



НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
«КИЄВО-МОГИЛЯНСЬКА АКАДЕМІЯ»

НАУКОВІ

ТОМ 9
2026 р.

*Записки
НауКМА*

Біологія і екологія



Agulas tollis? totus quid Roma Leonis? *Tutor hoc Signo? Moxita Pallas erit.*

LABARVM Triumphale TRIADOS
per Tru. Dignissimos Tutelares adhibra
Kieva Mohiliana Palladis Militantibz
in Christo Patris P: Procopii Kotaczynski
Emestissimi intra factas a deumtissimo suo
Namini Innocentio Szeczycki. monacho O.D.B.
PRÆSENTAVM.

*Trino Virtutu Theologiaru Choro
to illustre sub Signis Alma Orthodoxæ
Profixum. Ac notales Reverendissimi
eisdem Alma Orthodoxi Collegii Rectoris*

Quo Vexilla micat? tonat et gurg classica Mauos? Spis.A *Fides, te feriat quas. Sferata Divi.*

ISSN 2663-0613 (online)



НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
«КИЄВО-МОГИЛЯНСЬКА АКАДЕМІЯ»

НАУКОВІ ЗАПИСКИ НаУКМА БІОЛОГІЯ І ЕКОЛОГІЯ

Том 9 ♦ 2026

Науковий рецензований фаховий електронний журнал
Щорічник ♦ Заснований у 1996 р.

nrpbe.ukma.edu.ua

Київ
2026

**Національний університет «Києво-Могилянська академія»
заснував видання «Наукові записки НаУКМА» 1996 року**

«Наукові записки НаУКМА. Біологія і екологія» (англ. *NaUKMA Research Papers. Biology and Ecology*) – науковий рецензований фаховий електронний журнал (категорія «Б») відкритого доступу, який публікує статті з біологічної та екологічної проблематики. Виходить один раз на рік.

Видання проіндексовано в науково-репозитарних базах, наукометричних базах даних та наукових пошукових системах: Наукова періодика України, AGRIS (International System for Agricultural Science and Technology), Basesearch (Bielefeld Academic Search Engine), CORE, Crossref, Dimensions, EBSCO Central & Eastern European Academic Source, EBSCO Global Health, Google Scholar, Index Copernicus International, OpenAire Explore, Open Ukrainian Citation Index, Scilit, Sherpa Romeo, Ulrichsweb (Ulrich's periodicals directory) та ін.

Мови видання: українська, англійська

Вебсайт журналу: <http://nrpbe.ukma.edu.ua>

Редакційна колегія

Головний редактор

Терновська Тамара Костянтинівна, доктор біологічних наук, професор (НаУКМА)

<https://orcid.org/0000-0002-9712-1516>

Відповідальний секретар

Антонюк Максим Зиновійович, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник (НаУКМА)

<https://orcid.org/0000-0002-5877-969X>

Білько Надія Михайлівна, доктор медичних наук, професор (НаУКМА)

<https://orcid.org/0000-0002-3213-0032>

Верьовка Сергій Вікторович, доктор біологічних наук, професор

(ДУ «Інститут отоларингології ім. проф. О. С. Коломійченка Національної академії медичних наук України»)

<https://orcid.org/0000-0002-3578-7996>

Грибчук Даниїл (Grybchuk Danyil), доктор філософії

(Центральноєвропейський технологічний інститут, Університет Масарика, Брно, Чеська Республіка)

<https://www.scopus.com/authid/detail.uri?authorId=56816899300>

Єфіменко Тетяна Сергіївна, кандидат біологічних наук (НаУКМА)

<https://orcid.org/0000-0001-7814-7588>

Жменько Агнешка (Zmienko Agnieszka), доктор наук, професор

(Інститут біоорганічної хімії Польської академії наук, Познань, Польща)

<https://orcid.org/0000-0002-9128-7996>

Козуб Наталія Олександрівна, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

(Інститут захисту рослин Національної академії аграрних наук України)

<https://orcid.org/0000-0002-3572-1786>

Сергєєва Тетяна Анатоліївна, доктор біологічних наук, член-кореспондент НАН України,

старший науковий співробітник (Інститут молекулярної біології і генетики Національної академії наук України)

<https://orcid.org/0000-0003-3486-2701>

Тромпак Омелян (Trompak Omeljan), доктор філософії (Університетська лікарня Тюбінгена, Німеччина)

<https://orcid.org/0009-0004-8954-2160>

Здійснюється подвійне анонімне рецензування матеріалів

Редагування і коректура *Наталія Мінько, Анна Малишева*

Комп'ютерне верстання *Андрій Шмаркатюк*

Супровід і підтримка *Олександра Ярошенко*

Засновник і видавець:

Національний університет
«Києво-Могилянська академія»

Ідентифікатор

у Реєстрі суб'єктів у сфері медіа: **R40-04345**
(рішення Національної ради України з питань
телебачення і радіомовлення № 1158 від 11.04.2024)

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру
видавців, виготовлювачів і розповсюджувачів
видавничої продукції серія ДК № 3631 від 23.11.2009

Входить до Переліку наукових фахових видань України,
в яких можуть оприлюднюватися результати
дисертаційних робіт на здобуття наукових ступенів доктора наук,
кандидата наук та ступеня доктора філософії,
категорія «Б» (наказ Міністерства освіти і науки України
від 28.12.2019 № 1643; зі змінами від 24.02.2025 № 349)

Адреса редакції:

вул. Г. Сковороди, 2, м. Київ, 04070
тел.: (044) 425-45-44

e-mails: antonyuk.m@ukma.edu.ua
ternovska@ukma.edu.ua
redviddil@ukma.edu.ua

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.3-11

UDC 578+575.8+577.213+575.113

M. Hisem, M. Antonyuk

National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

MOLECULAR STRATEGIES OF VIRAL REPLICATION AND THEIR IMPACT ON THE EVOLUTION OF GENOMES OF CELLULAR ORGANISMS

Abstract

The article explores the fundamental role of viruses as generators of genetic variability and driving force of macroevolutionary processes in the biosphere. Molecular biological strategies of virus replication are analyzed within the paradigm of the Baltimore classification, which considers the genome type as a determinant of transcriptional logic and adaptive potential of viral lineages. Attention is focused on enzymatic replication systems – RNA-dependent RNA polymerase (RdRp) and reverse transcriptase (RT), devoid of an error correction mechanism. It is proven that the high frequency of incorporation of non-complementary nucleotides and structural variability due to template changes lead to the formation of quasispecies – highly dynamic populations of genetically related subvariants, which ensure evolutionary plasticity and survival of the virus under selective pressure.

The molecular mechanisms of viral genome integration into host cell chromosomes as a basic pathway of horizontal gene transfer are outlined. Obligate integration of retroviruses mediated by viral integrases with co-optation of cellular proteins for chromatin navigation are considered, as well as the mechanisms of lysogeny of temperate bacteriophages, which determine the genetic plasticity of prokaryotes and their acquisition of new phenotypic traits (in particular, pathogenicity and stress resistance). The phenomenon of the formation of endogenous viral elements (EVE) because of ancient integrations into eukaryotic germline cells, which became a substrate for the emergence of new regulatory sequences, is described.

Hypotheses of the origin of viruses are synthesized. The concept of polyphyletic origin is asserted, according to which different viral classes evolved independently from distinct predecessors (plasmids, retrotransposons) through horizontal gene transfer, gene loss, and recombination, which makes it impossible to identify a single common ancestor.

The central aspect of the work is the analysis of the consequences of viral-cellular coevolution through the mechanism of molecular exaptation – co-optation of viral genes by host organisms to perform new biological functions. The molecular basis of the formation of morphophysiological structures and immune mechanisms based on integrated viral sequences is presented. Examples are detailed: fusogenic activity of retroviral syncytin proteins during placentation; the origin of the neuronal gene Arc, which provides intercellular communication and synaptic plasticity, from a retrotransposon; the transposon origin of RAG-recombinase enzymes responsible for somatic recombination of gene segments in the vertebrate adaptive immune system; the evolution of the CRISPR-Cas adaptive immune system of bacteria from casposons; the role of endogenous retroviruses in maintaining the pluripotency of embryonic stem cells (HERV-H) and the functioning of their LTR regions as transcriptional enhancers (MER41). It is argued that viruses are a critical architectural element in the formation of genomes and the evolutionary complexity of cellular biological systems.

Keywords: Baltimore classification, virus replication, quasispecies, horizontal gene transfer, endogenous retroviruses, coevolution, molecular exaptation, origin of viruses, endogenous viral elements, gene co-optation.

Introduction

Despite the debatable status of viruses as living organisms in classical biology, in the context of evolutionary studies they are considered full participants in the global exchange of genetic material [1]. Morphological, ecological or pathogenetic criteria have traditionally been used to systematize this diversity. However, in the context of studying replicative strategies and origin, the classification proposed by D. Baltimore is of key importance. The Baltimore classification structures viruses by the type of nucleic acid of the genome and the mechanism of synthesis of template RNA. Each group uses a different molecular strategy for transferring information from the viral genome to the cellular translation apparatus. Class I – double-stranded DNA viruses. The genome is represented by a double-stranded DNA molecule. mRNA synthesis occurs on the viral DNA matrix using cellular or viral DNA-dependent RNA polymerase. Class II – single-stranded DNA viruses. The genome contains a single-stranded DNA molecule. Before transcription begins, cellular DNA polymerases synthesize a complementary strand. The formed double-stranded DNA serves as a template for mRNA synthesis. Class III – double-stranded RNA viruses. The genome consists of double-stranded RNA. mRNA synthesis is conducted exclusively by the viral RNA-dependent RNA polymerase. This enzyme is structurally part of the virion and is transported into the cell during infection. Class IV – positive-sense single-stranded RNA viruses (hereinafter +ssRNA). The genome is represented by the +ssRNA strand. Viral RNA has the polarity of cellular mRNA and is directly translated by the host ribosomes. The primary translation product is the viral RNA-dependent RNA polymerase, which is necessary for further genome replication. Class V – negative-sense single-stranded RNA viruses (hereinafter -ssRNA). The genome contains the -ssRNA chain. This molecule is not capable of direct translation. Synthesis of complementary mRNA catalyzed by viral RNA-dependent RNA polymerase, which is delivered to the cell in a complex with the viral genome. Class VI – single-stranded RNA viruses with reverse transcription. The genome consists of +ssRNA. Viral reverse transcriptase synthesizes double-stranded DNA on the viral RNA template. The synthesized DNA is integrated into the host cell chromosome in the form of a provirus. Transcription of mRNA from the provirus is conducted by cellular RNA polymerases. Class VII – double-stranded DNA viruses with reverse transcription. The genome is formed partially by double-stranded DNA. After penetration

into the cell, the genome is repaired by cellular enzymes to a full-fledged double-stranded episomes. Cellular RNA polymerase synthesizes pregenomic RNA. It simultaneously functions as mRNA and a template for the synthesis of new viral DNA genomes by viral reverse transcriptase [2,3].

Each class is an isolated evolutionary strategy for overcoming cellular barriers. Genome type rigidly determines the molecular logic of transcription and replication, which determines the adaptive potential of a particular viral lineage.

1. Molecular mechanisms of generating genetic variability

The high rates of evolution and adaptation of viruses to new environmental conditions or host immune responses are due to the unique structural organization of their genomes and the specificity of their enzymatic replication systems. RNA-dependent RNA polymerase (RdRp) and reverse transcriptase (RT) play a significant role in the generation of genetic diversity of RNA-containing viruses and retroviruses.

In +ssRNA and -ssRNA viruses, replication is mediated by a virus-specific enzyme, RNA-dependent RNA polymerase (RdRp). A fundamental evolutionary feature of RdRp is the lack (with rare exceptions, such as coronaviruses) of 3'-5' exonuclease activity, i.e., an error correction mechanism [4,5]. This leads to a high frequency of incorporation of non-complementary nucleotides during the synthesis of new RNA strands. To compensate for the low fidelity of copying and to optimize the overall replication cycle, +ssRNA viruses have evolved the ability to compartmentalize replication in virus-induced organelles (ROs). The formation of membrane structures such as spherules (*Flaviviridae*), double-membrane vesicles (*Coronaviridae*) or tubules (*Bunyamvera*) serves a dual evolutionary function: local concentration of viral polymerases, helicases and template RNA and spatial isolation of double-stranded replication intermediates. Since the emergence of double-stranded RNA in the cytoplasm is identified by cellular sensors of innate immunity (e.g., RIG-I) as a foreign molecule, and its membrane isolation is necessary to prevent premature triggering of the immune response, a similar strategy of hiding genetic material is also inherent in large DNA viruses that form cytoplasmic virus factories [6].

In turn, in non-segmented -ssRNA viruses, the genome of which is represented by a single continuous RNA molecule instead of separate fragments, adaptation to rapid evolution is realized through the mechanism of competitive

encapsidation. The synthesized antigen (+ chain) is instantly covered with the nucleocapsid protein N directly during synthesis. During normal transcription, the polymerase stops at specific regions of the genome to form individual mRNAs. The binding of the N protein to the newly synthesized RNA physically hides these termination signals from the enzyme. Blocking the signals forces the polymerase to work in a high-processivity mode – the enzyme does not detach from the template and continuously synthesizes a single full-length genome, maintaining the basic level of mutation generation [7]. Retroviruses of the *Retroviridae* family use a different strategy for generating genetic diversity, based on RT activity. In addition to the fact that RT also lacks a repair mechanism and generates point mutations, the algorithm for converting ssRNA to dsDNA itself provirus is a source of structural variability. The process of reverse transcription requires a complex mechanism of template changes, the so-called “jumping”. RT initiates synthesis from a tRNA primer at the primer binding site (PBS), reaches the 5'-end, after which the viral RNA region is degraded RNase H. RT then “jumps” to the 3'-end of the template to continue

elongation and form long terminal repeats (LTRs). When a cell is co-infected with two different strains of retrovirus, RT can jump between two different genomic RNA molecules. This is the primary molecular mechanism of homologous recombination in retroviruses, leading to the instantaneous emergence of new genetic variants [8,9].

The consequence of the error-prone enzymes (RdRp and RT) combined with rapid replication cycles is the impossibility of fixing a single wild-type genome. Instead, quasispecies are formed – populations of genetically related mutant variants of the virus within a single host [10]. The evolutionary advantage of quasispecies lies in the transition from individual to collective fitness. Mutant variants in a population are capable of complementation. Even lethal or defective genotypes can be maintained in the pool by proteins synthesized by other full-fledged virions in the same cell. The presence of a wide range of subvariants of the viral genome in the composition of a quasispecies provides evolutionary plasticity, allowing the population to instantly adapt to changes in tropism, the action of antiviral drugs, or pressure from the host immune system [11].

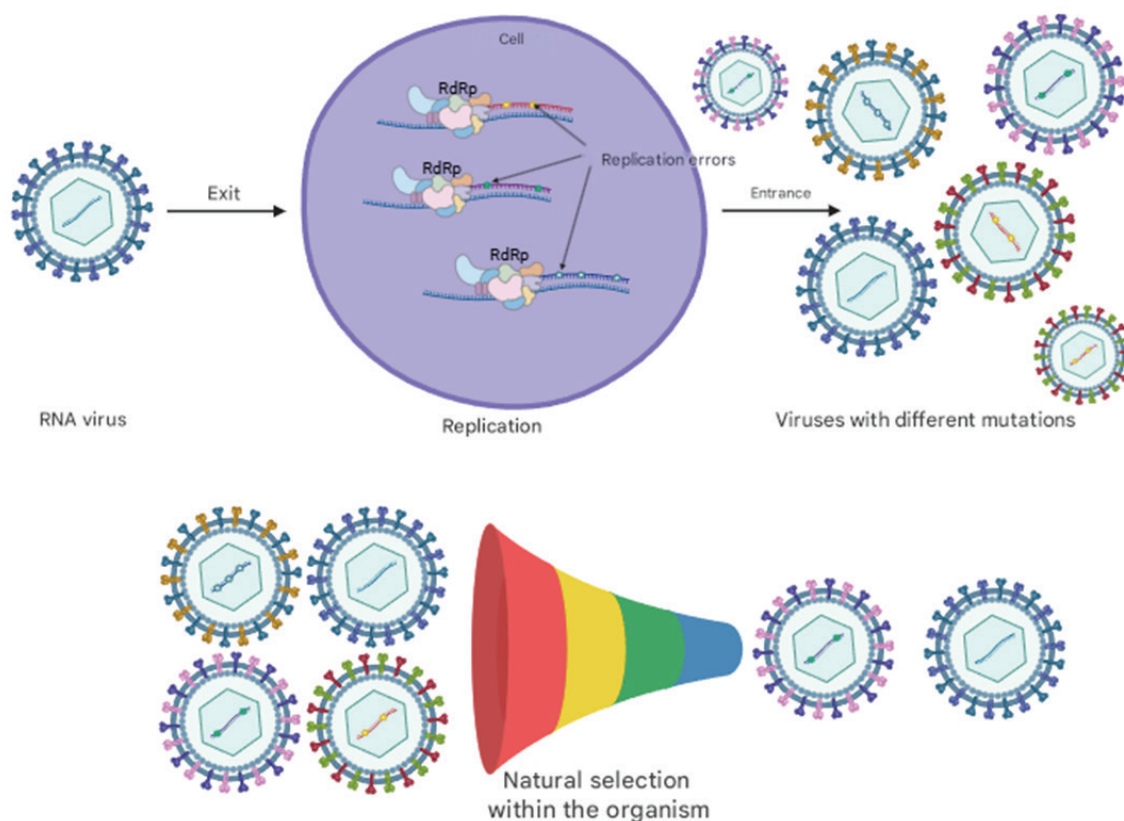


Fig. 1. Scheme of the formation of quasispecies

2. Integration mechanisms and horizontal gene transfer

The ability of viruses to integrate their genetic material into the chromosomes of host cells is one of the main mechanisms of horizontal gene transfer in the biosphere. Depending on the class of viruses, this process may be an obligate step.

For retroviruses, integration of proviral DNA into the host genome is a prerequisite for productive infection. After reverse transcription is completed, a preintegration complex is formed, the key enzyme of which is viral integrase. It conducts 3'-processing of the terminal regions of viral DNA, cleaving two nucleotides from the 3'-ends of both strands to create reactive sticky ends [12,13].

An important evolutionary feature of retroviral integration is its non-randomness: viruses co-opt cellular proteins to navigate chromatin. The integrase of human immunodeficiency virus uses the host factor LEDGF/p75 to direct the provirus to active transcriptional domains, while the murine leukemia virus interacts with BET proteins. Integrase catalyzes a strand transfer reaction, joining the 3'-ends of viral DNA to the 5'-ends of host DNA, after which cellular repair systems fill in single-stranded gaps [12,14].

In prokaryotes, the key agents of horizontal gene transfer are temperate bacteriophages, capable of switching between lytic and lysogenic pathways. The choice of strategy is tightly regulated: the high stability of the viral protein CII activates the synthesis of the repressor CI, which blocks lytic genes and converts the phage into a prophage state. Physical integration of the phage genome into the bacterial chromosome is provided by the viral integrase with the obligatory participation of the bacterial factors IHF and Fis. In the prophage state, the viral DNA replicates passively together with the host genome. Integrated prophages contain genes that change the phenotype of the bacteria [15–18]. Direct evidence is the acquisition of pathogenicity by *Corynebacterium diphtheriae* and *Vibrio cholerae*, which produce diphtheria and cholera toxins exclusively through the expression of genes within integrated prophages. The balance between integration and excision provides the bacteria with dynamic genetic plasticity [19–22].

Unlike retroviruses and temperate phages, eukaryotic ssDNA viruses (*Parvoviridae*) usually do not encode their own integrases and replicate episomally. However, molecular genetic studies have recorded numerous traces of their ancient integration in eukaryotic genomes – endogenous viral elements (EVEs). These sequences were formed as a result of the integration of viral genomes

into germline cells with subsequent vertical inheritance. Their presence became the evolutionary material for the emergence of new regulatory sequences and changes in the chromatin architecture in the host genome [23,24].

Endogenous parvovirus elements have been identified in vertebrate genomes – integrated sequences of the *rep* and *cap* genes of ancient parvoviruses, the integration of which occurred approximately more than 30 million years ago [25].

A modern example of the ability of ssDNA viruses to integrate into the genome is adeno-associated virus (AAV), which demonstrates a unique mechanism of site-specific integration into the *AAVSI* locus on human chromosome 19 [26]. The process is initiated by the viral Rep protein, which recognizes the RBS (Rep binding site) and makes a single-strand break, forming a covalent bond with the host DNA and releasing the 3'-OH group. This free end serves as a primer for cellular polymerases, which copy the viral genome by template switching [27].

Integration of viral genes into host genomes provides evolutionary innovations. Sequences that originally served the infectious cycle of the virus acquire new functions in eukaryotic organisms. They become the basis for the formation of new tissues, transcriptional networks, and immune systems. A list of key features of multicellular organisms that arose as a result of horizontal transfer of viral genes is given in Table 1.

3. Evolution of viruses and theories of their origin

The origin of viruses is still a matter of debate. The three main theories of viral origin – the virus world theory, the gene escape theory, and the cellular regression theory – cannot fully explain the origin of the virosphere, as viruses exhibit a huge diversity of both replicative and morphological, infectious, and adaptive strategies.

Therefore, it is impossible to trace their single common ancestor. Accordingly, the theory of the polyphyletic origin of viruses arises, that is, the absence of a single common ancestor, analogous to LUCILLA, the last universal common ancestor, in cellular organisms [43,44]. The diverse groups of viruses most likely arose from different ancestors. ssDNA viruses probably arose several times independently as chimeras: the replication proteins were obtained from plasmids, the capsid proteins from RNA viruses. RNA viruses, Baltimore classes 3–5, are descended from a common ancestor that had an RdRp, but horizontal gene transfer, frequent gene loss or recombination events have divided them into distinct groups. Reverse transcription

Table 1

Key features of multicellular organisms that arose as a result of horizontal transfer of viral genes

Feature (property)	Biological function of the trait	Gene or regulatory element that provides a trait	Virus – gene donor	Source
Placentation in mammals	Fusion of trophoblast cells to form immune tolerance to the embryo	<i>syncytin-1, syncytin-2</i>	Endogenous retroviruses <i>HERV-W, HERV-FRD (env)</i>	[28]
Placentation in skink-like lizards (<i>Mabuia</i>)	Fusogenic activity in the placenta of viviparous lizards	<i>syncytin-Mab1 (Mab-Env1)</i>	Endogenous retrovirus (<i>env</i>)	[29]
Formation of the myelin sheath in vertebrates	Activation of myelin basic protein (MBP) gene transcription through binding to SOX10 factor	<i>RNLTR12-int</i> (non-coding RNA)	Endogenized gammaretrovirus	[30]
Synaptic plasticity and memory in tetrapods	Transport of mRNA between neurons in extracellular vesicles (capsid-like structures)	<i>Arc</i>	<i>Ty3/ gypsy (gag)</i> family retrotransposon	[31]
Adaptive immunity of jawed vertebrates	Catalysis of V(D)J recombination to generate antibody and T-cell receptor variability	<i>RAG1, RAG2</i>	DNA transposon superfamilies <i>Transib</i> (transposase)	[32,33]
Pluripotency of primate embryonic stem cells	Recruitment of coactivator complexes, prevention of premature cell differentiation	LTR sequences and long non-coding RNAs	Endogenous retrovirus <i>HERV-H</i>	[34]
Adaptation to a starchy diet in hominids	Providing novel tissue-specific promoter for enzyme overexpression in salivary glands	<i>AMY1</i> (regulatory region)	Retroviral element <i>HERV-E</i>	[35]
Immune regulation in humans	Regulation of immune response genes through STAT1/IRF1-dependent pathways (enhancer activity)	Regulatory area near <i>AIM2</i>	Endogenized gammaretrovirus <i>MER41</i>	[36]
Antiviral protection of human cells	Physical blocking of the cellular receptor ASCT2 to prevent infection by exogenous retroviruses	<i>Suppressyn (SUPYN)</i>	Endogenous retrovirus <i>HERVH48</i>	[37]
Development of the fetoplacental complex	Trophoblast cell proliferation and differentiation, vascular development, transplantation tolerance	<i>PEG10, PEG11/RTL1</i>	Endogenized gammaretroviruses	[38]
Regulation of development and fertility in insects (<i>Nilaparvata lugens</i>)	Ensuring normal morphogenesis and reproductive function of grasshoppers	<i>NIToEVE14</i>	Endogenized toti-like virus (ToEVE)	[39]
Genomic stability in humans	Involvement in cell cycle regulation and microtubule formation	<i>EBLN-1, EBLN-2</i>	Endogenized bornavirus	[40]
Resistance to retroviral infections in mice	Blocking the infectious cycle of murine leukemia virus (MLV) at the post-cell entry stage	<i>Fv1</i>	Endogenous retrovirus of the <i>ERV-L</i> family (<i>gag</i>)	[41]
Immunosuppression by parasitic braconid wasps (<i>Braconidae</i>)	Delivery of immunosuppressive genes into the caterpillar body to protect the laid parasitoid eggs	Genes of structural proteins of virus-like particles	Polydnaviruses (derived from nudiviruses)	[42]

viruses, Baltimore classes 6–7, have a common origin from retrotransposons [45]. All three mechanisms have likely occurred in the evolution of diverse groups of viruses.

4. Coevolution of viruses and their hosts

Since viruses are obligatory intracellular parasites and require a cell to carry out their genome, their rate and direction of evolution are directly dependent on the evolution of the host. The evolution of other organisms under the influence of positive selection for resistance to viruses forces them to adapt to infections. As a result, there is a so-called “arms race” between the virus and the host.

Although it is generally accepted that 8% of the human genome is exclusively composed of classical endogenous retroviruses, the total proportion of mobile genetic elements of viral origin is as high as 45% [46]. Ancient integration of retroviruses has provided the molecular basis for the formation of key morphological structures in vertebrates. For example, in placental mammals, syncytin proteins are encoded by the *env* genes of endogenous retroviruses. *HERV-W* and *HERV-FRD*. These viral proteins provide fusogenic activity – the fusion of trophoblast cells with the formation of syncytiotrophoblast and also form the immune tolerance of the mother’s body to the embryo. The formation of the myelin sheath of nerve fibers in vertebrates depends on the endogenous retroviral element *RNLTR12-int*. This sequence is transcribed into a non-coding RNA, which binds to the transcription factor *SOX10* and specifically triggers the expression of myelin basic protein (MBP) in oligodendrocytes [30,47].

Viral and subviral elements determine the functioning of higher nervous activity through mechanisms of intercellular communication. The *Arc* gene, important for synaptic plasticity, long-term memory formation and neurocognitive processes in tetrapods, evolved from a retrotransposon of the *Ty3/gypsy* family. The *Arc* protein has retained the ability to oligomerize, inherent in viral Gag proteins, and forms structures homologous to viral capsids. These capsid-like complexes capture their own mRNA *Arc*, transported to synaptic terminals and are released into the extracellular space as part of extracellular vesicles. Uptake of these vesicles by neighboring neurons provides horizontal transfer of genetic information, which locally modifies synaptic plasticity without involving the nuclear apparatus of the recipient cell [31].

The adaptive immunity system of jawed vertebrates is based on molecular mechanisms borrowed from mobile genetic elements. The

process of V(D)J recombination, which generates antibody and T-cell receptor variability, is catalyzed by the proteins RAG1 and RAG2. These enzymes are derived from the DNA transposase transposon superfamilies *Transib*. Evolutionary transformation has transformed the “cut and paste” mechanism characteristic of autonomous transposons into a regulated process of somatic recombination of gene segments. Instead of mobilizing its own genome, the co-opted RAG transposase specifically recognizes recombination signal sequences (Recombination Signal Sequences – RSS) on host chromosomes, creating double-stranded DNA breaks required for the assembly of unique antigen-recognition receptors [33].

In primates, transcripts of the endogenous retrovirus *HERV-H* constitute a significant fraction of the total RNA pool in embryonic stem cells and are obligatory for the maintenance of a pluripotency state. *HERV-H* long terminal repeats contain binding sites for key pluripotency factors (*OCT4*, *SOX2*, *NANOG*) and act as enhancers. Long noncoding RNAs transcribed from *HERV-H* loci serve as molecular scaffolds that recruit coactivator complexes to specific regions of the genome, preventing premature cell differentiation [34].

In the hominid lineage, adaptation to a high-starch diet was accompanied by amplification of the salivary amylase (*AMY1*) gene. Integration of the *HERV-E* retroviral element near the ancestral *AMY1* gene provided a novel tissue – specific promoter that initiated overexpression of the enzyme directly in the salivary glands, whereas the original gene was expressed predominantly in the pancreas. The presence of multiple homologous retroviral sequences at this locus triggered unequal crossing over during meiosis, which ensured an increase in the number of copies of the *AMY1* gene in the human genome [35].

In bacteria, particularly *Escherichia coli*, the presence of integrated prophages critically affects viability and stress resistance. For example, the deletion of nine cryptic prophages from the genome *E. coli* K-12 leads to increased sensitivity of the bacterium to oxidative stress and the action of quinolone antibiotics. At the molecular level, this protection is provided by specific phage genes: Kil protein, encoded by prophage *Rac*, during cellular stress, binds to the bacterial protein FtsZ and inhibits its polymerization, thereby blocking cell division and giving the bacteria time to repair damaged DNA. In the process of coevolution, a number of protective mechanisms of viral origin have been formed. The phenomenon of superinfection exclusion is

that the already integrated virus expresses surface or cytoplasmic proteins that physically block host cell receptors or prevent translocation genome of secondary viruses [48,49].

CRISPR-Cas system, which provides adaptive immunity of bacteria against phages, arose through the co-optation of casposons – self-synthesizing DNA transposons. The main adaptation enzyme Cas1, which cuts and integrates new viral spacers into the *CRISPR* locus, is an evolutionary descendant of the casposon transposase, which has lost the ability to move autonomously, but has retained endonuclease activity for the directed incorporation of foreign DNA fragments [50].

Conclusions

Viral replication generates fundamental genetic variability in the biosphere. The constant accumulation of viral mutations leads to the formation of quasispecies. Quasispecies ensure continuous adaptation of the virus to the host's selective pressure. The mechanisms of integration of viral genomes into the genomes of other organisms provide global horizontal gene transfer. The coevolution of viruses and hosts is realized through molecular exaptation. Viral elements are the structural basis for the emergence of complex aromorphoses. The molecular logic of viral replication directly determines the macroevolutionary complexity of cellular organisms.

References

- Stefano GB, Kream RM. Viruses Broaden the Definition of Life by Genomics Incorporation of Artificial Intelligence and Machine Learning Processes. *Curr Neuropharmacol*. 2022 Oct;20(10):1888-93. doi: 10.2174/1570159X20666220420121746
- Baltimore D. Expression of animal virus genomes. *Bacteriol Rev*. 1971 Sept;35(3):235-41. doi: 10.1128/br.35.3.235-241.1971
- Koonin EV, Krupovic M, Agol VI. The Baltimore Classification of Viruses 50 Years Later: How Does It Stand in the Light of Virus Evolution? *Microbiol Mol Biol Rev*. 2021 Aug 18;85(3):e00053-21. doi: 10.1128/MMBR.00053-21
- Jia H, Liu S, Rao G, Liu Q, Wu J, Cao S, et al. An evolutionarily unique viral RdRP suggests a common dual function feature of the priming element. *Sci Adv*. 2025. Apr 18;11(16):eadv9640. doi: 10.1126/sciadv.adv9640
- Ghosh S, Biswas S, Mohanty R, Misra N, Suar M, Kushwaha GS. Structural and Phylogenetic Analysis on the Proofreading Activity of SARS-CoV-2. *Curr Microbiol*. 2025 Apr;82(4):149. doi: 10.1007/s00284-025-04130-3
- Deng H, Cao H, Wang Y, Li J, Dai J, Li LF, et al. Viral replication organelles: the highly complex and programmed replication machinery. *Front Microbiol*. 2024 Jul 31;15:1450060. doi: 10.3389/fmicb.2024.1450060
- Ortín J, Martín-Benito J. The RNA synthesis machinery of negative-stranded RNA viruses. *Virology*. 2015 May;479-480:532-44. doi: 10.1016/j.virol.2015.03.018
- Pedersen FS, Mikkelsen JG. Retroviral Replication. In: *Encyclopedia of Life Sciences* [Internet]. 1st ed. Wiley; 2021 [cited 2026 Apr 08]. p. 1-12. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470015902.a0029306>
- Heng X, Herrera AP, Song Z, Boris-Lawrie K. Retroviral PBS segment sequence and structure: Orchestrating early and late replication events. *Retrovirology*. 2024 Jun 17;21(1):12. doi: 10.1186/s12977-024-00646-x
- Domingo E. QUASISPECIES. In: *Encyclopedia of Virology* [Internet]. Elsevier; 1999 [cited 2026 Apr 08]. p. 1431-6. Available at: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B0122270304002405> doi: 10.1006/rwvi.1999.0240
- Sardanyés J, Perales C, Domingo E, Elena SF. Quasispecies theory and emerging viruses: challenges and applications. *Npj Viruses*. 2024 Nov 14;2(1):54. doi: 10.1038/s44298-024-00066-w
- Lesbats P, Engelman AN, Cherepanov P. Retroviral DNA Integration. *Chem Rev*. 2016 Oct 26;116(20):12730-57. doi: 10.1021/acs.chemrev.6b00125
- Suzuki Y, Craigie R. The road to chromatin – nuclear entry of retroviruses. *Nat Rev Microbiol*. 2007 Mar;5(3):187-96. doi: 10.1038/nrmicro1579
- Desfarges S, Ciuffi A. Retroviral Integration Site Selection. *Viruses*. 2010 Jan 12;2(1):111-30. doi: 10.3390/v2010111
- Feiss M. Cohesive Ends. In: *Reference Module in Life Sciences* [Internet]. Elsevier; 2022 [cited 2026 Apr 08]. p. B9780128225639000536. Available at: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128225639000536> doi: 10.1016/B978-0-12-822563-9.00053-6
- Casjens SR, Hendrix RW. Bacteriophage lambda: Early pioneer and still relevant. *Virology*. 2015 May;479-480:310-30. doi: 10.1016/j.virol.2015.02.010
- Gabig M, Obuchowski M, Srutkowska S, Wegrzyn G. Regulation of replication of λ phage and λ plasmid DNAs at low temperature. *Mol Gen Genet*. 1998;258(5):494-502. doi: 10.1007/s004380050760
- Fokine A, Rossmann MG. Molecular architecture of tailed double-stranded DNA phages. *Bacteriophage*. 2014 Apr;4(2):e28281. doi: 10.4161/bact.28281
- Kimsey HH, Waldor MK. CTX ϕ immunity: Application in the development of cholera vaccines. *Proc Natl Acad Sci*. 1998 Jun 09;95(12):7035-9. doi: 10.1073/pnas.95.12.7035
- Safa A, Sultana Jime J, Shahel F. Cholera toxin phage: structural and functional diversity between *Vibrio cholera* biotypes. *AIMS Microbiol*. 2020;6(2):144-51. doi: 10.3934/microbiol.2020009
- Buck G, Groman N, Falkow S. Relationship between β converting and γ non-converting corynebacteriophage DNA. *Nature*. 1978 Feb;271(5646):683-5. doi: 10.1038/271683a0
- Parveen S, Bishai WR, Murphy JR. *Corynebacterium diphtheriae*: Diphtheria Toxin, the *tox* Operon, and Its Regulation by Fe²⁺ Activation of apo-DtxR. Fischetti VA, Novick RP, Ferretti JJ, Portnoy DA, Braunstein M, Rood JJ, editors. *Microbiol Spectr*. 2019 July 19;7(4):7.4.4. doi: 10.1128/microbiolspec.GPP3-0063-2019
- Feschotte C, Gilbert C. Endogenous viruses: insights into viral evolution and impact on host biology. *Nat Rev Genet*. 2012 Apr;13(4):283-96. doi: 10.1038/nrg3199
- Rybicki EP. Virus genomes and their replication. In: *Cann's Principles of Molecular Virology* [Internet]. Elsevier; 2023 [cited 2026 Apr 08]. p. 125-66. Available at: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128227848000040> doi: 10.1016/B978-0-12-822784-8.00004-0
- Belyi VA, Levine AJ, Skalka AM. Sequences from Ancestral Single-Stranded DNA Viruses in Vertebrate Genomes: the *Parvoviridae* and *Circoviridae* Are More from 40 to 50 Million Years Old. *J Virol*. 2010 Dec;84(23):12458-62. doi: 10.1128/JVI.01789-10
- Maurer AC, Weitzman MD. Adeno-Associated Virus Genome Interactions Important for Vector Production and Transduction. *Hum Gene Ther*. 2020 May;31(9-10):499-511. doi: 10.1089/hum.2020.069

27. Krupovic M, Forterre P. Single-stranded DNA viruses employ a variety of mechanisms for integration into host genomes. *Ann NY Acad. Sci.* 2015 Apr;1341(1):41-53. doi: 10.1111/nyas.12675
28. Mi S, Lee X, Li X ping, Veldman GM, Finnerty H, Racie L, et al. Syncytin is a captive retroviral envelope protein involved in human placenta morphogenesis. *Nature.* 2000 Feb;403(6771):785-9. doi: 10.1038/35001608
29. Cornelis G, Funk M, Vernochet C, Leal F, Tarazona OA, Meurice G, et al. An endogenous retroviral envelope syncytin and its cognate receptor identified in the viviparous placenta *Mabuya* lizard. *Proc Natl Acad Sci.* 2017 Dec 19;114(51). doi: 10.1073/pnas.1714590114
30. Ghosh T, Almeida RG, Zhao C, Mannioui A, Martin E, Fleet A, et al. A retroviral link this vertebrate myelination through retrotransposon-RNA-mediated control of myelin gene expression. *Cell.* 2024 Feb;187(4):814-30.e23. doi: 10.1016/j.cell.2024.01.011
31. Pastuzyn ED, Day CE, Kearns RB, Kyrke-Smith M, Taibi AV, McCormick J, et al. The Neuronal Gene Arc Encodes a Repurposed Retrotransposon Gag Protein that Mediates Intercellular RNA Transfer. *Cell.* 2018 Jan;172(1-2):275-288.e18. doi: 10.1016/j.cell.2017.12.024
32. Roth DB, Craig NL. VDJ Recombination. *Cell.* 1998 Aug;94(4):411-4. doi: 10.1016/S0092-8674(00)81580-9
33. Kapitonov VV, Jurka J. RAG1 Core and V(D)J Recombination Signal Sequences Were Derived from *Transib* Transposons. Nemazee D, editor. *PLoS Biol.* 2005 May 24;3(6):e181. doi: 10.1371/journal.pbio.0030181
34. Lu X, Sachs F, Ramsay L, Jacques PÉ, Göke J, Bourque G, et al. The retrovirus HERVH is a long noncoding RNA required for human embryonic stem cell identity. *Nat Structure Mol Biol.* 2014 Apr;21(4):423-5. doi: 10.1038/nsmb.2799
35. Ting CN, Rosenberg MP, Snow CM, Samuelson LC, Meisler MH. Endogenous retroviral sequences are required for tissue-specific expression of a human salivary amylase gene. *Genes Dev.* 1992 Aug;6(8):1457-65. doi: 10.1101/gad.6.8.1457
36. Chuong EB, Elde NC, Feschotte C. Regulatory evolution of innate immunity through co-option of endogenous retroviruses. *Science.* 2016 Mar 04;351(6277):1083-7. doi: 10.1126/science.aad5497
37. Frank JA, Singh M, Cullen HB, Kirou RA, Benkaddour-Boumzaouad M, Cortes JL, et al. Evolution and antiviral activity of a human protein of retroviral origin. *Science.* 2022 Oct 28;378(6618):422-8. doi: 10.1126/science.abq7871
38. Ono R, Nakamura K, Inoue K, Naruse M, Usami T, Wakisaka-Saito N, et al. Deletion of *Peg10*, an imprinted gene acquired from a retrotransposon, causes early embryonic lethality. *Nat Genet.* 2006 Jan;38(1):101-6. doi: 10.1038/ng1699
39. Huang HJ, Li YY, Ye ZX, Li LL, Hu QL, He YJ, et al. Co-option of a non-retroviral endogenous viral element in planthoppers. *Nat Commun.* 2023 Nov 09;14(1):7264. doi: 10.1038/s41467-023-43186-2
40. Horie M, Honda T, Suzuki Y, Kobayashi Y, Daito T, Oshida T, et al. Endogenous non-retroviral RNA virus elements in mammal genomes. *Nature.* 2010 Jan;463(7277):84-7. doi: 10.1038/nature08695
41. Best S, Tissier PL, Towers G, Stoye JP. Positional cloning of the mouse retrovirus restriction gene *Fv1*. *Nature.* 1996. Aug; 382(6594):826-9. doi:10.1038/382826a0
42. Bézier A, Annaheim M, Herbinière J, Wetterwald C, Gyapay G, Bernard-Samain S, et al. Polydnviruses of Braconid Wasps Derive from an Ancestral Nudivirus. *Science.* 2009 Feb 13; 323(5916):926-30. doi: 10.1126/science.1166788
43. Villarreal LP. Evolution of Viruses. In: *Encyclopedia of Virology* [Internet]. Elsevier; 2008 [cited 2026 Apr 08]. p. 174-84. Available at: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B97801237441040007068> doi: 10.1016/B978-012374410-4.00706-8
44. Krupovic M, Dolja VV, Koonin EV. Origin of viruses: primordial replicators recruiting capsid from hosts. *Nat Rev. Microbiol.* 2019 Jul;17(7):449-58. doi: 10.1038/s41579-019-0205-6
45. Koonin EV, Dolja VV, Krupovic M, Varsani A, Wolf YI, Yutin N, et al. Global Organization and Proposed Megataxonomy of the Virus World. *Microbiol. Mol Biol Rev.* 2020 May 20;84(2):e00061-19. doi: 10.1128/MMBR.00061-19
46. International Human Genome Sequencing Consortium, Whitehead Institute for Biomedical Research, Center for Genome Research; Lander ES, Linton LM, Birren B, Nusbaum C, et al. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature.* 2001 Feb 15;409(6822):860-921. doi: 10.1038/35057062
47. Kaján GL, Doszpoly A, Tarján ZL, Vidovszky MZ, Papp T. Virus-Host Coevolution with a Focus on Animal and Human DNA Viruses. *J Mol. Evol.* 2020 Jan;88(1):41-56. doi: 10.1007/s00239-019-09913-4
48. Wang X, Kim Y, Ma Q, Hong SH, Pokusaeva K, Sturino JM, et al. Cryptic prophages help bacteria cope with adverse environments. *Nat Commun.* 2010 Dec 21;1(1):147. doi: 10.1038/ncomms1146
49. Haeusser DP, Hoashi M, Weaver A, Brown N, Pan J, Sawitzke JA, et al. The Kil Peptide of Bacteriophage λ Blocks *Escherichia coli* Cytokinesis via ZipA-Dependent Inhibition of FtsZ Assembly. Kearns DB, editor. *PLoS Genet.* 2014 Mar 20;10(3):e1004217. doi: 10.1371/journal.pgen.1004217
50. Krupovic M, Makarova KS, Forterre P, Prangishvili D, Koonin EV. Casposons: a new superfamily of self-synthesizing DNA transposons at the origin of prokaryotic CRISPR-Cas immunity. *BMC Biol.* 2014 Dec;12(1):36. doi: 10.1186/1741-7007-12-36

Гісем М. О., Антонюк М. З.

Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

МОЛЕКУЛЯРНІ СТРАТЕГІЇ ВІРУСНОЇ РЕПЛІКАЦІЇ ТА ЇХНІЙ ВПЛИВ НА ЕВОЛЮЦІЮ ГЕНОМІВ КЛІТИННИХ ОРГАНІЗМІВ

У статті досліджено фундаментальну роль вірусів як генераторів генетичної мінливості та рушійної сили макроеволюційних процесів у біосфері. Проаналізовано молекулярно-біологічні стратегії реплікації вірусів у межах парадигми Балтиморської класифікації, яка розглядає тип геному як детермінанту транскрипційної логіки та адаптаційного потенціалу вірусних ліній. Увагу сфокусовано на ферментативних системах реплікації – РНК-залежній РНК-полімеразі (RdRp) та зворотній транскриптазі (RT), позбавлених механізму корекції помилок. Доведено, що висока частота інкорпорації некомплементарних нуклеотидів та структурна мінливість унаслідок зміни матриць призводять до формування квазівидів – високодинамічних популяцій генетично споріднених субваріантів, які забезпечують еволюційну пластичність та виживання вірусу в умовах селективного тиску.

Окреслено молекулярні механізми інтеграції вірусного геному в хромосоми клітин-хазяїв як базовий шлях горизонтального перенесення генів. Розглянуто облігатну інтеграцію ретровірусів, опосередковану вірусними інтегразами з кооптацією клітинних білків для навігації по хроматину, а також механізми лізогенії помірних бактеріофагів, які зумовлюють генетичну пластичність прокариотів і набуття ними нових фенотипових ознак (зокрема патогенності та стійкості до стресів). Описано феномен утворення ендемічних вірусних елементів (EVE) унаслідок стародавніх інтеграцій у клітини зародкової лінії еукаріотів, що стали субстратом для виникнення нових регуляторних послідовностей.

Узагальнено гіпотези походження вірусів. Стверджується концепція поліфілетичного походження, згідно з якою різні вірусні класи еволюціонували незалежно від відмінних попередників (плазмід, ретротранспозонів) унаслідок горизонтального перенесення генів, втрати генів та рекомбінацій, що унеможливило ідентифікацію єдиного спільного предка.

Центральним аспектом роботи є аналіз наслідків вірусно-клітинної коєволюції через механізм молекулярної екзаптації – кооптації вірусних генів організмами-хазяями для виконання нових біологічних функцій. Наведено молекулярну базу формування морфофізіологічних структур та імунних механізмів на основі інтегрованих вірусних послідовностей. Деталізовано приклади: фузогенна активність ретровірусних білків синцитинів у процесі плаценталізації; походження нейронального гена *Arc*, що забезпечує міжклітинну комунікацію та синаптичну пластичність, від ретротранспозона; транспозонне походження ферментів RAG-рекомбінази, відповідальних за соматичну рекомбінацію генних сегментів у системі адаптивного імунітету хребетних; еволюція адаптивної імунної системи бактерій CRISPR-Cas від каспозонів; роль ендемічних ретровірусів у підтриманні плюрипотентності ембріональних стовбурових клітин (*HERV-H*) та функціонування їхніх LTR-ділянок як транскрипційних енансерів (*MER41*). Обґрунтовано, що віруси є критичним архітектурним елементом у формуванні геномів та еволюційному ускладненні клітинних біологічних систем.

Ключові слова: Балтиморська класифікація, реплікація вірусів, квазівиди, горизонтальне перенесення генів, ендемічні ретровіруси, коєволюція, молекулярна екзаптація, походження вірусів, ендемічні вірусні елементи, кооптація генів.

Submitted 18.03.2026

Accepted 06.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів Authors Information

Гісем Максим Олександрович – здобувач ступеня бакалавра (4-й курс), факультет природничих наук, кафедра біології, Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Maksym Hisem – 4th year student of Biology Department, National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0002-9432-8244>

m.hisem@ukma.edu.ua

Антонюк Максим Зиновійович – доктор біологічних наук, завідувач кафедри біології Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Maksym Antonyuk – Doctor of Science in Biology, Head of Biology Department, National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-5877-969X>

antonyuk.m@ukma.edu.ua



DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.12-21

UDC 631.523.581

V. Plyhun, V. Martynenko, T. Ternovska

National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

VARIABILITY OF GLIADIN BLOCKS IN HYBRID DERIVATIVES OF MIGUSHOVA WHEAT AND COMMON WHEAT

Abstract

The electrophoretic spectra of gliadin components of *Triticum miguschovae* Zhir., B_1F_4 progeny from crossing Migushova wheat (A^bA^bGGDD) with common wheat varieties *Vdala* and *Panna*, winter common wheat varieties *T. aestivum* L. (A^uA^uBBDD) *Aurora*, *Vdala*, *Leleka*, *Nikonia*, *Odeska 267*, *Panna*, *Selyanka*, *Tira*, were studied. Comparison of the electrophoretic spectra of gliadins of the parent plants that were used to obtain F_1 hybrids revealed the presence of differences in some components of the spectrum for both pairs – Migushova wheat x *Vdala* and Migushova wheat x *Panna*. For the first crossbreeding combination, 17 components out of 25 were polymorphic for the spectra of the parental plants. For the second crossbreeding combination, 10 out of 27 were polymorphic. In the gliadin spectra of B_1F_4 grains, a combination of parental components was found, which confirms the hybrid origin of B_1F_4 grains. In the spectra of F_4 grains, polymorphisms that are characteristic for Migushova wheat prevailed. The only exceptions were components 14 and 24, for which the polymorphism “0”, characteristic of the spectrum of the *Vdala* variety, prevailed. Components 7 and 21 were not present in the spectra of parental plants of both crosses, but they appeared in the electrophoretic spectra of B_1F_4 descendants. The version of the cross-pollination of hybrids *T. miguschovae* x *T. aestivum* had to be rejected due to the complete sterility of such hybrids, known from previous years of work with hybrids of Migushova wheat and common wheat. That is, components 7 and 21 are the novelty. For hybrids from the crossing of Migushova wheat with the *Panna* variety, the tendency of the dominance of the spectrum components characteristic for Migushova wheat is preserved, although here too there are exceptions: for components 8 and 18, the polymorphism “1” characterizes *Panna* and it is most often registered in the spectra of grains. In the spectra of hybrids from this cross, the newest components 7 and 21 are also present. Component 21 is found in almost all spectra with rare exceptions. Component 7 is present in the descendants of four out of six F_3 hybrids from the crossing of Migushova wheat with *Vdala*, and among the hybrids with *Panna* it is present in the spectra of 11 out of 12 F_3 hybrids. Other novel components are 26 and 27. They are present in the spectra of B_1F_4 grains, which originated from a single F_3 plant No. 621. It can be assumed that the molecular event that resulted in the appearance of novel components in the gliadin spectrum occurred precisely in this plant. Its F_4 descendants can be involved in further studies at the level of nucleotide sequences of gliadin genes to clarify the nature of molecular processes that occur in genomes of hybrid origin and become the source of the emergence of novel traits.

Keywords: common wheat, Migushova wheat, gliadins, hybrid genome, novel traits.

Introduction

Artificial introgressive hybridization is the crossing of individuals belonging to different biological species. It is widely used in plant breeding, in particular, in common wheat, to introduce genes of alien origin into the genome of

cultivated plants, i.e., varieties. Such genes are designed to improve the cultivated species in terms of selectively important traits. First of all, such traits are resistance to biotic and abiotic environmental factors [1,2]. It is believed that the numerous wild relatives of wheat are an inexhaustible source of

useful genes, and they can be transferred to the wheat gene pool through introgressive hybridization [3–8]. Migushova wheat is an artificially developed amphidiploid of Militina wheat with the A^bA^bGG genome and Tausch aegilops with the DD genome and differs from common wheat (A^uA^uBBDD) in two of the three subgenomes [9]. Its attractive properties are high protein content in the grain [10] and resistance to Fusarium wilt [11]. Fusarium wilt is a cereal disease that is gradually emerging as a fungal disease of wheat [12–15]. Plants affected by fusarium wilt do more than just reduce productivity. They produce grain that is toxic to humans and animals when consumed [16]. Currently, very limited sources of genetic resistance to fusarium wilt are known, and one such source is Migushova wheat [11]. Crossing common wheat with Migushova wheat is characterized by poor congruence, as first-generation hybrids are almost self-sterile and produce kernels with an average frequency of 0.5 kernels per spike. Fertility is restored very slowly in subsequent generations.

In recent years, it has been found that so-called novel traits, i.e. gradations of traits that were not inherent in any of the cross components, may appear among the descendants of wide crosses. It has been suggested that the consequence of introgressive hybridization is not only the transfer of alien genetic material to the genome of the recipient cross component, but also the promotion of genetic instability of the genome of hybrid origin, which can be considered the manifestation of novel traits [17–23]. At what level, genetic or epigenetic, the expansion of variability occurs remains to be determined [24–27].

Gliadins are an optimal genetic model on which the expansion of genetic variability of the hybrid genome in comparison with the cross components can be studied. Due to the cluster nature of the corresponding genes and the presence of six paralogs/orthologs in the genome [28], gliadins seem to be a very convenient system for rapid and inexpensive screening of hybrid progeny to verify their hybrid origin and possible detection of genotypes by gliadin genes, the appearance of which cannot be explained only by the recombination of

the genetic material of the original cross components. The article presents the results of studying the gliadin spectra of the progeny of B₁F₄ *Triticum miguschovae* x *T. aestivum* to confirm the hybridity of their genomes. The phenomenon of asymmetric combination of gliadin spectrum components and the appearance of new components, relative to the parental spectra, are analyzed and discussed.

Materials and methods of the study

The source of gliadin proteins was: winter varieties of common wheat (*Triticum aestivum* L., genome A^uA^uBBDD) Aurora, Vdala, Leleka, Nikonia, Odeska 267, Panna, Selyanka, Tira; Migushova wheat (*Triticum miguschovae* Zhir., genome A^bA^bGGDD); seed progeny B₁F₄ (hereinafter F₄) from B₁F₃ plants (hereinafter F₃) from crossing Migushova wheat with common wheat varieties and performing one backcross with common wheat (Table 1). Four random grains were taken from each F₃ plant, and the gliadins isolated from them were subjected to electrophoretic analysis.

Wheat storage proteins gliadins were isolated from single dry wheat grains with 70% ethyl alcohol. Extracted for 1.5 hours, 60 µl of the upper supernatant phase was taken and evaporated at 60 °C in a dry heat oven for 24 hours. The dry precipitate was dissolved in 50 µl of 5.5 M urea solution. Electrophoretic separation of gliadins was performed in a vertical polyacrylamide gel (PAAG) according to the Brzezinski method [29]. Gels were prepared for separation and concentration. For polymerization of gels, solutions of TEMED and PSA catalysts were used in an amount of 20 µl and 200 µl, respectively. Samples with extracted gliadins were added to individual slots of the concentrating gel in 20 µl. Electrophoretic separation was carried out from anode to cathode for 7 hours: U = 300 V; I = 15 mA – until entering the gel for separation; U = 300 V; I = 30 mA – until the end of the electrophoresis process. The glass with the gel sewn to it was washed with running water and fixed in a solution with a dye overnight. The zones of gliadin activity are visualized as dark blue stripes on a light blue background. Gels with the results of electrophoresis are suitable for storage and analysis.

Table 1

Origin of the F₃ hybrids studied

Field numbers of hybrids F ₃	Hybrid from crossing <i>T. miguschovae</i> with a variety of common wheat
401–405, 438, 439, 1086, 1088, 1090–1094, 1096–1099	Vdala
377, 379, 381, 383–399, 406–416, 418, 419, 421–426, 428, 429, 431, 432, 434–437, 441–443, 1077, 1078, 1085	Panna

The results of electrophoresis were recorded by describing the electrophoretic spectrum of the samples in the 1/0 system (component of the spectrum is present/component is absent). The basis for the numbering of the components were the spectra of Migushova wheat, common wheat varieties Vdala and Panna, whose gliadin spectra were available on each slide. To standardize the description, after obtaining the spectra of all samples, all detected components were numbered from 1 (the heaviest component) to 27 (the lightest component). This registration system allows you to compare any samples by gliadin spectrum without studying the genetic control of individual components, since the products of six cluster genes (GliA1, GliB1, GliD1, GliA2, GliB2, GliD2) are separated [28].

Results and discussion

Based on the results of gliadin separation in PAAG, electrophoretic spectra of gliadin components were obtained for Migushovae wheat (Tables 2 and 3, column 2), common wheat varieties Vdala (Table 2, column 3) and Panna (Table 3, column 3), and F_4 grains from the *T. migushovae* x Vdala (Table 2) and *T. migushovae* x Panna (Table 3) crosses. The description of the spectra in Tables 2 and 3 is presented according to the system 1 (component present)/0 component absent. Gliadins of hexaploid wheat are encoded by six genes, two for each of the three subgenomes, and free combination of these genes is expected in hybrid plants, since they are located on different chromosomes, the 1st and 6th homoeologous groups [28]. The initial analysis consisted of comparing the spectra gliadins isolated separately from each of the four F_4 grains from each F_3 plant listed in Table 1. This comparison did not reveal any differences in the gliadin spectra of F_4 grains obtained from F_3 hybrids. Therefore, in Tables 2 and 3, each F_3 hybrid is represented by only one spectrum common to all F_4 grains.

Further analysis of electrophoretic spectra consisted in comparing the spectra of F_4 grains with the gliadin spectra of the plants that were parents in the original crosses. Such a comparison revealed a difference (polymorphism) in some components of the gliadin spectrum for both crosses: Migushova wheat x Vdala and Migushova wheat x Panna. In Tables 2 and 3, the components of the gliadin spectra by which the parent plants differ are marked in pink. For the Migushova wheat x Vdala, 17 polymorphic components out of 24 presented in Table 2 were found. For the Migushova wheat x Panna, 10 out of 27 were found (Table 3). Characterization of the gliadin spectra of F_4 grains by these spectral

components, which differed for the plants of the initial cross, makes it possible to confirm the hybrid nature of their genomes: the spectra contain various combinations of gliadin spectrum components, polymorphic according to the 1/0 system, which characterize Migushova wheat and the common wheat varieties Vdala or Panna, with which it was pollinated, obtaining F_1 hybrids.

Table 2 shows that the spectra of F_4 grains are prevailed by polymorphisms that are characteristic of Migushova wheat. And this does not depend on which state "1" or "0" is characteristic of the gliadin spectrum of Migushova wheat. Therefore, the established tendency of the asymmetry of the gliadin spectrum towards the prevalence of components characteristic of Migushova wheat cannot be explained simply by the increase in class "1" due to the entry into it of both homozygotes for this polymorphism and heterozygotes. An exception was found: for components 14 and 24, the polymorphism "0" inherent in the gliadin spectrum of the Vdala variety prevails.

The tendency of the prevalence of spectrum components characteristic of Migushova wheat is also preserved for hybrids from the crossing of Migushova wheat with the Panna variety. There is also an exception here: for components 8 and 18 in the gliadin spectra of grains, polymorphism "1" is most often recorded, and it characterizes the Panna spectrum (Table 3). Thus, the asymmetry of hybrids from the crossing of Migushova wheat as a maternal component with common wheat varieties as a parental one according to the morphological characteristics of the ear, which was revealed according to the evaluation data of F_3 hybrids, is fully confirmed when considering the gliadin spectra of parental plants and their hybrids.

An important feature of the gliadin spectra of F_4 grains is the presence in them of components that were not present in the spectra of the parent plants, Migushova wheat and common wheat varieties. In Tables 2 and 3, the corresponding components are marked with a green color. These are components 7 and 21, which are recorded in the gliadin spectra of hybrids of both cross combinations. Component 21 is found in almost all spectra with a few exceptions. Component 7 is present in the spectra of F_4 hybrids, which originate from four of the six F_3 hybrids taken for study, from the cross of Migushova wheat with the Vdala variety. In Tables 2 and 3, the origin of F_4 hybrid grains from different F_3 plants can be seen in the table headers, top row. For the crossing of wheat Migushova x Panna hybrids with the newest component of the gliadin spectrum 7 were derived from 11 of the 12 F_3 hybrids taken for study.

When an illegitimate component (one that should not have been present judging by the spectra of the parent plants) appears in the gliadin spectra, an assumption naturally arises about the possible cross-pollination of the hybrids during the growing season. It was to verify this assumption that the gliadin spectra of common wheat varieties that grew in the field together with the F_3 hybrids were studied. However, although components 7 and 21 are indeed present in the spectra of some of the varieties studied, the assumption of cross-pollination had to be abandoned. Firstly, because of the high frequency of the presence of these components among the offspring. This shows that the novel component appeared in the early hybrid generations (F_1 and F_2), and the hybrids of these generations were grown in an artificial climate room where no common wheat varieties except Vdala and Panna were grown. Secondly, long-term experience in attempts to obtain hybrids between Migushova wheat and common wheat varieties shows without any exceptions that it is very difficult to cross Migushova wheat with common wheat.

After artificial pollination of emasculated Migushova wheat flowers with common wheat pollen, hybrid grains can be obtained with a frequency of 0.3–0.5 per spike, and not with all common wheat genotypes. In particular, of the seven (Vdala, Leleka, Nikonia, Odeska 267, Panna, Selyanka, Tira) varieties involved in crosses with Migushova wheat, the result was achieved only for two varieties. Hybrid grains are characterized by wrinkling (poorly developed endosperm) and not all of them survive germination. F_1 plants remain highly sterile and require backcrossing, sometimes twice. Therefore, the appearance in the gliadin spectra of B_1F_4 seeds (after one backcross) of components that are new in relation to the spectra of the parent plants of the initial cross should be considered as an example of a novel trait. The appearance of a novel trait indicates the course of some molecular processes that accompany the formation and consolidation of hybrid genomes. Currently, many molecular mechanisms are known that could be considered responsible for the emergence of such novel traits. Verification of the possibility of participation of such mechanisms is a matter of further research. Now we can only assume that this mechanism worked in the early hybrid generation, which is why the novel components of the spectrum turned out to be widespread in almost all F_4 hybrids.

Other novel components are 26 and 27. They are clearly visible in the spectra of grains that came from one F_3 plant No. 621 of the cross of Migushova wheat with the Panna variety. It can be assumed that the molecular event that resulted in the appearance of novel components in the gliadin spectrum occurred precisely in this plant. Its F_4 descendants can be used for further research at the DNA level into the nature of molecular processes that occur in genomes of hybrid origin and become the source of the emergence of novel traits.

Conclusions

The presence in the gliadin spectra of F_4 grains of various combinations of components of the spectra of Migushova wheat and common wheat varieties Vdala and Panna, polymorphic according to the gliadin spectrum description system 1/0, indicates the hybrid nature of the studied grains. The gliadin spectra of F_4 grains were prevailed by polymorphisms characteristic of Migushova wheat, which coincides with the phenotypic asymmetry of F_3 hybrids according to morphological features, established during the cultivation of these plants in the field. The gliadin spectra of hybrid grains include novel components that were not present in the spectra of the parent plants. The frequency of their distribution in hybrids indicates that the molecular events that led to their appearance occurred in F_1 – F_2 hybrids. The novel components of spectra 26 and 27 arose in the F_3 generation. Verification of gliadin spectra allows identifying hybrid plants, the genome of which can become the object of further research to establish the nature and course of molecular events that occur in genomes of hybrid origin and can serve as a source of the emergence of new traits.

Acknowledgements

The authors express their gratitude to Kateryna Tsarenko, a graduate of the bachelor's program of the Department of Biology "Biology and Biotechnology", for performing part of the work related to electrophoresis.

The authors are sincerely grateful for the financial support of the National Research Foundation of Ukraine (project No. 2025.07/0225 "Optical smart sensors based on molecularly imprinted polymers for express determination of mycotoxins and population screening in the creation of wheat genotypes resistant to Fusarium wilt").

