Куртини терену бувають різного діаметру, але кожна з них — це один кущ, сформований численними паростками. Досить яскраво кількісна та вікова градація велетенського куща простежується в напрямку від його центру до периферії: висота поступово знижується, а кількість рослин на 1 м<sup>2</sup> у декілька разів збільшується. Щільність порослі у віці до 5 років може сягати 10–15 шт. і більше на 1 м<sup>2</sup>. У подальшому у процесі конкуренції за воду та світло окремі паростки поступово відмирають і у віці 8–15 років їх кількість на 1 м<sup>2</sup> зменшується до 3–5 шт.

По мірі росту та інтенсивного гілкування формуються досить густі, щільні зарослі, внаслідок чого пряме сонячне проміння в нижні яруси намету крон і на поверхню ґрунту практично не проникає. Це, своєю чергою, призводить майже до повного зникнення трав'яного покриву і відмирання гілок в нижньому ярусі. Лише на вершині 3–4-метрового куща залишається 5–8 гілок з листям, які сплітаються з гілками сусідніх кущів, утворюючи густе шатро.

З усіх вегетативних органів *P. spinosa* найбільшою силою росту відзначаються його корені, які можуть рости в бік за межі куща на відстань до 3–4 м на рік. Слід зазначити й те, що вздовж такого кореня із сплячих адвентивних бруньок через кожні 10–15 см з'являються паростки, в результаті чого куртина займає навколишні території.

Експедиційні польові дослідження 2004 та 2005 рр. показали, що за рік радіус куртини збільшується на 0,6–10 м залежно від агрометеорологічних умов року. Підрахунки на основі величини діаметра (78 м) куртини, яка утворилася впродовж 35 років, засвідчують, що в середньому за рік діаметр збільшується на 2,22 м.

Зовнішні контури куртин терену в першому наближенні можна прийняти за коло чи еліпс, тому пропонується формула для визначення їх загальної площі та щорічного приросту у вигляді кола:

$$S_{кр} = 3,14 \cdot (\Pi_p \cdot n)^2, \quad (1)$$

де  $S_{кр}$  — площа куртини, подібної до круга за певний рік, м<sup>2</sup>;  $\Pi_p$  — середній приріст радіуса за рік, м;  $n$  — кількість років.

Для куртин, подібних до еліпса, площу можна визначити за формулою:

$$S_{ел} = 3,14 \cdot A \cdot B \cdot n, \quad (2)$$

де  $S_{ел}$  — площа куртини, подібної до еліпса, за певний рік, м<sup>2</sup>;  $A$  — середній приріст за рік великого радіуса еліпса за рік, м;  $B$  — середній приріст малого радіуса еліпса за рік, м;  $n$  — кількість років.

Формула (1) дозволяє прогнозувати наростання площі куртин через будь-які відрізки часу.

Для визначення кількості років, упродовж яких буде зайнята певна площа (в га) куртиною чагарника пропонується така формула (3) для округлої форми і для еліпса (4):

$$n = \sqrt{\frac{S}{3,14 \times \Pi_p}} \quad (3)$$

$$n = \frac{S}{3,14 \cdot A \cdot B} \quad (4)$$

Таким чином, якщо приріст радіуса за 40 років збільшиться удвічі, то площа куртини — у 3–5 разів (табл. 1).

Слід враховувати також, що, крім збільшення площі існуючих куртин, з'являтимуться нові, які виростатимуть із насіння, занесеного птахами, тому розповсюдження цього чагарника і наростання площі його куртини має характер ланцюгової реакції. Якщо таких «кущів» на даний час налічується близько 10, то при середньому прирості радіуса на 0,6 м на рік упродовж 40 років загальна втрата лучного степу становитиме 9,2 га, а при прирості на 1 м площа збільшиться до 15,4 га (табл. 1).

**Таблиця 1. Прогноз втрати площі (га) трав'яної рослинності на АЗС «Михайлівської цілини» внаслідок розростання куртини *P. spinosa* (діаметром 60 м) з різними величинами річних приростів радіуса впродовж 2005–2045 рр.**

Рік	Зміна радіусу куртини в часі залежно від величини річних приростів ( $\Delta R$ )			Зміна площі куртини (га) в часі залежно від величини річних приростів ( $\Delta R$ )			Збільшення площі приростів куртини (га) з віком за різних $\Delta R$			Прогнози величини втрат площі трав'яних угруповань (га) на АЗС внаслідок розростання 10 куртин		
	$\Delta R = 0,6$ м	$\Delta R = 1,0$ м	$\Delta R = 2,0$ м	$\Delta R = 0,6$ м	$\Delta R = 1,0$ м	$\Delta R = 2,0$ м	$\Delta R = 0,6$ м	$\Delta R = 1,0$ м	$\Delta R = 2,0$ м	$\Delta R = 0,6$ м	$\Delta R = 1,0$ м	$\Delta R = 2,0$ м
2005	30	30	30	0,28	0,28	0,28	0,13	0,22	0,51	2,8	2,8	2,8
2015	36	40	50	0,41	0,50	0,75	0,13	0,22	0,51	4,1	5,0	7,5
2025	42	50	70	0,55	0,74	1,54	0,14	0,24	0,80	5,5	7,9	15,4
2035	48	60	90	0,72	1,13	2,5	0,17	0,39	1,00	7,2	11,3	25,0
2045	54	70	110	0,92	1,54	3,8	0,20	0,41	1,3	9,2	15,4	38,0

Тому інтенсивну експансію *P. spinosa* можна назвати «армагедоном степів», з часом чагарник поглине більшу частину їх площі, що призведе до великих втрат степових трав'яних ценозів.

Швидкість і обсяги наступу терену на степ залежать від його біологічних особливостей, типу ґрунту, кількості в ньому поживних речовин та агрокліматичних умов місцевості.

Основну роль у розповсюдженні *P. spinosa* відіграють птахи. Сукцесійні процеси у степу, спричинені орнітохорною діяльністю граків, ворон, шпаків та ін., призводять до насичення степу чагарниками та деревами, які знаходяться в оптимальних для росту і розвитку умовах.

Терену як плодовій рослині властива скоростиглість бруньок. За період вегетації він може формувати дві, а то й три їх генерації, що досить помітно впливає на процес індивідуального розвитку. У його онтогенезі відбуваються два важливі процеси — ріст і швидкий розвиток. У щільних угрупованнях цієї рослини переважає апікальний ріст, а латеральний (потовщення стовбура, гілок і пагонів) загальмований внаслідок відсутності вільного простору, дефіциту прямого сонячного освітлення та нестачі вологи.

У ході онтогенезу відбуваються послідовні вікові зміни ріст, розвиток, плодоношення і відмирання. Усі ці особливості вікового стану і співвідношення між вегетативним ростом і плодоносними органами (плодоношенням) П.Г. Шитт [26] обрав за показники, за якими визначив у дерев і плодкових рослин кілька вікових періодів, а саме: посиленого росту, росту і плодоношення, плодоношення і росту, плодоношення і, нарешті, спадання плодоношення і засихання.

За даними А.Ю. Кудрявцева, старіння і відмирання популяції терену в центрі куртини починається після 20 років і завершується через 6–12 років появою про-світлень у верхньому шатрі куртини, що сприяє розвитку трав'яного покриву [16]. При цьому значно збагачується його видовий склад. Спостереження вищезгаданого автора здійснені в умовах континентального клімату на Приволзькій височині, але ці дані не можна віднести до лісостепової зони України. За нашими результатами і дослідженнями інших науковців 30-40-річні тернякові угруповання, навпаки, лише

«набирають обертів», інтенсивно наступаючи на пирійно-куничникові фітоценози АЗС заповідника «Михайлівська цілина» [22, 23].

Один з авторів цієї статті щорічно спостерігає на півдні Вінниччини зарості терену на узліссі деградованої діброви, які ростуть там ще з XIX століття. Проте й досі немає ознак їх деградації чи зменшення площі, а навпаки, вони все більше і більше охоплюють залишені поля. Довговічність цього чагарника можна пояснити тим, що паростки, які з'являються з кореня, продовжують свій розвиток від початкових стадій.

Коли настає його останній віковий період — плодоношення і засихання, всередині куртини найстаріші пагони починають випадати, але на їх місці можуть з'явитися нові паростки, оскільки корені терену характеризується реверсивністю, тобто здатністю повертатися на старе місце і утворювати нову парость. Ріст чагарника може припинитися лише в разі його хімічного знищення або повного виснаження ґрунту. Останнє мало ймовірно, бо густа коренева система, старіючі та відмираючі, частково поповнює ґрунт гумусом і поживними речовинами. Крім цього, терен надзвичайно витривалий до підвищеного вмісту солей в ґрунті і навіть явища алелопатії не лімітують його розвиток.

Можна констатувати, що експансія терену є величезною загрозою для степових заповідників. Адже навіть за найбільш приблизними розрахунками, якщо не призупинити його наступу на «Михайлівську цілину», то через 20–25 років терен займатиме до третини від загальної площі АЗС. Крім терену ще є й інші чагарники, дерева, які також інтенсивно розповсюджуються, тому площа степу скорочуються ще більше.

Експансія *P. spinosa* у степах впливає на ґрунтотвірні процеси, які до цього часу залишаються не дослідженими. Не існує одностайної думки щодо ролі природних і штучних лісостанів у накопиченні органічної речовини в ґрунтах. Адже ліси, що тисячі років ростуть на одному місці, не виснажують ґрунт і не самозріджуються. В.В. Докучаєв у низці своїх праць яскраво охарактеризував зв'язок ґрунтоутворення з рослинністю та участь останньої у цьому процесі.

Під впливом лісової рослинності відбувається лише процес опідзолювання ґрунту [13, 21]. С.І. Коржинський вперше висловив думку про те, що ліс, який поселяється на чорноземі, спричиняє деградацію останнього [13]. Під впливом дуба відбуваються процеси зменшення вмісту перегною, вилуговування полуторних окиснів, збільшення кількості двоокисів кремнію і таким чином чорноземи перетворюються в сірі лісові ґрунти [12]. Д.Ф. Деркач повідомляє про значне зниження (до 4 %) вмісту потужного чорнозему і його енергопотенціалу при багаторічному вирощанні *P. spinosa* у «Михайлівській цілині» [8]. У той же час інші дослідники стверджують, що лісові рослини, поселяючись на чорноземах, не завжди спричинюють їх опідзолення [2, 6, 7]. А.А. Роде, аналізуючи це питання, дійшов висновку, що характер зміни степових ґрунтів під лісом може бути різним [18]. Зокрема, насадження лісу на чорноземах часто посилюють біологічну акумуляцію, а не процеси опідзолювання. До аналогічного висновку дійшли С.І. Коржинський та В.Г. Стадніченко, вивчаючи ґрунти штучних насаджень у степовій зоні України, які стверджують, що в умовах степу запаси води є вирішальним фактором поліпшення лісорослинних умов, які впливають на ґрунтотвірний процес, а, отже, прогресивне збільшення родючості ґрунту під лісом [13, 20]. Зокрема, В.Г. Стадніченко [18] зазначає, що відсотковий вміст гумусу під лісом інтенсивніше збільшується у звичайному чорноземі, в той час як у південному чорноземі інтенсивність його нако-

пичення зменшується, а в темно-каштанових ґрунтах — навіть ще більшою мірою. А.П. Травлеєв [24] відзначає своєрідність ґрунтотворних процесів у степовій зоні під лісами, вважаючи, що вони нічого спільного з опідзолюванням не мають, а навпаки, під цими лісами кількість гумусу збільшується, поліпшуються агрохімічні властивості і знижується карбонатний горизонт. П.С. Погребняк [17] стверджував, що процеси деградації чорнозему під лісовими насадженнями короткочасні і, розвиваючись по замкнутому колу, забезпечують сталість ґрунтових процесів і типів місцезростань для лісу.

З огляду на суперечливу оцінку ролі деревостанів у ґрунтотворних процесах автори поставили собі за мету з'ясувати, як змінюються агрохімічні показники потужного чорнозему в АЗС, де в даний час росте куртина *P. spinosa* діаметром 78 м.

Важливо відзначити і те, що у «Михайлівській цілині» визначали агрохімічні показники у 1960, 1968 та 1982 рр., коли там спостерігали тільки трав'яні фітоценози. Це дозволяє зробити оцінку впливу деревних рослин на зміну агрохімічних показників на основі порівняння минулих визначень із сьогоденними.

### Методика досліджень

Під час чергових експедицій 2004 і 2005 рр. до заповідника «Михайлівська цілина» відібрано зразки ґрунту в межах цієї куртини, де виростала 10-річна парость терену. Вік парості визначали за річними кільцями поперечного зрізу її штамбу. Зразки ґрунту відбирали у чотирикратній повторності за існуючими методиками [4]. Крім того, відбирали зразки ґрунту в періодично викошуваному степу (ПВС), в агроценозі (АЦ) на відстані 650 м від куртини та в діброві штучної посадки на чорноземі в 1897 р.

Зразки ґрунту аналізували в лабораторії Київського ОДПТЦ охорони родючості ґрунтів і якості продукції. Кислотність рН визначали за ДОСТ 26483-85, гумус — за І.В.Тюрніним, азот — методом Корнфільда, рухомий фосфор і калій — методом Чирікова модернізованого ДСТУ 4115-2002. Кальцій визначали атомно-абсорбційним методом. Одержані кількісні показники цих елементів у ґрунті перераховували в їх енергетичний потенціал.

### Результати досліджень та їх обговорення

Результати лабораторних аналізів показали, що в потужному чорноземі АЗС під куртиною терену вміст гумусу і запаси енергії порівняно з такими ж показниками трав'яного ценозу АЗС з часом помітно зменшуються (табл. 2). Зокрема, на одній і тій самій ділянці за визначеннями 1968 р. кількість гумусу під трав'яними фітоценозами у 10-сантиметровому шарі становила 12,2 %, що в енергетичному виразі становить 2381 ГДж/га. Визначення цього показника у 2005 р. на цьому ж місці, але вже під куртиною виростаючого терену показали, що кількість його знизилася до 7,55 %, а енергопотенціал зменшився до 1461 ГДж/га. Таким чином, лише за 10 років розвиток терену призвів до втрат гумусу в шарі 0–10 см до 4,65 %, або 40 т/га, а в енергетичних одиницях становить 920 ГДж/га. Порівнюючи з дібровою, в куртині терену лише на 0,94 % гумусу більше, що пояснюється як різним його вмістом, так і різною об'ємною масою, яка в АЗС становить 0,84 г/см<sup>3</sup>, а в діброві — 0,67 г/см<sup>3</sup>. У цілому в шарі ґрунту 0–20 см втрати енергії під велетенським кущем терену за 10 років порівняно з АЗС становлять 141,3 т/га гумусу і 3259 ГДж/га енергії



(табл. 2); в діброві цей показник порівняно з тереном вищий лише на 1202 ГДж/га, а в агроценозі — нижчий на 1130 ГДж/га. Зіставлення верхнього 0–50-сантиметрового шару ґрунту з нижнім (50–100 см) засвідчують, що в нижньому горизонті такі втрати гумусу та енергії майже у чотири рази менші (табл. 2). Тобто основна маса коренів *P. spinosa* зосереджується у верхньому шарі і отримує поживні речовини саме з цього горизонту.

Заслугує на увагу і те, що під куртиною терену за 10 років запаси зменшилися на стільки, наскільки в діброві — за 100 років. Це засвідчує, що діброва увійшла в стан гомеостазу і щорічного відновлення свого речовинно-енергетичного вмісту, а на ділянках під *P. spinosa* відбувається інтенсивне винесення енергії, тобто і зростання ентропії. Визначення в ґрунті вмісту найважливішого органогену азоту показали, що і цей елемент досить інтенсивно використовується тереном або виноситься.

Зокрема, величина цього показника у 0–10 см шарі ґрунту на ПВС становить 392 мг/кг, а під тереном — лише 336 мг/кг ґрунту, тобто є нижчою на 56 мг/кг. Порівняно з дібровою і агроценозом, навпаки, – вміст азоту під терняком вищий, відповідно, на 26 і 146 мг/кг ґрунту.

Величина сумарного енергетичного потенціалу азоту, який міститься в різних генетичних горизонтах метрової товщі під кущем 10-річного терену, становить 174 ГДж/га, а в діброві — 149 ГДж/га. Така суттєва різниця свідчить про інтенсивне використання цього елемента навіть на ранній стадії 10-річного розвитку. Якщо порівняти з періодично викошуваним степом, віддаленим від куртин *P. spinosa* лише на 130 м, то і в цьому випадку під тереном енергопотенціал гумусу на 34 ГДж/га нижчий (табл. 3). Зауважимо, що з ПВС упродовж чотирьох років вивозять значні обсяги фітомаси першого укусу. Це засвідчує, що *P. spinosa* відзначається величезною енергією росту, сприяє інтенсивному розкладанню великої кількості гумусу, мінералізації азоту та його виносу. Даний висновок підтверджується порівнянням вмісту як з агроценозом, так із дібровою (табл. 3). Аналогічна ситуація простежується з виносом фосфору та калію (табл. 3). Сумарна величина енергії фосфору в метровому шарі діброви становить 4,72 ГДж/га, в ПВС — 4,8 ГДж/га, а *P. spinosa* — 4,5 ГДж/га. За показником енергії калію відмінності між куртиною терену і ПВС незначні, а порівняно з дібровою — на 0,37 ГДж/га нижчі. Відомо, що на маловилугуваних чорноземах, багатих органічною речовиною, фосфор малорухомий, тимчасом як кількість нітратів за наявності вологи в ґрунті значно збільшується. По мірі збільшення ступеня вилугуваності чорноземів та їх опідзолювання збільшується рухомість фосфатів, зменшується кількість нітритів і посилюється вимивання калію.

Якщо порівняти сумарний енергопотенціал нижнього (50–100 см) шару ґрунту під тереном з таким шаром в діброві і ПВС, то в першому випадку він нижчий, відповідно, на 815 і 268 ГДж/га. Це засвідчує, що чагарник внаслідок великої щільності порослі краще освоює також і нижній (50–100 см) горизонт ґрунту (табл. 3).

Порівняння сумарного енергопотенціалу гумусу, азоту, фосфору і калію в метровій товщі чорнозему серед природних фітосистем показує, що цей показник найнижчий (1232,5 ГДж/га) в куртині терену, зокрема, в діброві він вищий на 564 ГДж/га, а в ПВС — на 972 ГДж/га і лише в агроценозі він на 958 ГДж/га нижчий (табл. 3).

Таблиця 2. Вплив 10-річного розвитку *P. spinosa* на втрати гумусу та його енергопотенціалу (ЕП) на потужному чорноземі (2005 р.)

Потужність горизонту (см)	<i>P. spinosa</i>		АЗС (1968 р.)		Діброва (Д)		Агропенез (АЦ)		<i>P. spinosa</i> – АЗС		<i>P. spinosa</i> – Д		<i>P. spinosa</i> – АЦ	
	гумус т/га	ЕП ГДж/га	гумус т/га	ЕП ГДж/га	гумус т/га	ЕП ГДж/га	гумус т/га	ЕП ГДж/га	гумус т/га	ЕП ГДж/га	гумус т/га	ЕП ГДж/га	гумус т/га	ЕП ГДж/га
0-10	63,4	1461	103,2	2381	44,4	1023	63,8	1470	-39,8	-917	19,0	438	-0,4	-9
10-20	69,6	1604	99,2	2287	66,1	1523	64,4	1484	-29,6	-682	3,5	81	5,2	120
20-30	65,2	1503	83,1	1915	63,7	1468	59,2	1364	-17,9	-413	1,5	35	6,0	138
30-50	109,2	2517	133,0	3064	122,4	2821	103,0	2374	-23,8	-548	-13,2	-304	6,2	143
50-70	103,6	2387	110,6	2550	112,5	2588	81,4	1876	-7,0	-161	91,1	-201	22,2	512
70-90	85,9	1980	96,6	2226	97,4	2245	76,4	1761	-10,7	-247	-11,5	-265	9,5	219
90-100	30,0	691	42,5	978	45,9	1058	36,4	839	-12,5	-288	-15,9	-366	-6,4	-147
Σ 0-20	133,0	3065	202,4	4668	110,5	2546	128,2	2954	-69,4	-1603	22,5	519	4,8	111
Σ 0-50	307,4	7084	418,5	9647	296,6	6835	290,4	6692	-111,1	-2563	10,8	249	17,0	392
Σ 50-100	219,5	5058	249,7	5754	2558	5891	194,2	4475	-30,2	-696	-36,6	-833	25,3	583
Σ 0-100	526,9	12142	668,2	15401	552,4	12826	484,6	11168	-141,3	-3256	-25,5	-684	42,3	975

Таблиця 3. Величини енергопотенціалу у складових органічної і мінеральної частин в потужному чорноземі під різними типами фітосистем (2005 р.)

Фітоценоз	Енергопотенціал ГДж/га				
	гумус	азот (N)	фосфор (P)	калій (K)	разом
0–50 см					
<i>P. spinosa</i>	7084,0	107,3	2,41	2,56	7196,3
Діброва	6835,0	104,6	2,52	2,63	6944,8
Агроценоз	6687,0	99,6	3,15	2,09	6791,8
ПВС	7763,0	133,4	2,50	2,4	7901,3
50–100 см					
<i>P. spinosa</i>	5058,0	66,6	2,06	2,22	5129,0
Діброва	5895,0	44,4	2,20	2,58	5944,2
Агроценоз	4476,0	75,4	2,97	2,14	4556,5
ПВС	5307,0	85,1	2,28	2,18	5396,6
0–100 см					
<i>P. spinosa</i>	12142,0	174,0	4,47	4,78	12325,5
Діброва	12730,0	149,0	4,72	5,21	12889,0
Агроценоз	11163,0	175,0	6,12	4,23	11367,0
ПВС	13070,0	218,0	4,79	4,58	13297,4

Останнє є досить зрозумілим, адже агроценози понад 80 років піддаються експлуатації і щорічно з них відчужується велика кількість речовини та енергії.

Оскільки терен — рослина плодова, то доцільно визначити величину виносу енергії на побудову його вегетативної і репродуктивної частин. У терену з «Михайлівської цілини» вага одного плоду коливається в межах 7–10 г. Тому ми не припустимося великої помилки, якщо змодельємо винос поживних речовин 10-річним тереном на основі таких показників дрібноплідного сорту Ізюм Єрік, вага одного плоду якого сягає 8–10 г. Для цього скористаємося даними І.В. Белоханова [3] щодо вищезгаданих показників деревами сливи сорту Ізюм Єрік з площі 1 га 9-річного саду (табл. 4). Ці рослини належать до одного роду і за своїми біологічними властивостями майже не відрізняється. До цього слід додати, що в культурі сливи площа живлення однієї особини становить 33 м<sup>2</sup>, а в досліджуваній культурі терену на такій площі ростуть близько 120-140 екземплярів. Зрозуміло, що в такому разі величина виносу поживних речовин буде більшою, а забезпеченість водою і теплом — набагато гіршою.

Розрахуємо кількість винесеної з ґрунту речовини одним деревом сливи сорту Ізюм Єрік і перенесемо цей показник в декілька разів зменшеним на один екземпляр парості *P. spinosa* з тим, щоб вирахувати величину згаданого показника на 1 га терену. Отже, вираховуючи різну площу живлення одного дерева сливи і

Таблиця 4. Величини вносу з ґрунту поживних речовин та енергії 8-річними деревами сливи (300 шт./га) за вегетаційний період з 1 га (за даними І.В. Белоханова [3])

Частина рослини	Вага сирової маси (кг)	Вода (л)	Суха речовина* (кг)	Енергія* (МДж)	Азот		Фосфор		Калій		Магній		СаО (кг)			
					N (кг)	МДж*	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (кг)	P* (кг)	МДж*	K <sub>2</sub> O (кг)	K* (кг)	МДж*		MgO (кг)	Mg* (кг)	МДж*
М'якоть плоду	8966	7759	1207	22741	11,1	963	4,2	1,8	22,7	19,2	15,9	132	2,1	1,27	31,5	1,2
Кісточка	556	156	400	8708	3,0	260,0	0,9	0,4	5,1	0,6	0,5	4,2	0,6	0,4	8,9	0,6
Черешок	327	196	131	2468	2,1	182	0,3	0,13	1,6	1,5	1,2	10	0,2	0,12	5	3,3
Плід у цілому (Пл)	9849	8110	1738	33917	16,2	1405	5,4	2,4	29,4	21,3	17,6	146	2,9	1,75	45	5,1
Листя (Л)	2007	1292	715	13471	15,0	1302,0	3,6	1,6	20,2	20,1	16,7	139,0	9,3	5,6	139,0	30,6
Деревина (Д)	655	328	327	6161	3,6	312	1,2	0,5	6,3	2,1	1,7	14,1	1,8	1,1	27,3	14,4
Разом	2662	1620	1042	19632	18,6	1614	4,8	2,1	26,5	22,2	18,4	153,1	11,1	6,7	166,3	45
Корені (К)*	218	109	109	2053	1,2	104,0	0,4	0,1	2,1	0,7	0,8	5,0	0,6	0,4	9,0	4,8
Л+Д+К*	2880	1729	1151	21685	19,8	1718	5,2	2,2	28,6	22,9	19,2	158,1	11,7	7,1	175,3	49,8
Σ П+Л+Д+К*	12729	9839	2889	55602	36	3123	10,6	4,6	58,0	44,2	36,8	304,1	14,6	8,85	220,3	54,9
Пл : Л+Д+К*	3,4:1	4,7:1	1,5:1	1,6:1	1:1,2	1:1,2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:4	1:4	1:4	1:10

\* Розрахунки виконав Д.Ф. Деркач

однієї парості терену підійдемо до розрахунків виносу речовини з ґрунту диференційно. А саме, що за вегетаційний період однієї порослі *P. spinosa* приріст у сухій вазі деревини (пагони, гілля, штаб) у 5, коренів — у 4, листя — у 10, і величина урожаю плодів — у 20 разів менша, ніж на одному дереві сливи.

Звісно, це віртуальна величина і на нашу думку всередині куртини, коли відбувається природне зрідження порослі, згадані величини можуть бути значно більшими. Дійсну картину покажуть майбутні визначення фітомаси та врожаю з урахуванням вікових змін *P. spinosa*.

Отже, за даними табл. 4 розраховуємо згадані вище показники, зокрема у сухій вазі приріст (деревини) сливи становить  $327 \text{ кг} : 300 \text{ шт.} = 1,09 \text{ кг}$ , а для *P. spinosa* —  $1,09 \text{ кг} : 5 = 0,218 \text{ кг}$ , тоді загальна кількість деревини на 1 га становитиме  $0,218 \cdot 40 \text{ тис. шт.} = 8,72 \text{ т/га}$ , або  $157 \text{ ГДж/га}$ ; для коренів —  $109 \text{ кг} : 300 = 0,36 \text{ кг} : 4 = 0,09 \text{ кг} \cdot 40 \text{ тис. шт.} = 3,6 \text{ т/га}$ , що в енергетичному виразі становить  $58 \text{ ГДж/га}$ ; для листового апарату:  $715 \text{ кг} : 300 \text{ кг} = 2,38 \text{ кг} : 10 = 0,236 \cdot 40 \text{ тис. шт.} = 9,44 \text{ т/га}$ , або  $170 \text{ ГДж/га}$ . У загальному підсумку вся фітомаса *P. spinosa* становить  $21,7 \text{ т/га}$  поживної речовини, яка еквівалентна  $385 \text{ ГДж/га}$ .

Величина врожаю плодів з 1 дерева у сухій вазі становить  $1738 \text{ кг} : 300 = 5,79 \text{ кг}$ . А такий показник для однієї рослини терену —  $5,79 : 20 = 0,289 \text{ кг}$ , тобто близько 300 грамів. На гектарі це становитиме  $0,289 \text{ кг} \cdot 4000 \text{ шт.} = 11,6 \text{ т/га}$ , що еквівалентно  $224 \text{ ГДж/га}$ .

На всі елементи чагарника *P. spinosa* у відсотковому відношенні припадає: на деревину — 26 %, на корені — 11 %, листя — 28 %, плоди — 35 %. Відношення репродуктивної частини фітомаси терену до її вегетативної становить  $11,6 \text{ т/га} : 21,8 \text{ т/га}$ , або 1 : 1,8. Це засвідчує, що на формування врожаю, який відчувається з екосистеми чагарником *P. spinosa*, витрачається 35 % речовини і енергії, а на вегетативну, яка залишається в цій екосистемі — 60 %.

У культурі сливи, на основі якої моделювали винос з ґрунту поживної речовини та її енергії, таке співвідношення носить зворотний характер: на репродуктивну частину дерева йде 60 %, а на вегетативну — лише 40 %. Подібні співвідношення репродуктивної і вегетативної частин у віковому періоді плодоношення спостерігаються в усіх кісточкових і насінневих культур.

Оскільки азот і мінеральні речовини потрапляють у рослину через кореневу систему, то підрахунки показують, що за вегетаційний період із степового потужного чорнозему в надземну частину *P. spinosa* переходить до  $2,0 \text{ т/га}$  азоту і мінеральних речовин, а в енергетичному виразі —  $45,2 \text{ ГДж/га}$ . При цьому з ґрунту виноситься найбільше азоту і кальцію, і якщо перший елемент в основному зосереджується в листі і плодах, то другий — у листі і деревині. У плодах і коренях кальцію понад як удвічі менше. Найменше *P. spinosa* виносить з ґрунту фосфору і магнію. На листовий апарат припадає 45 % загального виносу елементів живлення, а на плоди — тільки 15 %. В абсолютному виразі це становить  $287 \text{ кг/га}$  речовини, що еквівалентно  $10,2 \text{ ГДж/га}$  енергії (табл. 5).

Окремо розглянемо процеси ґрунтоутворення і деградації потужного чорнозему під куртиною терену. Відомо, що однією з особливостей саморозвитку угруповань деревної рослинності та інтенсивності ґрунтоутворення під її наметом — це співвідношення різних циклів біологічного кругообігу ( $C_1:C_2$ ), де  $C_1$  — річний відпад листя, коренів та плодів;  $C_2$  — річний приріст біомаси терену. Мета порівнян-

Таблиця 5. Розрахункові величини виносу з ґрунту речовини і енергії рослинами куртини терену (40 тис. шт. на 1 га) за вегетаційний період

Частина рослини	Азот		Фосфор		Калій		Магній		СаО, кг/га	Σ енергетичних речовин	
	кг/га	МДж/га	кг/га	МДж/га	кг/га	МДж/га	кг/га	МДж/га		кг/га	МДж/га
Плоди (Пл)	108	9374	16	202	117	974	12	288	34	287	10238
Листя (Л)	200	19360	20	252	222	1843	75	1860	408	325	21315
Деревина (Д)	96	8333	14	176	46	382	30	744	384	570	9635
Корені (К)	40	3472	3	38	27	224	13	322	160	243	4056
Σ П+Л+Д+К	444	38539	53	668	412	2823	130	3214	986	2025	45244

ня — з'ясувати, яке значення має для розуміння продуктивності, накопичення енергії та деградації ґрунту співвідношення циклів, якими характеризується кругообіг у фітосистемах *P. spinosa*. Як зазначає П.С. Погребняк [17], характеристика циклу  $C_1 : C_2$  має лише незначну залежність від умов екологічного середовища і цілковито визначається видовими рисами рослин.

Крім цього, співвідношення  $C_1 : C_2$  дає уявлення про підсумок балансу в системі «рослинність–ґрунт».

Якщо співвідношення  $C_1 : C_2 < 1$ , то баланс буде негативним для ґрунту, бо рослинність бере з ґрунту більше речовини, ніж повертає до нього з відпадом. Якщо  $C_1 : C_2 > 1$  — баланс позитивний для ґрунту, рослинність з року в рік збагачує ґрунт, збільшує його родючість і енергопотенціал.

Отже, співвідношення між величиною опаду листя, частково відмерлими коренями, з одного боку, —  $C_1$ , і річним приростом коренів та деревиною (штами, гілля, пагони), з іншого —  $C_2$ , дає величину 1:0,8 для терену. Тобто рослинність бере з ґрунту більше поживних речовин, ніж повертає до нього з відпадом і родючість та енергопотенціал ґрунту зменшуються. Опад гілок та листя утворює підстилку товщиною лише 1,0—1,5 см.

