

УДК 581.14:576.353.2:633.111.1  
DOI: 10.15587/2519-8025.2017.99664

## ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ КОНТРАСТНИХ УМОВ ТРОФІЧНОГО ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ ЗА ЯРОВИЗАЦІЇ НА МІТОТИЧНУ АКТИВНІСТЬ МЕРИСТЕМ, РІСТ ТА РОЗВИТОК ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

© О. О. Авксентьєва, В. В. Шулік

В роботі представлені результати дослідження яровизаційного контролю розвитку двох сортів пшениці озимої м'якої. Показано, що сахароза стимулює проліферативну активність корневих меристем яровизованих проростків, але не впливає на тривалість фаз мітозу. Встановлено, що умови трофічного забезпечення в період яровизації впливають на ростову реакцію, тривалість фенологічних фаз та перехід до генеративного розвитку *Triticum aestivum* L.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., яровизація, трофічні фактори, проліферативна активність, ростова реакція, темпи розвитку

### 1. Вступ

Озима пшениця – важлива продовольча сільськогосподарська культура, яка займає провідне місце в зерновому балансі України. Формування біологічної продуктивності сортів залежить від реалізації генетично закладених потенціалів врожайності, а також впливу конкретних умов зростання, які діють на певному етапі розвитку рослин [1]. Перехід від вегетативної фази розвитку до генеративної є одним із найважливіших етапів онтогенезу рослинного організму. У злаків, зокрема у озимої м'якої пшениці *Triticum aestivum* L., такий перехід обумовлений тривалим впливом низьких позитивних температур – процесом яровизації/верналізації [2]. Відомо, що генетичний контроль потреби в яровизації [3] та тип розвитку (ярий або озимий) у *Triticum aestivum* L. детермінує система генів *VRN* (*vernalization*) [4]. Фізіологічний процес яровизації озимої пшениці регулюється не тільки ендегенним генетичним контролем, але й залежить від екзогенних факторів – умов протікання цього процесу, які здатні впливати на епігенетичну регуляцію експресії генів яровизації [5]. Дослідження яровизації важливе не тільки тому, що представляє одну з найважливіших фізіологічних та селекційних ознак озимої пшениці, але і у зв'язку з тим, що гени *VRN* представляють унікальну біологічну модель для вивчення загальних механізмів та закономірностей епігенетичної регуляції [6].

### 2. Літературний огляд

Для успішного проходження яровизації важливою є сукупність різноманітних зовнішніх та внутрішніх факторів таких, як температура, вологість, забезпечення киснем та поживними речовинами [7]. Яровизація безпосередньо пов'язана з протіканням в рослинному організмі трофічних процесів. Потреба в метаболітах при проходженні яровизації на стадії проростків забезпечується за рахунок запасу пластичних речовин ендосперму, де за проростання відбувається гідроліз складних органічних макромолекул до низькомолекулярних сполук за дії відповідних ферментів, які також знаходяться в ендоспермі або зародку в зв'язаному, неактивному стані, та під впливом набухання активуються. Головним чином, в якості трофічного фактору, виступають вуглеводи. Вони

також відіграють важливу роль в регуляції етапу проростання за дії низьких яровизаційних температур, так як виконують пластичну, енергетичну, сигнальну та інші функції [8]. За сучасності вплив цукрів на проростання насіння досить активно досліджується. Встановлено, що цукри можуть пригнічувати мобілізацію поживних речовин, розвиток та ріст у довжину надземної частини рослини [9], екзогенна сахароза компенсує активність регуляторів розвитку меристем пагону та кореня [10] та сприяє клітинному поділу за рахунок регуляції експресії генів циклінкіназних комплексів (*CycD*) [11]. Варто зазначити, що цукри можуть виступати не тільки в якості трофічного фактору, але і сигнальних молекул – універсальних регуляторів експресії генів детермінації процесів росту, розвитку [12] і флорального морфогенезу рослин [13]. Можна припустити, що забезпеченість трофічними факторами за яровизаційного впливу визначає генетичний та епігенетичний контроль експресії генів яровизації.