References

1. Chaudhary HK, Kaila V, Rather SA, Badiyal A, Hussain W, et al. Wheat. In: Pratap A, Kumar J, editors. Alien Gene Transfer in Crop Plants, Volume 2. Achievements and Impacts. Springer Science+Business Media, LLC; 2014. p. 1-26. doi: 10.1007/978-1-4614-9572-7_1
2. Ceoloni C, Kuzmanovic L, Forte P, Virili ME, Bitti A. Wheat-perennial Triticeae introgressions: major achievements and prospects. In: Molnár-Láng M, Ceoloni C, Doležel J, editors. Alien introgression in wheat. Cytogenetics, molecular biology, and genomics. New York (NY): Springer; 2015. p. 273-314. doi: 10.1007/978-3-319-23494-6_11
3. Crespo-Herrera LA, Garkava-Gustavsson L, Ahman I. A systematic review of rye (*Secale cereale* L.) as a source of resistance to pathogens and pests in wheat (*Triticum aestivum* L.) Hereditas. 2017;154:14. doi: 10.1186/s41065-017-0033-5
4. Gill BS, Friebe BR, White FF. Alien introgressions represent a rich source of genes for crop improvement. Proc Natl Acad Sci USA. 2011;108:7657-8. doi: 10.1073/pnas.1104845108
5. Ogbonnaya FC, Abdalla O, Mujeeb-Kazi A, Kazi AG, Xu SS, et al. Synthetic hexaploids: harnessing species of primary gene pool for wheat improvement. Plant Breed Rev. 2013;37:35-122. doi: 10.1002/9781118497869
6. Rasheed A, Mujeeb-Kazi A, Ogbonnaya FCh, He Zh, Rajaram S. Wheat genetic resources in the post-genomics era: promise and challenges. Ann Bot. 2017. doi: 10.1093/aob/mcx148
7. Dai Y, Fei W, Chen S, Shi J, Ma H, et al. Using Transcriptomics to Determine the Mechanism for the Resistance to Fusarium Head Blight of a Wheat-*Th. elongatum* Translocation Line. Int J Mol Sci. 2024 Aug 30;25(17):9452. doi: 10.3390/ijms25179452
8. Ma H, Liu Y, Zhang S, Sha J, Sun Y, et al. Wheat resistance to Fusarium head blight and breeding strategies. Crop Health. 2025 Apr 8;3(1):9. doi: 10.1007/s44297-025-00048-1
9. Zhiron EG. Synthesis of new hexaploid wheat. Bulletin of applied botany, of genetics and plant-breeding. 1980;V.68:14-6.
10. Zlatskaya AV, Marusik IN, Ternovskaya TK. Search for high-protein samples among introgressive lines of *Triticum aestivum* L. – *T. miguschovae* Zhir. Abstract additional Inter conf. "Scientific principles of stabilization of the production of forest products" 5-8 June 1999. Kharkiv, 1999.
11. Fedak G. Alien Introgressions from wild Triticum species, *T. monococcum*, *T. urartu*, *T. turgidum*, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides*, *T. carthlicum*, *T. araraticum*, *T. timopheevii*, and *T. miguschovae*. In: Molnár-Láng M, Ceoloni C, Doležel J, editors. Alien introgression in wheat. Cytogenetics, molecular biology, and genomics. New York (NY): Springer; 2015. p. 191-220. doi: 10.1007/978-3-319-23494-6_8
12. Ma H, Liu Y, Zhao X, Zhang S, Ma H. Exploring and applying genes to enhance the resistance to Fusarium head blight in wheat. Front Plant Sci. 2022 Oct 27;13:1026611. doi: 10.3389/fpls.2022.1026611
13. Ma H, Liu Y, Zhang S, Sha J, Sun Y, et al. Wheat resistance to Fusarium head blight and breeding strategies. Crop Health. 2025 Apr 8;3(1):9. doi: 10.1007/s44297-025-00048-1
14. Sirangelo TM. Molecular Investigations to Improve Fusarium Head Blight Resistance in Wheat: An Update Focusing on Multi-Omics Approaches. Plants (Basel). 2024 Aug 6;13(16):2179. doi: 10.3390/plants13162179
15. Muslu T, Kahraman K, Akpınar BA, Cagırcı HB, Jaronski E, et al. Noncoding elements in wheat defence response to fusarium head blight. Sci Rep. 2025 Apr 30;15(1):15167. doi: 10.1038/s41598-025-00067-6
16. Wu F, Zhou Y, Shen Y, Sun Z, Li L, et al. Linking Multi-Omics to Wheat Resistance Types to *Fusarium* Head Blight to Reveal the Underlying Mechanisms. Int J Mol Sci. 2022 Feb 18; 23(4):2280. doi: 10.3390/ijms23042280
17. Wang YM, Dong ZY, Zhang ZJ, Lin XY, Shen Y, Zhou D, and Liu B. Extensive de Novo genomic variation in rice induced by introgression from wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.). Genetics. 2005;170(4):1945-56. doi: 10.1534/genetics.105.040964
18. Yang Ch, Zhang T, Wang H, Zhao N, Liu B. Heritable alteration in salt-tolerance in rice induced by introgression from wild rice (*Zizania latifolia*). Rice. 2012;5:36. doi: 10.1186/1939-8433-5-36
19. Iefimenko TS, Antonyuk MZ, Martynenko VS, Navalihina AG, Ternovska TK. Introgression of *Aegilops mutica* genes into common wheat genome. Cytol Genet. 2018;52(1):21-30. doi: 10.3103/S0095452718010048
20. Jighly A, Joukhadar R, Singh S, Ogbonnaya FC. Decomposing additive genetic variance revealed novel insights into trait evolution in synthetic hexaploid wheat. Front. Genet. 2018;9:27. doi: 10.3389/fgene.2018.00027
21. Coombes B, Fellers JP, Grewal S, Rusholme-Pilcher R, Hubbard-Edwards E, et al. Whole-genome sequencing uncovers the structural and transcriptomic landscape of hexaploid wheat/*Ambylopyrum muticum* introgression lines. Plant Biotechnol. J. 2023;21(3):482-96. doi: 10.1111/pbi.13859
22. Wang J, Wang C, Zhen S, Li X, Yan Y. Low-molecularweight glutenin subunits from the 1U genome of *Aegilops umbellulata* confer superior dough rheological properties and improve breadmaking quality of bread wheat. J. Sci. Food Agric. 2018;98(6):2156-67. doi: 10.1002/jsfa.8700
23. Ternovska TK, Antonyuk MZ. Introgression within Triticeae As a Source and Inductor of Variability. Cytol. Genet. 2026;60: 168-83. doi: 10.3103/S009545272602009X
24. Gorafi YS, Eltayeb AE, Tsujimoto H. Alteration of wheat vernalization requirement by alien chromosome-mediated transposition of MITE. Breed. Sci. 2016;66(2):181-90. doi: 10.1270/jsbbs.66.181
25. Jia J, Xie Y, Cheng J, Kong C, Wang M, et al. Homology-mediated inter-chromosomal interactions in hexaploid wheat lead to specific subgenome territories following polyploidization and introgression. Genome Biol. 2021;22(1):26. doi: 10.1186/s13059-020-02225-7
26. Zheng XL, Zhou JP, Zang LL, Tang AT, Liu DQ, et al. Genetic and epigenetic alterations induced by different levels of rye genome integration in wheat recipient. Genet. Mol. Res. 2016;15(2). doi: 10.4238/gmr.15028001
27. Zhang Z, Lv R, Wang B, Xun H, Liu B, et al. Effects of Allopolyploidization and Homoeologous Chromosomal Segment Exchange on Homoeolog Expression in a Synthetic Allotetraploid Wheat under Variable Environmental Conditions. Plants (Basel). 2023;12(17):3111. doi: 10.3390/plants12173111
28. McIntosh RA, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers J, Morris C, et al. Catalogue of gene symbols for wheat [Internet]. 2013. In: KOMUGI-integrated wheat science database. Available from: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>
29. Brzezinski W, Mendelenski P. Improved PAGA procedure for identification of wheat, triticale, barley and cultivar [Internet]. XII Eucarpia. Available from: <https://www.eucarpia.eu/section-cereals>

Плигун В. В., Мартиненко В. С., Терновська Т. К.

Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

МІНЛИВІСТЬ ГЛАДИНОВИХ БЛОКІВ У ГІБРИДНИХ ПОХІДНИХ ПШЕНИЦІ МІГУШОВОЇ ТА ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ

Вивчено електрофоретичні спектри гліадинових компонентів для *Triticum miguschovae* Zhir., нащадків V_1F_4 від схрещування пшениці Мігушової з сортами пшениці м'якої Вдала та Панна, озимих сортів пшениці м'якої *T. aestivum* L. (A^uA^uBBDD) Аврора, Вдала, Лелека, Ніконія, Одеська 267, Панна, Селянка, Тіра.

Порівняння електрофоретичних спектрів гліадинів батьківських рослин, використаних для отримання гібридів F_1 , виявило наявність різниці за деякими компонентами спектра для обох пар – пшениця Мігушової х Вдала та пшениця Мігушової х Панна. Для першої пари компонентів, що виявилися поліморфними для спектрів батьківських рослин, було 17 із 25, для другої пари – 10 із 27. У гліадинових спектрах зернівок B_1F_4 виявили поєднання компонентів, притаманних батьківським рослинам, що дали гібриди F_1 , що свідчить про гібридне походження зернівки B_1F_4 .

У спектрах зернівок F_4 домінують поліморфізми, властиві пшениці Мігушової. Винятком є лише компоненти 14 і 24, за якими домінує поліморфізм «0», властивий спектру сорту Вдала. Компонентів 7 та 21 у батьківських рослин цього схрещування не було, але на електрофоретичних спектрах нащадків B_1F_4 вони з'явилися. Версію про перезапилення гібридів *T. miguschovae* х *T. aestivum* довелось відкинути через повну стерильність таких гібридів, відому з попередніх років роботи з гібридами пшениці Мігушової та пшениці м'якої. Тобто 7 та 21 компоненти новітні.

Для гібридів від схрещування пшениці Мігушової з сортом Панна тенденція домінування компонентів спектра, властивих пшениці Мігушової, зберігається, хоча і тут також є винятки: за компонентами 8 та 18 поліморфізм «1» характеризує Панну, і саме він найчастіше ресструється в спектрах зернівок. У спектрах гібридів від цього схрещування також наявні новітні компоненти 7 та 21. Компонент 21 трапляється практично у всіх спектрах за рідкісними винятками. Компонент 7 наявний серед нащадків чотирьох із шести гібридів F_3 від схрещування пшениці Мігушової з Вдалою, а серед гібридів із Панною він наявний у спектрах 11 з 12 гібридів F_3 . Іншими новітніми компонентами є 26 та 27. Вони наявні в спектрах зернівок B_1F_4 , які пішли від однієї рослини F_3 № 621. Можна припустити, що молекулярна подія, наслідком якої стала поява новітніх компонентів у гліадиновому спектрі, відбулася саме в цій рослині. Її нащадки F_4 можуть бути залучені для подальших досліджень на рівні послідовності нуклеотидів гліадинових генів для з'ясування питання щодо природи молекулярних процесів, які відбуваються в геномах гібридного походження та стають джерелом виникнення новітніх ознак.

Ключові слова: пшениця м'яка, пшениця Мігушової, гліадини, гібридний геном, новітні ознаки.

Submitted 02.03.2026

Accepted 19.03.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів Authors Information

Плигун Вікторія Володимирівна – доктор філософії з біології, асистентка кафедри біології Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна
Viktoriia Plyhun – Doctor of Philosophy in Biology, Assistant of Department of Biology, National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine
<https://orcid.org/0000-0001-5987-3293>
v.plyhun@ukma.edu.ua

Мартиненко Вікторія Сергіївна – кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри біології Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна
Viktoriia Martynenko – Candidate of Biological Sciences, Senior Lecturer of Department of Biology, National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine
<https://orcid.org/0000-0002-1306-9299>
v.martynenko@ukma.edu.ua

Терновська Тамара Костянтинівна – доктор біологічних наук, професор кафедри біології Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна
Tamara Ternovska – Doctor of Science in Biology, Professor of Department of Biology, National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine
<https://orcid.org/0000-0002-9712-1516>
ternovska@ukma.edu.ua



DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.22-29

UDC 616.98:578.835.2:579.842.11:636.52/.58

O. Nechypurenko^{1,2}, I. Furtat¹, D. Dreval³, L. Avdeeva²

¹ National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

² D. K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of
the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

³ LLC “Center for Veterinary Diagnostics”, Kyiv, Ukraine

COINFECTION OF AVIAN PATHOGENIC *ESCHERICHIA COLI* AND INFECTIOUS BURSAL DISEASE VIRUS IN BROILER CHICKENS

Abstract

Infectious bursal disease virus (IBDV) is the main immunosuppressive agent in the poultry industry that stimulates the development of secondary bacterial infection. However, the avian pathogenic E. coli (APEC) could be a primary agent that induces the development of colibacillosis, nevertheless the absence of immunosuppression. The depletion of bursa after viral replication is crucial for starting bacterial dissemination because of devastation of systemic and local humoral immunity. Therefore, the aim of the work was to investigate the correlation between APEC and IBDV infection in broiler chickens. The bursal atrophy was observed from 21 days with further level depletion from 60 to 90% at the final stage of research. Moreover, APEC strains were isolated from birds at 28–42 days which is correlated with chronic immunosuppression. All E. coli isolates showed resistance to beta-lactams (amoxicillin, amoxiclav), tetracyclines, and trimethoprim, highlighting the risk of multidrug-resistant strains. There were no resistant strains to colistin and florfenicol. The IBDV strains were detected in the bursa of 21, 28 and 35 broilers with Ct level 22.8; 25.8; and 32.2 points, respectively that indicates decreasing the viral load. Based on partial nucleotide sequences of the VP2 gene, the pathogen was identified as very virulent United Kingdom 2019 strain. However, analysis of the samples from 42-day-old broilers revealed that the nucleotide sequence belonged to the vaccine strain.

Therefore, coinfection of APEC and IBDV in broiler chickens enhances immunosuppression, creating conditions for secondary bacterial infections. The susceptibility to colibacillosis correlates with the stage of bursal depletion and may persist even during replication of the vaccine strain of IBDV after primary infection.

Keywords: infectious bursal disease virus (IBDV), Gumboro disease, avian pathogenic *E. coli* (APEC), coinfection, colibacillosis, antimicrobial resistance.

Introduction

Infectious bursal disease virus (IBDV) is a leading immunosuppressive agent which is widely spread all over the world and causes a highly contagious disease in poultry, also known as Gumboro disease. To date, this disease is prevalent in most of the poultry-producing regions of the world [1,2]. The virus primarily targets and destroys

immature B lymphocytes in the bursa of Fabricius (BF), leading to severe immunosuppression, which may lead to high mortality rates in susceptible chickens, secondary infections including also gut-associated diseases, which contribute to the economic losses in the poultry industry, and reduced efficacy of vaccination against other pathogens [3,4].

IBDV belongs to the family *Birnaviridae* and the genus *Avibirnavirus*, with a bi-segmented double-stranded RNA genome represented by segments A and B. This virus has two serotypes, namely 1 and 2. Both serotypes of the IBDV can naturally infect chicken, turkey, duck, guinea fowl, ostriches. Although serotype 1 is mostly pathogenic for chickens. This virus can easily mutate and evolve into variant strains despite progressive vaccination strategies. These strains induce subclinical forms characterized by bursal atrophy, weight loss and increase in mortality rate because of systemic colibacillosis. Reemergent infections caused by antigenic variants of IBDV, can be the reason for significant losses and high mortality in chickens due to coinfection with pathogenic strains of *Escherichia coli* [2,5]. Avian colibacillosis, caused particularly by pathogenic variants of *E. coli* (notably so-called APEC strains), is one of the most prevalent infectious diseases affecting domestic, ornamental, and wild birds. This disease is usually associated with various predisposing factors (both infectious and non-infectious). It is widely recognized that infectious bursal disease virus (IBDV) may be one of the most important infectious factors contributing to the development of colibacillosis. Infection of chickens with infectious bursal disease virus (IBDV) resulted in a significant increase in their susceptibility to *E. coli*. Furthermore, it has been demonstrated that lymphocytopenia of the bursa of Fabricius is primarily induced by IBDV. In contrast, a significant depletion of lymphocytes in both the bursa of Fabricius and the thymus can also occur during *E. coli* infection [6].

Even though in different conditions APEC-strains could be a primary or secondary pathogen, these bacteria often cause the death of birds because of acute septicemia, subacute pericarditis, chronic respiratory diseases, fibrinous-purulent polyserositis, airsacculitis, and many other forms. Notably, it has been established that among the virulence factors involved in the pathogenesis of colibacillosis, F1 fimbriae adhere to the epithelial cells of the pharyngeal and tracheal respiratory tracts of chicks; temperature-sensitive hemagglutinin (TSH) plays a role in the colonization of the air sacs; the aerobactin iron-acquisition system enables *E. coli* to grow under conditions of low free iron concentration in physiological fluids; and P fimbriae are critical at later stages of infection, facilitating adhesion to internal organs and providing resistance to phagocytosis. Moreover, the genetic background can influence the bacterium's ability to acquire, maintain, or express pathogenic traits [7,8]. Nevertheless, the number of studies focused on the distribution of

pathogenic *E. coli* strains causing avian diseases, as well as on the structure and biological characteristics of the APEC population in broiler production and the transmission pathways from parent stock to chicks, remains rather limited. Also, correlation between Gumboro disease virus and APEC coinfection and severity of lesions is not completely investigated. Therefore, the aim of the work was to investigate the role of avian pathogenic *E. coli* in pathological process during bursal disease virus coinfection in broilers.

Material and methods

The research was conducted on one of the poultry farms of Vinnytsia region, in which previously was isolated very virulent Gumboro disease virus. The broilers were vaccinated regarding standard protocol and immunized in 1 day with immunocomplex vaccine against Gumboro disease.

At the age of 21-, 28-, 35- and 42-days dead birds (n = 9 per group) from one of poultry houses were examined for the presence of lesions in trachea, lungs, air sacs, heart, liver, spleen, kidneys, stomach, small and large intestine, bursa. The degree of lesions was evaluated from 0 to 3 points: 0 – absent, 1 – mild, 2 – moderate and 3 – severe based on the presence of fibrine deposition, hemorrhages, oedema and inflammation [9].

For histological examination, non-frozen samples without signs of autolysis were taken from bursa of broilers (n = 6) of mentioned above age. The size of the samples was 1–2 cm. The selected material was immediately transferred to 10% buffered formalin solution for fixation. After that, samples were cut with blades (thickness of the section was 3–4 mm, width, and length no more than 1.5 cm) considering the peculiarities of the structure and placed in Turboflow plastic cassettes. Then tested samples were processed using automated stations regarding standard protocol [10]. After dehydration and paraffinization of the tissues, the samples were filled with liquid paraffin. At the next stage, pathological material embedded in paraffin were sectioned with slice thickness near 5 µm. Obtained slides were stained with hematoxylin and eosin and sealed in Mounting Medium Gue. The percentage of bursa depletion was further calculated [11].

For IBDV detection the stamps from the affected bursa of dead broilers to FTA cards were made. The collected material was sent to the Hipra Diagnose laboratory for qPCR and further sequencing of VP2 region based on conventional protocol. A reverse transcription-polymerase chain reaction (RT-PCR) test was conducted on all samples, amplifying

a specific portion of the IBDV genome (VP2 gene). For positive results, nucleotide sequencing was performed using the Sanger methodology. The obtained sequences were then compared with both IBDV reference strains from Genbank and field strains [12].

The selection of biological material samples for further isolation of bacteria was carried out aseptically from liver, heart and spleen. At the first stage of isolation of cultures, the samples were placed in a liquid nutrient medium tryptone soy broth (TSB, Himedia, India) and cultivated at a temperature of 37 °C for 24 hours. After that, the bacteria were sown using the dense lawn technique on MacConkey diagnostic and differential medium (McCM, Himedia, India). Isolates of *E. coli* were pathogenic if they were isolated from more than two organs. Bacterial isolates were identified using the API 20E test system (bioMérieux, France), which allows for the determination of the main biochemical diagnostically significant signs, as described in the article [13]. Also, the ability to produce hemolysins was identified.

The susceptibility of *E. coli* isolates to antimicrobials was determined by the Kirby-Bauer disk diffusion method on Mueller-Hinton medium (MHM, Himedia, India) [14]. It was used next antimicrobial compounds (Oxoid, Holland): spectinomycin, gentamicin, neomycin, fosfomicin, amoxicillin, amoxiclav, doxycycline, oxy-tetracycline, colistin, florfenicol, flumequine, enrofloxacin, norfloxacin, ciprofloxacin and trimethoprim. The quality control of antimicrobial discs and Mueller-Hinton media was determined using reference strains of the American Type Culture Collection (ATCC): *E. coli* ATCC 25922, *Staphylococcus aureus* ATCC 25923, *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 27853 and *Enterococcus faecalis* ATCC 29212, which are maintained in the Ukrainian Collection of Microorganisms of Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of the National Academy of Sciences of Ukraine, as described in [15].

Data entry, initial analysis, and figure design were done using Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corporation, USA) to generate figures and run initial analysis as previously described [13].

Results and discussion

Infectious bursal disease virus (IBDV) causes a highly contagious disease in young chickens and is distributed worldwide. VP2 is the major viral antigen. The VP2 gene contains a hypervariable region (VP2 HRV). Mutations in this region lead to

the emergence of antigenically different IBDV strains that nevertheless the vaccination program could induce severe immunosuppression and provoke colibacillosis in layers, broilers and breeders [16]. However, there are no data about APEC and IBDV coinfection stages and its correlation. Thus, research on the influence of immunosuppression on colibacillosis development can play a crucial role in the bacterial infection prevention strategy.

It was detected that the decrease of weight gain of broilers after 14 days of life by 5% compared to the reference Ross 308 points. After necropsy investigation, the presence of bursa atrophy was observed in 21 days. Atrophic lesions in the thymus and spleen were absent. There were no signs of fibrin deposition in heart, liver, and spleen. The respiratory and intestinal systems were without pathological changes. This state of birds could be due to the subclinical form of Gumboro disease [2]. It should be noted that in dead birds after 28 days different levels of fibrin deposition were identified in the mentioned organs that indicates the development of possible systemic bacterial infection. The level of lesion varied from 2 to 3 points because of progressive bacterial infection and organs dysfunction.

Histological examination of bursa explains its atrophy because of the B-lymphocyte depletion, the level of which was near 70%, 80%, 80% and 90% in 21, 28, 35 and 42 days, respectively. Also, there were detected the cystic formation and inflammation of follicular stroma membrane in the age of 35–42 days, which indicates the presence of chronic immunosuppression. There were no signs of hemorrhages (Fig. 1). However, such histological changes could be developed after affection by very virulent or variant strain of IBDV.

Regarding Nagy et al. the damaging of B-cells negatively influenced the formation of secretory immunoglobulins type A, which are important in the prevention of respiratory and intestinal tract colonization with APEC strains [17].

After bacteriological investigation APEC was isolated at the period of 28–42 days. There were only 5 different strains from dead birds (table). The bacteria were isolated from internal organs (spleen, heart and liver) which symbolize the systemic form of colibacillosis (Table 1). Nevertheless, despite their standard biochemical profile, 2 isolates of APEC were lactose negative. However, regarding Kaczmarek et al. [18] there was no correlation between virulence and lactose fermentation capacity.

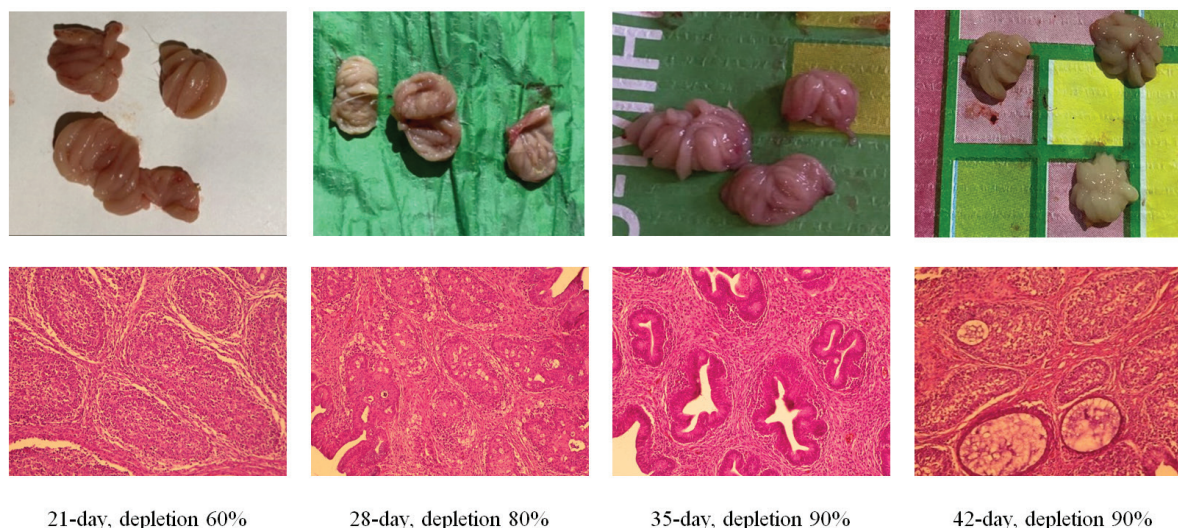


Fig. 1. Lesion evaluation of birds at the age of 21–42 days (staining by hematoxylin and eosin, magnification × 200)

Table 1

Isolates of *E. coli* detected in broilers

Features	Age categories (days)			
	21	28	35	42
Age	21	28	35	42
Number of broilers	6	6	6	6
Number of isolates / pathogenic	0/0	1/1	2/2	2/2

Various studies reported that avian pathogenic *E. coli* could be independent of hemolytic activity, which corresponds with our results. However, some reports suggested that the ability to produce hemolysin causes the release of the iron from erythrocytes which helps in the development of systemic bacterial infection [19].

It should be noted that APEC strains were isolated from birds with the highest level of immunosuppression observed after histological evaluation. Therefore, the affection by virulent IBDV strains could induce the development of bacterial infection.

Antimicrobials are still the main tool for treatment in poultry farming, nevertheless, ban tendency in their application. In our research it was shown that all isolated *E. coli* were resistant to amoxicillin and amoxiclav, the group of beta-lactam antibiotics which inhibit the cell wall synthesis. Also, we detected a 100% level of resistance to tetracyclines.

Regarding quinolones it should be noted that strains detected at the age of 42 days were resistant. This situation could be developed because of uncontrolled use of enrofloxacin and ciprofloxacin from the 1 day. There was no effectiveness of flumequine, as antimicrobial from the same group, that can be explained by cross-resistance formation [20].

Aminoglycosides are the group of antimicrobials that are widely used in veterinary field [21]. All isolated APEC were resistant to spectinomycin and active against gentamicin. However, the last-mentioned antimicrobial is effective only in gastrointestinal tract that exclude its usage during systemic infection. Nevertheless, progressive adaptation of APEC the lowest level of resistance was detected to colistin and florfenicol that is correlated with data obtained by us in previous studies [13]. However, colistin as aminoglycosides after application via drinking water is not adsorbed into the blood.

Veterinarians very often use combined antimicrobials which contain quinolones and trimethoprim. However, regarding Spencer et al. data APEC characterized by high resistance to trimethoprim which could be due to including upregulation of *folA* expression and mutation of the binding pocket, leading to the loss of trimethoprim binding and thus inhibition of activity [22]. In our research all isolated strains were resistant to mentioned-above antimicrobial. Therefore, the application of multicomponent substances could be not effective against APEC and stimulate the formation of multidrug resistant bacteria.

It is known that bacteria usually are a secondary pathogen that finally kill the bird. However, APEC is due to virulence factors (adhesins, invasins,

protectins, iron acquisition systems, and toxins) and high level of resistance regarding Kathayat et al. could be a primary cause of the disease in broilers, layers and breeders of different ages [23].

In our case for exclusion of viral load, for instance, the affection by very virulent IBDV was made PCR with further sequencing. As previously was described the histological lesions in bursa were specific for the development of Gumboro immunosuppressive disease. Moreover, the virus was detected in different age periods 21, 28, 35 and 42 days in the level of Ct 22.8; 25.8; 32.2 and 32.5, respectively. The amount of viruses was decreasing within age unlike the level of follicles bursa Fabricii depletion. However, after sequencing of the genetic material from 21–35 days broilers it was detected the very virulent strain of IBDV closely related to the United Kingdom 2019

variant with 95.7–96.1% of homogeneity. And the oldest broilers characterized by the presence of vaccine strain nevertheless severe bursa atrophy and depletion (Fig. 2). Regarding Vishwanatha et al., this strain of very virulent IBDV characterized by the presence of hypervariation region in VP1 segment and induce subclinical form of the disease with decreasing in broiler performance and chronic immunosuppression without massive hemorrhages [24]. That could be the predisposing factor for APEC coinfection that was isolated in 28 days broilers.

The presence of vaccine strain at the bursa Fabricii of 42 days birds was coincided with severe atrophy and APEC infection. That indicates the chronic stage of the disease which progress into bacterial systemic form nevertheless vaccine virus isolation.

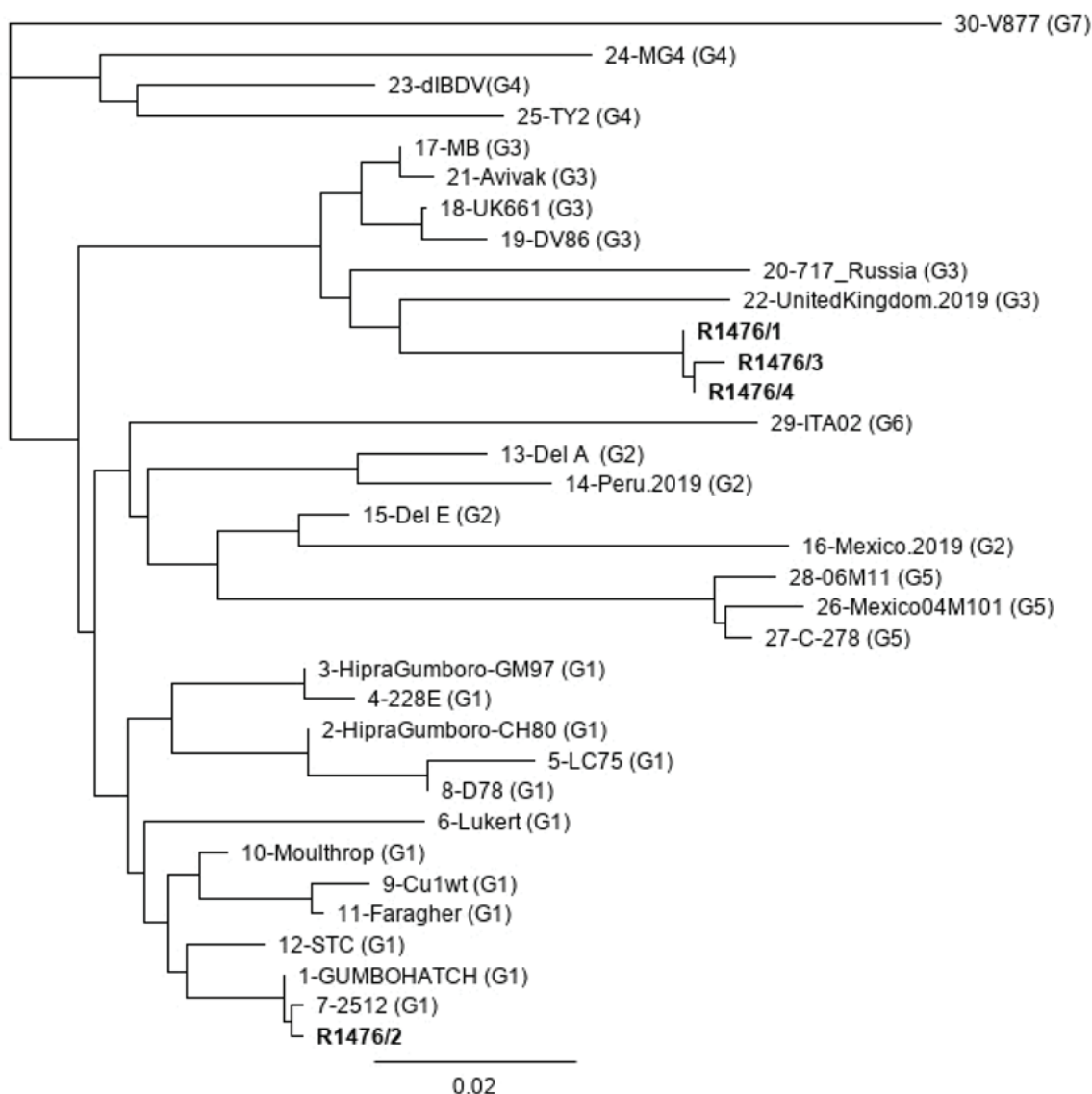


Fig. 2. Phylogenetic tree of field and reference IBDV strains based on partial nucleotide sequences of the VP2 gene

Conclusion

Coinfection with avian pathogenic *E. coli* was observed mainly between 28–42 days of age, coinciding with peak immunosuppression. Pathogenic strains were isolated from internal organs (heart, liver, spleen), indicating systemic colibacillosis. All *E. coli* isolates showed resistance to beta-lactams (amoxicillin, amoxiclav), tetracyclines, and trimethoprim, highlighting the risk of multidrug-resistant strains. Resistance to quinolones (enrofloxacin, ciprofloxacin, flumequine) was already detected at 42 days, suggesting rapid cross-resistance development under

uncontrolled use. However, the lowest resistance levels were found against colistin and florfenicol. The findings confirm that IBDV (United Kingdom 2019 strain) acts as a key predisposing factor for systemic APEC infection, and the combination of immunosuppression with antimicrobial resistance poses a major challenge for poultry health management. Finally, in 42 days there was no isolation of a very virulent IBDV strain, yet APEC strains were detected, indicating that bacterial infection can persist and progress even in the absence of active viral replication.

References

- Li L, Kubasova T, Rychlik I, Hoerr FJ, Rautenschlein S. Infectious bursal disease virus infection leads to changes in the gut associated-lymphoid tissue and the microbiota composition. *PLoS ONE*. 2018;13(2):e0192066. doi: 10.1371/journal.pone.0192066
- Dey S, Pathak DC, Ramamurthy N, Maity HK, Chellappa MM. Infectious bursal disease virus in chickens: prevalence, impact, and management strategies. *Vet Med (Auckl)*. 2019;5(10):85-97. doi: 10.2147/VMRR.S185159
- Orakpoghenor O, Oladele SB, Abdu PA. Infectious Bursal Disease: Transmission, Pathogenesis, Pathology and Control – An Overview. *World's Poultry Science Journal*. 2020;76(1):1-12. doi: 10.1080/00439339.2020.1716652
- Hoerr FJ. Clinical aspects of immunosuppression in poultry. *Avian Dis*. 2010;54(1):2-15. doi: 10.1637/8909-043009-Review.1
- Wang W, Wu J, Jiang N, Liang Q, Liu R, Fu Q, Fu G, Wei T, Wan C, Cheng L, et al. Advances in Infectious Bursal Disease Virus Vaccines – a Review. *Microorganisms*. 2025;13:2801. doi: 10.3390/microorganisms13122801
- Srinivasan P, Rao GV, Titus VTK. Pathology of *Escherichia coli* and concurrent infection of IBDV with *Escherichia coli* in chicken. *Indian Journal of Animal Sciences*. 2002;72:967-70.
- Nawaz S, Wang Z, Zhang Y, Jia Y, Jiang W, Chen Z, Yin H, Huang C, Han X. Avian pathogenic *Escherichia coli* (APEC): current insights and future challenges. *Poultry Science*. 2024;103(12):104359. doi: 10.1016/j.psj.2024.104359
- Kamal O, Kneuper H, Cogan T, Woodward MJ. Avian Pathogenic *Escherichia coli*: Advances in Pathogenesis, Diagnosis, and Control. *Veterinary Sciences*. 2026;13(1),19. doi: 10.3390/vetsci13010019
- Hussein EA, Hair-Bejo M, Adamu L, Omar AR, Arshad SS, Awad EA, Aini I. Scoring system for lesions induced by different strains of Newcastle Disease virus in chicken. *Vet. Med. Int*. 2018;9296520:9. doi: 10.1155/2018/9296520
- Cazaban C, Swart WBF, Rietema RMW, Wit JJD, Palya V, Gardin Y. Field Assessment of an Immune-Complex Infectious Bursal Disease Vaccine in Chicks Born to Non-Hyperimmunized Broiler Breeders. *J Vet Sci Ani Husb*. 2018;6(3):302. doi: 10.15744/2348-9790.6.302
- Aguanta BN, Fuller AL, Milfort MC, Williams SM, Romdhane R, Aggrey S. Histologic Effects of Concurrent Heat Stress and Coccidial Infection on the Lymphoid Tissues of Broiler Chickens. *Avian Diseases*. 2018;62(4):345-50. doi: 10.1637/11907-052818-Reg.1
- Sanger F, Nicklen S, Coulson AR. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1977;74(12):5463-7. doi: 10.1073/pnas.74.12.5463
- Nechypurenko O, Furtat I, Dreval D, Avdeeva L. Colibacillosis in broiler chicks and its etiological link to the biological characteristics of *Escherichia coli* isolates from the breeder flock. *NaUKMA Research Papers. Biology and Ecology*. 2025;8:45-54. doi: 10.18523/2617-4529.2025.8.45-54
- Fritsche TR, McDermott PF, Shryock TR, Walker RD. Agar Dilution and Disk Diffusion Susceptibility Testing of *Campylobacter spp.* *J Clin Microbiol*. 2007;45:2758-59. doi: 10.1128/jcm.00569-07
- Nechypurenko O, Avdeeva L, Dreval D, Sobko I. Avian Pathogenic *Escherichia coli* and its Antibiotic Resistance. *Mikrobiolohichnyi Zhurnal*. 2024;86(5):61-74. doi: 10.15407/microbiolj86.05.061
- Pastyria AS, Budzanivska IG, Polischuk VP. Characterization of vaccine and field IBDV strains in Ukraine for proper vaccine selection for disease prevention. *Biopolymers and Cell*. 2018;34(1):24-31. doi: 10.7124/bc.00096D
- Nagy N, Busalt F, Halasy V, Kohn M, Schmieder S, Fejszak N, Kaspers B, Härtle S. In and Out of the Bursa—The Role of CXCR4 in Chicken B Cell Development. *Front Immunol*. 2020;11:1468. doi: 10.3389/fimmu.2020.01468
- Kaczmarek A, Skowron K, Budzyńska A, Grudlewska K, Gospodarek-Komkowska E. Virulence genes and antimicrobial susceptibility of lactose-negative and lactose-positive strains of *Escherichia coli* isolated from pregnant women and neonates. *Folia Microbiol*. 2017;62:363-71. doi: 10.1007/s12223-017-0506-y
- Saha O, M Hoque N, Kibria I, Rahaman M, Sultana M, Hossain AM. Multidrug-Resistant Avian Pathogenic *Escherichia coli* Strains and Association of Their Virulence Genes in Bangladesh. *Microorganisms*. 2020;8(8):1135. doi: 10.3390/microorganisms8081135
- Swinkels A, Fischer E, Korving L, Christodoulou R, Wagenaar J, Zomer A. Flumequine, a fluoroquinolone in disguise. *NPJ Antimicrob Resist*. 2024;2(1):28. doi: 10.1038/s44259-024-00044-5
- Tsai A, Uemura S, Johansson M, Puglisi E, Marshall A, Aitken C, Korlach J, Ehrenberg M, Puglisi J. The impact of aminoglycosides on the dynamics of translation elongation. *Cell Rep*. 2013;3(2):497-508. doi: 10.1016/j.celrep.2013.01.027
- Spencer A, Jurasitritthikun S, Subedi D. Characterization of antibiotic resistance and virulence in avian pathogenic *Escherichia coli* (APEC) from Australia. *Sci Rep*. 2024;14(1):22176. doi: 10.1038/s41598-024-73043-3
- Kathayat D, Lokesh D, Ranjan S, Rajashekara G. Avian Pathogenic *Escherichia coli* (APEC): An overview of virulence and pathogenesis factors, zoonotic potential, and control strategies. *Pathogens*. 2021;10(4):467. doi: 10.3390/pathogens10040467
- Vishwanatha S, Shridevi R, Bhat JA, Desai GS, Reddy PS, Tirumurugaan KG. Molecular characterization of very virulent infectious bursal disease virus (vvIBDV) from southern India: Evidence of genetic reassortment. *Infect Genet Evol*. 2018;62:208-215. doi: 10.1016/j.meegid.2018.04.018

Нечипуренко О. О.^{1,2}, Фуртат І. М.¹, Древаль Д. В.³, Авдєєва Л. В.²

¹ Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

² Інститут мікробіології та вірусології ім. Д. К. Заболотного Національної академії наук України, Київ, Україна

³ ТОВ «Центр ветеринарної діагностики», Київ, Україна

КОІНФЕКЦІЯ ПАТОГЕННИМИ ШТАМАМИ *ESCHERICHIA COLI* ТА ВІРУСОМ ХВОРОБИ ГАМБОРО В БРОЙЛЕРІВ

Мета. Дослідити роль патогенної для птахів *E. coli* в патологічному процесі під час коінфекції вірусом бурсальної хвороби в бройлерів. **Методи.** Дослідження проводили на одній з птахофабрик із закритим циклом вирощування протягом 42 днів. Для оцінювання патологічних змін проводили розтин загіблх курчат віком 21, 28, 35 і 42 дні та визначали ступінь ураження бурси на підставі результатів гістологічного дослідження. Ідентифікацію бактерій здійснювали із застосуванням АРІ 20Е тест-системи, з оцінюванням гемолізу. Чутливість виділених ізолятів *E. coli* до антибіотиків визначали за методом Кірбі – Бауера. Виділення та ідентифікацію вірусу хвороби Гамборо здійснювали за допомогою ЗТ-ПЛР та подальшого секвенування утворених фрагментів. **Результати.** Атрофія бурси спостерігалася з 21-го дня з подальшим зниженням рівня з 60 до 90 % на завершальному етапі дослідження. Крім того, штами АРЕС було виділено у птахів на 28–42-й день, що корелює з хронічною імуносупресією. Усі досліджені ізоляти *E. coli* виявилися резистентними до бета-лактамів (амоксацилін, амоксицилін), тетрациклінів і триметоприму, що підкреслює ризик розвитку штамів із множинною лікарською стійкістю. Стькість до хінолонів (енрофлоксацин, ципрофлоксацин, флумеквін) було виявлено вже через 42 дні, що свідчить про швидкий розвиток перехресної резистентності за умови неконтрольованого застосування. Втім, найнижчі рівні стійкості спостерігали щодо колістину та флорфеніколу. Штами IBDV було виявлено в бурсі 21, 28 та 35 бройлерів з рівнем Ст 22,8; 25,8 та 32,2 бала відповідно, що свідчить про зниження вірусного навантаження. За результатами визначення часткових нуклеотидних послідовностей гена VP2 збудник був ідентифікований як дуже вірулентний вірус, а саме штам United Kingdom 2019. Однак аналіз зразків від 42-денних бройлерів засвідчив, що нуклеотидна послідовність належить до вакцинного штаму. **Висновки.** Коінфекція АРЕС та IBDV у бройлерних курчат посилює імуносупресію, створюючи умови для вторинних бактеріальних інфекцій. Схильність до колібактеріозу корелює зі стадією виснаження бурсальної сумки та може зберігатися навіть під час реплікації вакцинного штаму IBDV після первинного інфікування.

Ключові слова: вірус інфекційної бурсальної хвороби (IBDV), хвороба Гамборо, патогенна кишкова паличка птахів (АРЕС), коінфекція, колібактеріоз, антимікробна резистентність.

Submitted 14.04.2026

Accepted 18.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів

Authors Information

Нечипуренко Олексій Олександрович – кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри біології факультету природничих наук Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), докторант відділу антибіотиків Інституту мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України, Київ, Україна

Oleksii Nechypurenko – Candidate of Biological Sciences, Senior Lecturer at the Department of Biology of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), PostDoc Program at Antibiotic Department of D. K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0008-5803-6723>

ne4upura@ukr.net

Фуртат Ірина Михайлівна – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології факультету природничих наук Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Iryna Furtat – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor at the Biology Department of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-0681-2889>

furtat@ukma.edu.ua

Древаль Денис Вікторович – магістр з ветеринарної медицини, завідувач відділу патанатомії та бактеріології ТОВ «Центр ветеринарної діагностики», Київ, Україна

Denis Dreval – Master in Veterinary Medicine, Head of Pathology and Bacteriology Department of Center for Veterinary Diagnostics, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0008-0416-9619>

dreval_denis@ukr.net

Авдєєва Лілія Василівна – доктор медичних наук, професор, завідувачка відділу антибіотиків Інституту мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України, Київ, Україна

Liliya Avdeeva – Doctor of Science in Medicine, Professor, Head of Antibiotics Department, D. K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-8458-444X>

avdeeva_liliya@imv.ukr.net



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.30-40

УДК 577.1+577.15+543.6+544.725

Яринка Д. В.¹, Дубей І. Я.¹, Дубей Л. В.¹, Ільченко М. М.¹,
Кузів Я. Б.¹, Негруцька В. В.¹, Бровко О. О.², Сергєєва Т. А.¹

¹ Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

² Інститут хімії високомолекулярних сполук НАН України, Київ, Україна

РОЗРОБЛЕННЯ ФЛУОРЕСЦЕНТНОЇ СЕНСОРНОЇ СИСТЕМИ НА ОСНОВІ БІОМІМЕТИЧНИХ ЧИПІВ ДЛЯ ВИСОКОЧУТЛИВОЇ ДЕТЕКЦІЇ МІКОТОКСИНІВ ГРУПИ F2

Розроблено флуоресцентну сенсорну систему на основі біоміметичних чипів для визначення мікотоксинів групи F2. Як селективні сенсорні елементи використано молекулярно-імпринтовані полімери (МІП), іммобілізовані на скляних підкладках, що забезпечує механічну стабільність сенсорних елементів і відтворюваність аналітичного сигналу. Циклододецил-2,4-дигідроксибензоат (ЦДГБ) – безпечний та нефлуоресцентний аналог мікотоксинів групи F2 – використано як псевдоматрицю для синтезу мікотоксин-селективних МІП чипів. Особливу увагу приділено раціональному підбору функціональних мономерів для формування специфічних сайтів розпізнавання, здатних до групо-селективного розпізнавання F2 мікотоксинів (як зеараленону, так і його біологічно активного метаболіту α -зеараленолу). Показано, що використання різних функціональних мономерів – 1-аліліпіразину (1-АЛП), 4-вінілпіридину (4-ВП), 2-гідроксиетилметакрилату (ГЕМА), диетиламіноетилметакрилату (ДЕАЕМ), ітаконової кислоти (ІК), N,N'-метиленабісакриламід (МБА) та етиленглікольметакрилатфосфату (ЕГМФ) – у співвідношенні псевдоматриця : функціональний мономер 1:4 суттєво впливає на селективність і ефективність зв'язування цільових аналітів. Встановлено, що МІП чипи, синтезовані з використанням функціонального мономера 1-АЛП, демонструють найвищі значення сенсорного відгуку, що свідчить про формування найбільш ефективних і специфічних сайтів зв'язування для зеараленону та його біологічно активного метаболіту – α -зеараленолу. Розроблена сенсорна платформа забезпечує визначення мікотоксинів групи F2 з межею виявлення 1 мкг/мл та лінійним динамічним діапазоном 1–25 мкг/мл. Показано, що створені МІП чипи характеризуються високою селективністю щодо цільових аналітів за відсутності перехресної взаємодії зі структурними аналогами (17 β -естрадіолом, резорцинолом і бісфенолом А) та іншими флуоресцентними мікотоксинами (охратоксином А та афлатоксином В1). Запропонована біоміметична сенсорна система є перспективною для високочутливого та селективного аналізу мікотоксинів групи F2 у зразках тваринних кормів і біологічних рідин і може бути також використана для раннього моніторингу мікотоксикозів.

Ключові слова: мікотоксини групи F2, зеараленон, α -зеараленол, молекулярно-імпринтовані полімери, МІП, сенсорні чипи, флуоресцентна сенсорна система, біоміметична сенсорна система.

Вступ

Щорічно мікотоксикози спричиняють близько 1,6 мільйона смертей сільськогосподарських тварин унаслідок забруднення кормів мікотоксинами [1], а понад 70 % зразків сільськогосподарської продукції виявляються забрудненими мікотоксинами [2]. Корми можуть бути контаміновані різними мікотоксинами – токсичними сполуками вторинного метаболізму, які продукуються мікроскопічними грибами родів *Fusarium spp.*, *Penicillium spp.* та *Aspergillus spp.* [3]. Серед них особливу загрозу для фермерських господарств становить зеараленон (ЗОН) – токсин грибів роду *Fusarium*, що характеризується високою токсичністю та широким розповсюдженням у сільськогосподарській продукції [4].

Зеараленон (ЗОН) належить до мікотоксинів групи F2 – ряду вторинних метаболітів, що продукуються грибами роду *Fusarium* [5]. Хоча ЗОН є найбільш дослідженим представником цієї групи, у природних умовах та в організмі тварин він часто співіснує зі своїми похідними: α - та β -зеараленолом (α -ЗОЛ, β -ЗОЛ), а також α - та β -зеараланолам (α -ЗАЛ, β -ЗАЛ) [6]. Важливо, що α -зеараленол (α -ЗОЛ), основний метаболіт ЗОН у тварин, характеризується вищою естрогенною активністю порівняно із ЗОН, що зумовлено їхньою структурною подібністю до 17 β -естрадіолу [6,7], і призводить до порушень репродуктивної функції, зниження виживаності ембріонів та інших патологій у тварин [8]. Додатково ЗОН проявляє гепато-, імуні- та генотоксичні ефекти [9]. Термостабільність ЗОН і його стійкість до технологічної обробки кормів зумовлюють необхідність постійного аналітичного контролю [10].

За результатами глобального моніторингу мікотоксинів 2025 року [11] сумарна концентрація токсинів групи F2 у кормах часто перевищує гранично допустимі норми, навіть якщо рівень зеараленону залишається в допустимих межах, що ускладнює оцінювання ризиків, зокрема через наявність так званих «маскованих» форм [12]. Це створює серйозні труднощі для традиційних методів аналізу, оскільки для адекватного оцінювання ризиків необхідні системи, здатні до високоселективної детекції не тільки зеараленону, а й специфічних представників цієї групи, зокрема α -зеараленолу.

З огляду на синергізм токсинів групи F2 та ключову роль α -ЗОЛ як маркера мікотоксикозів [13], актуальним є створення методів, здатних до селективного визначення як ЗОН, так і його метаболітів [12,14]. Традиційні підходи, зокрема ВЕРХ та мас-спектрометрія,

забезпечують високу точність аналізу, проте потребують складного обладнання та тривалої підготовки проб [15,16]. У зв'язку з цим значну увагу останніми роками приділяють розробленню альтернативних методів, здатних забезпечувати швидко та доступне визначення токсинів безпосередньо в польових або виробничих умовах – біосенсорів [17–19].

Перспективним напрямом є створення біосенсорів, у яких як чутливі елементи використовують штучні високоселективні рецептори – молекулярно-імпринтовані полімери (МІП). Ці матеріали формуються в присутності молекули-матриці, яка забезпечує утворення специфічних сайтів розпізнавання в полімерній сітці, комплементарних до цільової сполуки за формою, розміром та розташуванням функціональних груп [20]. Завдяки цьому МІП здатні селективно розпізнавати та зв'язувати відповідні аналіти навіть у складних зразках. Висока стабільність, відносна простота синтезу, висока чутливість та селективність роблять молекулярно-імпринтовані полімери ефективною альтернативою біологічним сенсорним елементам, як-от антитіла, рецептори чи ферменти. На відміну від біологічних рецепторів, МІП демонструють виняткову хімічну та термічну стабільність, що є критичним фактором для створення сенсорів, призначених для позалабораторного використання в польових умовах [21].

Наша наукова група показала можливість синтезу МІП у формі полімерних мембран для детекції низки мікотоксинів [22,23] та інших токсичних сполук [24]. Було продемонстровано, що такі МІП мембрани можуть бути ефективно інтегровані в конструкції флуориметричних та колориметричних біосенсорних пристроїв завдяки здатності генерувати аналітичний сигнал, який легко реєструється. Такі сенсори можуть забезпечити швидко й чутливе визначення токсичних сполук у зерновій сировині та харчових продуктах. Сьогодні особливий інтерес становить розроблення сенсорів, здатних визначати ЗОН та його метаболіти, зокрема α -зеараленол, що є важливим для комплексного оцінювання рівня контамінації зернових та ранньої діагностики мікотоксикозів. З огляду на необхідність створення для виявлення мікотоксинів групи F2 високостабільних портативних аналітичних систем, які можуть бути використані в польових чи виробничих умовах, у цій роботі запропоновано використовувати як чутливі елементи сенсорні чипи – тонкі плівки МІП, іммобілізовані на скляних поверхнях, які вирізняються надзвичайною механічною стабільністю [23,25]. Крім

або α -ЗОЛ, які містили 10 % ацетонітрилу для мінімізації впливу неспецифічних гідрофобних взаємодій. Для побудови калібрувальних залежностей МПП чипи інкубували в модельних розчинах (20 мМ натрій-фосфатний буфер, рН 6,0, 10 % ацетонітрилу [27]) з різними концентраціями ЗОН та α -ЗОЛ.

Після інкубування сенсорні чипи фіксували в тримачі спектрофлуориметра (Jasco FP-8200, Японія). Збудження флуоресценції здійснювали за допомогою ксенонової лампи. Усі вимірювання проводили за кімнатної температури. Для збудження флуоресценції мікотоксинів групи F2 чипи опромінювали УФ-світлом із довжиною хвилі 320 нм, а спектри флуоресценції реєстрували в діапазоні 395–650 нм. Максимум емісії спостерігали при $\lambda = 464$ нм. Отримані з поверхні сенсорних чипів значення інтенсивності флуоресценції використовували для побудови калібрувальних залежностей сенсорних відгуків від концентрації мікотоксинів у зразках.

Результати та обговорення

Біоміметичні полімери у формі тонких плівок молекулярно-імпринтованих полімерів (МІП), іммобілізованих на скляних поверхнях, було використано як основу сенсорної платформи для визначення мікотоксинів групи F2, зокрема зеараленону та α -зеараленолу. МІП зі штучними рецепторними сайтами до цільових аналітів

синтезували методом радикальної полімеризації *in situ* за принципом формування напіввзаємопроникних полімерних сіток [28]. Під час синтезу отриманий рецепторний шар іммобілізували на поверхні інертних скляних підкладок, що забезпечує високу механічну стабільність та відтворюваність сенсорної платформи. Такий підхід дає змогу реалізувати МІП як селективні елементи у форматі біоміметичних чипів. На рис. 1 наведено фотографію зразків розроблених біоміметичних чипів для виявлення мікотоксинів групи F2, які являють собою тонкі шари МІП, іммобілізовані на скляних підкладках.

На наступному етапі за допомогою модельних розчинів оцінювали здатність отриманих сенсорних чипів селективно зв'язувати ЗОН та α -ЗОЛ з метою вибору функціонального мономера, що забезпечує формування найбільш ефективних сайтів розпізнавання. Результати оцінювання здатності F2-селективних біоміметичних чипів до розпізнавання цільових аналітів наведено на рис. 2.

Показано, що біоміметичні чипи, отримані з використанням функціональних мономерів ДЕАЕМ, 1-АЛП, ЕГМФ та ГЕМА, демонструють ефективне зв'язування ЗОН, що підтверджується високими значеннями сенсорного відгуку. Натомість МІП чипи, синтезовані з використанням 4-ВП, МБА та ІК, характеризуються низькою здатністю до зв'язування цільових аналітів,

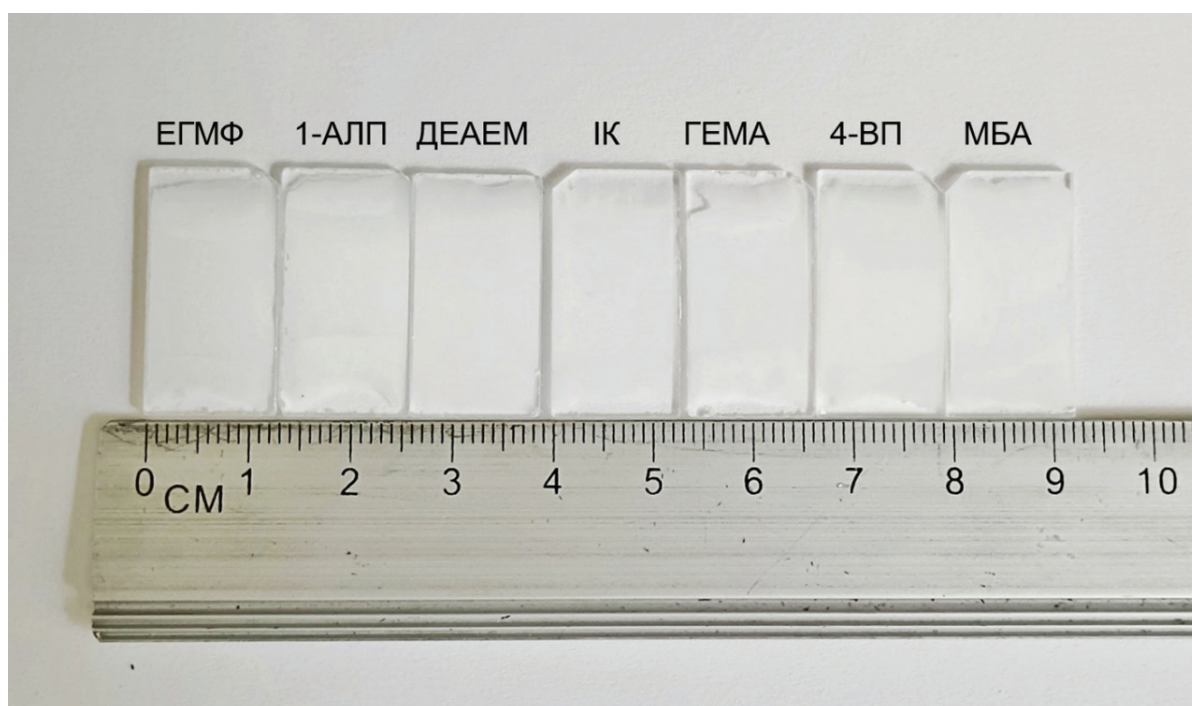


Рис. 1. Зовнішній вигляд біоміметичних чипів, селективних до мікотоксинів групи F2

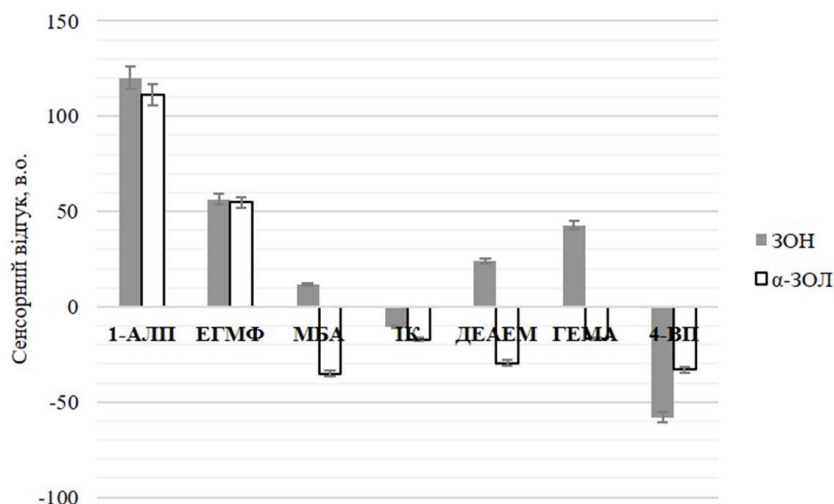


Рис. 2. Залежність сенсорного відгуку біоміметичних чипів від типу функціонального мономера, використаного для синтезу МПП, під час визначення мікотоксинів групи F2 (сірі стовпчики – відгуки на додавання 1 мкг/мл ЗОН; білі стовпчики – сенсорні відгуки на додавання 1 мкг/мл α-ЗОЛ)

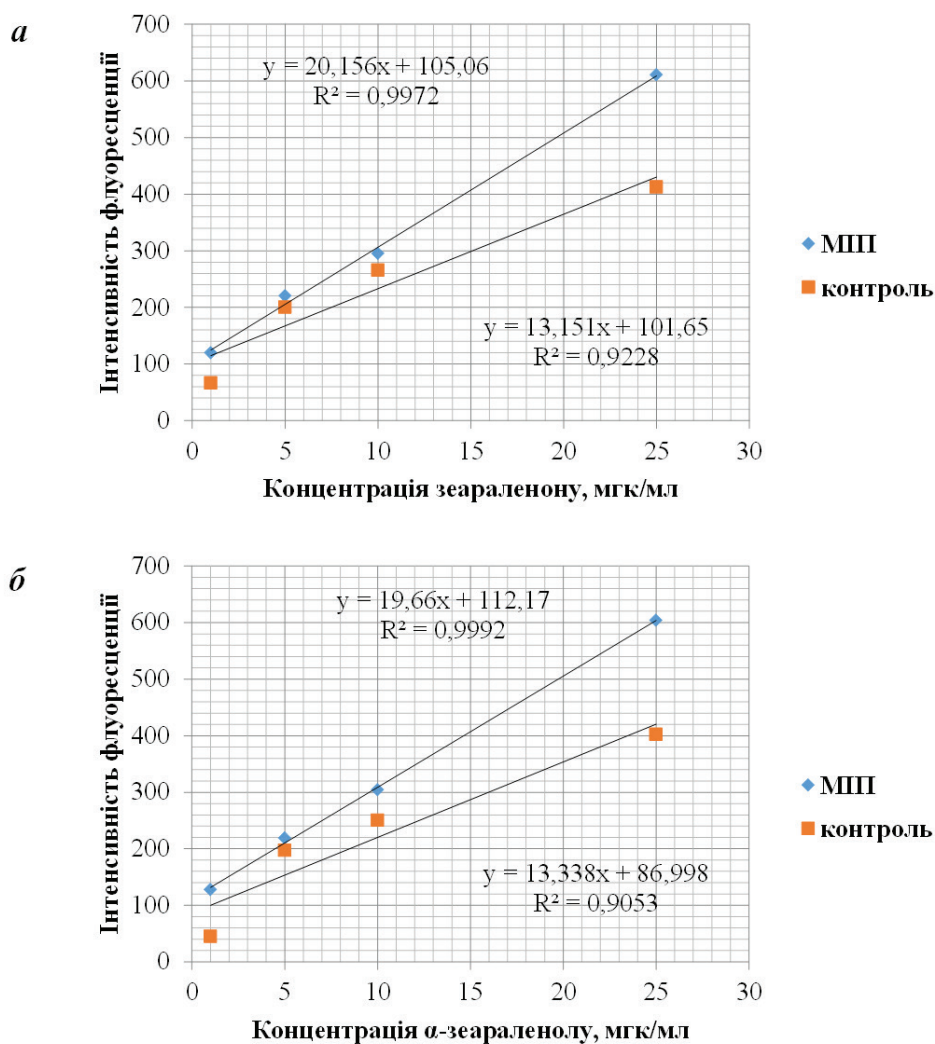


Рис. 3. Калібрувальні залежності флуоресцентної біоміметичної сенсорної системи для визначення мікотоксинів групи F2: (а) флуоресценція 1-АЛП-вмісних МПП чипів після інкубування в розчинах із ЗОН; (б) флуоресценція 1-АЛП-вмісних МПП чипів після інкубування в розчинах із α-ЗОЛ (1–25 мкг/мл, 20 мМ натрій-фосфатний буфер, рН 6,0, 10 % ацетонітрилу)

про що свідчать низькі або від'ємні значення сенсорних відгуків. Найвищі показники розпізнавання ЗОН та α -ЗОЛ спостерігали для біоміметичних чипів на основі МПП, синтезованих із використанням функціонального мономера 1-АЛП (рис. 2). Це свідчить про формування специфічних сайтів зв'язування до мікотоксинів групи F2. Отже, 1-АЛП-вмісні біоміметичні чипи було використано як основу для створення групо-селективної сенсорної платформи та досліджено її аналітичні характеристики.

Отримано типові калібрувальні залежності сенсорних систем на основі МПП чипів, синтезованих із використанням функціонального мономера 1-АЛП, у вигляді графіків залежності інтенсивності флуоресценції МПП та контрольних чипів від концентрації токсину в розчині (рис. 3).

Як видно з отриманих залежностей (рис. 3), розроблена сенсорна система демонструє ефективну взаємодію з цільовими аналітами завдяки сформованим у структурі МПП специфічним рецепторним сайтам зв'язування. Про це свідчить суттєва різниця флуоресцентних відгуків, зареєстрованих на поверхні МПП та контрольних сенсорних чипів.

Визначено основні аналітичні характеристики сенсорної платформи на основі 1-АЛП-вмісних МПП чипів. Межа виявлення для ЗОН і α -ЗОЛ становить 1 мкг/мл, а лінійний динамічний діапазон – 1–25 мкг/мл. Отримані значення межі виявлення є нижчими за встановлені нормативні рівні вмісту зеараленону в харчових продуктах і кормах в Україні [29], що свідчить про практичну придатність розробленої сенсорної платформи

для аналітичного контролю мікотоксинів групи F2. Стабільність розроблених біоміметичних сенсорних чипів за умови зберігання за кімнатної температури становить 18 місяців.

Для оцінювання селективності розроблених чутливих елементів на основі МПП чипів досліджували їхню взаємодію зі структурними аналогами зеараленону та α -зеараленолу, зокрема 17 β -естрадіолом, бісфенолом А (БФА) та резорцинолом. Додатково оцінювали здатність створеної сенсорної системи до зв'язування інших мікотоксинів – афлатоксину В1 (АФВ1) та охратоксину А (ОхА). Результати дослідження селективності біосенсорної системи на основі 1-АЛП-вмісних МПП чипів наведено на рис. 4.

Отримані результати свідчать про високу селективність розроблених МПП чипів щодо ЗОН та α -ЗОЛ, що підтверджується суттєво вищими сенсорними відгуками порівняно з відгуками на додавання структурних аналогів та інших досліджених мікотоксинів (рис. 4). Низький рівень перехресної взаємодії підтверджує ефективність сформованих специфічних сайтів щодо розпізнавання мікотоксинів, які належать до групи F2.

З огляду на це, розроблені біоміметичні чипи на основі 1-АЛП-вмісних МПП можуть бути використані для високоселективного визначення зеараленону в харчових продуктах і кормах, а також для виявлення його біологічно активного метаболіту – α -зеараленолу в біологічних рідинах. Запропонована сенсорна система здатна забезпечити простий і надійний контроль мікотоксинів групи F2 у зерновій сировині та різноманітних харчових продуктах, а також може

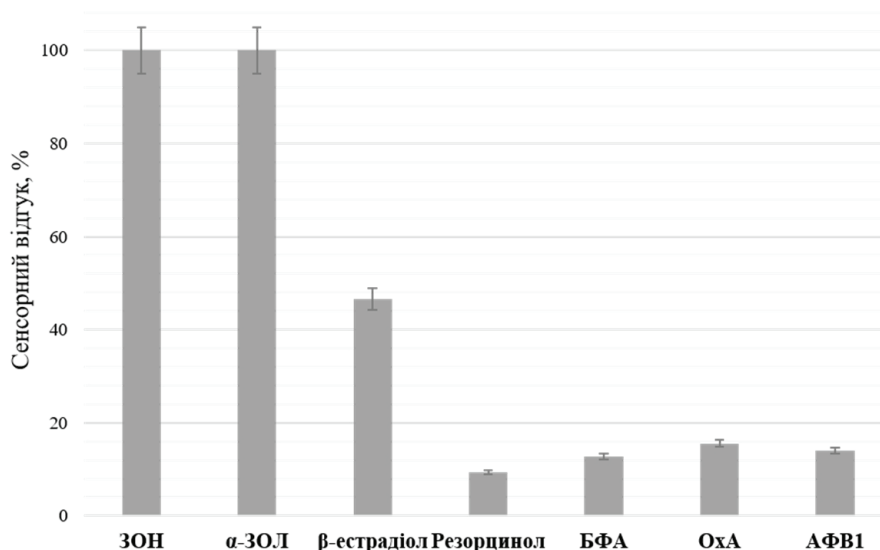


Рис. 4. Сенсорні відгуки біоміметичної сенсорної системи на основі МПП чипів у відповідь на додавання ЗОН, α -ЗОЛ, їхніх структурних аналогів та інших флуоресцентних мікотоксинів (концентрація аналітів – 1 мкг/мл)

бути використана як інструмент моніторингу та раннього виявлення мікотоксикозів. Отримані аналітичні характеристики запропонованої сенсорної платформи в поєднанні з високою стабільністю та можливістю отримання сенсорних елементів у форматі чипів свідчать про перспективність цього підходу для створення компактних сенсорних пристроїв, придатних для швидкого, селективного та відтворюваного аналізу в польових і виробничих умовах.