У разі, коли б урожай плодів не поїдали птахи, підсумок балансу був би позитивним, а саме 1,79. Співвідношення  $C_1 : C_2$  для суми азоту і зольних речовин (P, K, Ca, Mg) становить 1:1,2, а це засвідчує, що у даному разі баланс позитивний.

Але якщо до  $C_2$ , тобто до величини фітомаси, додати ще й урожай *P. spinosa*, то співвідношення  $C_1 : C_2$  набуває такого вигляду:  $9,8 : 23,6 = 0,4$ . У сливи (табл. 4) таке співвідношення становить 0,44.

Як видно з табл. 4, слива при врожаї 98,5 ц/га за вегетаційний період виносить з ґрунту 36 кг азоту, 10,6 фосфору, 44,2 кг калію, 14,6 кг магнію і 54,9 кг кальцію, що в сумі еквівалентно 3705 МДж/га.

Якщо порівняти цикли обміну  $C_1 : C_2$  у степовій екосистемі, то таке співвідношення, за даним П.С. Погребняка [17], становитиме 1:3,5, тобто надходження

речовини і енергії до ґрунту в 3,5 разів більше, ніж використовується на формування наземної фітомаси. Це забезпечує дерновий процес, тоді як у випадку з ділянками, зайнятими *P. spinosa*, розпочинається деградація чорнозему внаслідок зменшення в ґрунті азоту, зольних елементів і органічної речовини ґрунту — гумусу з його високим енергетичним потенціалом. Як видно з табл. 2, за 10 років з метрового шару потужного чорнозему під куртиною втрачено 141 т/га гумусу, що еквівалентно енергетичному потенціалу 3249 ГДж/га. У відсотковому відношенні до початкового вмісту в шарі 0–100 см втрата становить 20 %, що в об'ємному виразі становить зменшення товщі шару гумусу в 1,3 см. Для відновлення такої кількості енергії необхідно, щоб на даній площі функціонували трав'яні степові фітоценози протягом 150 років. Щорічні втрати гумусу під тереном становлять 14,1 т/га, а в енергетичному виразі — 325 ГДж/га. Якщо ж підрахувати загальні втрати поживних речовин (ПР) та гумусу (Г) за 10 років, то величина становитиме  $ПР(20 \text{ т/га}) + Г(141 \text{ т/га}) = 161 \text{ т/га}$ , що еквівалентно 3701 ГДж/га.

Оскільки внаслідок заселення чагарників і деревних рослин відбувається інтенсивна деградація степових екосистем, то постає проблема призупинення цього явища. Адже на шальках ваг, з одного боку, – близько 600 видів рослин, серед яких багато рідкісних, з іншого – такий агресивний вид, як *P. spinosa* та деякі інші чагарники.

Без втручання людини фіторізноманітність степу втрачається, тому слід зупинити експансію чагарників.

## Висновки

На основі викладених вище результатів можна дійти таких висновків.

1. Розмножуючись плодами, *P. spinosa* утворює поодинокі рослини, які надалі внаслідок переходу до вегетативного розмноження формують округлі куртини, радіус яких збільшується пропорційно часу в умовах північного лісостепу зі швидкістю 80–150 см на рік.

2. На формування вегетативної і репродуктивної частин *P. spinosa* метровий шар потужного чорнозему щорічно втрачає 14 т/га гумусу і до 2 т/га азоту і зольних речовин.

3. У роки плодоношення (через рік) за межі екосистем *P. spinosa* орнітофауною виноситься до 11 т/га урожаю, що еквівалентно 224 ГДж/га енергії.

4. Від'ємне співвідношення показників енергії циклів  $C_1 : C_2 (< 1)$  в куртині терену свідчить про інтенсивні процеси її трансформації в ґрунті, що переважають над процесами накопичення, а в результаті знижується родючість чорноземного ґрунту.

5. Трав'яні фітоценози заповідного степу мають позитивний баланс свого річного циклу віддачі і утримання азоту і зольних речовин. Цей результат забезпечує акумуляцію гумусу, азоту і всіх зольних елементів в ґрунтовому шарі, накопичення енергопотенціалу.

6. Для припинення деградації потужного чорнозему та збереження фіторізноманітності заповідного степу «Михайлівська цілина» необхідно зупинити експансію чагарників та дерев.

1. Анзин Б.Н., Еникеев Х.К. Слива. – М., 1956. — 459 с.
2. Афанасьева Е.А. Черноземы стрелецкой степи. – М., 1958. – 102 с.
3. Белохонов И.В., Курындин Н.Н., Урсуленко П.К. и др. Плодоводство. – М.: Сельхозгиз, 1939. – С. 102–122.
4. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. – М.: Высш. шк., 1973. – 398 с.
5. Витковский В.Л. Обзор вида *Prunus spinosa* L. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1974. – **52**, вып. 3. – С. 102–107.
6. Герцик В.В. Изменения лесостепного природного комплекса от леса к степи через опушку // Тр. ЦЧГЗ им. проф. В.В. Алехина. – Воронеж, 1965. – Вып. VIII. – С. 291–321.
7. Горшенин Т.П. Влияние лесных посадок на химико-морфологическое строение черноземов. // Почвоведение. – 1924. – № 3–4. – С. 20–33.
8. Деркач Д.Ф. Зміна енергоємності потужного чорнозему в зв'язку з експансією *Prunus stepposa* Kotov в заповіднику «Михайлівська цілина» // Мат-ли XII з'їзду УБТ. – Одеса, 2006. – С. 92.
9. Еремин Г.В. Биологические особенности терна Западного Предкавказья. – Краснодар, 1973 – 125 с.
10. Еремин Г.В., Витковский В.Л. Слива. – М.: Колос, 1980. – 253 с.
11. Зеленская Е.Д., Шепельская А.Г. Основы питания и удобрения плодовых деревьев. – К.: Урожай, 1973. – 282 с.
12. Зонн С.В., Мина В.Н. Лесорастительные свойства почвы и взаимодействие лесных насаждений с почвами при степном лесоразведении // Науч. вопр. полезащитн. лесоразвед. – М., 1951. – С. 38-87.
13. Коржинский С.И. // Тр. об-ва испыт. прир. при Казан. ун-те. – 1887. – **XVI**, вып. 6. – С. 102–107.
14. Колесников В.А. Корневая система плодовых и ягодных растений. – М.: Колос, 1974. – 509 с.
15. Крюков Ф.А. История происхождения культурных слив и географическое распространение их диких родичей // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекц. – 1929. – **XXII**, вып. 3.
16. Кудрявцев А.Ю. Динамика растительности лесостепного комплекса Приволжской возвышенности // Изуч. и сохран. прир. запов. лесостепн. зоны. – Курск, 2003. – С. 191–195.
17. Погребняк П.С. Про вік деградації чорноземлі під лісом // Укр. лісовод. – 1925. – № 5. – С. – 12–16.
18. Роде А.А. Почвоведение. – М.; Л., 1955. – 356 с.
19. Семенюк Г.М. Диагностика минерального питания плодовых культур (косточковые породы). – Кишинев: Штиинца, 1973. – 123 с.
20. Стадниченко В.Г. Почвы искусственных лесов степной зоны УССР. Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1960. – С. 75-84.
21. Ткаченко М.И. О роли леса в почвообразовании // Изв. Лесного ин-та. – 1908. – **XVIII**. – С. 73–79.
22. Ткаченко В.С., Парахонська Н.О., Шеремет Л.Г. Динаміка структури рослинного покриву заповідника Михайлівська цілина. // Укр. ботан. журн. – 1984. – **41**, № 3. – С. 71–74.
23. Ткаченко В.С., Генов А.П., Лисенко Г.Н. Структурні зміни рослинного покриву заповідного лучного степу «Михайлівська цілина» за даними великомасштабного картування у 2001 р. // Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова». – 2003. – 5. – С. 7–17.
24. Травлєєв А.П. Про вплив лісової рослинності на ґрунтотворні процеси степу // Мат-ли V з'їзду УБТ. – 1972. – С. 189.
25. Цвелев Н.И. Род слива – *Prunus* L. // Фл. Вост. Европы. – СПб: Изд-во СПХФА, 2001. – Т. 10. – С. 606–610.
26. Шитт П.Г. Процесс индивидуального развития и условия плодоношения плодовых и ягодных растений. Избранные сочинения. – М., 1968. – С. 143–180.



**Ю.О. ТАРАРИКО<sup>1</sup>, О.Ю. НЕСМАШНА<sup>2</sup>, Г.І. ЛИЧУК<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>Інститут гідротехніки і меліорації УААН  
вул. Васильківська, 37 м. Київ 03022  
*igim@creator.ukrsat.com*

<sup>2</sup>Луганський Інститут агропромислового виробництва УААН  
вул. Жовтнева, 14, с. Металіст, Слав'яно-Сербський р-н., Луганська обл., 93733  
*liap@cci.lg.ua*

<sup>3</sup>Інститут землеробства УААН  
вул. Машинобудівників, 2Б, смт Чабани, Києво-Святошинський р-н, Київська обл., 18162  
*selectio@ukrpack.net*

## **ОЦІНКА ТА РЕГУЛЮВАННЯ ЕНЕРГОЄМНОСТІ ҐРУНТІВ УКРАЇНИ**

*К л ю ч о в і с л о в а : агроєкосистема, агротехнологія, ґрунти, енергетичний стан, регулювання*

*Yu.O. TARARIKO<sup>1</sup>, O.Yu. NESMASHNA<sup>2</sup>, G.I. LYCHUK<sup>3</sup>*

<sup>1</sup>Hydrotechnic and Melioration Institute of AAS of Ukraine, Kyiv  
<sup>2</sup>Lugansk Agrarian Industry Institute of AAS of Ukraine, Lugansk oblast  
<sup>3</sup>Agriculture Institute of AAS of Ukraine, Kyiv oblast

## **ESTIMATION AND ADJUSTING OF ENERGY CAPACITY OF SOILS OF UKRAINE**

Methodology of estimation of the soil energy state is represented. Possible regulations of energy capacity of soil different types with the help of agrotechnical measures are shown.

*K e y w o r d s : agricultural systems, agricultural technology, soils, energy state, regulation*

*Ю.О. ТАРАРИКО<sup>1</sup>, О.Ю. НЕСМАШНАЯ<sup>2</sup>, Г.И. ЛИЧУК<sup>3</sup>*

<sup>1</sup>Институт гидротехники и мелиорации УААНБ, г. Киев  
<sup>2</sup>Луганский институт агропромышленного производства УААН  
<sup>3</sup>Институт земледелия УААН, пгт Чабаны, Киевская обл.

## **ОЦЕНКА И РЕГУЛИРОВАНИЕ ЭНЕРГОЕМКОСТИ ПОЧВ УКРАИНЫ**

Рассмотрены методология оценки энергетического состояния почв и возможности регулирования энергоемкости разных типов почв с помощью агротехнических мероприятий.

*К л ю ч е в ы е с л о в а : агроэкосистема, агротехнология, почвы, энергетическое состояние, регулирование*

Приґрунтовий шар атмосфери – фонотвірне середовище, яке трансформує променеву енергію Сонця. Безпосередньо з ним контактують підсистеми агроценозу «ґрунт» і «рослини». Єдність матеріально-енергетичного обміну, яка характеризується накопиченням, трансформацією і перерозподілом енергії, є основною характеристикою агроценозу. Потік сонячної радіації активно впливає на біотичну активність ґрунту, накопичення в ньому гумусу та азоту. За природою гумус – це законсервовані рештки рослин і тварин, які нагромадили в собі енергію Сонця шляхом фотосинтезу.

© Ю.О. ТАРАРИКО, О.Ю. НЕСМАШНА, Г.І. ЛИЧУК, 2007

Аналізуючи досягнення ґрунтознавства, землеробства, агрохімії, агроекології В.А. Ковда [4] дійшов важливого висновку, що гумусова оболонка Землі – загальнопланетарний акумулятор і розподілювач енергії, вмістилище більшої частини біомаси рослин і тварин, «екран», який утримує для життя елементи геохімічного стоку до Світового океану. В гумусі всієї планети, який міститься в шарі ґрунту 0–20 см, зосереджено близько 1019–1020 Ккал енергії, яка забезпечує життя усїєї флори і фауни.

Енергія гумусу становить незначну частку загальної енергії ґрунту, акумульованої в кристалічній решітці і мінеральних компонентах ґрунту, однак відіграє основну роль у процесах функціонування ґрунтової системи, передусім живої фази [2].

Для високоефективного землеробства енергетичний стан ґрунту має відновлюватися і, по можливості, поліпшуватися. Ґрунти з низькою енергоємністю характеризуються гіршими фізичними та хімічними властивостями, нижчою стійкістю до впливу води і вітру. Встановлено, що між вмістом у ґрунті гумусу та врожаєм у межах певних ґрунтово-кліматичних зон існує пряма залежність ( $r = 0,8-0,9$ ). У зв'язку з цим М.І. Полупан дійшов висновку – визначення біоенергетичних параметрів є найбільш суттєвим для оцінки еколого-енергетичного стану ґрунтів та рівня їх родючості [5]. Варто підкреслити, що питання біоенергетики ґрунтоутворення вперше розглянуто В.Р. Волобуєвим [2] і на даний час воно стає все актуальнішим, що пов'язане із загальними екологічними проблемами та конкретними практичними завданнями збереження і підвищення родючості ґрунтів та врожаю сільськогосподарських культур.

Енергетичні характеристики ґрунтів вивчено поки що недостатньо. Визначено загальні запаси енергії в гумусі деяких ґрунтів, а також теплоту згоряння гумінових і фульвокислот, мікробної біомаси, спиртово-бензольної фракції (детриту) і рослинних решток [1].

В.М. Володін та П.Ф. Михайлова обґрунтували категорії стану енергії органічної речовини ґрунту – енергоємність, рівень енергоємності, енерговміст і поняття енергопотенціалу органічної речовини ґрунтів [3]. Енергоємність – це кількість енергії органічної речовини, яку ґрунт містить в одиниці об'єму.

### **Об'єкт та методика дослідження**

Енергоємність ґрунту визначають запасами органічного вуглецю і питомою теплотою його горіння. Цей показник змінюється від 40–100 Ккал/кг у дерново-підзолистих і сірих опідзолених ґрунтах до 230–260 Ккал/кг у чорноземах типових. На дерново-підзолистих ґрунтах у контролі енергопотенціал щорічно скорочується на 4–6 ГДж/га. На багатших органічною речовиною чорноземах втрати ґрунтової енергії сягають 28 ГДж/га. Якщо припустити, що загальна площа ґрунтів зі зменшенням вмісту гумусу становить 20 млн. га, а середні річні втрати ґрунтової енергії є середнім між мінімальним (4 ГДж/га) і максимальним (28 ГДж/га) значеннями – 16 ГДж/га, то загальні втрати енергії досягатимуть 320 млн ГДж. При цьому встановлено, що внаслідок втрат ґрунтової енергії продуктивність ріллі щорічно скорочується як мінімум на 1 ц к.о./га, або на 2 ГДж/га, тобто недобирається ще 40 млн ГДж [6]. В сумі це становить 360 млн ГДж, що майже еквівалентне 10 млн т нафти, чи 16 млн т кам'яного вугілля, видобуток яких в Україні дорівнює, відповідно, 2,6 та 7,6 млн т на рік. Якщо спрямованість і темпи енергетичної деградації ґрунтового

покриву на сучасному етапі є саме такими, то стає очевидною необхідність припинення величезних непродуктивних втрат органічного вуглецю і енергії в агросфері України. Розв'язання цієї проблеми має досягатися внесенням компенсуючих доз органічного вуглецю. Тому для об'єктивної оцінки енергетичного балансу різних агроєкосистем слід виявити не лише енергетичні характеристики ґрунту, але й їх зміни, що стаються внаслідок застосування агротехнологій і систем землеробства. З цією метою інструментально визначено енергоємність основних типів ґрунтів на природному фоні родючості (без добрив) в разі тривалого застосування різних систем удобрення.

Вивчаючи енергетичний стан ґрунтів ми спирались на таке теоретичне положення. Продуктивність ґрунту визначається енергетично збагаченими продуктами фотосинтезу – гумусом та іншими речовинами органічного походження. Енергоємність ґрунтів визначали шляхом їх прямого спалювання на калориметричній установці В-0,8-МА в Луганському ІАПВ; одночасно в цих же ґрунтових зразках визначали за Тюрнім вміст загального гумусу.

Нашими попередніми дослідженнями було встановлено, що середні значення енергетичних характеристик різних типів ґрунтів України варіюють в досить широких межах, причому різні типи ґрунтів мають характерний тільки для них рівень енергоємності. Так, запаси енергії у шарі 0–20 см на 1 га коливаються від 2247 ГДж/га у чорноземах типових малогумусних на лесах до 310–508 ГДж/га у різних відмінах дерново-підзолистих ґрунтів (таблиця).

#### Енергоємність основних типів ґрунтів України

Ґрунти	Питома теплота горіння, Ккал/кг	Запаси енергії в шарі 0–20 см	
		Ккал/га·10 <sup>7</sup>	ГДж/га
Чорноземи: типові	218	53,6	2247
звичайні	189	41,6	1742
південні	140	28,0	1173
Темно-каштанові	83	19,4	814
Сірі опідзолені	45	12,3	519
Дерново-підзолисті	25–41	12,1	310–508

Енергоємність ґрунтів (кількість енергії органічної речовини, яка міститься в одиниці об'єму) залежить не тільки від кількості гумусу в ґрунті, а й значною мірою від його якості. Так, наприклад, питома теплота горіння гумусу чорноземних ґрунтів становить 4,5–6,5, гумусових кислот в чистому вигляді – 7,6–8,6 Ккал/г, енергоємність фульвокислот – 3,8–4,3 Ккал/г, тобто характеризується майже удвічі нижчим рівнем [1].

#### Результати дослідження та їх обговорення

Одержані результати засвідчують, що в цілому питома теплота горіння ґрунтів, як і передбачалося теоретично, залежить від кількості органічної речовини в них. Ця залежність для різних ґрунтових відмін графічно представлена на рис. 1. Вниз по профілю вміст гумусу, відповідно й енергетичні показники, зменшуються.

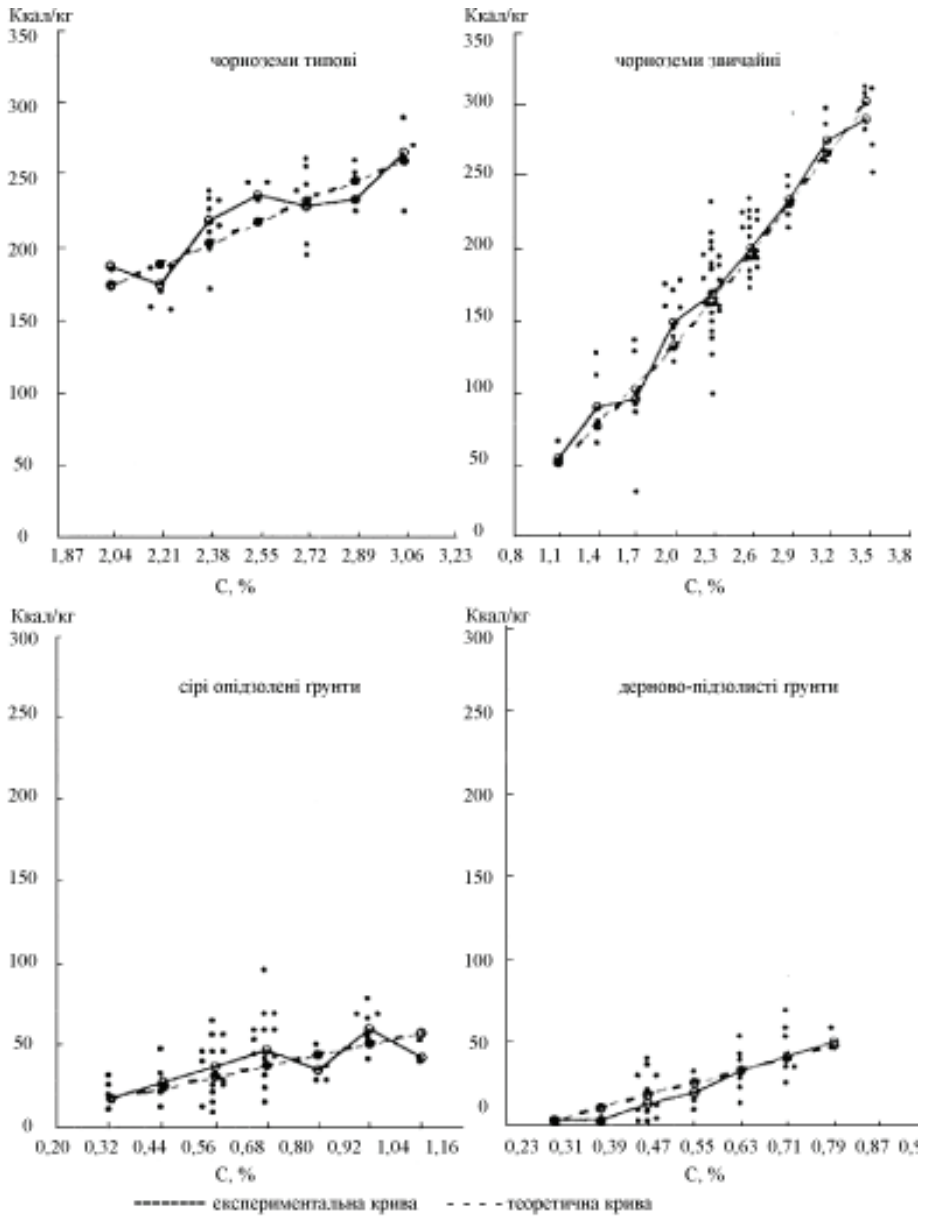


Рис. 1. Залежність питомої теплоти горіння основних типів ґрунтів від вмісту вуглецю вниз по профілю

Регресивний аналіз експериментальних даних з енергетичної оцінки ґрунтів на типовому рівні свідчить про тісну залежність між вмістом у ґрунті органічного вуглецю і його енергоємністю. Залежність між вмістом гумусових речовин і енергоємністю характерна для різних типів ґрунтів і описується такими рівняннями:

$$y = 80,8 x + 15,8 \text{ – для чорноземів типових;}$$

$$y = 52,5 x + 2,6 \text{ – для сірих лісових, чорноземів опідзолених і типових;}$$

$$y = 96,2 x - 22,6 \text{ – для дерново-підзолистих;}$$

$$y = 50,18 x + 1,44 \text{ – для чорноземів звичайних.}$$

У результаті проведеного аналізу між вмістом гумусу в різних ґрунтах та їх енергоємністю встановлений позитивний і досить тісний зв'язок. Для чорноземів типових коефіцієнт кореляції ( $r$ ) становить  $0,76 \pm 0,10$ , для чорноземів звичайних –  $0,88 \pm 0,10$ , для дерново-підзолистих –  $0,67 \pm 0,15$ , сірих опідзолених ґрунтів –  $0,92 \pm 0,12$ .

Зауважимо, що наведені вище математичні вирази використовують для визначення енергоємності ґрунтів виходячи зі змін вмісту в них гумусу. Однак стосовно різних різновидів одного й того ж типу ґрунтів вони часто непридатні, оскільки дають недостовірні результати.

Для розв'язання цієї проблеми ми визначали вміст гумусу та питому теплоту горіння понад як у 450 пробах 14 типів ґрунтів і отримали універсальні формули, які відображають взаємозв'язок між вмістом гумусу та ґрунтовою енергоємністю (рис. 2).

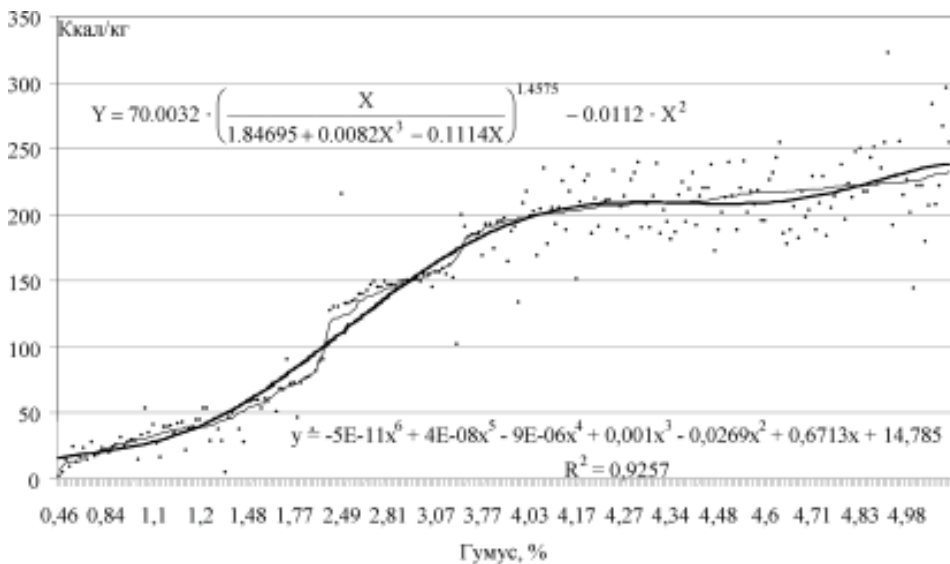


Рис. 2. Залежність питомої енергоємності різних типів ґрунтів (Ккал/кг) від вмісту гумусу (%)

Визначення енергоємності ґрунтів розрахунковим методом виходячи з вмісту гумусу дало змогу отримати енергетичні характеристики, близькі до фактичних. Дослідження, проведені в різних ґрунтово-кліматичних умовах, підтвердили чутливість розрахункового методу і можливість його використання як для оцінки енергоємності різних типів ґрунтів, так і змін їх енергоємності під впливом технологій вирощування польових культур.

Встановлено, що найменшу питому енергоємність мають дерново-підзолисті і сірі опідзолені ґрунти. У контролі (без добрив) за цими показниками дерново-підзолисті ґрунти різних регіонів Полісся майже не відрізняються і коливаються в межах 30—40 Ккал/кг (рис. 3). В разі застосування добрив високу здатність накопичувати енергію виявили дерново-середньопідзолисті глеюваті глинисто-піщані ґрунти на морені Західного Полісся. Під впливом одночасного застосування органічних і мінеральних добрив їх енергоємність зростала з 40 до 101 Ккал/кг, або у 2,5 рази. Дерново-підзолистий супіщаний середньокультурений ґрунт Східного По-

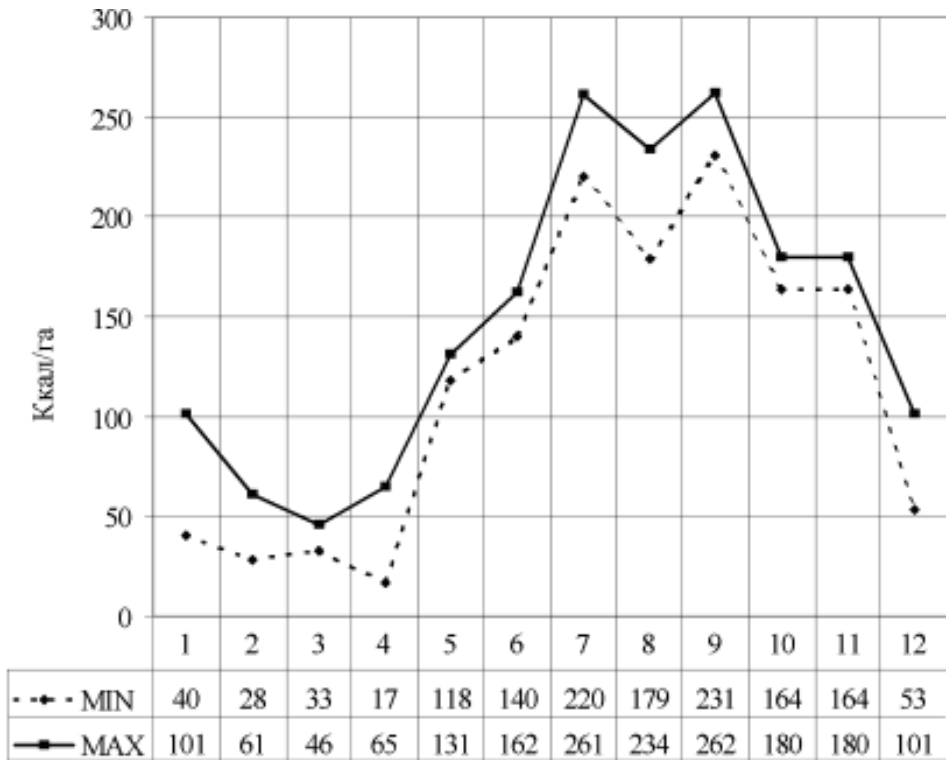


Рис. 3. Зміни енергоємності різних типів ґрунтів під впливом добрив, Ккал/га. 1 — дерново-підзолистий (ІСПГ); 2 — дерново-підзолистий (ІЗ); 3 — дерново-підзолистий (Чернігівський ІАПВ); 4 — сірий лісовий (ІЗ); 5 — лугово-чорноземний (ІСПГ); 6 — чорнозем реградований (Черкаський ІАПВ); 7 — чорнозем опідзолений (Хмельницька ДОСГДС); 8 — чорнозем типовий (ІЗ); 9 — чорнозем типовий (Полтавська ДОСГДС); 10 — чорнозем звичайний (Донецький ІАПВ); 11 — чорнозем звичайний (Запорізька ДОСГДС); 12 — темно-каштановий (ІЗПР)

лісся здатний накопичувати менше енергії — при енергоємності у контролі 33 Ккал/кг під впливом добрив цей показник максимально досягав 46 Ккал/кг, тобто збільшувався на 28%.

Вихідний енерговміст сірого опідзоленого ґрунту в контролі становить близько 20 Ккал/кг, а при застосуванні добрив максимально збільшувався до 65 Ккал/кг. Тобто сірі опідзолені, порівняно з іншими типами опідзолених ґрунтів, мають найбільшу здатність як накопичувати, так і втрачати енергію. Енергоємність цієї відміни у контролі була у 3,7 рази нижчою, ніж в разі застосування оптимальної дози добрив.

Наступними за кількістю зв'язаної енергії є лучно-чорноземний ґрунт і чорнозем реградований, питома енергоємність яких у контролі, відповідно, становить 118 і 140 Ккал/кг. Застосування добрив підвищує енергонасиченість цих ґрунтів несуттєво — лише на 9 і 13,5%.

Найвища природна енергоємність притаманна чорноземам типовим і опідзоленим Правобережного і Лівобережного Лісостепу — 179–220 Ккал/кг. В разі сумісного застосування приблизно рівних доз органічних і мінеральних добрив їх енергоємність максимально зростала на чорноземі опідзоленому на 15,5%, дещо менше — на чорноземі типовому в Правобережному Лісостепу — 13,5% та найменше — у Лівобережному Лісостепу на чорноземі типовому — 11,8%.

У зоні Степу чорноземи звичайні мають меншу, але стабільнішу питому енергоємність – 164 Ккал/кг, яка при систематичному застосуванні добрив збільшується до 180 Ккал/кг, що становить 9% відносно контролю. Темно-каштановий ґрунт має питому енергоємність 53 Ккал/кг, тобто на рівні сірих опідзолених ґрунтів. Однак він, як й інші малогумусні ґрунти, має високу здатність до енергонакопичення. Так, при застосуванні органічних і мінеральних добрив його енергоємність зростає до 101 Ккал/кг, або майже удвічі порівняно з контролем.

Таким чином, проведені дослідження засвідчують, що різні типи ґрунтів мають не тільки притаманні їм енергетичні показники, але й характерну здатність до накопичення або витрачання енергії, що надходить в ґрунт як природним шляхом, так і у вигляді енергоресурсів антропогенного походження. Безпосереднє вимірювання теплоти горіння ґрунтів досить трудомістке, а визначення змін енергопотенціалу ґрунту за вмістом гумусу необхідне для об'єктивної оцінки енергетичного балансу в агроєкосистемах.