Відомо, що органом трансдукції яровизаційного сигналу в рослинному організмі є точки росту або меристематичні тканини [14]. Достатньо витримати ізольовані зародки за дії знижених позитивних температур певний період часу і рослини виявляються підготовленими (компетентними) до цвітіння, тобто переходу до генеративного розвитку. В меристематичних клітинах за яровизації відбуваються зміни, які далі передаються наступним поколінням дочірніх клітин – так зване явище «клітинної пам'яті», і нарешті, обумовлюють перехід рослин від вегетативного росту до репродукції [15]. Яровизаційні зміни в поколіннях меристематичних клітин є прикладом епігенетичної регуляції експресії генів *VRN*. Проліферативна активність тканин рослин детермінована низкою факторів: кількістю меристематичних клітин, тривалістю підготовки і протікання мітозу, рівнем синтезу ферментів реплікації та компонентів білок-синтезуючого апарату [16]. На більшість з вказаних вище факторів можуть впливати умови навколишнього середовища – температура, вологість, наявність метаболітів, регулятори росту [17], стресори [18] тощо. Оскільки проліферативна активність в меристемах рослин за дії яровизаційного впливу пов'язана з реалізацією програми розвитку рослинного організму, то

дослідження залежності цього процесу від умов трофічного забезпечення є важливим для пізнання фізіологічної, генетичної та епігенетичної природи процесу яровизації (верналізації). В сучасній літературі обмежені відомості з цього питання, тому дослідження впливу трофічного фактора на мітотичну активність та ефективність протікання яровизаційного процесу у озимій пшениці є актуальним.

### 3. Мета та завдання дослідження

Метою даної роботи було дослідження впливу контрастних умов трофічного забезпечення за яровизації на проліферативну активність кореневих меристем, ростову реакцію проростків та темпи розвитку двох сортів озимій пшениці.

Для досягнення мети були поставлені наступні завдання:

- дослідження впливу трофічного фактору на проліферативну активність апікальних меристем коренів за яровизаційного впливу;
- аналіз ростових показників – загальної довжини та біомаси проростків озимій пшениці за різних умов трофічного забезпечення в процесі яровизації,
- проведення фенологічних спостережень за темпами розвитку рослин озимій пшениці після яровизаційного впливу за умов вегетаційного дослідження.

### 4. Матеріали та методи дослідження

**Рослинний матеріал.** Для досліджень використовували насіння двох сортів озимій пшениці *Triticum aestivum* L. – Дорідна і Статна селекції Інституту рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААНУ [19]. Дані сорти характеризуються підвищеною зимостійкістю та в польових умовах толерантні до основних захворювань озимій пшениці.

**Веgetаційні дослідження.** Веgetаційні експерименти з дослідження яровизації проводили на кафедрі фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Зернівки пшениці стерилізували розчином гіпохлориду натрію, пророщували в темряві при  $t=22\pm 2$  °C протягом двох діб для покльовування. Для моделювання контрастних умов трофічного забезпечення у частини прокльонуваних зернівок в стерильних умовах ламінар-боксу видаляли ендосперм, залишаючи ізольовані зародки. Яровизацію протягом 45 діб за фіксованої температури  $3\pm 1$  °C проводили за наступною схемою: цілісні зернівки + вода (контроль); ізольовані зародки + вода (дослід 1); ізольовані зародки + 3 % розчин сахарози (дослід 2). Відбір проб (10 проростків кожного варіанту) здійснювали на

45-у добу після закінчення яровизації для проведення морфометричного аналізу ростової реакції. Визначали загальну довжину проростків, надземної частини та кореня, а також їх загальну біомасу.

**Мітотична активність.** В експериментах по визначенню мітотичного індексу використовували корінці 45-добових яровизованих проростків завдовжки 1,5–2,0 см. Матеріал фіксували в фіксаторі Кларка (етиловий спирт: оцтова кислота 3:1) протягом 24 годин за температури 0–3 °C, проводили фарбування реактивом Шиффа методом гарячого гідролізу та готували давлені тимчасові препарати, які аналізували в світловому мікроскопі Мікромед (Росія) при збільшенні  $\times 400$ . Мітотичний індекс (МІ) розраховували як відношення кількості клітин, що діляться до загальної кількості проаналізованих клітин, а тривалість фаз мітозу – як відношення кількості клітин у певній фазі мітозу до загальної кількості клітин, які діляться [20]. Для кожного варіанту було проаналізовано не менше 800 клітин.