Висновки

У цьому дослідженні запропоновано сенсорну систему на основі молекулярно-імпринтованих полімерів (МПП), реалізовану у форматі біоміметичних чипів для виявлення мікотоксинів групи F2. Завдяки прецизійному підбору функціональних мономерів сформовано сайти розпізнавання, здатні до високоселективної взаємодії як із зеараленоном, так і з його біологічно активним метаболітом – α -зеараленолом. Показано, що сенсорні чипи на основі 1-АЛП-вмісних МПП забезпечують

найвищу ефективність розпізнавання ЗОН та α -ЗОЛ. Розроблена біоміметична сенсорна система дає змогу визначати мікотоксини групи F2 з межею виявлення 1 мкг/мл та лінійним динамічним діапазоном 1–25 мкг/мл. Встановлено високу селективність створених сенсорних чипів щодо ЗОН і α -ЗОЛ за відсутності перехресної взаємодії зі структурними аналогами. Запропонована в цій роботі біоміметична сенсорна система на основі МПП чипів може забезпечити надійний, високочутливий та селективний комплексний аналіз мікотоксинів групи F2 у тваринних кормах та біологічних рідинах.

Подяки

Автори щиро вдячні за фінансову підтримку Національному фонду досліджень України (проект № 2025.07/0225 «Оптичні смарт-сенсори на основі молекулярно-імпринтованих полімерів для експрес-визначення мікотоксинів і скринування популяцій при створенні стійких до фузаріозу генотипів пшениці»).

Список літератури

- Goda AA, Shi J, Xu J, Liu X, Zhou Y, Xiao L, et al. Global health and economic impacts of mycotoxins: a comprehensive review. *Environ Sci Eur*. 2025;37(1):122. doi: 10.1186/s12302-025-01166-x
- Streit E, Schwab C, Sulyok M, Naehrer K, Krska R, Schatzmayr G. Multi-mycotoxin screening reveals the occurrence of 139 different secondary metabolites in feed and feed ingredients. *Toxins*. 2013;5(3):504-23. doi: 10.3390/toxins5030504
- Shi Y, Ouyang B, Zhang Y, Zhang W, Xu W, Mu W. Recent developments of mycotoxin-degrading enzymes: Identification, preparation and application. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2024;64(30):10089-104. doi: 10.1080/10408398.2023.2220402
- Shen F, Zhi A, Zhu S, Zhang Y, Hu Q, Ding X, et al. A holistic study to evaluate the degradation of zearalenone in corn and its impact on quality using dielectric barrier discharge cold plasma. *Food Sci Hum Wellness*. 2025. doi: 10.26599/FSHW.2025.9250797
- Al-Rashdi FKH, Al-Sadi AM, Waly MI, Hussain S, Velazhahan R. Assessment of fumonisin, deoxynivalenol, and zearalenone levels and the occurrence of mycotoxigenic *Fusarium* species in cereal grains from Muscat, sultanate of Oman. *Agriculture*. 2024;14(12):2225. doi: 10.3390/agriculture14122225
- Ropejko K, Twarużek M. Zearalenone and its metabolites—general overview, occurrence, and toxicity. *Toxins*. 2021;13(1):35. doi: 10.3390/toxins13010035
- Tatay E, Espín S, García-Fernández AJ, Ruiz MJ. Estrogenic activity of zearalenone, α -zearalenol and β -zearalenol assessed using the E-screen assay in MCF-7 cells. *Toxicol Mech Methods*. 2018;28(4):239-42. doi: 10.1080/15376516.2017.1395501
- Lv Q, Xu W, Yang F, Wei W, Chen X, Zhang Z, et al. Reproductive toxicity of zearalenone and its molecular mechanisms: a review. *Molecules*. 2025;30(3):505. doi: 10.3390/molecules30030505
- Marin DE, Taranu I, Burlacu R, Manda G, Motiu M, Neagoe I, et al. Effects of zearalenone and its derivatives on porcine immune response. *Toxicol In Vitro*. 2011;25(8):1981-8. doi: 10.1016/j.tiv.2011.06.022
- Ryu D, Hanna MA, Eskridge KM, Bullerman LB. Heat stability of zearalenone in an aqueous buffered model system. *J Agric Food Chem*. 2003;51(6):1746-8. doi: 10.1021/jf0210021
- dsm-firmenich. World Mycotoxin Survey: The Global Threat, January – December 2025 [Internet]. Heerlen: dsm-firmenich; 2026. Available from: <https://www.dsm-firmenich.com/anh/news/downloads/whitepapers-and-reports/dsm-firmenich-world-mycotoxin-survey-january-to-december-2025.html>
- Yu H, Zhang J, Chen Y, Zhu J. Zearalenone and its masked forms in cereals and cereal-derived products: A review of the characteristics, incidence, and fate in food processing. *J Fungi*. 2022;8(9):976. doi: 10.3390/jof8090976
- de Oliveira CAF, Franco LT, Ismail A. Biomarkers for assessing mycotoxin exposure and health effects. In: *Biomarkers in Toxicology*. Cham: Springer International Publishing; 2023. p. 243-70. doi: 10.1007/978-3-031-07392-2_15
- Llorens P, Herrera M, Juan-García A, Payá JJ, Moltó JC, Ariño A, et al. Biomarkers of exposure to zearalenone in *in vivo* and *in vitro* studies. *Toxins*. 2022;14(5):291. doi: 10.3390/toxins14050291
- Kong WJ, Shen HH, Zhang XF, Yang XL, Qiu F, Ou-yang Z, et al. Analysis of zearalenone and α -zearalenol in 100 foods and medicinal plants determined by HPLC-FLD and positive confirmation by LC-MS-MS. *J Sci Food Agric*. 2013;93(7):1584-90. doi: 10.1002/jsfa.5926
- Luo S, Liu Y, Guo Q, Wang X, Tian Y, Yang W, et al. Determination of zearalenone and its derivatives in feed by gas chromatography–mass spectrometry with immunoaffinity column cleanup and isotope dilution. *Toxins*. 2022;14(11):764. doi: 10.3390/toxins14110764
- Cheng S, Xu J, Gao P, Cai J, Cao Y, Hong Y, et al. Advancements in aptasensors development for the detection of zearalenone. *Front Nutr*. 2026;13:1778772. doi: 10.3389/fnut.2026.1778772
- Guan G, Lin Z, Qian J, Wang F, Qu L, Zou B. Research progress on the application of nanoenzyme electrochemical sensors for detecting zearalenone in food. *Nanomaterials*. 2025;15(10):712. doi: 10.3390/nano15100712
- Majer-Baranyi K, Barócsi A, Gáboros P, Kocsányi L, Székács A, et al. Development of an immunofluorescent capillary sensor for the detection of zearalenone mycotoxin. *Toxins*. 2022;14(12):866. doi: 10.3390/toxins14120866
- BelBruno JJ. Molecularly imprinted polymers. *Chem Rev*. 2018;119(1):94-119. doi: 10.1021/acs.chemrev.8b00171
- Wu L, Li X, Miao H, Xu J, Pan G. State of the art in development of molecularly imprinted biosensors. *View*. 2022;3(3):20200170. doi: 10.1002/VIW.20200170

22. Sergeeva T, Yarynka D, Piletska E, Linnik R, Zaporozhets O, Brovko O, et al. Development of a smartphone-based biomimetic sensor for aflatoxin B1 detection using molecularly imprinted polymer membranes. *Talanta*. 2019;201:204-10. doi: 10.1016/j.talanta.2019.04.016
23. Yarynka D, Chegel V, Piletska E, Piletsky S, Dubey L, Dubey IYa, et al. An enhanced fluorescent sensor system based on molecularly imprinted polymer chips with silver nanoparticles for highly-sensitive zearalenone analysis. *Analyst*. 2023; 148(11):2633-43. doi: 10.1039/D2AN01991D
24. Yarynka D, Honcharenko A, Gorbach L, Piletska E, Piletsky S, et al. Validation of a smartphone-compatible MIP-based sensor for bisphenol A determination in wastewater samples. *Anal Bioanal Chem*. 2024;416(29):7121-9. doi: 10.1007/s00216-024-05616-y
25. Sergeeva T, Yarynka D, Lytvyn V, Demydov P, Lopatynskiy A, et al. Highly-selective and sensitive plasmon-enhanced fluorescence sensor of aflatoxins. *Analyst*. 2022;147(6):1135-43. doi: 10.1039/D1AN02173G
26. Spirin YuL, Lipatov YuS, Magdinets VV, Sergeeva LM, Kercha YuYu, Savchenko TT, Vilenskaya LN. Polymers based on polyoxypropyleneglycol, diisocyanate, and monomethacrylic ester of ethyleneglycol. *Vysokomolekulyarnye Sojedineniya A*. 1968;10(9):2116-21. doi: 10.1016/0032-3950(68)90088-9
27. Sergeeva T, Yarynka D, Dubey L, Dubey I, Piletska E, Linnik R, et al. Sensor based on molecularly imprinted polymer membranes and smartphone for detection of Fusarium contamination in cereals. *Sensors*. 2020;20(15):4304. doi: 10.3390/s20154304
28. Sergeeva TA, Piletsky SA, Piletska EV, Brovko OO, Karabanova LV, et al. In situ formation of porous molecularly imprinted polymer membranes. *Macromolecules*. 2003;36(19):7352-7. doi: 10.1021/ma030105x
29. МОЗ України. Про затвердження Державних гігієнічних правил і норм «Регламент максимальних рівнів окремих забруднюючих речовин у харчових продуктах» [Інтернет]. Наказ МОЗ України від 13.05.2013 № 368. Доступно на: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0774-13#Text>

References

1. Goda AA, Shi J, Xu J, Liu X, Zhou Y, Xiao L, et al. Global health and economic impacts of mycotoxins: a comprehensive review. *Environ Sci Eur*. 2025;37(1):122. doi: 10.1186/s12302-025-01166-x
2. Streit E, Schwab C, Sulyok M, Naehrer K, Krska R, Schatzmayr G. Multi-mycotoxin screening reveals the occurrence of 139 different secondary metabolites in feed and feed ingredients. *Toxins*. 2013;5(3):504-23. doi: 10.3390/toxins5030504
3. Shi Y, Ouyang B, Zhang Y, Zhang W, Xu W, Mu W. Recent developments of mycotoxin-degrading enzymes: Identification, preparation and application. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2024;64(30):10089-104. doi: 10.1080/10408398.2023.2220402
4. Shen F, Zhi A, Zhu S, Zhang Y, Hu Q, Ding X, et al. A holistic study to evaluate the degradation of zearalenone in corn and its impact on quality using dielectric barrier discharge cold plasma. *Food Sci Hum Wellness*. 2025. doi: 10.26599/FSHW.2025.9250797
5. Al-Rashdi FKH, Al-Sadi AM, Waly MI, Hussain S, Velazhahan R. Assessment of fumonisin, deoxynivalenol, and zearalenone levels and the occurrence of mycotoxigenic Fusarium species in cereal grains from Muscat, sultanate of Oman. *Agriculture*. 2024;14(12):2225. doi: 10.3390/agriculture14122225
6. Ropejko K, Twarużek M. Zearalenone and its metabolites—general overview, occurrence, and toxicity. *Toxins*. 2021;13(1):35. doi: 10.3390/toxins13010035
7. Tatay E, Espin S, García-Fernández AJ, Ruiz MJ. Estrogenic activity of zearalenone, α -zearalenol and β -zearalenol assessed using the E-screen assay in MCF-7 cells. *Toxicol Mech Methods*. 2018;28(4):239-42. doi: 10.1080/15376516.2017.1395501
8. Lv Q, Xu W, Yang F, Wei W, Chen X, Zhang Z, et al. Reproductive toxicity of zearalenone and its molecular mechanisms: a review. *Molecules*. 2025;30(3):505. doi: 10.3390/molecules30030505
9. Marin DE, Taranu I, Burlacu R, Manda G, Motiu M, Neagoe I, et al. Effects of zearalenone and its derivatives on porcine immune response. *Toxicol In Vitro*. 2011;25(8):1981-8. doi: 10.1016/j.tiv.2011.06.022
10. Ryu D, Hanna MA, Eskridge KM, Bullerman LB. Heat stability of zearalenone in an aqueous buffered model system. *J Agric Food Chem*. 2003;51(6):1746-8. doi: 10.1021/jf0210021
11. dsm-firmenich. World Mycotoxin Survey: The Global Threat, January – December 2025 [Internet]. Heerlen: dsm-firmenich; 2026. Available from: <https://www.dsm-firmenich.com/anh/news/downloads/whitepapers-and-reports/dsm-firmenich-world-mycotoxin-survey-january-to-december-2025.html>
12. Yu H, Zhang J, Chen Y, Zhu J. Zearalenone and its masked forms in cereals and cereal-derived products: A review of the characteristics, incidence, and fate in food processing. *J Fungi*. 2022;8(9):976. doi: 10.3390/jof8090976
13. de Oliveira CAF, Franco LT, Ismail A. Biomarkers for assessing mycotoxin exposure and health effects. In: *Biomarkers in Toxicology*. Cham: Springer International Publishing; 2023. p. 243-70. doi: 10.1007/978-3-031-07392-2_15
14. Llorens P, Herrera M, Juan-García A, Payá JJ, Moltó JC, Ariño A, et al. Biomarkers of exposure to zearalenone in *in vivo* and *in vitro* studies. *Toxins*. 2022;14(5):291. doi: 10.3390/toxins14050291
15. Kong WJ, Shen HH, Zhang XF, Yang XL, Qiu F, Ou-yang Z, et al. Analysis of zearalenone and α -zearalenol in 100 foods and medicinal plants determined by HPLC-FLD and positive confirmation by LC-MS-MS. *J Sci Food Agric*. 2013;93(7):1584-90. doi: 10.1002/jsfa.5926
16. Luo S, Liu Y, Guo Q, Wang X, Tian Y, Yang W, et al. Determination of zearalenone and its derivatives in feed by gas chromatography–mass spectrometry with immunoaffinity column cleanup and isotope dilution. *Toxins*. 2022;14(11):764. doi: 10.3390/toxins14110764
17. Cheng S, Xu J, Gao P, Cai J, Cao Y, Hong Y, et al. Advancements in aptasensors development for the detection of zearalenone. *Front Nutr*. 2026;13:1778772. doi: 10.3389/fnut.2026.1778772
18. Guan G, Lin Z, Qian J, Wang F, Qu L, Zou B. Research progress on the application of nanoenzyme electrochemical sensors for detecting zearalenone in food. *Nanomaterials*. 2025;15(10):712. doi: 10.3390/nano15100712
19. Majer-Baranyi K, Barócsi A, Gáboros P, Kocsányi L, Székács A, et al. Development of an immunofluorescent capillary sensor for the detection of zearalenone mycotoxin. *Toxins*. 2022;14(12):866. doi: 10.3390/toxins14120866
20. BelBruno JJ. Molecularly imprinted polymers. *Chem Rev*. 2018;119(1):94-119. doi: 10.1021/acs.chemrev.8b00171
21. Wu L, Li X, Miao H, Xu J, Pan G. State of the art in development of molecularly imprinted biosensors. *View*. 2022;3(3):20200170. doi: 10.1002/VIW.20200170
22. Sergeeva T, Yarynka D, Piletska E, Linnik R, Zaporozhets O, Brovko O, et al. Development of a smartphone-based biomimetic sensor for aflatoxin B1 detection using molecularly imprinted polymer membranes. *Talanta*. 2019;201:204-10. doi: 10.1016/j.talanta.2019.04.016
23. Yarynka D, Chegel V, Piletska E, Piletsky S, Dubey L, Dubey IYa, et al. An enhanced fluorescent sensor system based on molecularly imprinted polymer chips with silver nanoparticles for highly-sensitive zearalenone analysis. *Analyst*. 2023; 148(11):2633-43. doi: 10.1039/D2AN01991D
24. Yarynka D, Honcharenko A, Gorbach L, Piletska E, Piletsky S, et al. Validation of a smartphone-compatible MIP-based sensor for bisphenol A determination in wastewater samples. *Anal Bioanal Chem*. 2024;416(29):7121-9. doi: 10.1007/s00216-024-05616-y
25. Sergeeva T, Yarynka D, Lytvyn V, Demydov P, Lopatynskiy A, et al. Highly-selective and sensitive plasmon-enhanced fluorescence sensor of aflatoxins. *Analyst*. 2022;147(6):1135-43. doi: 10.1039/D1AN02173G

26. Spirin YuL, Lipatov YuS, Magdinets VV, Sergeeva LM, Kercha YuYu, Savchenko TT, Vilenskaya LN. Polymers based on polyoxypropyleneglycol, diisocyanate, and monomethacrylic ester of ethyleneglycol. *Vysokomolekulyarnye Sojedineniya A*. 1968;10(9):2116-21. doi: 10.1016/0032-3950(68)90088-9
27. Sergeeva T, Yarynka D, Dubey L, Dubey I, Piletska E, Linnik R, et al. Sensor based on molecularly imprinted polymer membranes and smartphone for detection of Fusarium contamination in cereals. *Sensors*. 2020;20(15):4304. doi: 10.3390/s20154304
28. Sergeeva TA, Piletsky SA, Piletska EV, Brovko OO, Karabonova LV, et al. In situ formation of porous molecularly imprinted polymer membranes. *Macromolecules*. 2003;36(19):7352-7. doi: 10.1021/ma030105x
29. Ministry of Health of Ukraine. On approval of State hygienic rules and norms “Regulations on maximum levels of certain contaminants in food products” [Internet]. Order of the Ministry of Health of Ukraine dated May 13, 2013 No. 368. Available from: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0774-13#Text>. Ukrainian.

**D. Yarynka¹, I. Dubey¹, L. Dubey¹, M. Ilchenko¹, I. Kuziv¹,
V. Negrutska¹, O. Brovko², T. Sergeeva¹**

¹ Institute of Molecular Biology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

² Institute of Macromolecular Chemistry of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

DEVELOPMENT OF A FLUORESCENT SENSOR SYSTEM BASED ON BIOMIMETIC CHIPS FOR HIGHLY SENSITIVE DETECTION OF MYCOTOXINS OF THE F2 GROUP

Abstract

A fluorescent sensing system based on biomimetic chips was developed for the determination of mycotoxins affiliated to the F2 group. Molecularly imprinted polymers (MIPs) immobilized on glass substrates were used as selective and highly mechanically-stable sensing elements, ensuring reproducibility of the analytical signal. Cyclododecyl-2,4-dihydroxybenzoate (CDHB), a safe and non-fluorescent analogue of the F2 group mycotoxins, was employed as a dummy template for the synthesis of mycotoxin-selective MIP chips. Functional monomers were rationally selected to generate recognition sites enabling group-selective detection of the F2 group mycotoxins, including zearalenone and its biologically active metabolite α -zearalenol. It was demonstrated that the use of different functional monomers – 1-allylpiperazine (1-ALP), 4-vinylpyridine (4-VP), 2-hydroxyethyl methacrylate (HEMA), diethylaminoethyl methacrylate (DEAEM), itaconic acid (IA), N,N'-methylenebisacrylamide (MBA), and ethylene glycol methacrylate phosphate (EGMP) – at a dummy template-to-functional monomer ratio of 1:4 significantly affects the selectivity and binding efficiency of the target analytes. It was found that MIP chips synthesized using 1-ALP as the functional monomer exhibited the highest differential sensor response, indicating the formation of the most efficient and specific binding sites for zearalenone and its biologically active metabolite α -zearalenol. The developed sensing platform enables the determination of the F2 group mycotoxins with a limit of detection of 1 $\mu\text{g/mL}$ and a linear dynamic range of 1–25 $\mu\text{g/mL}$. The MIP chips demonstrated high selectivity toward the target analytes, with no cross-reactivity toward structural analogues (17 β -estradiol, resorcinol, and bisphenol A) or other mycotoxins (ochratoxin A and aflatoxin B1). The proposed biomimetic sensing system is a promising tool for sensitive and selective analysis of mycotoxins affiliated to the F2 group in animal feed and biological fluids and can be also applied for early monitoring of mycotoxicosis.

Keywords: F2 group mycotoxins, zearalenone, α -zearalenol, molecularly imprinted polymer membranes, sensor chips, fluorescent sensor system, biomimetic sensor system.

Submitted 10.04.2026

Accepted 14.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів

Authors Information

Яринка Дар'я Володимирівна – доктор філософії (біологія), науковий співробітник Інституту молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

Daria Yarynka – PhD (Biology), Researcher, Institute of Molecular Biology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-3736-6562>

daria.yarinka@gmail.com

Дубей Ігор Ярославович – доктор хімічних наук, завідувач відділу синтетичних біорегуляторів Інституту молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

Igor Dubey – Doctor of Sciences (Chemistry), Head of the Department of Synthetic Bioregulators at the Institute of Molecular Biology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-4023-4293>

dubey@imbg.org.ua

Дубей Лариса Василівна – молодший науковий співробітник Інституту молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

Larysa Dubey – Junior Researcher, Institute of Molecular Biology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-9010-8696>

l.v.dubey@imbg.org.ua

Льченко Микола Миколайович – кандидат хімічних наук, старший науковий співробітник Інституту молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

Mykola Ilchenko – Candidate of Chemical Sciences, Senior Researcher, Institute of Molecular Biology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0008-1364-4725>

ilchenko.mykola@gmail.com

Кузів Ярослав Богданович – кандидат хімічних наук, науковий співробітник Інституту молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

Iaroslav Kuziv – Candidate of Chemical Sciences, Senior Researcher, Institute of Molecular Biology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-9381-1627>

iaroslav.kuziv@gmail.com

Негруцька Валентина Володимирівна – кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник Інституту молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

Valentyna Negrutska – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute of Molecular Biology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-1742-9797>

v.negrutska@gmail.com

Бровко Олександр Олександрович – доктор хімічних наук, директор Інституту хімії високомолекулярних сполук НАН України, Київ, Україна

Oleksandr Brovko – Doctor of Chemical Sciences, Director of the Institute of Macromolecular Chemistry of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-0238-1137>

brovko@nas.gov.ua

Сергєєва Тетяна Анатоліївна – доктор біологічних наук, провідний науковий співробітник Інституту молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

Tetyana Sergeyeva – Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher at the Institute of Molecular Biology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-3486-2701>

t_sergeyeva@yahoo.co.uk



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.41-56

УДК 575.1+577.121.7-053.31

Самоненко П. Ю.^{1,2}, Барвінська О. Ю.², Єфіменко Т. С.¹,

Ольхович Н. В.², Куцик О. Е.², Самоненко Н. В.²

¹ Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

² Національна дитяча спеціалізована лікарня «Охматдит» (НДСЛ «Охматдит»), Київ, Україна

МЕТАБОЛІЧНИЙ ПРОФІЛЬ У СУХИХ ПЛЯМАХ КРОВІ ПЕРЕДЧАСНО НАРОДЖЕНИХ ДІТЕЙ

Щороку мільйони дітей по всьому світу народжуються передчасно (до 260 днів гестації). Фізіологічна незрілість передчасно народжених дітей часто є причиною перинатальної патології, а також неонатальної та малюкової смертності. В Україні смертність у цій групі дітей вища за цей показник серед доношених новонароджених. Крім того, внаслідок фізіологічної незрілості в передчасно народжених дітей спостерігається суттєва відмінність у метаболічному профілі, що значно ускладнює діагностику захворювань, у тому числі вроджених метаболічних порушень, які досліджують у програмах неонатального скринінгу.

Метою цього дослідження було виявлення відмінностей у концентраціях деяких амінокислот, ацилкарнітинів, метилмалонової кислоти та метилцитрату в сухих плямах крові доношених новонароджених та передчасно народжених дітей різного терміну гестації. Виявлено статистично достовірну різницю в концентраціях амінокислот, ацилкарнітинів, метилмалонової кислоти та метилцитрату в зразках крові передчасно народжених дітей та доношених новонароджених за *H*-критерієм Краскела – Волліса, *t*-критерієм Стьюдента та *t*-критерієм Велча. Визначено референтні інтервали концентрації метилмалонової кислоти в сухих плямах крові для передчасно народжених дітей (<36 тижнів гестації) – 0,25–1,88 мкмоль/л; референтні інтервали концентрацій метилцитрату в сухих плямах крові дуже передчасно народжених дітей (<32 тижнів гестації) і передчасно народжених дітей (32–36 тижнів гестації) – 0,07–0,43 мкмоль/л і 0,05–0,23 мкмоль/л, відповідно. Отримані результати допоможуть підвищити ефективність неонатального скринінгу спадкових метаболічних порушень для ранньої та точної діагностики спадкових порушень обміну речовин і своєчасної корекції виявленої патології в передчасно народжених дітей.

Ключові слова: амінокислоти, ацилкарнітини, метилмалонова кислота, метилцитрат, неонатальний скринінг, тандемна мас-спектрометрія.

Вступ

За фізіологічних умов діти народжуються в межах від 36 до 41 тижня гестації (від 260 до 294 днів після зачаття відповідно) [1]. Передчасно народжені діти – це новонароджені, які з тієї чи іншої причини народилися до 36 тижня гестації. Серед передчасно народжених дітей виділяють пізно недоношених дітей (у межах від 32 до 36 тижнів гестації) і дуже передчасно народжених дітей (менше ніж 32 тижні гестації).

Передчасно народжені діти мають вищий ризик смерті у ранньому віці, ніж народжені вчасно.

У США у 2020 р. передчасно народжені діти становили 10,2 % від усіх новонароджених, а смертність передчасно народжених дітей у 4,6 раза перевищувала смертність звичайних новонароджених (4,1 смерті на 1000 народжених) [2]. В Україні ж за даними на 2021 р. кількість передчасно народжених становила 5,68 %, а смертність у цій групі дітей у 9,56 раза вища

за цей показник серед доношених новонароджених (3,54 проти 0,37 на 100 новонароджених відповідно) [3].

Причиною такої високої смертності є фізіологічна незрілість усіх органів і систем та фактори, пов'язані з цим. Така незрілість призводить до низки ускладнень, які можуть, зокрема, спричинити зміни метаболічного профілю. Наприклад, недостатня постнатальна адаптація легень у передчасно народжених дітей, включно із затримкою резорбції фетальної легеневої рідини, незрілістю легеневої тканини та дефіцитом сурфактанту, асоціюється з підвищеним ризиком транзиторного тахіпноє та респіраторного дистресу; гемодинамічно значуща відкрита артеріальна протока може додатково погіршувати респіраторний стан [1,4,5].

Енергетичний обмін є одним із найважливіших факторів, що впливає на фізіологічний розвиток передчасно народжених дітей і, як наслідок, на метаболічний профіль крові. Визначено, що енергетичні потреби таких дітей є доволі низькими та відповідають потребам плода відповідного терміну гестації – 24–28 калорій на кілограм маси дитини на добу (24–28 ккал/кг/доб). На показник енергетичних потреб можуть впливати термін гестації дитини, розмір тіла та його маса, температура навколишнього середовища, надані харчові добавки тощо [6,7]. Частково витрати енергії, пов'язані з терміном гестації, можна пояснити більшою фізичною активністю дітей з більшим терміном. Проте така відмінність, імовірно, мало впливатиме на рівень метаболітів у зразках крові. Особливо важливу роль в енергетичному обміні, зокрема бета-окисненні жирних кислот, відіграють карнітин та ацилкарнітини. Результатом бета-окиснення є продукування ацетил-СоА та пропіоніл-СоА внаслідок послідовного віднімання дволанцюгових ланок карбону з ацильного ланцюга та вивільнення молекул FADH₂ та NADH, які надалі йдуть у дихальний ланцюг та забезпечують вивільнення АТФ. Цей процес відбувається в матриксі мітохондрій, проте перед цим жирні кислоти проходять через декілька перетворень. Оскільки ацил-КоА не може самостійно проникати через внутрішню мембрану мітохондрій, її транспорт здійснюється за участю карнітинової системи: утворюється ацилкарнітин, який переноситься в матрикс за допомогою карнітин-ацилкарнітинової транслокази з одночасним вивільненням карнітину в цитозоль. У матриксі ацилкарнітин знову перетворюється на ацил-КоА.

Ацилкарнітини класифікують за довжиною ланцюга та хімічною будовою. Завдяки

важливій ролі в енергетичному обміні їх широко використовують як біомаркери в неонатальному скринінгу [7-14]. Окрім можливих відхилень від норми в результаті вродженого захворювання, концентрації ацилкарнітинів можуть залежати від маси дитини та терміну гестації. Припускають, що концентрація карнітину в крові передчасно народжених дітей може бути заниженою через ненадходження карнітину від матері та низький рівень γ -бутиробетайнгідроксилази, що бере участь у синтезі карнітину [8].

Катаболізм тирозину є ще одним метаболічним шляхом, що в передчасно народжених дітей є незрілим. Вважається, що в передчасно народжених дітей у клітинах, де відбувається метаболізм тирозину, активність ферментів тирозинамінотрансферази та оксидази *p*-гідроксифенілпірвіноградної кислоти знижена. Це призводить до більш частого виникнення транзиторної тирозинемії в таких дітей, яка на фоні дозрівання дитини та підвищення активності зазначених ферментів приходить у норму [15].

Неонатальний скринінг – сукупність методів діагностики метаболічних та ендокринних захворювань у новонароджених дітей з метою початку раннього лікування. Згідно з наказом Міністерства охорони здоров'я України від 01.10.2021 № 2142 «Про забезпечення розширеного неонатального скринінгу в Україні», до державної програми розширеного неонатального скринінгу було внесено 21 захворювання, 15 з яких є спадковими хворобами обміну речовин, включно з глутаровою ацидурією I та II типів, метилмалонною та пропіоновою ацидурією [16]. Кожне з цих захворювань є небезпечним для новонародженої дитини. Через метаболічну незрілість ризик розвитку цих захворювань для передчасно народжених дітей може бути більшим, ніж для доношених. І невчасний початок лікування може бути фатальним. Проте визначення наявності вроджених захворювань у новонароджених безпосередньо залежить від правильно визначених референтних інтервалів концентрацій головних метаболітів – амінокислот та ацилкарнітинів. Використання референтних інтервалів, сформованих для новонароджених із терміном гестації понад 36 тижнів, є нерелевантним для передчасно народжених дітей через вказані вище їхні фізіологічні особливості.

Мета цього дослідження – визначити референтні інтервали метилмалонної кислоти та метилцитрату, з'ясувати, чи є різниця між метаболічними профілями ключових для скринінгу метаболітів у сухих плямах крові доношених і недоношених новонароджених.

Матеріали та методи

Дослідження охопило деперсонфіковані дані обстеження 105 новонароджених (за згодою батьків), сухі плями крові яких надійшли до лабораторії медичної генетики Центру генетичної діагностики та клітинної імунотерапії ДНП «НДСЛ “Охматдит” МОЗ України» для проведення неонатального скринінгу. Було сформовано три групи: група дуже передчасно народжених дітей (<32 тижнів гестації, 34 дитини), передчасно народжені діти (32–36 тижнів гестації, 34 дитини), група контролю (>36 тижнів гестації, 38 дітей). Групи також було диференційовано за таким показником, як вага дитини при народженні (табл. 1).

Відповідно до Порядку проведення неонатального скринінгу, затвердженого наказом МОЗ України № 2142 від 01.10.2021, забір сухих плям крові відбувається через 48–72 години після народження дитини. У випадку передчасно народжених дітей забір проводять після досягнення дитиною постконцепційного віку 32 тижня гестації. Для дослідження відбирали лише ті зразки, що зберігалися за відповідної температури (4–8 °C). Для проведення вимірювання концентрації ацилкарнітинів та амінокислот використовували метод FIA-MS-MS із внутрішнім стандартом, який попередньо реконституювали за допомогою екстракційного буфера (Chromsystems, Germany). Для екстракції метаболітів використовували по одному диску крові (діаметр 3,2 мм) на зразок. Для контролю використовували по одному сухому диску крові контролів Amino Acid, Acylcarnitines Dried Blood Spot Control Level 1 та 2 (Chromsystems, Germany) відповідно. Екстракцію здійснено згідно з інструкцією виробника. Для визначення концентрації метаболітів у зразках застосовували систему Renata DX Waters (складається з тандемного мас-спектрометра Waters XEVO TQD IVD, Binary Solvent Manager IVD та 3777C Sample Manager IVD). Для проведення вимірювань концентрації метилмалонової кислоти та метилцитрату використовували тандемний мас-спектрометр Xevo TQ-S micro IVD із розділенням зразка за допомогою рідинної хроматографії під високим тиском Acquity UPLC I-clas. Як

екстракційний буфер застосовували суміш метанолу та води у співвідношенні 1 : 1 з додаванням 1 мл внутрішнього стандарту (Метилмалонова кислота-D3 (98 %), Cambridge Isotope Laboratories) та 0,5 мкл мурашиної кислоти. Як мобільні фази використовували: А (0,4 % водний розчин мурашиної кислоти) та Б (суміш 1 : 1 метанолу та ацетонітрилу). Для екстракції застосовували по два сухі диски крові (3,2 мм) на лунку 7 калібраторів, двох контролів, та зразків із додаванням 120 мкл екстракційного буфера та 10 мкл 50 мМ ZnSO₄•7H₂O. Кінцеві проби аналізували в режимі MRM на тандемному мас-спектрометрі. Результати вимірювань аналізували в програмі MassLynx для виявлення піка на хроматограмі, що відповідає цільовому метаболіту. Для дослідження різниці концентрацій цільових метаболітів між групами новонароджених порівнювали групи А і Б між собою, а також із контролем. Попередньо кожен знак у кожній групі перевіряли на нормальний розподіл методом Шапіро – Вілка за допомогою програми MedCalc. Для порівняння ознак, що не мали нормального розподілу хоча б в одній з груп, застосовували непараметричний тест Краскела – Волліса за допомогою програми PSPP. У разі нормального розподілу ознак в обох порівнюваних групах було використано метод Т-критерію, перед використанням якого проводили аналіз груп на рівність дисперсій методом Лівнінга, нульова гіпотеза якої стверджує, що дисперсії в обох групах рівні. У разі, якщо цей аналіз показував рівень значущості >0,05, застосовували t-критерій Стюдента, якщо <0,05 – t-критерій Велча. Для дослідження коефіцієнта кореляції між метаболітами в межах груп застосовували коефіцієнт Спірмена в програмі MedCalc. Для груп недоношених дітей визначили референтні рівні метилцитрату та метилмалонової кислоти (2,5 % перцентиль для нижнього значення та 97,5 % перцентиль для верхнього значення) [17].

Результати та обговорення

У результаті проведення дослідження опрацьовано 105 зразків (68 зразків передчасно народжених дітей, 37 – контролю). Визначено концентрації таких амінокислот: аланін (ala),

Таблиця 1

Характеристика груп новонароджених, охоплених дослідженням

Група	Кількість дітей	Термін гестації, тижні	Маса тіла при народженні, г	Вік у днях
Дуже недоношені діти (група А)	34	<32	640–2320	2–68
Недоношені діти (група Б)	34	32–36	1465–3260	1–18
Контроль	37	>36	2500–4280	~2

аспарагінова кислота (aspartic acid), цитрулін (cit), гліцин (gly), глутамін (gln), глутамат (glu) лейцин (leu), орнітин (orn), фенілаланін (phe), пролін (pro), триптофан (trp), тирозин (tyr), валін (val), аргінін (arg), метіонін (met). Виміряно концентрацію метилмалонової кислоти (ММА), метилцитрату (МСА) та ряду ацилкарнітинів, а саме: C0, C2, C3, C3DC, C4, C4DC, C4OH, C5, C5:1, C5DC, C5OH, C6, C6DC, C8, C8:1, C10, C10:1, C10:2, C12, C12:1, C14, C14:1, C14:2, C14OH, C16, C16:1, C16:1OH, C16:2, C16OH, C18, C18:1, C18:1OH, C18:2, C18:2OH, C18OH. Для проведення статистичного аналізу отриманих результатів спочатку проаналізовано кожен з досліджуваних груп на нормальність розподілу за допомогою статистичного критерію Шапіро – Вілка для кожного зазначеного вище метаболіту. Під час перевірки на нормальність розподілу виявлено, що більшість метаболітів розподіляється ненормально. Проте частина метаболітів розподіляється як нормально, так і ненормально в різних групах. У групах А та Б кількість метаболітів, які відповідають нормальному розподілу, дорівнювала 14 та 18 відповідно. У групі контролю кількість цього типу розподілу дорівнювала 27. Після цього було проведено порівняння груп А та Б та обох груп окремо з групою контролю за Н-критерієм Краскела – Волліса. Визначено, що статистично значуща відмінність ($p < 0,05$) між групами спостерігається майже за всіма метаболітами, окрім гліцину, фенілаланіну, валіну, C3, C4, C10:1, C14:2 та C18:2OH (табл. 2). Отримані результати лише частково збігаються з результатами досліджень Мандоура та Мейбурга [11,18]. На відміну від нашого дослідження, у дослідженні Мандоура та ін. не виявлено різниці між доношеними та недоношеними дітьми за такими метаболітами, як C5, C6DC, C10, C14OH, C16OH та C18, проте спостерігалась різниця за аланіном, цитруліном, фенілаланіном, C0, C3, C4, C6 та C14 [11]. У дослідженні Мейбурга, на відміну від нашого дослідження, не виявлено різниці між групами недоношених дітей (32–36 тижнів гестації) та доношеними дітьми за такими ацилкарнітинами, як C2, C10, C12, C14:1, C14OH, C16, C16:1, C16OH, C18 та C18:1, проте була різниця за C0, C4, C6, C8, C8:1 та C10:1 [18]. Також у дослідженні Мейбурга, на відміну від нашого дослідження, не виявлено різниці між групами А (22–31 тиждень гестації) та контролю за такими ацилкарнітинами, як C8, C8:1, C10, C12, C14, C14OH, C16, C16:1OH, C16OH, C18, C18:1 та C18:1OH [18]. За результатами нашого дослідження, в групах недоношених дітей

концентрація ацилкарнітинів нижча, ніж у групі контролю, за винятком C0, C5, C6, C8 та C8:1. Закордонні ж дослідники отримали протилежні результати: ці концентрації вищі, ніж у доношених дітей [11,18]. Загалом наші результати вказують на те, що недоношені діти сильно відрізняються в метаболічному профілі ацилкарнітинів від доношених. Це можна пояснити парентеральним харчуванням недоношених новонароджених та метаболізмом загалом [7,19]. Також спостерігалась вища концентрація тирозину в групі Б як у порівнянні з групою А, так і з групою контролю. При цьому різниці між рівнем тирозину в сухих плямах крові між групою контролю та групою А не виявлено. Отримані результати можна пояснити фізіологічними особливостями недоношених дітей: у них у клітинах, де відбувається метаболізм тирозину, активність ферменту тирозинамінотрансферази знижена. Дослідження показують, що такі концентрації є транзиторними [15]. Порівняння концентрацій метилмалонової кислоти та метилцитрату між групами за допомогою Н-критерію Краскела – Волліса показало, що між групами А та Б немає статистично достовірної різниці в концентрації метилмалонової кислоти ($p = 0,241$), а також немає різниці в концентраціях між групою Б та групою контролю ($p = 0,277$).

Статистично достовірну різницю рівня метилмалонової кислоти в сухих плямах крові виявлено між групою контролю та групою А ($p = 0,021$) (табл. 2, рис. 1). Також визначено, що концентрація метилцитрату відрізняється між групами недоношених дітей ($p < 0,001$), між групами А та контролю ($p < 0,001$), між групами Б та контролю ($p < 0,001$) (табл. 2, рис. 2). Отримані результати можуть вказувати на те, що дійсні референтні інтервали можуть бути невалідними для аналізу дітей з раннім терміном гестації. Відповідно визначено референтні значення цих метаболітів для груп передчасно народжених дітей. Оскільки достовірної різниці між обома групами недоношених дітей не знайдено, референтне значення концентрації метилмалонової кислоти формувалось для обох груп, а саме 0,25–1,88 мкмоль/л. Оскільки за концентрацією метилцитрату є достовірна різниця між групами недоношених дітей, для обох визначено різні референтні групи Б – 0,05–0,23 мкмоль/л. Проте через малу вибірку отримані нові референтні значення також потребують перевірки. Для аналізу змін метаболічного профілю амінокислот та ацилкарнітинів у різних досліджуваних групах використано коефіцієнт Спірмена та побудовано корелограми. У результаті проведеної роботи виявлено вищі рівні

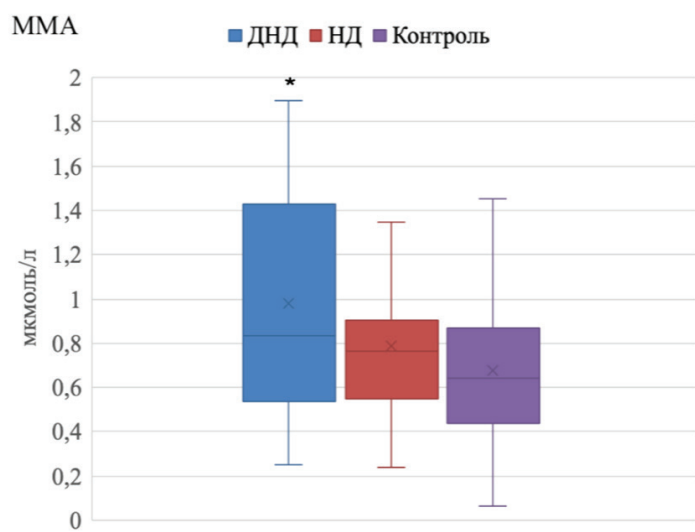


Рис. 1. Діаграма розкиду значень метилмалонової кислоти в сухих плямах крові дуже недоношених дітей (ДНД), недоношених дітей (НД) та контролю; * $p < 0,05$

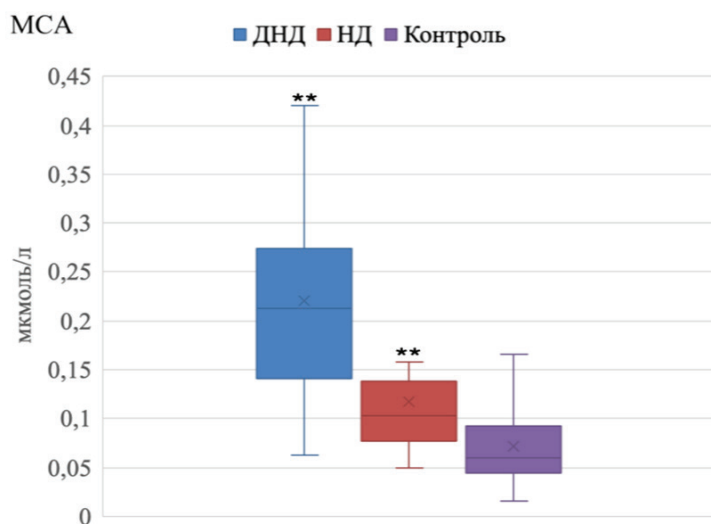


Рис. 2. Діаграма розкиду значень метилцитрату в сухих плямах крові дуже недоношених дітей (ДНД), недоношених дітей (НД) та контролю; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

коефіцієнтів кореляції між рівнем ацилкарнітинів у групах А та Б порівняно з групою контролю.

Можна вказати на різницю в коефіцієнтах кореляції рівнів ацилкарнітинів у групі А порівняно з групою Б та контролем. Спостерігався вищий рівень статистично достовірних позитивних кореляцій С0 з рядом інших ацилкарнітинів (С2, С3, С3DC, С4ОН, С5DC та ін.), чого не спостерігається в інших групах (рис. 3–5). Це можна пояснити тим, що забір крові в групі А проводять не раніше, ніж у постконцепційному віці 32 тижні. Формула парентерального харчування цих новонароджених зазвичай містить карнітин (С0), що й призводить як до підвищення його

концентрації в плазмі крові, так і до збільшення коефіцієнта кореляцій Спірмена між карнітином та іншими ацилкарнітинами [6]. Окремо варто наголосити на значній кількості негативних кореляцій у групі Б, зокрема негативній кореляції карнітину та довголанцюгових ацилкарнітинів. Негативні кореляції довголанцюгових ацилкарнітинів з С0 у групі Б можна пояснити кетозом та підвищеним рівнем метаболізму жирних кислот у новонароджених, перехід до якого відбувається одразу після народження [20]. Підвищений рівень жирних кислот призводить до більш активного їх окиснення та, відповідно, продукування довголанцюгових ацилкарнітинів зі зменшенням

Таблиця 2

Результати статистичних порівнянь рівня метаболітів у сухих плямах крові між групами дуже недоношених дітей, недоношених дітей та контролю

Метаболіт	Порівняння		
	Дуже недоношені діти – недоношені діти (асимптотичне значення p)	Дуже недоношені діти – контроль (асимптотичне значення p)	Недоношені діти – контроль (асимптотичне значення p)
Ala	p = 0,387	p = 0,019	p = 0,167
Aspartic Acid	p = 0,001	p < 0,001	p = 0,240
Cit	p < 0,001	p < 0,001	p = 0,604
Gln	p = 0,009	p < 0,001	p = 0,135
Glu	p < 0,001	p < 0,001*	p = 0,401
Gly	p = 0,462	p = 0,468	p = 0,696
Leu	p = 0,015	p < 0,001	p = 0,040
Orn	p = 0,012	p = 0,147	p = 0,147
Phe	p = 0,722	p = 0,441	p = 0,982
Pro	p = 0,181	p = 0,011	p = 0,111
Trp	рівень значущості = 0,049*	рівень значущості = 0,015**	p = 0,811**
Tyr	p = 0,001	p = 0,351	p = 0,004
Val	p = 0,206	p = 0,130	p = 0,991
Arg	p < 0,001	p < 0,001	p = 0,284
Met	p = 0,315	p = 0,001	p = 0,001
C0	p = 0,042	p = 0,007	p = 0,372
C2	p = 0,980	p = 0,073	p < 0,001
C3	p = 0,961	p = 0,306	p = 0,454
C3DC	p = 0,532	p = 0,001	p < 0,001
C4	p = 0,713	p = 0,818	p = 0,945
C4DC	p = 0,001	p = 0,927	p < 0,001**
C4OH	p = 0,932	p < 0,001	p < 0,001
C5	p < 0,001	p < 0,001	p = 0,007
C5:1	p = 0,003	рівень значущості = 0,008**	p = 0,305
C5DC	рівень значущості = 0,870*	рівень значущості < 0,011*	p = 0,010*
C5OH	p = 0,004	p = 0,743	p < 0,001**
C6	p = 0,001	p = 0,007	p = 0,287
C6DC	p = 0,403	p = 0,010	p = 0,002*
C8	p < 0,001	p < 0,001	p = 0,666
C8:1	p = 0,014	p = 0,001	p = 0,160
C10	p = 0,508	p = 0,041	p = 0,002
C10:1	p = 0,745	p = 0,096	p = 0,119
C10:2	p = 0,039	p = 0,410	p = 0,008
C12	p = 0,020	p < 0,001	p = 0,002
C12:1	p = 0,005	p < 0,001	p < 0,001
C14	p = 0,002	p < 0,001	p = 0,207*
C14:1	p = 0,002	p < 0,001	p < 0,001
C14:2	p = 0,740	p = 0,103	p < 0,069*
C14OH	p = 0,636	p = 0,003	p = 0,001
C16	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,001*
C16:1	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,001*
C16:1OH	p = 0,024	рівень значущості < 0,035**	p = 0,515
C16:2	p = 0,257	p = 0,785	p = 0,038
C16OH	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,001
C18	p < 0,001	p < 0,001	p = 0,020*
C18:1	p = 0,006	p < 0,001	p = 0,021*
C18:1OH	p = 0,002	p < 0,001	p < 0,001*
C18:2	p = 0,138	p = 0,001	p = 0,001**
C18:2OH	p = 0,883	p = 0,474	p = 0,720
C18OH	p < 0,001	рівень значущості < 0,001**	p < 0,001
MMA	p = 0,241	p = 0,021	p = 0,277
MCA	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,001

* порівняння за t-критерієм Стьюдента.

** порівняння за t-критерієм Велча; зелений – статистично значуща різниця.

концентрації вільного карнітину (C0), у тому числі через дефіцит ферменту γ -бутиробетайн-гідроксилази, що може спостерігатися в передчасно народжених дітей [8]. Порівнюючи корелограми рівнів амінокислот у різних групах новонароджених, можна помітити, що обидві досліджувані групи передчасно народжених дітей відрізняються від групи контролю. Загалом в обох груп порівняно з контролем спостерігається підвищення рівнів позитивних кореляцій ряду метаболітів, як-от аланін, валін, лейцин та метіонін, з усіма іншими метаболітами. Також значення коефіцієнта Спірмена є більшим у групі А порівняно з групою контролю (рис. 6 та 8). Подібне підвищення коефіцієнтів кореляцій Спірмена в групах недоношених дітей можна пояснити парентеральним типом харчування або фізіологічною особливістю недоношених дітей. Порівняння корелограм груп передчасно народжених дітей між собою показало подібність рівнів позитивних кореляцій, передовсім тих, що відрізнялись в обох групах від контролю (рис. 6 та 7). Проте показано, що рівні кореляції валіну з лейцином, метіоніном, глутаміном, аргініном, орнітином та глутаматом є вищими в групі А порівняно з групою Б. Група Б має вищі рівні кореляції валіну з гліцином, тирозином, аспаратом, метилцитратом та триптофаном порівняно з групою А.

Висновки

Отримані результати порівняння метаболічного профілю груп недоношених дітей між собою та групою контролю показують, що лише за деякими метаболітами немає різниці

між доношеними та недоношеними дітьми. До таких метаболітів належать такі амінокислоти, як гліцин, фенілаланін і валін, та ацилкарнітини C3, C4, C10:1, C14:2, C18:2ОН. Такі результати є очікуваними з огляду на значні фізіологічні відмінності між цими групами і підтверджують нашу позицію, що передчасно народжені діти потребують окремо встановлених референтних значень. Проте варто зазначити, що група недоношених дітей із терміном гестації 32–36 тижнів не відрізняється від доношених дітей, на відміну від дуже недоношених дітей, за концентрацією амінокислот, за винятком метіоніну, тирозину та лейцину. Це очікувано, оскільки ця група ближча за терміном гестації до вчасно народжених. У роботі визначено референтні інтервали концентрацій метилмалонової кислоти та метилцитрату для груп передчасно народжених дітей.

Виявлено статистично достовірну негативну кореляцію карнітину (C0) з довголанцюговими ацилкарнітинами (C12, C12:1, C14:1, C16ОН) у групі недоношених новонароджених (32–36 тижнів). Ці результати підтверджують дані щодо впливу на ці метаболіти зниженої внаслідок фізіологічної незрілості концентрації ферменту γ -бутиробетайн-гідроксилази [8]. Окрім цього, наші дані опосередковано підтверджують знижений рівень тирозинаміотрансферази в народжених дітей. Можна припустити, що це не єдині ферменти, дефіцит яких можна спостерігати в цієї групи новонароджених. Отже, для ширшого розуміння метаболічних відмінностей передчасно народжених дітей потрібні подальші дослідження.

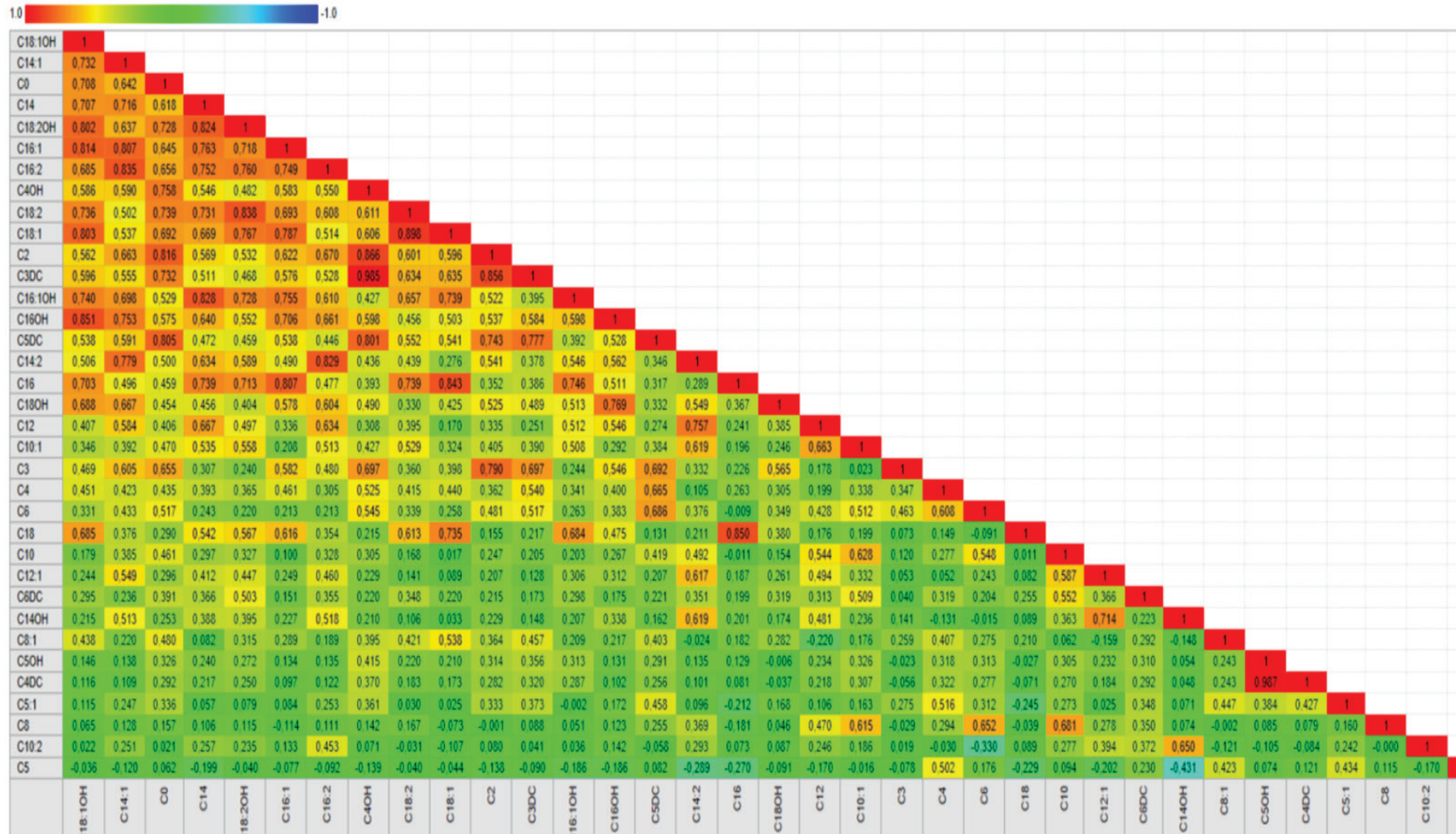


Рис. 3. Рівні кореляцій між ацилкарнітинами групи дуже недоношених дітей; 1 – позитивна лінійна кореляція; -1 – негативна лінійна кореляція

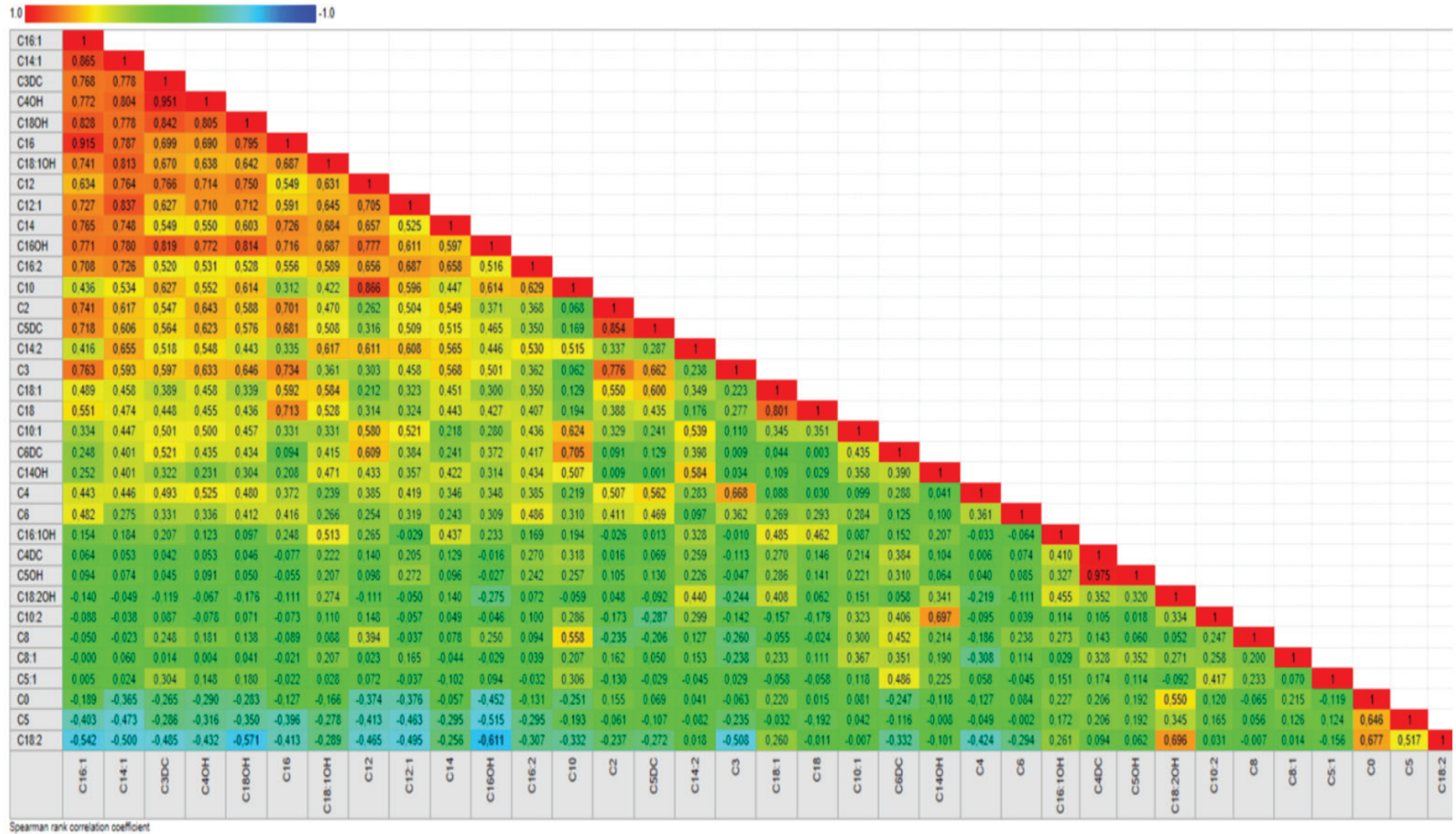


Рис. 4. Рівні кореляції між ацилкарнітинами групи недоношених дітей; 1 – позитивна лінійна кореляція; -1 – негативна лінійна кореляція

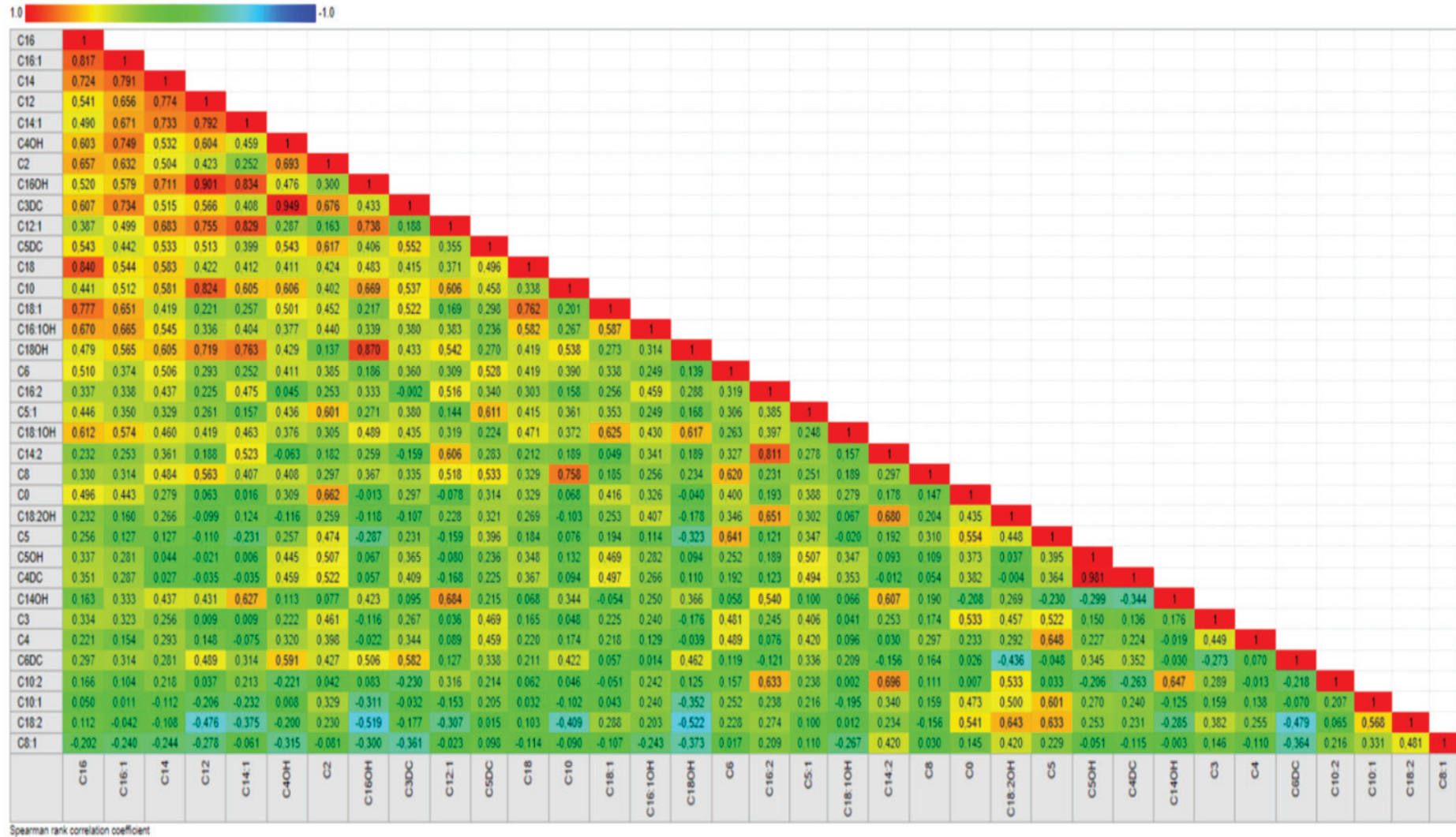


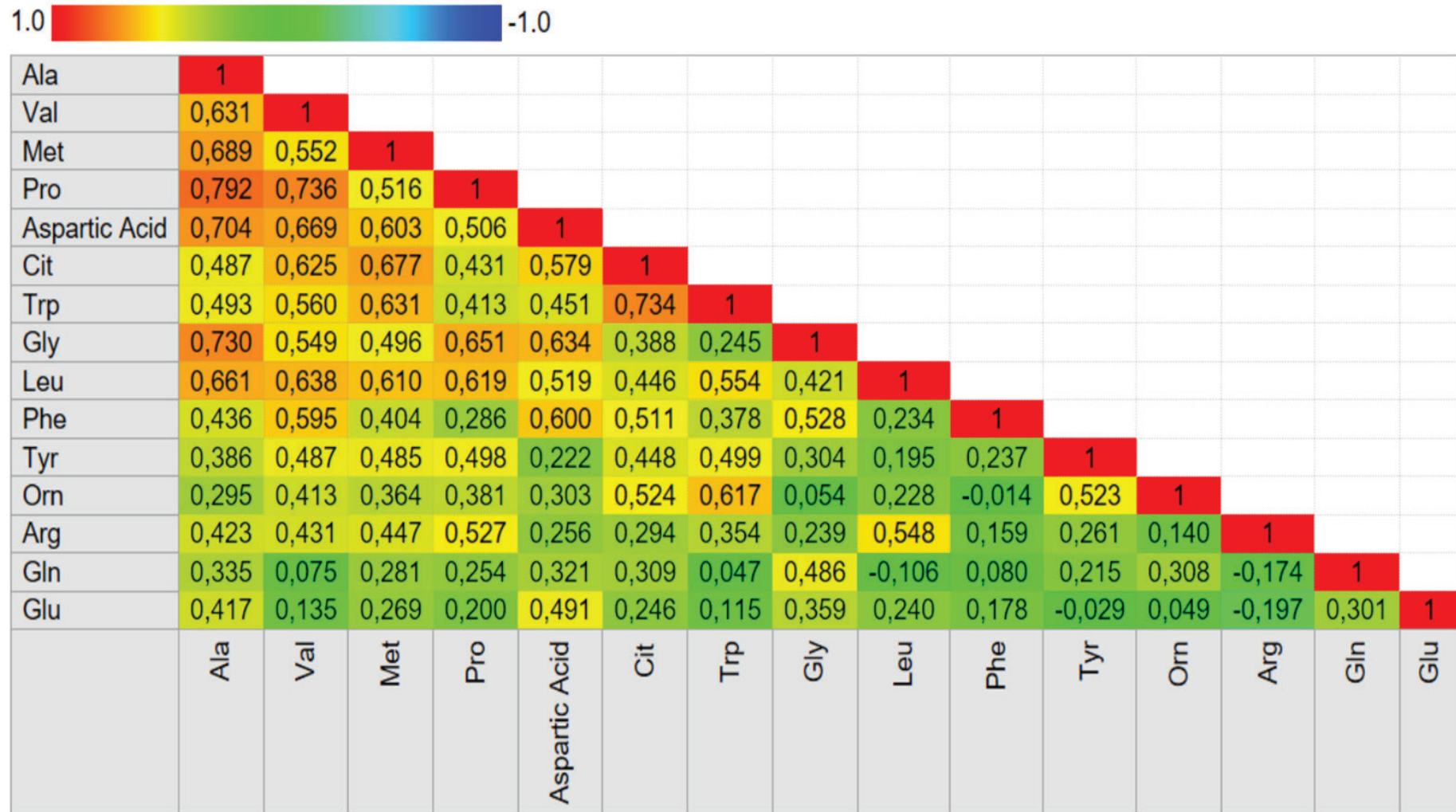
Рис. 5. Рівні кореляцій між ацилкарнітинами групи контролю; 1 – позитивна лінійна кореляція; -1 – негативна лінійна кореляція