### Висновки

1. Втрати ґрунтової енергії сягають в Україні колосальних розмірів. У зв'язку з цим опрацьовано методику визначення змін енергетичного стану різних типів ґрунтів.

2. Енергетичний стан ґрунтів можна оцінювати як прямим спалюванням на калориметричній установці, так і шляхом використання рівнянь регресії з показників вмісту загального гумусу в ґрунтах.

3. Різні типи ґрунтів відрізняються за здатністю накопичувати або втрачати енергію.

4. Здійснюючи енергетичну оцінку агротехнологій, систем землеробства і агроєкосистем необхідно враховувати зміни енергетичних показників ґрунту.

1. *Алиев С.А.* Управление эколого-биоэнергетическими факторами формирования высокопродуктивных фитоценозов // Экология и земледелие. – М.: Наука, 1980. – С. 91–95.
2. *Волбуев В.Р.* Агроэнергетика – актуальная научная и практическая проблема // Почвоведение. – 1983. – № 6. – С. 83–89.
3. *Володин В.М., Михайлова П.Ф.* Оценка агроландшафта на биоэнергетической основе // Пробл. ландшафт. землед. – Курск, 1997. – С. 62–77.
4. *Ковда В.А.* Биохимия почвенного покрова. – М.: Наука, 1985. – 263 с.
5. *Полупан М.І., Соловей В.Б., Ковальов В.Г., Мірошніченко В.А.* Кількісна функціонально-екологічна діагностика генетичного стану ґрунтів // Вісн. аграр. науки. – 1998. – №3. – С. 22–29.
6. *Тараріко Ю.О., Сорока Ю.В.* Стационарні агротехнічні дослідження як інформаційна база моніторингу, моделювання та прогнозування розвитку агроєкосистем // Вісник аграрної науки. – 2004. – №5. – С. 18–23.

**Я.П. ДІДУХ, У.М. АЛЬОШКІНА**

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601  
*didukh@botany.kiev.ua*  
*uliashkina@ukr.net*

## **ОЦІНКА ЕНЕРГЕТИЧНОГО БАЛАНСУ ЕКОСИСТЕМ М. КИЄВА ТА ЙОГО ЗЕЛЕНОЇ ЗОНИ**

*Ключові слова: фітомаса, продуктивність, енергія, екосистема, зелена зона, Київ*

*Ya.P. DIDUKH, U.M. ALIOSHKINA*

### **ENERGETIC BALANCE OF KYIV CITY AND ITS GREEN BELT ECOSYSTEMS**

M.G. Kholodny Institute of Botany,  
National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

The paper deals with the problem of phytomass and energy distribution in different types of Kyiv ecosystems. The phytomass fractions in natural ecosystems, phytomass and productivity ratios of different ecosystem types are presented. The balance of energy production in natural ecosystems and its consumption in urban ecosystems is evaluated.

*Key words: productivity, phytomass, productivity, energy, green belt, ecosystem, Kyiv*

*Я.П. ДИДУХ, У.М. АЛЁШКИНА*

### **ОЦЕНКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЭКОСИСТЕМ Г. КИЕВА И ЕГО ЗЕЛеноЙ ЗОНЫ**

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, г. Київ

Рассматриваются вопросы распределения фитомассы и энергии между разными типами экосистем г. Киева. Представлены соотношения фитомасс различных фракций в экосистемах, а также общей фитомассы и продуктивности в различных типах экосистем Киева. Оценивается энергетический баланс между накоплением энергии в природных экосистемах и ее расходом в урбанизированной части Киева.

*Ключевые слова: фитомасса, продуктивность, энергия, зеленая зона, Киев*

Питання продуктивності та енергетичного балансу є ключовими для оцінки перетворення сонячної енергії та накопичення органічної речовини в різних типах екосистем. Так, накопичена біомаса та продуктивність трофічних рівнів є важливими функціональними характеристиками екосистем, якими оперує сучасна екологія.

Важливу роль у розвитку цих досліджень відіграла Міжнародна біологічна програма (МБП), яка сформувалася у 60-х рр. минулого століття і сприяла науковій роботі низки екологічних питань [15–17]. Завдяки цим дослідженням були здійснені спроби математичного моделювання продукційного процесу в екосистемах та його аналізу в одиницях маси або енергії. Під час виконання цієї програми було накопичено значну кількість даних щодо продуктивності екосистем. В радянській літературі узагальнюючими є праці Н.І. Базидевич та Л.Є. Родіна [1, 2]. Найбільша

© Я.П. ДІДУХ, У.М. АЛЬОШКІНА, 2007



кількість праць присвячена продуктивності лісових екосистем [5, 6, 11, 12, 22, 24-26]. У 1969 р. на симпозіумі у Брюсселі питання продуктивності лісових екосистем були обговорені на міжнародному рівні [27].

Степовим та лучним екосистемам присвячені праці Т.Л. Бистрицької та В.В. Осичнюка [4], В.А. Снитко [19], А.А. Титлянової [21], В.Д. Утєхіна [23]. Вторинну продуктивність досліджували в меншій мірі [10, 28].

Впровадження МБП не дало очікуваних практичних результатів щодо розробки методів підвищення продуктивності агроекосистем, але було важливим у плані оцінки кругообігу речовин, динаміки та накопичення біомаси на різних трофічних рівнях у екосистемах.

Проте, незважаючи на велику кількість отриманих матеріалів, не було зроблено узагальнюючої концептуальної моделі потоку речовини та енергії. Таку модель запропонував представник американської екологічної школи Ю. Одум [14], яку далі розвинув Г. Одум [13]. Це є модель потоку енергії в екосистемі, що розглядається як кібернетична система із енергією на вході та виході з накопиченням біомаси в різних ланках трофічного ланцюгу.

Підхід Ю.Одума та Г.Одума дав можливість описувати не тільки природні, але й урбоекосистеми, що, на відміну від природних екосистем, є складними комплексами різних типів екосистем – технотопів і біотопів, оскільки функціонують за рахунок субсидованої енергії, яку досить складно оцінити, бо енергія, проходячи через екосистему, трансформується, набуваючи іншої якості. Тому оцінка енергетичних потоків відображає лише ту їх частину, яка характеризує ці процеси у відповідних формах (теплова, хімічна енергія тощо).

У цій статті зроблена спроба оцінки енергетичного балансу екосистем м. Києва.

### **Об'єкт та методика дослідження**

Об'єктом нашого дослідження є м. Київ, включаючи його зелену зону. Мета роботи полягає в оцінці енергетичного балансу комплексної антропогенно-природної екосистеми мегаполісу.

Територія Києва входить до складу двох фізико-географічних зон – мішаних лісів та лісостепової – і має площу 835,6 км<sup>2</sup>. Зелена зона міста займає близько 428,9 км<sup>2</sup>, що становить 51,3% всієї його території. Найбільшу частину зеленої зони – 342,38 км<sup>2</sup> (40,97%) – складають соснові та мішані ліси переважно штучного походження. Листяні ліси займають 85,43 км<sup>2</sup> (10,22%), значний відсоток (7,63%) становлять заплавні ліси з *Alnus glutinosa*, *Salix alba*, *Populus nigra*. Штучні міські екосистеми включають житлову та промислову зони і транспортні мережі – 265,55 км<sup>2</sup> (31,78%) [8] (табл. 1).

Для оцінки енергетичного запасу та продуктивності зеленої зони м. Києва ми використали лісотаксаційні матеріали трьох лісопаркових господарств за 2000 рік та карти-схеми лісонасаджень Києва (масштаб 1:50 000). У лісотаксаційних матеріалах наведені дані щодо запасів насаджень – об'єму стовбурової деревини (м<sup>3</sup>) у кварталі в розрахунку на одиницю площі (га). Щоб розрахувати масу сухої деревини, необхідно показники об'єму помножити на так звану базисну (умовну) щільність деревини, яка залежить від виду дерева і дорівнює масі сухої речовини в об'ємній

Таблиця 1. Розподіл площі м. Києва під різними типами екосистем

Тип екосистем	Площа, км <sup>2</sup> загальної площі	Відсоток від
<b>1. Біотопи</b>	<b>519,51</b>	<b>61,89</b>
1.1. Прирічкові ліси на піщаних терасах з <i>Salix alba</i> , <i>Populus nigra</i>	47,56	5,66
1.2. Ліси з <i>Betula pendula</i>	12,59	1,50
1.3. Заплавні евтрофні ліси з <i>Alnus glutinosa</i>	16,51	1,97
1.4. Ліси з <i>Carpinus betulus</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Ulmus laevis</i>	7,61	0,91
1.5. Ліси з <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Acer platanoides</i>	1,55	0,18
1.6. Ліси з <i>Pinus sylvestris</i>	291,19	34,69
1.7. Мішані ліси з <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Quercus robur</i>	52,75	6,28
1.8. Парки, сквери, газони	34,06	4,06
1.9. Ділянки приватних городів та садів	28,36	3,38
1.10. Луки	27,33	3,26
<b>2. Гідротопи</b>	<b>55,93</b>	<b>6,67</b>
2.1. Річки, озера	53,08	6,33
2.2. Штучні техногенні водойми	2,85	0,34
<b>3. Забудовані та штучно сформовані технотопи</b>	<b>260,11</b>	<b>30,99</b>
3.1. Забудовані технотопи	209,44	24,95
3.2. Транспортні мережі, комунікації	50,67	6,04
Площа Києва	835,60	100,00

одиниці свіжозрубаної деревини  $\rho_6 = m_0/V_{max}$ ). Ми використовували такі показники базисної щільності кг/м<sup>3</sup> [3]: сосна – 500, дуб – 690, береза – 640, тополя – 455, вільха – 520, граб – 790, клен – 690.

Для оцінки розподілу фітомаси та продуктивності садових ділянок в межах Києва ми взяли середні показники розподілу фітомаси листяних лісів, враховуючи середню зімкненість у садах (0,4) та середню врожайність (10 т/га). Так само для розрахунку фітомаси паркових міських насаджень взято середні значення розподілу фітомаси для листяних лісів, зважаючи на те, що крона дерев паркових насаджень у 3–5 разів більша, ніж у лісових, маса стовбурової частини становить 70% від маси лісових, маса коренів на 10% більша, а також загальний принцип постійності фітомаси рівновеликих (однакові висота та діаметр) дерев одного виду як для природних, так і штучних насаджень [18]; середня зімкненість паркових насаджень – 0,6.

Наступним кроком є обчислення загальної маси всіх типів екосистем зеленої зони Києва (фракції біомаси консументів та редуцентів ми не брали до уваги). Для цього ми використали дані щодо розподілу фітомаси у різних типах лісових екосистем [1, 12, 22].

Для переведення цих даних в енергетичні одиниці ми виходили з усередненого показника: 1 г фітомаси сухої речовини еквівалентний 4,3 Ккал, або 18 000 Дж [14].

## Результати дослідження та їх обговорення

На основі викладеної вище методики, використовуючи дані щодо поквартальних запасів деревини у лісових насадженнях і карти розподілу різних типів лісів та інших угруповань, ми провели відповідні розрахунки біомаси (табл. 2) та виразили їх в енергетичних одиницях.

Співвідношення фракцій фітомаси в різних типах екосистем становлять: маса стовбурів дерев – 65–75% від загальної фітомаси, гілки – 5–10%, зелені частини (листя, трава, мох) – 1,5–5%, корені – 15–20%.

Приріст або продуктивність біомаси для листяних лісів становить близько 4–5% на рік, для хвойних – 3%, причому приріст стовбурової фітомаси є досить сталим – 2% на рік (табл. 2).

У цілому запас стовбурової деревини всіх типів у межах м. Києва досягає  $6,18 \cdot 10^9$  кг, або  $111,24 \cdot 10^{15}$  Дж, запас фітомаси зелених насаджень –  $10,27 \cdot 10^9$  кг, або  $184,86 \cdot 10^{15}$  Дж. Таким чином, запас деревини становить 60,2% від запасу всієї фітомаси, що є нижчим, ніж співвідношення для лісових екосистем. Це цілком закономірно, якщо врахувати площу лук (3,26% від загальної), парків (4,06%), приватних городів та садів (3,38%) та низької зімкнутості (до 0,6) деревостану в соснових лісах.

Загальна продукція (річний приріст фітомаси) становить  $0,45 \cdot 10^9$  кг, або  $8,1 \cdot 10^{15}$  Дж – це 4,4% від всієї фітомаси, що знаходиться в межах теоретичних (4–5%) співвідношень. При цьому приріст для різних типів екосистем коливається у значних пропорціях. Найнижчий він для хвойних (соснових) та мішаних лісів, що займають найсухіші екотопи (2,6–3%), значно вищий (до 5%) – для листяних вологих з *Salix*, *Populus*, *Alnus* та вторинних березових лісів, деревостани яких формуються швидше.

Цілком закономірним є високий (10,7%) показник приросту для парків і ще вищий (22%) – для городів, садів. Натомість на луках він перевищує річні запаси (107,14%), оскільки значний відсоток фітомаси тут відчужується і вона наростає протягом року [7].

Якщо порівнювати енергетичні показники фітомаси та показник спожитої за рік енергії власне м. Києвом, наведений у Статистичному щорічнику та атласі м. Києва [9, 20] (в одиницях умовного палива), що становить  $432 \cdot 10^{15}$  Дж, то останній у 2,3 рази перевищує енергію зелених насаджень. А в разі порівняння спожитої за рік енергії з річним приростом фітомаси, ця пропорція становитиме 1:53. Іншими словами, енергетична компенсація таких витрат відповідає площі природних насаджень  $22\,860$  км<sup>2</sup> у співвідношенні типів екосистем, характерному для зеленої зони м. Києва, а це є 80% площі Київської обл.

Кількість енергії вироблених твердих відходів дорівнює сумі енергії органічної та неорганічної складових:  $126 \cdot 10^6$  кг (маса органічних відходів міста)  $\cdot 5000$  Ккал/кг  $\cdot 4186$  Дж/ккал =  $2,64 \cdot 10^{15}$  Дж в органічній фракції відходів;  $54 \cdot 10^6$  кг (маса неорганічних відходів міста)  $\cdot 14200$  Дж/кг (енергія Гіббса для залізної руди) =  $7,67 \cdot 10^{11}$  Дж в їх неорганічній фракції.

Отже, відходи м. Києва оцінюються  $2,64 \cdot 10^{15}$  Дж, що еквівалентно третині (32,6%) річного приросту енергії зеленої зони міста.

Таблиця 2. Показники розподілу фітомаси та продукції для різних типів екосистем Києва

Показники	Вся фітомаса	Зелені частини					Здерев'янілі частини					Надземна частина	Підземні органи		
		дерева	кущі	кущики	трави	мохи	всього	дерева	гілки	стовбур	кущі			кущики	всього
<b>Прирічкові ліси з <i>Salix alba</i>, <i>Populus nigra</i>, загальна фітомаса – 42,20 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 2,11 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>															
Фітомаса, т/га	89,15	1,69	0,04	0,15	0,15	1,88	70,25	4,92	65,33	0,42		70,67	72,55	16,6	
Продукція, т/га/рік	4,45	1,36	0,04	0,15	0,15	1,54	2,29	1,05	1,24	0,04		2,33	3,88	0,57	
% фракцій від заг.фітомаси		1,9	0,05	0,17	0,17	2,11	78,8	5,52	73,28	0,47		79,27	81,38	18,62	
% фракцій від продукції		30,44	0,9	3,34	3,34	34,69	51,49	23,62	27,87	0,90		52,39	87,08	12,92	
Приріст фітомаси, %	5,00	80,24	100,00	100,00	100,00	82,23	3,26	21,4	1,90	9,52		3,30	5,35	3,47	
<b>Ліси з <i>Betula pendula</i>, загальна фітомаса – 27,43 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 1,34 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>															
Фітомаса, т/га	218,91	4,78	0,09	0,49	0,49	5,42	169,01	17,74	151,26	0,75		169,76	175,18	43,72	
Продукція, т/га/рік	10,67	3,23	0,09	0,49	0,01	3,82	5,16	2,28	2,87	0,04		5,21	9,03	1,63	
% фракцій від заг.фітомаси		2,19	0,04	0,22	0,03	2,48	77,20	8,11	69,10	0,34		77,55	80,03	19,97	
% фракцій від продукції		30,27	0,86	4,60	0,11	35,83	48,34	21,42	26,92	0,43		48,77	84,60	15,40	
Приріст фітомаси, %	4,88	67,54	100,00	100,00	20,00	70,53	3,05	12,89	1,90	6,06		3,070	5,16	3,76	
<b>Заплавні евтрофні ліси з <i>Alnus glutinosa</i>, загальна фітомаса – 27,76 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 1,40 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>															
Фітомаса, т/га	168,85	2,02	0,24	0,01	0,71	0,02	2,99	131,95	8,58	123,37	1,22	0,10	133,27	136,27	32,58
Продукція, т/га/рік	8,55	2,02	0,24	0,01	0,71	0,02	2,97	3,95	1,61	2,34	0,12	0,01	4,08	7,05	1,49
% фракцій від заг.фітомаси		1,20	0,14	0,00	0,42	0,01	1,77	78,14	5,08	73,06	0,73	0,06	78,93	80,70	19,30
% фракцій від продукції		23,60	2,79	0,09	8,29	0,00	34,77	46,22	18,80	27,42	1,44	0,09	47,75	82,52	17,48
Приріст фітомаси, %	5,06	100,00	100,00	100,00	0,00	99,23	2,99	18,74	1,90	10,06	7,69	3,06	5,18	4,59	

Показники	Вся фітомаса		Зелені частини					Здерев'янілі частини					Надземна частина	Підземні органи	
	дерева	кущі	кущі	трави	мохи	всього	дерева	гілки	стовбур	кущі	кущики	всього			
															дерева
<b>Ліси з <i>Sarpinus betulus</i>, <i>Quercus robur</i>, загальна фітомаса – 21,34 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 0,77 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>															
Фітомаса, т/га	3,02	0,29	0,09	0,42	0,02	3,83	226,41	33,96	192,45	3,01	0,67	230,1	233,93	47,86	
Продукція, т/га/рік	3,02	0,29	0,09	0,42	0,02	3,83	4,48	0,67	3,8	0,22	0,10	4,80	8,61	1,32	
% фракцій від заг.фітомаси	1,07	0,10	0,03	0,15	0,01	1,36	80,42	12,06	68,36	1,07	0,23	81,73	83,09	17,00	
% фракцій від продукції	29,65	2,80	0,85	4,16	0,17	37,64	43,92	6,59	37,34	2,12	1,01	47,07	84,54	12,91	
Приріст фітомаси, %	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	1,98	1,98	1,98	7,18	15,38	2,08	3,68	2,75	
<b>Ліси з <i>Fraxinus excelsior</i>, <i>Acer platanoides</i>, загальна фітомаса – 2,67 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 0,13 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>															
Фітомаса, т/га	173,76	2,54	0,25	0,29		3,08	131,82	7,91	123,91	2,32		134,14	137,23	36,53	
Продукція, т/га/рік	8,63	2,54	0,25	0,29		3,08	4,24	1,89	2,35	0,23		4,47	7,55	1,07	
% фракцій від заг.фітомаси	1,46	0,14	0,17	0,17		1,78	75,87	4,55	71,31	1,33		77,2	78,97	21,03	
% фракцій від продукції	29,49	2,90	3,36			35,75	49,18	21,89	27,29	2,63		51,81	87,57	12,43	
Приріст фітомаси, %	100,00	100,00	100,00	100,00		100,00	3,22	23,87	1,90	9,80		3,33	5,50	2,94	
<b>Ліси з <i>Pinus sylvestris</i>, загальна фітомаса – 660,70 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 20,00 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>															
Фітомаса, т/га	227,92	4,31	0,14	0,05	0,43	0,06	188,24	16,94	171,30	0,93	0,05	189,22	194,22	33,70	
Продукція, т/га/рік	6,90	1,89	0,14	0,02	0,43	0,01	3,48	0,31	3,17	0,09	0,03	3,60	6,10	0,80	
% фракцій від заг.фітомаси	1,89	0,06	0,02	0,19	0,03	2,19	82,59	7,43	75,16	0,41	0,02	83,02	85,21	14,79	
% фракцій від продукції	27,36	2,08	0,28	6,25	0,14	36,11	50,42	4,54	45,88	1,39	0,42	52,22	88,33	11,67	
Приріст фітомаси, %	43,78	100,00	40,00	100,00	16,67	49,90	1,85	1,85	1,85	10,31	60,00	1,91	3,14	2,39	
<b>Мішані ліси з <i>Pinus sylvestris</i>, <i>Quercus robur</i>, загальна фітомаса – 170,10 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 4,42 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>															
Фітомаса, т/га	323,96	6,48	0,10	0,03		6,61	247,5	13,61	233,9	1,33		248,84	254,31	69,00	
Продукція, т/га/рік	8,42	2,42	0,10	0,03		2,71	2,33	0,60	3,30	0,71		4,60	6,41	0,98	
% фракцій від заг.фітомаси	2,00	0,03	0,10	0,10		2,13	76,4	4,20	72,2	0,41		76,89	78,50	21,30	
% фракцій від продукції	29,65	0,91	3,12			33,03	46,42	7,15	39,27	8,32		54,75	76,07	11,57	
Приріст фітомаси, %	37,38	100,00	100,00			41,03	1,58	4,43	1,41	53,33		1,85	2,52	1,41	

Показники	Вся фітомаса	Зелені частини				Здерев'янілі частини				Надземна частина	Підземні органи		
		деревя	кущі	трави	мохи	деревя	гілки	стовбур	кущі			кущики	всього
<b>Заплавні луки широколистяних лісів, загальна фітомаса – 4,57 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 4,90 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>													
Фітомаса, т/га	16,80											3,20	13,60
Продукція, т/га/рік	18,00											4,80	13,20
% фракцій від заг.фітомаси												19,05	81,00
% фракцій від продукції												26,67	73,30
Приріст фітомаси, %	107,14											150,00	97,10
<b>Ділянки приватних городів та садів, загальна фітомаса – 25,06 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 5,49 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>													
Фітомаса, т/га	88,79	4,40	0,13	0,15	4,67	57,25	12,93	44,32	1,19	58,43	63,11	25,68	25,68
Продукція, т/га/рік	19,46	4,40	0,13	10,00	0,15	14,67	1,84	3,09	0,84	4,04	18,71	0,75	0,75
% фракцій від заг.фітомаси		4,96	0,15	0,17	5,26	64,48	14,56	49,93	1,34	65,82	71,09	28,93	28,93
% фракцій від продукції		22,61	0,67	51,39	0,77	75,38	9,45	15,88	4,32	20,76	96,14	3,85	3,85
Приріст фітомаси, %	21,92	100,00	100,00	100	300,14	3,21	23,90	1,89	9,24	6,91	29,65	2,92	2,92
<b>Парки, міські насадження, загальна фітомаса – 45,16 · 10<sup>7</sup> кг; продукція – 4,82 · 10<sup>7</sup> кг/рік</b>													
Фітомаса, т/га	133,18	6,60	0,19	0,22	7,01	85,87	19,39	66,48	1,78	87,65	94,66	38,52	38,52
Продукція, т/га/рік	14,21	6,60	0,19	0,22	7,01	2,76	4,63	1,26	0,17	6,06	13,08	1,13	1,13
% фракцій від заг.фітомаси		4,95	0,14	0,17	5,27	64,48	14,56	49,92	1,33	65,81	71,08	28,92	28,92
% фракцій від продукції		46,45	1,35	1,56	49,36	19,45	32,57	8,89	1,22	42,65	92,04	7,98	7,98
Приріст фітомаси, %	4,96	100,00	100,00	100,00	100,00	3,22	23,87	1,90	9,80	3,33	5,5	2,94	2,94
<b>Фітомаса м. Києва</b>	<b>10,27 · 10<sup>9</sup> кг</b>												
<b>Продукція м. Києва</b>	<b>0,45 · 10<sup>9</sup> кг/рік</b>												

## Висновки

Проаналізовано структурний розподіл фракцій фітомаси та продукції для основних природних екосистем м. Києва. Розраховано загальну фітомасу і продукцію зеленої зони міста, які дорівнюють  $10,27 \cdot 10^9$  кг і  $0,45 \cdot 10^9$  кг/рік, або  $184,86 \cdot 10^{15}$  Дж і  $8,1 \cdot 10^{15}$  Дж/рік. Відповідно розглянуто специфіку розподілу та акумулювання енергії в різних типах екосистем. Подано співвідношення спожитої містом енергії та енергії продукції його зеленої зони.

Таким чином, Київ, як мегаполіс, є складною екосистемою, в якій урбаністична і технотопічна складові переважають та визначають розвиток, енергопотоки, тобто функціонують за рахунок субсидованої енергії, що еквівалентно продукції 50 площ зелених зон міста.

1. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. – М.: Наука, 1993. – 293 с.
2. *Базилевич Н.И., Родин Л.Е.* Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах // Биол. продукт. и круговорот элементов в растит. сообщ. – Л.: Наука, 1971. – С. 5–32.
3. *Боровиков А.М., Уголев Б.Н.* Справочник по древесине. – М.: Лесн. пром-сть, 1989. – 296 с.
4. *Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В.* Почвы и первичная продуктивность степей Приазовья. – М.: Наука, 1975. – 109 с.
5. *Ватковський О.С.* Анализ формирования первичной продуктивности лесов. – М.: Наука, 1976. – 116 с.
6. *Голубець М.А., Половніков Л.І.* Загальні закономірності нагромадження фітомаси в смерекових лісах // Біол. продукт. смерекових лісів Карпат. – К.: Наук. думка, 1975. – С. 4–64.
7. *Дідух Я.П.* Порівняльна оцінка енергетичних запасів екосистем України // Укр. ботан. журн. – 2007. – **64**, № 2. – С. 177–194.
8. *Дідух Я.П., Альошкіна У.М.* Класифікація екоотів міста Києва // Наук. зап. НАУКМА. – 2006. – **54**. – С. 50–57.
9. *Екологічний атлас Києва.* – К.: ТОВ «Агентство Інтермедія», 2003. – 60 с.
10. *Злотин Р.И., Ходашова К.С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. – М.: Наука, 1974. – 200 с.
11. *Молчанов А.А.* Продуктивность органической массы в лесах различных зон. – М.: Наука, 1971. – 276 с.
12. *Мякушко В.К.* Сосновые леса равнинной части УССР. – Киев: Наук. думка, 1978. – 256 с.
13. *Одум Г., Одум Э.* Энергетический базис человека и природы. – М.: Прогресс, 1978. – 379 с.
14. *Одум Ю.* Экология. В 2-х т. / Пер. с англ. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 327 с.
15. *Ресурси біосфери.* Ітоги советських досліджень по МБП. – Л.: Наука, 1975. – Т. 1. – 288 с.
16. *Ресурси біосфери.* Ітоги советських досліджень по МБП. – Л.: Наука, 1975. – Т. 2. – 240 с.
17. *Ресурси біосфери.* Ітоги советських досліджень по МБП. – Л.: Наука, 1976. – Т. 3. – 724 с.
18. *Синельщиков Р.Г.* Форма стволов и биомасса деревьев в разомкнутых культурценозах // Лесн. хоз-во. – 1992. – № 4–5. – С. 29–31.
19. *Снытко В.А., Нефедьева Л.Г., Дубынина С.С.* Травяные биогеоценозы Назаровской котловины и влияние техногенеза на их продуктивность // Продукт. сенокосов и пастбищ. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 48–52.
20. *Статистичний щорічник м. Києва.* – К.: Консультант, 2006. – 360 с.
21. *Титлянова А.А., Тихомирова Н.А., Шатохина Н.Г.* Продукционный процесс в агроценозах. – Новосибирск: Наука, 1982. – 185 с.

22. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. – Екатеринбург: Уро РАН, 2002. – 763 с.
23. Утехин В.Д. Первичная продуктивность лесостепных экосистем. – М.: Наука, 1977. – 148 с.
24. Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты // Итоги науки и техники. Лесоведение и лесоводство. – М.: ВИНТИ, 1975. – С. 7–25.
25. Хильми Г.Ф. Энергетика и продуктивность растительного покрова суши. – Л., 1976. – 62 с.
26. Юркевич И.Д., Ярошевич Э.П. Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов. – Минск.: Наука и техника, 1974. – 294 с.
27. Productivity of forest ecosystems / Proceedings of the Brussels symposium organized by UNESCO. – Paris: UNESCO, 1971. – 707 p.
28. Secondary productivity of terrestrial ecosystems / Ed. V. Petrusewicz. – Warszawa, 1967. – Vol. 1. – P. 1–97.



**Т.В. ФІЦАЙЛО<sup>1</sup>, В.В. ОСИПЕНКО<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, МСП-1, 01601  
*fitsailo@bigmir.net*

<sup>2</sup>Черкаський національний університет ім. Богдана Хмельницького  
бульв. Шевченка, м. Черкаси, 8118017

## **СИНФІТОІНДИКАЦІЙНА ХАРАКТЕРИСТИКА СПОНТАННОЇ РОСЛИННОСТІ м. ЧЕРКАСИ**

*Ключові слова: спонтанна рослинність, фітоіндикація, Черкаси*

*T. V. FITSAILO<sup>1</sup>, V. V. OSYPENKO<sup>2</sup>*

### **SYMPHYTOINDICATIONAL CHARACTERISTIC OF SPONTANEOUS VEGETATION OF CHERKASY**

<sup>1</sup>M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy  
of Sciences of Ukraine, Kyiv

<sup>2</sup>Bogdan Khmelnytsky Cherkasy National University

This paper deals with an ecological evaluation of spontaneous vegetation habitats by the method of synphytoindication. Such ecological factors as soil humidity, acidity, mineral nitrogen and carbonates contents in soil, general mineral condition, termoregime, continentality and frozen regime are estimated.

*Key words: spontaneous vegetation, phytoindication, Chercasy*

*Т.В. ФИЦАЙЛО<sup>1</sup>, В.В. ОСИПЕНКО<sup>2</sup>*

### **СИНФІТОІНДИКАЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СПОНТАННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ г. ЧЕРКАССЫ**

<sup>1</sup>Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

<sup>2</sup>Черкасский национальный университет им. Богдана Хмельницкого

На основе метода синфитоиндикации дана экологическая характеристика экотопов спонтанной растительности г. Черкассы по влажности почвы, содержанию в ней минерального азота и карбонатов, ее кислотности, солевому режиму (трофности) почвы, терморегиму, континентальности и морозности климата.

*Ключевые слова: спонтанная растительность, фитоиндикация, Черкассы*

### **Вступ**

Як надскладна поліструктурна система, місто водночас є системою екологічною, оскільки її, як і в природних умовах, формують організми (рослини-продуценти, людина і тварини-консументи, гриби і мікроби-деструктори) разом із середовищем їхнього існування. При цьому головними системотвірними процесами є потоки речовини та енергії.

На відміну від природних екосистем біомаса міста незбалансована, харчові ланцюги розімкнуті в основних ланках, а його метаболізм сильно відрізняється від кругообігу речовин у природі.

Продуктивність міської екосистеми незначна, але відчутна перевага біомаси над продуктивністю не надає їй високої стійкості до зовнішніх впливів через спро-

щеність її складу. Тому і гомеостаз екосистеми міста може бути забезпечений іншими засобами, ніж у природних умовах. Провідним стає антропогенний фактор, що підтримує стабільність екосистеми. Його ефективність визначається знанням структурних компонентів екосистеми, їх екологічних особливостей та здатності до саморегуляції.

Синантропна рослинність є однією з основних складових компонентів екосистеми міста, тому характеристика та аналіз її екологічних особливостей дає можливість попередньо оцінити загальний екологічний стан представлених біотопів. Сучасний рівень впливу людини на довкілля призводить до того, що умови формування синантропної рослинності в різних регіонах стають сприятливішими. Екстремальні значення параметрів навколишнього середовища лімітують поширення фітоценозів, тільки синантропні угруповання здатні опанувати екотопи, недоступні навіть для серійних зональних угруповань.

Місто Черкаси є промислово розвиненим центром обласного підпорядкування. Своєрідність географічного положення та значна кількість хімічних підприємств, розвиток промислового та житлового будівництва зумовлюють наявність специфічних антропогенно порушених екотопів, що стають осередками спонтанної рослинності.