**Фенологічні дослідження.** Фенологічні спостереження за темпами розвитку рослин озимій пшениці після яровизаційного впливу проводили за умов вегетаційного дослідження у факторостатній камері кафедри фізіології і біохімії рослин Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Яровизовані 45-добові проростки пересаджували по 15 рослин в вегетаційні посудини та культивували у ґрунтовій культурі за контрольованих умов: температурний режим 22/18 °C (день/ніч), освітленість 15 кЛк, 16-годинний фотоперіод, 70 % вологість повітря. Терміни переходу до фенофаз для кожного варіанту визначали за переходу більше 50 % дослідних рослин до певної фенологічної фази розвитку.

**Статистичний аналіз.** Всього проведено дві біологічні серії експериментів. Статистичну обробку отриманих даних проводили за допомогою пакету програм OpenOffice та Statistica 5.0. Істотність відмінностей між контрольними та дослідними варіантами визначали з використанням t-критерія Стьюдента за  $P\leq 0,05$  [21]. В таблицях та на графіках наведені середні значення та їх стандартні похибки.

### 5. Результати досліджень та їх обговорення

**Проліферативна активність.** Мітотичний індекс (МІ) – показник, який дозволяє оцінити проліферативну активність популяції меристематичних клітин [16]. При проведенні дослідження проліферативної активності кореневих меристем яровизованих проростків були виявлені достовірні відмінності МІ між дослідними варіантами у обох сортів пшениці (табл. 1).

Таблиця 1  
Вплив умов яровизації на мітотичну активність апікальних кореневих меристем двох сортів озимій пшениці

Сорт	Варіант	Мітотичний індекс, %
Статна	Зернівки + вода	7,31±0,29
	Ізольовані зародки + вода	6,82±0,26
	Зародки + 3 % р-н сахарози	8,45±0,33
Дорідна	Зернівки + вода	8,01±0,32
	Зародки + вода	6,86±0,27
	Зародки + 3 % р-н сахарози	8,92±0,34

Встановлено, що умови трофічного забезпечення процесу яровизації впливають на проліферативну активність кореневих меристем. Причому, виражена стимуляція проліферації показана у варіантах яровизації ізольованих зародків з додаванням 3-го % розчину сахарози у обох сортів Статна та Дорідна – максимальні показники МІ 8,45 % і 8,92 % відповідно. Пригнічення мітозів виявлено у варіантах яровизації ізольованих зародків на воді: 6,82 % і 6,86 % – відповідно сорт Статна та Дорідна. Яровизовані проростки сорту Дорідна на 45-добу яровизації в цілому характеризуються більш інтенсивною проліферативною активністю в порівнянні з кореневою меристемою сорту Статна. Відомо, що тривалість мітотичного циклу є видовою ознакою і у пшениці м'якої *Triticum aestivum* L. становить період 10–12 годин [20]. Показник відносної тривалості фаз, як правило, може свідчити про стан клітинної популяції, яка активно проліферує в конкретний момент часу і в конкретних умовах [17, 18]. Проводячи порівняльний аналіз цього показника в кореневих меристемах всіх зразків яровизованих проростків двох сортів, було виявлено, що співвідношення фаз значною мірою варіює (рис. 1).

Тривалість профазі, телофази та метафази були значно меншими у порівнянні з анафазою у всіх варіантах досліді обох сортів. На момент цитологічного аналізу меристематичні клітини завершували мітотичний цикл, перебуваючи в стадії анафази, тривалість якої у всіх варіантах досліді обох сортів була максимальною – 47–65 %. Зазначимо, що найбільш тривалою анафаза була у сорту Дорідна у варіанті зародки + вода (близько 70 %).