1.0 -1.0

Ala	1														
Val	0,653	1													
Leu	0,691	0,853	1												
Met	0,687	0,683	0,746	1											
Gln	0,661	0,594	0,469	0,591	1										
Arg	0,709	0,594	0,566	0,560	0,655	1									
Aspartic Acid	0,592	0,448	0,349	0,205	0,564	0,484	1								
Trp	0,663	0,459	0,538	0,624	0,459	0,503	0,442	1							
Orn	0,527	0,691	0,551	0,585	0,721	0,557	0,370	0,566	1						
Cit	0,525	0,408	0,541	0,551	0,466	0,467	0,516	0,520	0,242	1					
Glu	0,468	0,467	0,340	0,210	0,416	0,380	0,777	0,290	0,266	0,429	1				
Phe	0,486	0,639	0,678	0,638	0,308	0,310	0,300	0,391	0,346	0,439	0,308	1			
Pro	0,557	0,704	0,600	0,217	0,398	0,538	0,496	0,139	0,371	0,245	0,341	0,291	1		
Gly	0,439	0,253	0,116	0,176	0,398	0,240	0,669	0,409	0,271	0,323	0,708	0,161	0,128	1	
Tyr	0,300	0,098	0,346	0,283	0,115	0,038	0,194	0,531	0,235	0,425	0,070	0,282	-0,078	0,141	1
	Ala	Val	Leu	Met	Gln	Arg	Aspartic Acid	Trp	Orn	Cit	Glu	Phe	Pro	Gly	Tyr

Spearman rank correlation coefficient

Рис. 6. Рівні кореляції між амінокислотами групи дуже недоношених дітей; 1 – позитивна лінійна кореляція; -1 – негативна лінійна кореляція



Spearman rank correlation coefficient

Рис. 7. Рівні кореляції між амінокислотами групи недоношених дітей; 1 – позитивна лінійна кореляція; -1 – негативна лінійна кореляція



Leu	1															
Ala	0,580	1														
Val	0,777	0,460	1													
Pro	0,558	0,570	0,447	1												
Phe	0,615	0,417	0,374	0,321	1											
Gly	0,392	0,602	0,306	0,343	0,391	1										
Aspartic Acid	0,355	0,588	0,394	0,484	0,151	0,421	1									
Met	0,473	0,463	0,304	0,473	0,783	0,307	0,210	1								
Cit	0,312	0,409	0,547	0,360	0,098	0,451	0,523	0,221	1							
Trp	0,553	0,483	0,613	0,276	0,083	0,208	0,421	0,019	0,506	1						
Glu	0,123	0,427	0,179	0,468	0,142	0,480	0,466	0,170	0,312	0,105	1					
Tyr	0,299	0,085	0,267	0,263	0,264	0,170	0,029	0,195	-0,018	0,022	-0,042	1				
Arg	0,209	0,135	0,109	0,048	0,406	0,276	0,062	0,338	0,021	-0,312	0,016	0,290	1			
Orn	-0,076	-0,136	0,194	-0,166	0,091	0,018	-0,015	0,044	0,142	-0,007	0,033	0,218	0,343	1		
Gln	-0,014	0,101	0,084	0,236	0,009	0,267	-0,131	0,064	0,257	0,167	0,251	-0,061	-0,331	0,089	1	
	Leu	Ala	Val	Pro	Phe	Gly	Aspartic Acid	Met	Cit	Trp	Glu	Tyr	Arg	Orn	Gln	

Spearman rank correlation coefficient

Рис. 8. Рівні кореляцій між амінокислотами групи контролю; 1 – позитивна лінійна кореляція; -1 – негативна лінійна кореляція

References

- Adamkin DH. Late preterm infants: severe hyperbilirubinemia and postnatal glucose homeostasis. *J Perinatol* 2009;29 Suppl 2(S2):S12-7. doi: 10.1038/jp.2009.41
- Zierden HC, Shapiro RL, DeLong K, Carter DM, Ensign LM. Next generation strategies for preventing preterm birth. *Adv Drug Deliv Rev* 2021;174:190-209. doi: 10.1016/j.addr.2021.04.021
- Volosovets OP, Abaturov AE, Beketova GV, Zabolotko VM, Rudenko NG, Kryvopustov SP, et al. Birth rate, perinatal mortality and infant mortality in Ukraine: evolution from 1991 to 2021 and current risks. *Child's Health*. 2023 Jan 4;17(7):315-25. doi: 10.22141/2224-0551.17.7.2022.1535
- Engle WA, Tomashek KM, Wallman C, Committee on Fetus and Newborn, American Academy of Pediatrics. "Late-preterm" infants: a population at risk. *Pediatrics* 2007;120(6):1390-401. doi: 10.1542/peds.2007-2952
- Raju TNK, Higgins RD, Stark AR, Leveno KJ. Optimizing care and outcome for late-preterm (near-term) infants: a summary of the workshop sponsored by the National Institute of Child Health and Human Development. *Pediatrics* 2006;118(3):1207-14. doi: 10.1542/peds.2006-0018
- Hay WW Jr, Brown LD, Denne SC. Energy requirements, protein-energy metabolism and balance, and carbohydrates in preterm infants. *World Rev Nutr Diet* 2014;110:64-81. doi: 10.1159/000358459
- Thomas N. Nutritional care of preterm infants: Scientific basis and practical guidelines. *Indian J Med Res* 2016;143(4):531. doi: 10.4103/0971-5916.184296
- Longo N, Frigeni M, Pasquali M. Carnitine transport and fatty acid oxidation. *Biochim Biophys Acta* 2016;1863(10):2422-35. doi: 10.1016/j.bbamcr.2016.01.023
- Gucciardi A, Zaramella P, Costa I, Pirillo P, Nardo D, Naturale M, et al. Analysis and interpretation of acylcarnitine profiles in dried blood spot and plasma of preterm and full-term newborns. *Pediatr Res* 2015;77(1-1):36-47. doi: 10.1038/pr.2014.142
- Dambrova M, Makrecka-Kuka M, Kuka J, Vilskersts R, Nordberg D, Attwood MM, et al. Acylcarnitines: Nomenclature, biomarkers, therapeutic potential, drug targets, and clinical trials. *Pharmacol Rev* 2022;74(3):506-51. doi: 10.1124/pharmrev.121.000408
- Mandour I, El Gayar D, Amin M, Farid TM, Ali AA. Amino acid and acylcarnitine profiles in premature neonates: a pilot study. *Indian J Pediatr* 2013;80(9):736-44. doi: 10.1007/s12098-013-0980-4
- Harms E, Olgemöller B. Neonatal screening for metabolic and endocrine disorders. *Dtsch Arztebl Int* 2011;108(1-2):11-21; quiz 22. doi: 10.3238/arztebl.2011.0011
- Messina M, Arena A, Fiumara A, Iacobacci R, Meli C, Raudino F. Neonatal screening on tandem mass spectrometry as a powerful tool for the reassessment of the prevalence of underestimated diseases in newborns and their family members: A focus on short chain acyl-CoA dehydrogenase deficiency. *Int J Neonatal Screen* 2020;6(3):58. doi: 10.3390/ijns6030058
- Badiu Tişa I, Achim AC, Cozma-Petruţ A. The importance of neonatal screening for galactosemia. *Nutrients* 2022;15(1):10. doi: 10.3390/nu15010010
- Klein CJ. Nutrient requirements for preterm infant formulas. *J Nutr* 2002;132(6 Suppl 1):1395S-577S. doi: 10.1093/jn/132.6.1395S
- Znamenska TK, Holota TV. State of diagnostic markers of inherited metabolic diseases in newborn: analysis of previous results of neonatal screening in Ukraine. *Modern pediatrics Ukraine*. 2023 Nov 28;7(135):16-22. doi: 10.15574/SP.2023.135.16
- Solberg HE, Gräsbeck R. Reference values. *Adv Clin Chem*. 1989;27:1-79. doi: 10.1016/s0065-2423(08)60181-x
- Meyburg J, Schulze A, Kohlmüller D, Pöschl J, Linderkamp O, Hoffmann GF, et al. Acylcarnitine profiles of preterm infants over the first four weeks of life. *Pediatr Res*. 2002;52(5):720-3. doi: 10.1203/00006450-200211000-00018
- Thoene M, Anderson-Berry A. Early enteral feeding in preterm infants: A narrative review of the nutritional, metabolic, and developmental benefits. *Nutrients* 2021;13(7):2289. doi: 10.3390/nu13072289
- Ward Platt M, Deshpande S. Metabolic adaptation at birth. *Semin Fetal Neonatal Med*. 2005;10(4):341-50. doi: 10.1016/j.siny.2005.04.001

P. Samonenko^{1,2}, O. Barvinska², T. Yefimenko¹,

N. Olhovich², O. Kutsyk², N. Samonenko²

¹National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

²National Specialized Children's Hospital "OKHMATDYT" (NSCH "OHMATDYT"), Kyiv, Ukraine

METABOLIC PROFILE IN DRIED BLOOD SPOTS OF PREMATURE INFANTS

Abstract

Premature infants are newborns born before 260 days' gestation. Every year, millions of children around the world are born prematurely. In 2020, in the United States, the number of premature infants was 10.2% of all newborns. In Ukraine, as of 2021, this number was 5.68%. The physiological immaturity of premature children is often the cause of perinatal pathology, as well as neonatal and infant mortality. Thus, in Ukraine, the mortality rate in this group of children was 9.56 times higher than that among full-term newborns (3.54 versus 0.37 per 100 newborns, respectively). In addition, due to physiological immaturity, premature infants have a significant difference in metabolic profile, which significantly complicates the diagnosis of diseases, including congenital metabolic disorders, during neonatal screening. The aim of this study was to identify differences in the concentrations of some amino acids, acylcarnitines, methylmalonic acid and methylcitrate in dried blood spots of full-term newborns and premature infants of different gestational ages. A statistically significant difference was found in the concentrations of amino acids, acylcarnitines, methylmalonic acid and methylcitrate in blood samples of premature infants and full-term newborns according to the Kruskal – Wallis H-test, Student's t-test and

Welch's t-test. Reference intervals for methylmalonic acid concentrations in dried blood spots for premature infants (<36 weeks of gestation) were determined – 0.25–1.88 $\mu\text{mol/L}$. Reference intervals for methylcitrate concentrations in dried blood spots for very premature infants (<32 weeks of gestation) and premature infants (32–36 weeks of gestation) were determined – 0.07–0.43 $\mu\text{mol/L}$ and 0.05–0.23 $\mu\text{mol/L}$, respectively. The results obtained will allow increasing the efficiency of neonatal screening for hereditary metabolic disorders for the purpose of early and accurate diagnosis of hereditary metabolic disorders and timely correction of the identified pathology in premature infants.

Keywords: amino acids, acylcarnitines, methylmalonic acid, methylcitrate, neonatal screening, tandem mass spectrometry.

Submitted 09.03.2026

Accepted 19.03.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів Authors Information

Самоненко Павло Юрійович – студент магістерської програми «Молекулярна біологія» кафедри біології Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Pavel Samonenko – student of the Master's program in "Molecular Biology" at the Department of Biology, National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0004-1574-9978>

pavlo.samonenko@ukma.edu.ua

Барвінська Оксана Юрійівна – кандидат біологічних наук, завідувачка відділу неонатального скринінгу лабораторії медичної генетики Центру генетичної діагностики та клітинної імунотерапії ДНП «Національна дитяча спеціалізована лікарня "Охматдит" МОЗ України», Київ, Україна

Oksana Barvinska – PhD, Head of the Neonatal Screening Department of the Medical Genetics Laboratory of the Center for Genetic Diagnostics and Cellular Immunotherapy, State Non-Profit Enterprise "National Children's Specialized Hospital OKHMATDYT of the Ministry of Health of Ukraine", Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-4076-7575>

oiaminska@gmail.com

Єфіменко Тетяна Сергіївна – кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри біології Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Tetiana Yefimenko – PhD, Senior Lecturer at the Biology Department, National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-7814-7588>

t.yefimenko@ukma.edu.ua

Ольхович Наталія Вікторівна – доктор біологічних наук, завідувачка Центру генетичної діагностики та клітинної імунотерапії ДНП «Національна дитяча спеціалізована лікарня "Охматдит" МОЗ України», Київ, Україна

Nataliia Olhovich – Doctor of Biological Sciences, Head of the Center for Genetic Diagnostics and Cellular Immunotherapy, State Non-Profit Enterprise "National Children's Specialized Hospital OKHMATDYT of the Ministry of Health of Ukraine", Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-6468-2782>

nolhovich@gmail.com

Куцик Олена Едуардівна – генетик відділу неонатального скринінгу лабораторії медичної генетики Центру генетичної діагностики та клітинної імунотерапії ДНП «Національна дитяча спеціалізована лікарня “Охматдит” МОЗ України», Київ, Україна

Olena Kutsyk – Geneticist of the neonatal screening department of the Medical Genetics Laboratory of the Center for Genetic Diagnostics and Cellular Immunotherapy, State Non-Profit Enterprise “National Children’s Specialized Hospital OKHMATDYT of the Ministry of Health of Ukraine”, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-7289-8409>

oktsk.work@gmail.com

Самоненко Наталія В’ячеславівна – лікар-педіатр, генетик, завідувачка Центру орфанних захворювань та генної терапії ДНП «Національна дитяча спеціалізована лікарня “Охматдит” МОЗ України», Київ, Україна

Nataliia Samonenko – Pediatrician, Geneticist, Head of the Center of Orphan Diseases and Gene Therapy, State Non-Profit Enterprise “National Children’s Specialized Hospital OKHMATDYT of the Ministry of Health of Ukraine”, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-6927-3301>

natalisam@gmail.com



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.57-69

УДК 572.712(477.53)“17/18”

Долженко Ю. В.

Інститут археології Національної академії наук України, Київ, Україна

МОРФОЛОГІЧНА ВАРІАТИВНІСТЬ ЧОЛОВІЧОЇ КРАНІОЛОГІЧНОЇ СЕРІЇ XVIII–XIX ст. ІЗ ПОЛТАВСЬКОЇ ГУБЕРНІЇ (ЗА ІНДИВІДУАЛЬНИМИ ДАНИМИ В. П. АЛЕКСЄЄВА)

Для виявлення багатьох спірних явищ у морфології та расогенезі у XIV–XIX ст. важливо досліджувати фізичний тип *Homo sapiens*. Вивчення антропологічного складу населення XVIII–XIX ст. є важливою ланкою в дослідженні етногенезу на теренах України. Краніологічні серії XVIII–XIX ст. доцільно вводити в науковий обіг не лише кожну окремо, а й у ширшому контексті регіональних та міжрегіональних порівнянь. Зокрема, виникає проблема уточнення морфологічних характеристик населення Полтавської губернії XVIII–XIX ст. для конкретнішого визначення місця цієї серії в структурі антропологічної варіативності Середньої Наддніпряниці.

У статті наведено середні дані вибірки з Полтавської губернії XVIII–XIX ст., індивідуальні дані якої опублікував В. П. Алексєєв, надано загальну характеристику чоловічої краніологічної серії на тлі суміжних етнічних груп України та Європи загалом, визначено відстані між окремими серіями XVI–XIX ст. за допомогою багатовимірного канонічного та кластерного аналізу. Чоловіча вибірка з Полтавської губернії складається з 22 черепів. Встановлено, що за морфологічною характеристикою ця вибірка мінімально брахікранна, висотний діаметр черепа середній, лоб широкий, обличчя мезогнатне, різко профільоване, помірно широке, висота його мала. Орбіти помірно високі, ніс середньо широкий. Перенісся високе, ніс випинається сильно. Вибірка не є однорідною та належить до великої європеїдної раси. Виявлено, що верхньолицьовий показник, як і ширина обличчя досліджуваної вибірки, не вкладається в центральноукраїнський краніологічний тип. Враховуючи середні квадратичні відхилення краніологічних ознак та їхніх індексів, зроблено припущення, що чоловіча група з Полтавської губернії морфологічно неоднорідна за своїм складом. За даними багатовимірного канонічного аналізу виявлено як південно-східний, так і північно-західний напрям біологічних зв'язків досліджуваної чоловічої групи з Полтавської губернії, переважає другий. Отже, отримані результати свідчать радше про морфологічну неоднорідність чоловічої групи з території Полтавської губернії та про її складну біологічну структуру.

Ключові слова: фізична антропологія, краніологія, морфологічна варіативність, *Homo sapiens*, антропологічна структура, краніометрія, багатовимірний аналіз, кластерний аналіз, канонічний аналіз, європеїдна популяція, біологія, XVIII–XIX ст., Україна.

Досліджувати фізичний тип *Homo sapiens* важливо для виявлення багатьох спірних явищ у морфології та расогенезі, що відбулись у XIV–XIX ст., як-от зменшення випинання потилиці, великий кут випинання носа, великий відсоток брахікранних черепів. Вивчення антропологічного складу

населення XVIII–XIX ст. є важливою ланкою в дослідженні етногенезу на теренах України. Отже, краніологічні серії XVIII–XIX ст. доцільно вводити в науковий обіг не лише кожну окремо, а й у ширшому контексті регіональних та міжрегіональних порівнянь. Зокрема, виникає проблема уточнення

морфологічних характеристик населення Полтавської губернії XVIII–XIX ст. для конкретнішого визначення місця цієї серії в структурі антропологічної варіативності Середньої Наддніпрянщини.

Мета статті – ввести в науковий обіг середні дані вибірки з Полтавської губернії XVIII–XIX ст. за індивідуальними даними, які опублікував В. П. Алексєєв, дати загальну характеристику чоловічої краніологічної серії на тлі суміжних етнічних груп України та Європи загалом, визначити відстані між окремими серіями XVI–XIX ст. за допомогою багатомірної канонічної та кластерної аналізу.

Матеріал і методи

Залучено вибірку з 22 черепів, отриманих унаслідок мацерації трупного матеріалу в різних клініках Одеси. Колекція перебуває в Музеї кафедри нормальної анатомії Одеського медичного інституту. Реєстраційні книги музею містять свідчення про місце народження (завдяки цьому виокремлено походження з території Полтавської губернії), віросповідання, стать і вік покійних [2], що компенсує дефіцит контекстуальної інформації. Водночас матеріал потребує критичного підходу в інтерпретації результатів. Одне з основних питань математичної статистики: якою має бути мінімальна кількість інформації для отримання достатньої статистично коректної правильності результату? Дослідники на практиці найчастіше мають справу з малою вибіркою, коли кількість варіант менша за 30 [10]. Як зазначив П. Топінар, для фізичних антропологів актуальними проблемами є погана збереженість і мала чисельність вибірки, на основі аналізу якої вибудовується значна частина дослідження. Мала кількість черепів у групі змушує дослідника бути обережним у висновках, обмежуватися зіставленням власних результатів із гіпотезами, отриманими в інших дослідженнях і навіть інших дисциплінах [41]. Оскільки досліджувана серія частково репрезентативна для багатомірної аналізу, маємо зазначити, що цінність даних щодо цих черепів зростає, якщо ввести їх до об'єднаної вибірки Середньої Наддніпрянщини, а в подальшому – українців загалом.

В основі дослідження лежить принцип об'єктивності, використано загальнонаукові (аналіз і синтез, індукція і дедукція), антропологічні та статистичні методи.

Більшість черепів із вибірки описав В. І. Бушкович у першій чверті XX ст. [44,45], на межі 1960–1970 рр. В. П. Алексєєв виміряв їх повторно за оновленою, ширшою, методикою [2]. На основі цих емпіричних індивідуальних даних

автор вирахував стандартні статистичні параметри, а саме: n – кількість випадків, M – середня арифметична величина, m (M) – похибка середньої арифметичної, σ – середнє квадратичне відхилення, m_s – похибка середнього квадратичного відхилення. Її подано вперше. Для інтерпретації даних використано комп'ютерні програми Б. О. та О. Г. Козінцевих 1991 р., а також програму А. В. Громова 1996 р. Відстані між окремими серіями XIV–XIX ст. визначали за допомогою багатомірної канонічної й кластерної аналізу [13].

Під час міжгрупового багатомірної аналізу використано один індекс і 13 краніологічних ознак, які мають найбільшу таксономічну цінність: три основні діаметри мозкової частини черепа, найменша ширина лоба, вилична ширина, верхня висота обличчя, висота й ширина носа, висота й ширина орбіти, кути горизонтального профілювання, симотичний індекс і кут випинання носа.

В основу краніологічної характеристики добірки покладено вперше обчислені середні арифметичні розмірів та індексів черепів (табл. 1).

Уперше стосовно серії з Полтавської губернії для кількісного оцінювання міри прояву монголоїдних рис використовували такі показники: загальний індекс сплюсненості лицьового скелета (далі – СЛС), преаурикулярний фаціо-церебральний показник (далі – ПФП) та умовна частка монголоїдного елемента (далі – УЧМЕ). Опис і аналіз даних проводили відповідно до показників, за яких значення СЛС менше за 20 і ПФП менше за 90,6 характерні для «чистих» європеїдів, значення СЛС більше за 80 і ПФП більше 96,8 – для «чистих» монголоїдів [5,11]. Індекс СЛС і випинання носових кісток, спосіб сумарного визначення міри сплюсненості обличчя та випинання носових кісток запропонував Г. Ф. Дебец [11]. Формула базується на краніологічних ознаках першого порядку, який є найнадійнішим критерієм для розмежування великих рас.

Результати та обговорення

Вибірка, яку дослідив В. П. Алексєєв, у середньому характеризується малою довжиною та помірною шириною черепа й складається з двох доліхокранних (під шифром 390 і 2252), чотирьох мезокранних та 16 брахікранних черепів. У середньому за черепним індексом (80,9) вона мінімально брахікранна (табл. 1). Довжина основи черепа мала (на межі з помірними категоріями розмірів). Серед антропологічних характеристик черепний показник (або індекс) є однією з диференційних ознак у расовій класифікації [31].

Таблиця 1

**Середні розміри й індекси чоловічих черепів XVIII–XIX ст. із Полтавської губернії
(за індивідуальними даними В. П. Алексєєва)**

№ за Маргіном	Ознаки	Чоловіки (♂)						
		M	n	s	m (M)	ms	min.	max.
1	Поздовжній діаметр	175,8	22	6,1	1,31	0,93	168,0	186,0
8	Поперечний діаметр	142,5	22	6,1*	1,29	0,91	128,0	151,0
17	Висотний діаметр	132,2	22	8,0*	1,70	1,20	118,0	145,0
5	Довжина основи черепа	99,6	22	5,5*	1,17	0,83	89,0	109,0
9	Найменша ширина лоба	97,5	22	5,6*	1,20	0,85	89,0	107,0
45	Виличний діаметр	131,2	22	4,8	1,03	0,73	120,0	140,0
40	Довжина основи обличчя	98,2	19	4,9	1,12	0,79	90,0	109,0
48	Верхня висота обличчя	68,9	18	4,0	0,94	0,66	57,0	74,0
43	Верхня ширина обличчя	105,9	16	4,1*	1,03	0,73	99,0	111,0
46	Середня ширина обличчя	95,8	21	4,7	1,02	0,72	87,0	103,0
55	Висота носа	51,7	20	3,2*	0,71	0,50	47,0	58,0
54	Ширина носа	24,6	20	2,0*	0,45	0,32	22,0	29,0
51	Ширина орбіти	41,7	16	1,8	0,46	0,33	37,5	45,0
52	Висота орбіти	31,8	21	2,3*	0,51	0,36	29,0	37,5
SC (57)	Симотична ширина	9,9	21	2,0*	0,43	0,30	7,1	15,4
SS	Симотична висота	5,0	21	1,4*	0,30	0,22	2,3	6,3
DC (49a)	Дакріальна ширина	21,4	20	3,2*	0,71	0,50	16,2	26,0
DS	Дакріальна висота	12,7	20	1,5	0,34	0,24	9,7	15,3
FC	Глибина іклової ямки	-5,4	20	1,9*	0,43	0,31	-2,5	-10,0
72	Кут загальнолицьовий	84,5°	16	3,6*	0,89	0,63	78,0°	89,0°
73	Середній лицьовий кут	85,2°	20	4,2*	0,94	0,66	78,0°	91,0°
74	Кут альвеолярної частини	83,4	16	7,8*	1,96	1,38	70,0°	98,0°
75(1)	Кут випинання носа	29,3°	17	5,4*	1,31	0,93	22,0°	39,0°
77	Назомаллярний кут	139,0°	21	5,0*	1,10	0,78	131,0°	149,0°
P	Зигомаксиллярний кут	126,0°	19	5,3	1,22	0,86	119,7°	134,0°
	Надперенісся	2,9	16	1,1	0,27	0,19	2,0	5,0
Індекси								
8:1	Черепний	80,9	22	3,4	0,73	0,51	73,6	84,8
17:1	Висотно-поздовжній	75,2	22	4,1*	0,87	0,61	75,1	79,9
17:8	Висотно-поперечний	92,8	22	5,0*	1,07	0,76	79,7	102,1
9:8	Лобно-поперечний	68,4	22	3,2	0,67	0,48	62,3	74,8
45:8	Поперечний фаціо-церебральний	92,1	22	2,7**	0,58	0,41	87,4	95,7
48:17	Вертикальний фаціо-церебральний	51,9	18	3,8*	0,90	0,64	45,6	59,2
9:45	Лобно-виличний	74,3	22	3,5	0,75	0,53	69,5	79,5
40:5	Випинання обличчя	97,8	19	4,6*	1,06	0,75	89,6	106,3
48:45	Верхній лицьовий	52,4	17	2,8**	0,68	0,48	47,5	56,9
54:55	Носовий	47,7	20	4,4*	0,99	0,70	41,4	59,2
DS:DC	Дакріальний	60,3	15	10,0*	2,59	1,83	39,9	79,2
SS:SC	Симотичний	51,4	21	14,0*	3,05	2,16	27,4	71,6
52:51	Орбітний	76,9	16	6,4*	1,61	1,14	71,3	93,7

M – середня арифметична величина; **n** – кількість випадків; **s** – середні квадратичні відхилення; **m (M)** – похибка середньої арифметичної величини; **ms** – похибка середнього квадратичного відхилення; * перевищує стандартні величини квадратичного відхилення; ** менше за стандартні величини квадратичного відхилення.

Абсолютні розміри висотного діаметра черепа (від базіону) середні. Лобна кістка широка. Виличний діаметр, виміряний на 22 чоловічих черепках, у середньому помірний (131,2 мм), на межі з малими категоріями розмірів. Верхня висота обличчя, визначена за 18 черепками, потрапляє до малої категорії розмірів (на межі з помірними). При цьому відносна ширина

й висота обличчя за верхньолицьовим індексом (52,4) характеризує обличчя як помірно широке (мезен). Загальний кут обличчя у вибірці з Полтавської губернії становить 84,5° і вказує на мезогнатність. У чоловічій серії з Полтавської губернії названі кути малі (відповідно 139,0° і 126,0°), що свідчить про різко профільоване обличчя (табл. 1).

Мала висота й помірна ширина орбіт зумовлюють малий орбітний індекс (від максиллофронтальної точки – 76,9), але загалом він вказує на помірно високі орбіти (мезоконхія). Носовий отвір чоловічої серії характеризується помірною шириною та висотою, носовий індекс (47,7) свідчить про помірно широкий ніс (мезоринія). Різноманітні способи визначити випинання носової ділянки, серед яких основними є вимірювання кутів випинання носа й вирахування симотичного та дакріального індексів, а також балова характеристика передньоносової ості, пов'язані між собою й зазвичай дають узгоджені величини, але мають і самостійне значення, бо характеризують різні морфологічні елементи цієї ділянки обличчя. За світовим масштабом, чоловіча серія характеризується великим випинанням носових кісток щодо лінії вертикального профілю обличчя ($29,3^\circ$), на межі з помірними категоріями розмірів. Перенісся високе як за симотичним індексом, так і за дакріальним.

Зіставлення квадратичних відхилень за 38 основними ознаками та індексів чоловічих черепів із Полтавської губернії зі стандартними дає змогу зробити висновок про перевищення стандартних величин середнього квадратичного відхилення за 25 ознаками (65,8 %); заниження – за двома ознаками (5,2 %). І лише 11 ознак середньоквадратичного відхилення (28,9 %) вкладаються в стандартні норми (табл. 1). Це свідчить про певну неоднорідність серії.

Під час розрахування показників СЛС виявилося, що чоловіча серія з Полтавської губернії XVIII–XIX ст. європеїдна. Значення СЛС дорівнює 16,1. За співвідношенням лицьового та мозкового відділів вона має європеїдні риси (ПФП 90,5). За вирахуванням УЧМЕ встановлено, що відсоток у групі від'ємний (–4,41).

Ми візуально зіставили між собою синхронні та діахронні серії Середньої Наддніпряниці (табл. 2): Вишгород, Чигирин, Суботів, Михайлівський собор, які опублікувала Т. О. Рудич [36,37], Київська губернія за індивідуальними даними В. П. Алексєєва [2], вибірки – Стайки за вимірами І. Д. Потехіної [34] з доповненням даними Ю. В. Долженка про раніше не враховані черепи й Лютьєнка, Жовнино, Київський Поділ, Черкаси за вимірами Ю. В. Долженка [15,16,17,19,20,24,39,46]. Виявлено певну відмінність цих груп за черепним індексом (табл. 2), отже, підтверджено висновок І. Д. Потехіної [34] про те, що повної морфологічної тотожності між ними немає. До названої ознаки приєднуються вичичний діаметр і кут випинання носа (табл. 2).

Міжгруповий багатовимірний аналіз

Для виявлення аналогів збірної чоловічої краніологічної серії з Полтавської губернії XVIII–XIX ст. серед близьких до її сучасності груп її було зіставлено з широким колом порівняльних матеріалів XIV–XIX ст. зі Східної й Центральної Європи та вибіркою із Західної Європи за допомогою як канонічного, так і кластерного [13] багатовимірного аналізу з використанням програми CANON-2,50, до якого залучалися українські групи: Каламіта з Криму [38]; м. Черкаси [46]; м. Ужгород XIV–XVII ст. [23]; Львів (неопубліковані дані); збірна серія з Волині XVII–XIX ст. [21], Слобожанщина XVII–XIX ст. [18], Чернігово-Сіверщина XVII–XIX ст. [14], Ратнів XIV–XV ст. [22]; Вінниця [8], українці, поховані в Грузії [1]; Стайки ([34] Долженко – неопубліковані дані); Лютьєнка [19]; Степова Наддніпряниці [25]; м. Одеса XVIII–XIX ст. [3]; Михайлівський Золотоверхий монастир [37]; Чигирин, Вишгород [36], Меджибіж [35]; Жовнино XVI–XVIII ст. [24].

Білоруси представлені такими серіями: збірна група [3], с. Лукомль (центр Вітебської обл.), с. Пруси (центр Мінської обл.) [46] та вибірка з Полісся XVIII–XIX ст. [40].

Росіяни – з Орловської, Калузької, Ярославської губерній, Себежа, Старої Ладого-1 [3]; Старої Ладого-2 [46]; Ярославля XVII ст. [9]; некрополя XV–XVII ст. на території Кашинського кремля, розкоп Вознесенський-І у м. Кашин Тверської обл. [46]; Переславля-Залеського XVI–XVII ст.; Новодівичої слободи XVI–XVII ст. [23].

Іжори – Пориці (Порицы, Іжоры, РФ) [48]. Карели – Алозеро XVII – початок XIX ст. з Північної Карелії та карели, збірна серія XVIII–XX ст. [49,50].

Латиші представлені серіями XVII–XVIII ст., які дослідила Р. Я. Денисова, Леймані (*Leimaņi*) XVII–XVIII ст., Пургайлі (*Purgaiļi*) XVIII ст., Мартиньсала XIV–XVII ст. [12]; групами XVIII–XIX ст., котрі опрацював В. П. Алексєєв: латиші-1 (Дурбе), латиші-2 (західні) і латиші-3 з Лудзи [3] та групою XIX ст. за Г. В. Зариня – Орманькалнс [28]. Також була залучена група литовців із м. Каунас (*Kaunas*) [3].

Серії естонців: Отепя (*Otepää*) XIV–XVI ст., Кабіна (*Kabina küla*) XVII ст.; Кохтла-Ярве (*Kohtla-Järve*) XVII–XVIII ст. [29], Арду [30]; Варбола (*Warbole*) XIV–XVII ст.; село Йиуга (*Jõuga*) в парафії Алутагузе [29]; естонці (*eestlased*) [3].

Молдавани представлені вибірками Варатік (*Văratîc*) Ришканського району (XVII–XIX ст.) і Старий Орхей (*Orheiul Vechi*) (XIV–XV ст.) [7].

Таблиця 2

**Середні характеристики пропорцій черепа й обличчя чоловічої серії
з Полтавської губернії XVIII–XIX ст. у зіставленні з чоловічими вибірками XVI–XIX ст. з Середньої Наддніпрянщини**

Ознаки за Мартіном	8:1. Черепний індекс	45. Виличний діаметр	48:45. Верхній лицьовий індекс	77. Назомалярний кут	∠ Zm'. Зигомаксиллярний кут	75(1). Кут випинання носа	SS:SC. Симотичний індекс	54:55. Носовий показник
Полтавська губ. XVIII–XIX ст.	80,9	131,2	52,4	139,0°	126,0°	29,3°	51,4	47,7
Київська губ. XVIII–XIX ст.	82,1	134,6	50,5	139,9°	127,4°	31,1°	54,0	48,8
Вишгород XVII ст.	81,5	135,0	49,8	142,0°	130,1°	30,0°	42,8	47,3
Стайки XVII ст. (неопубліковані дані автора статті)	75,2	133,6	51,6	137,4°	127,1°	27,9°	44,5	49,8
Чигирин XVI–XVII ст.	82,0	138,4	50,2	141,9°	129,0°	32,4°	40,0	49,6
Суботів XVII ст.	82,0	138,5	50,6	140,8°	128,8°	30,8°	37,5	50,4
Михайлівський собор XV–XVIII ст.	81,4	135,6	51,9	140,8°	123,4°	31,7°	50,2	46,7
Жовнино XVI–XVIII ст.	80,2	134,6	48,2	135,3°	127,8°	30,3°	46,6	50,1
Лютенка XVII–XVIII ст.	80,2	132,6	51,7	138,4°	127,7°	30,6°	47,6	49,5
Київський Поділ (вул. Юрківська) XVI–XVIII ст.	79,8	134,2	50,4	136,2°	126,8°	31,1°	48,7	49,0
Черкаси XVII–XVIII ст.	81,3	130,3	50,5	137,8°	127,1°	29,6°	42,8	49,5
Київський Арсенал XVII–XVIII ст.	79,8	133,5	51,5	137,6°	124,9°	32,4°	47,8	47,6
Білогородка XVII ст.	80,6	134,5	49,0	135,8°	125,2°	25,0°	32,3	48,3
Андріївська церква в Києві XVII ст.	79,1	135,1	48,1	136,4°	128,5°	24,5°	42,4	54,0
Київський Поділ (вул. Ярославська) XVI–XVIII ст.	77,3	121,5	52,2	139,8°	126,4°	30,0°	39,4	47,9

Залучалися також караїми та євреї, яких дослідив В. П. Алексєєв [2]. Про невеликі общини караїмів Луцька, Галича і Литви (кілька сотень осіб) згадано в праці В. Д. Дяченка [27].

Окрім того, залучалися краніологічні групи німців: Кенігсберг (*Königsberg*) XVII–XIX ст. [6]; Целерндорф (*Zellerndorf*); Пфайфер (*Pfeifer*); Вюртемберг (*Württemberg*) та Тюбінген (*Tübingen*) [46].

Залучалися й такі народності з Кавказу: аджарці [1], грузини, вірмени, інгуші, адиги, лакці, хевсури, нохчі / ічкерійці, адигейці, абхазі, осетини [4]; інгуші з гірських склепів [46].

Болгари XVIII–XX ст. представлені вибіркою Рила, Бачково, Пловдив та Софія [32,33].

Отже, разом із досліджуваною групою до багатомірного канонічного аналізу [13] залучено 86 чоловічих краніологічних серій (табл. 3).

За I канонічним вектором (далі – KB) (34,8 % загальної дисперсії) чоловіча серія з Полтавської губернії XVIII–XIX ст. (рис. 1, табл. 2) отримує малі додатні значення вектора (0,354). За цим KB простежується її близькість до трьох груп: білоруси з Полісся (0,363), Чернігово-Сіверщина (0,370) та лакці з Північного Кавказу (0,321). На розподіл серій за першим KB найбільше вплинули такі ознаки: поздовжній та поперечний діаметри мозкового відділу, виличний діаметр, висота обличчя й носа, висота орбіти, зигмаксиллярний кут обличчя та кут випинання носа (табл. 4).

За KB II (25,2 % загальної дисперсії) досліджувана група отримує помірні від'ємні значення вектора (–0,600). Спостерігається її біологічна подібність до білорусів із с. Лукомль Вітебської обл. (дистанція –0,610), московської серії з Новодівичої слободи (дистанція –0,614) та української збірної вибірки з Волині (–0,635). Основні відмінні ознаки за цим канонічним вектором – ширина орбіти та верхня висота обличчя (табл. 4).

У просторі ж KB I та KB II українська група з Полтавської губернії опиняється в нижній центральній частині координатного поля в колі таких серій, як Целерндорф (*Zellerndorf*), Чернігово-Сіверщина та Себезь (рис. 1).

За KB III (22,3 % загальної дисперсії) чоловіча серія з Полтавської губернії отримує малі додатні значення вектора (0,152). Простежується її певна статистична подібність до волинської групи (0,162) та латишів із Лейманів (*Leimani*) (0,166). За цим вектором групи переважно роз'єднуються за висотним діаметром мозкового відділу, найменшою шириною лоба та шириною носа (табл. 4). Отже, KB III також інформативний.

Отже, у просторі KB I–III українська досліджувана група опиняється в центрі координатного поля в колі таких чоловічих груп: осетини туалці, збірна серія зі Слобідської України, збірна вибірка з Чернігово-Сіверщини та білоруси з Полісся.

Морфологічно можна вказати на схожість серії з Полтавської губернії з осетинами туалцями за двома ознаками: назомаллярний і зигмаксиллярний кути обличчя. Зі збірною серією Слобідської України її об'єднують ширина чола, висота обличчя, висота й ширина носа, орбіт і назомаллярний та зигмаксиллярний кути обличчя; з вибіркою з Чернігово-Сіверщини – ширина чола, носа, орбіти й висота орбіти; з білорусами Полісся – ширина мозкового відділу, вилиць, носа та кут випинання носа.

У просторі II–III KB досліджувана група опинилась у лівій центральній частині координатного поля в колі таких серій: Себезь, Вінниця, Новодівича слобода (рис. 2).

За кластерним багатомірним аналізом, де також залучались описані ознаки й краніологічні групи, тільки на 46 кроці кластеризації з 86 простежується схожість досліджуваної групи з молдавською вибіркою Варатік (дистанція 0,134 із 5,257) – південно-західний напрям зв'язків. Спостерігаємо подібність за такими ознаками: довжина мозкового відділу, ширина носа, орбіти, висота орбіт і назомаллярний кут обличчя.

Висновки

1. Встановлено, що за морфологічною характеристикою чоловіча вибірка XVIII–XIX ст. з Полтавської губернії мінімально брахікранна, висотний діаметр черепа середній, лоб широкий, обличчя мезогнатне, різко профільоване, помірно широке, висота його мала. Орбіти помірно високі, ніс середньо широкий. Перенісся високе, ніс випинається сильно. Вибірка не є однорідною та належить до великої європеїдної раси.

2. Виявлено, що верхньолицьовий показник, як і ширина обличчя досліджуваної вибірки, не вкладається в центральноукраїнський краніологічний тип.

3. Враховуючи середні квадратичні відхилення краніологічних ознак та їхніх індексів, було зроблено припущення, що чоловіча група з Полтавської губернії морфологічно неоднорідна за своїм складом.

4. За даними багатомірного канонічного аналізу виявлено як південно-східний, так і північно-західний напрям біологічних зв'язків досліджуваної чоловічої групи з Полтавської губернії, переважає другий.

Таблиця 3

**Дистанція між 86 чоловічими краніологічними серіями XIV–XX ст.
Центроїдні координати (канонічні вектори)**

№ з/п	Групи	I KB	II KB	III KB
1.	Полтавська губернія за В. П. Алексєєвим	0,343	-0,572	0,201
2.	Київська губернія за В. П. Алексєєвим	0,828	-0,024	0,362
3.	Львів, збірна серія (склепи Дуніних-Борковських на Личаківському цвинтарі, поховання на Стрийському цвинтарі), Галичина	1,068	-0,021	-0,884
4.	Збірна серія з Чернігово-Сіверщини (с. Залуцьке, урочище Стайкин Верх, Чернігів, Батурин, Любеч, Остер, Виповзів, Глухів, Рогинці)	0,333	-0,329	0,397
5.	Ужгород (Закарпаття)	1,339	-0,334	0,071
6.	Вінниця (Сх. Поділля)	0,597	-0,628	0,310
7.	Черкаси (Середня Наддніпрянщина)	0,127	-0,314	0,095
8.	Михайлівський Золотоверхий монастир у Києві	0,427	0,154	0,950
9.	Чигирин (Середня Наддніпрянщина)	0,061	-0,095	0,374
10.	Вишгород (Середня Наддніпрянщина)	-0,093	-0,324	0,056
11.	Збірна серія Слобожанщини (м. Суми, м. Білгород, Курська та Харківська губернії)	0,270	-0,336	0,243
12.	Степова Наддніпрянщина (збірна)	-0,133	-0,169	-0,014
13.	Стайки (Середня Наддніпрянщина)	-1,155	-0,334	-0,043
14.	Лютенька (Середня Наддніпрянщина)	-0,203	-0,121	0,458
15.	Київський Поділ (Середня Наддніпрянщина)	0,239	-0,099	0,413
16.	Збірна серія Волині	0,564	-0,701	0,285
17.	Українці, поховані в Грузії, за М. Г. Абдушелішвілі	0,401	0,531	0,428
18.	Меджибіж (Західне Поділля)	0,512	-0,350	0,259
19.	Каламіта (Крим)	0,585	-0,024	0,445
20.	Одеса (Причорномор'я)	0,257	0,480	0,325
21.	Жовнино (Середня Наддніпрянщина)	0,634	-1,315	0,207
22.	Болгари (Рильський монастир) XVIII–XX ст.	-0,319	0,904	0,286
23.	Болгари (Бочковський монастир) XVIII–XX ст.	-0,638	0,854	0,138
24.	Болгари. Софія (військовий цвинтар) XX ст.	-0,059	0,214	0,240
25.	Болгари. Пловдив XVIII–XIX ст.	-0,383	1,231	-0,351
26.	с. Лукомль (центр Вітебської обл.), білоруси	-0,094	-0,574	-0,186
27.	Білоруси (Полісся)	0,367	-1,833	0,106
28.	с. Пруси (центр Мінської обл.), білоруси	-0,169	-1,424	-0,092
29.	Білоруси (збірна) за В. П. Алексєєвим	-0,196	0,465	0,409
30.	Орловська губ.	-0,155	-0,249	0,029
31.	Ярославль РФ	-0,467	-0,829	1,130
32.	Себеж РФ	0,207	-0,634	0,081
33.	с. Козіно РФ	-0,153	-1,344	-0,226
34.	Поріци (Порицы), Іжори РФ	-0,887	-0,715	1,542
35.	Кенігсберг (<i>Königsberg</i>)	-0,552	0,176	-2,001
36.	Целерндорф (<i>Zellerndorf</i>)	0,427	-0,650	-1,259
37.	Пфайфер (<i>Pfeifer</i>)	-0,104	-0,141	-1,118
38.	Вюртемберг (<i>Württemberg</i>)	0,186	-0,291	-1,756
39.	Тюбінген (<i>Tübingen</i>)	0,168	-0,265	-1,374
40.	Тервете (<i>Tērvete</i>) латиші	-0,593	1,549	0,137
41.	Леймані (<i>Leimaņi</i>) латиші	-0,929	1,162	0,196
42.	Пургайлі (<i>Purgaili</i>), центральна частина Відземе, <i>Vidzeme</i> , латиші	-0,621	0,466	1,036
43.	Поселення Мартиньсала (Гольм, <i>castrum Holme</i>) латиші	-0,973	0,778	0,062
44.	с. Кабіна (<i>Kabina küla</i>), естонці	-1,037	-0,305	0,133
45.	м. Отепя (<i>Otepää</i>), естонці	-1,636	-0,552	-0,639
46.	Варбола (<i>Castrum Warbole</i>)	-1,468	0,498	-0,262
47.	Кохла-Ярве (<i>Kohtla-Järve</i>) естонці	-0,959	-0,746	0,314
48.	Арду (<i>Ardu</i>), естонці	-1,480	0,230	0,290
49.	Естонці (<i>eestlased</i>)	-0,740	0,818	-0,133
50.	Фіни (<i>suomalaiset</i>)	-0,458	0,311	0,112
51.	Латиші-1 (Дурбе, <i>Durbe</i>) за В. П. Алексєєвим	-0,421	0,790	-0,465

Продовження табл. 3

№ з/п	Групи	I KB	II KB	III KB
52.	Латиші-2 (західні) за В. П. Алексєєвим	-0,131	0,755	-0,119
53.	Латиші-3 (східні латиші з Лудзи (Ludza) за В. П. Алексєєвим	-0,558	0,083	-0,028
54.	Литовці (<i>lietuviai</i>) за В. П. Алексєєвим	0,584	-0,116	-1,274
55.	Ййуга (<i>Jõuga</i>), естонці	-1,262	-0,412	-0,028
56.	Орманькалнс (<i>Ormaņkalns</i>)	-0,896	-0,139	-0,763
57.	Могильник Алозеро на північному березі оз. Юляярві, карели	-0,379	0,268	1,608
58.	Переславль-Залеський-1. Некрополь XVI–XVII ст. Успенської церкви РФ	-0,369	-0,735	0,152
59.	Переславль-Залеський-2. РФ	-0,890	-0,615	-0,404
60.	Костромська губ. РФ	0,801	0,885	-0,037
61.	Ярославська губ. РФ	0,465	0,766	-0,025
62.	Калузька губ. РФ	0,024	0,446	-0,055
63.	Старий Орхей (<i>Orheiul Vechi, Moldova</i>)	0,380	0,040	0,301
64.	с. Варатік (<i>Văratik, Moldova</i>) (рум. <i>Văratik</i>) – Ришканський р-н Молдови	0,582	-0,673	0,526
65.	Адигейці (Кавказ)	-0,559	0,265	0,651
66.	Шапсуґи (Кавказ)	-0,148	0,749	0,406
67.	Абхазі (Кавказ)	1,465	0,007	0,560
68.	Осетини дигорці (Кавказ)	-0,192	0,379	-0,695
69.	Осетини іронці (Кавказ)	-0,135	0,259	-0,711
70.	Осетини тувальці (Кавказ)	0,355	0,428	0,078
71.	Інгуші (Кавказ)	0,453	0,005	-0,520
72.	Ічкерійці / нохчі (Кавказ)	1,504	-0,662	0,423
73.	Аварці (Кавказ)	1,680	0,327	0,239
74.	Лакці, етнічна група з Північного Кавказу	0,283	0,165	-0,567
75.	Хевсури (Кавказ)	0,656	0,920	0,252
76.	Грузини-мтіули (Кавказ)	1,319	0,667	0,340
77.	Грузини-карталінці (Кавказ)	2,151	-0,013	-0,310
78.	Аджарці-1 (Кавказ)	0,684	1,504	-0,368
79.	Вірмени (Кавказ)	1,656	0,083	0,079
80.	Аджарці-2 (Кавказ) за М. Г. Абдушелішвілі	0,567	1,363	-0,359
81.	Інгуші з гірських склепів. 5 склепів біля поселень Таргім, Егікал, Салгі, Цорі й Мужган XV–XVIII ст. (Кавказ)	0,996	0,096	-0,133
82.	Карели, загальна серія (Чікші, Реґярві, Компакова, Боқонвуарі, Пеккавуарі, Турхі, Кондиевуарі, Іматярві, Суйстамо)	-0,171	-0,769	0,316
83.	Євреї, збірна вибірка	-0,100	0,810	-0,579
84.	Караїми	0,993	-0,733	-0,092
85.	Некрополь на території Кашинського кремля, розкоп Вознесенський-І, Тверська обл., м. Кашин, РФ	-0,892	-0,489	-0,889
86.	Новодівича слобода РФ	-0,759	-0,639	0,199

Таблиця 4

Елементи перших трьох KB для 86 чоловічих груп

Ознаки	♂ (чоловіки)		
	KB I	KB II	KB III
1. Поздовжній діаметр	-0,614	0,429	-0,221
8. Поперечний діаметр	0,636	-0,149	-0,031
17. Висотний діаметр (<i>b-br</i>)	-0,158	-0,054	0,340
9. Найменша ширина лоба	0,142	0,083	-0,342
45. Виличний діаметр	0,300	-0,073	0,059
48. Верхня висота обличчя	0,035	0,275	-0,060
55. Висота носа	0,448	0,373	-0,096
54. Ширина носа	-0,123	0,141	0,381
51. Ширина орбіти	0,225	0,671	0,536
52. Висота орбіти	0,237	0,056	0,060
77. Назомалярний кут обличчя	-0,366	-0,025	0,297
Zm'. Зигомаксиллярний кут	-0,236	-0,203	0,229
SS:SC. Симогичний	0,611	-0,015	0,013
75(1). Кут випинання носа	0,535	0,321	-0,329
Внесок у загальну дисперсію (%)	34,812	25,194	22,396

Список літератури

1. Абдушелишвили МГ. Антропология древнего и современно-го населения Грузии. Тбилиси: Мецниереба; 1964. 207 с.
2. Алексеев ВП. Матеріали до краніологічної характеристики українського народу. Матеріали з антропології України. 1971;5:30-54.
3. Алексеев ВП. Избранное. Т. 4. Москва: Наука; 2008. 343 с.
4. Алексеев ВП. Избранное. В 5 т. Т. 5. Происхождение народов Кавказа. Москва; 2009. 323 с.
5. Алексеев ВП, Дебеч ГФ. Краниометрия. Методика антропологических исследований. Москва: Наука; 1964. 127 с.
6. Березина ОЮ. Адаптація моделей корпоративної соціальної відповідальності до національних умов [Інтернет]. Науковий вісник Полтавського університету економіки і торгівлі. Серія: Економічні науки. 2010;4(2):60-65. Доступно на: http://nbuv.gov.ua/UJRN/Nvprusk_2010_4%282%29_13
7. Великанова МС. Палеоантропология Прутско-Днестровско-го междуречья. Москва: Наука; 1975. 284 с.
8. Виноградська ЛІ, Потехіна ІД, Долженко ЮВ. Формування соціально-просторової й антропологічної структури давньої Вінниці за археологічними (XIII–XVI ст.) й антропологічними (XVIII–XIX ст.) матеріалами. Сторінки історії. 2021;51:24-52. doi: 10.20535/2307-5244.51.2020.220174
9. Гончарова НН. Формирование антропологического разнообразия средневековых городов: Ярославль, Дмитров, Коломна [Інтернет]. Вестник антропологии. 2011;19:202-216. Доступно на: <https://surl.li/jvvlmq>
10. Гусак ВВ, Господарьов ДВ, Лушак ВВ. Статистика малих вибірок у біології і медицині з основами програмування в Python і R [Інтернет]. Івано-Франківськ: Голіней ОВ; 2025. 262 с. Доступно на: <https://surl.li/rbreox>
11. Дебеч ГФ. Опыт краниометрического определения доли монголоидного компонента в смешанных группах населения СССР. В: Проблемы антропологии и исторической этнографии Азии. Москва: Наука; 1968. с. 13-22.
12. Денисова РЯ. Антропология древних балтов. Рига: Зинатне; 1975. 400 с.
13. Дерябин ВЕ. Курс лекций по многомерной биометрии для антропологов. Москва: МГУ; 2008. 332 с.
14. Долженко ЮВ. Антропологічна структура українців Чернігово-Сіверщини XVII–XIX ст. (чоловіки). Наукові записки. Біологічні науки (Ніжинський державний університет імені Миколи Гоголя). 2024;1-2:71-85. doi: 10.31654/2786-8478-2024-BN-1-2-71-85
15. Долженко ЮВ. Антропологічні матеріали могильника козацького часу Лютенька [Інтернет]. У: Проблеми дослідження пам'яток археології східної України. Луганськ; 2012. с. 487-507. Доступно на: <https://surl.li/dhutff>
16. Долженко ЮВ. Етнічні зв'язки населення містечка Лютенька XVII ст.: за даними антропології [Інтернет]. Scriptorium nostrum. 2017;3(9):101-120. Доступно на: <https://surl.li/uxufjr>
17. Долженко ЮВ. Краніологія населення Київського Подолу 16–18 ст. [Інтернет]. Наукові записки ТНПУ. Серія: історія. 2016;2(3):3-17. Доступно на: <https://surl.li/hwtgyb>
18. Долженко ЮВ. Краніологія населення Слобідської України (Слобожанщини) XVII–XIX ст. [Інтернет]. Українознавець. 2018;18:30-34. Доступно на: <https://surl.li/beicxp>
19. Долженко ЮВ. Краніологія похованих у Вознесенському некрополі (Київський Арсенал). Історична пам'ять. 2017;37:88-110.
20. Долженко ЮВ. Неметрические признаки на человеческих черепах из могильника времен казачества – Стайки [Інтернет]. Вестник антропологии. 2012;19:169-81. Доступно на: <https://surl.li/slayct>
21. Долженко ЮВ. Чоловіча вибірка поховань XVI–XIX ст. території Волині (за даними краніології). Літопис Волині. 2020;22:7-18. doi: 10.32782/2305-9389/2020.22.01
22. Долженко ЮВ, Златогорський ОЄ. Антропологічні матеріали XIV–XV ст. з розкопок у с. Ратнів [Інтернет]. Наукові записки ТНПУ. Серія: історія. 2016;1(4):11-22. Доступно на: <https://surl.li/ieckin>
23. Долженко ЮВ, Мойжес ВВ. Краніологія чоловічих поховань із церкви Ужгородського замку. Сіверянський літопис. 2025;1(181):16-32. doi: 10.58407/litopis.250102
24. Долженко Ю, Прядко О. Історико-антропологічний нарис поховань XVI–XVIII ст. з с. Жовнино на Черкащині [Інтернет]. Етнічна історія народів Європи. 2014;44:43-50. Доступно на: http://nbuv.gov.ua/UJRN/eine_2014_44_9
25. Долженко ЮВ, Хоменко ОО. Два черепа запорозьких козаків XVIII ст. з розкопок Д. І. Яворницького (Степова Наддніпрянина) [Інтернет]. Вчені записки ТНУ. Серія: історичні науки. 2021;32(71)(3):315-31. Доступно на: <https://surl.li/pwpir1>
26. Дубов АИ, Дубова НА. Антропологическая характеристика четырех краниологических серий с территории Москвы. В: Алексеева ТИ, ред. Народы России: от прошлого к настоящему. Антропология. Ч. 2. Москва; 2000. с. 130-50.
27. Дяченко ВД. Антропологічний склад українського народу [Інтернет]. Київ; 1965. 130 с. Доступно на: <https://archive.org/details/dyachenko1965>
28. Зариня Г. Антропологический состав населения Аугшазме XVI–XIX вв. В: Балты, славяне, прибалтийские финны: этногенетические процессы. Рига: Наука; 1990.
29. Марк КЮ. Палеоантропология Эстонской ССР. Балтийский этнографический сборник трудов Института этнографии АН СССР. 1956;32:170-227.
30. Моисеев ВГ, Ширококов ИГ, Крийска А, Хартанович ВИ. Краниологическая характеристика средневекового населения Эстонии [Інтернет]. В: Радловский сборник. Санкт-Петербург; 2013. с. 71-9. Доступно на: <https://surl.li/orocus>
31. Помазанов НН, Саливон ИИ. Морфотипологические особенности дебрахицефализации у населения центральной Беларуси в начале XXI века [Інтернет]. Вестник Московского университета. Серия 23: Антропология. 2010;1:66-75. Доступно на: <https://surl.li/rvedah>
32. Постникова НМ. Антропологическая характеристика средневекового населения Болгарии (IV–XV и XIX–XX вв.). Советская этнография. 1966;6:90-97.
33. Постникова НМ. К вопросу о брахицефализации населения Болгарии (по краниологическим материалам XIX–XX вв.). Советская этнография. 1973;4:123-9.
34. Потехіна ІД. Краніологічний комплекс мешканців містечка Стайки XVII ст. і його походження [Інтернет]. Історична антропология та біоархеология України. 2020;2:125-39. Доступно на: <https://surl.li/jrvkhe>
35. Рудич ТО. Антропологічні матеріали з розкопок Меджибожа. В: Толкачов ЮІ. Меджибізька фортеця. Київ; 2010. с. 122-30.
36. Рудич ТО. Населення Середнього Подніпров'я I–II тисячоліття за матеріалами антропології. Київ; 2014. 298 с.
37. Рудич ТО, Потехіна ІД, Козак ДН. Розділ IX [Інтернет]. В: Івакін Г, Козюба В, Чміль Л та ін. Михайлівський Золотоверхий монастир у Києві (за археологічними дослідженнями 1996–1999 років). Київ: ІА НАН України; 2023. с. 481-538. Доступно на: <https://surl.li/quzsto>
38. Соколова К. Антропологічні матеріали могильників Інкерманської долини. Археологічні пам'ятки УРСР. 1963;13:124-59.
39. Тараненко С, Вікторова П, Кода В, Долженко Ю. Нові дані щодо могильнику приходської Введенської церкви Києва [Інтернет]. В: Krolowe i biskupi, rycerze i chlopi – identyfikacja zmarlych. Poznan; 2014:249-54. Доступно на: <https://surl.li/wwdtiv>
40. Тегако ЛІ, Микулич АІ, Саливон ИИ. Антропология Белорусского Полесья. Минск: Наука и техника; 1978. 158 с.
41. Топинар П. Антропология Топинара [Інтернет]. Санкт-Петербург: Пантелеев; 1879. Доступно на: <https://surl.li/brqevp>
42. Хартанович ВИ. Краніологія карел. В: Антропология современного и древнего населения Европейской части СССР. Ленинград: Наука; 1986. с. 63-120.