### **Матеріали та методика досліджень**

На основі близько 220 геоботанічних описів, зібраних у 1996–2001 рр., та проаналізованих літературних джерел, розроблено синтаксономічну схему спонтанної рослинності [2–5]. Спонтанна рослинність м. Черкаси налічує 11 класів (*Agropyretea repentis*, *Artemisietea vulgaris*, *Bidentetea tripartitii*, *Chenopodietea*, *Festucetea vaginatae*, *Galio-Urticetea*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Plantaginetea majoris*, *Robinietea*, *Salicetea purpureae*, *Secalitea*), 14 порядків, 22 союзи та 42 асоціації.

Екологічна характеристика синтаксонів за едафічними та кліматичними факторами (*Hd* – вологість ґрунту, *Tr* – засоленість, *Rc* – кислотність, *Ca* – вміст карбонатів, *Nt* – вміст мінерального азоту в ґрунті, *Tm* – термічний режим, *Kn* – континентальність, *Cr* – морозність, *Om* – вологість (гумідність) клімату) отримана методом синфітоіндикації [1].

### **Результати досліджень та їх обговорення**

За отриманими фітоіндикаційними показниками та результатами ординаційного аналізу визначено амплітуди різних екологічних факторів для синтаксонів кожного класу рослинності, включеного до синтаксономічної схеми (таблиця).

Провідними екологічними чинниками у диференціації синтаксонів спонтанної рослинності м. Черкаси є вміст мінерального азоту в ґрунті та його зволоженість, які мають найвищі градієнти, відповідно, 4,36 (3,81–8,17) та 5,58 (14,54–8,86) бала. Трохи нижчими є показники вмісту карбонатів у ґрунті, його кислотності і трофності – відповідно, 3,89 (4,33–8,22), 2,20 (6,67–8,87) та 2,91 бала (6,49–9,40). На відміну від едафічних, кліматичні показники відзначаються невисокою варіабельністю і не впливають на розподіл угруповань на досліджуваній території: терморезим – 2,20 бала (7,87–10,07), континентальність – 1,96 (7,92–9,88), омброрезим – 1,77 (6,87–8,64), морозність клімату – 2,20 (6,99–9,19). Тому вважаємо за

Екологічні показники синтаксонів спонтанної рослинності м. Черкаси

Клас	Показ- ники	Фактор								
		Rc	Tr	Nr	Hd	Tm	Kn	Cr	Ca	
<i>Agropyreteea repentis</i>	Max	8,58	8,76	6,68	11,0	9,32	9,32	8,52	8,22	
	Min	7,06	7,55	5,29	9,40	8,09	8,35	7,33	6,57	
	St	0,75	0,47	0,63	0,87	0,47	0,33	0,46	0,89	
<i>Artemisietea vulgaris</i>	Max	8,87	8,72	7,57	11,8	10,0	9,80	9,02	7,92	
	Min	7,75	6,88	5,71	9,65	8,07	7,92	7,14	5,99	
	St	0,41	0,46	0,71	0,64	0,38	0,30	0,52	0,76	
<i>Bidentetea tripartiti</i>	Max	8,32	8,85	8,17	14,5	9,59	9,88	7,68	5,25	
	Min	6,72	7,93	6,78	11,8	8,59	8,60	7,02	4,33	
	St	0,87	0,29	0,64	2,37	0,38	0,56	0,13	0,30	
<i>Chenopodietea</i>	Max	8,71	8,72	7,33	10,8	9,70	9,77	8,77	7,81	
	Min	7,38	7,09	5,64	9,19	8,45	8,56	7,57	6,23	
	St	0,60	0,89	0,85	0,86	0,47	0,48	0,46	0,76	
<i>Festucetea vaginatae</i>	Max	8,28	8,07	5,19	10,5	9,06	9,29	8,27	7,76	
	Min	6,67	6,51	3,81	8,86	7,87	7,99	6,99	6,45	
	St	0,77	0,74	0,68	0,90	0,45	0,57	0,55	0,56	
<i>Galio-Urticetea</i>	Max	8,27	7,13	7,38	11,8	9,00	9,05	8,06	6,93	
	Min	7,18	6,44	6,24	11,2	8,21	7,92	7,33	6,05	
	St	0,39	0,16	0,44	0,14	0,21	0,43	0,17	0,27	
<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>	Max	8,10	8,23	6,76	13,3	9,44	9,12	8,69	6,79	
	Min	7,46	7,64	4,88	10,7	8,78	8,42	7,75	4,61	
	St	0,15	0,12	1,15	2,24	0,15	0,17	0,29	1,53	
<i>Plantaginea majoris</i>	Max	8,54	9,40	7,03	11,4	9,57	9,39	8,28	7,42	
	Min	7,36	7,94	5,87	9,54	8,59	8,49	7,22	6,20	
	St	0,41	0,66	0,45	0,99	0,25	0,25	0,38	0,63	
<i>Robinietea</i>	Max	8,80	7,60	7,91	11,9	9,65	9,41	8,73	7,14	
	Min	7,42	6,49	6,58	10,7	8,38	8,31	7,41	5,86	
	St	0,58	0,43	0,65	0,50	0,50	0,38	0,55	0,68	
<i>Salicetea purpureae</i>	Max	8,64	8,29	7,13	12,4	9,85	9,70	9,19	7,42	
	Min	7,03	7,03	5,99	10,9	8,65	8,62	7,98	5,65	
	St	0,75	0,54	0,40	0,96	0,42	0,35	0,48	1,03	
<i>Secalitea</i>	Max	8,21	8,40	7,56	11,1	10,0	9,29	9,07	7,31	
	Min	7,07	7,49	6,15	9,99	9,11	8,25	7,93	5,89	
	St	0,38	0,24	0,60	0,45	0,30	0,35	0,38	0,64	

доцільне подати аналіз залежності розподілу синтаксонів спонтанної рослинності за п'ятьма едафічними факторами.

Ординаційна матриця зв'язку між вологістю ґрунту (*Hd*) та вмістом карбонатів (*Ca*) (рис. 1) показує обернено пропорційну залежність між цими факторами. Мінімальний вміст карбонатів (4,33 бала) характерний для перезвожених ґрунтів прибережної частини міста, на яких сформувалися угруповання класу *Bidentetea tripartiti* та *Phragmiti-Magnocaricetea*, що уникають карбонатних ґрунтів.

Максимальним є вміст карбонатів на покинутих газонах, рудералізованих ділянках у зоні малоповерхової забудови, зайнятих угрупованнями класів *Agropyreteea repentis* (8,22 бала) та *Artemisietea vulgaris* (7,92), *Chenopodietea* (7,81), *Festucetea vaginatae* (7,76 бала). Ценози класів *Salicetea purpureae*, *Secalitea*, *Galio-Urticetea*, *Robinietea*, широко розповсюджені в усіх зонах міста, індикують майже нейтральні екотопи з незначним вмістом карбонатів у ґрунті (5,65–7,42 бала).

За зволоженістю ґрунту мінімальні показники належать *Festucetea vaginatae*, що трапляються на намитих піщаних ґрунтах (8,86 бала – субмезофітні, сухуваті лісо-лучні екотопи з помірним промочуванням кореневмісного шару ґрунту). Максимальні (10,78–14,54 бала) характерні для ділянок прибережної частини з угрупованнями *Bidentetea tripartiti* та *Phragmiti-Magnocaricetea* (вологі лісо-лучні екотопи з тимчасовим надмірним зволоженням). Ценози інших класів опановують свіжі (мезофітні) лісо-лучні екотопи з повним промочуванням кореневмісного шару ґрун-

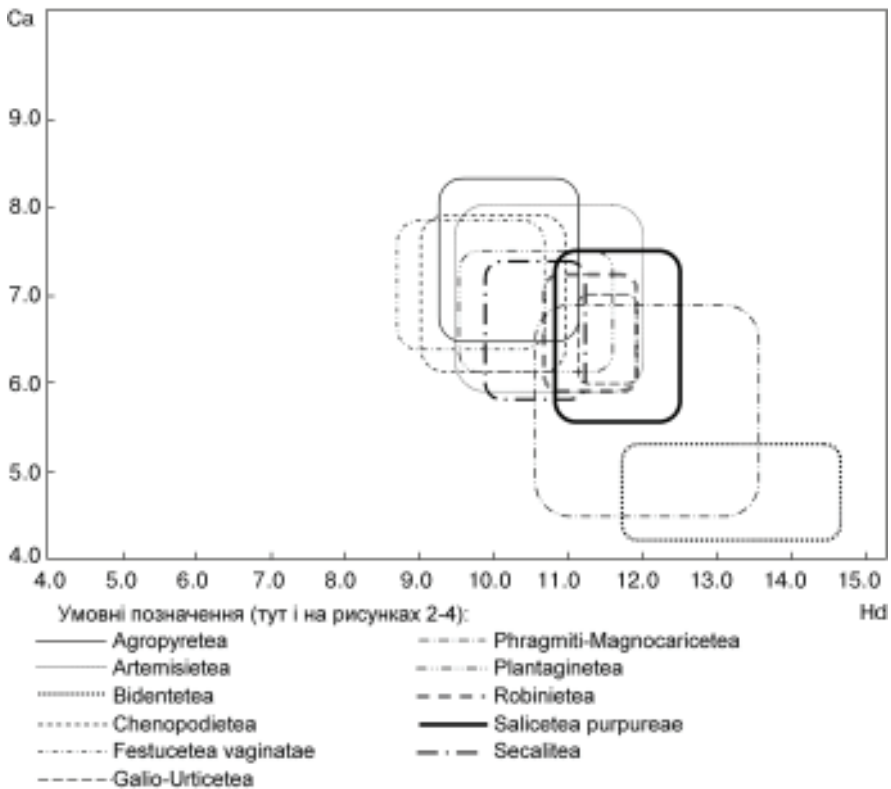


Рис. 1. Розподіл спонтанної рослинності залежно від зміни вмісту карбонатів (Ca) та вологості ґрунту (Hd)

ту. Екоклін розподілу таксонів у координатах вмісту карбонатів у ґрунті та його вологості є таким: *Festucetea vaginatae* > *Plantaginetea majoris* > *Robinietea* > *Galio-Urticetea* > *Salicetea purpureae* > *Phragmiti-Magnocaricetea* > *Bidentetea tripartiti*. Як бачимо, такий розподіл цілком відповідає корелятивному співвідношенню показників вмісту карбонатів та вологості. Угрупуванням класів *Agropyreteae repentis*, *Chenopodietea*, *Artemisietea vulgaris* та *Secalitea* характерне майже повне взаємне накладання екоареалів.

Важливим едафічним фактором є показник вмісту мінерального азоту в ґрунті (Nt). Згідно з отриманими даними (таблиця), азотний режим спонтанних угруповань м. Черкаси змінюється від 3,81 – дуже бідні (0,05–0,2%; 5–20 мг/100 г ґрунту) ґрунти (екотопи з угрупованнями класу *Festucetea vaginatae* у вигляді заростей *Carex colchica*, *Festuca beckeri*, *Koeleria glauca*, *Salix acutifolia* у прибережній частині міста) до 8,17 бала – відносно добре забезпечені мінеральним азотом (0,3–0,4 %) екотопи з угрупованнями класу *Bidentetea tripartiti*.

Як бачимо з ординаційної матриці для синантропних місцезростань (рис. 2) до певної межі спостерігається прямо пропорційна залежність між вмістом азоту і зволоженістю ґрунтів.

Спостерігаються два градієнта послідовного заміщення ценотаксонів: один за умов збільшення вологості (*Festucetea vaginatae* → *Salicetea purpureae* → *Phragmiti-Magnocaricetea* → *Bidentetea tripartiti*), другий — незначного збільшен-

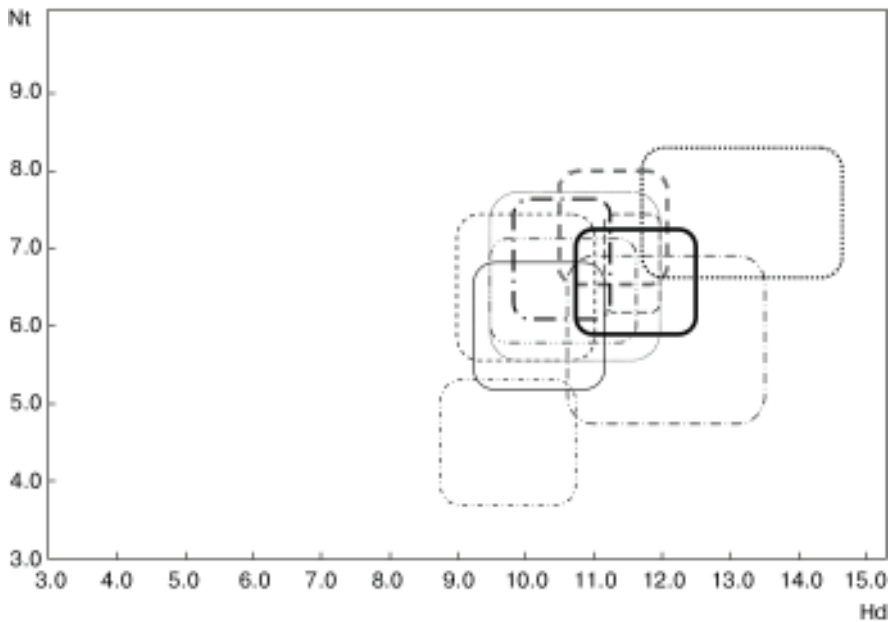


Рис. 2. Розподіл спонтанної рослинності залежно від зміни вмісту карбонатів ( $Nt$ ) та вологості ґрунту ( $Hd$ )

ня вмісту мінерального азоту в ґрунті (*Agropyreteae repentis* → *Plantagineae majoris* → *Galio-Urticeteae* → *Robinieteae*). Угрупування класів другого градієнта займають нітрофільні, відносно забезпечені мінеральним азотом рудеральні ділянки.

Загальний сольовий режим ( $Tr$ ) характеризується запасом поживних речовин в доступній для рослин формі і, як відомо, збільшується від піщаного до глинистого ґрунту [6]. Згідно з ординаційною матрицею (рис. 3), загальне засолення ґрунту досліджуваних місцезростань спонтанних угруповань м. Черкаси коливається в межах 6,44–9,40 бала (багаті на солі ґрунти,  $HCO_3^-$  – 4–16 мг/100 г ґрунту). Найвищі показники за трофністю екотопів мають угруповання класу *Bidenteteae tripartiti* – 7,94–9,40 бала (ґрунти, збагачені на солі, але без ознак засолення,  $HCO_3^-$  – 30–50 мг/100 г ґрунту,  $SO_4^{2-}$ ,  $Cl^-$  – у слідових кількостях, що пояснюється потраплянням елементів мінерального живлення на рудеральні місцезростання із сміттям і техногенними викидами). Мінімальні показники трофності властиві місцезростанням синтаксонів класу *Galio-Urticeteae* (6,40–7,13 бала), екологічна характеристика яких відображає екотопи, багаті на солі ( $HCO_3^-$  – 4–16 мг/100 г ґрунту). Розподіл синтаксонів залежно від трофності і вологості (рис. 4) має дві тенденції. Від *Festuceteae vaginatae* (6,51–8,07 бала) паралельно два трофоклину: *Chenopodieteae* > *Agropyreteae repentis* > *Plantagineae majoris* при трохи підвищеному вмісту солей у ґрунті; *Phragmiti-Magnocariceteae* > *Bidenteteae tripartiti* при збільшеній вологості ґрунту. Інші синтаксони, як і на попередніх ординаційних матрицях, займають центральне положення, перекриваючи екоареали один одного.

Угрупування спонтанної рослинності м. Черкаси трапляються на слабкокислих ґрунтах, кислотність яких має амплітуду від 6,67 до 8,87 бала (рН 5,5–6,5). Найнижчі показники кислотності мають піщані ґрунти під угрупованнями класу *Festuceteae vaginatae* (6,67 бала), найвищі – класу *Artemisietae vulgaris* (7,75–8,87 бала).

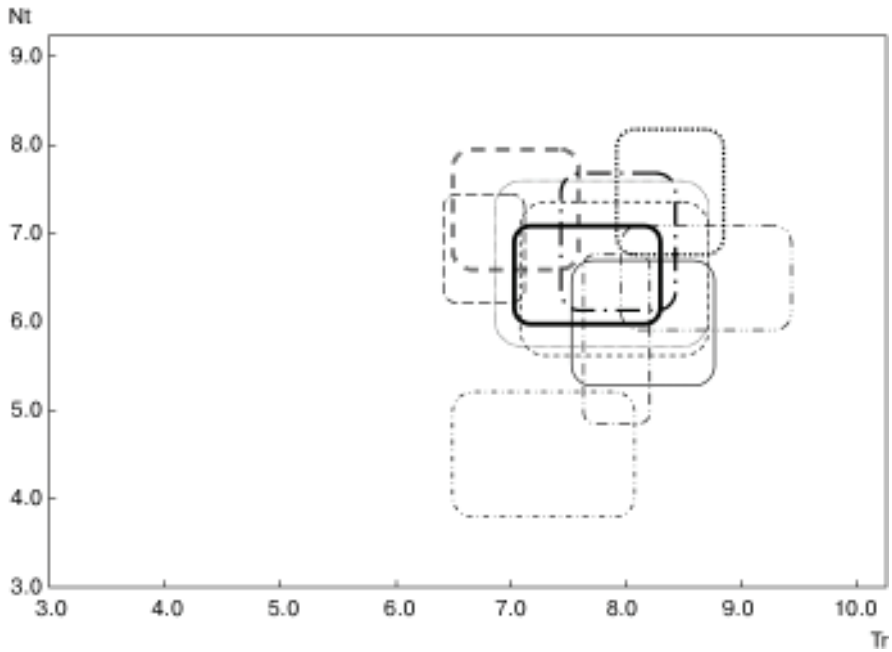


Рис. 3. Розподіл спонтанної рослинності залежно від зміни вмісту карбонатів ( $Nt$ ) та вологості ґрунту ( $Tr$ )

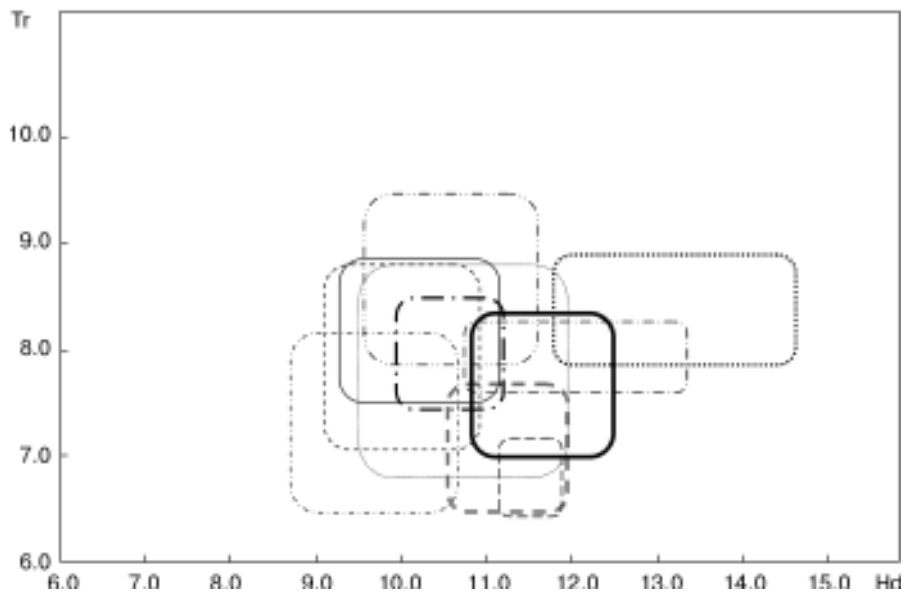


Рис. 4. Розподіл спонтанної рослинності залежно від зміни трофності ( $Tr$ ) та вологості ґрунту ( $Hd$ )

### Висновки

На основі фітоіндикаційної оцінки екологічних факторів, градієнтного та ординаційного аналізу можна дійти висновку, що основними екологічними факторами, які визначають розподіл ценозів спонтанної рослинності м. Черкаси, є едафічні: вологість ґрунтів ( $Hd$ ), азотний режим ( $Nt$ ) та вміст карбонатів ( $Ca$ ), трохи менше

впливають на розподіл засоленість та кислотність ґрунту. Таким чином, фітоіндикаційні показники угруповань спонтанної рослинності м. Черкаси відображають підвищений рівень вмісту солей, азоту та карбонатів у ґрунті, що в цілому збігається з даними екологічних досліджень рослинності антропогенних екотопів [7].

1. *Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Фітоіндикація екологічних факторів. — К.: Наук. думка, 1994. — 280 с.
2. *Осипенко В.В.* Спонтанна рослинність м. Черкаси. I. Рослинність клумб // Укр. фітоцен. зб. — К., 1996. — Сер. А, №2. — С. 88—92.
3. *Осипенко В.В.* Спонтанна рослинність м. Черкаси. II. Клас Plantaginetea // Укр. фітоцен. зб. — К., 1996. — Сер. А, №3. — С. 78—91.
4. *Осипенко В.В.* Спонтанна рослинність м. Черкаси. III. Угруповання селітебних територій // Укр. фітоцен. зб. — К., 1997. — Сер. А, №2(7). — С. 89—95.
5. *Осипенко В.В.* Спонтанна рослинність м. Черкаси. 5. Угруповання рудеральної рослинності // Укр. фітоцен. зб. — К., 1999. — Сер. А, №3(14). — С. 107—122.
6. *Погребняк П.С.* Основы лесной типологии. — Киев: изд-во АН УССР, 1955. — 241 с.
7. *Соломаха В.А., Костильов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р.* Синантропна рослинність України. — К.: Наук. думка. — 1992. — 250 с.

**О.К. ЗОЛОТАРЬОВА**

Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України  
вул.Терещенківська, 2, Київ, 01601  
*membrana@ukr.net*

## **ТЕРМОДИНАМІЧНА ОЦІНКА ЕФЕКТИВНОСТІ ФОТОСИНТЕТИЧНОЇ ТРАНСФОРМАЦІЇ СОНЯЧНОЇ ЕНЕРГІЇ**

*К л ю ч о в і с л о в а: фотосинтез, нерівноважна термодинаміка, біоенергетика, сполучення, хлоропласт, перенесення, фотофосфорилування, трансмембранний градієнт протонів*

*O.K. ZOLOTAREVA*

M.G.Kholodny Institute of Botany,  
National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

### **THERMODYNAMIC ASSESSMENT OF EFFICIENCY OF PHOTOSYNTHETIC SUN ENERGY TRANSFORMATION**

Conversion of solar energy by alive organisms till now has no adequate thermodynamic description because of an apparent lack of the microscopic reversibility of light absorption and emission. Recently two equivalent, but independent approaches were developed allowed to include the first step of photosynthesis in the canonical description of biochemical processes and apply for their analysis the tools nonequilibrium thermodynamics. The aim of the work was an estimation of thermodynamic coupling and efficiency of process of photosynthetic energy transformation in isolated pea chloroplasts depending on intensity of growing illumination. These parameters calculated on the basis of experimentally determined rates of photosynthetic electron transport ( $J_e$ ), ATP synthesis ( $J_p$ ), uncoupled transfer of electrons from water to exogenic acceptor (methylviologen) and transmembrane proton gradient value ( $\Delta pH$ ). It was shown that the value of a coefficient of thermodynamic coupling ( $q$ ) in chloroplasts was between 0,91 and 0,95, increasing at decrease in the light from  $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  to  $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . In the same conditions optimum thermodynamic efficiency changed from 0,60 up to 0,64. Various uncouplers of electron transport (protonophore  $\text{NH}_4\text{Cl}$ , hydrophobic canalofomer gramicidine D or so-called ADRY-reagent FCCP) allowed to characterize three types of the mechanisms induced loss of efficiency of coupling between electron transport and ATP synthesis in chloroplasts: 1. A passive proton leak through a thylakoid membrane from a lumen in the direction of proton gradient was observed at the presence of increasing concentration  $\text{NH}_4\text{Cl}$ . In this case the inhibition of synthesis АТФ correlated with  $\Delta pH$  drop. 2. At presence of nanomolar concentrations of gramicidine the ATP synthesis suppressed without decrease in  $\Delta pH$  value. The analysis of kinetic curves was revealed in this case a slip at level of ATPsynthase. 3. FCCP agent, deactivating complexes of water oxidation in chloroplasts at high light intensity, suppressed photophosphorylation in parallel to inhibition of oxygen photoevolution. Such behaviour of system specified electric slip at the level of proton pumps of photosystem II.

*Key words: photosynthesis, non-equilibrium thermodynamics, bioenergetics, coupling, chloroplast, electron transfer, photophosphorylation, transmembrane proton gradient*



## ТЕРМОДИНАМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ

Конверсия солнечной энергии живыми организмами до настоящего времени не имеет адекватного термодинамического описания в связи с тем, что процессы поглощения и эмиссии света не являются микроскопически обратимыми. Недавно предложен подход, который позволил включить первый этап фотосинтеза в каноническое описание биохимических процессов и применить для их анализа аппарат неравновесной термодинамики. Целью работы была оценка величины термодинамического сопряжения и эффективности процесса фотосинтетического преобразования энергии в изолированных хлоропластах гороха посевного в зависимости от интенсивности освещения растений при выращивании. Эти параметры рассчитывали, исходя из экспериментально определенных скоростей фотосинтетического электронного транспорта ( $J_e$ ), скорости синтеза АТФ ( $J_p$ ), скорости разобщенного переноса электронов от воды к конечному акцептору (метилвиологену) и величины трансмембранного протонного градиента ( $\Delta pH$ ).

Показано, что коэффициент термодинамического сопряжения ( $q$ ) в хлоропластах составляет от 0,91 до 0,95, возрастая при снижении интенсивности актинического света от 2 000 до 300 мкмоль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>. В этих же условиях оптимальная термодинамическая эффективность изменялась от 0,60 до 0,64. Использование разобщителей электронного транспорта различной природы (протонофора NH<sub>4</sub>Cl, гидрофобного каналоформера грамицидина D или т.н. ADRY-реагента FCCP) позволило охарактеризовать три типа механизмов, вызывающих потерю эффективности сопряжения электронного транспорта и синтеза АТФ в хлоропластах. 1. Пассивная протонная утечка через тилакоидную мембрану из люмена в направлении протонного градиента. Наблюдалась в присутствии возрастающих концентраций NH<sub>4</sub>Cl. В этом случае ингибирование синтеза АТФ коррелировало с падением  $\Delta pH$ . 2. В присутствии наномолярных концентраций грамицидина синтез АТФ подавлялся без снижения величины  $\Delta pH$ . Анализ кинетических кривых указывает в этом случае на пробой («slip») на уровне АТФсинтазы. 3. Для FCCP, дезактивирующего при повышении интенсивности освещения хлоропластов систему фоторазложения воды, подавление фотофосфорилирования происходило параллельно с ингибированием фотовыделения кислорода. Такое поведение системы указывает на электрический пробой на уровне протонной помпы фотосистемы II.

*К л ю ч е в ы е с л о в а*: фотосинтез, неравновесная термодинамика, биоэнергетика, сопряжение, хлоропласт, перенос электронов, фотофосфорилирование, трансмембранный градиент протонов

### Вступ

Ріст, розвиток і розмноження рослин залежать від їх здатності поглинати, трансформувати і використовувати енергію світла для забезпечення метаболічних процесів. Первинним актом перетворення енергії при фотосинтезі є поглинання квантів світла фотосинтетичними реакційними центрами, розділення зарядів в яких запускає процес перенесення електронів по ланцюгу електронних переносників у тилакоїдних мембранах, що пов'язане з синтезом АТФ ? універсальної форми запасання вільної енергії в живих організмах.

Термодинамічний підхід до кількісного аналізу ефективності процесу енерготрансформації на основі теорії лінійних необоротних процесів запропонували Кедем і Каплан [11], а потім розвинули для описання окиснювального фосфори-

лювання кілька інших дослідників [10, 19, 34, 38]. Розглядати енерготрансформацію при фотосинтезі, зокрема процес фотофосфорилування АДФ, з позицій нерівноважної термодинаміки до недавнього часу вважалося не цілком коректним через очевидну відсутність мікрооборотності процесів поглинання і випромінювання квантів світла. Проте кілька років тому Мезена і Вестерхоф [13, 14] запропонували два способи представлення процесу поглинання – емісії світла у формі оборотної хімічної реакції, що дозволяє застосувати положення феноменологічної теорії необоротних процесів до аналізу ефективності фотосинтетичного фосфорилування [36].

### Об'єкти і методи досліджень

Об'єктом дослідження були рослини гороху посівного (*Pisum sativum* L.) сорту Дамір-2, отриманого з Інституту землеробства (Київ). Рослини вирощували на середовищі Прянішнікова протягом 14 діб за температури 22 °С та фотоперіоду 14 год.

Джерелом освітлення були люмінесцентні лампи ЛБ-40 (Полтава, Україна) з інтенсивністю світлового потоку в області ФАР 310 мкмоль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>. Щільність потоку фотонів на рівні рослин визначали за допомогою сферичного мікроквантового сенсора US-SQS та вимірювального пристрою LI-COR (LI-250), США.

Хлоропласти класу «В» ізолювали з листя 15-добових проростків гороху на основі модифікованого нами методу Аврона [2]. Свіжозрізані листки гороху середнього ярусу загортали у вологий фільтрувальний папір та витримували у холодильнику за 4–6 °С протягом 2 год. Процедура виділення хлоропластів проводили за температури 0–4 °С. Охолоджені листки подрібнювали за допомогою блендера (BRAUN-250W, Німеччина) протягом 20 с у середовищі такого складу: 0,4 М сорбітол, 0,01 М NaCl, 0,01 М трис-НCl, (рН 7,8) і 0,005 М аскорбат натрію. Аскорбат натрію готували безпосередньо перед дослідом шляхом змішування еквімолярних розчинів аскорбінової кислоти та гідрокарбонату натрію. Гомогенат фільтрували через 2 шари капронової тканини, важки частки осаджували на центрифугі К-26D (80 г протягом 5 хв). Супернатант центрифугували за 0–4 °С і 3500 г протягом 10 хв для отримання фракції хлоропластів. Осад хлоропластів ресуспендували у середовищі зберігання (0,4 М сорбітол, 0,0025 М MgCl<sub>2</sub>, 0,01 М NaCl, 0,01 М трис-НCl, рН 7,8) та в подальшому використовували для визначення швидкості роз'єданого електронного транспорту.

Величину світлоіндукованого вивільнення кисню або його поглинання в реакції Мелера досліджували амперометрично за допомогою закритого платиного електроду Кларка. Величину трансмембранного протонного градієнта оцінювали з використанням ліпофільної мітки 9-акридину, вимірюючи ΔрН-залежне гасіння її флуоресценції на ХЕРАМ флуорометрі (Walz, Німеччина) за кімнатної температури [28, 29]. Як роз'єднувач обрано 10 мМ NH<sub>4</sub>Cl або 1 мкМ граміцидину D. Псевдофосфорилування АДФ здійснювали, додаючи до хлоропластів 0,25 мМ АДФ і 3 мМ арсенату натрію. Концентрацію хлорофілу визначали за методикою Арнона [1].

Флуоресценцію хлорофілу *a* в листках гороху досліджували за допомогою ХЕРАМ флуорометра (Walz, Німеччина). Для збудження флуоресценції хлорофілу модульований світловий потік імпульсної ксенонової лампи пропускали крізь синьо-зелений фільтр BG-39 (5 мм, Schott). Інтенсивність збуджуючого світла регу-

лювали за допомогою діафрагм та нейтральних фільтрів. Реєстрували флуоресценцію за довжини хвилі 695 нм, використовуючи фільтри RG645/R65 (2 мм, 1 мм, Schott, Balzers) та RG9 (1 мм, Schott). Флуоресцентні дослідження проводили за кімнатної температури. Дані у форматі файлів Excel записували за допомогою мультимедіа UT-60E (Тайвань), з'єданого з комп'ютером.

Фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP), що відображає ступінь окиснення пула Q<sub>A</sub> розраховували за методом Шрайбера [33]:

$$qP = (F'_m - F_s) / (F'_m - F'_0)$$

Коефіцієнт нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу (qN) та нефотохімічне гасіння за Штерном–Волмером (NPQ), що характеризує швидкість теплової дисипації в антені ФСII, визначали за Bilger [3]:

$$qN = 1 - (F'_m - F'_0) / (F_m - F_0);$$

$$NPQ = F_m / F'_m - 1.$$

Реальний квантовий вихід електронного транспорту (φPSII), що оцінює ефективний квантовий вихід фотохімічного перетворення енергії у ФСII, розраховували за Genty [6]:

$$\phi PSII = (F'_m - F_s) / F'_m$$

Максимальний (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) та ефективний (F'<sub>v</sub>/F'<sub>m</sub>) квантові виходи знаходили за Butler [4] і Maxwell [12]:

$$F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m;$$

$$F'_v / F'_m = (F'_m - F'_0) / F'_m$$

Результати досліджень обробляли за допомогою програм Microsoft Excel, Origin, UT60E Interface program V2.02, TotalLab V1.10. Досліди виконані у чотирьох п'ятикратній повторностях, за отриманими даними виводили середні арифметичні показники із стандартною похибкою.

## Результати досліджень та їх обговорення

Термодинамічна ефективність процесу трансформації енергії, зокрема фотофосфорилування, визначається як коефіцієнт вихідної потужності (швидкість синтезу продукту, помножена на вільну енергію, необхідну для синтезу його 1 моля) по вхідній потужності (швидкість використання субстрату, помножена на вільну енергію, що доставляється його окисненням). Максимальна ефективність такого процесу завжди менше 100%. Вважається, що, рушійні сили процесу, окрім тривіальних аспектів, відрізняються від них же у рівновазі, існують фізіологічні механізми, які відповідають за втрату ефективності [5, 17]. Для характеристики змін протонного сполучення на рівні мембранних процесів, які спричиняють зниження ефективності окисного фосфорилування, запропоновано терміни «витік» (leak) і «пробій» (slip) [5, 17]. Витік може бути визначений як пасивне протонне перенесення через тилакоїдну мембрану з люмена в напрямі протонного градієнта. Пробій мембрани визначають двома шляхами. Перший – це «дійсний» пробій, або редокс—пробій) — зменшення протонного накачування дихальних комплексів унаслідок роз'єднування електронного транспорту і фосфорилування. Другий шлях краще описувати як пов'язаний з білком протонний витік. За Гарлідом зі

співаєт. [5], шляхи витоку протонів найімовірніше розташовані поблизу інтегральних мембранних білків, оскільки поблизу білків енергія активації для перетину гідрофобної фази мембран понижена. Крім того, вони припустили, що за умов дихання необхідно брати до уваги новий клас протонних витоків. Його називають пробоем, бо, на відміну від витоку, він стається лише в разі дихання. На відміну від витоків, існування яких не викликає сумнівів, мембранні пробойні визначають не всі. Деякі науковці стверджують, що їх не існує. Інші висловлюються як на користь існування такого механізму регуляції мембранного транспорту, так і проти [15, 16]. На думку певних авторів, пробойні у ланцюзі електронного перенесення і/або на рівні АТФ-синтази є дієвими механізмами регуляції сполучення [18, 20, 21]. Редокс-пробойні також виявили [9, 22] у тилакоїдах та інтерпретували в термінах протонної провідності мембран, що змінюється.

### Сполучені реакції

Якщо у системі протікають одночасно дві необоротні реакції, то умова

$$A_1v_1 + A_2v_2 > 0 \quad (1)$$

дотримується не лише при

$$A_1v_1 > 0 \text{ и } A_2v_2 > 0, \quad (2)$$

а й в разі

$$A_1v_1 < 0, \text{ а } A_2v_2 > 0, \quad (3)$$

де  $v$  – швидкість хімічної реакції;  $A$  – хімічна спорідненість, або рушійна сила хімічної реакції, що є різницею хімічних потенціалів початкових і кінцевих продуктів реакції з урахуванням їх стехіометричних коефіцієнтів:

$$A = -\sum \mu_k \nu_k, \quad (4)$$

де  $\mu_k$  і  $\nu_k$  – хімічний потенціал і стехіометричний коефіцієнт  $k$ -го реагенту.

$$\mu_k = \mu_k^\circ + RT \ln [C_k]. \quad (5)$$

У цьому випадку перша реакція називається сполученою, друга — такою, що сполучає, а сам феномен енергетичного забезпечення ендергонічної реакції за рахунок екзергонічних реакцій називається енергетичним сполученням [24].

Умови 2 і 3 дають верхню межу швидкості сполученої реакції:

$$v_1 \leq A_2v_2/A_1, \quad (6)$$

існування якої дозволяє поєднати чисто термодинамічну величину хімічної спорідненості з основоположною кінетичною характеристикою процесу – його швидкістю. Існування термодинамічного сполучення дає змогу оцінити енергетичну ефективність системи. Необоротні процеси, що призводять до розсіювання енергії, є причиною теплової деградації вільної енергії системи. Проте сполучення необоротних процесів, принаймні частково, запобігає цим втратам [39].

### Співвідношення між величиною рушійних сил і швидкістю процесів

Сполучені процеси є основою біологічної трансформації енергії. Перетворення енергії при окисному фосфорилуванні і фотофосфорилуванні завершується роботою двох зв'язаних протонних помп. Експериментальні дослідження цих си-

стем часто включають стаціонарні (або псевдостационарні) виміри зі сполучення скалярних чи векторних потоків і відповідних термодинамічних сил. Розробка термодинамічного опису знаходиться на самому початковому етапі, оскільки конверсія сонячної енергії живими організмами розглядається на основі очевидної відсутності мікроскопічної оборотності процесів поглинання та емісії світла [7].

У термодинаміці через  $X$  виражають значення рушійних сил, а через  $J$  — значення потоку, або сумарної величині відповідного потоку.

Якщо система знаходиться біля рівня термодинамічної рівноваги, коли значення рушійних сил достатньо малі, а самі процеси — повільні, то  $J$  і  $X$  зв'язані таким співвідношенням:

$$J = LX, \quad (7)$$

де  $L$  — постійний, або лінійний коефіцієнт. Для хімічних реакцій біля рівня рівноваги, коли швидкість прямої і зворотної реакцій практично однакова, також є слушним співвідношення

$$v = LA, \quad (8)$$

де  $v$  — сумарна швидкість, яка дорівнює різниці прямої і зворотної реакцій.

Якщо в системі відбуваються два взаємодіючі процеси  $J_1, X_1$  та  $J_2, X_2$  і швидкість кожного з них залежатиме не лише від «своїх» рушійних, але й всіх інших сил. Згідно з хеміосмотичною теорією (рис. 1), електронний транспорт виступає як рушійна сила ( $X_e$ ) утворення трансмембранної різниці електрохімічних потенціалів іонів водню ( $\Delta\mu\text{H}^+$ ), що енергетично забезпечує формування АТФ. Рушійною силою синтезу АТФ є фосфатний ( $X_p$ ) потенціал [23, 40]. Рушійні сили індукують відповідні потоки:  $J_e$  — фотосинтетичне перенесення електронів,  $J_p$  — потік енергозапасуючої реакції — синтезу АТФ. Кількісною мірою зв'язаності цих процесів є безрозмірний коефіцієнт сполучення  $q$  [11]:

$$q = L_{pe}/(L_p L_e)^{1/2}, \quad (9)$$

величина якого змінюється в межах  $-1 \leq q \leq 1$  ( $L_p > 0$ ,  $L_e > 0$ ,  $L_{pe}^2 \leq L_p \cdot L_e$ ). Значення  $q = \pm 1$  досяжні тільки для цілком зв'язаних систем. При  $q < 0$  збільшення рушійної сили одного процесу призводить до зменшення потоку зв'язаного з ним процесу.



Рис. 1. Схема енергоспряження у хлоропласті. Вхідна сила світлозалежного транспорту електронів ( $X_e$ ) конвертується в силу вихідного залежного фосфатного потенціалу ( $X_p$ ). Фосфатний потенціал є рушійною силою реакцій споживання АТФ у клітині (потреба в АТФ). Вхідний потік ( $J_e$ ) позначає швидкість перенесення електронів фотосинтетичним електронтранспортним ланцюгом, а вихідний ( $J_p$ ) — швидкість утворення АТФ. Коефіцієнт сполучення ( $q$ ) характеризує сполучення світлозалежного перенесення електронів з утворенням АТФ у ході фотофосфорилування

Енергія у хлоропластах трансформується при сполученні трьох головних процесів: електронного транспорту, зв'язаного зі світловою активацією, трансмемб-

ранного перенесення протонів і синтезу АТФ. Ключову роль відіграє трансмембранна циркуляція протонів, яка індукується перенесенням електронів і використовується для синтезу АТФ. Загальна система складається з трьох феноменологічних рівнянь, які називають співвідношеннями Онзагера:

$$J_p = L_p A_p + L_{pH} DmH^+ + L_p e A_e, \quad (10)$$

$$J_H = L_{pH} A_p + L_H DmH^+ + L_H e A_e, \quad (11)$$

$$J_e = L_{ep} A_p + L_{eH} DmH^+ + L_e A_e. \quad (12)$$

Очевидно, ці співвідношення для вивчення сполучення можна використовувати тільки в тих випадках, коли є можливість експериментально варіювати і змінювати величини спорідненості у широких межах, а також оцінювати величину електрохімічного градієнта за трансмембранною різницею рН і електричних потенціалів. Для цього зручно скористатися ситуацією, коли  $J_H$  або  $\Delta\mu H^+$  дорівнюють нулю. Це досягається у стаціонарному стані  $J_H$  або при дії роз'єднувачів  $\Delta\mu H^+ = 0$ , коли можливо безпосередньо вивчати ступінь перетворення вільної енергії електронного транспорту  $J_e A_e$  у вільну енергію фотофосфорилування  $J_p A_p$ .

У разі дотримання цих умов система із трьох рівнянь спрощується до системи двох рівнянь:

$$J_e = L_e X_e + L_{ep} X_p, \quad (13)$$

$$J_p = L_{pe} X_e + L_p X_p. \quad (14)$$

Таким чином, у системі фотосинтетичних мембран при освітленні рослин протікають два взаємодіючі процеси – електронний транспорт ( $J_e$ ,  $X_e$ ) та фотофосфорилування ( $J_p$ ,  $X_p$ ) і швидкість кожного з них залежить від рушійних сил обох процесів. Перший процес (сполучений) йде проти градієнта електрохімічного потенціалу, тобто проти градієнта рушійної сили  $X_p$  ( $L_p X_p < 0$ ) за рахунок енергії другого (який сполучає) процесу ( $L_e X_e > 0$ ).

Феноменологічні коефіцієнти  $L_{pe}$  і  $L_{ep}$  називають коефіцієнтами взаємності. Вони можуть мати будь-які знаки і зв'язані співвідношенням взаємності Онзагера:

$$L_{pe} = L_{ep}, \quad (15)$$

тобто якщо потік одного необоротного процесу залежить від рушійної сили  $X_e$  другого необоротного процесу, то і потік другого процесу також залежить від  $X_p$  першого процесу. Рівняння Онзагера відіграють важливу роль у термодинаміці необоротних процесів. Використовуючи ці співвідношення, можливо вираховувати значення коефіцієнтів  $L_{ij}$  і визначати кількісний зв'язок між енергообмінними процесами, що протікають у клітині.

Хоча, як вважає Штуки [35], співвідношення взаємності Онзагера справедливі тільки біля стану рівноваги, Роттенберг не знайшов відхилень від симетрії у випадку окисного фосфорилування [25].

Величину коефіцієнтів взаємності визначають із експериментальних залежностей змін швидкостей  $\Delta J_e$  і  $\Delta J_p$  від відповідних змін рушійних сил. Перехресні коефіцієнти рівнянь Онзагера відповідають:  $L_e$  — позитивному впливу світла на фотосинтетичний електронний транспорт;  $L_p$  — негативному впливу фосфатного потенціалу на синтез АТФ;  $L_{pe}$  — позитивному впливу інтенсивності світла на синтез АТФ,  $L_{ep}$  — фосфатному інгібуванню електронного транспорту.

Кількісної мірою сполученості цих процесів є безрозмірний коефіцієнт сполучення  $q$  [11]:

$$q = (L_{pe}L_{ep}/L_pLe)^{1/2}, \quad (16)$$

величина якого змінюється в межах

$$-1 \leq q \leq 1 \quad (L_p > 0, L_e > 0, L_{pe}^2 \leq L_p \cdot L_e). \quad (17)$$

При  $q=0$ ,  $L_{pe} = L_{ep} = 0$  ці два процеси абсолютно не залежать один від одного, а їх потоки пропорційні значенням «власних» сил:

$$J_p = L_p X_p \text{ и } J_e = L_e X_e. \quad (18)$$

При  $q < 0$  зростання рушійної сили одного процесу спричинює зменшення потоку сполученого з ним процесу.

Ефективність сполучення залежить від співвідношення

$$\frac{|L_p X_p|}{|L_e X_e|} \quad (19)$$

і може досягати 80—90% (наприклад, для окисного фосфорилування).

В якості показника швидкості енергодонорної реакції електронного перенесення можна взяти швидкість фотосинтетичного виділення кисню. Тоді рушійна сила ( $X_e$ ) або хімічна спорідненість  $A$  виражатимуться як від'ємна зміна повного термодинамічного потенціалу на моль утворюваного кисню.

Феноменологічні коефіцієнти, очевидно, можуть бути визначені із експериментальних залежностей змін швидкості процесів від змін відповідних рушійних сил.

Роттенберг і Гутман показали, що у випадку окисного фосфорилування  $L_{pe} = L_{ep}$  [24, 26].

Таким чином,

$$q = L_{pe} \sqrt{L_p L_e}. \quad (20)$$

Якщо трансмембранний протонний градієнт у тилакоїдах порушуватиметься при додаванні роз'єднувача, наприклад, хлориду амонію, надходження енергії для синтезу АТФ за рахунок сполученого електронного перенесення припиниться ( $L_{pe}=0$ ) і рівняння 1 спроститься до

$$(J_e)_{роз} = L_e X_e, \quad (21)$$

де  $(J_e)_{роз}$  – роз'єднана швидкість електронного транспорту.

В умовах фотосинтетичного контролю (стан 4 за Чансом) [20, 21] всі сполучені коефіцієнти зберігають своє значення, однак швидкість синтезу АТФ ( $J_p$ ) дорівнює нулю. Транспорт електронів у стані фотосинтетичного контролю  $(J_e)_{фк}$  зберігається, оскільки існують неспецифічні протонні течії через тилакоїдну мембрану і, можливо, альтернативні (несполучені з синтезом АТФ) шляхи перенесення електронів. Таким чином, сила ( $X_p$ ), що виходить, витрачається на компенсацію неспецифічних течій із системи.

Вводячи  $J_p = 0$  до рівняння 2,

$$L_{pe} X_e + L_p X_p = 0, \quad (22)$$

отримуємо:

$$X_p = - (L_{pe}/L_p) X_e = - (q^2 L_e/L_{pe}) X_e. \quad (23)$$

Підставляючи рівняння 7 у рівняння 1, отримуємо:

$$(Je)\phi_k = LeXe - LepX(q^2Le/Lpe)Xe = LeXe - q^2 LeXe, \quad (24)$$

$$(Je)\phi_k = LeXe(1 - q^2). \quad (25)$$

Використовуючи вираз 5, маємо:

$$(Je)\phi_k = (Je) \text{роз} (1 - q^2). \quad (26)$$

Оскільки  $(Je)\phi_k$  (стан 4 за Чансом) і  $(Je)\text{роз}$  можна легко визначити в експерименті, рівняння 10 дозволяє вивести вираз для прямого визначення значення  $q$  – ступеня термодинамічного сполучення:

$$q = [1 - (Je)\phi_k / (Je) \text{роз}]^{1/2}. \quad (27)$$

Ефективність енергоперетворення Кедем і Каплан [11] визначають як відношення вихідної до вхідної сил:

$$\eta = - JpXp / JeXe. \quad (27)$$

Для цієї двофазної функції оптимальне значення термодинамічної ефективності може бути визначено для кожного значення коефіцієнта  $q$  [35]:

$$\eta_{opt} = \frac{q^2}{(1 + \sqrt{1 + q^2})^2}. \quad (28)$$

### **Вплив умов вирощування на термодинамічну ефективність процесів перетворення енергії в тилакоїдних мембранах хлоропластів гороху**

Для оцінки впливу інтенсивності світла на ефективність перетворення енергії хлоропластами рослини гороху вирощували за різної інтенсивності світла. Фотосинтетичну ефективність у листках оцінювали за кривими модульованої флуоресценції хлорофілу  $a$  (табл. 1).

Оцінюючи ефективність функціонування фотосинтетичного апарату, необхідно знати, яка частка енергії збудження молекул хлорофілу використовується у процесі електронного транспорту. Щоб визначити цю частку енергії, слід врахувати величину квантового виходу фотохімічних реакцій ФСII в адаптованому до світла стані ( $F'v/F'm$ ), а також частку відкритих РЦ ФСII ( $qP$ ). Параметр  $\phi\text{PSII}$  дозволяє оцінити квантовий вихід електронного транспорту.

За даними табл. 1, квантовий вихід електронного транспорту  $\phi\text{PSII}$  є вищим у рослин при сильному освітленні. Величина цього параметра також залежала від інтенсивності актинічного світла: вищі значення  $\phi\text{PSII}$  реєструвалися при діючому світлі низької інтенсивності. Це узгоджується з літературними даними, згідно з якими максимальна ефективність фотосинтезу спостерігається в умовах низької освітленості.

При підвищенні інтенсивності збуджуючого світла до  $1500 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  емпіричним критерієм фотоінгибування є зменшення величини  $qP$  нижче 0,6 [8], з одного боку, зниження квантового виходу фотохімічних реакцій ФСII в адаптованому до світла стані ( $F'v/F'm$ ) і реального квантового виходу електронного транспорту  $\phi\text{PSII}$ , з іншого. Порівняння флуоресцентних параметрів показує, що у рослин, які виростили при низькій



**Таблиця 1. Параметри індукції флуоресценції листків гороху, вирощеного на світлі зміненого спектрального складу високої інтенсивності**

Світлові умови вирощування рослин гороху, середня щільність потоку фотонів	AL* мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>	F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	qP	NPQ	qN	fФCII	F' <sub>v</sub> /F' <sub>m</sub>
1200 мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>	1500	0,7785±0,001	0,601±0,051	1,7435±0,108	0,791±0,021	0,268±0,02	0,438±0,018
	500	0,7965±0,001	0,7975±0,008	0,5950±0,51	0,4645±0,04	0,538±0,05	0,6745±0,028
120 мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>	1500	0,744±0,001	0,412±0,041	1,66±0,107	0,832±0,022	0,143±0,03	0,331±0,031
	500	0,749±0,001	0,859±0,008	1,08±0,113	0,679±0,03	0,404±0,019	0,489±0,018

\* AL – щільність потоку актинічного світла при збудженні флуоресценції хлорофілу

інтенсивності світла, *qP* нижче 0,6, а параметри *F'<sub>v</sub>/F'<sub>m</sub>* і *fФCII* значно знижуються при інтенсивному освітленні зі щільністю потоку квантів 1500 мкмоль· м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>, тобто в цих умовах рослини мають всі ознаки фотоінгибування.

Щоб оцінити, як це впливає на термодинамічні параметри сполучення у хлоропластах, визначено швидкість електронного транспорту у хлоропластах, ізольованих зі «світлових» і «тіньових» рослин, у стані 4 за Чансом і в роз'єднуючих умовах. Повне роз'єднування досяглося за рахунок введення в реакційне середовище 10 мМ NH<sub>4</sub>Cl.

Значення коефіцієнта сполучення *q* розраховували за формулою (27), виходячи з експериментально визначених величин швидкості перенесення електронів по повному фотосинтетичному електронтранспортному ланцюгу від води до метілвіологену в хлоропластах у стані 4 і швидкості роз'єданого електронного транспорту. Швидкість транспорту у стані фотосинтетичного контролю вимірювали в реакційному середовищі, яке не містило АДФ, у присутності 3 мм фосфату і 50 мкм АТФ.

Оптимальну термодинамічну ефективність системи розраховували для кожного значення коефіцієнта сполучення. З даних табл. 2 видно, що термодинамічні характеристики процесів енергетичного сполучення залежать як від світлових умов вирощування рослин гороху, так і від інтенсивності світла в ході експериментів з визначення швидкостей реакції Хіла. Найвищого значення коефіцієнт сполучення набував при насичуючому освітленні (500 мкмоль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>) препаратів, ізольованих з листя гороху, вирощеного при високій інтенсивності світла. Для цих же зразків характерна і найвища швидкість фотофосфорилування (*J<sub>p</sub>*). Внаслідок підвищення інтенсивності актинічного світла до надоптимальних значень величини коефіцієнта сполучення знижується швидкість фотофосфорилування. Можна припустити, що це спричинюється деструкцією фотосинтетичного апарату, яка починається в результаті фотоінгибування. Величина коефіцієнта сполучення хлоропластів гороху, отриманих з листя, вирощеного при низькій освітленості, трохи відрізнялася від величини *q* «світлових» хлоропластів при щільності актинічного потоку квантів 500 мкмоль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> і різко знижувалася, якщо інтенсивність актинічного світла підвищували утричі. Розрахунки оптимальної термодинамічної ефективності показали, що перетворення світлової енергії в хлоропластах, виділених зі «світлових» рослин, відбувається ефективніше в широкому діапазоні інтенсивності збуд-

жуючого світла порівняно з «тіньовими» зразками. Причиною втрати ефективності фотосинтетичного апарату, сформованого за умов низької освітленості, очевидно, є фотоінгибування, яке розвивається при інтенсивності світла, що перевищує оптимальну.

**Таблиця 2. Термодинамічна ефективність енерготрансформації в ізольованих хлоропластах гороху, вирощеного за різної інтенсивності світла**

Щільність потоку фотонів, мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>		$-J_{роз}$	$J_{фк}$	$J_p$	$q$	$\eta_{max}$
при вирощуванні	під час вимірювання в експерименті	мкмоль/мг хл на год.				
1200	500	550 ± 25	70 ± 4	230 ± 10	0,934199	0,474108
	1500	620 ± 30	80 ± 5	120 ± 9	0,933257	0,471442
120	500	550 ± 20	75 ± 5	150 ± 9	0,933108	0,471024
	1500	350 ± 15	80 ± 4	0	0,87831	0,353096

### **Вплив роз'єднувачів на ефективність енерготрансформації в ізольованих хлоропластах**

Роз'єднування – фундаментальне поняття в теорії енерготрансформації. На початку 1950-х рр., коли мірою енерготрансформації вважали тільки швидкість синтезу АТФ, величина роз'єднування була єдиним параметром, котрий характеризував ступінь сполучення процесів електронного транспорту і фотофосфорильовання. Роз'єднувачі спочатку визначали за їх здатністю пригнічувати синтез АТФ і одночасно прискорювати електронний транспорт [31]. У рамках хеміосмотичної гіпотези  $\Delta\mu^{H^+}$  розглядається як сполучна ланка між електронним транспортом і синтезом АТФ, а роз'єднувачі – як агенти, що прискорюють дисипацію  $\Delta pH$  або  $\Delta\psi$  шляхом прискорення нефосфорилуючих іонних потоків через мембрану тилакоїдів. Сучасне використання терміна «роз'єднування» знов втратило певний сенс і виявляє тенденцію до включення всіх процесів, які спричинюють посилену дисипацію  $\Delta pH$  або  $\Delta\psi$  [30].

За механізмом дії потенційно роз'єднуючі реагенти або обробки можна розділити на декілька класів:

1. Обробки, які збільшують загальну проникність тилакоїдів до іонів, включаючи протони (тобто детергенти, пошкодження мембран і так далі).

2. Реагенти, які специфічно збільшують мембранну провідність до  $H^+$  іонів, або шляхом формування каналів (наприклад, граміцидін), або внаслідок того, що протонувана чи депротонувана форми реагенту здатні проникати через тилакоїдну мембрану (наприклад, FCCP).

Обидва ці типи викликають збільшений вихід протонів, що не компенсується виходом інших іонів через мембрану, і, отже, призводять до дисипації як  $\Delta pH$ , так і  $\Delta\psi$  [37].

3. Слабкі луги вільно проникають через мембрану в непротонуваному стані, проте накопичуються усередині тилакоїда в зарядженій формі після протонування

(наприклад, аміни). Цей механізм є електронейтральним і ефективно обмінює через тилакоїд один протон на один іон амонію.

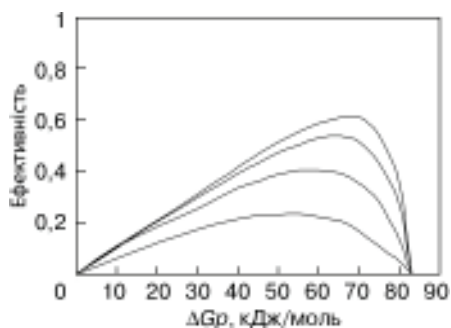
Окрім розглянутих механізмів роз'єднування, термодинамічна ефективність трансформації енергії може втрачатися в результаті процесів, що в англійській літературі отримали назву «slip» — пробій, перебіг, прослизання, помилка – на відміну від «leak» — виток — терміна, яким позначають посилення пасивного протонного перенесення через сполучну мембрану у напрямі протонного градієнта. «Slip» визначають двома шляхами [32]: 1) «справжній» пробій, або редокс–сліп (чи реакційний сліп) — зменшення протонного перенесення через протонні помпи ЕТЛ унаслідок внутрішньомолекулярного роз'єднування (BMP) електронного транспорту і фосфорилування [21].

Аналіз термодинамічних закономірностей дозволяє класифікувати дію різних агентів на процеси енергосполучення у фотосинтезуючих мембранах [26, 27]. На рисунках 2—4 наведені залежності ступеня ефективності енерготрансформації у хлоропластах від величини фосфатного потенціалу, отримані за умов додавання екзогенного ефектора до суспензії. Ці параметри були визначені для хлоропластів за кривими залежності швидкостей електронного транспорту, фотофосфорилування за різних значень фосфатного потенціалу та інтенсивності діючого світла. У даній роботі ми вивчили вплив протонофору  $\text{NH}_4\text{Cl}$ , гідрофобного каналоформеру граміцидину D і т.з. ADPR-реагенту FCCP на світлозалежні реакції хлоропластів. У табл. 3 наведені якісні ефекти деяких ефекторів на феноменологічні коефіцієнти і фосфатний потенціал у стані фотосинтетичного контролю  $(\Delta G_p)_{\text{фк}}$ , які можливо інтерпретувати як прояви редокс-сліпу, пробією в АТФсинтазі і протонного витоку.

**Таблиця 3. Якісні ефекти редокс-сліпу, протонної течії і пробією в АТФсинтазі на феноменологічні коефіцієнти і величину фосфатного потенціалу  $(\Delta G_p)_{\text{фк}}$**

Процес роз'єднання	Вплив на				
	$L_{ee}$	$L_{ep}$	$L_{pp}$	Z	$(\Delta G_p)_{\text{фк}}$
Редокс-сліп	+	=	=	-	=
Пробій в АТФсинтазі	=	=	+	+	-
Протонна течія	=	=	+	+	-

Рис. 2. Вплив внутрішньомолекулярного роз'єднання редокс-компонентів ЕТЛ у присутності зростаючих концентрацій FCCP на ефективність сполучення за різних значень фосфатного потенціалу. Наведено криві для таких значень  $q$ : 0,972 (контроль), 0,953, 0,910, 0,780. Величину  $q$  змінювали, додаючи 10, 20 і 50 нМ FCCP, відповідно



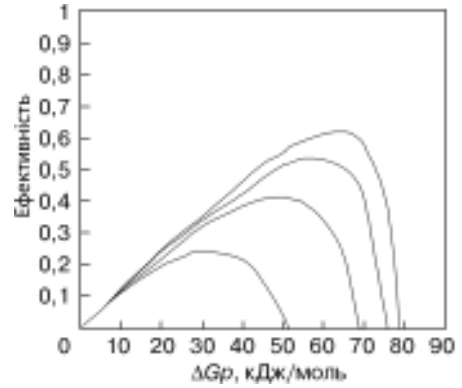
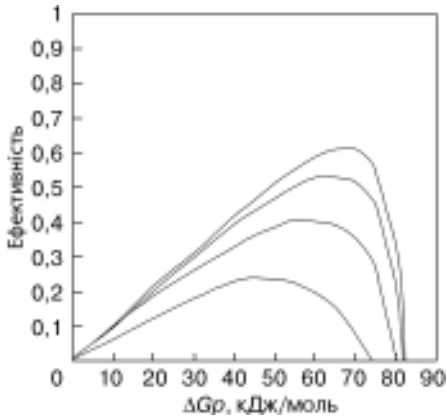


Рис. 3. Вплив зростаючої течії через тилакоїдну мембрану в присутності зростаючих концентрацій  $\text{NH}_4\text{Cl}$  на ефективність сполучення хлоропластів за різних значень фосфатного потенціалу. Наведено криві для таких значень  $q$ : 0,972 (контроль), 0,953, 0,910, 0,786. Значення  $q$  варіювали, додаючи 1, 2 і 10 мМ  $\text{NH}_4\text{Cl}$ , відповідно

Рис. 4. Вплив внутрішньомолекулярного роз'єднання АТФсинтази при додаванні граміцидину на ефективність сполучення хлоропластів за різних значень фосфатного потенціалу. Наведено криві для таких значень  $q$ : 0,951, 0,912, 0,780. Значення  $q$  варіювали, додаючи 1, 5 і 10 нМ граміцидину, відповідно

Дані рисунків 2–4 і табл. 3 дозволяють охарактеризувати три типи механізмів, що призводять до втрати ефективності сполучення електронного транспорту і синтезу АТФ у хлоропластах. 1. Пасивна протонна течія через тилакоїдну мембрану з люмену в напрямку протонного градієнта спостерігалася у присутності зростаючих концентрацій  $\text{NH}_4\text{Cl}$ . У цьому разі інгибування синтезу АТФ корелювало з падінням  $\Delta\text{pH}$ . 2. У присутності наномолярних концентрацій граміцидину синтез АТФ пригнічувався без зниження величини  $\Delta\text{pH}$ . Аналіз кінетичних кривих у даному випадку вказує на пробій («slip») на рівні АТФсинтази. 3. Для FCCP, що дезактивує систему фоторозкладання води при підвищенні інтенсивності освітлення хлоропластів, пригнічення фотофосфорилування відбувалося паралельно з інгибуванням фотовиділення кисню. Така поведінка системи вказує на електричний пробій («redox slip») на рівні протонної помпи фотосистеми II.

## Висновки

У даній статті представлено результати досліджень процесів ефективності трансформації енергії у тилакоїдних мембранах хлоропластів і охарактеризовано процеси, що призводять до її зниження. Показано, що ефективність енерготрансформації хлоропластами залежить від світлових умов вирощування рослин і пов'язана з процесами, які призводять до інгибування фотосинтезу при високих інтенсивностях світла. Проведено порівняльне вивчення впливу синтетичних ефекторів різної природи на термодинамічну ефективність трансформації світлової енергії хлоропластами, визначено критерії, які дозволяють охарактеризувати стан спряженості енергодонорних та енергоакцепторних реакцій у тилакоїдах.