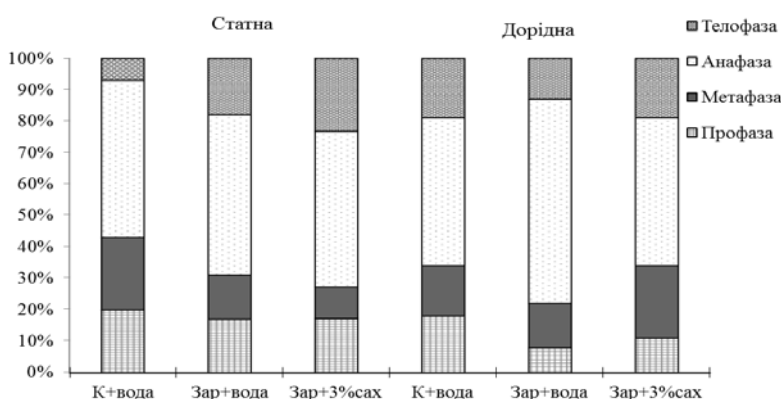


Рис. 1. Вплив умов яровизації на тривалість фаз мітозу кореневих меристем двох сортів озимої пшениці

В цілому, можна констатувати, що клітини апікальної меристеми коренів яровизованих проростків, незалежно від сортової специфічності та трофічних умов, проходять етапи мітотичного циклу досить синхронно. Таким чином, вивчення проліферативної активності меристем за яровизації доводить, що трофіч-

не забезпечення проростків екзогенною сахарозою або запасними речовинами ендосперму є необхідною умовою для стимулювання мітотичної активності меристематичних клітин.

**Морфометричний аналіз.** При проведенні морфометричного дослідження був проаналізований вплив трофічного фактору на ростову реакцію проростків двох сортів озимої пшениці: розвиток надземної частини, кореневої системи та накопичення загальної біомаси. Результати дослідів показали, що у межах одного сорту за всіма показниками краще всього були розвинені проростки контрольного варіанту – зернівки, яровизовані на воді (рис. 2, 3).

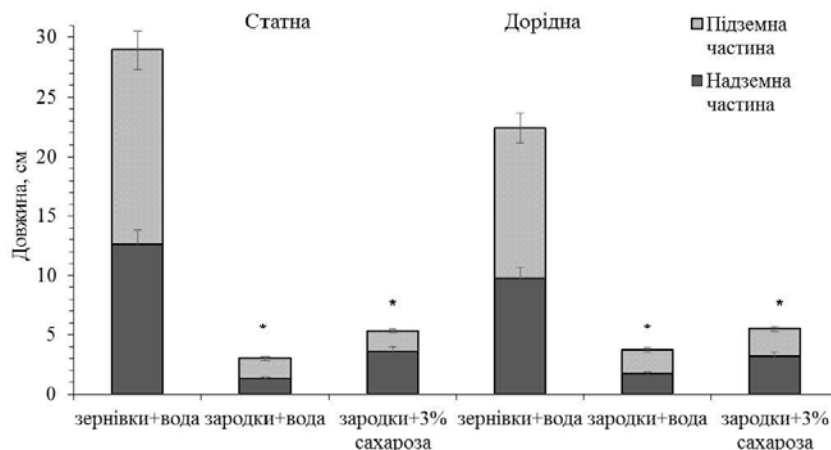


Рис. 2. Вплив трофічного фактору на ростову реакцію проростків двох сортів озимої пшениці за умов яровизації. \* – відмінності між контрольним та дослідними варіантами двох сортів озимої пшениці істотні при  $P \leq 0,05$

Дослідні варіанти – ізольовані зародки, які проходили яровизацію як на воді, так і з додаванням сахарози, значно, в 5–6 разів, гальмували ростову реакцію. Отримані дані, вірогідно, свідчать про те, що на ранніх етапах онтогенезу рослин озимої пшениці при проходженні яровизації для нормального розвитку є необхідним весь спектр пластичних та біологічно активних запасних речовин ендосперму. Сахароза, яка є головним транспортним метаболітом рослинного організму, виконує енергетичну, пластичну, сигнальну та інші функції [13], не здатна повною мірою забезпечити нормальний хід ростової реакції проростків за ізоляції ендосперму.