43. Хартанович ВИ, Ширококов ИГ. К проблеме формирования антропологического состава населения «Лопских погостов» (по краниологическим материалам могильника XVII – начала XIX века Алозеро) [Интернет]. Археология, этнография и антропология Евразии. 2012;2:141-52. Доступно на: <https://surl.li/qeuxpu>
44. Bushkowitz W. Crania Ucrainica. Український медичний архів. Харків. 1927;1(2-3).
45. Bushkowitz WJ. Crania Ucrainica. Український медичний архів. Одеса. 1928;2.
46. Dolzhenko Yu, Kushtan D. Morphological Characteristics of Cherkasy Male Inhabitants (the 17–18th Centuries). Епохи [EPOCHS]. 2025;33(1):157-77. doi: 10.54664/ZXFX6563

References

1. Abdushelishvili MG. Antropologiya drevnego i sovremennogo naseleniya Gruzii [Anthropology of Ancient and Modern Population of Georgia]. Tbilisi: Metsniereba; 1964. 207 p. Russian.
2. Aleksiev VP. Materialy do kraniohichnoi kharakterystyky ukrainskoho narodu [Materials for Craniological Characteristics of the Ukrainian Population]. Materialy z antropologii Ukrainy. 1971;5:30-54. Ukrainian.
3. Alekseev VP. Izbrannoe. Vol. 4 [Selected Works]. Moscow: Nauka; 2008. 343 p. Russian.
4. Alekseev VP. Izbrannoe. Vol. 5. Proiskhozhdienie narodov Kavkaza [Selected Works. Vol. 5. Origin of the Peoples of the Caucasus]. Moscow; 2009. 323 p. Russian.
5. Alekseev VP, Debets GF. Kranimetriya. Metodika antropologicheskikh issledovaniy [Cranimetry. Methods of Anthropological Research]. Moscow: Nauka; 1964. 127 p. Russian.
6. Berezina OYu. Adaptatsiia modelei korporativnoi sotsialnoi vidpovidalnosti do natsionalnykh umov [Adaptation of Corporate Social Responsibility Models to National Conditions] [Internet]. Naukovyi visnyk Poltavskoho universytetu ekonomiky i torhivli. Seria: Ekonomichni nauky. 2010;4(2):60-65. Available from: http://nbuv.gov.ua/UJRN/Nvpushk_2010_4%282%29__13. Ukrainian.
7. Velikanova MS. Paleoantropologiya Prutsko-Dnestrovskogo mezhdurechya [Paleoanthropology of the Prut-Dniester Interfluvium]. Moscow: Nauka; 1975. 284 p. Russian.
8. Vynohradka LI, Potiekhina ID, Dolzhenko YuV. Formuvannia sotsialno-prostorovoi i antropohichnoi struktury davnoi Vinnytsi za arkeoholichnyimi (XIII–XVI st.) i antropohichnyimi (XVIII–XIX st.) materialamy [Formation of Social-Spatial and Anthropological Structure of Ancient Vinnytsia Based on Archaeological (13th – 16th Centuries) and Anthropological (18th – 19th Centuries) Materials]. Storinky istorii. 2021;51:24-52. doi: 10.20535/2307-5244.51.2020.220174. Ukrainian.
9. Goncharova NN. Formirovanie antropologicheskogo raznoobraziya srednevekovykh gorodov: Yaroslavl, Dmitrov, Kolomna [Formation of Anthropological Diversity of Medieval Cities: Yaroslavl, Dmitrov, Kolomna] [Internet]. Vestnik antropologii. 2011;19:202-16. Available from: <https://surl.li/jvvlmq>. Russian.
10. Husak VV, Hospodariov DV, Lushchak VV. Statystyka malych vybirok u biolohii i medytsyni z osnovamy prohramuvannia v Python i R [Small Sample Statistics in Biology and Medicine with Basics of Programming in Python and R] [Internet]. Ivano-Frankivsk: Holinei OV; 2025. 262 p. Available from: <https://surl.li/rbreox>. Ukrainian.
11. Debets GF. Opyt kranimetriceskogo opredeleniya doli mongoloidnogo komponenta v smeshannykh gruppakh naseleniya SSSR [Cranimetric Estimation of the Mongoloid Component in Mixed Population Groups of the USSR]. In: Problemy antropologii i istoricheskoy etnografii Azii. Moscow: Nauka; 1968. p. 13-22. Russian.
12. Denisova RYa. Antropologiya drevnikh baltov [Anthropology of Ancient Balts]. Riga: Zinatne; 1975. 400 p. Russian.
13. Deryabin VE. Kurs lektsiy po mnogomernoy biometrii dlya antropologov [Course of Lectures on Multivariate Biometry for Anthropologists]. Moscow: MGU; 2008. 332 p. Russian.
14. Dolzhenko Y. Anthropological structure of the male population of Chernihiv-Siveria land of the 17th–19th centuries. Nauk. zap. Biology Research. 2024;(1-2):71-85. doi: 10.31654/2786-8478-2024-BN-1-2-71-85. Ukrainian.
15. Dolzhenko YuV. Antropohichni materialy mohylnyka kozatskoho chasu Liutenka [Anthropological Materials of the Cossack Period Burial Ground Liutenka] [Internet]. In: Problemy doslidzhennia pam'iatok arkeoholohii skhidnoi Ukrainy. Luhansk; 2012. p. 487-507. Available from: <https://surl.li/dhuff>. Ukrainian.
16. Dolzhenko YuV. Etnichni zviyazky naselennia mistechka Liutenka XVII st.: za danymy antropohii [Ethnic Connections of the Population of the Town of Liutenka in the 17th Century: Based on Anthropological Data] [Internet]. Scriptorium nostrum. 2017;3(9):101-120. Available from: <https://surl.li/uxyfr>. Ukrainian.
17. Dolzhenko YuV. Kraniohiiia naselennia Kyivskoho Podolu 16–18 st. (mohylnyk po vul. Yurkivska, 3) [Craniology of the Population of Kyiv Podil in the 16th–18th Centuries (Burial Ground at Yurkivska St., 3)] [Internet]. Naukovi zapysky TNPU. Seria: istoriia. 2016;2(3):3-17. Available from: <https://surl.li/hwtgvb>. Ukrainian.
18. Dolzhenko YuV. Kraniohiiia naselennia Slobidskoi Ukrainy (Slobozhanshchyny) XVII–XIX st. [Craniology of the Population of Slobidska Ukraine (Slobozhanshchyna) in the 17th – 19th Centuries] [Internet]. Ukrainoznavets. 2018;18:30-34. Available from: <https://surl.li/beicxn>. Ukrainian.
19. Dolzhenko YuV. Nemetricheeskie priznaki na chelovecheskikh cherepakh iz mogilnika vremen kazachestva – Stayki [Non-Metric Traits on Human Skulls from the Cossack Period Burial Ground – Stayki]. Vestnik antropologii. 2012;19:169-81. Russian.
20. Dolzhenko YuV. Kraniohiiia pokhovanykh u Voznesenskomu nekropoli (Kyivskiy Arsenal) [Craniology of Individuals Buried in the Voznesensky Necropolis (Kyiv Arsenal)] [Internet]. Istorychna pamiat. 2017;37:88-110. Available from: <https://surl.li/slayct>. Ukrainian.
21. Dolzhenko YuV. Cholovicha vybirka pokhovan XVI–XIX st. terytorii Volyni (za danymy kraniohii) [Male Sample of Burials of the 16th – 19th Centuries from the Territory of Volyn (Based on Craniological Data)]. Litopys Volyni. 2020;22:7-18. doi: 10.32782/2305-9389/2020.22.01
22. Dolzhenko YuV, Zlatohorskyi OE. Antropohichni materialy XIV–XV st. z rozkopok u s. Ratniv [Anthropological Materials of the 14th–15th Centuries from Excavations in Ratniv Village] [Internet]. Naukovi zapysky TNPU. Seria: istoriia. 2016;1(4):11-22. Available from: <https://surl.li/ieckin>. Ukrainian.
23. Dolzhenko YuV, Moizhes VV. Kraniohiiia cholovichykh pokhovan iz tserkvy Uzhhorodskoho zamku [Craniology of Male Burials from the Church of Uzhhorod Castle] [Internet]. Siverianskyi litopys. 2025;1(181):16-32. doi: 10.58407/litopis.250102. Ukrainian.
24. Dolzhenko Yu, Priadko O. Istoryko-antropohichnyi narys pokhovan XVI–XVIII st. z s. Zhovnyno na Cherkashchyni [Historical and Anthropological Essay on 16th–18th Century Burials from Zhovnyno Village, Cherkasy Region] [Internet]. Etnichna istoriia narodiv Yevropy. 2014;44:43-50. Available from: http://nbuv.gov.ua/UJRN/eine_2014_44_9. Ukrainian.
25. Dolzhenko YuV, Khomenko OO. Dva cherepa zaporozkykh kozakiv XVIII st. z rozkopok DI Yavornytskoho (Stepova Naddnyprianshchyna) [Two Skulls of Zaporozhian Cossacks of the 18th Century from Excavations of D.I. Yavornytskyi (Steppe Dnieper Region)] [Internet]. Vcheni zapysky TNU. Seria:

- istorychni nauky. 2021;32(71)(3):315-31. Available from: <https://surl.li/pwpir1>. Ukrainian.
26. Dubov AI, Dubova NA. Antropologicheskaya kharakteristika chetyrekh kraniologicheskikh seriy s territorii Moskvyy [Anthropological Characteristics of Four Craniological Series from the Territory of Moscow]. In: Alekseeva TI, editor. Narody Rossii: ot proshlogo k nastoyashchemu. Antropologiya. Part 2. Moscow; 2000. p. 130-50. Russian.
 27. Diachenko VD. Antropolohichni sklad ukrainskoho narodu [Anthropological Composition of the Ukrainian Population] [Internet]. Kyiv; 1965. 130 p. Available from: <https://archive.org/details/dyachenko1965>. Ukrainian.
 28. Zarinya G. Antropologicheskii sostav naseleniya Augshezme XVI–XIX vv. [Anthropological Composition of the Population of Augshezme in the 16th–19th Centuries]. In: Balty, slavyane, pribaltijskie finny: etnogeneticheskie protsessy. Riga: Nauka; 1990. Russian.
 29. Mark KYu. Paleoantropologiya Estonskoy SSR [Paleoanthropology of the Estonian SSR]. Baltiyskiy etnograficheskiy sbornik trudov Instituta etnografii AN SSSR. 1956;32:170-227. Russian.
 30. Moiseev VG, Shirobokov IG, Kriyska A, Khartanovich VI. Kraniologicheskaya kharakteristika srednevekovogo naseleniya Estonii [Craniological Characteristics of the Medieval Population of Estonia] [Internet]. In: Radlovskiy sbornik. 2013. p. 71-9. Available from: <https://surl.li/orocus>. Russian.
 31. Pomazanov NN, Salivon II. Morfotipologicheskie osobennosti debrachikefalizatsii u naseleniya tsentralnoy Belarusi v nachale XXI veka [Morphotypological Features of Debrachycephalization in the Population of Central Belarus in the Early 21st Century] [Internet]. Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 23: Antropologiya. 2010;1:66-75. Available from: <https://surl.li/rvedah>. Russian.
 32. Postnikova NM. Antropologicheskaya kharakteristika srednevekovogo naseleniya Bolgarii (IV–XV i XIX–XX vv.) [Anthropological Characteristics of the Medieval Population of Bulgaria (4th – 15th and 19th – 20th Centuries)]. Sovetskaya etnografiya. 1966;6:90-97. Russian.
 33. Postnikova NM. K voprosu o brakhikefalizatsii naseleniya Bolgarii (po kraniologicheskim materialam XIX–XX vv.) [On the Issue of Brachycephalization of the Population of Bulgaria (Based on Craniological Materials of the 19th – 20th Centuries)]. Sovetskaya etnografiya. 1973;4:123-9. Russian.
 34. Potiekhina ID. Kraniolohichni kompleks meshkantsiv mistechka Staiky XVII st. i yoho pokhodzhennia [Craniological Complex of the Inhabitants of Staiky Town in the 17th Century and Its Origin] [Internet]. Istorychna antropolohiia ta bioarkheolohiia Ukrainy. 2020;2:125-39. Available from: <https://surl.li/jrvkhc>. Ukrainian.
 35. Rudych TO. Antropolohichni materialy z rozkopok Medzhybozha [Anthropological Materials from Excavations of Medzhybizh]. In: Tolkachov YuI. Medzhybizka fortetsia [Medzhybizh Fortress]. Kyiv; 2010. p. 122-30. Ukrainian.
 36. Rudych TO. Naseleattia Serednoho Podniprov'ia I–II tysiacholittia za materialamy antropolohii [Population of the Middle Dnieper Region in the 1st – 2nd Millennia Based on Anthropological Materials]. Kyiv; 2014. 298 p. Ukrainian.
 37. Rudych TO, Potiekhina ID, Kozak DN. Rozdil IX [Chapter IX] [Internet]. In: Ivakin H, Koziuba V, Chmil L, et al. Mykhailivskyy Zolotoverkhyi monastyr u Kyievi (za arkheolohichnymy doslidzhenniamy 1996–1999 rokiv) [St. Michael's Golden-Domed Monastery in Kyiv (Based on Archaeological Research of 1996–1999)]. Kyiv: IA NAN Ukrainy; 2023. p. 481-538. Available from: <https://surl.li/quzsto>. Ukrainian.
 38. Sokolova K. Antropolohichni materialy mohylnykyv Inkermskoi dolyny [Anthropological Materials of Burial Grounds of the Inkerman Valley]. Arkheolohichni pamiatky URSR. 1963;13:124-59. Ukrainian.
 39. Taranenko S, Viktorova P, Koda V, Dolzhenko Yu. Novi dani shchodo mohylnyky prykhodskoi Vvedenskoï tserkvy Kyieva [New Data on the Burial Ground of the Parish Vvedenska Church in Kyiv] [Internet]. In: Krolove i biskupi, rycerze i chlopi – identyfikacja zmarlych. Poznan; 2014. p. 249-54. Available from: <https://surl.li/wwdttv>. Ukrainian.
 40. Tegako LI, Mikulich AI, Salivon II. Antropologiya Belorusskogo Polesya [Anthropology of Belarusian Polesia]. Minsk: Nauka i tekhnika; 1978. 158 p. Russian.
 41. Topinar P. Antropologiya Topinara [Topinard's Anthropology] [Internet]. Saint Petersburg: Panteleev; 1879. Available from: <https://surl.li/brqevp>. Russian.
 42. Khartanovich VI. Kraniologiya karel [Craniology of Karelians]. In: Antropologiya sovremennogo i drevnego naseleniya Evropeyskoy chasti SSSR. Leningrad: Nauka; 1986. p. 63-120. Russian.
 43. Khartanovich VI, Shirobokov IG. K probleme formirovaniya antropologicheskogo sostava naseleniya "Lopskikh pogostov" (po kraniologicheskim materialam mogilnika XVII – nachala XIX veka Alozero) [On the Formation of the Anthropological Composition of the Population of the "Lop Pogo sts" (Based on Craniological Materials of the 17th – Early 19th Century Burial Ground Alozero)] [Internet]. Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii. 2012;2:141-52. Available from: <https://surl.li/quexpu>. Russian.
 44. Bushkowitsch W. Crania Ucrainica. Ukrainskyi medychnyi arkhiv. Kharkiv. 1927;1(2-3). Ukrainian.
 45. Bushkowitsch WJ. Crania Ucrainica. Ukrainskyi medychnyi arkhiv. Odesa. 1928;2. Ukrainian.
 46. Dolzhenko Yu, Kushtan D. Morphological Characteristics of Cherkasy Male Inhabitants (the 17–18th Centuries). Journal Epohi [Epochs]. 2025;33(1):157-77. doi: 10.54664/ZXFX6563

Yu. Dolzhenko

Institute of Archaeology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE MALE CRANIOLOGICAL SERIES OF THE 18th–19th CENTURIES FROM THE POLTAVA GOVERNORATE (BASED ON INDIVIDUAL DATA BY V. P. ALEKSEEV)

Abstract

The study of the physical type of Homo sapiens is important for identifying several controversial phenomena in morphology and race genesis that occurred during the 14th–19th centuries. The investigation of the anthropological composition of the population of the 18th–19th centuries constitutes an essential component in the study of ethnogenesis in the territory of Ukraine. Therefore, craniological series of the

18th–19th centuries should be introduced into scientific circulation not only individually but also within a broader context of regional and interregional comparisons.

In particular, there arises the need to clarify the morphological characteristics of the population of the Poltava Governorate of the 18th–19th centuries to determine the place of this series within the structure of anthropological variability of the Middle Dnipro region more precisely. This article introduces into scholarly circulation the mean values of a sample from the former Poltava Governorate (18th–19th centuries), the individual data of which were published by V. Alekseev. It provides a general characterization of the male craniological series against the background of neighbouring ethnic groups of Ukraine and Europe as a whole and determines distances between individual series of the 16th–19th centuries using multivariate canonical and cluster analysis.

The male sample from the former Poltava Governorate consists of 22 skulls. It has been established that, according to its morphological characteristics, this sample is minimally brachycranial; the cranial height is moderate; the forehead is broad; the face is mesognathic, strongly profiled, moderately wide, and of low height. The orbits are moderately high, and the nose is of medium width. The nasal bridge is high, and nasal projection is pronounced. The sample is not homogeneous and belongs to the large Europid (Caucasoid) race.

It has been found that the upper facial index, as well as facial breadth, does not correspond to the Central Ukrainian craniological type. Considering the standard deviations of craniological traits and their indices, it is suggested that the male group from the former Poltava Governorate is morphologically heterogeneous.

According to multivariate canonical analysis, both southeastern and northwestern directions of biological affinities of the studied male group have been identified, with the latter predominating. Thus, the obtained results rather indicate morphological heterogeneity of the male group from the territory of the former Poltava Governorate and its complex biological structure.

Keywords: physical anthropology; craniology; morphological variability; Homo sapiens; anthropological structure; craniometry; multivariate analysis; cluster analysis; canonical analysis; European population; biology; 18th–19th centuries; Ukraine.

Submitted 10.03.2026

Accepted 19.03.2026

Published 28.05.2026

Відомості про автора

Author Information

Долженко Юрій Володимирович – доктор філософії з біології, молодший науковий співробітник Інституту археології Національної академії наук України, Київ, Україна

Yuriy Dolzhenko – PhD in biology, junior researcher of the Institute of Archaeology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-9807-2835>

yuriy_dolzhenko@ukr.net



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.70-79

УДК 576.535+612.119+57.086.83

Сорочинська Х. І.^{1,2}, Ватліцов Д. В.^{2,3}, Довгопола Н. С.²,
Ткаченко А. В.², Білько Н. М.¹

¹ Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

² ТОВ «Центр ембріональних тканин “ЕмСелл”», Київ, Україна

³ Національний університет охорони здоров'я України імені П. Л. Шупика, Київ, Україна

МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕМОПОЕТИЧНИХ КЛІТИН-ПОПЕРЕДНИКІВ РІЗНИХ ТЕРМІНІВ ГЕСТАЦІЇ В КУЛЬТУРІ *IN VITRO*

Визначення характеристик біооб'єктів для безпечної та ефективною клітинної терапії залишається критично важливим через обмеженість офіційних критеріїв оцінювання якості клітинних препаратів. Гемопоетичні стовбурові клітини ефективно лікують численні патології, а пошук і детальна характеристика альтернативних джерел цих клітин є надзвичайно актуальними для сучасної медицини.

Метою дослідження було встановити закономірності морфофункціональних характеристик гемопоетичних стовбурових клітин (ГСК) та клітин-попередників на ранніх етапах ембріогенезу фетальної печінки в умовах *in vitro*, зокрема щодо їхньої проліферації, диференціювання та колонієутворюючої здатності. У 5–11-тижневих зразках фетальної печінки визначено ключові закономірності розвитку гемопоетичних клітин-попередників: стовбурові та прогеніторні клітини зберігають стабільний колонієутворюючий потенціал, водночас абсолютний вміст колонієутворюючих одиниць (КУО) зростає у 18 разів, а інтегральний показник здатності до колонієутворення та проліферації зростає на ~54 % із гестаційним віком. Виявлено онтогенетичний зсув колонієутворення: домінування еритроїдних колоній на 5-му тижні ($48,0 \pm 15,5$ проти $4,8 \pm 3,1$) із подальшим підвищенням кількості мієлоїдних колоній на 11-му тижні ($7,6 \pm 5,9$), що відображає фізіологічні процеси гемопоетичного дозрівання *in vivo*. Імунофенотиповий аналіз демонструє помірне зниження частоти $CD34^+/CD45^-$ клітин-попередників при 24-кратному зростанні абсолютної кількості та стабільній частоті $CD34^+/CD133^+$ клітин, що відображає гестаційно зумовлене дозрівання субпопуляцій зі збереженням ядра примітивного пулу стовбурових клітин. Отримані дані свідчать, що фетальна печінка є якісним джерелом ГСК та клітин-попередників. Високий проліферативний потенціал та здатність до самооновлення фетальних гемопоетичних клітин-попередників, підтверджені оцінюванням їхньої функціональної активності, розширюють перспективи для ефективного клінічного застосування в регенеративній медицині.

Ключові слова: гемопоетичні стовбурові клітини (ГСК), гемопоетичні клітини-попередники, колонієутворююча одиниця (КУО), фетальна печінка, ембріогенез, колонієутворююча активність, проточна цитометрія, культура *in vitro*.

Вступ

Фетальний гемопоєз у печінці є ключовим етапом розвитку кровотворної системи, під час якого ГСК і клітини-попередники активно

проліферують, диференціюються та формують основу для функціонування зрілої гемопоетичної системи. Печінка ембріона стає головним органом кровотворення на ранніх етапах

розвитку і виконує роль тимчасової, але високо-ефективної ніші для експансії стовбурових клітин. У період приблизно з 5-го по 11-й тиждень гестації вона трансформується з первинного місця колонізації примітивних клітин у структурований гемопоетичний орган, здатний підтримувати мультилінійне диференціювання та інтенсивну проліферацію, самооновлення ГСК у комітовані клітини крові [1-3]. У цей час формуються складні взаємодії між гемопоетичними клітинами та мікрооточенням печінки, яке містить гепатоцити, ендотеліальні клітини та мезенхімальні стромальні елементи, що створюють оптимальні умови, зокрема, внаслідок формування спеціалізованих гемопоетичних ніш із чіткою просторово-часовою організацією для розвитку ГСК та клітин-попередників [4,8].

Формування фетального гемопоезу відбувається за чітко координованою просторово-часовою програмою. Перші справжні ГСК виникають у регіоні аорто-гонадо-мезонефросу, звідки вони мігрують до печінки приблизно на 5-му тижні гестації [5,6]. Після колонізації печінка стає основним органом гемопоезу, де відбувається експоненційне зростання кількості ГСК та формування різноманітних популяцій попередників. Ці клітини здатні до еритроїдного, мієлоїдного та лімфоїдного диференціювання, що забезпечує швидке формування системи крові ембріона [3,7]. До того ж мікрооточення фетальної печінки не лише підтримує проліферацію, але й регулює баланс між самооновленням та диференціюванням клітин [4].

Попри значний прогрес у розумінні розвитку гемопоезу, механізми, що визначають співвідношення різних субпопуляцій ГСК і клітин-попередників та їхні функціональні властивості, залишаються недостатньо дослідженими. Зі збільшенням терміну гестації клітинність фетальної печінки зростає експоненційно, однак взаємозв'язок між кількісними змінами клітин та їхніми функціональними характеристиками, а саме проліферативною здатністю, клоногенним потенціалом і схильністю до лінійного диференціювання, досі вивчено неповністю [9,10]. Деякі дослідження свідчать, що протягом ранніх етапів розвитку відбувається поступовий перехід від домінування примітивного еритропоезу до більш складної системи мультилінійного кровотворення, що відображає загальну програму дозрівання гемопоетичної системи [11].

Фетальні ГСК та клітини-попередники мають низку унікальних біологічних властивостей, які відрізняють їх від ГСК постнатального періоду. Зокрема, вони мають підвищену проліферативну

активність, більшу здатність до самооновлення та високу експресію генів, пов'язаних із репарацією ДНК, антиоксидантним захистом та клітинним метаболізмом [6,12]. Ці особливості забезпечують швидке розширення популяції клітин крові, необхідне для інтенсивного росту ембріона. Крім того, фетальні ГСК та клітини-попередники демонструють вищу метаболічну активність, включно з посиленою мітохондріальною функцією та більшою ефективністю клітинного циклу, що сприяє їхній високій регенеративній здатності [1]. У міру розвитку (збільшення тижнів гестації) та поступового перенесення основного осередку гемопоезу до кісткового мозку ці властивості змінюються, що супроводжується зниженням проліферативної активності та більшою спеціалізацією клітин [4].

Важливим аспектом дослідження гемопоетичних клітин є оцінювання їхнього колонієутворюючого потенціалу та здатності до формування колоній. Саме тест на колонієутворюючу здатність *in vitro* вважають «золотим стандартом» для функціонального оцінювання кровотворних клітин-попередників та широко застосовують для аналізу їхнього диференціального потенціалу [7]. Ці методи дають змогу визначити співвідношення різних типів колоній, зокрема еритроїдних, гранулоцитарно-макрофагальних та мультипотентних попередників, що відображає функціональну структуру гемопоетичної системи на певному етапі розвитку.

Сучасні дослідження активно поєднують функціональні тести з імунофенотипуванням клітин за допомогою багатопараметричної проточної цитометрії. Маркери CD34, CD45 та CD133 широко використовують для ідентифікації різних стадій розвитку гемопоетичних клітин від примітивних стовбурових до більш диференційованих попередників [10,13]. Комбінований аналіз цих маркерів дає змогу більш точно визначати субпопуляції ГСК і клітин-попередників, їхній ступінь зрілості та потенціал до самооновлення. Крім того, оцінювання функціонального стану клітин, включно з показниками метаболічної активності, мембранної цілісності та рівнем спонтанної активації, може слугувати важливим індикатором життєздатності клітин і прогнозувати їхню терапевтичну ефективність [14].

З огляду на перспективи використання фетальних гемопоетичних клітин у регенеративній медицині та клітинній терапії, зростає інтерес до дослідження їхніх морфофункціональних характеристик на ранніх етапах розвитку. Фетальні ГСК і клітини-попередники розглядають як перспективне джерело клітин для трансплантації, внутрішньоутробної терапії генетичних

захворювань та створення клітинних препаратів нового покоління [3,5]. Завдяки високій проліферативній здатності і потенціалу до мультилінійної реконституції ці клітини є особливо привабливими для клінічного застосування.

Метою дослідження було з'ясування кореляційних зв'язків між терміном гестації та морфологічно-функціональним станом гемопоетичних клітин-попередників фетальної печінки. Визначення параметрів їхньої життєдіяльності в умовах *in vitro* (проліферація, колонієутворення, лінійне диференціювання) є критично важливим для розуміння онтогенезу гемопоєзу та розроблення новітніх біотехнологічних підходів у регенеративній медицині.

Матеріали та методи дослідження

Для дослідження використовували суспензії клітин фетальної печінки, виділених з ембріонів людини на 5–11 тижнях гестації, отриманих після планового переривання вагітності з соціальних причин за наявності інформованої згоди в акредитованих закладах охорони здоров'я. Роботу з фетальними тканинами проведено відповідно до етичних принципів, затверджених Комітетом з питань етики при Кабінеті Міністрів України, методичних рекомендацій «Етичні питання та норми при роботі з ембріональними тканинами людини» (Міністерство охорони здоров'я України, 20.09.2004), національних етичних та правових стандартів, а також положень Гельсінської декларації [15].

Для кожного гестаційного тижня клітинні суспензії відбирали випадковим чином із криобанку, де вони зберігалися в рідкому азоті за температури $-196\text{ }^{\circ}\text{C}$. Для кожного терміну гестації відбирали по 20 зразків об'ємом 1 мл із концентрацією $(8,5 \pm 3,5) \times 10^6$ клітин/мл та життєздатністю клітин $>90\%$. Зразки були протестовані та підтверджені як вільні від бактеріальних, грибкових і вірусних патогенів, включно з HIV-1, HIV-2, HPV, HBV, HCV, EBV, CMV, HHV-6, HSV-1/2, *Treponema pallidum*, вірусом краснухи, *Parvovirus B19*, *Mycoplasma genitalium*, *Toxoplasma gondii*, *Chlamydia trachomatis*, *Ureaplasma parvum* та *Ureaplasma urealyticum*.

Оцінювання колонієутворюючої здатності та проліферативного потенціалу клітин фетальної печінки проводили відповідно до інструкції виробника набору *Human Methylcellulose Complete Media Kit* (R&D Systems, Catalog # HSC003). Після розморожування зразків кількість життєздатних клітин визначали методом проточної цитометрії. 8000 життєздатних клітин, ресуспендованих у *Cell Resuspension Solution* (R&D

Systems, Catalog # HSC003), вносили в 1 мл *Human Methylcellulose Complete Media* та висівали у 24-лункові планшети. Культивування проводили в CO_2 -інкубаторі за температури $37\text{ }^{\circ}\text{C}$, в атмосфері 5% CO_2 та за відносної вологості 95% протягом 14 діб. Диференційований підрахунок колоній здійснювали на 11–14-ту добу культивування.

Аналіз імунофенотипу гемопоетичних клітин у суспензії фетальної печінки проводили методом проточної цитометрії на цитометрі CyFlow Space (Sysmex, Німеччина) із використанням лазерів із довжинами хвиль 488 нм та 635 нм. Клітинні суспензії забарвлювали моноклональними антитілами, міченими FITC/PE до CD45/CD34 (BD Biosciences, США), а також антитілами, міченими APC до CD133 (BD Biosciences, США). Для оцінювання життєздатності клітин використовували пропідій йодид, тіазоловий оранжевий та тетраметилродамін етиловий ефір. Збір та обробку даних здійснювали з використанням програмного забезпечення FlowMax 2.9 (Quantum Analysis GmbH, Німеччина).

Статистичний аналіз було виконано мовою програмування Python із використанням бібліотек *scipy*, *statsmodels* та *scikit-learn* відповідно до загальноприйнятих стандартів обробки біологічних масивів даних. Для вибору між параметричними та непараметричними методами здійснювали ретельну перевірку розподілу на нормальність за допомогою тестів Шапіро – Вілка та Колмогорова – Смирнова.

Міжгрупові порівняння проводили з використанням дисперсійного аналізу (ANOVA) для нормально розподілених даних або непараметричного критерію Краскела – Волліса в інших випадках. Для контролю помилки множинних порівнянь застосовували *post hoc* тести Даннетта або Манна – Уїтні з корекцією частоти хибних виявлень (FDR). Кореляційний аналіз парних зв'язків між предикторами та показниками КУО проводили за методом Пірсона, а для розподілів, що відрізнялися від нормального, додатково розраховували коефіцієнти рангової кореляції Спірмена. Статистично значущими вважали результати за $p < 0,05$; значення $p < 0,10$ розглядали як тенденцію, що потребує подальшого вивчення.

Було побудовано моделі багатофакторної регресії методом найменших квадратів. Якість моделей оцінювали за скоригованим коефіцієнтом детермінації (R^2), загальним рівнем значущості (p), стандартною помилкою апроксимації та діагностикою залишків.

Результати

У цьому дослідженні проаналізовано 140 суспензій фетальної печінки з 5-го по 11-й тиждень гестації по 20 суспензій клітин на кожний досліджуваний термін гестації, що дало змогу оцінити морфофункціональні характеристики ГСК та клітин-попередників на ранніх етапах ембріогенезу завдяки підрахунку колоній з ідентифікацією їхніх типів та оцінюванням імунофенотипу.

Абсолютні показники КУО продемонстрували чітку залежність від гестаційного віку, збільшуючись від $0,125 \pm 0,066 \times 10^6$ КУО (див. таблицю) на суспензію на 5-му тижні до $2,292 \pm 0,788 \times 10^6$ КУО та на 11-му тижні (рангова кореляція Спірмена $\rho = 0,743$, $r = 2,06 \times 10^{-88}$). Це 18-кратне збільшення виходу КУО, зумовлене розширенням гемопоетичної ніші, відповідало росту маси тканини фетальної печінки та кількості життєздатних клітин.

На відміну від загального виходу КУО, внутрішня колонієутворююча ефективність не залежала від гестаційного віку. Проліферативний потенціал не демонстрував статистично значущої кореляції з тижнем гестації, що свідчить про стабільну проліферативну та колонієутворюючу здатність гемопоетичних клітин-попередників упродовж 5–11 тижнів ембріонального розвитку.

Динаміка колонієутворення ГСК і клітин-попередників із фетальної печінки в умовах культивування *in vitro* (рис. 1) свідчить про те, що, хоча загальна кількість гемопоетичних клітин-попередників суттєво зростає зі збільшенням гестаційного віку, їхні внутрішні функціональні характеристики залишаються стабільними [4].

У разі культивування *in vitro* гемопоетичні клітини-попередники фетальної печінки формують усі типи колоній (рис. 2) та демонструють високу колонієутворюючу здатність на всіх термінах гестації, що підтверджує перспективність фетальної печінки як джерела ГСК.

Таблиця

Кількісна характеристика гемопоетичних клітин-попередників на різних термінах гестації

Тиждень гестації	Загальна кількість КУО ($\times 10^6$)	Проліферативний потенціал
5-й	$0,125 \pm 0,066$	$0,660 \pm 0,205$
6-й	$0,238 \pm 0,121$	$0,751 \pm 0,351$
7-й	$0,392 \pm 0,203$	$0,694 \pm 0,327$
8-й	$0,559 \pm 0,204$	$0,608 \pm 0,232$
9-й	$0,927 \pm 0,326$	$0,630 \pm 0,277$
10-й	$1,729 \pm 0,752$	$0,739 \pm 0,264$
11-й	$2,292 \pm 0,788$	$0,680 \pm 0,237$

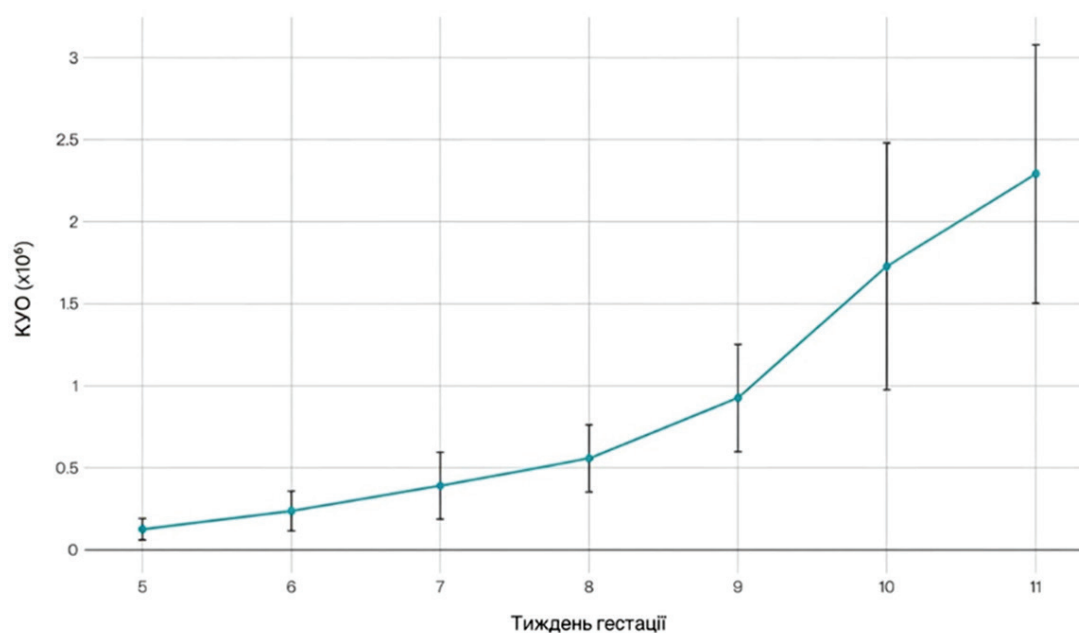


Рис. 1. Динаміка колонієутворення ГСК і клітин-попередників із фетальної печінки в умовах культивування *in vitro* на етапах раннього ембріогенезу з 5-го по 11-й тиждень гестації

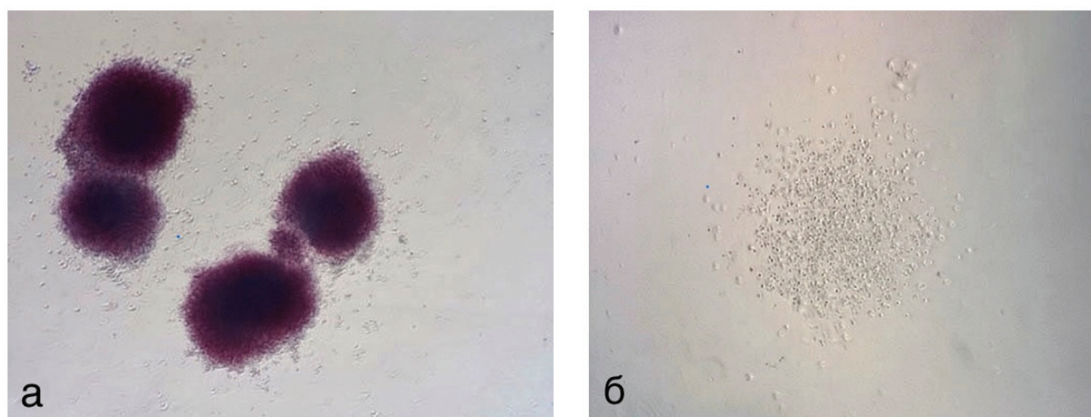


Рис. 2. Колонії гемопоетичних клітин-попередників у культурі *in vitro* фетальної печінки: *a* – еритроїдна колонієутворююча одиниця (КYO-Е), *б* – гранулоцитарно-макрофагальна колонієутворююча одиниця (КYO-ГМ), зб. $\times 50$. Інвертований мікроскоп

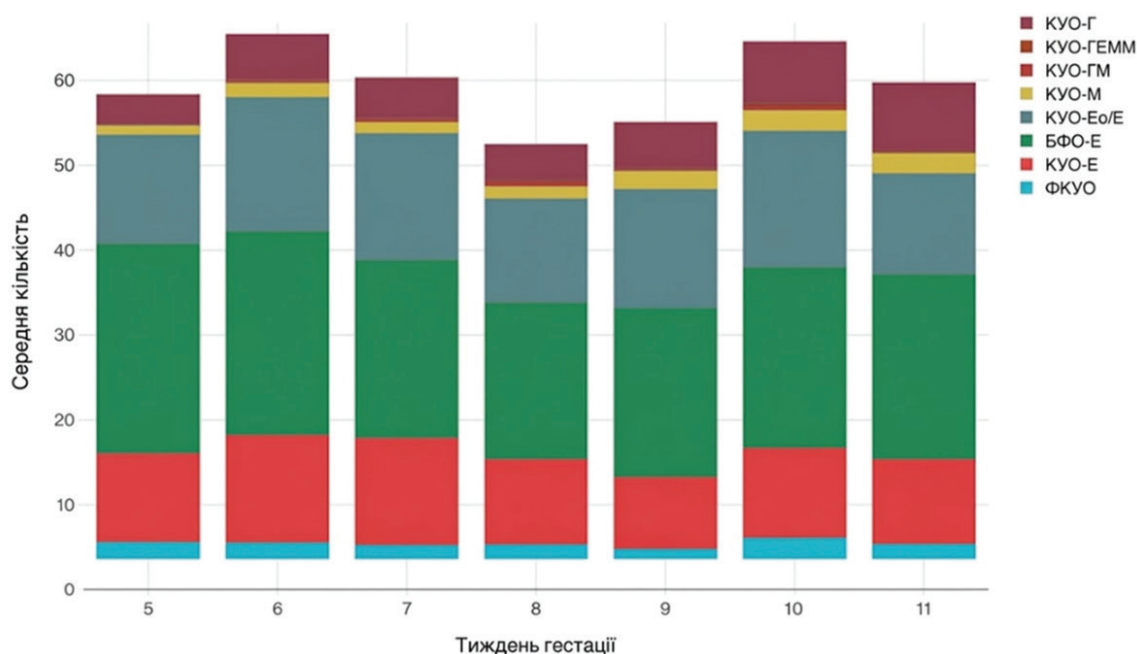


Рис. 3. Розподіл типів колонієутворюючих одиниць (КYO) з 5-го по 11-й гестаційний тиждень

Колонії KYO-Е домінували на всіх гестаційних стадіях, хоча їхня частка поступово зменшувалася – приблизно з 44 % на 5-му тижні до 36 % на 11-му тижні (рис. 3). Паралельно колонії KYO-Г демонстрували найбільш виражене зростання з 6,3 % до 15,4 %, що свідчить про поступове зміщення гемопоезу в бік гранулопоезу в міру дозрівання фетальної гемопоетичної системи [16]. Колонії KYO-М показали більш помірне збільшення з 2 % до 4 %. Така динаміка свідчить про поступову лінійну комітованість клітин у фетальній печінці, що оптимізує гемопоетичний вихід відповідно до зростаючих фізіологічних потреб організму, що розвивається [4].

За допомогою проточної цитометрії вдалось продемонструвати чіткі імунотипові профілі, що змінювалися залежно від гестаційного віку. У дослідженні виділено чотири популяції за імунотипом, а саме: примітивні ГСК – $CD34^+/CD45^-$; ГСК і клітини-попередники – $CD34^+/CD133^+$; ранні клітини-попередники – $CD34^+/CD45^+/CD133^+$; комітовані гемопоетичні клітини-попередники – $CD34^+/CD45^+$. Відсотковий вміст поверхневих маркерів ГСК і клітин-попередників відносно загальної кількості життєздатних клітин на різних термінах гестації показує чіткі закономірності (рис. 4).

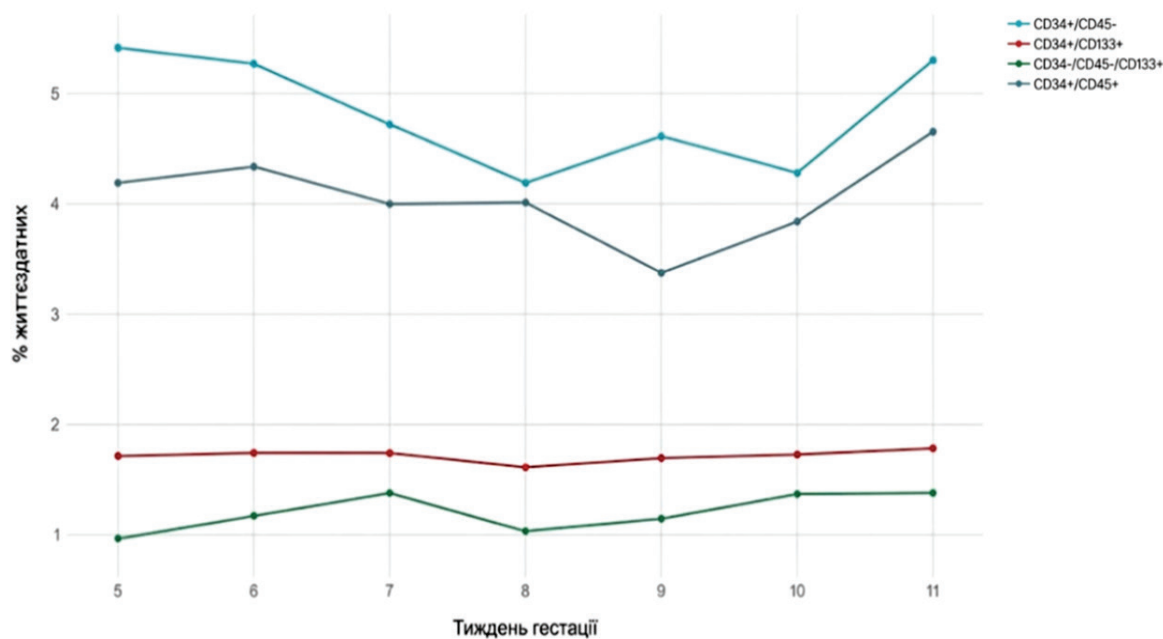


Рис. 4. Відсотковий вміст поверхневих маркерів ГСК і клітин-попередників (відносно загальної кількості життєздатних клітин) на різних термінах гестації

Частка примітивної субпопуляції клітин-попередників CD34⁺/CD45⁻ показала помірне, але статистично значуще зниження з 5,29 ± 2,26 % на 5-му тижні до 4,09 ± 1,53 % на 10-му тижні, після чого спостерігалось повторне зростання до 5,09 ± 1,27 % на 11-му тижні.

Частка примітивних гемопоетичних клітин-попередників CD34⁺/CD45⁻ демонструвала статистично значуще зниження зі збільшенням гестаційного віку. Така закономірність узгоджується з даними літератури, які свідчать про пікові значення CD34⁺ клітин у період 8–10 тижнів гестації з подальшим їх зменшенням [16]. Хоча абсолютна кількість клітин CD34⁺/CD45⁻ зростала, їхня відносна частка зменшувалася внаслідок зростаючих популяцій дозріваючих гемопоетичних клітин.

Популяція CD34⁺/CD133⁺ не демонструвала статистично значущих змін залежно від гестаційного віку. Така пропорційна стабільність узгоджується зі спостереженнями, що частота CD133⁺ ГСК/мультипотентних попередників у фетальній печінці істотно не відрізняється від джерел постнатального періоду, що свідчить про відносно постійний розмір справжнього стовбурово-клітинного компартменту [4]. Стабільність цієї популяції вказує на її критичну та тривалу роль у підтриманні гемопоезу протягом фетального розвитку.

Фракція плюрипотентних ГСК CD34⁺/CD133⁺ залишалася надзвичайно стабільною протягом усіх тижнів гестації (середній діапазон

1,56–1,71 %, $p = 0,595$). Аналогічно популяція комітованих клітин-попередників CD34⁺/CD45⁺ не показала значущого зв'язку з віком гестації ($p = -0,069$, $p = 0,125$), зберігаючи стабільну частку 3,27–4,45 % у період 5–11 тижнів гестації.

Сукупно ці результати свідчать про траєкторію диференціювання, за якої примітивна популяція CD34⁺/CD45⁻, незважаючи на зростання її абсолютної кількості, пропорційно робить менший внесок у загальний клітинний пул у міру диференціювання та дозрівання комітованих клітин-попередників [4,16].

Усі чотири популяції демонструють приріст з віком гестації: абсолютна кількість примітивних гемопоетичних стовбурових клітин (рис. 5) CD34⁺/CD45⁻ зростає від $0,84 \times 10^6$ на 5-му тижні до $19,9 \times 10^6$ на 11-му тижні (24-кратне збільшення), кількість клітин популяції CD34⁺/CD133⁺ – від $0,28 \times 10^6$ до $7,7 \times 10^6$, ранніх клітин-попередників CD34⁺/CD45⁻/CD133⁺ – від $0,15 \times 10^6$ до $5,4 \times 10^6$, а комітованих клітин-попередників CD34⁺/CD45⁺ – від $0,82 \times 10^6$ до $22,1 \times 10^6$.

Абсолютне зростання найбільше в популяції CD34⁺/CD45⁻ та CD34⁺/CD45⁺, що відображає інтенсивний розвиток як примітивних, так і комітованих гемопоетичних популяцій під час онтогенезу фетальної печінки. Високий рівень експресії CD34⁺ клітин у мононуклеарних клітинах фетальної печінки, особливо в період 8–11-го тижнів гестації, свідчить про значний гемопоетичний потенціал цієї тканини [16].

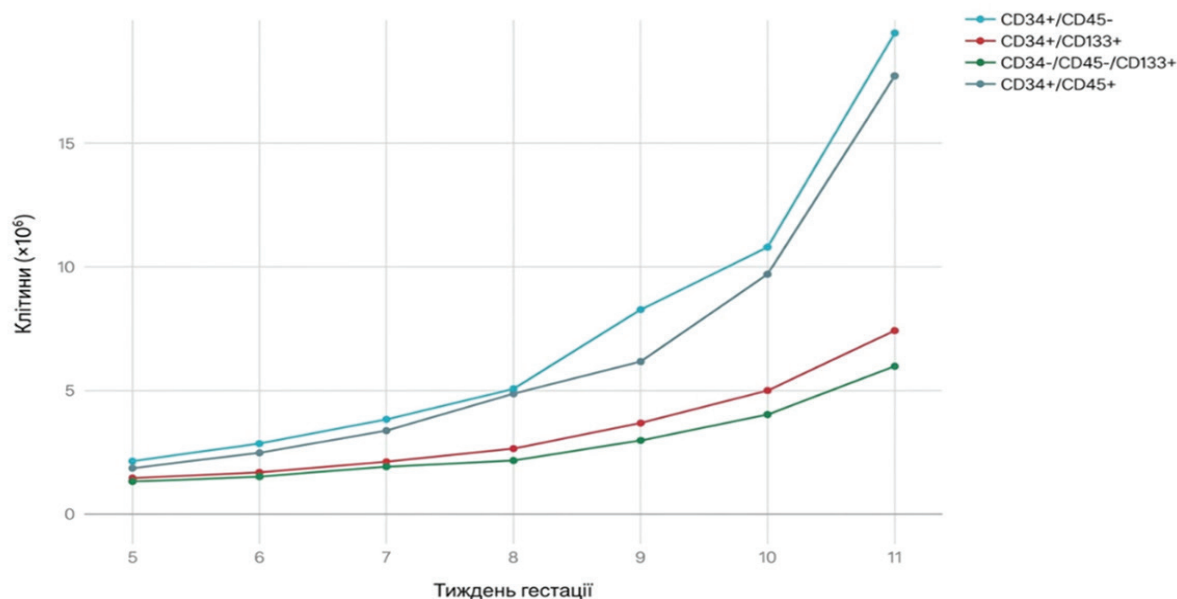


Рис. 5. Абсолютна кількість ГСК і клітин-попередників на різних термінах гестації

Обговорення

Отримані результати свідчать, що вік гестації є ключовим детермінантом збільшення загальної кількості гемопоетичних клітин-попередників завдяки одночасному розширенню маси тканини фетальної печінки та її клітинності, що зумовлює ~18-кратне зростання загального вмісту КУО з 5-го до 11-го тижня гестації. Така динаміка узгоджується з класичними уявленнями про гемопоез у фетальній печінці, який досягає піка між 12-м та 24-м тижнями, з подальшою міграцією до кісткового мозку [2,5]. Виявлений сильний прямий кореляційний зв'язок між терміном гестації та загальною кількістю колонієутворюючих одиниць (коефіцієнт рангової кореляції Спірмена $\rho = 0,743$, $p = 2,06 \times 10^{-88}$) свідчить про те, що вік гестації є визначальним чинником у формуванні пулу гемопоетичних клітин. Отримані дані узгоджуються з сучасними уявленнями про експансію гемопоетичної ніші фетальної печінки, яка забезпечує інтенсивне збільшення пулу гемопоетичних клітин завдяки взаємодії з мікрооточенням та просторово-часовій організації ніші [8].

Водночас стабільність проліферативного потенціалу та ефективності колонієутворення вказує на те, що розширення відбувається переважно завдяки збільшенню кількості клітин, а не зміні їхніх функціональних властивостей. Подібний феномен описано для фетальних ГСК, які мають високу проліферативну активність, але відносно стабільні функціональні параметри на ранніх стадіях розвитку [7,17]. Це узгоджується з концепцією «масштабування через експансію пулу»,

що дає змогу уникнути передчасного виснаження стовбурових клітин.

Зменшення частки CD34⁺/CD45⁻ клітин у динаміці гестації відображає поступове дозрівання гемопоетичного компартменту та зсув у бік більш диференційованих популяцій. Це відповідає відомим моделям розвитку, згідно з якими ранні ГСК, що походять з аорто-гонадо-мезонефросу, колонізують фетальну печінку, де активно проліферують і диференціюються в лінійно-комітовані клітини, після чого мігрують до кісткового мозку [3,10]. Отже, зміни фенотипу можуть відображати як локальне диференціювання, так і міграційні процеси між гемопоетичними нішами.

Стабільна частка CD34⁺/CD133⁺ клітин упродовж усіх досліджуваних гестаційних термінів (1,56–1,71 %; $p = 0,595$) свідчить про існування механізмів, що підтримують пул найбільш примітивних ГСК на відносно сталому рівні. Водночас варто зазначити, що CD133 розглядають як маркер субпопуляції примітивних ГСК із високим потенціалом самооновлення [13]. Відсутність залежності цього показника від гестаційного віку вказує на те, що найпримітивніший резерв стовбурових клітин зберігає відносно стабільну чисельність попри загальне збільшення органа, що, ймовірно, відображає жорстке регулювання з боку мікрооточення фетальної печінки. Відомо, що клітинні компоненти ніші, зокрема ендотеліальні та стромальні клітини, продукують ключові регуляторні фактори (SCF та CXCL12), які забезпечують баланс між самооновленням і диференціюванням ГСК [3,18]. Крім того, сигнальні шляхи Notch і Wnt відіграють

критичну роль у підтриманні примітивного стану ГСК, тоді як їх дисрегуляція пов'язана з передчасним диференціюванням та виснаженням стовбурового пулу [18].

Виявлена позитивна кореляція між експресією CD133 та колонієутворюючою здатністю узгоджується з даними про функціональну значущість цього маркера. CD133⁺ клітини демонструють підвищений проліферативний і репопуляційний потенціал як у фетальних, так і в постнатальних джерелах гемопоєзу [13], що підтверджує його придатність як критерію відбору клітин із високою функціональною активністю.

Аналіз розподілу колонієутворюючих одиниць показує збереження рівня еритроїдних колоній ($48,0 \pm 15,5$ на 5-му тижні та $43,7 \pm 18,9$ на 11-му тижні) за одночасного зростання мієлоїдних колоній (з $4,8 \pm 3,1$ до $7,6 \pm 5,9$). Це відображає фізіологічний перехід від домінування еритропоєзу до формування мультилінійного гемопоєзу [2,3]. На ранніх етапах розвитку (5–8 тижнів) фетальна печінка виконує переважно еритропоєтичну функцію, забезпечуючи кисневі потреби ембріона [2,5], тоді як на пізніших етапах розвитку (9–11 тижнів) активується грануло- та моноцитопоєз, що пов'язано з дозріванням імунної системи та набуттям мультилінійної компетентності [3].

Отже, результати демонструють, що для раннього фетального гемопоєзу характерне збалансоване поєднання інтенсивної експансії клітинного пулу, поступового фенотипового дозрівання та стабільного підтримання примітивної фракції ГСК, що забезпечує ефективне формування гемопоєтичної системи.

З практичного погляду, отримані результати мають значення для вибору оптимального джерела фетальних гемопоєтичних клітин. Для ранніх

гестаційних термінів характерна вища проліферативна активність клітин, тоді як пізніші забезпечують більший абсолютний вихід клітин зі збереженням їхніх функціональних характеристик. Це відкриває можливості для диференційованого підходу до використання клітин залежно від клінічних потреб.

Висновки

У цьому дослідженні фетальної печінки 5–11 тижнів гестації визначено основні закономірності раннього розвитку гемопоєтичних клітин-попередників: ГСК і клітини-попередники зберігають стабільну колонієутворюючу активність, водночас абсолютний вміст КУО зростає у 18 разів, а інтегральний показник здатності до колонієутворення та проліферації зростає на 54 % із терміном гестації.

Виявлено онтогенетичний зсув колонієутворення: спостерігається домінування еритроїдних колоній на 5-му тижні ($48,0 \pm 15,5$ проти $4,8 \pm 3,1$) з подальшим підвищенням кількості мієлоїдних колоній на 11-му тижні ($7,6 \pm 5,9$), що відображає фізіологічні процеси гемопоєтичного дозрівання *in vivo*. Імунофенотипування показало помірне зниження CD34⁺/CD45⁻прогеніторних клітин водночас із 24-кратним збільшенням абсолютної кількості, тоді як CD34⁺/CD133⁺ клітини залишаються стабільними, що відображає гестаційно зумовлене дозрівання субпопуляцій зі збереженням ядра примітивного пулу стовбурових клітин.

Ці дані підкреслюють терапевтичний потенціал фетальних гемопоєтичних клітин для регенеративних протоколів, забезпечуючи стандартизовану основу для оцінювання їхньої функціональної придатності.

References

- Azzoni E, Fantin A. Fetal liver hematopoiesis revisited: a precast hierarchy. *Nat Cardiovasc Res.* 2022;1(10):872. doi: 10.1038/s44161-022-00142-5
- Ivanovs A, Rybtsov S, Ng ES, Stanley EG, Elefanty AG, Medvinsky A. Human haematopoietic stem cell development. *Development.* 2017;144(13):2323-37. doi: 10.1242/dev.134866
- Laurenti E, Göttgens B. From haematopoietic stem cells to complex differentiation landscapes. *Nature.* 2018;553:418-26. doi: 10.1038/nature25022
- Popescu DM, Botting RA, Stephenson E, Green K, Webb S, Jardine L, et al. Decoding human fetal liver haematopoiesis. *Nature.* 2019;574(7778):365-71. doi: 10.1038/s41586-019-1652-y
- Ivanovs A, Rybtsov S, Welch L, Anderson RA, Turner ML, Medvinsky A. Highly potent human hematopoietic stem cells first emerge in the intraembryonic AGM region. *J Exp Med.* 2011;208(12):2417-31. doi: 10.1084/jem.20111688
- Lewis K, Yoshimoto M, Takebe T. Fetal liver hematopoiesis: from development to delivery. *Stem Cell Res Ther.* 2021;12(1):139. doi: 10.1186/s13287-021-02189-w
- Benz C, Copley MR, Kent DG, Wöhler S, Cortés A, Aghaepour N, et al. Hematopoietic stem cell subtypes expand differentially during development. *Cell Stem Cell.* 2012;10(3):273-83. doi: 10.1016/j.stem.2012.02.007
- Mesquita Peixoto M, Soares-da-Silva F, Bonnet V, Zhou Y, Ronteix G, Santos RF, Mailhe MP, Nogueira G, Feng X, Pereira JP, Azzoni E, Anselmi G, de Bruijn MFTR, Perkins A, Baroud CN, Pinto-do-Ó P, Cumano A. Spatiotemporal dynamics of fetal liver hematopoietic niches. *J Exp Med.* 2025;222(2):e20240592. doi: 10.1084/jem.20240592. Epub 2025 Jan 7. PMID: 39775824; PMID: PMC11706214.
- Lotto J, Stephan TL, Hoodless PA. Fetal liver development and implications for liver disease pathogenesis. *Nat Rev Gastroenterol Hepatol.* 2023;20(9):561-77. doi: 10.1038/s41575-023-00775-2
- Calvanese V, Capellera-Garcia S, Ma F, Fares I, Liebscher S, Ng ES, et al. Mapping human haematopoietic stem cells from haemogenic endothelium to birth. *Nature.* 2022;604(7906):534-40. doi: 10.1038/s41586-022-04571-x
- Yokomizo T, Ideue T, Morino-Koga S, Tham CY, Sato T, Takeda N, et al. Independent origins of fetal liver haematopoietic stem and progenitor cells. *Nature.* 2022;609(7928):779-84. doi: 10.1038/s41586-022-05203-0

12. Guo X, Chu L, Ke F, Mu L, Li Z, Cai JJ, et al. Recipient bone marrow assimilates the myeloid/lymphoid reconstitution of distinct fetal hematopoietic stem cells. *Oncotarget*. 2017;8(65):108981-995. doi: 10.18632/oncotarget.22479
13. Vanuytsel K, Villacorta-Martin C, Lindstrom-Vautrin J, et al. Multi-modal profiling of human fetal liver hematopoietic stem cells reveals the molecular signature of engraftment. *Nat Commun*. 2022;13:1103. doi: 10.1038/s41467-022-28616-x
14. Furer N, Rappoport N, Milman O, Lifshitz A, Bercovich A, Ben-Kiki O, et al. Natural and age-related variation in circulating human hematopoietic stem cells. 2023. doi: 10.1101/2023.11.30.569167
15. World Medical Association. World Medical Association Declaration of Helsinki: Ethical Principles for Medical Research Involving Human Participants. *JAMA*. 2025;333(1):71-4. doi: 10.1001/jama.2024.21972
16. Bhardwaj R, Kumar L, Chhabra D, Mehra N, Sharma A, Mohanty S, et al. *In vitro* expansion of fetal liver hematopoietic stem cells. *Sci Rep*. 2021;11(1):11234. doi: 10.1038/s41598-021-91272-6
17. Kasbekar M, Mitchell CA, Proven MA, Passegué E. Hematopoietic stem cells through the ages: A lifetime of adaptation to organismal demands. *Cell Stem Cell*. 2023;30(11):1403-20. doi: 10.1016/j.stem.2023.09.013. Epub 2023 Oct 20. PMID: 37865087; PMCID: PMC10842631.
18. Medvinsky A, Rybtsov S, Taoudi S. Embryonic origin of the adult hematopoietic system. *Development*. 2011;138(6):1017-31. doi: 10.1242/dev.040998

K. Sorochnska^{1,2}, D. Vatlitsov^{2,3}, N. Dovhopola², A. Tkachenko², N. Bilko¹

¹ National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

² LLC “Embryonic Tissue Center ‘EmCell’”, Kyiv, Ukraine

³ Shupyk National Healthcare University of Ukraine, Kyiv, Ukraine

MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERIZATION OF HEMATOPOIETIC PROGENITOR CELLS FROM DIFFERENT GESTATIONAL STAGES IN *IN VITRO* CULTURE

Abstract

The characterization of biological materials for safe and effective cell therapy remains critically important due to the limited official criteria for assessing the quality of cellular products. Hematopoietic stem cells effectively treat numerous pathologies, and the search for, as well as the detailed characterization of, alternative sources of these cells is highly relevant for modern medicine.

The aim of this study was to establish the patterns of morphofunctional characteristics of hematopoietic stem cells and their progenitors at early stages of fetal liver embryogenesis *in vitro*, specifically regarding their proliferation, differentiation, and colony-forming capacity. In 5–11-week fetal liver samples, key developmental patterns of hematopoietic progenitor cells were identified: stem and progenitor cells maintain a stable clonogenic potential, while the absolute content of colony forming units increases 18-fold, and the integrated potency index rises by ~54% with gestational age. An ontogenetic shift in colony formation was observed, with erythroid colonies predominating at week 5 (48.0 ± 15.5 vs 4.8 ± 3.1) followed by an increase in myeloid colonies at week 11 (7.6 ± 5.9), reflecting physiological hematopoietic maturation *in vivo*. Immunophenotypic analysis demonstrates a moderate decrease in the frequency of CD34⁺/CD45⁻ progenitors alongside a 24-fold increase in their absolute number and a stable frequency of CD34⁺/CD133⁺ cells, reflecting gestationally driven maturation of subpopulations while maintaining the core of the primitive stem cell pool. The data obtained indicates that the fetal liver is a high-quality source of hematopoietic stem cells and their progenitors. The high proliferative potential and self-renewal capacity of fetal hematopoietic progenitor cells, confirmed by the assessment of their functional competence, open broad prospects for effective clinical application in regenerative medicine.

Keywords: hematopoietic stem cells, hematopoietic progenitor cells, colony-forming unit, fetal liver, embryogenesis, colony-forming activity, flow cytometry, *in vitro* culture.

Submitted 17.03.2026

Accepted 07.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів

Authors Information

Сорочинська Христина Ігорівна – аспірантка ОНП «Лабораторна діагностика біологічних систем» Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА); керівниця лабораторного департаменту ТОВ «Центр ембріональних тканин “ЕмСелл”», Київ, Україна

Khrystyna Sorochynska – Graduate Student of the “Laboratory Diagnostics of Biological Systems” program, National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA); Head of the Laboratory Department at LLC “Embryonic Tissue Center ‘EmCell’”, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0002-7241-1071>

kh.sorochynska@emcell.com

Ватліцов Денис Володимирович – кандидат біологічних наук, доцент кафедри природничих наук, інформаційних технологій та філософії Національного університету охорони здоров’я України імені П. Л. Шупика; старший науковий співробітник науково-дослідної лабораторії ТОВ «Центр ембріональних тканин “ЕмСелл”», Київ, Україна

Denys Vatlitsov – PhD, Associate Professor at the Department of Natural Sciences, Information Technologies and Philosophy, Shupyk National Healthcare University of Ukraine; Senior Researcher at the Research and Development Laboratory of LLC “Embryonic Tissue Center ‘EmCell’”, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-8771-6623>

denys.vatlitsov@gmail.com

Довгопола Надія Станіславівна – старший науковий співробітник науково-дослідної лабораторії ТОВ «Центр ембріональних тканин “ЕмСелл”», Київ, Україна

Nadiia Dovhopola – Senior Researcher at the Research and Development Laboratory of LLC “Embryonic Tissue Center ‘EmCell’”, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-0614-9979>

dovna@outlook.com

Ткаченко Алла Володимирівна – провідний біотехнолог та керівниця біотехнологічної лабораторії ТОВ «Центр ембріональних тканин “ЕмСелл”», Київ, Україна

Alla Tkachenko – Lead Biotechnologist and Head of the Biotechnology Laboratory at LLC “Embryonic Tissue Center ‘EmCell’”, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0008-7708-7411>

tkachenkoalla08@gmail.com

Білько Надія Михайлівна – доктор медичних наук, професор, професор кафедри лабораторної діагностики біологічних систем, керівниця Центру молекулярних і клітинних досліджень Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), гарант ОНП «Лабораторна діагностика біологічних систем» НаУКМА, Київ, Україна

Nadiia Bilko – M.D., Professor, Professor of the Department of Laboratory Diagnostics of Biological Systems, Head of Center of Molecular and Cell Research of National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), guarantor of the “Laboratory Diagnostics of Biological Systems” program NaUKMA, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-3213-0032>

nbilko@ukma.edu.ua



DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.80-88

УДК 57.085.23:576.52:616.12

Будаш Г. В., Білько Д. І.

Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

ОПТИМІЗАЦІЯ УМОВ ФОРМУВАННЯ 3D-АГРЕГАТИВ ДЛЯ ЕКСПАНСІЇ ТА КАРДІОМІОГЕННОГО ДИФЕРЕНЦІЮВАННЯ ІНДУКОВАНИХ ПЛЮРИПОТЕНТНИХ СТОВБУРОВИХ КЛІТИН МИШІ

Контроль фізичних параметрів 3D-агрегатів індукованих плюрипотентних стовбурових клітин (іПСК), зокрема їхнього діаметра, є важливим фактором оптимізації процесів експансії та спрямованого диференціювання. У цій роботі досліджено вплив початкової щільності посіву клітин на формування агрегатів, їхній діаметр, морфологію, життєздатність та ефективність диференціювання в кардіоміоцити.

Показано наявність прямої залежності між початковою кількістю клітин та діаметром агрегатів, а також встановлено, що агрегати середнього розміру мають найбільш сприятливі біологічні властивості. Агрегати, сформовані з 500 клітин, мали оптимальний діаметр, високу однорідність та забезпечували найвищу ефективність кардіоміогенної диференціації. Менші агрегати мали недостатню ефективність диференціювання, тоді як більші агрегати демонстрували ознаки зниження життєздатності, що може бути пов'язано з обмеженням дифузії кисню та поживних речовин.

Отримані результати свідчать, що агрегати з діаметром у межах приблизно 150–300 мкм забезпечують оптимальні умови для міжклітинної сигналізації. Отже, контроль діаметра агрегатів є критично важливим параметром для підвищення ефективності диференціювання іПСК у кардіоміоцити та стандартизації 3D-культур.

Ключові слова: іПСК, 3D-культура, клітинні агрегати, діаметр агрегатів, кардіоміоцити, диференціювання.

Вступ

Індуковані плюрипотентні стовбурові клітини (іПСК) є важливим інструментом сучасної регенеративної медицини, клітинної терапії, моделювання захворювань та фармакологічного скринінгу завдяки їхній здатності до необмеженої проліферації та диференціювання в різні типи клітин [1,2]. Одним із ключових завдань їх практичного застосування є розроблення ефективних методів культивування та масштабування, які забезпечують стабільність плюрипотентності й ефективність спрямованого диференціювання [3].

Традиційні двовимірні культури мають обмежену здатність відтворювати фізіологічні умови тканинного мікрооточення. Натомість тривимірні системи культивування дають змогу краще моделювати міжклітинні взаємодії, градієнти кисню та сигнальних молекул, які відіграють важливу роль у регуляції диференціювання [4-6]. Саме тому 3D-культури іПСК вважаються більш фізіологічно релевантними моделями порівняно з 2D-культурами [7].

Одним із найважливіших параметрів 3D-культивування є розмір клітинних агрегатів, який

безпосередньо впливає на життєздатність клітин, їх проліферацію та напрямок диференціювання [8]. Відомо, що збільшення діаметра агрегатів призводить до формування градієнтів кисню та морфогенів унаслідок дифузійних обмежень [9]. Було показано, що такі обмеження можуть ставати критичними у разі досягнення агрегатами діаметра понад 300 мкм [10]. Водночас агрегати малого розміру можуть мати недостатній рівень міжклітинних взаємодій, необхідних для ефективної паракринної сигналізації, що також може знижувати ефективність диференціювання [11]. Отже, оптимальний діаметр агрегатів є важливим фактором забезпечення балансу параметрами клітини та клітинною сигналізацією [12].

Було показано, що контрольований розмір агрегатів дає змогу значно підвищити відтворюваність диференціювання плюрипотентних клітин [13]. Для диференціювання в кардіоміоцитарному напрямку найбільш ефективними часто є агрегати середнього розміру, які забезпечують оптимальні умови транспорту поживних речовин [14].

Для отримання агрегатів контрольованого розміру широко застосовують мікролункові системи культивування, у яких можна формувати однорідні агрегати із заданої кількості клітин [15,16]. Такі підходи дають змогу досліджувати вплив початкової щільності посіву клітин на діаметр агрегатів та ефективність їх диференціювання. Незважаючи на значну кількість досліджень, оптимальні параметри формування агрегатів можуть відрізнятися залежно від клітинної лінії та протоколу диференціювання, а отже, є потреба в експериментальному вивченні [17].

Метою роботи було дослідити вплив початкової щільності посіву індукованих плюрипотентних стовбурових клітин на формування 3D-агрегатів із контрольованим діаметром та визначити вплив їхнього розміру на ефективність диференціювання в кардіоміоцити.

Методика

У роботі використано лінію іПСК миші AT25, отриману з фібробластів кінчика хвоста миші під дією індукуючих факторів *c-myc*, *Klf4*, *Sox2*, *Oct4*, *Nanog* у лабораторії Р. Яніша та А. Мейснера (США). Генетично модифікована лінія індукованих плюрипотентних стовбурових клітин експресувала пуроміцин-N-ацетил-трансферазу та IRES-зв'язаний зелений флуоресцентний протеїн (GFP) під контролем кардіоспецифічного α -MHC промотора. Генетичну модифікацію лінії іПСК виконала А. Фатіма в лабораторії Т. Саріча (Німеччина). Здатність кардіоміоцитів експресувати GFP під контролем кардіоспецифічного

α -MHC промотора дала нам змогу застосувати методи проточної цитофлуориметрії та флуоресцентної мікроскопії для перевірки ефективності процесів диференціювання.

Недиференційовані лінії стовбурових клітин підтримували на фідерних клітинах, отриманих із лінії фібробластів миші MEF-Neo у живильному середовищі, що складалось із середовища DMEM (Invitrogen, Німеччина), до якого додавали 15 % фетальної телячої сироватки (ФТС, Invitrogen, Німеччина), 1 % незамінних амінокислот (Invitrogen, Німеччина), 50 μ M 2-меркаптоетанолу (Invitrogen, Німеччина) та 1000 ОД/мл LIF (Millipore, США), а також G418 (Invitrogen, Німеччина). Стовбурові клітини пересаджували з розрахунку $0,5 \times 10^6$ клітин у 5 мл повного живильного середовища на 6 см чашку Петрі з підкладкою з фідерних клітин із додаванням LIF. Пасажування проводили кожні 2 доби.

Для того щоб розпочати процес диференціювання СК, готували одноклітинну суспензію недиференційованих клітин. З цією метою недиференційовані колонії іПСК промивали PBS, додавали 1 мл 0,05 % трипсину, залишали за температури 37 °C у CO₂-інкубаторі на 5 хв та при від'єднанні понад 80 % клітин інгібували дію трипсину середовищем диференціювання з ФТС. Центрифугували 4 хв за 980 g, відбирали надосадову рідину, підраховували кількість клітин і ресуспендували.

Для диференціювання в планшетах AggreWell використовували 6×10^5 клітин у 2 мл середовища диференціювання. Такий об'єм одноклітинної суспензії поміщали в кожну лунку планшета AggreWell (AggreWell, StemCell Technologies), який містив мікролунки. З кожної такої лунки можна отримати до 1200 ЕТ. Клітини культивували в планшетах 48 год у CO₂-інкубаторі за температури 37 °C та 5 % CO₂. Середовище диференціювання складалось із середовища IMDM (IMDM – Iscove's modified Dulbecco's medium, Invitrogen, Німеччина), до якого додавали 20 % ФТС, 1 % незамінних амінокислот, 50 μ M 2-меркаптоетанолу.

Спостерігали формування агрегатів на 2-гу добу культивування та проводили їх підрахунок під світловим мікроскопом. Здійснювали заміну середовища диференціювання, потім обережно перемішували ембріодні тільця в лунці, переносили суспензію агрегатів у неадгерентні чашки Петрі із середовищем диференціювання в CO₂-інкубаторі для подальших експериментів. Середовище культивування замінювали через 7 діб, на 9-ту добу після формування агрегатів.