1. *Arnon D.I.* Cooper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenolase in *Beta vulgaris* // *Plant Physiol.* – 1949. – **24**, № 1. – P. 1–154.
2. *Avron D.W.* Photophosphorylation by swiss-chard chloroplasts // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1980. – **40**. – P. 257–272.
3. *Bilger W., Björkman O.* Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis* // *Photosynth. Res.* – 1990. – **25**. – P. 173–185,
4. *Butler W.L.* Energy distribution in the photochemical apparatus of photosynthesis // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1978. – **29**. – P. 345–378.
5. *Garlid K.D., Beavis A.D., Ratkje S.K.* On the nature of ion leaks in energy-transducing membranes // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1989. – **976**. – P. 109–120.
6. *Genty B., Harbinson J.* Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport // *Photosynthesis and the Environment* / N. R. Baker (ed). – Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers, 1996. – P. 67–99.
7. *Hill T.L.* Free energy transduction in biology: the steady-state kinetic and thermodynamic formalism. – New York: Academ. Press, 1974.
8. *Horton P., Ruban A.V., Walters R.G.* Regulation of light harvesting in green plants // *An. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1996. – **47**. – P. 655–684.
9. *Jahns P., Junge W.* The protonic short-circuit by DCCD in photosystem II // *FEBS Lett.* - 1989. – **253**. – N 1, 2. - P. 33–37.
10. *Jahns P., Junge W.* Dicycloheximide carbodiimide-binding proteins related to the short-circuit of the proton pumping activity of photosystem II // *Eur. J. Biochem.* – 1990. – **193**. – P. 728–736.
11. *Kedem O., Caplan S.R.* Degree of coupling and its relation to efficiency of energy transduction // *Trans. Faraday Soc.* – 1965. – P. 1897–1911.
12. *Maxwell K., Johnson G.N.* Chlorophyll fluorescence – a practical guide // *J. of Exp. Bot.* – 2000. – **51**. – P. 659–668.
13. *Meszana G., Westerhoff H.V., Somsen O.J.G.* Reply to Comment on: «Non-equilibrium thermodynamics of light absorption» // *J. Phys. A: Math. Gen.* – 2000. – **33**. - P. 1301–1303.
14. *Meszana G. and Westerhoff H.V.* Non-equilibrium thermodynamics of light absorption // *J. Phys. A: Math. Gen.* – 1999. – **32**. – P. 301–311.
15. *Murphy M.P., Brand M.D.* Variable stoichiometry of proton pumping by the mitochondrial respiratory chain // *Nature.* – 1987. – **329**. – P. 170–172.
16. *Murphy M.P., Brand M.D.* The stoichiometry of charge translocation by cytochrom oxidase and the cytochrome bc<sub>1</sub> complex of mitochondria at high membrane potential // *Eur. J. Biochem.* – 1988. – **173**. – P. 645–651.
17. *Murphy M.P.* Slip and leak in mitochondrial oxidative phosphorylation // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1989. – **977**. – P. 123–141.
18. *Pietrobon D., Azzone G.F., Walz D.* Effect of funiculosin and antimycin A on the redox-driven H<sup>+</sup>-pumps in mitochondria: on the nature of «leaks» // *Eur. J. Biochem.* – 1981. – **117**. – P. 389–394.
19. *Pietrobon D., Caplan S.R.* Flow-force relationships for a six-state proton pump model: intrinsic uncoupling, kinetics equivalence of input and output forces, and domain of approximately linearity // *Biochemistry.* – 1985. – **24**. – P. 5764–5776.
20. *Pietrobon D., Zoratti M., Azzone G.F. et al.* Non-equilibrium thermodynamic assesment of redox-driven H<sup>+</sup>-pump in mitochondria // *Eur. J. Biochem.* – 1982. – **127**. – P. 483–494.
21. *Pietrobon D., Zoratti M., Azzone G.F.* Molecular slippage in redox and ATPase H<sup>+</sup>-pumps // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1983. – **723**. – P. 317–321.
22. *Quigg A., Kevekordes K., Raven J.A., Beardall J.* Limitations on microalgal growth at very low photon fluence rates: the role of energy slippage // *Photosynth Res.* – 2006. – **88**. – P. 299–310.
23. *Rosing J., Slater E.C.* The value of  $\Delta G^0$  for the hydrolysis of ATP // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1972. – **267**. – P. 275–290.
24. *Ross J., Vlad M.O.* Nonlinear kinetics and new approaches to complex reaction mechanisms // *Ann. Rev. Phys. Chem.* – 1999. – **50**. – P. 51–78.
25. *Rottenberg H.* The thermodynamic description of enzyme-catalyzed reactions. The linear relation between the reaction rate and the affinity // *Biophys. J.* – 1973. – **13**. – P. 503–511.
26. *Rottenberg H., Gutman M.* Control of the rate of reverse electron transport in submitochondrial particles by the free energy // *Biochemistry.* – 1977. – **16**. – P. 3220–3227

27. *Rottenberg H.* Non-equilibrium thermodynamics of energy conversion in bioenergetics // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1979. – **549**. – P.225–253.
28. *Rottenberg H., Gruenwald T., Avron M.* Direct determination of pH in chloroplasts and its relation to the mechanism of photoinduced reactions // *FEBS Lett.* – 1971. – **13**. – N 1. – P. 32–44.
29. *Rottenberg H., Gruenwald T., Avron M.* Determination of pH in chloroplasts. 1. Distribution of <sup>14</sup>C methylamine // *Eur. J. Biochem.* – 1972. – **25**. – N 1. – P. 54–63.
30. *Rottenberg H., Steiner-Mordoch S.* Free fatty acids decouple oxidative photophosphorylation by dissipating intramembranal protons without inhibiting ATP synthesis driven by proton electrochemical gradient // *FEBS Lett.* – 1986. – **202**. – N 2. – P. 314–318.
31. *Rottenberg H.* Decoupling of oxidative phosphorylation and photophosphorylation // *Biochim. Biophys. Acta. Bioenerg.* – 1990. – **1018**. – N 1. – P. 1–17.
32. *Soboll S., Stucki J.W.* Regulation of the degree of coupling of oxidative phosphorylation in intact rat liver // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1985. – **807**. – P. 245–254.
33. *Schreiber U, Schliwa U, Bilger W.* Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer // *Photosynth. Res.* – 1986. – **10**. – P. 51–62.
34. *Stucki J.W.* The thermodynamic buffer enzymes // *Eur. J. Biochem.* – 1980. – **109**. – P. 257–268.
35. *Stucki J.W.* The optimal efficiency and the economic degree of coupling «of oxidative phosphorylation» // *Eur. J. Biochem.* – 1980. – **109**. – P. 269–283.
36. *Van Dam K., Westerhoff H.V., Krab K. et al.* Relationship between chemiosmotic flows and thermodynamic forces in oxidative phosphorylation // *Biochim Biophys Acta.* – 1980. – **591**. – P. 240–250.
37. *Wanders R.J.A., Van den Berg G.B. Tager J.M.* A re-evaluation of conditions required for an accurate estimation of the extramitochondrial ATP/ADP ratio in isolated rat-liver mitochondria // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1984. – **767**. – P. 113–119.
38. *Westerhoff H.V., Van Dam K.* Thermodynamics and control of biological free-energy transduction. – Amsterdam: Elsevier, 1987.
39. *Westerhoff H.V., Hellingwerf K.J., Arents J.C. et al.* Mosaic nonequilibrium thermodynamics describes biological energy transduction // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1981. – **78**. – P. 3554–3568.
40. *Woelders H., Van der Zande W.J., Colen A.M.A.F. et al.* The phosphate potential maintained by mitochondria in State 4 is proportional to the protonmotive force // *FEBS Lett.* – 1985. – **179**. – P. 278–282.

**Є.І. ШНЮКОВА, О.В. ПОЛИЩУК, К.П. ДОВБИШ,  
В.В. ПОДОРВАНОВ, П.О. МУШАК, О.К. ЗОЛОТАРЬОВА**

Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України  
вул.Терещенківська, 2, Київ, 01601  
membrana@ukr.net

## **ТРАНСФОРМАЦІЯ СОНЯЧНОЇ ЕНЕРГІЇ МІКРОВОДОРСТЯМИ З УТВОРЕННЯМ МОЛЕКУЛЯРНОГО ВОДНЮ**

*К л ю ч о в і с л о в а: продуценти водню, біохімія водоростей, синьозелені, зелені мікродорості, фотосинтез, біоенергетика*

*E.I. SHNYUKOVA, O.V. POLISHCHUCK, K.P. DOVBYSH, V.V. PODORVANOV,  
P.O. MUSHAK, O.K. ZOLOTAREVA*

M.G. Kholodny Institute of Botany,  
National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

### **SUN ENERGY TRANSFORMATION BY MICROALGA WITH MOLECULAR HYDROGEN PRODUCTION**

A modern state of investigations devoted to hydrogen photoproduction by microalga as alternative source of energy is reviewed. The results of own investigations of 19 strains of blue-green and green cultures are presented. It was identified the factors, influenced the photosynthetic process and favourable for hydrogen production, among them: different illumination conditions, addition of organic substrata, reducing agents, electron transport inhibitors (glucose, methylviologen, diuron and others). It was shown that all studied microalga were capable to hydrogen production with different rates depending on experimental conditions. The blue-green heterocystic microalgae *Nostoc linckia*, 86, hormogonic nonheterocystic *Spirulina platensis* 26 and also green microalgae *Chlamydomonas reinhardtii*, 119 were characterized as the most active hydrogen producers.

*К е y w o r d s: producers of hydrogen, biochemistry of algae, blue-green alga, green algae, photosynthesis, bioenergetics*

*Е.І. ШНЮКОВА, А.В. ПОЛИЩУК, К.П. ДОВБИШ, В.В. ПОДОРВАНОВ,  
П.А. МУШАК, Е.К. ЗОЛОТАРЕВА*

Інститут ботаніки ім. Н.Г.Холодного НАН України, г. Київ

### **ТРАНСФОРМАЦІЯ СОЛНЕЧНОЇ ЕНЕРГІЇ МІКРОВОДОРСТЯМИ С ОБРАЗОВАНИЕМ МОЛЕКУЛЯРНОГО ВОДОРОДА**

Представлены обзор современного состояния исследований фотосинтетического выделения водорода микроводорослями как альтернативного источника энергии, а также результаты собственных исследований культур 19-ти штаммов синезеленых и зеленых микроводорослей. Изучены факторы, влияющие на фотосинтетический процесс в направлении, благоприятном для выделения водорода, в частности, изучено влияние условий освещения, добавления органических субстратов, восстановителей, ингибиторов электронного транспорта (глюкозы, метилвиологена, диурона и др.). Показана способность всех исследованных водорослей в различном объеме продуцировать водород в стрессовых условиях. Наиболее активными оказались синезеленые водоросли: гормогониевый гетероцистный *Nostoc linckia* шт. 86 и безгетероцистная *Spirulina platensis* шт. 26, а также зеленая микроводоросль *Chlamydomonas reinhardtii* шт. 119.

*К л ю ч е в ы е с л о в а: продуценты водорода, биохимия водорослей, синезеленые и зеленые микроводоросли, фотосинтез, биоенергетика*

© Є.І. ШНЮКОВА, О.В. ПОЛИЩУК, К.П. ДОВБИШ, В.В. ПОДОРВАНОВ, П.О. МУШАК,  
О.К. ЗОЛОТАРЬОВА, 2007

## Вступ

Вичерпання викопних джерел енергії, розвиток парникового ефекту і загроза необоротного забруднення навколишнього середовища спонукають до термінових пошуків альтернативних джерел енергії. Таким екологічно безпечним для довгостроковим поновлюваним носієм енергії є молекулярний водень [34, 35, 41, 42].

Водень — це екологічно чисте паливо. Він має високу енергоємність, яка в 3–5 разів перевищує аналогічний показник бензину й нафти. В енергетичному плані йому притаманні універсальні властивості: він відновник, енергоносіє і паливо. Потреба у високоенергетичному і екологічно чистому паливі призвела до виникнення водневої енергетики, швидкий розвиток якої дозволяє стверджувати, що водень є паливом майбутнього [11, 12].

Останнім часом значний інтерес викликають біологічні способи отримання водню. В цьому відношенні на особливу увагу заслуговують фотосинтезуючі організми, серед яких найперспективнішими є мікрободорості [43]. Здатність мікрободоростей продукувати молекулярний водень за рахунок фотосинтетичного перетворення енергії обумовлена: наявністю нелімітованого джерела енергії — сонячного світла, надлишку субстрату фотолізу — води, високої теплотворної здатності водню (29 ккал/г порівняно з 3,5 ккал/г для вуглеводнів), можливістю відновлення процесу і, нарешті, тим, що фотохімічне перетворення води до водню відбувається за нормальної температури без утворення токсичних проміжних сполук. Тому одним з найперспективніших наукових напрямків вирішення ряду глобальних проблем, в тому числі енергетичної, є біотехнологія мікрободоростей.

Мікрободорості за сприятливих умов швидко ростуть, використовуючи енергію сонячної радіації. В умовах штучного вирощування обсяг врожаю може становити від 70 до 120 кг/м<sup>2</sup> сирої маси водоростей на рік залежно від вмісту поживних речовин у воді та інших умов. Раціональність їх вирощування ґрунтується на тому, що продуктивність водоростей на одиницю площі у 2–5 разів вища за традиційні агрокультури і види, які швидко ростуть, зокрема *Salix* або *Miscanthus* — витривалий багаторічний тропічний злак. Для свого росту і розвитку водорості використовують CO<sub>2</sub>, який акумулюється і фіксується у формі біомаси та похідних продуктів. Вони здатні також поглинати CO<sub>2</sub> і NO<sub>2</sub> з промислових газів, більше того, ці газові відходи можна використовувати для їх вирощування. Тому культивування мікрободоростей пропонується як спосіб біосорбції промислових викидів з високим вмістом CO<sub>2</sub>. Одночасно досягається ефект зниження рівня CO<sub>2</sub> в атмосфері. Для їх вирощування придатна вода низької якості, з якої вони активно поглинають розчинні сполуки азоту та фосфат, що скорочує витрати на регенерацію води. Після сепарації водоростей та кінцевої доочистки воду знову можна використовувати для промислових цілей.

Культивування водоростей має блискучі перспективи в плані створення відновлюваних джерел енергії. Виходячи з того, що мікрободорості в наш час вважають «зеленим джерелом відновлюваного водню» [26], одним із актуальних завдань сучасної альгобіотехнології є вивчення генетичного потенціалу мікрободоростей як можливих продуцентів водню і пошук технологічних умов підвищення його виходу.



## Водорості — об'єкти біологічного способу отримання молекулярного водню

Утворення молекулярного водню є одним з факторів регуляції анаеробного метаболізму клітин, воно широко розповсюджене в природі. Продукування  $H_2$  на світлі констатоване у низки бактерій, деяких зелених і синьозелених водоростей (ціанобактерій) [4, 12, 17, 38, 44].

Вперше здатність деяких одноклітинних зелених водоростей продукувати вільний молекулярний водень за умов освітлення продемонстрували понад 60 років тому Гаффон і Рубін [23–25].

З'ясовано, що фотовиділення молекулярного водню каталізують три типи ферментів: нітрогеназа і дві гідрогенази, відмінні за механізмом дії, — поглинаюча і обернена, або двоспрямована гідрогеназа.

Нітрогеназа є ключовим ферментом системи азотфіксації. Це двокомпонентна ферментна система, яка каталізує нуклеотидзалежне відновлення  $N_2$  з утворенням  $NH_3$ . Поряд з відновленням  $N_2$  нітрогеназа здатна утворювати молекулярний  $H_2$  [34, 36]. Реакція його фотопродукування вимагає значних витрат енергії, крім того, цей процес дуже чутливий до впливу молекулярного кисню, тому утворений нітрогеназами водень майже цілком споживається.

Окрім нітрогенази, у ціанобактерій функціонує гідрогеназна система, здатна уловлювати водень, який у них утворюється [21, 31]. Гідрогенази — це одна з груп Fe-S-вмісних ферментів, які каталізують реакції поглинання і виділення молекулярного водню. У багатьох ціанобактерій виявлено два типи гідрогеназ: поглинаючий (генний кластер *hup*) і двоспрямований (*hox*). Вивчення розподілу генів гідрогеназ та їх активності у 15-ти азотфіксуючих ціанобактерій показало, що всі вони містять кластер *hup*, а в 12 із них — також і *hox*. Хоча *Nostoc PCC7422* має *hox*-кластер, його активність в клітинних екстрактах дуже низька [48]. У гетероцистної водорості *Anabaena variabilis* IAM M58 гідрогеназа кодується геном *hupSL* [20].

Поглинаюча гідрогеназа, яка кодується генами *hupS* і *hupL*, здатна окиснювати водень, щойно продукований за участю нітрогеназ [19]. Ця гідрогеназа знайдена в усіх азотфіксуючих і в деяких неазотфіксуючих синьозелених водоростей, наприклад *Synechococcus* штам 6301 [45]. Мономерна форма гідрогенази належить до класу Fe-гідрогеназ і кодується в ядрі одноклітинних зелених водоростей [4].

Поглинання світла є необхідним етапом процесу виділення водню клітинами мікрowodоростей, оскільки енергія світла забезпечує розкладання молекул води, вивільнення електронів і протонів, а також ендергонічний транспорт цих електронів до ферредоксину — переносника фотосинтетичного електронтранспортного ланцюга. Він є фізіологічним донором електронів для Fe-гідрогенази і таким чином зв'язує гідрогеназну реакцію з фотосинтетичним транспортом електронів у хлоропластах зелених водоростей [22].

Ціанобактерії, які містять так звану обернену гідрогеназу, що каталізує як утворення, так і поглинання водню, за оптимальних умов виділяють до 4 мкмоль водню на 1 мг хлорофілу за годину. Гідрогенази досить чутливі до кисню, тому їх активність можна виявити лише в анаеробних умовах. Вони здатні продукувати водень у ході метаболічних реакцій не тільки у синьозелених водоростей, а й еукаріотичних

організмів, зокрема зелених водоростей. Захоплені молекули водню зв'язуються в ході редокс-реакції, в результаті чого в присутності  $O_2$  виділення водоростями водню знижується або припиняється зовсім [47].

Обов'язковою фізіологічною умовою активації гідрогенази у більшості організмів, які містять цей фермент, є різнотривала інкубація в безкисневому середовищі. Це пов'язано з тим, що виділення водню індукується в умовах анаеробного існування клітин у темряві, оскільки активність гідрогенази ефективно пригнічується в разі активації фотосинтетичного утворення кисню внаслідок конкурентних взаємовідношень процесів виділення кисню і водню. Отже, за умов аноксії розпочинається експресія гідрогенази — ферменту, який з високою питомою активністю каталізує утворення  $H_2$  при освітленні [6, 7, 27, 28].

Кінетика інгібування виділення кисню після створення в середовищі умов аноксії здебільшого немонотонна. У *Chlorella vulgaris*, наприклад, протягом перших 3–7 хв різко зменшується квантовий вихід виділення кисню до рівня, який в подальшому якщо і змінюється, то значно повільніше. Ці повільні зміни можуть включати стадії як підвищення, так і зменшення виділення кисню, співвідношення яких залежить від інтенсивності світла і гідрогеназної активності. Вважається, що дія аноксії на фотосинтетичний апарат — це комплексний процес, який включає зміни не тільки аеробного стану системи, але і перехід на якісно новий режим функціонування. Припускається, що адаптивна роль гідрогенази у водоростей полягає в тому, що вона дозволяє їм більш гнучко реагувати на зміни локальної концентрації кисню в природних водно-ґрунтових екосистемах [3].

Ґрунтуючись на кінетиці змін швидкості виділення кисню і водню в умовах аноксії, висловлюється думка, згідно з якою відновлення пулів переносників електронів між фотосистемами і фотоутворення водню — відносно незалежні функції гідрогеназної системи. Перша функція проявляється зразу ж після переходу до умов аноксії, можливо, вона частково зберігається в аеробних умовах і спричинює швидко інактивацію центрів ФС II. Функція фотоутворення водню гідрогеназою розвивається відносно повільно і, напевно, відображає кінетику змін одного з факторів, які регулюють активність гідрогенази, наприклад, концентрації субстратів або інших факторів метаболічного контролю ферментативної активності [3].

У Каліфорнійському університеті вдалося одержати водень за допомогою прісноводної зеленої водорості *Chlamydomonas reinhardtii* [44]. Вважається, що з біомаси цієї водорості стабільно можна отримувати водень, інкубуючи її за умов відсутності сірки. Максимальний вихід водню при голодуванні за сіркою можна отримати за рН 7,7 з наступним його підвищенням до 8,2 або зниженням до 6,5. Профілі рН фотопродукції водню корелюють із залишковою активністю ФС II (оптимум — рН 7,3–7,9), з рН-профілями фотосинтетичного транспорту електронів у ФС-I або гідролізу крохмалю і білка [32].

Є дані, що фотовиділення водню в різних обсягах властиве не тільки зеленим, а й ціанобактеріям і деяким іншим водоростям. Нитчасті гетероцистні ціанобактерії мають унікальну здатність здійснювати основні процеси біосфери: оксигенний фотосинтез і фіксацію молекулярного азоту, при цьому вони можуть утворювати молекулярний водень за участю гідрогенази і/або нітрогенази [2, 10, 30, 31]. Генеруючи водень, плівки фотосинтезуючих ціанобактерій суттєво впливають на еволюцію земної атмосфери. Протягом доби інтенсивне продукування кисню

одноміліметровим шаром призводить до перенасичення киснем і утворення газових пухирців. Аналіз складу газів у пухирцях, проведений вдень і вночі, показав, що в плівках, утворених *Lyngbia*, концентрація  $H_2$  була в 10 тис. разів вищою пізно вночі порівняно з днем. У плівках *Microcoleus* рівень  $H_2$  також був найвищим вночі, проте варіювання «день–ніч» було значно меншим, можливо, тому, що *Microcoleus*, на відміну від *Lyngbia*, не утворює газових пухирців. Утворення  $H_2$  автори пов'язують з активністю нітрогенази, яка спрямовує потік електронів до протонів з утворенням  $H_2$ . Цей процес відомий у планктонних ціанобактерій морів і озер. Вважається, що в атмосфері Землі в минулому майже повністю був відсутній  $O_2$  і продукований  $H_2$  потрапляв у космос, тим самим суттєво збіднюючи відновлюваний потенціал Землі [29]. Фотовиділення  $H_2$  констатовано також у водоростей *Anabaena*, *Calothrix*, *Mastigocladus* [30].

Завдяки посиленій увазі до процесу фотовиділення молекулярного водню накопичено значний масив даних, які визначають умови, сприятливі для його інтенсифікації у різних мікрородоростей. Здійснені окремі спроби аналізу механізмів цього процесу у деяких таксонів.

Синтез нітрогенази у фототрофних культур *Anabaena variabilis* визначається внутрішньоклітинним відношенням C/N. Іони амонію пригнічують не тільки синтез нітрогенази у ціанобактерій, але й інгібують активність ферменту при фізіологічних значеннях рН на світлі і в темряві. Синтез нітрогенази і гідрогенази, яка поглинає водень у *Anabaena variabilis*, наявність зворотної гідрогенази не є обов'язковими для гетероцистних ціанобактерій [14].

Виявлено фізіологічні фактори, які впливають на гідрогеназну активність клітин ціанобактерій *Gloeocapsa alpicola* і *Chroococcidiopsis thermalis*. Л. Т. Серебрякова зі співавт. [11, 12] характеризують умови продукування водню на прикладі одноклітинної синьозеленої водорості *Gloeocapsa alpicola*. При автотрофному рості в її біомасі накопичується ендогенний полісахарид глікоген, в результаті бродіння якого за гомоацетатним циклом поряд з ацетатом і вуглекислим газом головним продуктом є водень. При цьому з одного глюкозного залишку утворюються по 2 моля ацетату та  $CO_2$  і 4 моля  $H_2$ . Найактивнішими продуцентами  $H_2$  були клітини *G. alpicola*, які вирощували за дефіциту нітрату. За цих умов запаси глікогену в клітинах досягали 50% сухої маси і активувалась гідрогеназа. Оптимізація виходу водню значною мірою визначалась співвідношенням тривалості світлового (фотогетеротрофний ріст — синтез глікогену) і темного (бродіння глікогену) періодів. Ідентифіковані та охарактеризовані гени, які кодують гідрогенази цих водоростей, а також вивчена регуляція синтезу гідрогенази *G. alpicola* на рівні транскрипції в умовах, сприятливих для розвитку гідрогеназної активності, а також вивчені каталітичні властивості очищеної гідрогенази *G. alpicola* [15, 16].

Ряд ціанобактерій продукують водень як побічний продукт фіксації азоту. Одержано три гідрогеназні мутанти *Anabaena* PCC-7120, один із яких, *hupL*, продукував водень зі швидкістю у 4–7 разів більшою за дикий штам. Ефективність перетворення світлової енергії у  $H_2$  становила 1,0–1,6 %, проте період найбільшої активності тривав лише 10 год. Акумуляція загального азоту в клітинах знижувала активність нітрогенази і продукцію водню. Активний сайт нітрогенази містив  $MoFe_7S_9$  з координацією на гомоцитрат, що синтезується *Nifv* [38].

Варті уваги дослідження, присвячені з'ясуванню особливостей метаболізму гетероцист ціанобактерій пор. *Nostocales*, які обумовлюють здатність цих водоростей виділяти газоподібний  $H_2$  за умов освітлення.  $H_2$  є побічним продуктом ферментного відновлення  $N_2$  до  $NH_3$ , яке здійснюється нітрогеназою в присутності АТФ — донора електронів і  $H^+$ . Молекулярний  $H_2$  частково утилізується в гетероцистах гідрогеназою, яка відіграє роль донора електронів для нітрогенази, і дихального ланцюга для синтезу АТФ, забезпечує відновлення  $O_2$  до води і попереджує  $O_2$ -залежну інактивацію нітрогенази. Залежність виділення  $H_2$  від дії світла визначається тим, що на світлі збільшується рівень відновлених продуктів, вміст АТФ або інших високоенергетичних інтермедіатів. На думку авторів, способами, які можна застосувати для підвищення фотопродукування водню, є обробка клітин діуроном, аноксія, додавання в середовище ацетилену і сульфиду [30]. Активність нітрогенази зростає в гетероцистах синьозелених водоростей за умов недостатньої кількості азоту.

Для виділення біомолекулярного водню використано різні азотфіксуючі ціанобактерії (*Anabaena*, *Calothrix*, *Nostoc*, *Scytonema* і *Synechococcus*). Морфологічно вони поділені на три основні групи: гетероцистні нитчасті, негетероцистні нитчасті й одноклітинні. Встановлено, що механізм продукування водню в кожній групі дещо відмінний. Досліджуючи водночас молекулярну філогенію морських ціанобактерій, фіксуючих  $N_2$ , та продуктивність  $H_2$  кожного штаму, було показано, що продукування  $H_2$  водоростями може визначатися генетично [40].

Синьозелена водорість *Gloecapsa alpicola*, яка не фіксує молекулярний азот, здатна збільшувати вихід водню в разі дефіциту сірки [17]. Аналогічно нестача азоту в середовищі стимулює вихід водню азотфіксуючою синьозеленою водорістю *Anabaena cylindrica*. Швидкість виділення водоростями кисню суттєво гальмують сполуки сірки, пірват. Припускається, що дія пірвату пов'язана з його донорством електронів у фотосинтетичний електронтранспортний ланцюг на рівні між першою і другою фотосистемами [6]. Зростання продукування водню відзначено у дефіцитного на гідрогеназу мутанта гормогонієвої синьозеленої водорості *Nostoc punctiforme* штаму NHM5 [33].

Для того, щоб на світлі виділявся водень, створювали умови для видалення з середовища атмосферного  $O_2$  та запобігання появі в ньому  $O_2$  фотосинтетичного походження. З цією метою на кафедрі генетики МДУ з нитчастої гетероцистної ціанобактерії *Anabaena variabilis* ATCC29413 отримано мутант *Anabaena variabilis* PK84, якому властива надзвичайно низька здатність до поглинання водню. Завдяки цьому водень, який виробляє цей мутант у процесі азотфіксації, надходить в навколишнє середовище навіть у присутності атмосферного повітря [37, 39].

В.Б. Бородін зі співавторами [4] досліджували фотоутворення молекулярного водню мутантною ціанобактерією *Anabaena variabilis* PK84, у якої була зруйнована система поглинання  $H_2$ . Мутант вирощували на живильному середовищі, яке включало ванадій, в умовах, що забезпечували автотрофний ріст і азотфіксацію. Показано, що, на відміну від дикого штаму *A. variabilis* ATCC29413, виділення  $H_2$  клітинами мутанту *A. variabilis* PK84 мало залежало від вмісту в середовищі  $O_2$  і відбувалось навіть в атмосфері аргону зі швидкістю, яка перевищувала темпи продукування  $H_2$  диким штамом. Автори вважають, що порівняно невисока швидкість продукування  $H_2$  диким штамом в умовах чистого аргону є наслідком активної діяльності гідрогенази, яка „перехоплювала» і „спалювала» водень киснем фотосинтетичного походження.

За періодичних умов вирощування мутанту в атмосфері аргону швидкість продукування  $H_2$  молодією культурою досягала 90-100 мкмоль/(мг хлорофілу  $a \cdot$  год), що відповідає 5,4-6,0 мкмоль/(мг сухої маси  $\cdot$  год). Крім того, мутант був здатний безперервно утворювати  $H_2$  в разі періодичного росту у фотобіореакторі спірально-трубчастого типу (4,5 л). Найбільша швидкість утворення  $H_2$  культурою *A. variabilis* PK84 у фотобіореакторі при продуванні аргонем становила 130–140 мл/год, або 0,03 мл/(мл суспензії  $\cdot$  год). На думку авторів, найпривабливішим є те, що *A. variabilis* PK84 здатна безперервно продукувати  $H_2$  при продуванні повітрям, яке містить 2%  $CO_2$ , температурі 36 °C і світловому потоці 332 мкЕ/м<sup>2</sup>  $\cdot$  с. Найбільша швидкість утворення  $H_2$  за таких умов становила 43 мл/год на фотобіореактор, або 0,01 мл/(мл суспензії  $\cdot$  год). Автори стверджують, що на період виконання даної роботи мутант *A. variabilis* PK84 мав найкращі показники серед відомих представників ціанобактерій для використання в системах з перетворення сонячної енергії в енергію  $H_2$ . Крім того, для отримання водневого палива за допомогою ціанобактерій з'являлась можливість використання не інертних газів, що мають високу вартість, а значно доступніших — атмосферного повітря і двоокису вуглецю.

Для з'ясування можливих розбіжностей у гідрогеназній активності мікро- і макроскопічних водоростей проведено порівняльне дослідження одночасного виділення водню і кисню десятима видами морських водоростей. З метою індукції гідрогеназної активності водорості протягом різних проміжків часу зберігали в умовах анаеробіозу в морській воді, яка не містила  $CO_2$ . В той час як кожна з досліджених водоростей мала здатність виділяти кисень, продукування водню при цьому не спостерігалось. Один із висновків цієї роботи полягає в тому, що, на відміну від мікроскопічних водоростей, не виявлено жодного макрофіта, який би продукував водень на світлі. Це не суперечить відомому факту, згідно з яким щонайменше дев'ять макроскопічних водоростей відзначаються гідрогеназною активністю. Остання проявляється в їхній здатності виділяти водень в темряві й поглинати його на світлі. З іншого боку, отримані дані не узгоджуються з традиційною точкою зору відносно того, що гідрогеназа водоростей може каталізувати цілий ряд реакцій, одна з яких супроводжується утворенням молекулярного водню. Автори наводять два можливі пояснення вказаних спостережень. Одне з них постулює, що, крім  $CO_2$ , існують інші акцептори електронів, здатні приймати відновні еквіваленти від ФС I і тим самим блокувати реакції, які призводять до утворення водню на світлі. З іншого боку, можливо, що гідрогеназна активність морських макроскопічних водоростей пов'язана тільки з системою поглинання водню. Проте перше пояснення має рацію лише в тому разі, якщо дію можливих електронних акцепторів за кінетикою можна порівняти з такою  $CO_2$ . На думку авторів, цей простий кінетичний аргумент свідчить на користь другої можливості.

Оскільки коло організмів, здатних продукувати водень, точно не визначено, а умови інтенсифікації цього процесу потребують детальних з'ясувань і уточнень, з метою пошуків нових нетрадиційних відновлюваних джерел водню було поставлене завдання дослідити можливість продукування молекулярного водню культурами гормогонієвих і хроококових синьозелених (Cyanophyta) і зелених (Chlorophyta) водоростей і визначити умови підвищення його ефективності. Передусім увагу було потрібно зосередити на застосуванні факторів, які впливають на перебіг фотосинтетичного процесу в клітинах мікрowodоростей в напрямку, сприятливому для виділення водню.