Зазначимо, що різниця між двома експериментальними варіантами також спостерігалась, а саме проростки з ізольованих зародків, які проходили яровизацію на сахарозі були більш розвинені ніж яровизовані на воді (рис. 2, 3). Стосовно ростової реакції кореневої системи, спостерігалась однакова закономірність – у проростків контрольного варіанту обох сортів даний показник був найвищим, а у проростків дослідних варіантів без ендосперму на воді – найнижчим (рис. 3). За яровизації на сахарозі спостерігалась значне стимулювання

розвитку кореневої системи, що супроводжувалось більш інтенсивним ростом головного кореня та формуванням більшої кількості корінців на рослині (рис. 3). Таким чином, було виявлено, що сахароза стимулювала нормальне співвідношення надземної та підземної частин та індукувала інтенсивний ризогенез.

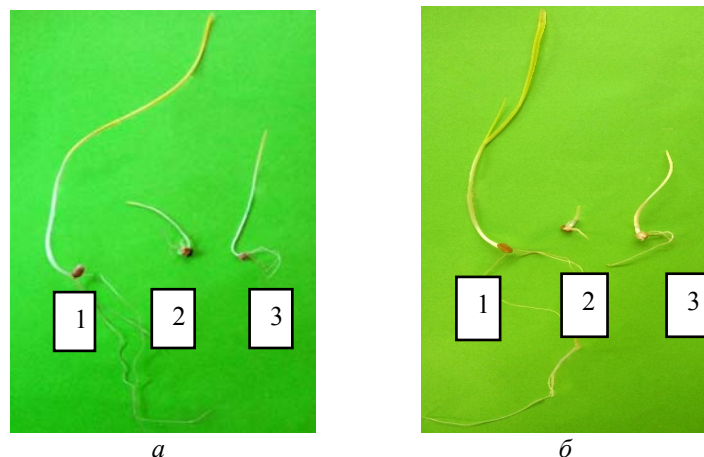


Рис. 3. Проростки озимої пшениці сортів Статна (а) та Дорідна (б) після 45 діб яровизації (варіанти досліду: 1 – зернівки + вода, 2 – зародки + вода, 3 – зародки + 3 % розчин сахарози)

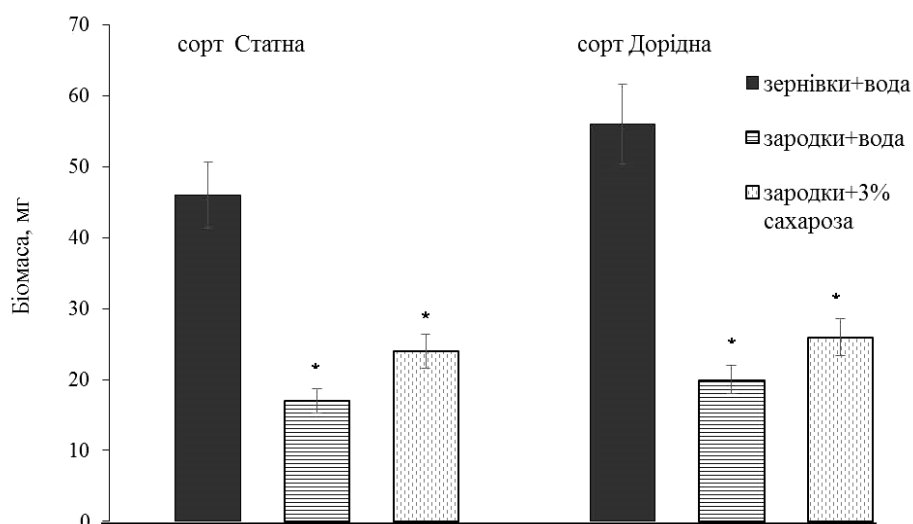


Рис. 4. Вплив трофічного фактору на накопичення загальної біомаси проростків двох сортів озимої пшениці за умов яровизації  
\* – відмінності між контрольним та дослідними варіантами обох сортів озимої пшениці істотні при  $P \leq 0,05$

Отримані результати можна пояснити, посилаючись на біологічні особливості та властивості кожного сорту. Відповідно до отриманих показників біомаси та загальної довжини, проростки сорту Дорідна у всіх варіантах досліду при меншій довжині мають більшу біомасу, ніж проростки сорту Статна (рис. 2, 4). Проростки з ізованих зародків, які були яровизовані на 3 % розчині сахарози, мають більшу біомасу та загальну довжину, ніж проростки з ізованих зародків яровизованих на воді у обох досліджуваних сортів озимої пшениці.