Щоб оцінити вплив різних експериментальних умов на кінетику росту клітин, відбір проб проводили після кожної повної заміни середовища. Відбирали аліквоту агрегатів отриманих у мікролунках планшетів AggreWell для перевірки життєздатності клітин: на 2-гу, 3-тю, 4-ту, 6-ту, 9-ту, 11-ту, 13-ту, 15-ту добу експерименту. Відібрані ембріодні тільця дисоціювали, використовуючи 0,25 % трипсину, до стану одноклітинної суспензії. Підрахунок кількості живих клітин проводили в гемоцитометрі за стандартною методикою. Як гемоцитометр використовували камери Нойбауера.

Щоб оцінити відновлення клітин, приблизно через 24 год після культивування на нових культуральних планшетах визначали вихід агрегації або ефективність висіву за формулою:

$$\text{Ефективність висіву (\%)} = N_1 / N_0 \times 100,$$

де N_0 – початкова загальна кількість клітин у момент $t = 0$ год (h), а N_1 – загальна кількість клітин через $t = 24$ год після культивування.

Ефективність висіву на рівні 100 % свідчить про те, що всі висіяні клітини повторно прикріпилися до поверхні культуральних планшетів.

Агрегати з диференційованими кардіоміоцитами, які експресували GFP, дисоціювали з використанням 0,25 % трипсину. Одноклітинну суспензію відфільтровували, щоб позбавитись від агрегатів, та промивали рідиною для відмивання клітин (CellWash, BD, Pharmingen). Проточну цитофлуориметрію проводили на проточному цитофлуориметрі FACScan (BD Pharmingen), при цьому набирали популяцію з 10000 клітин. Аналіз даних проводили за допомогою програмного забезпечення FSC Express 4 Flow Research Edition (De Novo Software, США). Наявність мертвих клітин визначали з використанням забарвлення пропідієм йодидом (Sigma, Німеччина).

Морфологічне дослідження, прямий підрахунок кількості агрегатів та підрахунок кількості GFP+ клітин проводили за стандартними методиками світлової та флуоресцентної мікроскопії. Використовували мікроскоп Axiovert 10 (ZEISS, Німеччина), об'єктиви зі збільшенням $\times 10$, $\times 20$, $\times 40$.

Кожен експеримент проводили тричі у трьох повторях. Цифрові дані аналізували з використанням програмного забезпечення Microsoft Office Excel 2007. Достовірність середніх значень двох сукупностей визначали за допомогою t-критерію Стьюдента, статистичну достовірність визначали на рівні $P < 0,05$.

Результати

У нашій роботі для отримання гомогенних агрегатів застосовано спеціальні планшети AggreWell, які можуть використовуватися для формування та подальшого культивування клітинних агрегатів із різних типів клітин, включно з іПСК. Кожна лунка такого планшета містить визначену кількість мікролунок. Після перенесення суспензії клітин у кожній такій комірці формується агрегат визначених розмірів залежно від заданої кількості клітин у суспензії. Використані планшети дали можливість отримати ембріодні тільця різного розміру – від 250 до 2000 клітин.

Щоб визначити вплив початкової щільності посіву на формування недиференційованих агрегатів іПСК, у планшети AggreWell висівали 250, 500, 750, 1000 або 2000 клітин на мікролунку та культивували без перемішування (рис. 1).

Спостерігали поступове формування компактних сферичних клітинних агрегатів із чіткими межами та тенденцією до збільшення їхніх розмірів із часом. Агрегати мали чіткі контури та відносно гладку поверхню, що свідчить про щільні міжклітинні контакти. На 2-гу добу культивування формувалися невеликі компактні агрегати сферичної форми. Середній діаметр агрегатів становив 177 ± 33 μ . Клітинні структури мали високу щільність та однорідну морфологію.

Морфологія агрегатів на 2-гу добу культивування була компактною з гладкою периферією в усіх умовах, крім тих, де висівали по 2000 клітин на лунку. За цих умов агрегати мали неправильну форму темного кольору без чітких країв (рис. 2). На третю добу культивування багато з цих агрегатів фрагментувались, спостерігали велику кількість мертвих клітин у культуральному середовищі.

Було виявлено кореляцію між початковою кількістю клітин і діаметром агрегатів на 2-гу добу культивування ($r^2 = 0,85$; $p = 0,09$) в агрегатів із щільністю посіву 250, 500, 750 та 1000 клітин. На наступну добу після утворення агрегатів розподіл діаметрів агрегатів був доволі однорідним між агрегатами розміром 500, 750, 1000 клітин (рис. 3). Проте виявлено таке: що більшою була вихідна кількість посіву клітин, то більшими були розбіжності між повторностями на 3-тю добу культивування. Середній діаметр становив: 148 ± 36 μ для агрегатів із початковою щільністю посіву 250 клітин, 186 ± 54 μ для агрегатів із 500 клітин, 200 ± 68 μ для 750 клітин, 210 ± 52 μ для 1000 клітин та 258 ± 69 μ для поодиноких агрегатів із вихідною щільністю посіву 2000 клітин. Вихід агрегації, що відображає відновлення та розмноження клітин приблизно через 24 год, перевищував 100 % від початкової кількості в більшості випадків.

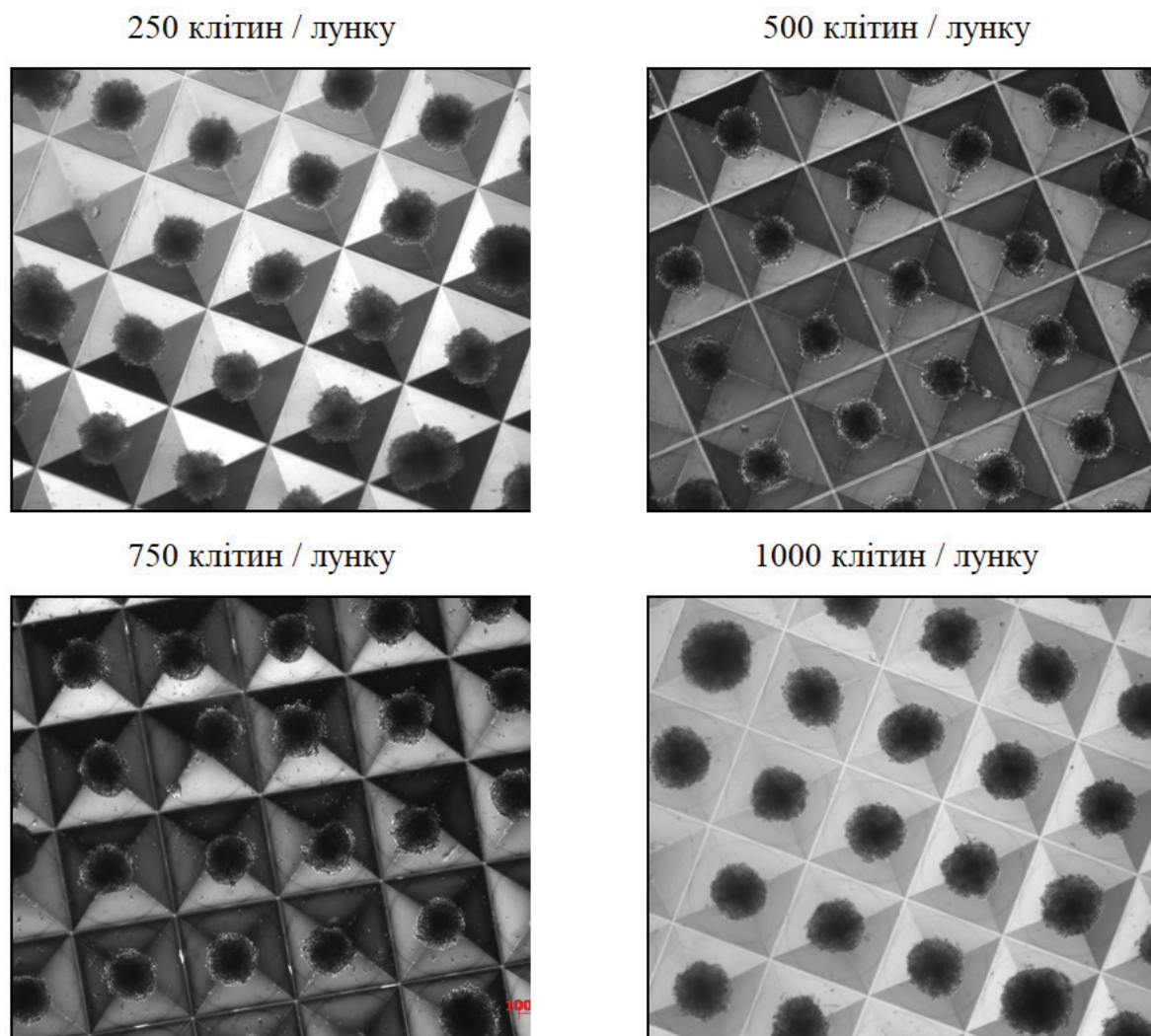


Рис. 1. Морфологія агрегатів іПСК, отриманих на 2-гу добу культивування в планшетах AggreWell

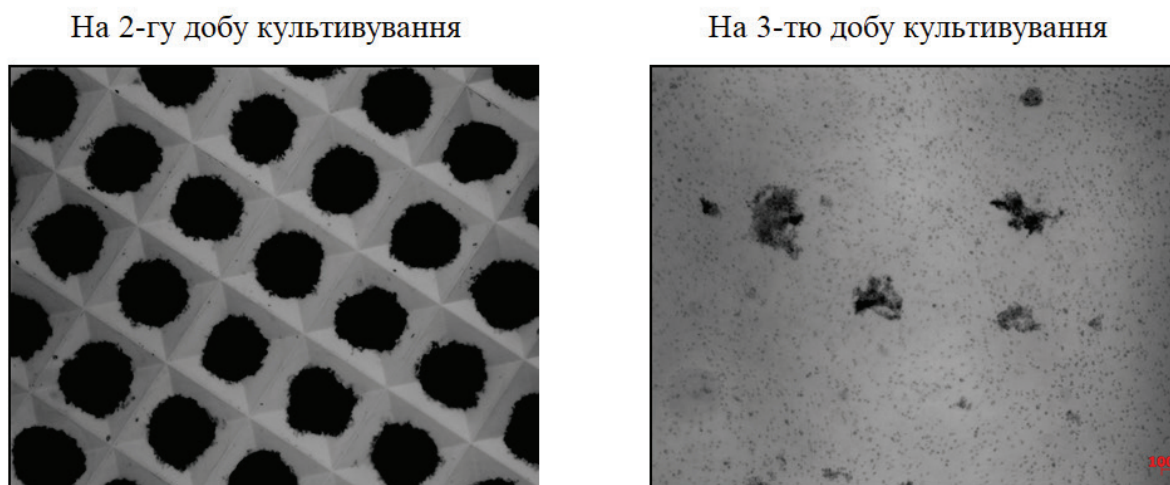


Рис. 2. Морфологія агрегатів іПСК із щільністю посіву 2000 клітин на мікролунку на 2-гу та 3-тю добу культивування

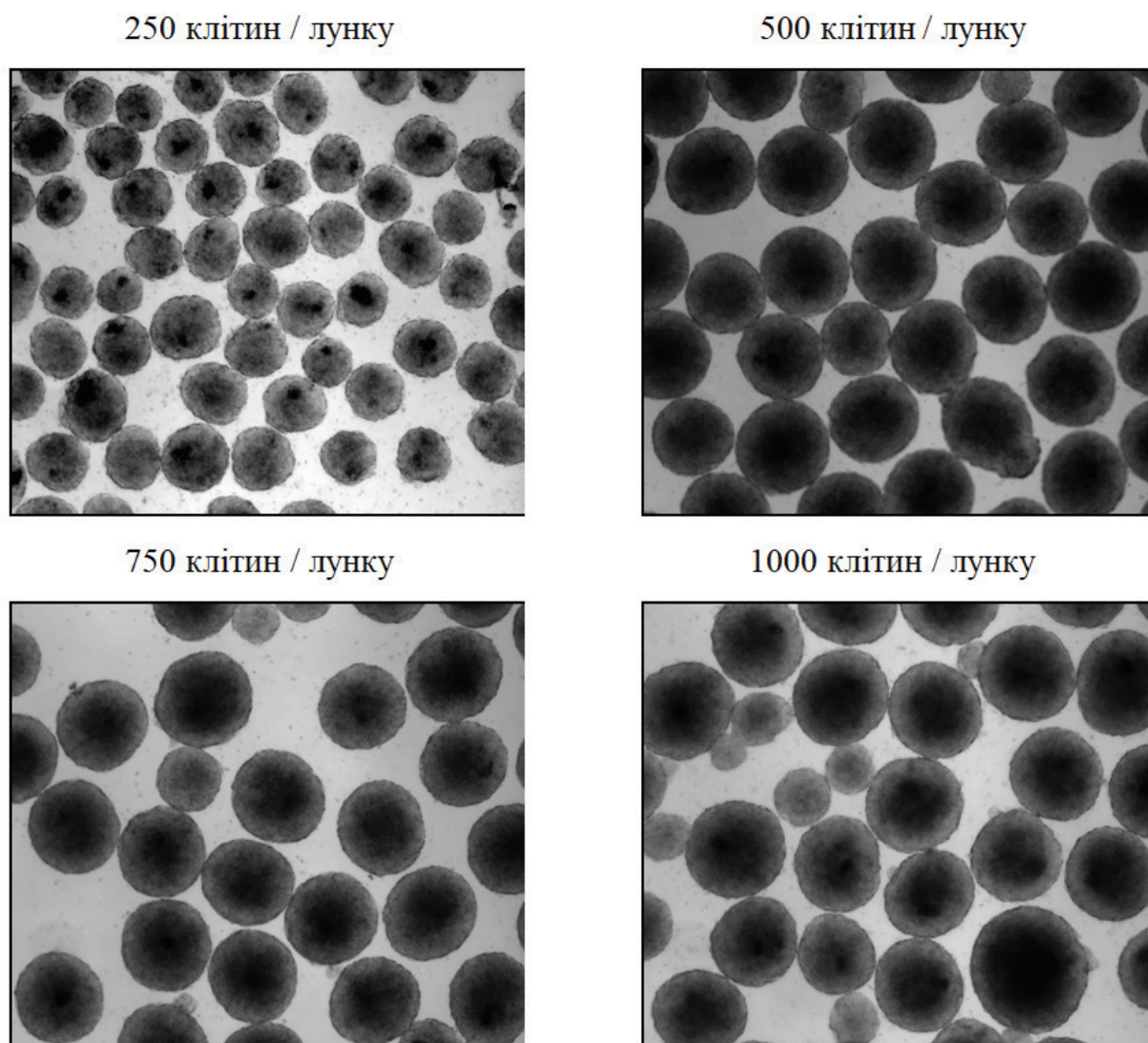


Рис. 3. Морфологія агрегатів іПСК, отриманих на 3-тю добу культивування

Було досліджено життєздатність клітин агрегатів та поодиноких клітин у середовищі культивування після зміни культурального середовища. Життєздатність агрегатів була високою у всіх умовах (крім 2000 клітин), тоді як поодинокі клітини в надосадовій рідині були нежиттєздатними.

Зі збільшенням тривалості культивування збільшувався діаметр агрегатів та підвищувалася структурна складність (рис. 4). У деяких агрегатах спостерігалася тенденція до формування менш щільних ділянок, зміна форми, що може свідчити про початкові процеси просторової організації клітин. Починаючи з 4-ї доби культивування спостерігалася статистично значуще збільшення діаметра агрегатів. Агрегати зберігали сферичну форму, однак ставали більш структурно організованими. Згодом відбувалося подальше збільшення середнього діаметра. При цьому морфологія агрегатів ставала більш гетерогенною.

За всіх експериментальних умов діаметр агрегатів збільшувався до 4-ї доби культивування. Середній діаметр агрегатів зростав у 1,1–1,4 раза і становив: $209 \pm 48 \mu$ (250 клітин), $210 \pm 57 \mu$ (500 клітин), $257 \pm 81 \mu$ (750 клітин), $193 \pm 42 \mu$ (100 клітин) та $273 \pm 37 \mu$ (2000 клітин).

Концентрація клітин загалом зростала протягом періоду культивування, хоча спостерігалася варіабельність між повторностями. Життєздатність після початкового зниження залишалася $>81\%$. Найбільше зниження було за 2000 клітин/мікролунку.

Найбільше зростання діаметра агрегатів було на 6-ту добу культивування. Агрегати розміром 250 клітин/мікролунку збільшилися в 1,4 раза, 500 клітин/лунку – у 2,1 раза, 750 клітин/лунку – в 1,7 раза, 1000 клітин/лунку – у 2,2 раза. Після 10-ї доби культивування спостерігалось поступове уповільнення збільшення

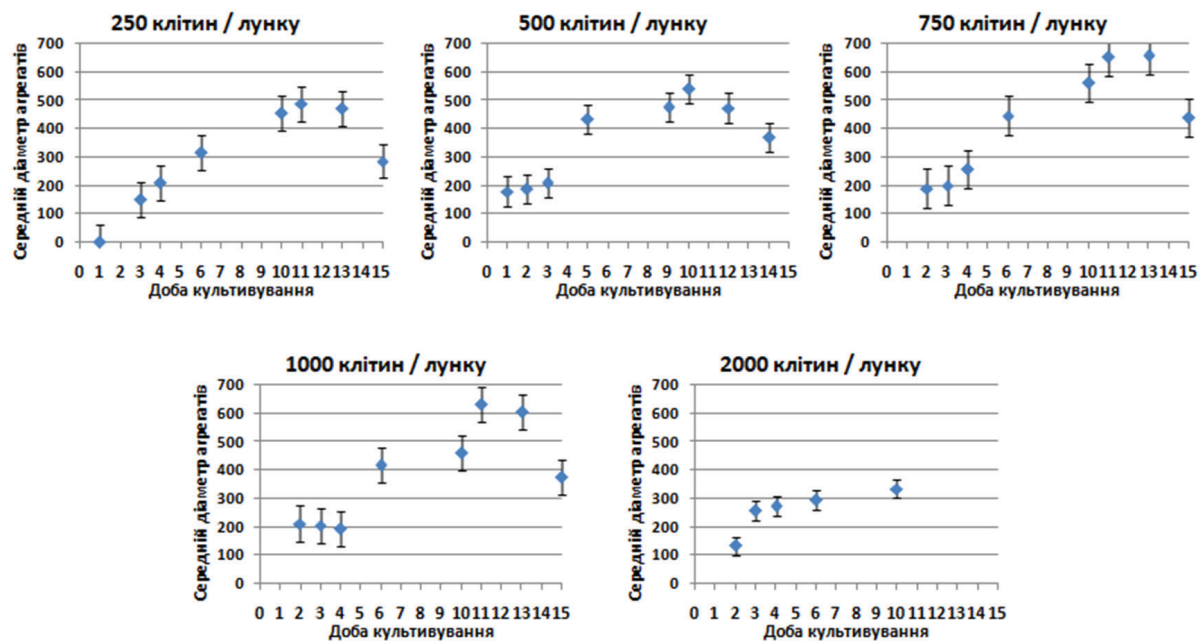


Рис. 4. Розмір агрегатів у різну добу культивування, представлено як діаметр окремих агрегатів

діаметра агрегатів, а після 13-ї доби культивування – зменшення діаметра агрегатів.

Морфологію агрегатів досліджували також у процесі диференціювання іПСК у кардіоміоцити. Більшість агрегатів зберігали сферичну форму, проте були менш компактні. Проведений аналіз показав, що ефективність диференціювання кардіоміоцитів суттєво залежить від початкового розміру агрегатів. Найвищі показники диференціювання мали агрегати, сформовані із 500 клітин, тоді як агрегати розміром 750 клітин демонстрували дещо нижчу, але також відносно високу ефективність. Водночас агрегати розміром 250 та 1000 клітин мали значно нижчу ефективність кардіоміогенної диференціації. На 13-ту добу диференціювання, коли спостерігався максимальний вихід GFP⁺ кардіоміоцитів, ефективність диференціювання агрегатів розміром 500 клітин становила $2,86 \pm 0,3$ %, що у 8,5 раза більше порівняно з агрегатами розміром 250 клітин ($0,34 \pm 0,02$ %) та у 4,7 раза більше порівняно з агрегатами розміром 1000 клітин ($0,6 \pm 0,03$ %). Агрегати розміром 750 клітин також демонстрували відносно високу ефективність, що перевищувало відповідні показники агрегатів розміром 250 клітин у 6,4 раза та розміром 1000 клітин у 3,6 раза.

Пряме порівняння показало, що агрегати розміром 500 клітин демонстрували стабільно вищу ефективність диференціювання порівняно з агрегатами розміром 750 клітин, причому різниця становила від 1,3 раза на 13-ту добу

до 1,8 раза на 15-ту добу. Загалом отримані результати свідчать, що формування агрегатів приблизно з 500 клітин створює найбільш сприятливі умови для ефективного диференціювання в кардіоміоцити в умовах використаного протоколу.

Обговорення

Отримані результати показали, що початкова щільність посіву клітин визначає діаметр агрегатів та впливає на ефективність диференціювання. Агрегати, сформовані з 500 клітин, демонстрували найвищу ефективність кардіоміогенної диференціації, що узгоджується з даними інших досліджень [14,18].

Встановлену залежність можна пояснити формуванням оптимального клітинного мікросередовища. Агрегати середнього розміру забезпечують ефективну клітинну сигналізацію та достатню дифузію кисню [6,19]. Менші агрегати, ймовірно, мали недостатній рівень клітинної сигналізації, що могло обмежувати ефективність диференціювання [11]. Подібні результати було описано раніше для ембріодних тілець різного розміру [18]. Зниження ефективності диференціювання у великих агрегатах можна пояснити формуванням гіпоксичних зон і накопиченням метаболітів [9,20]. Відомо, що збільшення діаметра агрегатів може призводити до погіршення транспорту кисню та поживних речовин [10]. Отримані результати також підтверджують, що агрегати в діапазоні приблизно 150–300 мкм можуть забезпечувати оптимальні умови для

диференціювання [14,20]. Це відбувається завдяки сприятливому співвідношенню площі поверхні до об'єму [12].

Використання мікролункових систем дало змогу отримати агрегати з контрольованим діаметром та високою відтворюваністю результатів, що відповідає сучасним підходам біоінженерії [15,21].

Обмеженнями дослідження є використання однієї клітинної лінії та відсутність молекулярного аналізу сигнальних шляхів. Подальші дослідження можуть бути спрямовані на аналіз експресії маркерів диференціювання та метаболічних параметрів агрегатів.

Отримані результати мають практичне значення для оптимізації протоколів отримання кардіоміоцитів та масштабування технологій виробництва клітинних продуктів [3,21]. Отже, контроль діаметра агрегатів можна розглядати як критичний параметр підвищення ефективності диференціювання іПСК.

Висновки

У цьому дослідженні показано, що початкова щільність посіву індукованих плюрипотентних стовбурових клітин є важливим фактором, який визначає формування 3D-агрегатів із різним діаметром та впливає на ефективність їх диференціювання в кардіоміоцити. Отримані результати демонструють, що агрегати, сформовані з 500 клітин,

мали найбільш сприятливі морфологічні параметри та забезпечували найвищу ефективність диференціювання в кардіоміоцити.

Встановлено, що агрегати середнього діаметра забезпечують оптимальний баланс між ефективною дифузійною кисню та поживних речовин і достатнім рівнем міжклітинних взаємодій, необхідних для індукції диференціювання. Менші агрегати можуть мати недостатню клітинну масу для формування ефективного сигнального мікрооточення, тоді як більші агрегати можуть мати дифузійні обмеження.

Отримані результати підкреслюють важливість контролю діаметра клітинних агрегатів як критичного параметра для підвищення відтворюваності та ефективності диференціювання іПСК. Практичне значення роботи полягає в можливості використання оптимізованих параметрів формування агрегатів для стандартизації протоколів отримання кардіоміоцитів, масштабування клітинних технологій та їх застосування в регенеративній медицині, моделюванні захворювань і тестуванні лікарських препаратів.

Подальші дослідження можуть бути спрямовані на аналіз молекулярних механізмів впливу розміру агрегатів на ефективність диференціювання, а також оптимізацію біореакторних систем для масштабованого отримання функціональних кардіоміоцитів.

Список літератури

1. Takahashi K, Yamanaka S. Induction of pluripotent stem cells from mouse embryonic and adult fibroblast cultures by defined factors. *Cell*. 2006;126(4):663-76. doi: 10.1016/j.cell.2006.07.024
2. Yu J, Vodyanik MA, Smuga-Otto K, Antosiewicz-Bourget J, Frane JL, Tian S, et al. Induced pluripotent stem cell lines derived from human somatic cells. *Science*. 2007;318(5858):1917-20. doi: 10.1126/science.1151526
3. Aijaz A, Li M, Smith D, Khong D, LeBlon C, Fenton OS, et al. Bioprocessing strategies for stem cell-based therapeutics. *Curr Opin Biomed Eng*. 2018;10:74-81. doi: 10.1016/j.cobme.2018.11.001
4. Edmondson R, Broglie JJ, Adcock AF, Yang L. Three-dimensional cell culture systems and their applications in drug discovery and cell-based biosensors. *Assay Drug Dev Technol*. 2014;12(4):207-18. doi: 10.1089/adt.2014.573
5. Ravi M, Paramesh V, Kaviya SR, Anuradha E, Solomon FD. 3D cell culture systems: advantages and applications. *J Cell Physiol*. 2015;230(1):16-26. doi: 10.1002/jcp.24683
6. Zupping C. 3D cardiac cell culture: a critical review of current technologies and applications. *Front Cardiovasc Med*. 2019;6:87. doi: 10.3389/fcvm.2019.00087
7. Sart S, Tomasi RF, Amselem G, Baroud CN. Multiscale cytometry and regulation of 3D cell cultures. *Biotechnol Adv*. 2017;35(1):47-62. doi: 10.1016/j.biotechadv.2016.11.006
8. Kinney MA, Hookway TA, Wang Y, McDevitt TC. Engineering three-dimensional stem cell morphogenesis for the development of tissue models and scalable regenerative therapeutics. *Stem Cell Res*. 2016;16(2):341-52. doi: 10.1016/j.scr.2016.01.013
9. Correia C, Serra M, Espinha N, Sousa M, Brito C, Burkert K, et al. Combining hypoxia and 3D culture improves the therapeutic potential of human pluripotent stem cell-derived cardiomyocytes. *Stem Cell Rev Rep*. 2018;14(6):847-59. doi: 10.1007/s12015-018-9845-z
10. Van Winkle AP, Gates ID, Kallos MS. Mass transfer limitations in embryoid bodies during human embryonic stem cell differentiation. *Tissue Eng Part A*. 2012;18(7-8):807-16. doi: 10.1089/ten.TEA.2011.0397
11. Bauwens CL, Peerani R, Niebruegge S, Woodhouse KA, Kumacheva E, Husain M, et al. Control of human embryonic stem cell colony and aggregate size heterogeneity influences differentiation trajectories. *Stem Cells*. 2008;26(9):2300-2310. doi: 10.1634/stemcells.2008-0293
12. Branco MC, Poch CM, Figueiredo LM. Impact of embryoid body size on pluripotent stem cell differentiation. *Biotechnol Bioeng*. 2020;117(4):1212-22. doi: 10.1002/bit.27279
13. Ungrin MD, Joshi C, Nica A, Bauwens C, Zandstra PW. Reproducible ultra-high throughput formation of multicellular aggregates from human pluripotent stem cells. *Methods*. 2018;101:11-20. doi: 10.1016/j.jymeth.2015.11.010
14. Jiang X, Lian X, Wei K, et al. Maturation of pluripotent stem cell-derived cardiomyocytes: challenges and strategies. *Stem Cell Res Ther*. 2024;15:354. doi: 10.1186/s13287-024-03961-4
15. Nguyen DHT, Stapleton SC, Yang MT, Cha SS, Choi CK, Galie PA, et al. Biomimetic model to reconstitute angiogenic sprouting morphogenesis *in vitro*. *J Vis Exp*. 2016;(115):54308. doi: 10.3791/54308

16. STEMCELL Technologies. AggreWell™400/800 microwell plates for standardized spheroid formation. Vancouver: STEMCELL Technologies; 2021.
17. Kempf H, Andree B, Zweigerdt R. Scalable suspension culture of human pluripotent stem cells. *Stem Cell Res.* 2015;14(3):353-61. doi: 10.1016/j.scr.2015.02.001
18. Hookway TA, Butts JC, Lee E, Tang H, McDevitt TC. Aggregate formation and suspension culture of human pluripotent stem cells and differentiated progeny. *Stem Cell Res.* 2016;17(3):581-9. doi: 10.1016/j.scr.2016.09.010
19. Serra M, Brito C, Correia C, Alves PM. Process engineering of human pluripotent stem cells for clinical application. *Trends Biotechnol.* 2012;30(6):350-9. doi: 10.1016/j.tibtech.2012.03.003
20. Hwang YS, Chung BG, Ortman D, Hattori N, Moeller HC, Khademhosseini A. Microwell-mediated control of embryoid body size regulates embryonic stem cell fate. *Biomaterials.* 2009;30(27):499-507. doi: 10.1016/j.biomaterials.2009.04.026
21. Kropp C, Kempf H, Halloin C, Robles-Diaz D, Franke A, Scheper T, et al. Impact of feeding strategies on scalable expansion of human pluripotent stem cells. *Trends Biotechnol.* 2017;35(6):514-27. doi: 10.1016/j.tibtech.2017.01.001

G. Budash, D. Bilko

National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

CONDITION OPTIMIZATION FOR THE FORMATION OF 3D AGGREGATES FOR EXPANSION AND CARDIOMYOGENIC DIFFERENTIATION OF MOUSE INDUCED PLURIPOTENT STEM CELLS

Abstract

Control of the physical parameters of three-dimensional (3D) aggregates of induced pluripotent stem cells (iPSCs), particularly their diameter, is a critical factor for optimizing cell expansion and directed differentiation. In this study, we investigated the effect of initial cell seeding density on aggregate formation, size distribution, morphology, viability, and efficiency of cardiomyogenic differentiation.

A direct relationship between the initial number of seeded cells and aggregate diameter was demonstrated. Aggregates of intermediate size exhibited the most favorable biological characteristics. In particular, aggregates formed from 500 cells showed an optimal diameter, high structural uniformity, and the highest efficiency of cardiomyocyte differentiation. Smaller aggregates demonstrated reduced differentiation efficiency, whereas larger aggregates showed decreased viability, which may be associated with limitations in oxygen and nutrient diffusion.

Our results indicate that aggregates with diameters in the range of approximately 150–300 μm provide optimal conditions for cell–cell interactions and paracrine signaling. These conditions are likely to promote a balance between sufficient intercellular communication and effective mass transfer. In contrast, insufficient cell numbers in smaller aggregates may limit signaling interactions, while excessive size may lead to the formation of hypoxic regions and metabolic stress.

Overall, the findings demonstrate that precise control of aggregate diameter is an important parameter for improving the efficiency and reproducibility of cardiomyogenic differentiation of mouse iPSCs and for standardizing 3D culture systems. The use of microwell-based culture platforms enabled the generation of homogeneous aggregates with controlled dimensions, supporting reproducible differentiation outcomes.

These results may contribute to the optimization of protocols for cardiomyocyte production, scalable stem cell cultivation, and the development of cell-based technologies for regenerative medicine, disease modeling, and drug screening

Keywords: iPSCs, 3D culture, cell aggregates, aggregate diameter, cardiomyocytes, differentiation.

Submitted 20.03.2026

Accepted 09.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів**Authors Information**

Будаш Галина Володимирівна – кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри лабораторної діагностики біологічних систем Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Galyna Budash – Candidate of Biological Sciences, Senior Lecturer at the Department of Laboratory Diagnostics of Biological Systems of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-4717-3470>

Galyna.Budash@ukma.edu.ua

Білько Денис Іванович – кандидат біологічних наук, доцент кафедри лабораторної діагностики біологічних систем Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Denys Bilko – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor at the Department of Laboratory Diagnostics of Biological Systems of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-6801-401X>

denys.bilko@ukma.edu.ua



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.89-96

УДК 576.535+616.411+612.119+57.086.833.4

Стародуб Г. С.¹, Горяїнова Н. В.¹, Третяк Н. М.¹,

Руссу І. З.², Пахаренко М. В.², Луніна К. Є.²

¹ ДУ «Національний науковий центр радіаційної медицини, гематології та онкології
Національної академії медичних наук України», Київ, Україна

² Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ПОТЕНЦІАЛ КЛІТИН-ПОПЕРЕДНИКІВ ТА ЇХ ЗВ'ЯЗОК ІЗ КЛІНІКО-ГЕМАТОЛОГІЧНИМ ПЕРЕБІГОМ ПРИ МІЄЛОДИСПЛАСТИЧНОМУ СИНДРОМІ

Одним із важливих механізмів патогенезу мієлодиспластичного синдрому (МДС) є дисбаланс прозапальних цитокінів у кістково-мозковому мікрооточенні, який призводить до змін у функції гемопоетичних стовбурових клітин. Значне місце серед них посідає інтерлейкін (IL-1), що бере участь у регуляції проліферації, диференціювання та апоптозу клітин кровотворної системи. Метою цього дослідження було встановлення функціонального потенціалу гемопоетичних клітин-попередників і їх взаємозв'язку з концентрацією IL-1 у сироватці крові та клініко-гематологічним перебігом у хворих на МДС, лікованих азацитидином за стандартним протоколом. Клініко-гематологічне обстеження пройшла 31 особа з МДС. Визначали кількість бластних клітин у периферичній крові і концентрацію IL-1 у сироватці крові. У культурі клітин хворих досліджували колоніє- і кластероутворення гемопоетичних клітин-попередників кісткового мозку (КМ). Аналіз результатів досліджень показав, що в пацієнтів із МДС РАНБІІ на тлі зростання концентрації IL-1 та прогресування захворювання в культурі клітин КМ спостерігається зменшення кількості нормальних колоній, зростання кількості дрібних або атипичних колоній, збільшення кластероутворюючої здатності клітин-попередників, що свідчить про дефект гемопоезу на рівні гемопоетичних стовбурових клітин і клітин-попередників.

Ключові слова: гемопоетичні стовбурові клітини, гемопоетичні клітини-попередники, злоякісна трансформація, нестабільність геному, мієлодиспластичний синдром, азацитин, культура клітин *in vitro*.

Вступ

Мієлодиспластичний синдром (МДС) – це гетерогенна група клональних захворювань гемопоетичної стовбурової клітини (ГСК), для яких характерні цитопенія, неефективний гемопоез і ризик трансформації в гострий мієлоїдний лейкоз (ГМЛ) [1,2]. Одним із важливих механізмів патогенезу МДС є дисбаланс прозапальних цитокінів у кістково-мозковому мікрооточенні, який призводить до змін у функції мезенхімальних стовбурових клітин [3,4]. Значне місце серед них посідає інтерлейкін (IL-1), який бере участь у регуляції

проліферації, диференціювання та апоптозу клітин кровотворної системи. IL-1 стимулює продукцію вторинних медіаторів, які мають мієлосупресивний ефект, що стає важливим фактором патологічного ремоделювання гемопоезу [5-7]. Хронічна активація IL-1-залежних сигнальних шляхів (NF-κB, MAPK) і активація NLRP3-інфламасоми призводять до порушення функції ГСК і клітин-попередників, сприяючи розвитку неефективного гемопоезу та прогресуванню МДС. IRAK1 часто гіперактивний при МДС і підтримує виживання патологічного клону [8-10].

У хворих на МДС часто спостерігається підвищення рівня ІЛ-1 у сироватці крові. При МДС РАНБ І рівень ІЛ-1 помірно підвищений, цитокін стимулює проліферацію клітин-попередників та водночас посилює апоптоз, формуючи неефективний гемопоез [11,12]. У процесі прогресування МДС концентрація ІЛ-1 значно зростає, посилюючи синтез інших прозапальних цитокінів [13]. Водночас змінюється баланс між проліферацією та диференціюванням клітин, що корелює з погіршенням показників периферичної крові та зростанням рівня бластних клітин у КМ, що призводить до трансформації МДС у ГМЛ [14,15].

Метою цього дослідження було встановлення функціонального потенціалу гемопоетичних клітин-попередників та їх взаємозв'язку з концентрацією ІЛ-1 у сироватці крові і клініко-гематологічним перебігом у хворих на МДС.

Матеріали та методи дослідження

Проаналізовано дані 31 хворого з діагнозом МДС РАНБ ІІ, із них 17 (54,8 %) чоловіки, 14 (45,1 %) жінки віком від 52 до 79 років, які перебували на лікуванні у відділенні захворювань системи крові та консультативній поліклініці Державної установи «Національний науковий центр радіаційної медицини, гематології та онкології НАМН України». Верифікацію діагнозу проведено відповідно до критеріїв ВООЗ мієлоїдних неоплазій 2008 року [16,17]. Пацієнти отримували азацитидин за стандартним протоколом: 75 мг/м²/день; протягом 7 днів, кожні 28 днів корекцію дози проводили з урахуванням гематологічної токсичності препарату.

Дослідження виконано згідно із загальноприйнятими етичними нормами та принципами, визнаними Гельсінською декларацією Всесвітньої медичної асоціації, яка передбачає інформовану згоду пацієнтів на участь у наукових дослідженнях. Пацієнти надавали письмову згоду для проведення наукових досліджень з їхнім біологічним матеріалом.

Рівень ІЛ-1 визначали методом твердофазного аналізу за допомогою аналізатора Multiscan Ascent «Labsystems» і тест-систем «Diaclone» та вимірювали у пг/мл.

Для виявлення гемопоетичних клітин-попередників у культурі *in vitro* було досліджено КМ обстежених осіб. Зразки КМ розбавляли фосфатним буфером PBS (Invitrogen, Німеччина) у співвідношенні 1 : 3. Клітинну суспензію відділяли центрифугуванням (30 хв за 750 g) у градієнті Нустопаке (Sigma-Aldrich, США) щільністю 1,077 г/мл. Відмивання клітин проводили центрифугуванням протягом 10 хв (250 g) у PBS;

процедуру повторювали тричі. Підрахунок кількості клітин в отриманих суспензіях проводили після додавання трипанового синього в камері Горяєва (ПАО «Склоприлад», Україна). Кількість колоній визначали під інвертованим мікроскопом. Колонії розділяли на компактні, компактні з «вінчиком», дифузні та атипіві. Їх вивчали з використанням інвертованого мікроскопа (Zeiss, Німеччина) зі збільшенням $\times 100$ і $\times 200$ на 12–14-ту добу культивування.

Обрахунок результатів культивування КУО-ГМ і КЛУО-ГМ здійснювали на 12–14-ту добу культивування з використанням інвертованого мікроскопа (Zeiss, Німеччина) зі збільшенням $\times 100$. За колонію приймали агрегати, до складу яких входило понад 40 клітин [14]. Клітинні агрегати, що містили від 2 до 40 клітин, вважали кластерами. Ефективність колонієутворення (ЕКУ), як кількість колонієутворюючих одиниць (КУО), визначали з розрахунку на 1×10^5 культивованих мієлокаріоцитів. Кількість кластероутворюючих одиниць (КЛУО) розуміли як кількість кластерів на 1×10^5 експлантованих клітин [15].

Статистичний аналіз отриманих даних виконували за допомогою програмного забезпечення Microsoft Excel. Для перевірки відповідності емпіричних розподілів закону нормального розподілу застосовували критерії Колмогорова та Пірсона. Описова статистика для кількісних показників охоплювала розрахунок середнього арифметичного (μ), стандартної похибки середнього (S_x) та середньоквадратичного відхилення (δ).

Результати

У результаті проведеного дослідження встановлено, що у 4 (12,9 %) хворих на МДС РАНБ ІІ, які досягли повної / часткової відповіді, вміст ІЛ-1 у сироватці крові знизився в 1,7 раза порівняно з показником до лікування $14,6 \pm 1,2$ пг/мл та $24,6 \pm 3,8$ пг/мл, відповідно. Вміст бластів у КМ знизився в 1,8 раза (до лікування $15,3 \pm 0,5$ %, після терапії $8,5 \pm 0,5$ %) ($p < 0,05$). Кількість КУО-ГМ збільшувалась у 1,5 раза після лікування, а кількість КЛУО-ГМ зменшувалась в 1,7 раза після досягнення повної / часткової відповіді (див. таблицю) ($p < 0,05$).

Аналіз результатів культуральних досліджень показав, що порівняно з нормою ($38 \pm 3,5$ колоній і $11,5 \pm 1,5$ кластерів на 1×10^5 експлантованих клітин) найкращі результати отримано з досягненням повної / часткової відповіді на лікування азацитидином. ЕКУ дорівнювала $28,6 \pm 2,3$ колоній. У цю групу увійшли 4 хворих. Вміст інтерлейкіну в сироватці крові в цієї групи осіб виявився найменшим і дорівнював $14,6 \pm 1,2$ пг/мл.

Таблиця

**Функціональна активність гемопоетичних клітин-попередників
(КУО-ГМ та КлУО-ГМ) і вміст ІЛ-1 у різні періоди перебігу МДС РАНБ II**

Показник	МДС РАНБ II до лікування n = 31	МДС РАНБ II повна / часткова відповідь n = 4 (12,9 %)	МДС РАНБ II стабілізація n = 12 (38,7 %)	МДС РАНБ II відсутність відповіді n = 9 (29,0 %)	МДС РАНБ II трансформація в ГМЛ n = 6 (19,3 %)
Бласти у КМ, %	15,3 ± 0,5	8,5 ± 0,5	13,2 ± 1,3	17,6 ± 0,9	32,5 ± 2,8
ІЛ-1, пг/мл	24,6 ± 3,8	14,6 ± 1,2	17,9 ± 2,1	32,3 ± 2,2	42,3 ± 5,4
КУО-ГМ × 10 ⁵ кл.	19,0 ± 1,8	28,6 ± 2,3	22,3 ± 1,2	10,2 ± 0,5	5,1 ± 0,5
КлУО-ГМ × 10 ⁵ кл.	26,4 ± 2,3	15,3 ± 0,5	27,3 ± 2,8	29,6 ± 1,4	44,3 ± 3,6

Водночас за відсутності відповіді в пацієнтів, які становили 29,0 % від усієї групи обстежених, ЕКУ дорівнювала 10,2 ± 0,5 колоній, що супроводжувалось підвищенням концентрації інтерлейкіну в сироватці хворих до 32,3 ± 2,2 пг/мл.

Ситуація погіршувалась у разі трансформації в ГМЛ, коли кількість колоній зменшувалась до 5,1 ± 0,5 на 1×10⁵ експлантованих клітин, тоді як концентрація інтерлейкіну сягала 42,3 ± 5,4 пг/мл. Збільшення концентрації інтерлейкіну в сироватці крові супроводжувалось формуванням дрібних або атипичних колоній, які становили 10,0–26,5 % КУО-ГМ, і різким підвищенням кластероутворення в культурі (44,3 ± 3,6 на 1×10⁵ експлантованих клітин), що у 4 рази перевищувало показник норми (рис. 1).

У групі хворих зі стабілізацією МДС РАНБ II (n = 12, 38,7 %) відсоток бластів у КМ виявився ближчим до показника, отриманого до лікування (13,2 ± 1,3 % та 15,3 ± 0,5 %, відповідно, p < 0,05).

Концентрація ІЛ-1 у сироватці крові демонструвала тенденцію до зниження після курсів лікування, проте показник статистично недостовірний (див. таблицю). Кількість колоній і кластерів була зіставна з показниками пацієнтів до лікування (див. таблицю).

У групі хворих на МДС РАНБ II (n = 9, 29,0 %), у яких не було відповіді на лікування азицитидином, відсоток бластів у КМ був майже подібним до того, що визначали до лікування (15,3 ± 0,5 % перед терапією та 17,6 ± 0,9 % після). Концентрація ІЛ-1 підвищувалась у 1,3 раза порівняно з показником до лікування та була у 2,2 раза вища, ніж до лікування (див. таблицю) (p < 0,05). Кількість колоній знижувалась в 1,8 раза порівняно з періодом до лікування та була нижчою у 2,8 раза у хворих групи, яка досягала повної / часткової відповіді. Здатність до кластероутворення мала зворотну тенденцію. У групі хворих, у яких не було відповіді на лікування, кількість кластерів

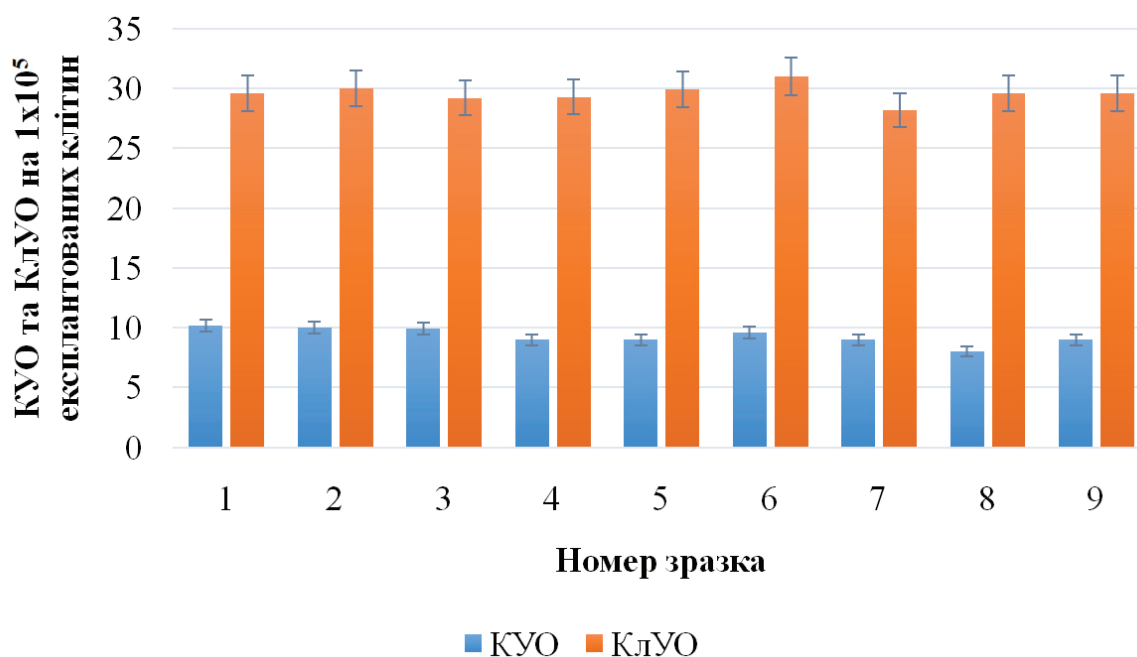


Рис. 1. Колонієутворення і кластероутворення в культурі *in vitro* (КУО-ГМ та КлУО-ГМ) гемопоетичних клітин-попередників у ситуації, коли немає відповіді на терапію при МДС РАНБ II (вірогідність порівняння між КУО-ГМ та КлУО-ГМ p < 0,05)

виявилась в 1,9 раза більшою, ніж у групі пацієнтів, що досягла повної / часткової відповіді ($29,6 \pm 1,4$ та $15,3 \pm 0,5$, відповідно) ($p < 0,05$), і дорівнювала показнику хворих до лікування (див. таблицю).

У період трансформації МДС РАНБ II у ГМЛ у групі хворих (19,3 %) відсоток бластних клітин у КМ зростав у 2,1 раза порівняно з дотерапевтичним показником та був у 3,8 раза вищим за показник хворих групи МДС РАНБ II, які досягли повної / часткової відповіді (див. таблицю) ($p < 0,05$). Концентрація ІЛ-1 у сироватці крові групи хворих у період трансформації у ГМЛ в 1,7 раза перевищувала його вміст у хворих до лікування та у 2,8 раза була більшою, ніж у пацієнтів із загальною позитивною відповіддю (рис. 2).

Здатність до утворення колоній клітинами-попередниками КМ хворих на МДС РАНБ II у період трансформації в ГМЛ зменшувалася в 3,7 раза порівняно з ініціальним показником та в 5,6 раза була нижчою, ніж у групи хворих, які досягли повної / часткової відповіді. Утворення кластерів мало зворотну тенденцію та демонструвало в 1,6 раза вищий показник за кількість кластерів у культурі клітин-попередників КМ хворих до лікування і у 2,8 раза більший за кількість кластерів, ніж у групі хворих на МДС РАНБ II, які досягли повної / часткової відповіді.

Обговорення

Біологічна роль ІЛ-1 полягає в участі в регуляторному процесі гемопоезу через ІЛ-1R1 в активації NF- κ B, p38 MAPK і гіперактивації MYD88-IRAK сигнального каскаду. Важливим є факт, що цей цитокін стає домінуючим у разі запалення і майже не потрібен у нормі [18,19]. Для МДС характерне неефективне кровотворення. На кожному етапі прогресування процесу досліджували функціональний потенціал гемопоетичних стовбурових клітин (КУО-ГМ і КлУО-ГМ) кісткового мозку пацієнтів [20,21]. Аналіз даних показав, що в культурі *in vitro* розгортається драматична картина, коли кількість колоній із прогресуванням патологічного процесу стрімко знижується, і на цьому тлі формуються атипичні колонії і кластери, кількість яких зростає. Особливо чіткий взаємозв'язок спостерігається у разі трансформації МДС у ГМЛ. У результаті виразно простежуються показники, які, з урахуванням клінічного перебігу і лабораторних даних на різних стадіях МДС, можуть сприйматися як додаткові прогностичні ознаки розвитку патологічного процесу при МДС.

Висновки

Згідно з результатами проведеного дослідження, в пацієнтів із МДС наявний взаємозв'язок між колонієутворенням у культурі і концентрацією ІЛ-1 у сироватці крові. На тлі зростання

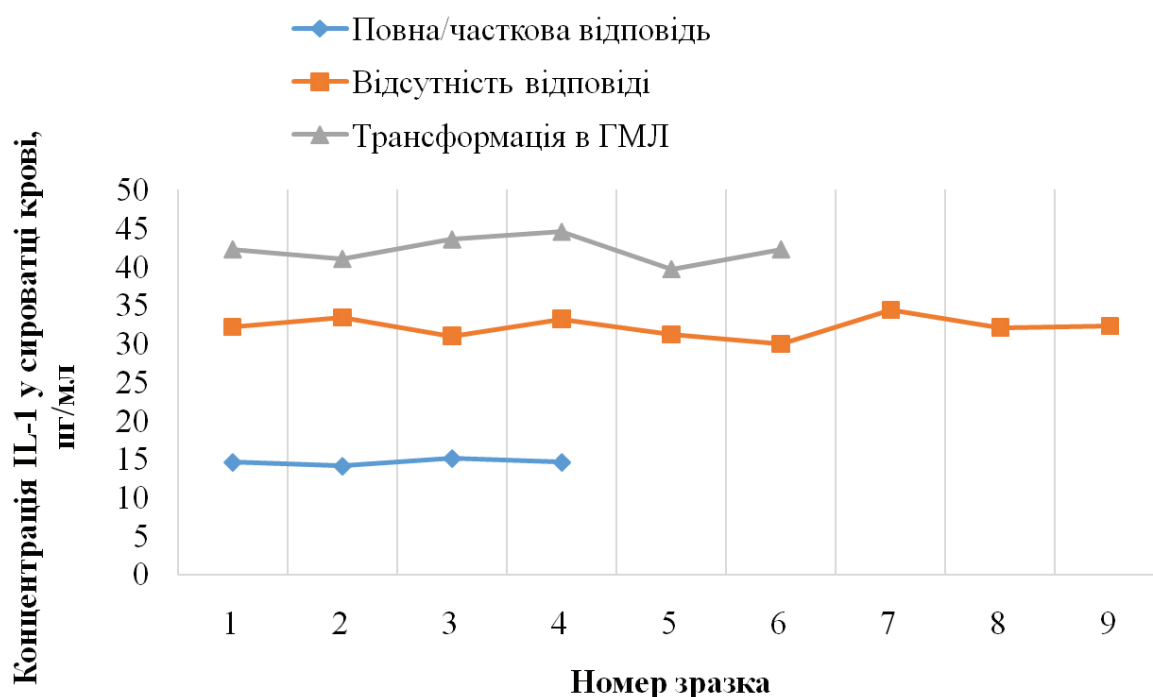


Рис. 2. Концентрація ІЛ-1 у сироватці крові в різні періоди перебігу МДС РАНБ II

концентрації ІЛ-1 та прогресування захворювання в культурі КМ *in vitro* спостерігається зменшення кількості нормальних колоній, зростання кількості дрібних або атипичних колоній, збільшення кластероутворюючої здатності клітин-попередників, що свідчить про дефект проліферації прогеніторів. Підвищення концентрації ІЛ-1, пов'язане з прогресуванням патологічного процесу

і з одночасним зниженням кількості колоній та зростанням кількості кластерів у культурі клітин, свідчить про дефект гемопоезу і його регуляції при МДС на рівні гемопоетичних стовбурих клітин і клітин-попередників, що може слугувати додатковою прогностичною ознакою, особливо у разі трансформації МДС РАНБ II у ГМЛ.

Список літератури

- Corey SL, Minden MD, Barber DL, Kantarjian H, Wang JCY, Schimmer AD. Myelodysplastic syndrome is the complexity of stem cell diseases. *Rev Cancer*. 2007;7(2):118-29. doi: 10.1038/nrc2047
- Pellagati A, Boultonwood J. The molecular pathogenesis of the MDS. *Eur J Haematol*. 2015;95(1):3-15. doi: 10.1111/ejh.12515
- Hernandez-Barrientos D, Pelayo R, Mayani H. The Hematopoietic Microenvironment: A Network of Niches for the Development of All Blood Cell Lineages. *J Leukoc Biol*. 2023;114(5):404-20.
- Hurwitz SN, Jung SK, Kurre P. Hematopoietic stem and progenitor cell signaling in the niche. *Leukemia*. 2020;34(12):3136-48.
- Caicado F, Manz MG. IL-1 in aging and pathologies of hematopoietic stem cells. *Blood*. 2024;144(4):368-77. doi: 10.1182/blood.2023023105
- Sallman DA, List A. The central role of inflammatory signaling in the pathogenesis of myelodysplastic syndromes. *Blood*. 2019;133(10):1039-48. doi: 10.1182/blood-2018-10-844654
- Vegivinti CTR, Keesari PR, Veeraballi S, Martins Maia CMP, Mehta AK, Lavu RR, Thakur RK, Tella SH, Patel R, Kakumani VK, Pulakurthi YS, Aluri S, Aggarwal RK, Ramachandra N, Zhao R, Sahu S, Shastri A, Verma A. Role of innate immunological/inflammatory pathways in myelodysplastic syndromes and AML: a narrative review. *Exp Hematol Oncol*. 2023;12(1):60. doi: 10.1186/s40164-023-00422-1
- Kawano Y, Kawano H, LaMere MW, LaMere EA, Byun DK, McGrath KE, Palis J, Bajaj J, Liesveld JL, Katayama Y, Yamazaki S, Kapur R, Calvi LM, Ho TC, Becker MW. IL-1R1 and IL-18 signals regulate mesenchymal stromal cells in an aged murine model of myelodysplastic syndromes. *Blood*. 2025;145(15):1644. doi: 10.1182/blood.2024024818
- Pietras EM, Mirantes-Barbeito C, Fong S, Loeffler D, Kovtonyuk LV, Zhang S, Lakshminarasimhan R, Chin CP, Techner JM, Will B, Nerlov C, Steidl U, Manz MG, Schroeder T, Passegué E. Chronic interleukin-1 exposure drives hematopoietic stem cell toward differentiation at the expense of self-renewal. *Nature Cell Biology*. 2016;18(6):607-18. doi: 10.1038/ncb3346
- Pietras EM. Inflammation: a key regulator of hematopoietic stem cell rate in health and disease. *Blood*. 2017;130(15):1693-8. doi: 10.1182/blood-2017-06-780882
- Chavakis T, Wielockx B, Hajishengallis G. Inflammatory Modulation of Hematopoiesis: Linking Trained Immunity and Clonal Hematopoiesis with Chronic Disorders. *Annual Review Physiology*. 2022;84:183-207. doi: 10.1146/annurev-physiol-052521-013627
- Gerke MB, Christodoulou I, Karantanos T. Definitions, Biology, and Current Therapeutic Landscape of Myelodysplastic/Myeloproliferative Neoplasms. *Cancers*. 2023;15(15):3815.
- Jahandideh B, Derakhshani M, Abbaszadeh H, Movassaghpour A, Mehdizadeh A, Talebi M, Yousefi M. The pro-inflammatory cytokines effects on mobilization, selfrenewal and differentiation of hematopoietic stem cells. *Hum Immunol*. 2020;81(5):206-17.
- Пахаренко МВ, Білько ДІ, Третяк НМ, Стародуб ГС, Лагоднюк ІО, Білько НМ. Функціональна активність кровотворних клітин-попередників при мієлодиспластичному синдромі в умовах *in vitro*. Наукові записки НАУКМА. Біологія і екологія. 2020;3:48-52. doi: 10.18523/2617-4529.2020.3.48-52
- Білько ДІ, Пахаренко МВ. Особливості функціонування гемопоетичних клітин-попередників кісткового мозку хворих на мієлодиспластичний синдром у культурі *in vitro* і в гелевих дифузійних камерах *in vivo*. Наукові записки НАУКМА. Біологія і екологія. 2022;5:33-8. doi: 10.18523/2617-4529.2022.5.33-38
- Vardiman JW, Thiele J, Arber DA, Brunning RD, Borowitz MJ, Porwit A, Harris NL, Le Beau MM, Hellström-Lindberg E, Tefferi A, Bloomfield CD. The 2008 revision of the WHO classification of myeloid neoplasms and acute leukemia: rationale and important changes. *Blood*. 2009;114(5):937-51.
- Tefferi A, Thiele J, Vardiman JW. The 2008 World Health Organization classification system for myeloproliferative neoplasms. *Cancer*. 2009;115(17):3842-7.
- Gondek LP, DeZern AE. Assessing clonal haematopoiesis: clinical burdens and benefits of diagnosing myelodysplastic syndrome precursor states. *Lancet Haematol*. 2020;7(1):e73-e81.
- Zhao M, Li L. Regulation of hematopoietic stem cells in the niche. *Sci China Life Sci*. 2015;58(12):1209-15.
- Li B, Liu J, Qu S, Gale RP, Song Z, Xing R, Liu J, Ren Y, Xu Z, Qin T, Zhang Y, Fang L, Zhang H, Pan L, Hu N, Cai W, Zhang P, Huang G, Xiao Z. Colony-forming unit cell (CFU-C) assays at diagnosis: CFU-G/M cluster predicts overall survival in myelodysplastic syndrome patients independently of IPSS-R. *Oncotarget*. 2016;7(42):68023-32. doi: 10.18632/oncotarget.12105
- Greenberg PL, Tuechler H, Schanz J, Sanz G, Garcia-Manero G, Solé F, Bennett JM, Bowen D, Fenaux P, Dreyfus F, Kantarjian H, Kuendgen A, Levis A, Malcovati L, Cazzola M, Cermak J, Fonatsch C, Le Beau MM, Slovak ML, Krieger O, Luebbert M, Maciejewski J, Magalhaes SM, Miyazaki Y, Pfeilstöcker M, Sekeres M, Sperr WR, Stauder R, Tauro S, Valent P, Vallespi T, van de Loosdrecht AA, Germing U, Haase D. Revised international prognostic scoring system for myelodysplastic syndromes. *Blood*. 2012;120(12):2454-65. doi: 10.1182/blood-2012-03-420489

References

- Corey SL, Minden MD, Barber DL, Kantarjian H, Wang JCY, Schimmer AD. Myelodysplastic syndrome is the complexity of stem cell diseases. *Rev Cancer*. 2007;7(2):118-29. doi: 10.1038/nrc2047
- Pellagati A, Boultonwood J. The molecular pathogenesis of the MDS. *Eur J Haematol*. 2015;95(1):3-15. doi: 10.1111/ejh.12515
- Hernandez-Barrientos D, Pelayo R, Mayani H. The Hematopoietic Microenvironment: A Network of Niches for the Development of All Blood Cell Lineages. *J Leukoc Biol*. 2023;114(5):404-20.
- Hurwitz SN, Jung SK, Kurre P. Hematopoietic stem and progenitor cell signaling in the niche. *Leukemia*. 2020;34(12):3136-48.

5. Caicado F, Manz MG. IL-1 in aging and pathologies of hematopoietic stem cells. *Blood*. 2024;144(4):368-77. doi: 10.1182/blood.2023023105
6. Sallman DA, List A. The central role of inflammatory signaling in the pathogenesis of myelodysplastic syndromes. *Blood*. 2019; 133(10):1039-48. doi: 10.1182/blood-2018-10-844654
7. Vegivinti CTR, Keesari PR, Veeraballi S, Martins Maia CMP, Mehta AK, Lavu RR, Thakur RK, Tella SH, Patel R, Kakumani VK, Pulakurthi YS, Aluri S, Aggarwal RK, Ramachandra N, Zhao R, Sahu S, Shastri A, Verma A. Role of innate immunological/inflammatory pathways in myelodysplastic syndromes and AML: a narrative review. *Exp.Hematol Oncol*. 2023;12(1):60. doi: 10.1186/s40164-023-00422-1
8. Kawano Y, Kawano H, LaMere MW, LaMere EA, Byun DK, McGrath KE, Palis J, Bajaj J, Liesveld JL, Katayama Y, Yamazaki S, Kapur R, Calvi LM, Ho TC, Becker MW. IL-1R1 and IL-18 signals regulate mesenchymal stromal cells in an aged murine model of myelodysplastic syndromes. *Blood*. 2025;145(15):1644. doi: 10.1182/blood.2024024818
9. Pietras EM, Mirantes-Barbeito C, Fong S, Loeffler D, Kovtonyuk LV, Zhang S, Lakshminarasimhan R, Chin CP, Techner JM, Will B, Nerlov C, Steidl U, Manz MG, Schroeder T, Passegué E. Chronic interleukin-1 exposure drives hematopoietic stem cell toward differentiation at the expense of self-renewal. *Nature Cell Biology*. 2016;18(6):607-18. doi: 10.1038/ncb3346
10. Pietras EM. Inflammation: a key regulator of hematopoietic stem cell rate in health and disease. *Blood*. 2017;130(15):1693-8. doi: 10.1182/blood-2017-06-780882
11. Chavakis T, Wielockx B, Hajishengallis G. Inflammatory Modulation of Hematopoiesis: Linking Trained Immunity and Clonal Hematopoiesis with Chronic Disorders. *Annual Review Physiology*. 2022;84:183-207. doi: 10.1146/annurev-physiol-052521-013627
12. Gerke MB, Christodoulou I, Karantanos T. Definitions, Biology, and Current Therapeutic Landscape of Myelodysplastic/Myeloproliferative Neoplasms. *Cancers*. 2023;15(15):3815.
13. Jahandideh B, Derakhshani M, Abbaszadeh H, Movvassaghpour A, Mehdizadeh A, Talebi M, Yousefi M. The pro-inflammatory cytokines effects on mobilization, selfrenewal and differentiation of hematopoietic stem cells. *Hum Immunol*. 2020;81(5):206-17.
14. Pakharenko M, Bilko D, Tretiak N, Starodub H, Lagodniuk I, Bilko N. Functional activity of hematopoietic progenitor cells in myelodysplastic syndrome *in vitro*. *NRPBE*. 2020;3:48-52. doi: 10.18523/2617-4529.2020.3.48-52. Ukrainian.
15. Bilko D, Pakharenko M. Peculiarities of functioning of hematopoietic progenitor cells of bone marrow of patients with myelodysplastic syndrome in culture *in vitro* and in cell diffusion chambers *in vivo*. *NRPBE*. 2022;5:33-8. doi: 10.18523/2617-4529.2022.5.33-38. Ukrainian.
16. Vardiman JW, Thiele J, Arber DA, Brunning RD, Borowitz MJ, Porwit A, Harris NL, Le Beau MM, Hellström-Lindberg E, Tefferi A, Bloomfield CD. The 2008 revision of the WHO classification of myeloid neoplasms and acute leukemia: rationale and important changes. *Blood*. 2009;114(5):937-51.
17. Tefferi A, Thiele J, Vardiman JW. The 2008 World Health Organization classification system for myeloproliferative neoplasms. *Cancer*. 2009;115(17):3842-7.
18. Gondek LP, DeZern AE. Assessing clonal haematopoiesis: clinical burdens and benefits of diagnosing myelodysplastic syndrome precursor states. *Lancet Haematol*. 2020;7(1):e73-e81.
19. Zhao M, Li L. Regulation of hematopoietic stem cells in the niche. *Sci China Life Sci*. 2015;58(12):1209-15.
20. Li B, Liu J, Qu S, Gale RP, Song Z, Xing R, Liu J, Ren Y, Xu Z, Qin T, Zhang Y, Fang L, Zhang H, Pan L, Hu N, Cai W, Zhang P, Huang G, Xiao Z. Colony-forming unit cell (CFU-C) assays at diagnosis: CFU-G/M cluster predicts overall survival in myelodysplastic syndrome patients independently of IPSS-R. *Oncotarget*. 2016;7(42):68023-32. doi: 10.18632/oncotarget.12105
21. Greenberg PL, Tuechler H, Schanz J, Sanz G, Garcia-Manero G, Solé F, Bennett JM, Bowen D, Fenaux P, Dreyfus F, Kantarjian H, Kungden A, Levis A, Malcovati L, Cazzola M, Cermak J, Fonatsch C, Le Beau MM, Slovak ML, Krieger O, Luebbert M, Maciejewski J, Magalhaes SM, Miyazaki Y, Pfeilstöcker M, Sekeres M, Sperr WR, Stauder R, Tauro S, Valent P, Vallespi T, van de Loosdrecht AA, Germing U, Haase D. Revised international prognostic scoring system for myelodysplastic syndromes. *Blood*. 2012;120(12):2454-65. doi: 10.1182/blood-2012-03-420489

H. Starodub¹, N. Goryainova¹, N. Tretiak¹,

I. Russu², M. Pakharenko², K. Lunina²

¹ State Institution “National Research Center for Radiation Medicine of National Academy of Medical Sciences of Ukraine” (NRCRM), Kyiv, Ukraine

² National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

FUNCTIONAL POTENTIAL OF HEMATOPOIETIC PROGENITOR CELLS AND THEIR RELATIONSHIP WITH THE CLINICAL-HEMATOLOGICAL COURSE IN MYELODYSPLASTIC SYNDROME

Abstract

Myelodysplastic syndromes (MDS) represent a diverse spectrum of clonal disorders originating in hematopoietic stem cells. This group is primarily defined by defective hematopoiesis and peripheral cytopenias, alongside a significant predisposition for progression toward acute myeloid leukemia. One of the important mechanisms of myelodysplastic syndrome pathogenesis is the imbalance of proinflammatory cytokines in the bone marrow microenvironment, which leads to changes in the function of hematopoietic stem cells. A significant place among them is occupied by interleukin (IL-1), which is involved in the regulation of proliferation, differentiation, and apoptosis of hematopoietic system cells. The aim of this study was to establish the functional potential of hematopoietic progenitor cells and their relationship with the concentration of IL-1 in the blood serum and with the clinical and hematological course in patients with

MDS, who were treated with azacitidine according to the standard protocol. 31 individuals with MDS underwent a clinical and hematological examination. The number of blast cells in peripheral blood and the concentration of IL-1 in blood serum were determined. Colony and cluster formation of hematopoietic bone marrow progenitor cells was studied in the culture of patients' cells after 14 days of cultivation. Analysis was performed under an inverted microscope. Statistical processing of the results obtained was carried out. Analysis of the results of the studies and their relationship showed that in patients with MDS RAEBII, along with an increase in the concentration of IL-1 and disease progression, a decrease in the number of normal colonies, an increase in the number of small or atypical colonies, and an increase in the cluster-forming ability of progenitor cells are observed in the culture of bone marrow, which indicates a defect in hematopoiesis at the level of hematopoietic stem and progenitor cells. As a result, distinct patterns emerge which, when integrated with clinical presentation and stage-specific laboratory findings, hold potential as supplementary prognostic markers for MDS progression.