## Об'єкти і методи досліджень

Об'єктами служили культури мікроводоростей з колекції відділу мембранології і фітохімії Інституту ботаніки ім М.Г. Холодного НАН України (IBASU-B). Досліджували продукування водню 19 штамми 16 видів, з них 13 видів Cyanophyta (*Anabaena cylindrica* Lemm., 37; *A. flos-aquae* (Lyngb.) Breb., 144; *A. sp.*, 120; *Anacystis nidulans* Dreut., 38; *Microcystis aeruginosa* (Кьтз.) emend. Elenk., 51; *N. commune* Vauch. sensu Elenk., 143; *N. linckia* Vauch sensu Elenk., 86, 94, 127; *N. muscorum* Ag., 23; *N. punctiforme* (Кьтз.) Hariot., 39; *Oscillatoria formosa* Bory, 24; *Phormidium setchellianum* Gom., 72; *Synechocystis minuscula* Voronich., 82, 83; *Spirulina platensis* (Nordts.) Geitl., 26) і три види Chlorophyta (*Ankistrodesmus braunii* (Ндг.) Brunth., 49; *Chlamydomonas reinhardtii* Dang., 119; *Chlorella vulgaris* Beijer., 52).

Застосовували різні режими вирощування водоростей в культуральних приміщеннях з контрольованими умовами освітлення і температурного режиму в колбах ємністю 250 мл з відповідними для кожного штаму живильними мінеральними середовищами [5, 8, 9, 13, 49] та в мікробіологічних матрацах обсягом 2 л, обладнаних системою постійного уловлювання виділеного водоростями водню.

Колби освітлювали люмінесцентними лампами денного світла ДС-40 протягом 12 год при температурі 25–27 °С (інтенсивність освітлення на поверхні культур становила 2,2–2,3 клк; щільність потоку квантів фотосинтетично активної радіації — 70–75 мкмоль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>). Використовували біомасу водоростей, сформовану на 12–18-ту добу культивування, коли завершувалася фаза лінійного росту культури. При цьому виходили з існуючої інформації про те, що з віком культури активність утворення Н<sub>2</sub> змінюється і стає максимальною — наприклад, у *Nostoc muscorum* саме на 12–14-ту добу росту [46].

Суспензії водоростей, які досягали вказаного терміну вирощування, центрифугували протягом 30 хв при 2000 г. Осад двічі промивали дистильованою водою і ресуспендували в 0,05 М фосфатному буфері з рН 6,8. Гомогенати використовували для постановки дослідів з продукування ними водню.

З метою вимірювання розчинного водню автори сконструювали амперметричний датчик (електрод кларківського типу).

Створено систему приладів, яка дозволяє забезпечити умови для інгібування виділення кисню в інкубаційній камері шляхом продування суспензії водоростей інертним газом, застосовувати активатори та інгібітори цього процесу і регулювати режим освітлення. Концентрацію продукованого водню вимірювали за допомогою амперметричного датчика у прозорій скляній ємності за допомогою аналого-цифрового перетворювача. Дані фіксували на комп'ютері з використанням спеціальних програм.

## Результати досліджень та їх обговорення

Виходячи з існуючої точки зору на інтенсивне продукування водню гетероцистними гормогонієвими синьозеленими водоростями, з метою ініціації активності нітрогенази, локалізованої в гетероцистах, культури синьозелених водоростей родів *Nostoc* і *Anabaena* вирощували на безазотних живильних середовищах, що створює умови для підвищення активності нітрогенази.

Досліджуючи стимулювання фотовиділення водоростями водню застосовували численні засоби: створення анаеробних умов інкубації, варіювання режимів

освітлення, використання органічних і неорганічних субстратів, відновників (метилвіологену), інгібітору фотосинтетичного виділення кисню діурону, в присутності якого клітини здатні виділяти водень з постійною швидкістю.

Аналіз отриманих результатів стосовно продукування водню мікрободоростями свідчить про те, що важливим фактором індукції цього процесу є освітлення. Так, в експериментах з *Nostoc linckia*, 86, який попередньо протягом двох годин витримували в темряві, а в подальшому інкубували в лабораторних умовах в кюветі в присутності 0,1 мМ метилвіологену без додаткового освітлення, водень не виділявся. Проте цей процес починав поступово ступінчасто зростати відразу ж після збільшення освітлення інкубаційної суміші (щільність потоку фотонів — 400 мкмоль/м<sup>2</sup>·сек). Протягом 10 хвилин констатували продукування водню на рівні 2,454 мкмоль, що відповідає 2,103 нмоль/мг сухої біомаси за год, або 0,034 нмоль/мг хлорофілу *a* за цей же період. Припинення додаткового освітлення призводить до зворотної динаміки, тобто до поступового, також ступінчастого падіння продукування водню (табл. 1). Залежність виділення Н<sub>2</sub> від дії світла визначається тим, що на світлі збільшуються рівень відновлених продуктів, а також вміст АТФ або інших високоенергетичних інтермедіатів.

Таблиця 1. Фотовиділення водню культурою *Nostoc linckia*, 86 (Cyanophyta, Hormogoniales)

Умови інкубації	Водень		
	мкМ	нмоль/мг сухої біомаси·год	нмоль/мг хлорофілу <i>a</i> ·год
Темрява 2 год, 2 мМ метилвіологен	0	0	0
Темрява 2 год, 2 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 200 мкмоль/м <sup>2</sup> ·сек	2,454	2,103	0,034

Біомаса цього ж штаму, *N. linckia*, 86, за умов низької щільності потоку фотонів (100 мкмоль/м<sup>2</sup>·сек) та інкубації в присутності 50 мкМ глюкози виділяла лише 1,89 нмоль водню в розрахунку на мг біомаси за год. Додаткове застосування 20-хвилинної барботації суспензії водоростей азотом, яке сприяло видаленню з інкубаційної суміші кисню, і в результаті створення умов активації оберненої гідрогенази, а також використання 10 мкМ діурону та 0,1 мМ метилвіологену призводило до незначного збільшення продукування водню — до 2,27 нмоль/мг сухої маси за год. Найефективнішим для цього штаму виявилось використання подвоєної кількості діурону та поступове збільшення щільності потоку фотонів до 300 і 400 мкмоль/м<sup>2</sup>·сек. Ці умови сприяли поетапній інтенсифікації продукування водню до 10,51 та 10,69 нмоль/мг сухої маси за год або 0,171 та 0,174 нмоль/мг хлорофілу за год (табл. 2).

Необхідність створення анаеробних умов у процесі виділення водню пояснюється тим, що ціанобактерії містять оборотну гідрогеназу, здатну як продукувати, так і виділяти водень. Цей фермент надзвичайно чутливий до вмісту в середовищі кисню, тому ініціація виходу Н<sub>2</sub> вимагає забезпечення певних умов культивування водоростей. Гідрогенази можна виявити лише за анаеробних умов. Так, продукування Н<sub>2</sub> ціанобактерією *Spirulina platensis* зростало до 244 і 287% в разі

Таблиця 2. **Продуктування молекулярного водню культурами *Nostoc linckia*, 86 (Cyanophyta, Hormogoniales)**

Умови інкубації	Суха біомаса, г в кюветі (5 мл)	Водень		
		мкМ	нмоль/мг сухої біо- маси · год	нмоль/мг хлорофілу а · год
20 мМ глюкоза, щільність потоку фотонів 100 мкмоль/м <sup>2</sup> · сек	0.039	1,23	1,89	0,031
Продуктування азотом 5 хв., 10 мкМ діурон, 0,1 мМ метилвіологен	0,028	2,05	2,27	0,037
Продуктування азотом 5 хв., 20 мкМ діурон, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 300 мкмоль/м <sup>2</sup> · сек	0,021	3.68	10,51	0,171
Продуктування азотом 5 хв., 20 мкМ діурон, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 400 мкмоль/м <sup>2</sup> · сек	0,039	6.95	10,69	0,174

інкубації клітин під N<sub>2</sub> і Ar, відповідно, порівняно з варіантами, де був присутній O<sub>2</sub>, що підтверджує його інгібуючий вплив на виділення H<sub>2</sub>. Найнижча інтенсивність цього процесу констатована в області 650 нм, тобто при максимальному поглинанні другої фотосистеми. На інгібуючий вплив кисню вказують також дані про посилення виділення H<sub>2</sub> до 244 і 287% під N<sub>2</sub> і Ar, відповідно, порівняно з варіантом, де був присутній O<sub>2</sub> [46]. Аналогічні результати стосовно підвищення продуктування водню цим же видом отримано при культивуванні водоростей в анаеробних умовах в темряві [18].

Роль інкубації суспензії водоростей в потоці інертного газу з метою створення безкисневого середовища у процесі фотовиділення водню показана на прикладі двох штамів *N. linckia* — 94 і 127. Так, без аерації азотом, навіть використовуючи відновник — метилвіологен, а також інгібітор фотосинтетичного виділення кисню діурон при високій щільності потоку фотонів — 400 мкмоль/м<sup>2</sup> · сек експерименти з фотопродукування водню біомасою цих двох штамів виявилися мало результативними. За даних умов штами *N. linckia* продукували однакову кількість водню — по 3,94 нмоль на мг біомаси за год, або 0,064 нмоль/мг хлорофілу а за год. Проте третій штам, *N. linckia*, 94, який досліджували, неодноразово варіюючи інтенсивність освітлення, з інкубацією суспензії водоростей в потоці азоту і використанням діурону та метилвіологену, виявився ефективнішим продуцентом водню. В результаті позитивного впливу використаних в експериментах процедур виділення водню зросло до 4,74 нмоль, а при підвищенні рівня освітленості зі 100 до 400 мкмоль — до 6,32 нмоль на г біомаси за год (табл. 3).

Враховуючи наведені вище результати дослідження фотовиділення водню клітинами *N. linckia*, 86, здійснено аналогічний аналіз біомаси ряду інших видів гормогонієвих азотфіксуючих Cyanophyta.

Умови інкубації, застосовані для *N. linckia*, 86, подібним чином впливали на виділення водню *N. punctiforme*, 39. Показано, що використання невисокої дози діурону — 10 мкМ та щільності потоку фотонів 200 мкмоль/м<sup>2</sup> · сек навіть при барботації азотом не сприяло активному виходу водню *N. punctiforme*. Проте застосування метилвіологену, поступове підвищення вдвічі кількості діурону та збільшення потоку фотонів до 400 мкмоль/м<sup>2</sup> · сек спричинило поетапне зростання інтен-



Таблиця 3. Фотовиділення водню *Nostoc linckia*, штами 94, 96 і 127  
(Cyanophyta, Hormogoniales)

Вид, штам	Умови інкубації	Суха біомаса, г в кюветі (5 мл)	Водень		
			мкМ	нмоль/мг сухої біо- маси • год	нмоль/мг хлорофілу а • год
<i>Nostoc linckia</i> , 94	продування азотом 5 хв, діурон 10 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність поточу фотонів 100 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,031	2,45	4,74	0,077
»	продування азотом 5 хв, діурон 20 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність поточу фотонів 400 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,031	2,45	6,32	1,103
<i>Nostoc linckia</i> , 96	діурон 10 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність поточу фотонів 400 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,025	1,64	3,94	0,064
<i>Nostoc linckia</i> , 127	»	0,025	1,64	3,94	0,064

Таблиця 4. Продукування водню культурою *Nostoc punctiforme*, 39  
(Cyanophyta, Hormogoniales)

Умови інкубації	Суха біомаса, г в кюветі (5 мл)	Водень		
		мкМ	нмоль/мг сухої біо- маси • год	нмоль/мг хлорофілу а • год
Продування азотом 20 хв., 10 мкМ діурон, щільність поточу фотонів 200 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,028	0	0	0
Продування азотом 20 хв., 10 мкМ діурон – 10 мкл, 0,1 мМ метилвіологен, щільність поточу фотонів 400 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,028	3,27	4,13	0,067
Продування азотом 20 хв., 10 мкМ діурон, 0,1 мМ метилвіологен, щільність поточу фотонів 400 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,032	4,29	4,38	0,072

сивності цього процесу до 4,13 та 4,38 нмоль/мг сухої біомаси за год (табл. 4). Отже, за інтенсивністю виділення водню *N. punctiforme*, 39 поступався *N. linckia*, 86, якому властива висока здатність до його продукування. В той же час два інші види *Nostoc* — *N. commune*, 143 і *N. muscorum*, 23 за рівнем виділення водню за таких же умов значно поступалися *N. linckia*, 86: *N. commune* продукував 2,53, а *N. muscorum* лише 1,92 нмоль водню на мг біомаси за год (табл. 5).

Отримані результати щодо можливості виходу молекулярного водню з біомаси *Nostoc muscorum*, 23 узгоджуються з аналогічними показниками культури іншого штаму цього ж виду — *Nostoc muscorum*, штам ВКМ-16. За подібних умов дослідів, зокрема в присутності відновленого метилвіологену дихлориду, фотоутворення H<sub>2</sub> відбувалося відразу після потрапляння в анаеробні умови. Проте з ча-

Таблиця 5. Фотовиділення водню культурами *Nostoc muscorum*, 23 і *N. commune*, 143 (Cyanophyta, Hormogoniales)

Вид	Умови інкубації	Суха біомаса, г в кюветі (5 мл)	Водень		
			мкМ	нмоль/мг сухої біомаси • год	нмоль/мг хлорофілу а • год
<i>Nostoc muscorum</i>	продування азотом 5 хв., діурон 10 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 400 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,032	2,05	1,92	0,031
<i>Nostoc commune</i>	продування азотом 5 хв., діурон 20 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 400 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,029	2,45	2,53	0,041

Таблиця 6. Фотовиділення водню видами *Anabaena Bory* (Cyanophyta, Hormogoniales)

Вид, штам	Умови інкубації	Суха біомаса, г в кюветі (5 мл)	Водень		
			мкМ	нмоль/мг сухої біомаси • год	нмоль/мг хлорофілу а • год
<i>Anabaena cylindrica</i> , 37	продування азотом 2-3 хв, 20 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 300 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек	0,038	4,09	6,46	0,105
<i>Anabaena</i> sp., 120	»	0,032	3,27	6,13	0,100
<i>Anabaena flos-aquae</i> , 144	»	0,017	1,64	2,89	0,047

сом реакція уповільнювалася, що засвідчує уповільнення фотоутворення Н<sub>2</sub> з 2,7 до 1,2 нмоль Н<sub>2</sub>/(мг білка за год) за 20 год спостережень [1].

Фотоутворення водню культурами *Anabaena cylindrica*, 37 і *A. sp.*, 120 виявилось менш інтенсивним, ніж *Nostoc linckia*, 86 і становило 6,46 і 6,13 нмоль на мг біомаси відповідно, проте ці види також вважають досить активними його продуцентами. Водночас *A. flos-aquae*, 144 за аналогічних умов виділяла водень в менших обсягах (табл. 6).

Поряд з дослідженням фотоутворення водню штамми гетероцистних гормогонієвих синьозелених водоростей цей процес вивчали у гормогонієвих безгетероцистних синьозелених водоростей *Spirulina platensis*, 26, *Oscillatoria formosa*, 24 і *Phormidium setchellianum*, 72. З'ясовано вплив умов інкубації водоростей в потоці азоту на виділення ними водню. Інкубація *Spirulina platensis*, 26 в потоці азоту з метою видалення кисню із середовища здійснювали двічі протягом 20 хв перед тригодинною експозицією водоростей в темряві та безпосередньо перед внесенням в інкубаційну суміш органічного субстрату — глюкози (50 мкМ), а також інгібітора фотосинтетичного виділення кисню — діурону (10 мкМ). Проте за даних умов експерименту після освітлення кювети протягом 20 хв (щільність потоку фо-

Таблиця 7. Фотовиділення водню *Spirulina platensis*, 26, *Oscillatoria formosa*, 24 і *Phormidium setchellianum*, 72 (Cyanophyta, Hormogoniales)

Вид	Умови інкубації	Суха біомаса, г в кюветі (5 мл)	Водень		
			мкМ	нмоль/мг сухої біомаси • год	нмоль/мг хлорофілу а • год
<i>Spirulina platensis</i>	продування азотом 2-3 хв, темрява 3 год, глюкоза 20 мМ, щільність потоку фотонів 200 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек, 20 хв.	0,019	0	0	0
<i>Spirulina platensis</i>	продування азотом 2-3 хв, темрява 3 год, глюкоза 20 мкМ, діурон 10 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 800 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек, 20 хв.	0,019	8,99	9,46	0,163
<i>Oscillatoria formosa</i>	продування азотом 2-3 хв, діурон 10 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 300 мкмоль/м <sup>2</sup> • сек, 20 хв.	0,100	0,164	4,92	0,80
<i>Phormidium setchellianum</i>	»	0,025	2,450	5,88	0,082

тонів 200 мкмоль/м<sup>2</sup> • сек) продукування водню біомасою *S. platensis* не відбувалось, тобто за цих умов діурон в межах застосованої невисокої концентрації не впливав на фотоутворення водню, а наступне освітлення також не сприяло активізації цього процесу. В той же час додаткове застосування 0,1 мМ метилвіологену, суттєве підвищення інтенсивності освітлення до 800 мкмоль/м<sup>2</sup> • сек спричинило активний вихід водню *S. platensis* — 9,46 нмоль Н<sub>2</sub> на мг біомаси за год, або 0,163 нмоль Н<sub>2</sub> на мг хлорофілу за цей же період. Таким чином, зростання щільності потоку фотонів з 200 мкмоль/м<sup>2</sup> • сек, коли спіруліна зовсім не виділяла водень, до 800 мкмоль/м<sup>2</sup> • сек і використання метилвіологену на фоні інших однакових в обох випадках засобів інтенсифікації цього процесу стало визначальним у збільшенні виходу водню майже удвічі. Це підтверджує вирішальний вплив рівня інтенсивності світлового потоку, а також метилвіологену на процес продукування водню водоростями, зокрема культурою *S. platensis*.

Активним продуцентом водню виявився також *Phormidium setchellianum*, біомаса якого виділяла 5,88 водню з мг сухої біомаси за год, а в досліді з *Oscillatoria formosa* за цих же умов ефект був суттєво меншим — 4,92 нмоль (табл. 7).

Стимулювання фотоутворення водню за стресових умов виявили досліді з хроококовими одноклітинними синьозеленими мікрводоростями *Synechocystis minuscula*, 82 та 83, *Anacystis nidulans*, 38 і *Microcystis aeruginosa*, 51. Проте за тих умов, які стимулювали фотовиділення водню штамми гормогонієвих синьозелених водоростей, хроококові водорості не продемонстрували суттєвих позитивних результатів (табл. 8).

Тестування зелених мікрводоростей *Chlorella vulgaris*, 52 і *Ankistrodesmus braunii*, *Chlamydomonas reinhardtii*, 49 засвідчило їх здатність продукувати молекулярний водень за стресових умов. Особливо ефективним було фотоутворення

**Таблиця 8. Вихід молекулярного водню у культур *Synechocystis minuscula*, 82 і 83, *Anacystis nidulans*, 38 і *Microcystis aeruginosa*, 51 (Цянофіта, Croococcales)**

Вид, штамм	Умови інкубації	Суха біомаса, г в кюветі (5 мл)	Водень		
			мкМ	нмоль/мг сухої біомаси • год	нмоль/мг хлорофілу а • год
<i>Synechocystis minuscula</i> , шт. 82	подування азотом 20 хв, діурон 20 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 400 мкмоль/м <sup>2</sup> •сек	0,018	2,04	3,41	0,051
<i>Synechocystis minuscula</i> , шт. 83	»	0,020	1,64	1,76	0,026
<i>Anacystis nidulans</i>	»	0,014	1,64	3,51	0,053
<i>Microcystis aeruginosa</i>	»	0,024	1,64	2,05	0,029

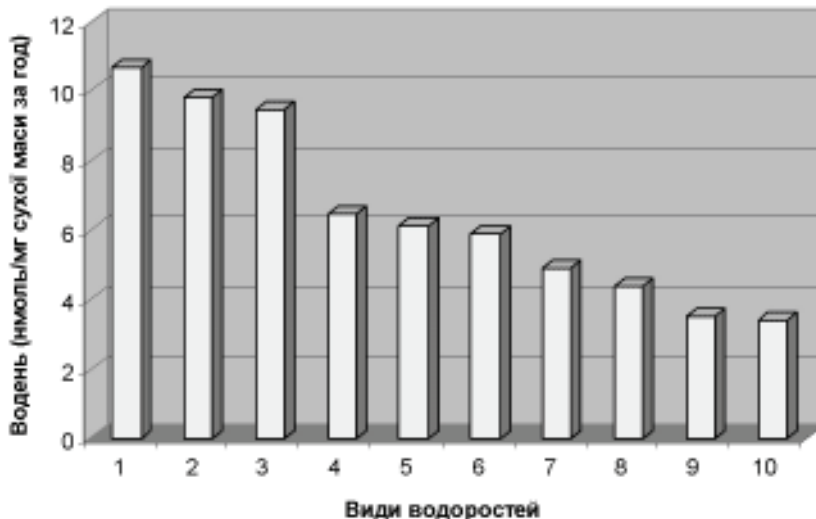
**Таблиця 9. Продукування водню культурами мікроскопічних водоростей *Chlorella vulgaris*, 52, *Ankistrodesmus Braunii*, 49 і *Chlamydomonas reinhardtii*, 119 (Chlorophyta)**

Вид, штамм	Умови інкубації	Суха біомаса, г в кюветі (5 мл)	Водень		
			мкМ	нмоль/мг сухої біомаси • год	нмоль/мг хлорофілу а • год
<i>Chlorella vulgaris</i>	продування азотом 2-3 хв., діурон 10 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 50 мкмоль/м <sup>2</sup> •сек	0,030	0	0	0
»	продування азотом 2-3 хв., діурон 10 мкМ, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 100 мкмоль/м <sup>2</sup> •сек	0,030	0,164	1,64	0,025
<i>Ankistrodesmus braunii</i>	продування азотом 2-3 хв., 10 мкМ діурон, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 100 мкмоль/м <sup>2</sup> •сек	0,025	2,05	2,46	0,037
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	продування азотом двічі – 20 хв., темрява 3 год, 20 мМ глюкоза, 20 мкМ діурон, 0,1 мМ метилвіологен, щільність потоку фотонів 800 мкмоль/м <sup>2</sup> •сек	0,015	7,36	9,81	0,166

водню *Chlamydomonas reinhardtii* – 9,81 нмоль на 1 г сухої маси за год порівняно з *Ch. vulgaris*, у якій цей показник становив лише 2,46 нмоль. Це було досягнуто використанням таких стимулюючих стресових факторів, як анаеробні умови (витримання водоростей в потоці азоту), інкубація у темряві з використанням глюкози як екзогенної відновленої сполуки), застосування діурону як інгібітора, який діє на акцепторному боці ФС II. (табл. 9).

Отримані результати засвідчують, що всі досліджені 19 штамів 16-ти видів синьозелених і зелених мікроводоростей за певних стресових умов здатні до фотопродукування водню, проте їх спроможність неоднакова у різних таксонів.

Досліджуючи найефективніші способи досягнення стресових умов, які забезпечували активне фотоутворення водню, виявлено, що це — лімітування процесу фотосинтезу шляхом інкубації в темряві, застосування освітлення різної інтенсивності, створення умов анексії шляхом аерації в потоці інертного газу, використання органічних субстратів, відновників і інгібіторів електронного транспорту — глюкози, метилвіологену, різних концентрацій діурону. Узагальнені результати найкращих показників фотопродукування водню серед досліджених синьозелених і зелених мікроводоростей представлені на рисунку. Вони засвідчують, що серед синьозелених водоростей найпродуктивнішими є гормогонієвий гетероцистний *Nostoc linckia*, 86 та безгетероцистна гормогонієва *Spirulina platensis*, 26. До їх числа за рівнем виходу водню відноситься і зелена водорість *Chlamydomonas reinhardtii*, 119. Діапазон виділення ними водню за умов стимулювання цього процесу становить 9,46–10,69 нмоль/мг сухої біомаси за год, або 0,163–0,174 нмоль/мг хлорофілу *a* за год.



Фотопродукування водню культурами Cyanophyta і Chlorophyta: 1 – *Nostoc linckia*, 86; 2 – *Chlamydomonas reinhardtii*, 119; 3 – *Spirulina platensis*, 26; 4 – *Anabaena cylindrica*, 37; 5 – *A. sp.*, 120; 6 – *Phormidium setchellianum*, 72; 7 – *Oscillatoria formosa*, 24; 8 – *N. punctiforme*, 39; 9 – *Anacystis nidulans*, 38; 10 – *Synechocystis minuscula*, 82

Синьозелені водорості *Anabaena cylindrica*, 37, *A. sp.*, 120, *N. punctiforme*, 3, *Oscillatoria formosa*, 24, *Phormidium setchellianum*, 72 за рівнем виходу водню дещо поступаються перед вказаними вище видами. Їх здатність утворювати водень становить 4,38–6,46 нмоль/мг сухої біомаси за год, а в розрахунку на мг хлорофілу *a* за год – 0,072–0,105 нмоль. Інші види і штами за умов проведених дослідів виявились менш активними фотопродуцентами молекулярного водню.

## Висновки

Проаналізована здатність ряду культур синьозелених і зелених мікродоростей колекції IBASU-B до виділення водню за рахунок фотосинтетичного перетворення енергії і визначені умови, за яких досягається індукція його продукування. Для реєстрації молекулярного водню безпосередньо у суспензії мікродоростей спеціально створені технічні засоби та сконструйована амперметрична установка.

Фотовихід водню дослідженими штамми стимулюється такими стресовими умовами, як темнова інкубація культури, аноксія шляхом витримування водоростей у потоці інертного газу. Цьому процесу сприяє комплексне використання екзогенних органічних субстратів, зокрема глюкози, інгібітору електронного транспорту діурону, субстрату з високим окисно-відновним потенціалом — метилвіологену, освітлення високої інтенсивності — щільність потоку фотонів  $400\text{--}800\text{ мкмоль/м}^2\cdot\text{сек}$ .

Встановлено, що всі 19 досліджених штамів 16-ти видів гормогонієвих і хроококових синьозелених, а також зелених мікродоростей в різній мірі виявили здатність до фотовиділення молекулярного водню за умов стимулювання цього процесу.

Найактивнішими продуцентами водню серед досліджених штамів виявилися представник гормогонієвих гетероцистних синьозелених водоростей *Nostoc linsckia*, 86, продукційна здатність якого досягала 10,69 нмоль водню на мг сухої маси за год, безгетероцистна гомогонієва синьозелена *Spirulina platensis* з виходом 9,46 нмоль водню і зелена мікродорість *Chlamydomonas reinhardtii*, яка виділяла 9,81 нмоль водню на мг сухої біомаси за год. Можна вважати, що ці об'єкти за здатністю продукувати водень в умовах пригнічення активності фотосистеми II є пріоритетними серед вивчених штамів. Досліджуючи дані штамми можна сподіватися на їх використання у системах з перетворення енергії сонячного світла в енергію водневого палива.

Два з чотирьох досліджених видів *Anabena* — *A. cylindrica* і *A. sp.* характеризувались меншою воденьвірною спроможністю — 6,46 і 6,16 нмоль на мг сухої біомаси за год відповідно.

1. Бекасова О.Д., Красновский А.А. Образование молекулярного водорода клетками цианобактерии *Nostoc muscorum*, иммобилизованными двуокисью титана // Физиол. раст. – 1993. – **40**, №6. – С. 835–840.
2. Биохимия синезеленых водорослей / Судьина Е.Г., Шнюкова Е.И., Костлан Н.В., П.А. Мущак, Н.Д. Тупик / Ред. К.М. Сытник. – Киев: Наук. думка, 1978. – 261 с.
3. Бойченко В.А. Действие аноксии на активность фотосистемы II у хлореллы: роль гидрогеназной системы // Физиол. раст. – 1980. – **27**, вып. 1. – С. 42–51.
4. Бородин В.Б., Цыганков А.А., Рао К.К., Холл Д.О. Фотообразование водорода культурой *Anabaena variabilis* PK84 // Физиол. раст. – 2000. – **47**, № 5. – С. 768–773.
5. Владимирова М.Г., Семененко В.Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 58 с.
6. Готов И.Н., Косяк А.В., Крупенко А.Н. Образование водорода цианобактериями *Anabaena variabilis* в присутствии света // Микробиология. – 1976. – **45**, вып. 6. – С. 941–945.
7. Ефимцев Е.И., Бойченко В.А., Литвин Ф.Ф. Фотоиндуцирование выделения водорода бактериями, водорослями и высшими растениями // ДАН СССР. – 1975. – **224**, № 4. – С. 986–989.
8. Паламар-Мордвинцева Г.М., Костлан Н.В. Вплив різних джерел азоту на розвиток і утворення білка у *Ankistrodesmus braunii* Brunth // Укр. ботан. журн. – 1965. – **22**, № 4. – С. 67–73.

9. Пиневиц В.В., Березин М.Н., Михайлов А.А. Изучение *Spirulina platensis* — нового объекта для высокоинтенсивного культивирования // Физиол. раст. — 1970. — **17**, № 5. — С. 1037–1045.
10. Полесская О.Г., Красновский А.А. Метаболизм водорода у цианобактерий // Биол. науки. — 1990. — № 5. — С. 5–9.
11. Серебрякова Л.Т., Трошина О.Ю., Гоготов И.Н. Биотехнологический потенциал одноклеточной цианобактерии *Gloeocapsa alpicola* как продуцента молекулярного водорода // Мат-лы междунар. науч. конф. «Биологические ресурсы и устойчивое развитие» (Пушино Моск. обл., 29 окт. — 2 нояб. 2001 г.) — М., 2001. — С. 197–198.
12. Серебрякова Л.Т., Трошина О.Ю., Шереметьева М.Е. Продукция молекулярного водорода одноклеточной цианобактерией *Gloeocapsa alpicola* // От современной фундаментальной биологии к новым наукоемким технологиям: Тр. конф. (Пушино Моск. обл., 24–26 октября 2001 г.) — Пушино, 2001. — С. 98–99.
13. Судьина Е.Г., Шнюкова Е.И. IBASU-V — коллекция культур микроводорослей отдела биохимии Института ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины. В: Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. — М.: Ин-т физиол. раст. РАН, 1991. — С. 145–151.
14. Трошина О.Ю. Метаболизм азота и водорода у гетероцистных цианобактерий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пушино (Московская обл.): Ин-т биохим. и физиол. микроорганизмов РАН, 2000. — 21 с.
15. Шереметьева М.Е. Метаболизм молекулярного водорода у одноклеточных цианобактерий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: МГУ, 2003. — 17 с.
16. Шереметьева М.Е., Серебрякова Л.Т. Метаболизм водорода у одноклеточной цианобактерии *Gloeocapsa alpicola* // Мат. междунар. науч. конф. «Автотрофные микроорганизмы, посвященной 75-летию со дня рождения Е.Н.Кондратьевой» (Москва, 13–15 декабря, 2000). — С. 193–194.
17. Antal T.K, Lindblad P. Production of H<sub>2</sub> by sulphur-deprived cells of the unicellular cyanobacteria *Gloeocapsa alpicola* and *Synechocystis* sp. PCC 6803 during dark incubation with methane or at various extracellular pH // Journ. of Applied Microbiology. — 2005. — **98**. — P. 114–120.
18. Aoyama K., Uemura I., Miyake J, Asada Y. Fermentative metabolism to produce hydrogen gas and organic compounds in a cyanobacterium, *Spirulina platensis* // J. of Fermentation and Bioengineering. — 1997. — **83**. — P. 17–20.
19. Boison G., Schmitz O., Mikheeva L., Shestacov S., Bothe H. Cloning, molecular analysis and insertional mutagenesis of the bidirectional hydrogenase genus from the cyanobacterium *Anacystis nidulans* // FEBS Lett. — 1996. — **394**, N 2. — P. 153–158.
20. Dawar Sangeeta, Masukawa Hajime, Sakuari Hidehiro. Cloning and sequencing of uptake hydrogenase structural genes hup SL in *Anabaena variabilis* IAM M58: Annual Meeting and Symposia of the 2003 Annual Meeting (Nara) of the Japanese Society of Plant Physiologist (JSPF), Osaka, March 27–29 2003 // Plant and Cell Physiol. — 2003. — **44**, suppl. — P. 44.
21. Eisbrenner G., Distler E., Floener L., Bothe H. The occurrence of the hydrogenase in some blue-green algae // Arch. Microbiol. — 1978. — **118**. — P. 177–184.
22. Florin L., Tsokoglou A., Happe T. A novel type of Fe-hydrogenase in the green alga *Scenedesmus obliquus* linked to the photosynthetic electron transport chain // J. Biol. Chem. — 2001. — **276**. — P. 6125–6132.
23. Gaffron H. Reduction of CO<sub>2</sub> with H<sub>2</sub> in green plants // Nature. — 1939. — **143**. — P. 204–205.
24. Gaffron H. Photosynthesis, photoreduction and dark reduction of carbon dioxide in certain algae // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. — 1944. — **19**. — P.1–20.
25. Gaffron H., Rubin J. Fermentative and photochemical production of hydrogen in algae // J. Gen. Physiol. — 1942. — **26**. — P. 219–240.
26. Ghirardi Maria L., Liping Zhang, James W. Lee et al. Microalgae: a green source of renewable H<sub>2</sub> // Trends Biotechnol. — 2000. — **18**, N 12. — P. 506–511.
27. Happe R. P., Roseboom W., Pierik A. J. et al. Biological activation of hydrogen // Nature. — 1997. — **385**. — P. 126.
28. Happe T., Schütz T. K., Buhme H. Transcriptional and mutational analysis of the uptake hydrogenase of the filamentous cyanobacterium *Anabaena variabilis* ATCC 29413 // J. Bacteriol. — 2000. — **182**. — P. 1624–1631.
29. Jorgensen B. Barker. Space for hydrogen // Nature (Gg. Brit.). — 2001. — **402**, № 6844. — P. 286–289.