**Фенологічні дослід.** За даними фенологічних спостережень в умовах вегетаційного експерименту всі варіанти досліду рослин обох сортів озимої пшениці значною мірою відрізнялися за темпами розвитку та тривалістю вегетаційного періоду (табл. 2).

Дослідження накопичення біомаси показали, що серед усіх варіантів максимальною у обох сортів вона була в контролі, дещо менший показник у варіанті з сахарозою і найменший – при яровизації без ендосперму на воді (рис. 4). Також, слід зазначити, що за біомасою за різних умов яровизації лідером виявилась пшениця сорту Дорідна у порівнянні з сортом Статна.

Треба зазначити, що ступінь приживаності яровизованих проростків у контрольних та дослідних варіантах значно відрізнявся (табл. 2). Рослини контрольних варіантів обох сортів характеризувалися максимальними показниками приживаності, мінімальними – проростки, яровизовані на воді.

Яровизовані проростки всіх варіантів досліду, незалежно від трофічних умов яровизації, переходили до колосіння, але за різних термінів (табл. 2). Це свідчить, що генетичний та епігенетичний контроль експресії генів яровизації здійснюється за дії низьких позитивних температур. Умови трофічного забезпечення процесу яровизації впливають на темпи розвитку та швидкість проходження фенофаз, що може свідчити також про їх участь у регуляції цього процесу.

Таблиця 2

Тривалість фенологічних фаз рослин двох сортів озимої пшениці та їх приживаність за різних умов яровизації

Варіант досліджу	Приживаність, %	Діб від висаджування до початку фенофази			
		кущіння	вихід у трубку	колосіння	дозрівання
<i>Сорт Статна</i>					
Зернівки + вода	100	17±1	36±1	62±2	72±2
Зародки + вода	33	30±1	50±2	86±3	96±3
Зародки + сахароза	45	22±1	44±1	72±2	82±3
<i>Сорт Дорідна</i>					
Зернівки + вода	100	23±1	60±2	80±3	92±3
Зародки + вода	13	35±1	70±2	100±3	112±3
Зародки + сахароза	27	29±1	65±2	88±3	98±3

Різниця тривалості фенофаз між варіантами двох сортів була виявлена вже на перших стадіях розвитку (кущіння). У рослин, вирощених з ізольованих зародків на воді, які піддавалися дії низьких температур, відбувалася максимальна затримка в переході до генеративної фази розвитку (колосіння) – на 22–24 доби порівняно до контролю (табл. 2). За яровизації на сахарозі темпи розвитку були повільніші, ніж у контролі – рослини колосилися на 10–12 діб пізніше. Отже, для нормального розвитку рослин пшениці при проходженні яровизації на стадії зародків необхідний певний запас всього різноманіття пластичних речовин ендосперму, хоча й сама сахароза також може забезпечувати цей процес. Варто зазначити, що рослинам і контрольного, і дослідних варіантів сорту Дорідна був притаманний більш довгий період «сходи-колосіння» у порівнянні з сортом Статна (табл. 2), що може бути обумовлено біологічними властивостями даних сортів.

## 6. Висновки

За результатами дослідів встановлено, що різні трофічні умови при яровизації впливають на розвиток проростків сортів озимої пшениці Статна та Дорідна. Зокрема, за наявності 3 % сахарози спостерігалась позитивна ростова реакція проростків, що може свідчити про те, що цей вуглевод має безпосередній