Keywords: hematopoietic stem cells, hematopoietic progenitor cells, malignant transformation, genome instability, myelodysplastic syndrome, cell culture *in vitro*.

Submitted 16.03.2026

Accepted 09.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів

Authors Information

Стародуб Галина Сергіївна – кандидат медичних наук, лікар-гематолог, старший науковий співробітник відділення захворювань системи крові ДУ «Національний науковий центр радіаційної медицини, гематології та онкології Національної академії медичних наук України», Київ, Україна

Halyna Starodub – PhD in Medicine, Hematologist, Senior Research Associate at the Department of Blood System Diseases of State Institution “National Research Center for Radiation Medicine of National Academy of Sciences of Ukraine” (NRCRM), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-8402-2156>

gal.starodub@gmail.com

Горяїнова Надія Валеріївна – доктор медичних наук, старший науковий співробітник, завідувачка відділення захворювань системи крові ДУ «Національний науковий центр радіаційної медицини, гематології та онкології Національної академії медичних наук України», Київ, Україна

Nadiia Goryainova – Doctor of Science in Medicine, Senior Research Associate, Head of the Department of Blood System Diseases of State Institution “National Research Center for Radiation Medicine of National Academy of Sciences of Ukraine” (NRCRM), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-2123-4140>

igt2@ukr.net

Третяк Наталія Миколаївна – доктор медичних наук, професор, головний науковий співробітник відділення захворювань системи крові ДУ «Національний науковий центр радіаційної медицини, гематології та онкології Національної академії медичних наук України», Київ, Україна

Nataliia Tretiak – Doctor of Science in Medicine, Professor, Chief Researcher at the Department of Blood System Diseases of State Institution “National Research Center for Radiation Medicine of National Academy of Sciences of Ukraine” (NRCRM), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0005-8991-892X>

igt2@ukr.net

Руссу Ірина Зіновіївна – кандидат біологічних наук, завідувачка кафедри лабораторної діагностики біологічних систем Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Iryna Russu – Candidate of Biological Sciences, Head of the Department of Laboratory Diagnostics of Biological Systems of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-9676-2859>

iryna.russu@ukma.edu.ua

Пахаренко Маргарита Вікторівна – PhD, старший викладач кафедри лабораторної діагностики біологічних систем Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Marharyta Pakharenko – PhD in Biology, Senior Lecturer of the Department of Laboratory Diagnostics of Biological Systems of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-2718-5116>

m.pakharenko@ukma.edu.ua

Луніна Карина Євгенівна – аспірантка кафедри лабораторної діагностики біологічних систем Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Karyna Lunina – PhD student at the Department of Laboratory Diagnostics of Biological Systems of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0001-2940-7870>

k.deichuk@ukma.edu.ua



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.97-104

УДК 632.51:581.9

Вишенська І. Г., Кісельова Є. С.

Національний університет «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

МОНІТОРИНГ І КОНТРОЛЬ ІНВАЗІЙНОГО ВИДУ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. В ЄВРОПІ

У статті подано результати аналізу основних методів моніторингу та заходів контролю поширення небезпечного інвазійного виду *Ambrosia artemisiifolia* L. у європейських країнах. У межах дослідження проведено картографування поширення *Ambrosia artemisiifolia* L. за допомогою платформи GBIF, яка надає відкриті дані з географічною прив'язкою. Завантажені дані про амброзію (4001 спостереження) візуалізовано на мапі Європи. Для оцінювання швидкості поширення виду проведено порівняння виявлених місць станом на 2000 р. та на 2025 р. у Європі. Порівняння методів боротьби з *Ambrosia artemisiifolia* L. здійснено на прикладі шести європейських країн: Австрії, Угорщини, Сербії, Німеччини, Хорватії та Швейцарії. Зафіксовано чітку диференціацію в методах боротьби з цим інвазійним видом у зазначених країнах. Фізичні методи боротьби використовують у всіх досліджених європейських країнах, що свідчить про їхню універсальність та зручність. Хімічні методи посідають друге місце за поширеністю, їх активно використовують у п'яти з шести країн (суворе екологічне законодавство Швейцарії обмежує використання гербіцидів). Біологічні методи боротьби є менш поширеними, їх використовують лише в Угорщині та Німеччині. Обмеження пов'язане зі складністю розроблення та впровадження ефективних засобів біологічної боротьби в європейських кліматичних умовах, а також необхідністю тривалих досліджень для гарантії їхньої безпеки та ефективності. Досвід європейських країн показує, що найуспішнішими є інтегровані системи моніторингу та контролю, які поєднують традиційні польові дослідження із сучасними технологіями та залученням громадськості. Однак важливими чинниками успіху є як законодавче регулювання, забезпечення фінансування, так і міжгалузева взаємодія та оповіщення громадськості. Тобто лише інтегрований підхід дасть змогу обмежити подальше поширення амброзії та зменшити її негативний вплив на довкілля, сільське господарство та здоров'я населення.

Ключові слова: інвазійні види рослин, *Ambrosia artemisiifolia* L., моніторинг, контроль.

Вступ

Вторгнення адвентивних видів рослин є однією з найбільших екологічних загроз для біорізноманіття і стабільності екосистем в умовах сучасності. Серед найзагрозливіших інвазійних видів особливе місце посідає *Ambrosia artemisiifolia* L. (амброзія полинолиста) – агресивний бур'ян північноамериканського походження, який швидко розповсюджується територією Європи за останні десятиліття [2]. Проблема контролю *Ambrosia artemisiifolia* L. стала надзвичайно важливою для національної

безпеки європейських країн у сфері біорізноманіття й охорони здоров'я населення. Нинішні темпи інвазії цього виду перевищують спроможність систем моніторингу і реагування. *Ambrosia artemisiifolia* спричиняє суттєві економічні збитки європейському сільському господарству, істотно знижує врожайність основних культур і заміщує місцеві види рослин. А пилок цієї рослини провокує поширені алергічні захворювання серед населення європейських країн і становить значну медико-соціальну проблему [1].

Складність контролю цього інвазійного виду зумовлена його високою екологічною пластичністю, високою адаптивністю до різноманітних кліматичних умов і типів ґрунтів, а також недоліками чинних систем моніторингу й узгодження дій між європейськими державами. На континентальному рівні не сформовано цілісної стратегії боротьби з *Ambrosia artemisiifolia*, що спричиняє постійне розширення її ареалу і зростання негативного впливу на довкілля і здоров'я людини [4,10]. Наявні національні програми зазвичай не скоординовані між собою, тому вид вільно розповсюджується через державні кордони. Кліматичні зміни підсилюють актуальність проблеми, оскільки завдяки сприятливим умовам відбувається експансія амброзії полиноистої в північні регіони Європи. Моделі прогнозування демонструють істотне розширення ареалу виду в найближчі десятиліття [6,11].

З огляду на зазначене вище розроблення ефективної системи моніторингу і контролю *Ambrosia artemisiifolia* в Європі є надзвичайно важливим для охорони біорізноманіття континенту, охорони здоров'я населення та гарантування продовольчої безпеки.

Об'єкти і методи дослідження

У межах дослідження здійснено картографування розповсюдження *Ambrosia artemisiifolia*

з використанням платформи GBIF, яка надає відкриті дані з географічною прив'язкою. Завантажені дані щодо амброзії (4001 спостереження) візуалізовано на мапі Європи.

Для оцінювання темпів розповсюдження виду проведено порівняння виявлених локацій станом на 2000 р. та на 2025 р. на території Європи. Мапи сформовано на основі геоінформаційного аналізу з наступною візуалізацією у форматі теплової мапи. Застосовано кольорову шкалу для позначення інтенсивності розповсюдження: жовтий колір вказує на поодинокі або ж нестабільні популяції, помаранчевий – сталі розселення, а червоний колір сигналізує про високий рівень інвазії з утворенням стабільних, екосистемно небезпечних осередків.

Порівняння методів контролю амброзії полиноистої проведено на прикладі шести європейських країн: Австрія, Угорщина, Сербія, Німеччина, Хорватія та Швейцарія.

Результати дослідження та їх обговорення

Розповсюдження амброзії за період з 2000 по 2025 р. демонструє значне розширення ареалу виду як на північ, так і на захід Європи. Тобто на початку століття були окремі локації *Ambrosia artemisiifolia*, переважно в центральних і східних регіонах Європи (рис. 1), а станом на 2025 р. вид розповсюдився майже у всі країни континенту



Рис. 1. Поширення *Ambrosia artemisiifolia* L. в країнах Європи (за даними GBIF, станом на 2000 р.)

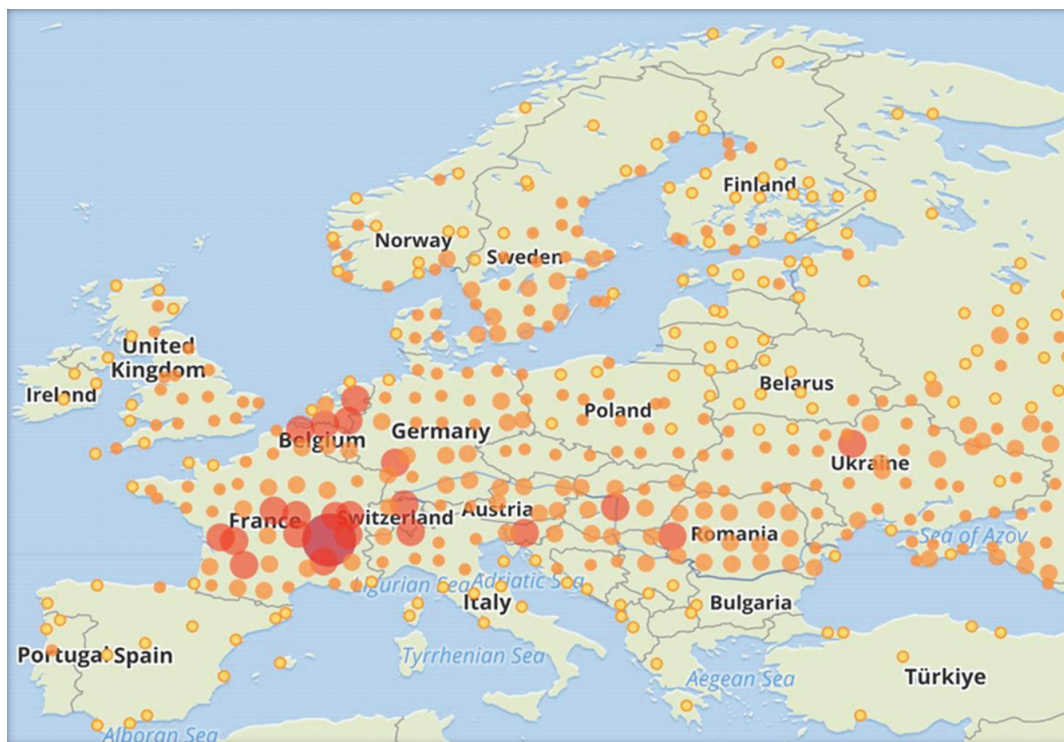


Рис. 2. Поширення *Ambrosia artemisiifolia* L. в країнах Європи (за даними GBIF, станом на березень 2025 р.)

(рис. 2), але з різним ступенем інтенсивності. Це свідчить про необхідність поліпшення систем моніторингу та оперативного реагування.

На сьогодні амброзія полинолиста широко розповсюджена в Східній і Центральній Європі: зафіксовано великі площі у Франції, Італії, південній частині Польщі та Німеччини, майже 80 % орної землі в Угорщині, де цей бур'ян переважно трапляється в посівах сої та соняшнику [8].

Моніторинг *Ambrosia artemisiifolia* L. в Європі

Постійний моніторинг є важливою вимогою для ефективності будь-якого методу контролю. Найпопулярнішими методами моніторингу амброзії полиноистої є польові обстеження і картографування, робота експертних груп.

На сьогодні в Європі наявні як державні і наукові програми моніторингу, так і програми з ініціативи волонтерів. Ці програми моніторингу реалізують у межах урядових програм, програм моніторингу та оглядів, які координують різноманітні структури чи організації, або ж різні робочі групи. Наприклад, у таких країнах, як Бельгія, Данія, Хорватія, Італія, Франція, Угорщина, Польща, Латвія, Швейцарія та Україна, наявне юридичне зобов'язання для окремих землевласників і представників громадськості виконувати моніторингові заходи як частину загальних контрольних дій [8].

В інших країнах, як-от Німеччина, організації або ж зацікавлені волонтери створили робочі групи, які здійснюють обстеження щодо наявності амброзії полиноистої [4]. У межах «Берлінської програми дій проти амброзії» органи зайнятості в Берліні працювали над залученням безробітних на ринку праці, ініціювали їх участь у пошуку і знищенні амброзії полиноистої в місті.

Досвід різних європейських країн демонструє, що найефективнішими є інтегровані системи моніторингу, які поєднують класичні методи польових досліджень із використанням сучасних методів дистанційного зондування і геоінформаційними системами.

Велику роль у сучасному моніторингу відіграють спеціалізовані портали спостережень (фіксація перших появ виду, здійснення нагляду та індикації розповсюдження амброзії полиноистої), створені для більшості країн Європи, наприклад, британські ініціативи Springwatch, Autumnwatch, *Ambrosia Scout*, шведський Species Gateway і голландський портал фіксацій карантинних видів [5].

Контроль виду *Ambrosia artemisiifolia* L. в країнах Європи

Методи і заходи контролю щодо *Ambrosia artemisiifolia* визначаються відповідно до типу рослинного угруповання, в яких виявлено

рослину (агрофітоценози, дика трав'яниста рослинність, зелені зони населених пунктів). Застосування біологічних, механічних і хімічних методів контролю має значні відмінності в країнах Європи [10]. Найчастіше згадувані експертами заходи для знищення *Ambrosia artemisiifolia* L. наведено на рис. 3.

Біологічні методи мало поширені в країнах Європи. Вони передбачають впровадження або ж посилення природного контролю інвазійного виду у формі специфічних паразитів, патогенів і хижаків або ще й інтродукцію інших видів рослин, які усувають амброзію полинолисту в конкурентній боротьбі. Експерименти, проведені в тепличних умовах, продемонстрували, що висіяна конкурентна рослинність була дуже дієвою в зниженні щільності амброзії полинолистої, внаслідок чого вдалося уникнути високого насіннєутворення. Тривають експерименти з посівом конкурентних видів рослин на узбіччях доріг [9].

Із шести досліджених європейських країн (Австрія, Угорщина, Сербія, Швейцарія, Німеччина, Хорватія) біологічні методи застосовують тільки у двох – Німеччині та Угорщині (рис. 4).

Фізичний метод контролю передбачає такі механічні форми фізичного усунення рослини з певної місцевості, як скошування, мульчування, спалювання, виривання, випас тваринами та чорне пластикове покриття [8]. Всі ці заходи є ресурсоемними. Зацікавлені сторони не завжди мають персонал для виконання такої роботи у великих масштабах.

Заходи фізичного контролю мають певні особливості застосування. Наприклад, щоб знизити шкідливі ефекти амброзії, скошувати потрібно у відповідні сезони. Експерти переважно стверджують, що необхідні множинні сесії скошування, до початку цвітіння амброзії і потім у вересні. Але для більшої ефективності скошування потрібно обов'язково поєднувати з хімічними заходами.

Мульчування (покриття ґрунту та сіяниць мульчею, наприклад, сіном або травою) відбувається безпосередньо перед початком дозрівання насіння, на початку вересня [4]. Але задля уникнення впливу на здоров'я через рух пилку цей метод застосовують і раніше.

Фізичні методи поширені в усіх досліджених європейських країнах завдяки їхній доступності, до того ж немає потреби в біологічних засобах чи спеціальних хімічних препаратах контролю.

Загалом аналіз різних фізичних підходів показує, що скошування, мульчування та виривання використовують майже у всіх країнах як базові механічні заходи. А от випас тваринами продемонстрував перспективні результати лише в Австрії, де вівці ефективно поїдали амброзію без шкідливих наслідків. Спалювання і чорне пластикове покриття взагалі не використовують через їхню специфічність та обмежені можливості застосування на великих площах (рис. 5).

Хімічний метод знищення зводиться до розпилення гербіцидів. Цей достатньо ефективний метод застосовують доволі часто, але важливо оптимально вибрати препарати і час [7].

НАЙЧАСТІШЕ ЗГАДУВАНІ ЕКСПЕРТАМИ ЗАХОДИ ДЛЯ ЗНИЩЕННЯ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L.

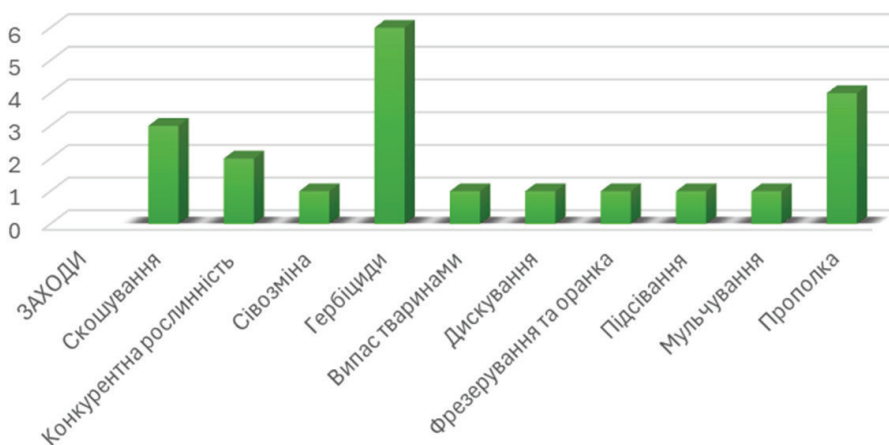


Рис. 3. Найчастіше згадувані експертами заходи для знищення *Ambrosia artemisiifolia* L.

БІОЛОГІЧНІ МЕТОДИ КОНТРОЛЮ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. ВПРОВАДЖЕННЯ ПРИРОДНИХ ВОРОГІВ ТА КОНКУРУЮЧИХ РОСЛИН ЗА КРАЇНАМИ

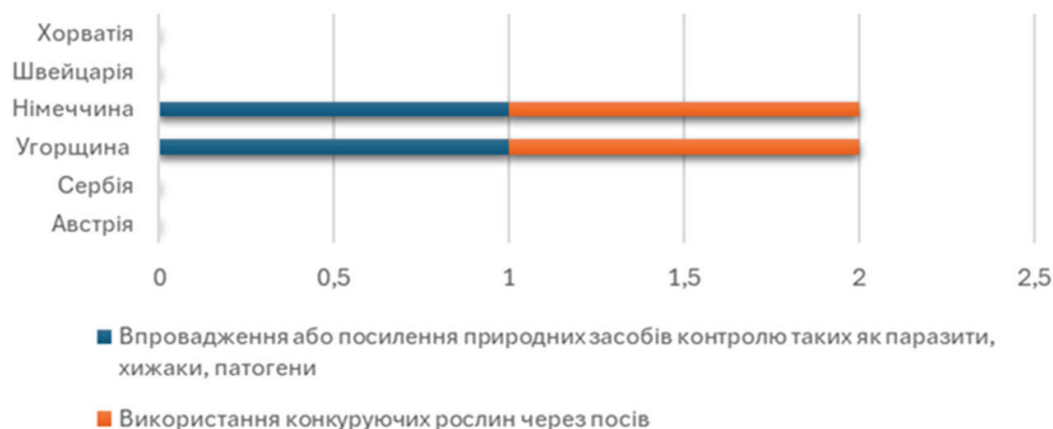


Рис. 4. Біологічні методи контролю *Ambrosia artemisiifolia* L.

ФІЗИЧНІ МЕТОДИ КОНТРОЛЮ *AMBROSIA* *ARTEMISIIFOLIA* L. ЗАСТОСУВАННЯ МЕХАНІЧНОГО ТА РУЧНОГО ВИДАЛЕННЯ РОСЛИН ЗА КРАЇНАМИ

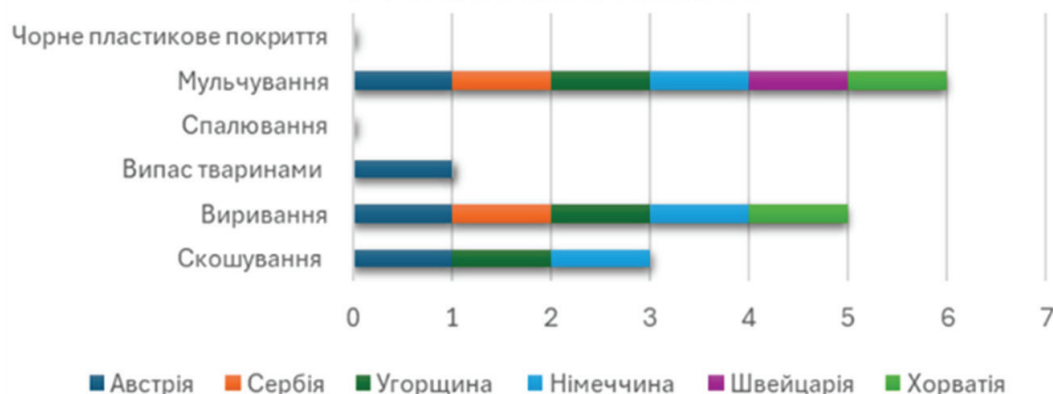


Рис. 5. Фізичні методи контролю *Ambrosia artemisiifolia* L. у досліджених країнах Європи

Хімічні методи поширені в Хорватії, Німеччині, Австрії, Сербії та Угорщині.

Аналіз методів контролю *Ambrosia artemisiifolia* в шістьох європейських країнах зафіксував чітку диференціацію щодо способів боротьби з цим інвазійним видом (рис. 6). Фізичні методи контролю застосовують в усіх шести досліджених європейських країнах, що вказує на їхню універсальність і зручність [3]. Хімічні методи

посідають друге місце за поширеністю, їх активно використовують у п'яти з шести країн (суворе екологічне законодавство Швейцарії обмежує використання гербіцидів).

Біологічні методи контролю є менш поширеними, їх застосовують тільки в Угорщині та Німеччині. Це пов'язано зі складністю розроблення й запровадження дієвих біологічних засобів контролю в європейських кліматичних умовах, а також

ПОШИРЕНІСТЬ ЗАСТОСУВАННЯ МЕТОДІВ КОНТРОЛЮ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. В ЄВРОПЕЙСЬКИХ КРАЇНАХ

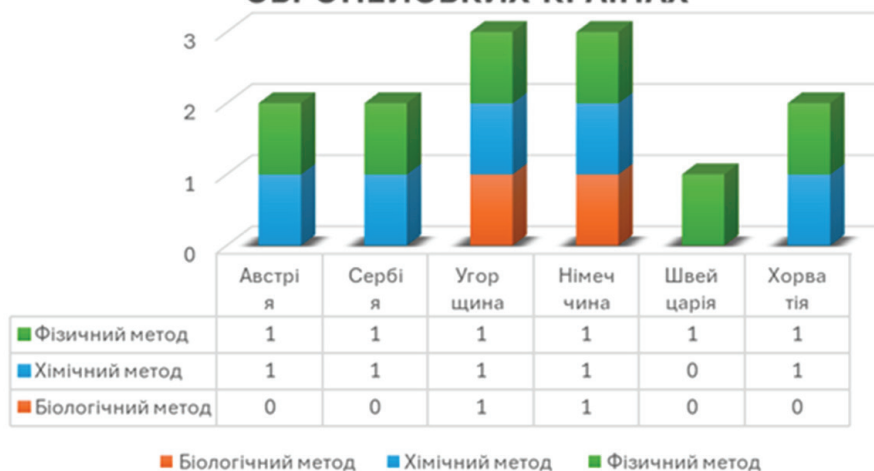


Рис. 6. Поширеність застосування методів контролю *Ambrosia artemisiifolia* L. в європейських країнах

необхідністю тривалих досліджень для гарантування їхньої безпеки й ефективності.

Загалом отримані результати показують, що ефективний контроль *Ambrosia artemisiifolia* в Європі ґрунтується переважно на комбінації хімічних і фізичних методів, тоді як біологічні методи потребують подальшого розвитку для широкого практичного використання.

Висновки

Для ефективного вирішення проблеми з *Ambrosia artemisiifolia* потрібен системний підхід, який поєднуватиме державний контроль, наукове забезпечення, належне фінансування та ще більшу залученість громадськості до моніторингу й контролю цього небезпечного карантинного бур'яну.

Основними методами моніторингу амброзії в країнах Європи є польові дослідження, картографування, створення робочих груп експертів, розроблення урядових програм. Набувають поширення й новітні технології (дистанційне зондування, спеціалізовані онлайн-портали, різні мобільні застосунки), вони істотно збільшують результативність моніторингу, сприяють залученню громадськості

і дають змогу швидко реагувати на нові випадки виявлення амброзії.

Щодо методів знищення *Ambrosia artemisiifolia* маємо такі результати. Серед фізичних методів найпоширенішими є скошування, виривання та мульчування (завдяки зручності й простоті виконання їх використовують у всіх досліджених країнах). Біологічні методи (залучення конкурентної рослинності або ж природних ворогів) застосовують лише в деяких країнах, поки що вони мають обмежену ефективність. Найпоширенішими майже у всіх країнах Європи є хімічні методи контролю *Ambrosia artemisiifolia*.

Досвід європейських країн показує, що найбільш успішними є інтегровані системи моніторингу й контролю, які поєднують традиційні польові дослідження з сучасними технологіями і залученням громадськості. Важливими чинниками успіху є як законодавче регулювання, фінансування, так і міжсекторальна взаємодія та оповіщення населення. Тобто тільки комплексний підхід дасть змогу обмежити подальше розповсюдження амброзії та зменшити її негативний вплив на довкілля, сільське господарство і здоров'я населення.

Список літератури

1. D'Amato G, Cecchi L, Bonini S, Nunes C, Annesi-Maesano I, Behrendt H, Liccardi G, Popov T, Van Cauwenberge P. Allergenic pollen and pollen allergy in Europe. *Allergy*. 2007;62:976-90. doi:10.1111/j.1398-9995.2007.01393.x
2. Богословська МС. Моніторинг агроценозів та особливості поширення амброзії полинолістої. *Корми і кормовиробництво*. 2009;65:47-51.
3. Заповловський СА, Плотницька НМ. Ефективність механічних заходів знищення амброзії полинолістої. *Вісник ЖНАЕУ*. 2015;47(1):82-8.
4. Неїлик ММ, Цищора ЯГ. Амброзія полиноліста (*Ambrosia artemisiifolia* L.): систематика, біологія, адаптивний потенціал та стратегія контролю. Вінниця: Друк плюс; 2020. 700 с.
5. Солоненко ВІ, Ватаманюк ОВ. Явище амброзії полинолістої як проблеми загальнодержавного рівня: загрози, тенденції, наслідки. Дніпро: УАПРДО; 2019. 19 с.
6. Storchous I. Зміна клімату та його вплив на розширення ареалу *Ambrosia artemisiifolia* в Європі. *Карантин і захист рослин*. 2021;1:31-9. doi: 10.36495/2312-0614.2021.1.31-39
7. Шекера СЮ, Зуза ВС. Ефективність гербіцидів проти амброзії полинолістої в посівах ячменя. *Вісник Харківського національного аграрного університету ім. В. В. Докучаєва*. 2016;1:163-9.
8. Bullock J, Lane B. Assessing and controlling the spread and the effects of common ragweed in Europe. Final Report. European Commission. 2010. 456 p.
9. Gerber E, Schaffner U, Gassmann A, Hinz HL, Seier M, Müller-Schärer H. Prospects for biological control of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe: learning from the past. 2011. 16 p.
10. Bohren C, Mermillod G, Delabays N. *Ambrosia artemisiifolia* L. – Control measures and their effects on its capacity of reproduction. *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2008;21:311-6.
11. Montagnani C, Gentili R, Smith M, Guriano M. The Worldwide Spread, Success, and Impact of Ragweed (*Ambrosia* spp.). *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2017;36(3):13-60. doi: 10.1080/07352689.2017.1360112

References

1. D'Amato G, Cecchi L, Bonini S, Nunes C, Annesi-Maesano I, Behrendt H, Liccardi G, Popov T, Van Cauwenberge P. Allergenic pollen and pollen allergy in Europe. *Allergy*. 2007;62:976-90. doi:10.1111/j.1398-9995.2007.01393.x
2. Bogoslovska MS. Monitoring of agrocenoses and features of the spread of ragweed. *Feed and feed production*. 2009;65:47-51. Ukrainian.
3. Zapolovsky SA, Plotnytska NM. Effectiveness of mechanical measures for the destruction of ragweed. *Bulletin of the Ukrainian Agricultural University*. 2015;47(1):82-8. Ukrainian.
4. Neilik MM, Tsytsyura YAG. Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.): systematics, biology, adaptive potential and control strategy. Vinnytsia: Druk Plus; 2020. 700 p. Ukrainian.
5. Solonenko VI, Vatamanyuk OV. The phenomenon of ragweed as a national problem: threats, trends, consequences. Dnipro: UAPRDO; 2019. 19 p. Ukrainian.
6. Storchous I. Climate change and its impact on the expansion of the range of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe. *Quarantine and Plant Protection*. 2021;1:31-9. doi: 10.36495/2312-0614.2021.1.31-39. Ukrainian.
7. Shekera SYu, Zuza VS. The effectiveness of herbicides against ragweed in barley crops. *Bulletin of the Kharkiv National Agrarian University named after V. V. Dokuchaev*. 2016;1:163-9. Ukrainian.
8. Bullock J, Lane B. Assessing and controlling the spread and the effects of common ragweed in Europe. Final Report. European Commission. 2010. 456 p.
9. Gerber E, Schaffner U, Gassmann A, Hinz HL, Seier M, Müller-Schärer H. Prospects for biological control of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe: learning from the past. 2011. 16 p.
10. Bohren C, Mermillod G, Delabays N. *Ambrosia artemisiifolia* L. – Control measures and their effects on its capacity of reproduction. *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2008;21:311-6.
11. Montagnani C, Gentili R, Smith M, Guriano M. The Worldwide Spread, Success, and Impact of Ragweed (*Ambrosia* spp.). *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2017;36(3):13-60. doi: 10.1080/07352689.2017.1360112

I. Vyshenska, Ye. Kiselyova

National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

MONITORING AND CONTROL OF THE INVASIVE SPECIES *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. IN EUROPE

Abstract

The article presents the results of the analysis of the main methods of monitoring and control measures for the spread of the dangerous invasive species *Ambrosia artemisiifolia* L. in European countries. As part of the study, the distribution of *Ambrosia artemisiifolia* was mapped using the GBIF platform, which provides open georeferenced data. The downloaded data on ragweed in the form of 4,001 observations was visualized on a map of Europe. To assess the rate of spread of the species, a comparison of the detected locations between 2000 and 2025 in Europe was carried out. A comparison of methods for controlling ragweed was carried out using the example of six European countries: Austria, Hungary, Serbia, Germany, Croatia, and Switzerland. The analysis of methods for controlling *Ambrosia artemisiifolia* L. in the studied European countries revealed a clear differentiation in the methods used to combat this invasive species. Thus, physical control methods are used in all studied European countries, including Serbia, Austria, Hungary, Switzerland, Croatia and Germany, which indicates their versatility and practical applicability. Chemical methods are in second place in terms of prevalence, they are actively

used in five of the six countries, except for Switzerland, where strict environmental legislation restricts the use of herbicides. Biological control methods remain less widespread, as they are used only in Hungary and Germany. This limitation is due to the complexity of developing and introducing effective biological control agents in European climatic conditions, as well as the need for long-term research to guarantee their safety and effectiveness. The experience of European countries shows that the most successful approaches are integrated monitoring and control systems that combine traditional field research with modern technologies and public engagement. However, legislative regulation, adequate funding, intersectoral interaction, and public notification are important factors for success. Therefore, only an integrated approach will make it possible to limit the further spread of ragweed and reduce its negative impact on the environment, agriculture, and public health.

Keywords: invasive plant species, *Ambrosia artemisiifolia* L., monitoring, control.

Submitted 12.03.2026

Accepted 01.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів

Authors Information

Вишенська Ірина Георгіївна – кандидат біологічних наук, доцент кафедри екології Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Iryna Vyshenska – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor at the Environmental Studies Department of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-2075-5705>

vyshenska@ukma.edu.ua

Кісельова Єлизавета Сергіївна – здобувачка ступеня бакалавра за ОП «Екологія» Національного університету «Києво-Могилянська академія» (НаУКМА), Київ, Україна

Yelyzaveta Kiselova – student of the Bachelor's Program "Ecology" of the National University of Kyiv-Mohyla Academy (NaUKMA), Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0007-7086-0371>

yelyzaveta.kiselova@ukma.edu.ua



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.105-119

УДК 581.9/582.623

Мельник В. І.

Національний ботанічний сад імені М. М. Гришка НАН України, Київ, Україна

ВЗАЄМОДІЯ ЛЮДИНИ ТА ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ ВОЛИНИ В ПЕРІОД ІІ РЕЧІ ПОСПОЛИТОЇ

На основі аналізу архівних матеріалів Державної дирекції лісів у м. Луцьку періоду Другої Речі Посполитої, що зберігаються в Державному архіві Волинської області, встановлено стан лісових екосистем Волині на той час, динаміку їхніх змін під впливом антропогенних факторів та заходи щодо організації їх охорони. Знищення волинських лісів під час Першої світової війни та інтенсивна експлуатація в період Другої Речі Посполитої у 1918–1939 рр. призвели до зменшення лісистості, деградації лісових екосистем на значних площах, ліквідації та заміни багатьох лісових ділянок рухомими пісками, які наступали на прилеглі лісові масиви та сільськогосподарські угіддя. Антропогенний вплив на лісові екосистеми Волині протягом багатьох століть призвів до зникнення рідкісних видів *Dictamnus albus*, *Helleborus niger*, *Erythronium dens-canis*, *Rubus chamaemorus*, *Arnica montana*, *Anemone narcissiflora* з флори Волині та до деградації популяцій рідкісних видів *Daphne sneorum* та *Neottianthe sicullata*.

Вирубка лісів та інтенсивне полювання негативно вплинули на стан популяцій не лише рідкісних, а й фонових видів фауни Волині. Популяції лося, рисі та глухаря опинилися під загрозою повного зникнення. У державних лісах Волині в цей період було створено два ботанічні заказники – Карпилівка та Остки на північному сході сучасної Рівненської області для охорони реліктового виду флори Європи рододендрона жовтого (*Rhododendron luteum Sweet.*). Для збереження місцевої фауни було організовано державний зоологічний бобровий заказник та низку зоологічних резерватів у приватних лісах. Видатні польські вчені та охоронці природи Станіслав Кульчинський, Станіслав Малковський, Стефан Мацко та Владислав Шафер розробили обґрунтування розширення мережі заповідників на Волині, створення Поліського національного парку та «другого Єллоустоуну» в Костопільському повіті, але через Другу світову війну та поділ Польщі ці передові ідеї охорони природи не було втілено в життя.

Ключові слова: ареал, архів, вид, популяція, рослинність, фітоценоз, фауна, флора.

Вступ

Однією з найактуальніших екологічних проблем сучасної України є збереження лісових екосистем, які нещадно винищують. Надмірна вирубка лісів призводить до тотального знеліснення нашої країни, наслідки якого можуть бути катастрофічними. Деградація лісових екосистем вкрай негативно впливає на біологічне різноманіття, особливо на популяції рідкісних видів. Екологічні та економічні наслідки винищення українських лісів ще не оцінено. Для об'єктивної оцінки сучасного

антропогенного впливу на лісові екосистеми потрібно знати, яким був цей вплив у минулі історичні періоди.

У наших попередніх публікаціях [1,2] розглянуто взаємодію людини і лісових екосистем в історичному аспекті від XVI до початку XX ст. на території Волині – одного з найбільших лісистих регіонів України.

Мета досліджень на цьому етапі: встановлення взаємодії між людиною та лісовими екосистемами на теренах Волині в період ІІ Речі Посполитої (1918–1939 рр.).

Матеріали та методи досліджень

Матеріалами досліджень були архівні справи Державної дирекції лісів у м. Луцьку (функціонувала у 1925–1939 рр.), які зберігаються в Державному архіві Волинської області (ДАВО). Інформація, що в них міститься, стосується питань ведення лісового господарства на території Волині в період II Речі Посполитої – держави, яка існувала у 1918–1939 рр.

У Державному архіві Волинської області (ДАВО) збереглися унікальні документи про діяльність Дирекції державних лісів Волинського воєводства. Архівні фонди є доволі значними, вони містять унікальну інформацію про взаємодію між людиною та лісовими екосистемами тогочасної Волині. В основу написання цієї статті покладено аналіз архівних матеріалів. Посилання на архівні матеріали подано під скороченою назвою архіву ДАВО із зазначенням фонду, опису та справи. Вивчено такі архівні справи:

Дирекція державних лісів у Луцьку. Державний архів Волинської області:

Фонд 40, опис 12, справа 1. 1932 р. Листування з надлісництвами про полювання на глухарів.

Фонд 40, опис 13, справа 40. 1932 р. Листування з надлісництвами про полювання на глухарів.

Фонд 40, опис 13, справа 41. 1932–1933 рр. Листування з надлісництвами про наявність заповідників і про їхній склад.

Фонд 40, опис 13, справа 95. 1932–1936 рр. Звіти надлісництв про розведення бобрів на територіях надлісництв.

Фонд 40, опис 13, справа 110. 1932 р. Особливі розпорядження Міністерства землеробства про склад заповідників, інструкція про заповідання.

Фонд 40, опис 14, справа 698. 1933–1939 рр. Листування з лісництвами про відкриття заповідників, про витрати на заповідники та списки заповідань.

Фонд 40, опис 18, справа 32. 1936 р. Відомості про кількість убитих глухарів.

Результати та їх обговорення

Лісовий фонд

На теренах Волині, яка відійшла до Польської Республіки, було утворено Волинське воєводство, до якого увійшли території сучасних

Волинської і Рівненської областей та Кременецького району Тернопільської області, з адміністративним центром у Луцьку. Розпорядженням Ради міністрів Польської Республіки від 16 січня 1925 р. у Луцьку була утворена Дирекція державних лісів Волинського воєводства, яка опікувалася лісами державної форми власності Волинського воєводства, а також Сарненського та Камінь-Каширського повітів Поліського воєводства. Пізніше ці повіти приєднали до Волинського воєводства: Сарненський – у 1930 р., Камінь-Каширський – у 1939 р.

Згідно з сучасним фізико-географічним районуванням [3], територія Волинського воєводства належить до Поліської фізико-географічної провінції (Волинське та Мале Полісся) зони мішаних лісів та Волинської височинної Розтоцько-Опільної області (Кременецькі гори) Західно-Української лісостепової провінції зони лісостепу.

На східних землях Другої Речі Посполитої (Kresy wschódnie) переважали приватні лісоволодіння (68 % лісопокривної площі). На державні ліси припадало лише 38 % [4]. Така сама тенденція була характерна і для Волинського воєводства. У таблиці наведено статистичні дані про лісовий фонд цього воєводства різних років. Аналіз вказує на значну перевагу за площею приватних лісів над державними і стійку тенденцію до зниження лісистості Волинського воєводства.

Для повноти картини наведемо дані про площу лісів тих повітів Поліського воєводства, які пізніше увійшли до Волинського воєводства. Площа лісів Камінь-Каширського повіту становила 47 322 га, з них державні ліси – 38 976 га, приватні – 8597 га. Лісистість повіту становила 18 %. Площа лісів Сарненського повіту – 210 200 га, з них державні ліси – 110 000 га, приватні – 100 200 га. Лісистість цього регіону була однією з найвищих на Волині – 35 %. Лише Костопільський повіт мав вищу лісистість – 40,5 %. Значно нижчою була лісистість південних повітів Волинського воєводства: Кременецького (13 %), Здолбунівського (14 %), Горіхівського та Дубенського (по 9 %) [5,6].

У лісовому фонді Волинського воєводства в період II Речі Посполитої, як і в наш час, переважали хвойні ліси. У Ковельському лісництві соснові ліси становили 80 %, дубові ліси – 15 %.

Таблиця

Динаміка лісового фонду Волинського воєводства в період II Речі Посполитої

Рік обліку	Загальна площа лісів, га	Площа державних лісів, га	Площа приватних лісів, га	Лісистість, %	Джерело інформації
1923	850 522	271 786	578 766	28,4	[5]
1928	787 133	213 365	573 766	26	[6]
1930	585 863	254 462	331 384	25	[7]

У приватних лісах Олицької ординації Радзивілів соснові ліси становили 60 %, дубові – 25 %, вільхові – 10 %, ліси з домінуванням інших видів дерев – 5 % [5,6].

До Першої світової війни лісистість Волині була дещо вищою [2]. Під час війни великої шкоди державним і приватним лісам завдав вивіз деревини до Німеччини, заготівля дров для потреб армії, деревних матеріалів для будівництва й укріплення доріг, мостів, окопів [7].

Під час бойових дій було зруйновано й знищено лісові екосистеми на значних площах. Не вивезені залишки зрубаних дерев стали осередками інтенсивного розмноження короїдів, які винищили багато соснових лісів. Все це призвело до значного зменшення лісистості у волинських лісництвах. Наприклад, площа лісів Стирського лісництва до війни становила 30 520 га, тоді як у післявоєнні роки – 11 497 га. До війни площа лісів Ковельського лісництва становила 21 065 га, а в післявоєнні роки лишилось 7769 га [5].

Дирекція державних лісів Волинського воєводства проводила таксацію всіх державних лісів, завдяки чому можна скласти загальне уявлення про їхній стан. Значна кількість таксаційних описів і картографічних матеріалів зберігається у фондах Державного архіву Волинської області. Ці матеріали становлять велику наукову цінність, оскільки є першоосною для встановлення змін лісових екосистем, які відбувались від тих часів до наших днів.

Проведення таксаційних робіт дало змогу встановити, що продуктивних лісів у той час на Волині лишилось дуже мало. Кращі масиви лісів збереглись у Рафалівському лісництві (соснові лісостани 80-річного віку із середнім запасом деревини 450 м³/га на площі 872 га), у Луцькому надлісництві (дубові лісостани із середнім запасом 400 м³/га на площі 6646 га в урочищі Дубина). Більша частина лісового фонду була представлена малоприсадними для експлуатації кривими та сучкуватими деревостанами [5].

У період II Речі Посполитої темпи експлуатації волинських лісів не знизилась. Це підтверджує інформація, наведена в таблиці. З 1923 по 1930 р. лісистість регіону зменшилась із 28,4 % до 25 %. За свідченням Й. Швайдера [8], від початку незалежності Польщі до 1930 р. площа волинських лісів зменшилась на 109 927 га (на 25 %) через винищення приватних лісів у процесі перетворення лісових угідь на орні землі та пасовища, партикуляції лісових володінь, тобто їх поділу на окремі ділянки для створення нових господарств. Як вказує Я. Міклашевський [9], унаслідок цього площа приватних лісів зменшилась

на 69 217 га. Згідно з його даними, у період від 1924 по 1928 р. на Волинському Поліссі було вирубано 126 800 га лісів, переважно приватних, і, як зауважує цитований автор, поліська пуща стала жертвою попиту на орні землі.

На стан лісових екосистем негативно вплинули не лише вирубки лісів, а й осушувальні меліорації на Поліссі. У період від 1928 по 1934 р. було осушено 61 780 га боліт із 167 000 га болотних екосистем. Це не лише негативно вплинуло на загальний гідрологічний режим боліт, а й призвело до висихання прилеглих до них лісів [10].

Експлуатація лісових екосистем

У 1938 р. в газеті «Janowa Dolina» вийшла ґрунтовна стаття про лісовий промисел та експорт деревини в Костопільському повіті [11]. Цей повіт був утворений у 1925 р., охоплював територію Березнівського і Костопільського районів (існували до 2020 р.) Рівненської області. Це був один із найбільш лісистих повітів у Польщі, з інтенсивною експлуатацією лісів і розвинутим лісовим промислом. На 1 січня 1938 р. в ньому було 10 тартаків, зокрема в м. Костополи один із найбільших у Польщі. У 1928–1933 рр. з Костопільського повіту було вивезено 102 732 тонни обробленої деревини, в тому числі 63 359 тонн стояків для кріплення шахт, 18 000 тонн деревини для виробництва целюлози, 13 509 тонн сировини для виробництва сірників, 6415 тонн фанери, 4079 тонн телеграфних стовпів, 42 100 тонн клепок та піддонів для бочок, 2811 тонн живиці, смоли, терпентину. За ці роки було заготовлено 174 810 тонн дров.

У тогочасному Костопільському повіті розвивалась меблева промисловість. Її вироби повністю задовольняли потреби місцевого населення і йшли на експорт. У 1928–1935 рр. з повіту було вивезено 255 комплектів меблів. Інтенсивно експлуатували також приватні ліси. В Олицькій ординації князя Радзивілла щорічно переробляли в середньому 60 000 тонн деревини. На базі тартака князя Я. Радзивілла в м. Цумань було створено лісопильний завод, де було налагоджено виробництво оброблених матеріалів, зокрема багатьох видів картону, на які був великий попит у Польщі [6].

Радзивілли влаштовували грандіозні полювання на лосів, диких свиней (за 3–4 дні відстрілювали до сотні тварин), оленів, рисей. Знаменитий польський художник Юліан Фаллат змалював на своїх полотнах найцікавіші моменти цих полювань, як і красу природи Волинського Полісся [12,13].

Полювання в державних лісах відбувалося за ліцензіями. Згідно з документами [ДАВО, ф. 40, оп. 13, спр. 40; ф. 40, оп. 18, спр. 35],

у віддалених Осницькому, Телковицькому, Чорторийському лісництвах у 1932 р. було здобуто 22 глухарі, у 1936 р. – 37. Зважаючи на рідкість цього птаха в регіоні, слід зауважити, що тогочасне мисливство вкрай негативно впливало на стан його популяцій.

Антропогенний вплив на біорізноманіття

Інтенсивний антропогенний вплив на лісові екосистеми Волині розпочався задовго до II Речі Посполитої. Він призвів не лише до деградації популяцій і рослинних угруповань, а й до елімінації видів зі складу флори Волині та рідкісних фітоценозів зі складу її рослинності.

Перший дослідник природи Волині Габріель Рачинський [14,15] наводив для околиці м. Острога *Dictamnus albus* L., *Helleborus niger* L., *Erythronium dens-canis* L., яких немає у складі сучасної флори Волині. Вілібальд Бессер [16] в околицях м. Дубровиці виявив морошку *Rubus chamaemorus* L., яка зникла зі складу флори Волинського Полісся. С. Толпа [17] наводив для вологих соснових лісів Полісся *Arnica montana* L., а Р. Кобендза [18] вказував на її зростання на Волинській височині. Пізніше ніхто не підтвердив зростання цього виду на Волині. Для цієї височини Р. Кобендза [18] наводив також рідкісний вид *Anemone narcissiflora* L. (рис. 1), що підтверджено його гербарними зборами з околиць с. Буди

Повчанські, які зберігаються в гербарії Варшавського університету. Р. Кобендза зауважував, що виявлена ним у 1920-х рр. локальна популяція *Anemone narcissiflora* зникла вже у 1930-х рр. [18].

Вирубування лісів негативно вплинуло на стан популяцій реліктового виду флори Волині *Daphne sneorum* L. (рис. 2). У літературі є унікальні свідчення про стан його популяцій у поліській частині Рівненської області у середині XIX ст. Тоді *Daphne sneorum* зростав у значній кількості поблизу м. Рівне та в Рівненському повіті [2]. Слід зауважити, що межі тодішнього Рівненського повіту збігаються з межами сучасного Рівненського району. У другій половині XIX – на початку XX ст. на території Рівненського району було винищено майже всі ліси через розширення площ сільськогосподарських угідь [2]. Це не могло не вплинути на стан популяцій *Daphne sneorum*. За даними Й. Панека [19,20], в першій половині XX ст. на території Рівненського повіту було зафіксовано лише чотири локалітети *Daphne sneorum*, і лише в одному з них – в околицях залізничної станції Любомирськ, де лишився невирубаним лісовий масив, вид ще траплявся доволі часто.

Через значні вирубки лісів вид став дуже рідкісним також на території сучасної Волинської області. У листі від Дирекції державних лісів у Луцьку до Ківерцівського надлісництва вказано,



Рис. 1. Анемона нарцисоцвіта (*Anemone narcissiflora*) – вид, який зник зі складу флори Волині у 30-х роках XX ст.

що з цілого терену поліських лісів тільки в цьому лісництві в значній кількості ростуть вовчі ягоди волинські (*Daphne sneorum*), відомі під місцевою назвою «дїбровка». З метою збереження цієї рослини Дирекція просить надлісництво обдумати відповідні заходи охорони виду. «З настанням весни букети з квітів вовчих ягід у великій кількості продаються на залізничних вокзалах», – зазначено в листі від 24.03.1933 і запропоновано якомога швидше організувати охорону цього виду на Волині [ДАВО, ф. 40, оп. 13, спр. 41].

Надмірна експлуатація лісових екосистем стала причиною деградації або призвела до елімінації рідкісних унікальних лісових фітоценозів Волині. Зокрема, наприкінці 1895 р. був повністю вирубаний єдиний на Волині острівний буковий ліс в урочищі Бучина поблизу села Гориньград-2 Рівненського повіту через будівництво військового полігону. У 1930-х роках тут залишилось 8 дорослих та 63 молоді дерева бука [21,22].

Рідкісними за своєю еколого-ценотичною природою є острівні ялинові ліси Полісся – екстразональні темнохвойні угруповання поза межами тайгової зони. Нині в межах Українського Полісся вони займають площу лише 2000 га (0,05 % лісового фонду України). Однак у минулому їхня участь у лісовому фонді була значно вищою. Лише в Стирському лісництві їхня площа становила 218 га. Обумовлена природними

факторами рідкісність ялинових лісів на Поліссі посилювалась негативним впливом на них вирубок та осушувальних меліорацій [5].

Надмірне вирубування лісів негативно вплинуло також на стан популяцій типових для Волині лісових рослин, оскільки надмірна експлуатація лісів призвела до деградації лісових біоценозів і їх заміщення безлісими рухомими пісками.

Відомий польський ботанік Станіслав Толпа [17], описуючи свої подорожі Волинським Поліссям, зауважував, що на величезних площах ліси вирубані. Де-не-де були лише криві, сухі, хворі сосни та гниючі пні. На місцях вирубок виникли піщані дюни з рухомими пісками, які захопили прилеглі лісові та сільськогосподарські угіддя. Тільки в недоступних, оточених болотами місцях збереглися залишки знаменитих у минулому пуш. «Навколо піщуга, що займає широкі обшири. На них пустир. З дороги видніються золотисті піскові горби, що навіяло їх ще перед віками. Тут ні рослини ніякої зеленої. Промінь сонця та сухість піску випивають соки з рослин... Від Видраниці до Глухів яких буде 4 кілометрів, але легше, кажуть, по битому шляху 15 кілометрів, ніж по такому бездоріжжю ці 4... У цій місцевості багато схожого з пісковою країною Африки, бо і тут і там – усе піски, і такі сипучі, що в них колеса грузнуть аж по осі.



Рис. 2. Вовчі ягоди пахучі (*Daphne sneorum*) – реліктовий вид флори Волині

Колись тут, кажуть, шумів сосновий бір, що його остаточно знищено ще в 1891 році», – описував свої враження від подорожі Ковельським повітом у 1930-х рр. священник і краєзнавець М. Тучемський [23].

Вирубки лісів та інтенсивне полювання призвели до катастрофічного знищення не лише рідкісних, а й фонових видів фауни Волині: лосів, оленів, вовків [9]. Під час обліку звірів у 1930-х рр. було зафіксовано лише 50 особин лося і лише сім особин рисі. Зауважимо, що незадовго до цього, у 1928 р., в околицях м. Менавич було вбито аж вісім рисей [9,12].

Глушець *Tetrao uragallus* L. став рідкісним видом орнітофауни Волині в першій половині XIX ст. Вже тоді його токовища відбувались у найвіддаленіших глухих закутках Полісся [2]. У 1920-х рр. південна межа географічного поширення глушця на Волинському Поліссі змістилась на північ і проходила по лінії Ковель – Здолбунів. Поза нею було виявлено лише одне токовище поблизу с. Любомирка на Малому Поліссі. Погранично-ареальні популяції виду тоді були на межі зникнення. У Костопільському надлісництві було зафіксовано лише одне токовище і три півні на ньому. У Підлужанському надлісництві було виявлено лише три особини глушця, який до війни тут був у більшій кількості. У лісах в околицях містечка Степань було вбито п'ять глушців [24]. Популяції глушця в більш північних повітах Волинського Полісся у 1920-х рр. мали більшу чисельність. У надлісництвах на території сучасних Вараського та Сарненського районів Рівненської області фіксували від двох до десяти токовищ з чисельністю півнів від 4 до 20 особин у кожному. У лісових урочищах між селами Серхів, Озерце, Карасин на території сучасної Волинської області було зафіксовано у 1925 р. 11 токовищ і 120 півнів на них [24].

За такого стану популяції глушця на Волинському Поліссі вкрай негативно на її чисельність впливали ліцензійні полювання, на яких щорічно відстрілювали 22–37 півнів [ДАВО, ф. 40, оп. 13, спр. 40; ф. 40, оп. 18, спр. 35].

Охорона лісових екосистем

У 1932 р. Міністерство землеробства Польщі надіслало дирекціям державних лісів особливі розпорядження та інструкції щодо створення природно-заповідних територій [ДАВО, ф. 40, оп. 13, спр. 10]. Згідно з цим документом, дирекціям державних лісів пропонували разом з Державною радою з охорони природи організувати резервати та пам'ятки природи

в державних лісах. Для цього треба було вилучити з лісогосподарського використання ділянки лісів для створення природно-заповідних територій з метою збереження в природному стані лісових біоценозів (лісових пуш), спостереження за станом природи, проведення наукових досліджень. Крім наукової цінності, такі ділянки лісу становлять значний інтерес з дидактичного та естетичного погляду. Пропонували брати під охорону не лише лісові, а й степові та болотні рослинні угруповання.

Було розроблено систему категорій природно-заповідних територій, до якої входили національні парки (*parky narodowy*), резервати суворої охорони (*rezerwaty scisle*), резервати часткової охорони (*rezerwaty częściowy*) та пам'ятки природи (*monumenty przyrody*).

Національні парки – це великі природно-заповідні території, створені з метою охорони біоценозів, наукових досліджень, а також для дидактичних, туристичних та рекреаційних цілей.

Резервати суворої охорони створюють для збереження лісових біоценозів у природному стані та їх вивчення, без будь-якого господарського втручання.

Резервати часткової охорони мали створювати для збереження окремих компонентів лісових біоценозів – угруповань із рідкісними видами дерев, кущів та трав. Зокрема, для охорони рідкісних видів польської флори (*Pinus cembra* L., *Taxus baccata* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz) пропонували створювати резервати по всій країні, а для видів, рідкісних поблизу меж своїх ареалів (*Abies alba* Mill., *Fagus sylvatica* L., *Picea abies* (L.) Karst) – лише в певних регіонах. Пам'ятки природи пропонували створювати для охорони окремих дерев, скель, курганів та інших невеликих об'єктів.

Перед дирекціями державних лісів було поставлено завдання у співпраці з Державною радою з охорони природи проводити інвентаризацію цінних у соціологічному аспекті ділянок лісу, перспективних для створення природно-заповідних територій, і забезпечувати їх охорону. На той час у державних лісах Волині було створено три природні резервати – два ботанічні та зоологічний. Ботанічні резервати – Карпилівка (20,54 га) та Остки (10 га) – було організовано на північному сході сучасної Рівненської області для охорони реліктового виду флори Європи рододендрона жовтого – *Rhododendron luteum* Sweet. (*Azalea pontica* L.) [25,26] (рис. 3, 4).

Ініціаторами створення резерватів для охорони азалії понтійської на Волині були видатні польські ботаніки Владислав Шафер та Стефан

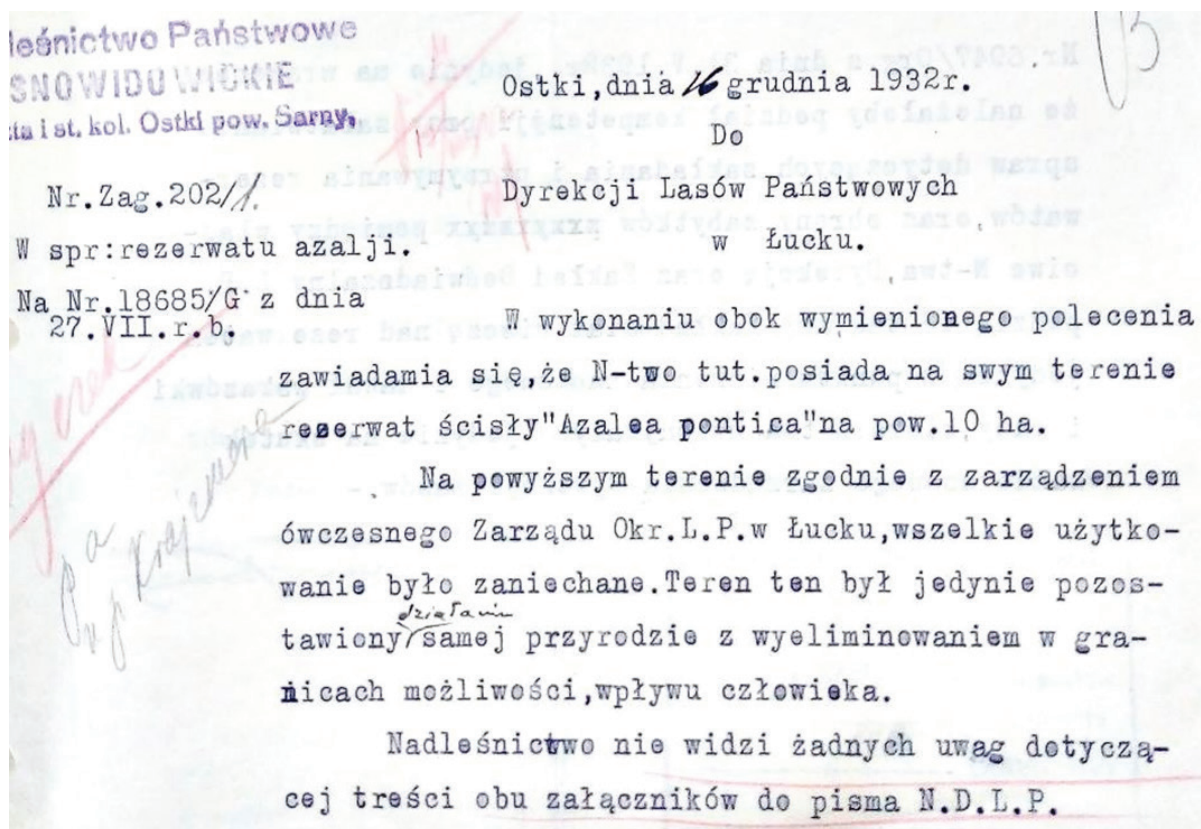


Рис. 3. Листування Остківського лісництва з Дирекцією державних лісів у м. Луцьку щодо створення резервату для охорони рододендрона жовтого (*Rhododendron luteum*) на Волині (Державний архів Волинської області)

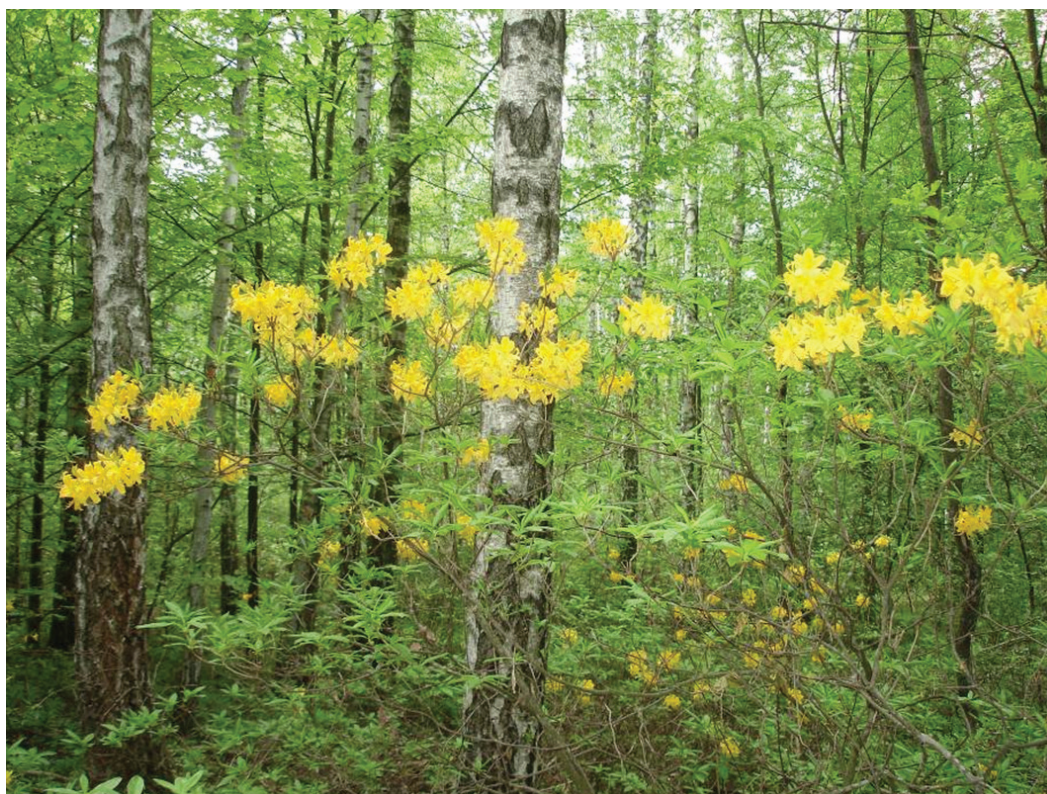


Рис. 4. Реліктовий вид флори Полісся рододендрон жовтий (*Rhododendron luteum*)

Мацко, які вважали цю реліктову рослину найкрасивішою у флорі Європи і зробили все можливе для того, щоб зберегти її в природних місцезростаннях на Поліссі [27,28].

На березі р. Горинь поблизу с. Корчин (за кілька кілометрів від урочища Янова Долина з виходами базальтів) у Костопільському повіті був створений бобровий резерват. Сюди з Познані завезли 11 канадських бобрів [23, ДАВО, ф. 40, оп. 13, спр. 95;29] (рис. 5).

Було створено також резервати в приватних лісах Волині. Резерват Пустомити біля м. Тучина був утворений у 1927 р. для охорони вікової діброви у володіннях графа Андрія Прушинського [30]. Два лісові резервати були в Олицькій ординації князя Януша Радзивілла: масив 100-річного грабового і вільхового лісу з окремими віковими деревами (площа 3,5 га) і масив 100-річного дубового та вільхового лісу (площа 1 га). Крім того, в цих володіннях планували створити ще один резерват для охорони вікового дубового лісу [31].

Керуючись настановами Міністерства землеробства, Державна дирекція лісів Волинського воєводства провела інвентаризацію унікальних природних об'єктів з метою їх подальшого заповідання [ДАВО, ф. 40, оп. 9, спр. 41]. До них було зараховано букові ліси в урочищі Бучина поблизу с. Гориньград-2 у Рівненському повіті, вікові дуби біля с. Липовець Костопільського повіту, старі тополі біля с. Забороль, зарослі степової вишні (*Cerasus fruticosa* Pall.) між селами

Городок та Зозів поблизу Рівного та в Ковельському районі, гніздів'я лелеки чорного (*Ciconia nigra* L.) (рис. 6). Гніздів'я цього птаха заслуговувало на особливу увагу Дирекції державних лісів у м. Луцьку. В інвентарних списках про поширення лелеки чорного в Польщі [32] для Волинського Полісся наведено близько 50 гніздівель, більшість з яких зафіксували працівники лісництва у процесі інвентаризації природних об'єктів з метою їх подальшого заповідання [ДАВО, ф. 40, оп. 9, спр. 41].