30. Kerfin W., Buger P. Light-induced hydrogen evolution by blue-green algae (Cyanobacteria) // *Physiol. Plant.* – 1982. – **54**, №1. – P. 93–98.
31. Kerfin W., Spiller H, Ernst A., Buger P. Hydrogenases: Their catalytic activity, structure and function / Eds. Schlegel H., Schneider K. – Göttingen: Goltze, 1978. – P. 381–387.
32. Kosourov S., Seibert M., Ghirardi M.L. Effect of extracellular pH of the metabolic pathways in sulfur-deprived, H<sub>2</sub>-producing *Chlamydomonas reinhardtii* cultures // *Plant and Cell Physiol.* – 2003. – **44**, N 2. – P. 146–155.
33. Lindberg P., Lindblad P., Cournac L. Gas exchange in the filamentous cyanobacterium *Nostoc punctiforme* strain ATCC 29133 and its hydrogenase-deficient mutant strain NHM5 // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2004. – **70**. – P. 2137–2145.
34. Lindblad P. Cyanobacterial H<sub>2</sub> metabolism: knowledge and potential strategies for a photobiotechnological production of H<sub>2</sub> // *Biotecnologia Aplicada.* – 1999. – **16**. – P. 141–144.
35. Lindblad P., Sellstedt A. Occurrence and localization of an uptake hydrogenase in the filamentous heterocystous cyanobacterium *Nostoc PCC 73102* // *Protoplasma.* – 1990. – **159**. – P. 9–15.
36. Lukoyanov D., Barney B.M., Dean D.R. et al. Connecting nitrogenase intermediates with the kinetic scheme for N<sub>2</sub> reduction by a relaxation protocol and identification of the N<sub>2</sub> binding state // *PNAS.* – 2007. – **104**, N 5. – P. 1451–1455.
37. Markov S.A., Weaver P.F., Seibert M. Spiral tubular bioreactor for hydrogen production by photosynthetic microorganisms. Design and operation // *Appl. Biochem. Biotechnol.* – 1997. – № 63–65. – P. 577–584
38. Masukawa Hajime, Sakurai Hidehiro. Genetic engineering of *Anabaena* PCC 7120 toward improvement of photobiological H<sub>2</sub> production and disruption of homocitrate synthase genes: Annual Meeting and Symposia of the 2003 Annual Meeting (Nara) of the Japanese Society of Plant Physiologist (JSPP) Osaka, March 27-29 2003 // *Plant and Cell Physiol.* – 2003. – **44**. – P. 116.
39. Mikheeva L.E., Schmitz O., Shestakov S.V., Bothe H. Mutants of the cyanobacterium *Anabaena variabilis* altered in hydrogenase activities // *Z. Naturforsch.* – 1995. – **50**. – P. 505–510.
40. Miyashita Hideoki, Takejama Haruco, Matsunogu Tadashi. Relationships between molecular phylogeny and hydrogen productivity of hydrogen-producing marine cyanobacteria (45 Annual Meeting of the Japanese Society of Plant Physiologist (JSPP), Tokyo, March 27-29 2004 ) // *Plant and Cell Physiol.* – 2004. – **45** – P. 22.
41. Peschek G.A. Aerobic hydrogenase activity in *Anacystis nidulans*. The oxyhydrogen reaction // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1979. – **548**. – P. 203–215.
42. Peschek G.A. Evidence for two functionally distinct hydrogenases in *Anacystis nidulans* // *Arch. Microbiol.* – 1979. – **123**. – P. 81–92.
43. Rao K.K., Hall D.O. Hydrogen production by cyanobacteria: potential, problems and prospects // *J. Mar. Biotechnol.* – 1996. – **4**. – P. 10–15.
44. Stancel Christina. Green algal could someday yield green energy // *ASM News.* – 2000. – **66**, № 7. – P. 389–390.
45. Tamagnini P., Axelsson R., Lindberg P. et al. Hydrogenases and hydrogen metabolism of cyanobacteria // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* – 2002. – **66**. – P. 1–20.
46. Tian-ching Gu, Fa-zhu Wang. Studies on H<sub>2</sub> evolution by *Spirulina platensis* // *Hydrobiologia.* – 1984. – N 114-117. – P. 467–470.
47. Tsygankov A.A., Serebryakova L.T., Rao K.K., Hall D.O. Acetylene reduction and hydrogen photoproduction by Wild-Type and Mutant Strains of *Anabaena* at different CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentrations // *FEMS Microbiol. Lett.* – 1998. – **167** – P. 13–17.
48. Yoshiro Fuminori, Masukawa Hajime, Sakurai Hidehiro. Cloning and sequencing of hydrogenase genes nitrogen-fixing cyanobacterium *Nostoc PCC 7422*: Annual Meeting and Symposia of the 2003 Annual Meeting (Nara) of the Japanese Society of Plant Physiologist (JSPP), Osaka, March 27–29 2003 // *Plant and Cell Physiol.* – 2003. – **44**. – P. 116.
49. Zender A., Gorchem P.R. Factors influencing the growth of *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) emend. Elenk // *Can. J. Microbiol.* – 1960. – **6**, № 6. – P. 645.



**Я.Д. ФУЧИЛО<sup>1</sup>, М.В. СБИТНА<sup>1</sup>, Д.Ф. ДЕРКАЧ<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Національний аграрний університет, Київ, 03041 вул. Героїв Оборони, 15  
*forestcrops\_chair@ukr.net*

<sup>2</sup>Інститут ботаніки ім. Холодного НАН України, МСП Київ 01601  
*ecologia@bigmir.net*

## **ПЕРСПЕКТИВА ЗАСТОСУВАННЯ ВИДІВ *SALIX L.* ДЛЯ СТВОРЕННЯ ЕНЕРГЕТИЧНИХ ПЛАНТАЦІЙ В УКРАЇНІ**

*Ключові слова: енергія, Salix sp., однорічна деревна маса, продуктивність*

*YA.D. FUCHYLO<sup>1</sup>, M.V. SBYTNA<sup>1</sup>, D.F. DERKACH<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>National agricultural university of Ukraine, Kyiv,  
2M.G.Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

### **THE PERSPECTIVE OF USING OF SPECIES OF *SALIX L.* FOR PLANTING ON ENERGY PLANTATIONS IN UKRAINE**

The data of research of selection and cultivation of high-energy kinds of willow (*Salix L.*) species clones are present. It is established, that from investigated by the greatest productivity the *Salix wiminalis* «Ternopil»ska» are differ. For one year a plantation of this clone, at high initial consistency (0,6x0,25 m), capable to produce 47,3 m<sup>3</sup>/ha wood biomass, that is equivalent 415 GJoule/ha. Such quantities of wood biomass can exchange 38 tones of peat 40% of humidity or 14000 m<sup>3</sup> of natural gas.

*Key words: energy, Salix sp., annual wood biomass, productivity*

*Я.Д. ФУЧИЛО<sup>1</sup>, М.В. СБИТНАЯ<sup>1</sup>, Д.Ф. ДЕРКАЧ<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Национальный аграрный университет, г. Киев  
<sup>2</sup>Институт ботаники им. М.Холодного НАН Украины, г. Киев

### **ПЕРСПЕКТИВА ПРИМЕНЕНИЯ *SALIX L.* ДЛЯ СОЗДАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ПЛАНТАЦИЙ В УКРАИНЕ**

Приводятся данные исследований по отбору и выращиванию высокоэнергетических видов ив. Установлено, что из исследуемых клонов наиболее продуктивным является *Salix wiminalis* «Тернопольская». За один год его плантация, при высокой начальной густоте (0,6x0,25 м), способна продуцировать 47,3 м<sup>3</sup>/га свежесрезанной массы, что эквивалентно 415 ГДж/га. Такое количество энергетической фитомассы может заменить 38 тонн торфа 40%-й влажности, или 14 тыс. м<sup>3</sup> природного газа.

*Ключевые слова: энергия, Salix sp., однолетняя древесная масса, производительность*

### **Вступ**

Загострення світової енергетичної кризи у 70–80-х рр. минулого століття, пов'язане з політичною нестабільністю на Близькому Сході, змусила більшість країн Західної Європи і Північної Америки вдатися до розробки спеціальних національних енергетичних програм, спрямованих на скорочення споживання мінеральної енергетичної сировини та її заміну іншими джерелами енергії. Одним з елементів таких програм було використання деревини швидкорослих порід (переважно представників родів *Salix L.* та *Populus L.*). Їх вирощують на плантаціях з коротким обігом рубки – від 2 до 10 років і приростом 3–30 м<sup>3</sup>/га на рік [17, 18].

© Я.Д. ФУЧИЛО, М.В. СБИТНА, Д.Ф. ДЕРКАЧ, 2007

У США закладають енергетичні плантації гібридних тополь та верб, які дають приріст за висотою до 5 м/рік. Частка деревини в енергетичному балансі США у 2015 р. може досягти 15%. У безлісих регіонах Росії передбачається створення енергетичних плантацій, для чого виведені швидкорослі сорти цих порід з урожайністю сухої маси 15 т/га, яку можна переробити в 10 т рідкого палива [7].

Для України може бути корисним досвід такого розв'язання енергетичної проблеми, важливим аспектом якого є добір видів і форм деревних порід.

Розглянемо перспективи використання для цих цілей представників роду *Salix* L.

### Об'єкт досліджень

Згідно з останньою обробкою роду *Salix* L., природна дендрофлора України включає 25 видів [11]. Наявність одного з них — *S. hastata* L. — у Карпатах, на що вказують попередні дослідники [1, 5, 9], є сумнівною.

Внаслідок різноманітності кліматичних та едафічних умов, характерної для гірських областей, саме в Карпатах трапляється найбільша кількість видів *Salix* L. (23 види) порівняно з іншими регіонами нашої країни. Вісім з них — *S. eleagnos* Scop. (= *S. incana* Schz.), *S. herbacea* L., *S. reticulata* L., *S. retusa* L. incl. *S. kitaibeliana* Willd., *S. alpina* Scop. (= *S. jacquinii* Host), *S. hastata* L., *S. daphnoides* Vill. та *S. phyllicifolia* L. природно трапляються лише в Карпатах. До цієї групи можна віднести також *S. silesiaca* Willd., окремі місцезнаходження якої знаходяться на рівнині і досягають околиць Львова [1, 10].

*Salix myrsinifolia* Salisb. (= *S. nigricans* Smit.), *S. lapponum* (L.), *S. starkeana* Willd. (= *S. livida* Wahl.) і *S. myrtilloides* L., крім Карпат, зрідка трапляються у Лісостепу і на Поліссі. Останні два види, разом з *S. herbacea* L., *S. reticulata* L. та *S. retusa* L., занесені до Червоної книги України [16].

Звичайною для Полісся рослиною є *S. aurita* L., трохи рідше вона трапляється в Лісостепу, Карпатах і плавнях Дніпра. На заплавах і материкових пісках часто можна побачити зарості *S. acutifolia* Willd. Відсутня вона лише в південно-західній частині України і в Криму. Ареали *S. fragilis* L., *S. caprea* L., *S. pentandra* L., *S. viminalis* L. і *S. rosmarinifolia* L. охоплюють майже всю територію країни, за винятком посушливих степів Причорномор'я і Приазов'я. Перші два види ростуть також у горах Криму. *S. alba* L., *S. triandra* L. і *S. cinerea* L. трапляються по всій території нашої держави. На думку багатьох дослідників [1, 8, 9 та ін.], в Україні розсіяно росте також *S. purpurea* L., але О.К. Скворцов [10, 11] вважає за необхідне виділити східну частину її ареалу (на схід від Кіровограда) у самостійний вид *S. vinogradovii* A. Skv. Оскільки морфологічні відмінності між цими видами незначні, ми вважаємо за доцільне трактувати їх як підвиди [2, 13].

Переважна більшість верб — чагарники. До деревоподібних видів, здатних формувати природні ліси [12], належать *S. alba*, яка за оптимальних умов досягає висоти 30 м і діаметра 1–3 м, та *S. fragilis* – до 25 м. Ще ряд видів ростуть у вигляді куща або дерева третьої величини (*S. caprea* L., *S. pentandra* L., *S. acutifolia* L., *S. viminalis* тощо). Крім названих видів, які досягають великих розмірів, до найбільш придатних для вирощування на енергетичну сировину слід ще додати *S. triandra* L., *S. cinerea* L., *S. purpurea* L. та *S. myrsinifolia* Salisb.

Крім автохтонних видів, можна використовувати також інтродуковані. Серед останніх високу продуктивність мають клони *Salix dasyclados*. Здатність більшості

видів верб легко розмножуватися вегетативним способом сприяє швидкому впровадженню у виробництво нових форм верб з високими технічними якостями деревини.

### Результати досліджень та їх обговорення

Починаючи з 1987 р ми проводимо дослідження з відбору високопродуктивних форм чагарникових верб з метою отримання максимальних обсягів фітомаси для хімічної та енергетичної переробки, а також матеріалу для виготовлення плетених виробів.

Для розрахунку кількості енергії, зв'язаної у біомасі, в наших варіантах дослідів необхідно мати дані про теплоту згоряння рослинної маси. Для загальної орієнтації ми скористалися приблизними розрахунками енергетики фотосинтезу, згідно з якими на синтез 1 г · моль вуглецю витрачається 674 Ккал сонячної енергії, або 3750 Ккал (15690 КДж) на 1 г речовини. П. Дювінью і М. Танг [3] в якості енергетичних еквівалентів пропонують для 1 г сухої стовбурової деревини 18,83 КДж, живого листя — 19,67, сухої лісової підстилки — 18,83.

За даними П.П. Лазарева [6] теплота згоряння 1 г сухої деревини змінюється в межах 17,16–18,42 КДж. А.С. Єнохович [4] наводить такі величини: для дров 30%-ї вологості — 12300 КДж/кг, 40%-ї — 10200. Ми у своїх розрахунках використовуємо останній показник, оскільки масу однорічної лозини визначали у польових умовах і не доводили до повітряно-сухого стану.

У природних популяціях Київського Полісся та інших регіонів України ми відібрали ряд перспективних форм *S. pentandra* L., *S. purpurea* L., *S. triandra* L., та *S. viminalis* L. Дослідження їх продуктивності та енергетичного потенціалу (за щорічного зрізування надземної частини) показало, що найвищими вони є у клону *S. viminalis* L. із Західного Поділля (Тернопільська обл.). За цими характеристиками він також переважає найпродуктивніший місцевий клон цього виду, що був відібраний у заплаві р. Тетерів (табл. 1).

Таблиця 1. Порівняльна характеристика найпродуктивніших клонів *S. viminalis* (кв. 76 Тетерівського л-ва ДП «Тетерівський ДВЛГ», В<sub>2</sub>)

Показник	Одиниця виміру	Клон із Західного Поділля	Найпродуктивніший місцевий клон (заплава р. Тетерів)
Вік плантації	роки	13	13
Вік надземної частини кущів	роки	1	1
Середня висота	м	1,58±0,058	1,24±0,045
Продуктивність свіжозрізаної лозини з одного куща	кг	0,32±0,063	0,12±0,022
Кількість акумульованої енергії	КДж	3264±642	1224±224
Щільність рослин на час створення плантацій	тис. шт./га	167	167
Щільність рослин на час обліку	тис. шт./га	104	118
Продуктивність однорічної лозини	м <sup>3</sup> /га	39,1	15,8
	т/га	33,6	13,6
Кількість акумульованої енергії	ГДж/га	342,7	138,7

Отже, в умовах свіжого субору Київського Полісся високопродуктивний клон *S. viminalis*, материнський кущ якого на добре зволоженому звичайному чорноземі (D<sub>3-4</sub>) має значно вищі показники продуктивності (33,6 т/га) порівняно з місцевим клоном, краще пристосованим до бідніших ґрунтових умов Полісся, що еквівалентно 415 ГДж/га енергії, зв'язаної у біомасі. Така кількість енергії може замінити 38 т торфу 40%-ї вологості, або 17 т біогазу.

У сприятливіших лісорослинних умовах продуктивність клону *S. viminalis* значно збільшується, що засвідчують наші спеціальні дослідження, проведені навесні 2000 р. з використанням клонів п'яти видів верб.

Лісокультурна площа — зруб вільхового насадження — була розкорчована, корені видалені. Поверхня плантації мала незначний (до 3<sup>0</sup>) нахил південної експозиції і займала нижню частину пологого вибалка. Тип умов місцезростання — вологий сугрудок (C<sub>3</sub>), садивний матеріал — здерев'янілі (зимові) однорічні живці *S. viminalis* завдовжки 15–20 см. Схема розміщення садивних місць — 0,60х0,25 м.

Упродовж першого вегетаційного періоду живці добре вкоренилися і досягли значної висоти. Найвищі екземпляри виростили з живців *S. viminalis* сорту «Тернопільська» — їх середня висота становить близько 220 см за 100%-ї приживлюваності. Середню висоту понад 2 м мали також однорічні живцеві саджанці *S. purpurea* L. Середня висота решти видів становила 85,7–144,6 см.

Виявлено також пряму залежність між товщиною живців та їх приживлюваністю, висотою та кількістю пагонів, що відростають від одного живця і в цілому з їх продуктивністю (табл. 2). Зокрема, з найтовщих живців *S. viminalis*, при однаковій (100%-й) приживлюваності з тоншими живцями, відросло на 15,8% більше пагонів, середня висота яких була на 5,2–8,2% більшою, ніж у пагонів з тонших живців. Товщі живці *S. pentandra*, порівняно з тонкими, мали на 34,9% кращу приживлюваність і на 18,7% більшу висоту. Також більшу висоту мають саджанці з товщих живців *S. purpurea* та *S. triandra*. Надземну частину кущів щорічно зрізували. Як показали дослідження згаданих культур у 2003 р., пряма залежність між товщиною живців і продуктивністю кущів, що з них виростили, також мала місце (табл. 2).

Найвищими були показники висоти кущів та продуктивності, а також кількості акумульованої цими рослинами енергії, як і в попередні роки, у клону *S. viminalis* «Тернопільська» (варіанти 8–10). При цьому врожайність свіжозрізаної лозини найгіршого його варіанту (№ 9) становить 40,7 т/га, або 47,3 м<sup>3</sup>/га на рік, що еквівалентно 415 ГДж/га енергії, акумульованої рослинами протягом року. Така кількість енергії може замінити 38 т торфу 40%-ї вологості, або 14 т кам'яного вугілля, чи 10 т природного (ухтинського) газу, що в об'ємному виразі становить 14 тис. м<sup>3</sup>. Даной високої продуктивності та, відповідно, енергоємності не здатна у такому віці досягти жодна інша деревна порода зони помірного клімату, за винятком, можливо, деяких інших форм *Salix* L. та *Populus* L. Цей клон внесено до реєстру сортів рослин України на 2004 рік під назвою верба прутувидна «Тернопільська» [14].

У цілому отримані результати підтверджують висновки, представлені у наших попередніх статтях [2, 15], про доцільність використання для створення плантацій верб, в тому числі енергетичних, однорічних зимових живців завдовжки 20–30 см і завтовшки у верхньому зрізі 4–15 мм. Використання товщих живців небажане через складність швидкого заростання їх зрізів і, як наслідок, — високу ймовірність зараження дереворуйнівними грибами та іншими збудниками хвороб.

Таблиця 2. Показники продуктивності та енергетичного потенціалу плантацій верб залежно від розмірів живців (Боярське л-во, кв. 50, волога судіброва, С<sub>3</sub>)

№	Вид	Довжина живця, см	Діаметр живця, мм	Дворічна плантація			Висота кущів, см		
				збереженість, %	к-сть пагонів у кущі, шт	маса свіжо-зрізаної лозини, т/га	кількість акумульованої енергії, ГДж/га	дворічних	трирічних
1	<i>S. pentandra</i> L.	15	0,98	90,0	3,0			203,7±5,93	249,0±10,28
2		15	0,55	66,7	2,7	9,2±0,76	93,8±7,8	205,6±14,69	249,8±11,87
3	<i>S. purpurea</i> L.	20	0,90	96,7	6,1			305,2±3,56	297,8±7,61
4		20	0,57	100	4,5	18,3±1,06	186,7±10,8	288,5±6,42	259,7±11,21
5		20	0,42	90,0	4,1			286,7±5,82	232,0±9,41
6	<i>S. triandra</i> L.	15	0,80	90,0	3,4			254,8±12,17	243,0±13,86
7		15	0,48	100	2,4	19,3±1,67	196,9±17,0	216,3±14,28	223,6±27,78
8	<i>S. viminalis</i> L.	20	0,88	100	8,8			320,8±4,47	335,3±3,80
9	«Тернопільська»	20	0,66	100	7,3	40,7±2,81	415,1±28,7	281,0±7,73	279,0±14,9
10		20	0,45	100	8,0			280,2±7,14	311,2±6,27

Використовуючи той чи інший вид або форму верб, високої ефективності енергетичних плантацій можна досягти у різних лісорослинних умовах, але найсприятливішими для цього є багаті, добре зволожені і дренажовані ґрунти у заплавах річок.

Закладаючи плантації верб у відносно бідних і сухих екоотопах доцільно обирати *S. acutifolia*, *S. purpurea* і *S. caspica*. У перезволожених умовах успішно ростуть *S. fragilis*, *S. triandra* і *S. pentandra*.

## Висновки

Для вирощування енергетичної сировини з видів роду *Salix* L. в умовах України доцільно використовувати автохтонні види: *S. alba*, *S. fragilis*, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. pentandra*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. purpurea*, *S. acutifolia*., *S. myrsinifolia*, їхні гібриди та форми.

Продуктивність однорічної свіжозрізаної маси високопродуктивного клону *S. viminalis* «Тернопільської» в умовах свіжого суборудосагає 33,6 т/га, або близько 39 м<sup>3</sup>/га, що еквівалентно 342,7 Гдж/га, а вологої судіброви — 47,3 м<sup>3</sup>/га (415 ГДж/га).

Крім автохтонних, можна використовувати також інтродуковані види верб. Серед них високу продуктивність мають клони *S. dasyclados*.

Використовуючи той чи інший вид чи форму, можна досягти високої ефективності вирощування енергетичних плантацій у різних лісорослинних умовах, але найсприятливішими для цього є багаті, добре зволожені і дренажовані ґрунти у заплавах річок.

1. Бродіс Є.М. *Salix* L. // Визначник рослин України. – К.: Урожай, 1965. – С. 186–193.
2. Гордієнко М.І., Фучило Я.Д., Гойчук А.Ф. Чагарникові верби рівнинної частини України. – К.: ІАЕ УААН, 2002. – 174 с.
3. Дювилью П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. – М.: Прогресс, 1968. – 340 с.
4. Енохович А.С. Справочник по физике. – М.: Просвещение, 1990. – 380 с.
5. Крічфалушій В.В. Види роду *Salix* L. в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. – 1982. – 39, № 2. – С.52–56.
6. Лазарев П.П. Энергия, ее источники на Земле и ее происхождение. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 240 с.

7. Моисеев И.И., Платэ Н.А., Варфоломеев С.Д. Альтернативные источники органических топлив // Вестн. РАН. – 2006. – 76, № 5. – С. 427–736.
8. Морозов И.Р. Определитель ив и их культура. – М.: Лесн. пр-сть, 1966. – 254 с.
9. Назаров М.И., Котов М.И., Гержедович П.И., Брэдис Ё.М. та ін. *Salix* L. // Флора УРСР. – К.: Вид. АН УРСР, 1952. – Т.4. – С.17 – 86.
10. Скворцов А.К. Ивы СССР. – М.: Наука, 1968. – 262 с.
11. Скворцов А.К. *Salix* L. // Определ. высш. раст. Украины. – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 130–133.
12. Ткаченко В.С. Ліси з верби білої // Рослинність УРСР. Ліси УРСР. – К.: Наук. думка, 1971. – С. 352–357.
13. Фучило Я.Д. Види роду *Salix* L. в Україні та їхнє використання // Наук. вісн. НАУ. – 1999. – Вип. 17. – С. 348–351.
14. Фучило Я.Д. А.с. на сорт рослин № 04194. Назва сорту: Тернопільська. Ботанічний таксон: верба прутовидна (*Salix viminalis* L.) / Україна. Заявка № 03404001. Дата держ. реєстрації: 26.12.2003 р., № 04308.
15. Фучило Я.Д., Ониськів М.І., Сбитна М.В. Біологічні та технологічні основи плантаційного лісовирощування. – К.: ННЦ «Ін. аграр. екон.», 2006. – 394 с.
16. Червона книга України. Рослинний світ. – К.: УЕ, 1996. – С. 105–109.
17. Нутцен J. Suitability of various phosphorus and nitrogen fertilizers for fertilizing willow stands on cut-over peatlands. // Bioenergy 84: Prac. Int. Conf., Goteborg (15–21 June, 1984). – London, 1985. – Vol. 2. – P. 114–118.
18. Weisgerber H. Raschwъchside baumarten in kurzen umtiebszeiten-aktuelle erkenntnisse der zъchtung und production // Schriftenr. Forstniss. Fak. Univ. Mъnchen und Bayer. Forstl. Versuchsun Forschungstalt. – Mъnchen, 1988. – № 90. – S. 1–25.

## ЗМІСТ

ВСТУП .....	3
<b>Ткаченко В.С.</b> ВТРАТИ ЕНЕРГІЇ СТЕПОВИМИ ЕКОСИСТЕМАМИ ЗА РІЗНИХ ВИДІВ ЇХ ЕКСПЛУАТАЦІЇ ТА ЕНЕРГЕТИЧНІ ОСНОВИ СУКЦЕСІЙНОЇ СТАБІЛЬНОСТІ СТЕПУ .....	4
<b>Дідух Я.П., Гаврилов С.О.</b> ДИНАМІКА ЗАПАСУ ТА ЕНЕРГЕТИЧНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ПІДСТИЛКИ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ ЗА ПЕРІОД ВЕГЕТАЦІЇ 2007 р. (НА ПРИКЛАДІ МОДЕЛЬНИХ ДІЛЯНОК ЗАКАЗНИКА «ЛІСНИКИ», м. КИЇВ) .....	19
<b>Деркач Д.Ф., Зосімов В.Д.</b> ДИСИПАЦІЯ ЕНЕРГІЇ ПОТУЖНОГО ЧОРНОЗЕМУ ЗАПОВІДНИКА «МИХАЙЛІВСЬКА ЦІЛИНА» ПІД ВПЛИВОМ ЕКСПАНСІЇ <i>PRUNUS SPINOSA</i> L. ....	27
<b>Тараріко Ю.О., Несмашна О.Ю., Личук Г.І.</b> ОЦІНКА ТА РЕГУЛЮВАННЯ ЕНЕРГОЄМНОСТІ ҐРУНТІВ УКРАЇНИ .....	41
<b>Дідух Я.П., Альошкіна У.М.</b> ОЦІНКА ЕНЕРГЕТИЧНОГО БАЛАНСУ ЕКОСИСТЕМ м. КИЄВА ТА ЙОГО ЗЕЛЕНОЇ ЗОНИ .....	48
<b>Фіцайло Т.В., Осипенко В.В.</b> СИНФІТОІНДИКАЦІЙНА ХАРАКТЕРИСТИКА СПОНТАННОЇ РОСЛИННОСТІ м. ЧЕРКАСИ .....	57
<b>Золотарьова О.К.</b> ТЕРМОДИНАМІЧНА ОЦІНКА ЕФЕКТИВНОСТІ ФОТОСИНТЕТИЧНОЇ ТРАНСФОРМАЦІЇ СОНЯЧНОЇ ЕНЕРГІЇ .....	64
<b>Шнюкова Є.І., Поліщук О.В., Довбиш К.П., Подорванов В.В., Мушак П.О., Золотарьова О.К.</b> ТРАНСФОРМАЦІЯ СОНЯЧНОЇ ЕНЕРГІЇ МІКРОВОДОРОСТЯМИ З УТВОРЕННЯМ МОЛЕКУЛЯРНОГО ВОДНЮ .....	79
<b>Фучило Я.Д., Сбитна М.В., Деркач Д.Ф.</b> ПЕРСПЕКТИВА ЗАСТОСУВАННЯ ВИДІВ <i>SALIX</i> L. ДЛЯ СТВОРЕННЯ ЕНЕРГЕТИЧНИХ ПЛАНТАЦІЙ В УКРАЇНІ .....	97

## CONTENS

PREFACE .....	3
<b>Tkachenko V.S.</b> AN ENERGY LOSSES DIFFERENT ASPECTS OF STEPPE ECOSYSTEMS EXPLOITATION AND ENERGETICAL BASES OF STEPPE SUCCESIOBAL STABILITY .....	4
<b>Didukh Ya.P., Havrilov S.A.</b> DYNAMICS OF STORAGE AND ENERGY POTENTIAL OF DEBRIS LAYER OF FOREST ECOSYSTEMS FOR THE VEGETATIONAL PERIOD OF 2007 (BASED ON THE EXAMPLARY LOTS OF THE RESERVE «LESNIKI», KYIV) .....	19
<b>Derkach D.F., Zosimov V.D.</b> DESIPATION OF ENERGY OF POTENT CHERNOZEM IN «MIKHALIVSKA TZILYNA» RESERVE UNDER THE INFLUENCE OF THE <i>PRUNUS SPINOSA</i> L. EXPANSION .....	27
<b>Tarariko Yu.O., Nesmashna O.Ya., Lyhuk G.I.</b> ESTIMATION AND ADJUSTING OF ENERGY CAPACITY OF SOILS OF UKRAINE .....	41
<b>Didukh Ya.P., Alioshkina U.M.</b> ENERGETIC BALANCE OF KYIV CITY AND ITS GREEN BELT ECOSYSTEMS .....	48
<b>Fitsailo T.V., Osypenko V.V.</b> SYNPHYTOINDICATIONAL CHARACTERISTIC OF SPONTANEOUS VEGETATION OF CHERKASY .....	57
<b>Zolotareva O.K.</b> THERMODYNAMIC ASSESSMENT OF EFFICIENCY OF PHOTOSYNTHETIC SUN ENERGY TRANSFORMATION .....	64
<b>Snyukova E.I., Polishchuck O.V., Dovbysh K.P., Podorvanov V.V., Mushak P.O., Zolotareva O.K.</b> TRANSFORMATION BY MICROALGA WITH MOLECULAR HYDROGEN PRODUCTION .....	79
<b>Fuchylo Ya.D., Sbytina M.V., Derkach D.F.</b> THE PERSPECTIVE OF USING OF SPECIES OF <i>SALIX</i> L. FOR PLANTING ON ENERGY PLANTATION IN UKRAINE .....	97