вплив та важливе значення на підготовку рослин до яровизації та успішного її протікання. Необхідно зазначити, що вплив сахарози був виявлений як безпосередньо на ранніх стадіях розвитку проростків пшениці, так і пролонговано – за дослідження темпів розвитку рослин, що вирощені з яровизованих проростків. Показано, що сахароза стимулювала інтенсивність поділу клітин кореневих меристем яровизованих проростків обох досліджуваних сортів озимої пшениці. Не виявлений вплив трофічного фактору на тривалість фаз мітозу, проте у рослин всіх досліджуваних варіантів превалювала тривалість анафази. Отже, за показниками аналізу мітотичної активності між досліджуваними сортами озимої пшениці Статна і Дорідна немає істотних відмінностей, і вони однаково реагували на дію трофічного фактору в період яровизації. Фенологічні дослідження показали, що трофічний фактор впливає на темпи розвитку двох сортів: дефіцит вуглеводів обумовлює порушення оптимального співвідношення між вегетативним ростом і генеративним розвитком, що і є однією з причин уповільнення процесу переходу до фази колосіння. Таким чином, оптимальні трофічні фактори є необхідною і достатньою умовою переходу рослин пшениці озимої *Triticum aestivum* L. до генеративного розвитку у результаті ефективного яровизаційного впливу.

## Література

1. Моргун, В. В. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков [Текст] / В. В. Моргун, В. В. Швартау, Д. А. Кириций // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42, № 5. – С. 371–392.
2. Dennis, E. S. Vernalization in cereals [Text] / E. S. Dennis, W. J. Peacock // Journal of Biology. – 2009. – Vol. 8, Issue 6. – P. 57. doi: 10.1186/jbiol1156
3. Стельмах, А. Ф. Генетические системы типа и контроля скорости развития мягкой пшеницы [Текст] / А. Ф. Стельмах, В. И. Файт, В. Р. Мартынюк // Цитология и генетика. – 2000. – Т. 34, № 2. – С. 39–45.
4. Авксентьева, О. А. Аллельные варианты генов VRN и темпы развития изогенных линий пшеницы [Текст]: зб. наук. пр. / О. А. Авксентьева, В. В. Шулик, В. В. Жмурко // Фактори експериментальної еволюції організмів. – 2015. – Т. 17. – С. 17–21.
5. Song, J. Vernalization – a cold-induced epigenetic switch [Text] / J. Song, A. Angel, M. Howard, C. Dean // Journal of Cell Science. – 2012. – Vol. 125, Issue 16. – P. 3723–3731. doi: 10.1242/jcs.084764
6. Щербань, А. С. Эпигенетическая регуляция экспрессии генов яровизации [Текст] / А. С. Щербань, Е. А. Салина // Цитология. – 2013. – Т. 55, № 4. – С. 234–237.
7. Авксентьева, О. А. Физиология цветения [Текст]: уч. пос. / О. А. Авксентьева, В. В. Жмурко. – Х.: ХНУ им. В. Н. Каразина, 2011. – 130 с.
8. Aoki, N. Pathway of Sugar Transport in Germinating Wheat Seeds [Text] / N. Aoki, G. N. Scofield, X.-D. Wang, C. E. Offler, J. W. Patrick, R. T. Furbank // Plant Physiology. – 2006. – Vol. 141, Issue 4. – P. 1255–1263. doi: 10.1104/pp.106.082719
9. Rolland, F. Sugar sensing and signaling in plants [Text] / F. Rolland, B. Moore, J. Sheen // The Plant Cell. – 2002. – Vol. 14. – P. 185–205.

10. Eveland, A. L. Sugars, signalling, and plant development [Text] / A. L. Eveland, D. P. Jackson // Journal of Experimental Botany. – 2011. – Vol. 63, Issue 9. – P. 3367–3377. doi: 10.1093/jxb/err379
11. Riou-Khamlichi, C. Sugar control of the plant cell cycle: differential regulation of Arabidopsis D-type cyclin gene expression [Text] / C. Riou-Khamlichi, M. Menges, J. Healy, J. Murray // Molecular and Cellular Biology. – 2000. – Vol. 20, Issue 13. – P. 4513–4521.
12. O'Haraa, L. E. How Do Sugars Regulate Plant Growth and development? New Insight into the Role of Trehalose-6-Phosphate [Text] / L. E. O'Haraa, M. J. Paulb, A. Wingler // Molecular Plant. – 2013. – Vol. 6, Issue 2. – P. 261–274. doi: 10.1093/mp/sss120
13. Koch, K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development [Text] / K. Koch // Current Opinion in Plant Biology. – 2004. – Vol. 7, Issue 3. – P. 235–246.
14. Henderson, I. R. The need for winter in the switch to flowering [Text] / I. R. Henderson, C. Shindo, C. Dean // Annual Review of Genetics. – 2003. – Vol. 37, Issue 1. – P. 371–392. doi: 10.1146/annurev.genet.37.110801.142640
15. Sung, S. Remembering winter: toward a molecular understanding of vernalization [Text] / S. Sung, R. M. Amasino // Annual Review of Plant Biology. – 2005. – Vol. 56, Issue 1. – P. 491–508. doi: 10.1146/annurev.arplant.56.032604.144307
16. Иванов, В. Б. Клеточные механизмы роста растений [Текст] / В. Б. Иванов. – М.: Наука, 2011. – 104 с.
17. Kumar, S. The effects of 2,4-dichlorophenoxy acetic acid and isoproturon herbicides on the mitotic activity of wheat (*Triticum aestivum* L.) root tips [Text] / S. Kumar, S. Arya, B. Roy, A. Singh // Turkish Journal of Biology. – 2010. – Vol. 34, Issue 1. – P. 55–66.
18. West, G. Cell Cycle Modulation in the Response of the Primary Root of Arabidopsis to Salt Stress [Text] / G. West, D. Inze, G. Beemster // Plant Physiology. – 2004. – Vol. 135, Issue 2. – P. 1050–1058. doi: 10.1104/pp.104.040022
19. Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН [Електронний ресурс]. – Режим доступу: <http://www.yuriev.com.ua/index.php?lang=ua>
20. Барыкина, Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы [Текст] / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятов, Х. Х. Джалилова, Г. М. Ильина, Н. В. Чубатова. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
21. Атраментова, Л. А. Статистические методы в биологии [Текст]: уч. / Л. А. Атраментова, О. М. Утевская. – Горловка: Ліхтар, 2008. – 248 с.

*Рекомендовано до публікації д-р біол. наук Жмурко В. В.  
Дата надходження рукопису 02.03.2017*

**Авксентьєва Ольга Олександрівна**, кандидат біологічних наук, доцент, кафедра фізіології та біохімії рослин і мікроорганізмів, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, пл. Свободи, 4, м. Харків, Україна, 61022  
E-mail: avksentyeva@karazin.ua

**Шулик Вікторія Володимирівна**, кафедра фізіології та біохімії рослин і мікроорганізмів, Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, пл. Свободи, 4, м. Харків, Україна, 61022  
E-mail: viktoria.shulik@karazin.ua

УДК 597.541

DOI: 10.15587/2519-8025.2017.98792

## АНАЛІЗ МОРФОЛОГІЧНОЇ МІНЛИВОСТІ ТЮЛЬКИ (*CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS*, NORDMANN, 1840) ДНІПРОВСЬКО-БУЗЬКОЇ ГИРЛОВОЇ СИСТЕМИ

© К. М. Гейна, С. С. Шашликова

*У статті представлена інформація щодо морфологічної будови сучасного стада тюльки Дніпровсько-Бузької гирлової системи в умовах перебігу трансформаційних процесів, викликаних зарегулюванням стоку Дніпра. Найбільша варіабельність відмічена за показниками найменшої висоти тіла, вентроанальної відстані, лінійними розмірами анального плавця та параметрами відділу голови. Виявлені достовірні розбіжності у морфологічній будові тюльки при порівнянні з даними минулого століття. Доведена наявність суттєвого статевого диморфізму у стаді*

**Ключові слова:** Дніпровсько-Бузька гирлова система, тюлька, меристичні, пластичні ознаки, морфологічна мінливість

### 1. Вступ

Зарегулювання природного стоку річкових систем призвело до суттєвого погіршення умов існування гідробіонтів, особливо представників генеративно-прісноводних видів прохідної іхтіофауни. В поєднанні з іншими антропогенними чинниками, са-

ме гідробудівництво викликало катастрофічне скорочення запасів осетрових, лососевих, оселедцевих та інших цінних промислових видів риби. У цьому зв'язку почали стрімко знижуватися обсяги вилучення цінних промислових об'єктів у континентальних водоймах України [1].