Із видів природної флори на особливу увагу цього відомства заслуговував реліктовий вид вовчі ягоди пахучі (*Daphne sneorum*). Як уже вказано, Дирекція державних лісів у м. Луцьку звернулася до Ківерцівського лісництва з вимогою організації заходів для його охорони [ДАВО, ф. 4, оп. 13, спр. 41].

Видатні польські вчені-ботаніки С. Кульчинський, Й. Панек, С. Мацко та геолог С. Малковський також виступали з науковими обґрунтуваннями створення природно-заповідних територій на Волині [19,20,31,33–37].

С. Кульчинський [33] запропонував створити Поліський національний парк у межириччі Льви та Ствиги (на північному сході сучасної Рівненської області). Ці землі площею понад 100 000 га були мисливськими володіннями князя Кароля Миколая Радзивілла. Це були як болотні, так і лісові екосистеми. У лісовому покриві переважали соснові ліси на плакорі та вільхові ліси на заплавах. Невеликі площі займали дубові та грабові

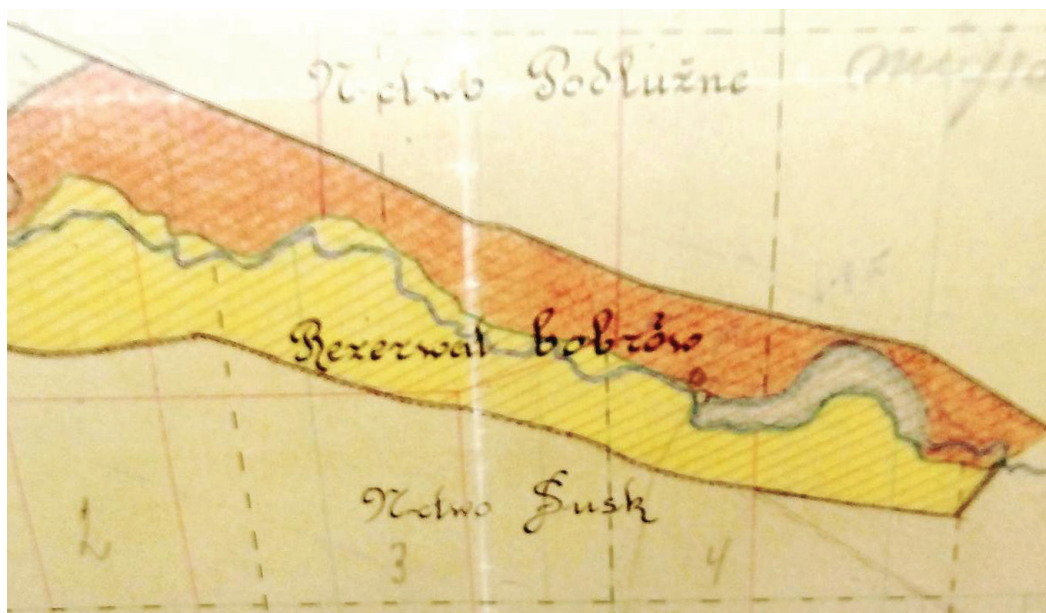


Рис. 5. Картосхема Бобрового резервату на Волинському Поліссі (Державний архів Волинської області)



Рис. 6. Лелека білий (*Ciconia ciconia*) та лелека чорний (*Ciconia nigra*)

ліси. Метою створення національного парку на цих теренах було збереження природних екосистем від запланованої меліорації, проти якої виступали провідні вчені екологи [17,33,34].

Видатний польський ботанік і природоохоронець Владислав Шафер був палким прибічником ідеї створення Поліського національного парку і проводив активну роботу для її втілення в життя. Як делегат міністра релігійних конфесій та народної освіти з природоохоронних справ він зустрічався з власником земель графом Радзивіллою і переконував його в необхідності створення національного парку. Зрештою, вони дійшли порозуміння [34].

Відомий польський геолог і природоохоронець Станіслав Малковський [36,37] запропонував створити національний парк у Костопільському повіті. «Костопільський повіт має такі чудові красиви, що заслуговує на створення свого малого Єллоустоунського парку», – писав учений. Тут геологічні відслонення мальовничо вписуються в навколишні ландшафти вікових лісів. Основу проєктованого національного парку мали становити виходи на поверхню унікальних венд-рифейських базальтових стовпів у відпрацьованих кар'єрах Янкової Долини й Берестовця та докембрійські гранітові та гнейсові

скелі в каньйоні р. Случ поблизу сіл Губків та Маринин. Вчений наголошував на бережливому ставленні до виходів на поверхню базальтових стовпів у відпрацьованих кар'єрах і запропонував взяти їх під охорону. «Старі каменоломні понад Горинню з великими дубами та смугою лісу понад луками вздовж берега Горині мають бути предметом особливого піклування як один із найчарівніших закутків Волині», – писав С. Малковський [37]. Дослідник вказував також на необхідність збереження в первісному вигляді ландшафтів унікального урочища в каньйоні р. Случ, де на поверхню виходять кристалічні породи (граніти, гнейси, мігматити) Українського щита в оточенні величних лісів, де зростають рідкісні для Польщі види рослин, зокрема легендарна азалія понтійська (рододендрон жовтий) – *Azalea pontica* L. (*Rhododendron luteum* Sweet.).

С. Малковський вірив у те, що на Костопільщині буде створено «другий Єллоустоун». Цю ідею дієво підтримав видатний вчений та природоохоронець Владислав Шафер. Як делегат Міністерства релігійних конфесій та народної освіти з природоохоронних справ він вів листування й переговори з представниками влади Волинського воєводства щодо створення резервату над Случем і одержав запевнення, що регіональний

уряд сприятиме проведенню подальших наукових досліджень і реалізації цього проєкту. У Державному архіві Волинської області зберігаються листи В. Шафера до Волинського воєводи та прикладений до них відбиток праці С. Малковського [ДАВО, ф. 40, оп. 14, спр. 698] (рис. 7).

Палким прибічником створення резервату в долині р. Случ був також волинський ботанік Стефан Мацко [35], який дав детальну геоботанічну характеристику проєктованого резервату зі списком рослин із 135 видів, зокрема рідкісних для Полісся видів *Scutellaria altissima* L. (єдине місцезнаходження в тогочасній Польщі) та *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt (*Aspidium phegopteris* (L.) Waung). Вчений наводить геологічні, археологічні та ботанічні аргументи на користь створення резервату.

С. Мацко розглядав проєктований резерват над Случем у системі запропонованої ним мережі природно-заповідних територій Волині, до якої також мали входити Вишнева Гора поблизу м. Рівне, ділянка ксеротермічної рослинності поблизу м. Луцька, віковий липовий ліс у Боремецькому лісництві біля с. Ярославичі (сучасний Дубенський район Рівненської області), урочища Дівочі Скелі, Божа Гора та гора Маслятин у Кременецьких горах. Рекомендації С. Мацко щодо створення резервату Вишнева Гора ґрунтувались на детальних дослідженнях рівненського ботаніка Йозефа Панека [19,20].

Урочище Вишнева Гора в околицях с. Горюк поблизу м. Рівне є одним із найбільш північних осередків степової рослинності в Україні з домінуванням *Cerasus fruticosa* Pall і зростанням рідкісних видів *Adonis vernalis* L., *Carex humilis* Leyss, *Iris hungarica* Waldst et Kit., *Linum flavum* L., *Stipa capillata* L., *Stipa pennata* L. Всього тут було зафіксовано 33 види степових рослин.

Також С. Мацко [31] пропонував створити резерват на площі 6 га в урочищі Ульяни (*Julanie*) за 7 км від Луцька поблизу однойменної залізничної станції на лінії Луцьк – Ківерці. Це були чагарникові зарослі на місці вирубаного у 1926 р. лісу. Особливу соціологічну цінність становили монодомінантні угруповання *Cerasus fruticosa*. Всього вчений зафіксував тут 142 види рослин, зокрема рідкісні, зникаючі та мало поширені види флори Волині: *Adonis vernalis* L., *Allium spaerocephalon* L., *Aster amellus* L., *Carlina acaulis* L., *Euphorbia volhynica* Besser ex Racib., *Linum flavum* L., *Rosa gallica* L. Найбільш рідкісним видом цього урочища була орхідея *Neottianthe cucullata* L., яка вже тоді була зникаючим видом на Волині.

Липовий ліс у Боремецькому лісництві на березі р. Стир між селами Боремець та Підгайці займав площу 3200 га, з них 2 га – чисті липові лісостани. Липові ліси на території тодішньої Польщі були надзвичайно рідкісними і становили високу цінність у фітосоціологічному аспекті. Згідно з описами С. Мацка [31], деякі липи досягали висоти 25 м, середній діаметр стовбурів – 40 см. Багато дерев пошкодили місцеві селяни: деревину липи використовували для виготовлення ярем для робочих волів, а кору – для постолів. Тож створення резервату для охорони липового лісу в Боремецькому лісництві було особливо актуальним.

Стефан Мацко [31] дав детальну характеристику лісової, включно з рідкісними скельно-дубовими лісами, та степової рослинності останцевих гір Маслятин, Божа та Дівочі Скелі в Кременецьких горах.

Деякі з описаних вище проєктів, зокрема створення Поліського національного парку та резервату в долині р. Стир, були близькі до втілення в життя, однак цьому не сприяла політична обстановка – війна і розділ II Речі Посполитої. Інші території отримали природоохоронний статус у радянській або в незалежній Україні. Зокрема, Вишнева Гора та прилеглі до неї території площею 97 га від 1974 р. перебувають під охороною як ботанічний заказник загальнодержавного значення.

У 1983 р. було створено ландшафтний заказник місцевого значення «Соколіні Гори» (площа 510 га) та лісовий заказник місцевого значення «Більчаківський» (площа 17 га) для охорони унікального геологічного, біологічного та ландшафтного різноманіття долини р. Случ. У 2000 р. вони увійшли до складу регіонального ландшафтного парку «Надслучанський», тривають роботи щодо втілення в життя проєкту зі створення тут національного природного парку.

Останцеві гори Божа, Страхова та Дівочі Скелі увійшли до складу створеного у 2009 р. національного природоохоронного парку «Кременецькі гори».

У 2022 р. створено Національний природний парк «Пуща Радзівіл्ला», межі якого збігаються з межами проєктованого Поліського національного парку. На жаль, деякі із пропонуваних польськими вченими та лісівниками під охорону територій деградували або були еліміновані в радянський період. Зокрема, не була реалізована ідея охорони запроєктованого під охорону ще 1935 р. липового лісу в Боремецькому лісництві [26]. Про цей лісовий масив майже немає інформації в радянській літературі. Лише Г. Сербін [38]

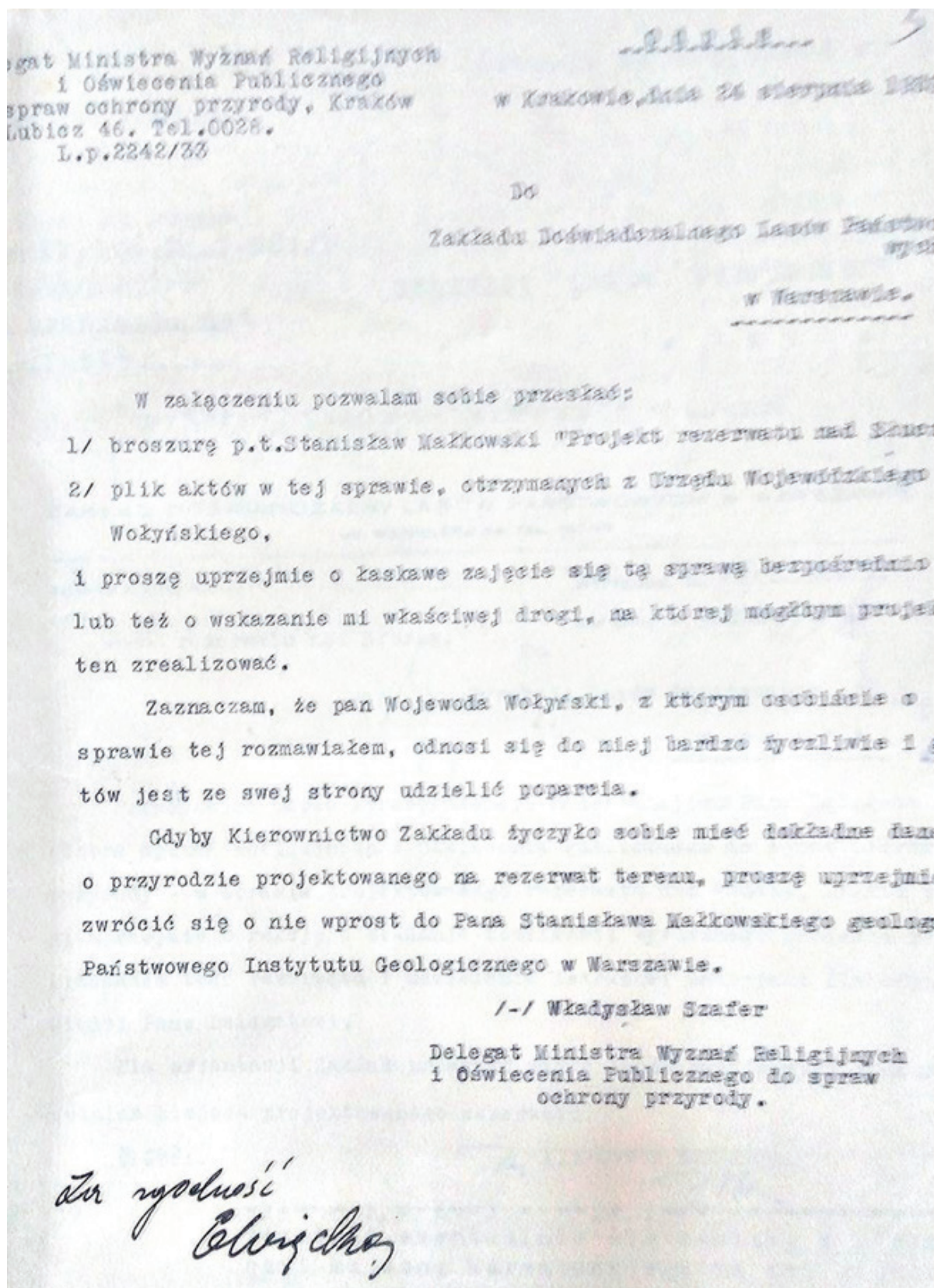


Рис. 7. Лист професора Владислава Шафера до Дирекції державних лісів у м. Луцьку щодо створення національного парку в каньйоні р. Случ (Державний архів Волинської області)

зауважив, що «біля с. Боремця Млинівського району зберігся лісовий праліс на площі 100 га. Вік його сягає 250 років», і вважав цей ліс цікавим заповідником і пам'яткою природи. Автор цієї статті відвідав цей лісовий масив наприкінці травня 1987 р. і виявив, що тут домінує низькобонітетний грабово-липовий ліс порослевого походження з липою, яка має вигляд кущів. Ті ж липи, що мають вигляд дерев, невисокі (до 18 м), з вкрай викривленими стовбурами (середній діаметр – 15 см). На площі 8,3 га у 1958 р. було закладено дубові та липові культури. Потрібно дослідити сучасний стан цих насаджень і відібрати для охорони ділянки лісу, де, можливо, відновились і збереглися липові угруповання.

Отже, в результаті антропогенного тиску було знищено єдиний на Волинській височині липовий ліс, величний і красивий. Зауважимо, що на Волині було знищено також єдиний масив букового лісу в урочищі Гориньград поблизу с. Гориньград-2 в Олександрійському лісництві в Рівненському районі Рівненської області.

У післявоєнні роки на площі 1 га тут заклали лісові культури бука з насіння місцевої репродукції, також збереглися окремі дерева – залишки букового лісу природного походження. За нашим науковим обґрунтуванням у 2004 р. тут був створений ботанічний заказник «Гориньград».

В урочищі Уляни (*Julania*) поблизу Луцька з унікальною ксеротермічною рослинністю через дачну забудову зник вид *Neottianthe cucullata* (рис. 8).

Висновки

На основі аналізу архівних матеріалів Державної інспекції лісів у м. Луцьку періоду II Речі Посполитої, які зберігаються в Державному архіві Волинської області, встановлено стан тогочасних лісових екосистем Волині, динаміку їхніх змін під впливом антропогенних факторів та заходи щодо організації їх охорони.

Винищення волинських лісів під час Першої світової війни, інтенсивна експлуатація в період II Речі Посполитої призвели до зменшення лісистості, деградації лісових екосистем на значних площах, елімінації та заміщення багатьох лісових масивів рухомими пісками, які наступали на прилеглі лісові урочища та сільськогосподарські угіддя.

Антропогенний вплив на лісові екосистеми Волині протягом багатьох століть призвів до зникнення зі складу флори Волині рідкісних видів *Dictamnus albus*, *Helleborus niger*, *Erythronium dens-canis*, *Rubus chamaemorus*, *Arnica montana*, *Anemone narcissiflora* та до деградації популяцій рідкісних видів *Daphne sneorum* та *Neottianthe cucullata*.



Рис. 8. Неотіанта каптурувата (*Neottianthe cucullata*) – вид, який був на межі зникнення з флори Волині в I пол. XX ст., зник у II пол. XX ст.

Вирубки лісів та інтенсивне полювання негативно вплинули на стан популяцій не лише рідкісних, а й фонових видів фауни Волині. Під загрозою зникнення були популяції лося, рисі та глушця.

У державних лісах Волині було створено два ботанічні резервати – Карпилівка та Остки для охорони рододендрона жовтого (*Rhododendron luteum*), зоологічний бобровий резерват та низку резерватів у приватних лісах.

Видатні польські вчені та природоохоронці Станіслав Кульчинський, Станіслав Малковський, Стефан Мацко та Владислав Шафер обґрунтували розширення мережі природно-заповідних територій Волині, створення Поліського національного парку та «другого Єллоустоуну» в Костопільському повіті, проте через Другу світову війну та розподіл Польщі ці передові природоохоронні ідеї так і не було реалізовано.

Список літератури

1. Мельник ВІ. Ліси України в період Великого князівства Литовського. Гуманітарний екологічний журнал. 2017;19 (4(63)):3-7.
2. Мельник ВІ. Взаємодія між людиною та лісовими екосистемами Великої Волині в XVI – на початку XX століття. Гуманітарний екологічний журнал. 2020;22(4 (75)):22-32.
3. Маринич ОМ, Шищенко ПГ. Фізична географія України. Київ: Знання; 2006. 510 с.
4. Kloska J. Lasy Ziem wschódnych. Kalendrz Ziew wschódnych. 1934: 277-8.
5. Pączewski L. Lasy, Przemysł i Handel drzewny w Polsce. Warszawa: Instytut wydawniczy «Biblioteka Polska»; 1924. 207 s.
6. Miklaszewski J. Lasy i Leśnictwo w Polsce. Warszawa; 1928. 1. 629 s.
7. Janicki T. Lasy na Ziemiach polskich w progu Niepodległości (1918–1924). Stud. Matem. Prz. Kult. Lesn. 2018;17:127-53.
8. Świąder J. Światła i cienie leśnictwa przywrotnego na Wołyniu. Las Polski. 1935;15(11):314-29.
9. Miklaszewski J. Rzut ona na dzieje i stan leśnictwa i łowiectwa polskiego w okresie 1918–1939. Sylwan. 1947;91(1-4):10-31.
10. Шабала Я, Заброварний Б. Меліоративні роботи на Волині і Поліссі в 1921–1939 рр. У: Минуле й сучасне Волині. Історії міст і сіл Полісся. Луцьк: Надтир'я; 2004. 93 с.
11. Anonim. Przemysł i eksport drzewny w powiecie Kostopolskim. Janowa Dolina. Głos robotnika. 1938; 11 czerwiec.
12. Korsak W. Łowiectwo na Ziemiach wschodnich. Polska wschodnia. 1939;1:7-9.
13. Мельник ВІ, Колісник Б. Літопис Волинського лісу. Луцьк: Волинська обласна друкарня; 2004. 320 с.
14. Rzaczyński G. Historial naturalis curiosa regni Poloniae, magni dicatus Lithuaniae, annexarum provinciarum in tractatus Divisa. Ex Scriptoribus probabis, fervata primigenia eorum phrafi in locis pluribus, ex M.S.S. variis, Tefflus oculatis, relacionibus fide dignis, experimentatis Opera Gabrielis Rzaczyński Soc. Jesu Sandromirae: typis Collegii Soc. Jesu. 1971; 456 s.
15. Rzaczyński G. Auctuarium historial naturalis curiosa regni Poloniae dicatus Lithuaniae, annexarum provinciarum per p. Gabrielem Rzaczyński Soc. Jesu. Concinnatum. Gdansk; 1745.
16. Besser W. Zapisy Nauczyciele Lyceum Krzemienieckiego pana Bessera w przedmiotach. Hystoryi Naturalnej w Wołyniu, Podolu, Ukrainie i niektórych blizzczech okolicach. Pamietnik Farmaucewtyczny Wilenski. 1921;1:138-243.
17. Tolpa S. Śladami losia. Z wędrowek po Polesiu. Lwow: Zakład Narodowy im Ossolinskich; 1936. 188 s.
18. Kobendza R. Kilka uwag o roślinności płaskowzgorza Pełczanskiego na Wołyniu. Acta Societatis Botanicorum Polonica. 1930;10(2):291-5.
19. Panek J. Roślinność okolic Równego. Rocznik Wołyński. 1930;1:57-79.
20. Panek J. Roślinność stepowa i naskalna lessowego Wołynia. Rocznik Wołyński. 1939;10:26-56.
21. Wierdak S. Nowe wiadomości o rozszedleniu buka na wschódzie Polski. Sylwan. 1938;56:105-120.
22. Rubner K. Die Pflanzengeographischen Grundlagen der Weldbaus. Radebeul und Berlin: Neumann Verlag; 1960; 5 Aufl. 620 S.
23. Тучемський М. По глухих закутках Волинського Полісся. Кременець; 1938. 162 с.
24. Domaniewski J. Materiały do rozmieszenia gluszca (Tetrao urogallus L.) w Polsce. Acta ornithologica Musei Zoologici Polonici. 1933;1(4):83-9.
25. Kostyrko J. Działność Administracji Lasów Panstwowych na polu ochrony przyrody w roky 1936. Ochrona Przyrody. 1936;16:218-360.
26. Kostyrko J. Ochrona Przyrody na Ziemiach wschódnych. Rocznik Ziem. wschódnych. 1939;188-99.
27. Szafer W. Z teki przyrodnika. Warszawa: PW Wiedza Powszechna. 1964. 199 s.
28. Macko S. W sprawie ochrony azaleji pontijskiej na Wołyniu. Rocznik Polskiego T-wa Dendrologicznego. 1928;2:89-93.
29. Orlik JM. Bobry z Korczyzna. Janowa Dolina. Głos robotnika. 1937; 22 maja.
30. Bodziarczyk J, Jaworski A. Utworzone oraz projectowane reserwaty i parky narodowe na obszarach południowo-wschódniej części II Rrecypospolytej. Roczniki Bieszczadzkie. 2019;27:167-85.
31. Macko S. Rezerwaty leśne Ordynacji Olyckiej na Wołyniu. Ochrona Przyrody. 1935;1-5:62-67.
32. Dunajewsky A. Materiały do wystepowania czarnego bociena (*Ciconia nigra* L.) w Polsce. Acta ornithologica Musei Zoologici Polonici. 1936;2(1):1-26.
33. Kulczyński S. Park natury na Poleśju i jego stosunek do planu melioracji. Ochrona Przyrody. 1930;10:45-53.
34. Lotysz S. Pomiedzy Lwą a Stwiga. Stanisław Kulczyński i jego project utworenia Poleśkiego parku natury z 1932 roku. Kwartalnik Historii Nauki i Techniki. 2020; 65(2):29-41.
35. Macko S. Roślinność projectowanych rezerwatow na Wołyniu. Ochrona Przyrody. 1937;17:111-85.
36. Malkowski S. Project rezerwatu nad Slucza pod Hubkowem. Ochrona Przyrody. 1933;13:40-44.
37. Malkowski S. O niektórych bogadstwach powiatu Kostopolskiego. Zycie Kostopolske. 1939;3:35-9.
38. Сербін Г. Ровенщина. Історико-краєзнавчий нарис. Львів: Каменяр; 1970. 248 с.

Використані архівні справи

Дирекція державних лісів у Луцьку. Державний архів Волинської області (ДАВО):
Ф. 40, оп. 12, спр. 1. 1932 р. Листування з надлісництвами про полювання на глухарів.

Ф. 40, оп. 13, спр. 40. 1932 р. Листування з надлісництвами про полювання на глухарів.

Ф. 40, оп. 13, спр. 41. 1932–1933 рр. Листування з надлісництвами про наявність заповідників і про їх склад.

- Ф. 40, оп. 13, спр. 95. 1932–1936 рр. Звіти надлісництв про розведення бобрів на територіях надлісництв.
- Ф. 40, оп. 13, спр. 110. 1932 р. Особливі розпорядження Міністерства землеробства про склад заповідників, інструкція про заповідання.

- Ф. 40, оп. 14, спр. 698. 1933–1939 рр. Листування з лісництвами про відкриття заповідників, про витрати на заповідники та списки заповідань.
- Ф. 40, оп. 18, спр. 32. 1936 р. Відомості про кількість убитих глухарів.

References

- Melnyk VI. The forests of Ukraine during the period of the Grand Duchy of Lithuania. *Humanitarian Ecological Journal*. 2017;19(4(63)):3-7. Ukrainian.
- Melnyk VI. Interaction between humans and forest ecosystems of Greater Volhynia in the 16th to Early 20th Century. *Humanitarian Ecological Journal*. 2020;22(4(75)):22-32. Ukrainian.
- Marynych OM, Shychzenko PH. *Physical Geography of Ukraine*. Kyiv: Znanntia; 2006. 510 p. Ukrainian.
- Kloska J. *Lasy Ziem wschódnych*. *Kalendarz Ziew wschódnych*. 1934:277-8.
- Pączewski L. *Lasy, Przemysł i Handel drzewny w Polsce*. Warszawa: Instytut wydawniczy «Biblioteka Polska»; 1924. 207 s.
- Miklaszewski J. *Lasy i Leśnictwo w Polsce*. Warszawa; 1928. 1. 629 s.
- Świąder J. Światła i cienie leśnictwa prywatnego na Wołyniu. *Las Polski*. 1935;15(11):314-29.
- Miklaszewski J. Rzut ona na dzieje i stan leśnictwa i łowiectwa polskiego w okresie 1918–1939. *Sylvan*. 1947;91(1-4):10-31.
- Janicki T. *Lasy na Ziemiach polskich w progu Niepodległości (1918–1924)*. *Stud. Matem. Prz. Kult. Lesn.* 2018;17:127-53.
- Shabala Y, Zabrovanyi B. Melioratyve works in Volhynia and Polissia in 1921–1939. In: *Past and present of Volhynia. Histories of towns and villages of Polissia*. Lutsk: Nadstyria; 2004. 93 p. Ukrainian.
- Anonim. *Przemysł i export drzewny w powiecie Kostopolskim*. Janowa Dolina. *Głos robotnika*. 1938; 11 czerwca.
- Korsak W. *Łowiectwo na Ziemiach wschódnych*. *Polska wschodnia*. 1939;1:7-9.
- Melnyk VI, Kolisnyk B. *Chronicle of the Volhynian forest*. Lutsk: Volhynian regional printing house; 2004. 320 p. Ukrainian.
- Rzaczynski G. *Historial naturalis curiosa regni Poloniae, magni dicatus Lithuaniae, annexarum provinciarum in tractatus Divisa*. Ex *Scriptoribus probabis, fervata primigenia eorum phrafi in locis plurinus, ex M.S.S. variis, Tefflus oculatis, relacionibus fide dignis, experimentatis Opera Gabrielis Rzaczynski Soc. Jesu Sandromirae: typis Collegii Soc. Jesu*. 1971; 456 s.
- Rzaczynski G. *Auctuarium historial naturalis curiosa regni Poloniae dicatus Lithuaniae, annexarum provinciarum per p. Gabrielem Rzaczynski Soc. Jesu. Concinnatum*. Gdansk; 1745.
- Besser W. *Zapisy Nauczyciele Lyceum Krzemienieckiego pana Bessera w przedmiotach Hystoryi Naturalnej w Wołyniu, Podolu, Ukrainie i niektórych blizszych okolicach*. *Pamiętnik Farmaucewtyczny Wilenski*. 1921;1:138-243.
- Tolpa S. *Śladami losia. Z wędrowek po Polesiu*. Lwow: Zakład Narodowy im Ossolinskich; 1936. 188 s.
- Kobendza R. *Kilka uwag o roślinności płaskowzgórza Pelczanskiego na Wołyniu*. *Acta Societatis Botanicorum Polonica*. 1930;10(2):291-5.
- Panek J. *Roślinność okolic Równego*. *Rocznik Wołyński*. 1930;1:57-79.
- Panek J. *Roślinność stepowa i naskalna lessowego Wołynia*. *Rocznik Wołyński*. 1939;10:26-56.
- Wierdak S. *Nowe wiadomości o rozszedleniu buka na wschódzie Polski*. *Sylvan*. 1938;56:105-120.
- Rubner K. *Die Pflanzengeographischen Grundlagen der Weldbaus*. Radebeul und Berlin: Neumann Verlag; 1960; 5 Aufl. 620 S.
- Tuchemski M. *Through the remote corners of Volhynian Polissia*. Kremenets; 1938. 162 p. Ukrainian.
- Domaniewski J. *Materiały do rozmieszenia gluszca (Tetrao urogallus L.) w Polsce*. *Acta ornithologica Musei Zoologici Polonici*. 1933;1(4):83-9.
- Kostyrko J. *Działność Administracji Lasów Panstwowych na polu ochrony przyrody w roky 1936*. *Ochrona Przyrody*. 1936;16:218-360.
- Kostyrko J. *Ochrona Przyrody na Ziemiach wschódnych*. *Rocznik Ziem. wschódnych*. 1939;188-99.
- Szafer W. *Z teki przyrodnika*. Warszawa: PW Wiedza Powszechna. 1964. 199 s.
- Macko S. *W sprawie ochrony azaleji pontijskiej na Wołyniu*. *Rocznik Polskiego T-wa Dendrologicznego*. 1928;2:89-93.
- Orlik JM. *Bobry z Korczyna*. *Janowa Dolina*. *Głos robotnika*. 1937; 22 maja.
- Bodziarczyk J, Jaworski A. *Utworzone oraz projectowane rezerwy i parky narodowe na obszarach południowo-wschódniej części II Rrecypospolytej*. *Roczniki Bieszczadzkie*. 2019;27:167-85.
- Macko S. *Rezerwy leśne Ordynacji Ołyckiej na Wołyniu*. *Ochrona Przyrody*. 1935;1-5:62-7.
- Dunajewsky A. *Materiały do występowania czarnego bociana (Ciconia nigra L.) w Polsce*. *Acta ornithologica Musei Zoologici Polonici*. 1936;2(1):1-26.
- Kulczyński S. *Park natury na Poleśju i jego stosunek do planu melioracji*. *Ochrona Przyrody*. 1930;10:45-53.
- Lotysz S. *Pomiędzy Lwą a Stwiga*. *Stanisław Kulczyński i jego project utworzenia Poleśkiego parku natury z 1932 roku*. *Kwartalnik Historii Nauki i Techniki*. 2020;65(2):29-41.
- Macko S. *Roslinność projectowanych rezerwatow na Wołyniu*. *Ochrona Przyrody*. 1937;17:111-85.
- Malkowski S. *Project rezerwatu nad Sluczza pod Hubkowem*. *Ochrona Przyrody*. 1933;13:40-44.
- Malkowski S. *O niektórych bogactwach powiatu Kostopolskiego*. *Zycie Kostopolske*. 1939;3:35-9.
- Serbin H. *Rivne Region: A Historical and Local Studies Essay*. Lviv: Kamenjar; 1970. 248 p. Ukrainian.

Directorate of State Forests in Lutsk. State Archives of the Volyn Region

- Fond 40, opys 12, sprava 1 (1932). Correspondence with forest inspectorates regarding capercaillie (*Tetrao urogallus*) hunting.
- Fond 40, opys 13, sprava 40 (1932). Correspondence with forest inspectorates regarding capercaillie hunting.
- Fond 40, opys 13, sprava 41 (1932–1933). Correspondence with forest inspectorates on the presence of nature reserves and their composition.
- Fond 40, opys 13, sprava 95 (1932–1936). Reports from forest inspectorates on beaver (*Castor fiber*) breeding within their jurisdictions.

- Fond 40, opys 13, sprava 110 (1932). Special orders of the Ministry of Agriculture on the composition of nature reserves; instruction on establishing protected areas.
- Fond 40, opys 14, sprava 698 (1933–1939). Correspondence with forest inspectorates on the opening of nature reserves, expenditure on reserves, and lists of protected tracts.
- Fond 40, opys 18, sprava 32 (1936). Records on the number of capercaillie killed.

V. Melnyk

M. M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

INTERACTION BETWEEN HUMANS AND FOREST ECOSYSTEMS OF VOLYN DURING THE PERIOD OF THE II RZECZPOSPOLITA**Abstract**

Based on the analysis of archival materials of the State Forest Directorate in Lutsk during the Second Polish-Lithuanian Commonwealth, which are stored in the State Archives of the Volyn Region, the state of the forest ecosystems of Volyn at that time, the dynamics of their changes under the influence of anthropogenic factors, and measures to organize their protection were established. The destruction of Volyn forests during the First World War and intensive exploitation during the Second Polish-Lithuanian Commonwealth (II Rzeczpospolita) in 1918–1939 led to a decrease in forest cover, the degradation of forest ecosystems in significant areas, the elimination and replacement of many forest areas with shifting sands, which encroached on adjacent forest tracts and agricultural lands. Anthropogenic impact on the forest ecosystems of Volyn over many centuries has led to the disappearance of rare species *Dictamnus albus*, *Helleborus niger*, *Erythronium dens-canis*, *Rubus chamaemorus*, *Arnica montana*, *Anemone narcissiflora* from the flora of Volyn and to the degradation of populations of rare species *Daphne cneorum* and *Neottianthe cucullata*.

Deforestation and intensive hunting have negatively affected the state of populations of not only rare but also common species of the fauna of Volyn. Populations of elk, lynx, and capercaillie were under threat of extinction. In the state forests of Volyn, two botanical reserves were created – Karpylivka and Ostky for the protection of the yellow rhododendron (*Rhododendron luteum*), as well as a zoological beaver reserve and a number of reserves in private forests. Prominent Polish scientists and nature conservationists Stanisław Kulczyński, Stanisław Malkowski, Stefan Macko, and Władysław Szafer developed justifications for expanding the network of nature reserves in Volyn, creating the Polesie National Park and the “second Yellowstone” in Kostopil County, but World War II and the division of Poland did not allow these advanced nature conservation ideas to be implemented.

Keywords: range, archive, species, population, vegetation, phytocenosis, fauna, flora.

Submitted 21.03.2026

Accepted 01.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про автора**Author Information**

Мельник Віктор Іванович – доктор біологічних наук, завідувач відділу природної флори Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України, Київ, Україна

Viktor Melnyk – Doctor of Biological Sciences, Head of Department of Natural Flora of M. M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0004-9072-1297>

melnikviktor6@gmail.com



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.120-128

УДК 581.9:502.72(477.41+477.46)

Шевчик В. Л.¹, Шиндер О. І.², Чорна Г. А.³

¹ Канівський природний заповідник ННЦ «Інститут біології та медицини»

Київського національного університету імені Тараса Шевченка, Канів, Черкаська обл., Україна

² Національний ботанічний сад імені М. М. Гришка НАН України, Київ, Україна

³ Уманський національний університет, Умань, Черкаська обл., Україна

ВИДИ СУДИННИХ РОСЛИН НА ПІВДЕННІЙ МЕЖІ АРЕАЛУ В НПП «БІЛООЗЕРСЬКИЙ» (КИЇВСЬКА І ЧЕРКАСЬКА ОБЛАСТІ): ПОШИРЕННЯ, БІОТОПІЧНА ПРИУРОЧЕНІСТЬ ТА ОЦІНЮВАННЯ ЗАГРОЗ

У статті проаналізовано групу видів судинних рослин флори НПП «Білоозерський», що перебувають на південній межі ареалу або поблизу неї. Дослідження виконано на основі польових обстежень 2022–2025 рр., літературних джерел, електронних баз даних і багаторічних авторських спостережень у Середньому Придніпров'ї. Встановлено, що із 684 аборигенних видів парку 62 види (9,1 %) належать до гранично-ареальної групи. Серед них переважають бореальні види, а найбільше місцезростають пов'язано з болотними, сирими лісовими, лучними та іншими зволоженими біотопами борової тераси.

Серед досліджених видів більшість – 24 (38,7 %) – належать до бореального геоелементу флори. Значно менше представлені європейські – 14 (22,6 %), голарктичні – 9 (14,5 %) та євразійські – 7 (11,3 %) види. Це підкреслює екстразональний характер зростання бореальних видів на території НПП «Білоозерський» та надає флорі парку загалом значного бореального характеру. Серед гранично-ареальних видів флори парку переважають рослини біотопів, приурочених до надмірно чи добре зволжених знижень борової тераси, зокрема: мезотрофних осокових, чагарникових та лісових боліт (D2; G1.121–122; G1.131), світлих, свіжих та вологих дрібнолистяних суходільних лісів на середньобагатих та бідних підзолистих ґрунтах (G1.123–124) та свіжих соснових лісів зеленомохових (G2.214). Серед видів цієї еколого-ценотичної групи переважну більшість становлять типові бореальні види (21). Значно меншою кількістю представлені голарктичні (5), європейські (4) та євразійські (2) види.

Показано, що 33 види мають охоронний статус різного рівня. Для популяцій у межах парку виконано оцінювання загроз за критеріями, наближеними до підходів Міжнародного союзу охорони природи (МСОП). Встановлено, що 13 видів належать до категорії LC, 32 – NT, 10 – VU, 2 – EN і 5 – CR. Найуразливішими є популяції видів із вузькою біотопічною приуроченістю, малою чисельністю та ослабленим репродуктивним відновленням. Критичну загрозу (CR) у межах парку встановлено для 5 видів: *Agrimonia pilosa*, *Lilium martagon*, *Lycopodium annotinum*, *Peucedanum cervaria* і *Rumex crispus*. Обґрунтовано необхідність локальних природоохоронних заходів і моніторингу таких популяцій.

Ключові слова: біорізноманіття, еколого-ценотичні особливості, флора, Середнє Придніпров'я, бореальні види, охорона.

Вступ

Прогрес у розв'язанні глобальної проблеми охорони біорізноманіття неможливий без дослідження та практичного вирішення цих завдань на конкретних територіях, насамперед щодо популяцій рідкісних видів, зокрема тих, що перебувають на межі ареалу або в його ізольованих частинах [1]. Виділення в регіональних флорах груп видів, які мають подібне географічне положення меж поширення («північні» – з південною межею ареалу, «південні» – з північною межею тощо), розглянуто як один із напрямів флористичного аналізу [2,3], а саме як виокремлення «спрямовувальних елементів» флори (*elementy kierunkowe* у [4]). Хоча до складу таких груп нерідко входять види з ареалами різних типів і розмірів, подібний підхід є цінним, оскільки дає змогу акцентувати увагу на суттєвих рисах географічної своєрідності регіональних і локальних флор. Дослідження видів на межах ареалу нині набувають особливої актуальності у зв'язку зі змінами в поведінці видів на тлі глобальної зміни клімату, а також під впливом антропогенних чинників [5]. Популяції на межах ареалу можуть бути локально адаптованими до специфічних умов середовища. Саме тому їхні генотипи, порівняно з популяціями з центральних частин ареалу, можуть мати важливе значення для збереження виду в періоди швидких кліматичних змін. Втрата таких локально адаптованих крайових популяцій унаслідок антропогенних порушень знижує потенціал видів до виживання в умовах майбутніх швидких змін клімату [6].

Ландшафтний комплекс території НПП «Білоозерський» є багатим і своєрідним завдяки формуванню на терасах р. Дніпра [7,8]. Для нього характерна наявність значних за площею ділянок з рослинністю екстразонального (соснові ліси) та інтразонального (болота, прісноводні водойми) типів [8–11]. Це зумовлює добру представленість відповідних груп видів рослин, серед яких чимало таких, що зростають тут поблизу межі або безпосередньо на південній межі свого ареалу. Характеристики їх поширення, біотопічної приуроченості та чисельності популяцій потребують своєчасного оцінювання, яке має стати основою для подальшого моніторингу. Не менш важливим є оцінювання сучасних і потенційних загроз існуванню цих популяцій. У контексті основного призначення парку як природоохоронної території такі відомості мають слугувати підґрунтям для розроблення природоохоронної стратегії та планування практичних заходів зі збереження біорізноманіття.

Методика

Полюві флористичні дослідження на території парку проводили в різні періоди вегетаційного сезону 2022–2025 рр. Під час маршрутно-флористичних обстежень фіксували наявність кожного виду в різних типах біотопів [11]. Біотопічну характеристику видів наведено на підставі даних про характер їхніх місцезростань виключно в межах території парку. Як основні критерії належності до певної групи біотопів, особливо для видів із широким еколого-ценотичним діапазоном, брали високу постійність та ознаки ефективного репродуктивного процесу в ценопопуляціях. Під час обліку за окреме місцезростання (локалітет) приймали кожен ділянку, просторово відокремлену від інших не менш ніж на 100 м, на якій зростали особини відповідного виду.

Об'єкт дослідження – види, представлені у флорі НПП «Білоозерський» на південній межі ареалу або близько до неї. Окремі з цих видів мають острівні місцезростання (подекуди зниклі) і дещо південніше в межах Середнього Придніпров'я та степовій зоні, але такі локалітети відірвані від основного ареалу. Для оцінювання тенденцій їхньої динаміки в регіоні використовували літературні джерела [2,12–24], а також дані про їх сучасне поширення з електронних баз даних, зокрема GBIF (<https://www.gbif.org/uk/>), iNaturalist (<https://www.inaturalist.org/>), UkrBIN (<https://ukrbin.com/>). Також використано матеріали власних досліджень авторів у межах м. Київ, Київської, Кіровоградської, Полтавської та Черкаської областей упродовж останніх 20 років.

Охоронний статус наведено для видів, занесених до оновленого Додатка 1 Бернської конвенції [25] та Червоної книги України [26]. Регіонально рідкісні види розглядали в межах Київської та Черкаської областей станом на 01.01.2026 [11]. Стан загроз для видів у межах території України наведено за літературними даними [27]. Оцінювання загроз існуванню популяцій на території парку виконано згідно із запропонованими критеріями Міжнародного союзу охорони природи (IUCN: <https://www.academia.edu/9636926/>). Оскільки критерій А передбачає наявність даних щонайменше за 10 років, у цьому дослідженні застосовували лише критерії В, С і D. Під час оцінювання популяцій вищих спорових рослин за критерієм С2 як аналоги статевозрілих особин розглядали особини, що формували спорофіли та успішно продукували спори. За наявними на сьогодні даними про ці види на території парку на підставі

результатів узагальнення оцінювання стану популяцій для всіх розглянутих видів визначено відповідні категорії загрози, запропоновані IUCN [28,29]. Для видів із найменшою осторогою (категорія LC) оцінювання загроз на території парку не проводили.

Для виявлення та класифікації біотопів використано відповідні джерела [30–32]. Ідентифікацію зібраних зразків судинних рослин проводили в камеральних умовах класичним методом із використанням доступних визначників і флористичних зведень [8,13]. Докладніше структурні елементи флори і їх розподіл пояснено в попередніх статтях [8,11]. Зразки деяких видів передано до гербаріїв KW і KWNA, а фотографії рослин викладено на ресурсі iNaturalist. Номенклатуру судинних рослин наведено згідно з ресурсом POWO (<https://powo.science.kew.org>).

Результати

Із 684 аборигенних видів судинних рослин, виявлених на території НПП «Білоозерський» [8], 62 види (9,1 %) зростають тут на південній межі поширення (див. таблицю).

За результатами аналізу серед досліджених видів більшість – 24 (38,7 %) – належать до бореального геоелементу флори. Значно менше представлені європейські – 14 (22,6 %), голарктичні – 9 (14,5 %) та євразійські – 7 (11,3 %) види. Це підкреслює екстразональний характер зростання бореальних видів на території НПП «Білоозерський» та надає флорі парку загалом значного бореального характеру.

Як виявилось, серед гранично-ареальних видів флори парку переважають рослини біотопів, приурочених до надмірно чи добре зволжених знижень борової тераси, зокрема: мезотрофних осокових, чагарникових та лісових боліт (D2; G1.121–122; G1.131), світлих, свіжих та вологих дрібнолистяних суходільних лісів на середньобагатих та бідних підзолистих ґрунтах (G1.123–124) та свіжих соснових лісів зеленомохових (G2.214). Загалом до цієї групи належать 29 видів (46,8 %). Популяції більшості з них, як і весь комплекс біотопів із їх зростанням, становлять єдиний простір із поліською частиною їхнього ареалу, що вздовж долини Дніпра у формі ізольованих фрагментів сягають південної межі лісостепу. Серед видів цієї еколого-ценотичної групи переважну більшість становлять типові бореальні види (21). Значно меншою кількістю представлені голарктичні (5), європейські (4) та євразійські (2) види.

До добре освітлених ділянок, а саме фрагментів свіжих та вологих лук, до полян, галявин

та дубового рідколісся (E1; E4; G3.111; G3.112) приурочені місця зростання 19 видів. Для них характерний дещо інший склад геоелементів, зокрема 10 видів європейського типу ареалу, євразійського та євросибірського по 3 види, європейсько-середземноморського і голарктичного – по 2. До ділянок тінистих широколистяних лісів (G1.2), прісноводних водійм (C1) та рідколісь сухих борів і суборів (E3; G2.215-216) приурочені місцезростання по 3 види.

Статус охоронюваних видів рослин різного територіального масштабу мають 33 види, в тому числі занесені виключно до оновленого Додатка 1 Бернської конвенції – 2 види, до Червоної книги України та оновленого Додатка 1 Бернської конвенції – 2 види, до Червоної книги України – 3 види, до списку охоронюваних на території Київської та Черкаської областей – 7 видів, лише на території Черкаської області – 13 видів, лише на території Київської області – 6 видів.

За категоризацією загроз існуванню в Україні [27] для більшості досліджених нами гранично-ареальних видів (60 (96,8 %)) встановлено найменшу осторогу (категорія LC), лише для *Liparis loeselii* визнано нині стан загрози зникнення (VU) та для *Aldrovanda vesiculosa* – можливість виникнення такого стану (NT).

За нашою оцінкою, для 13 видів, внесених до переліку, у межах парку нині немає загроз існуванню, що свідчить про належність до категорії LC (найменша осторога). Важливою підставою для такого висновку є те, що немає прямих загроз біотопам, у яких зростають ці види, а також немає найближчих передумов для виникнення таких загроз в умовах заповідного режиму. Більшість із цих видів представлені на території парку значною кількістю локальних популяцій (бали 1–2; див. пояснення до таблиці), характеризуються високою постійністю у властивих їм фітоценозах, значною чисельністю особин (понад 1000) та добрими показниками вегетативного й генеративного відновлення. Крім того, для багатьох із них характерний широкий біотопічний діапазон, який здебільшого охоплює певну гідро-едафічно зумовлену серію ценозів.

Ще 32 види зі списку також наразі не мають ознак безпосередньої загрози їхньому існуванню, однак, на нашу думку, їх доцільно віднести до категорії NT, тобто до видів, популяції яких перебувають у стані, близькому до загрозового. Для них також характерні загалом задовільні показники вегетативного чи генеративного відтворення, однак низка особливостей свідчить про меншу стійкість порівняно з видами категорії LC. Насамперед усім цим видам властивий

Види флори НПП «Білозерський», що зростають на південній межі ареалу

№	Вид	Геоелемент	Групи біотопів	Охоронний статус	Характер поширення в парку	Чисельність особин чи вкоріненних пагонів (оцінка) у парку, шт.	Оцінювання загроз на території парку за критеріями	Категорія загрози існуванню виду на території парку
1	<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	євраз.	E4	БК	3b	10–20	B2ac(iv)+C1+D	CR
2	<i>Aldrovanda vesiculosa</i> L.	мульг.	C1	БК, ЧК	2a	50000–100000	B2ac(iv)+C2b	NT
3	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.	євраз.	E4;G1.211, 216		3a	500–1000	B2ab(iii,v)	NT
4	<i>Briza media</i> L.	євро.	E1; E2; E4		3b	100–200	B2ab(iii,v)	NT
5	<i>Calamagrostis stricta</i> (Timm) Koeler	бореал.	D2; G1.121–122		1b	500–1000	B2ab(iii)	NT
6	<i>Calla palustris</i> L.	бореал.	G1.131	К,Ч	3a	500–1000	B2b(iii)+D	NT
7	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	бореал.	G1.123–124; G2.214	Ч	3a	500–1000	B2b(iii), D	NT
8	<i>Carex appropinquata</i> Schumacher	євро.	D2; G1.121–122; G1.131		1a	100000–200000	B2ab(iii)	NT
9	<i>Carex diandra</i> Schrank	голарк.	D2; G1.121–122; G1.131	К	2a	50000–100000	B2ab(iii)	NT
10	<i>Carex hartmaniorum</i> A.Cajander	євро.	D2		3b	10–50	D	VU
11	<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	євраз.	D2; G1.121–122; G1.131	Ч	1a	100000–200000	B2ab(iii)	NT
12	<i>Carex montana</i> L.	євро.	G3.11, 12; G1.211, 216	Ч	2a	50000–100000		LC
13	<i>Carex rostrata</i> Stokes	голарк.	D2; G1.121–122; G1.131		1a	50000–100000	B2ab(iii)	NT
14	<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W.P.C.Barton	бореал.	G1.123–124; G2.214; G3.11	К,Ч	2b	500–1000	B2ab(v)+D	NT
15	<i>Centaurea phrygia</i> subsp. <i>pseudophrygia</i> (C.A.Mey.) Gugler	євро-сиб.	E4; G3.11, 12		2b	500–1000	B2b(iii)+D	NT
16	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	євро.	E4;		3b	50–100	B2b(iii)+C2b+D2	VU
17	<i>Comarum palustre</i> L.	бореал.	D2; G1.121–122; G1.131	Ч	1a	100000–200000	B2ab(iii)	NT
18	<i>Drosera rotundifolia</i> L.	бореал.	D2; G1.121–122; G1.131	К	2b	2500–50000	B2ab(iii)	NT
19	<i>Cruciata glabra</i> (L.) Opiz	євросиб.	E1; G1.211, 216		2a	10000–20000		LC
20	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.	голарк.	E1; G1.123–124		2b	5000–10000		LC
21	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A.Gray	бореал.	D2; G1.121–122; G1.123–124; G1.131	К	2b	100–200	B2ab(iii)+ C2b	NT
22	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	бореал.	G1.123–124		2a	5000–10000	C2ab(v)	NT
23	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.	бореал.	D2; G1.121–122; G1.131	К,Ч	2a	5000–10000	B2ab(iii)	NT
24	<i>Eriophorum gracile</i> W.D.J.Koch	бореал.	D2	К,Ч	3b	50–100	D2	VU
25	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	євраз.	G1.215; G3.11		2a	1000–2000		LC
26	<i>Galium rivale</i> (Sm.) Griseb.	євро-сиб.	E1		3b	100–200	B2b(iii)+D	NT
27	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	бореал.	G1.123–124	К,Ч	2a	1000–2000	B2ab(iii)+ C2b	NT
28	<i>Hieracium murorum</i> subsp. <i>sylvularum</i> (Jord. ex Boreau) Zahn	євро-середз.	E1; E4; G1.211, 216		2a	1000–2000		LC
29	<i>Hypericum montanum</i> L.	євро.	E4		3b	25–50	D2	VU
30	<i>Juniperus communis</i> L.	голарк.	G1.211; G2.214; G3.11	К	2a	2500–5000		LC
31	<i>Lilium martagon</i> L.	євро-сиб.	G3.11; G1.215	ЧК	3b	30–60	B2ab (iii,v), c(iv)+ C2b+D	CR
32	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	євро.	G1.215; G3.11		2b	1000–2000		LC
33	<i>Liparis loeselii</i> (L.) Rich.	голарк.	D2; G1.121–122; G1.131	БК, ЧК	2b	1000–2000 (близько 100 у 2025 р.)	B2ab(iii,iv,v), c(iv)+C2a(i)+D2	VU
34	<i>Lysimachia thyriflora</i> L.	голарк.	D2; G1.121–122; G1.131		2a	10000–20000	B2ab(iii)	NT
35	<i>Lycopodium annotinum</i> L.	бореал.	G1.123–124	ЧК	3a	100–200	B2ab(v),c(iv)+C2a(i)+D	CR
36	<i>Lycopodium clavatum</i> L.	бореал.	G1.123–124	К,Ч	2a	500–1000	B2ab(iii)+C2b+D	EN
37	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt	бореал.	G1.123–124; G2.214; G3.11		2a	10000–20000		LC
38	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	бореал.	D2; G1.121–122; G1.131	К,Ч	1a	50000–100000	B2ab(iii)	NT
39	<i>Melampyrum pratense</i> L. subsp. <i>laciniatum</i> (Kosh. & V.J.Zinger) Tzvelev	бореал.	G1.211; G2.214; G3.11		1a	50000–100000		LC
40	<i>Monotropa hypopitys</i> L.	голарк.	G2.214		3b	5–10	D2	VU
41	<i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Sch.Bip. & F.W.Schultz	голарк.	E1; E4		2b	100–200	D	NT
42	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	бореал.	G1.123–124; G2.214; G3.11	Ч	2a	1000–2000		LC
43	<i>Pedicularis palustris</i> L.	бореал.	D2; G1.121–122	К	2a	1000–2000	B2ab(iii)	NT
44	<i>Peucedanum cervaria</i> (L.) Moench	євро-середз.	G3.11–12		3b	10–20	B2c(iv)+C2a(i)+D	CR
45	<i>Peucedanum palustre</i> (L.) Lapeyr.	бореал.	D2; G1.121–122; G1.131		1b	10000–20000		LC
46	<i>Potentilla alba</i> L.	євраз.	G3.11–12	Ч	2b	1000–2000	B2ac(iv)+C2b	NT
47	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rausch.	бореал.	G1.123–124; G2.214; G3.11		2b	1000–2000	B2ab(iii), c(iv)	NT
48	<i>Pyrola minor</i> L.	бореал.	G1.123–124	Ч	3b	25–50	B2b(v),c(iv)+C2b+D	CR
49	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	бореал.	G1.123–124; G2.214; G3.11 G1.211, 216	Ч	2a	2500–5000		LC
50	<i>Ranunculus lingua</i> L.	євраз.	D2	Ч	3b	50–100	D2	VU
51	<i>Salix aurita</i> L.	євро.	D2; G1.121–122; G1.131		2b	50–100	D2	VU
52	<i>Serratula tinctoria</i> L.	євро.	G1.211, 216		2b	500–1000	B2ab(v),c(iv)+D	NT
53	<i>Silphiodaucus prutenicus</i> (L.) Spalik, Wojew., Banasiak, Piwczynski & Reduron	євро.	E1; G1.123–124; G2.214; G3.11		2b	1000–2000		LC
54	<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.	євро.	E1		2b	500–1000	B2ab(iii)	NT
55	<i>Sparganium natans</i> L.	голарк.	C1	К	2a	1000–2000	B2ab(iii)+C2b	NT
56	<i>Succisa pratensis</i> Moench	євро-сиб.	E1	Ч	3b	25–50	B2b(iii)+D2	VU
57	<i>Thesium ebracteatum</i> Hayne	євро.	E4	БК	3b	50–100	B2ab(iii)+D2	VU
58	<i>Tephrosieris integrifolia</i> (L.) Holub	євраз.	E4; G3.11–12	Ч	2b	100–200	B2ab(v)+C2b	NT
59	<i>Utricularia minor</i> L.	бореал.	C1	ЧК	3b	100–200	B2ab(iii)c(iv)+C2b	NT
60	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	бореал.	G1.123–124	Ч	3a	50–100	B2b(iii)c(iv)+C2b+ D1	EN
61	<i>Viola canina</i> L.	євро.	G1.123–124; G2.214		3b	100–200	B2ab(iii)	NT
62	<i>Viola rupestris</i> F.W.Schmidt	євро.	E3; G2.215–216	Ч	3b	100–200	B2ab(iii)	NT

Пояснення до таблиці:

Геоелемент: «бореал.» – бореальний, «голарк.» – голарктичний, «мульг.» – мультирегіональний, «євраз.» – євразійський (палеоарктичний), «євро.» – європейський, «євро-середз.» – європейсько-середземноморський, «євро-сиб.» – європейсько-сибірський.

Типи біотопів: C1 – непроточні та проточні прісні водойми; D2 – постійно зволожені торфові болота; G1.121–122 – заболочені та сирі березові ліси та рідколісся; G1.131 – вільхові заболочені сфагнові ліси та рідколісся; G1.215 – тінністі широколистяні ліси та чагарники на багатих ґрунтах; G1.123–124 – світлі свіжі та вологі дрібнолистяні суходольні ліси на середньобогатих та бідних підзолистих ґрунтах; G1.211, 216 – ацидофільні дубові та похідні від них ліси борової тераси; G2.214 – свіжі основи ліси зеленомохові; G3.111; G3.112 – свіжі, світлі осново-дубові та похідні від них дубові ліси на середньобогатих підзолистих ґрунтах; E1 – злаково-різнотравні луки з достатнім зволоженням (гігрозомофільні); E2 – лучно-степові угруповання на чорноземах; E4 – галявини та узлісся з домінуванням термофільних трав'янистих багаторічників; E3 – піщані пустища; G2.215–216 – основи рідколісся з покривом з епігейних лишайників та остепненим травостоєм на пісках.

Охоронний статус: БК – вид з оновленого Додатка 1 Бернської конвенції; ЧК – вид, занесений до Червоної книги України; К – вид охороняється на території Київської області; Ч – вид охороняється на території Черкаської області.

Характер поширення: 1 – має високу постійність (понад 50 %) у відповідних для зростання біотопах парку; 2 – виявлений у шести і більше локалітетах (місцезростаннях), але має меншу ніж 50 % постійність у типових для зростання біотопах; 3 – виявлений у поодиноких (1–5) локалітетах; а) трапляється і як асектатор, і як співдомінант чи домінант; б) трапляється лише як асектатор.

значно вужчий біотопічний діапазон (див. таблицю). Часто це види, відомі нині лише з одного або кількох (до п'яти) місцезростань і представлені відносно невеликою кількістю особин (100–200), як-от *Briza media*, *Galium rivale*, *Omalotheca sylvatica*, *Viola canina*, *V. rupestris*. До цієї категорії ми зараховуємо більшість видів, високочутливих до змін гідрологічного режиму та освітленості в болотних і лучних біотопах, життєздатність популяцій яких поступово знижується через заростання відкритих ділянок, у тому числі боліт, чагарниково-лісовою рослинністю. Додатковим негативним чинником є періодичні зниження рівня води в болотному масиві.

Популяції 10 видів на території парку слід розглядати як уразливі (VU), оскільки кожен із них відомий лише з одного місцезростання і представлений невеликою кількістю особин (менше ніж 100). Спостереження за їхніми популяціями свідчать про нерегулярний характер репродуктивних процесів, зокрема цвітіння та плодоношення. До цієї категорії ми відносимо також *Liparis loeselii*, незважаючи на відносно високу чисельність його особин, зафіксовану у 2023 р., оскільки вже у 2025 р. вона різко зменшилася і становила не більше ніж 100 особин. Для біотопів, у яких зростають види цієї категорії, характерні негативні тенденції змін, пов'язані з резерватогенно зумовленими сукцесіями.

Високий ризик зникнення з території парку (категорія EN) ми визначили лише для 2 видів – *Lycopodium clavatum* і *Vaccinium myrtillus*. Підставами для цього є обмежена кількість їхніх місцезростань, низька чисельність особин і повна відсутність проявів репродуктивного процесу в популяціях.

Критичну загрозу (CR) у межах парку встановлено для 5 видів: *Agrimonia pilosa*, *Lilium martagon*, *Lycopodium annotinum*, *Peucedanum cervaria* і *Pyrola minor*. Для їхніх популяцій характерні ті самі несприятливі ознаки, що й для видів категорії EN, однак спостереження впродовж чотирьох останніх років виявили також доволі чітку тенденцію до скорочення чисельності особин. Для збереження цих видів потрібно

в найближчі роки розробити й реалізувати систему заходів, спрямованих на відновлення репродуктивних процесів у їхніх популяціях.

Висновки

Виділення гранично-ареальних груп видів у складі локальної флори є одним із способів аналізу, який акцентує увагу на її своєрідності та зв'язках із флорами прилеглих територій чи регіонів. На території НПП «Білоозерський» 62 види судинних рослин зростають на південній межі ареалу. Переважна більшість популяцій цих видів зростає в біотопах, пов'язаних зі свіжими, вологими та заболоченими й обводненими зниженнями борової тераси та їх периферією, розташованими в північній частині парку. Серед них понад половина (33) мають статус охоронюваних видів різного територіального масштабу, зокрема занесені до оновленого Додатка 1 Бернської конвенції – 4 види, до Червоної книги України – 5 видів, до списку охоронюваних на території Київської та Черкаської областей – 26 видів. За ступенем загрози існуванню їхніх популяцій на території парку вказані види розподілено за категоріями IUCN [29]: LC (найменша осторога) – 13 видів, NT (майже під загрозою, умови зростання близькі до загрозливого стану) – 32 види, VU (уразливі) – 10 видів, EN (зникаючі) – 2 види, CR (у критичній небезпеці) – 5 видів. Деякі види, які не мають охоронного статусу (наприклад, *Carex appropinquata*, *Hieracium murorum* subsp. *sylvularum*, *Hypericum montanum*, *Peucedanum palustre*, *Silphiodaucus prutenicus*), у межах НПП «Білоозерський» потребують оперативних заходів охорони на локальному рівні. Ці види рослин є індикаторами деструктивно-деградаційних процесів місцевого рівня. Відповідно до сучасного законодавства [33], це потрібно брати до уваги під час розроблення планів управління та охорони, особливо на відповідних природоохоронних територіях. Ефективним підходом до виявлення таких видів є поєднання географічно-біотопічного та популяційного скринінгу аборигенних видів флори.

Список літератури

1. Shay JE, Pennington LK, Mandussi-Montiel Molina JA, Toews DJ, Hendrickson BT, Sexton JP. Rules of Plant Species Ranges: Applications for Conservation Strategies. *Front Ecol Evol.* 2021;9:700962.
2. Коломійчук ВП, Шиндер ОІ, Когут ТІ, Смаголь ВО, Шевера МВ. Флора Національного природного парку «Залісся». Київ: Бихун ВЮ; 2024. 95 с.
3. Drabyniuk GV, Shnyder OI, Kolomiychuk VP, Konaikova VO. Flora of the Yelansky Steppe Nature Reserve, Mykolaiv Oblast, Ukraine: a diversity and structural analysis. *Environ Socioecon Stud.* 2025;13(3):37-53. doi:10.2478/enviro-2025-0016
4. Kornaś J, Medwecka-Kornaś A. *Geografia roślin*. Warszawa: PWN; 1986. 528 s.
5. McNichol Bailey H, Russo SE. Plant Species' Capacity for Range Shifts at the Habitat and Geographic Scales: A Trade-Off-Based Framework. *Plants.* 2023;12(6):1248. doi:10.3390/plants12061248
6. Rehm EM, Olivas P, Stroud J, Feeley KJ. Losing your edge: climate change and the conservation value of range-edge

- populations. *Ecol Evol.* 2015;5(19):4315-26. doi:10.1002/ece3.1645
7. Федорончук ММ, Андрієнко ТЛ, Протопопова ВВ, Шевера МВ. Про необхідність створення «НПП Переяславський», як складової екологічної мережі України. У: Молодь у вирішенні регіональних та транскордонних проблем екологічної безпеки. Перспективи формування Пан'європейської Екологічної мережі (21–22 квітня 2004). Чернівці: Зелена Буковина; 2004. с. 99–105.
 8. Shevchyk V, Shynder O, Chorna H, Shumyk M. Flora of the Biloozerskyi National Nature Park (Kyiv and Cherkasy Oblasts, Ukraine): annotated checklist, analysis and regional features. *Thaiszia J Bot.* 2025;35:057-103. doi:10.33542/TJB2025-2-03
 9. Yarova O, Kretsul N. Aquatic and marsh vegetation of the Biloozersky National Nature Park. *Young Scientist.* 2020;5(81):317-20. doi:10.32839/2304-5809/2020-5-81-64
 10. Шевчик ВЛ, Соломаха ВА, Паламарчук РА, Постоєнко ДМ. Водна, прибережно-водна та чагарниково-болотна рослинність озера «Біле» НПП «Білоозерський». *Agroecological Journal.* 2023;(3):71-9. doi:10.33730/2077-4893.3.2023.287765
 11. Шевчик ВЛ, Шиндер ОІ, Маргітич ММ. Аутофитосоціологічна характеристика основних біотопів НПП «Білоозерський». У: III Зимові читання в Синьогорі. Пріоритетні напрямки охорони природи в умовах довготривалої війни. Івано-Франківськ: Видавельш Кушнір ГМ; 2025. с. 120-6.
 12. Peczowski J. Sketch of the flora of the vicinity of the Pereiaslav, Poltava Governorate. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytatelei.* 1893;13(1):63-141.
 13. Флора УРСР. Т. 1–12. Київ: Видавництво АН УРСР (т. 1–11); Наукова думка (т. 12); 1935–1965.
 14. Гловацька ОД. Флора Канівського біогеографічного заповідника та його околиць. *Труди Канівського біогеографічного заповідника.* 1950;(8):29-54.
 15. Гловацька ОД. Флора Канівського біогеографічного заповідника та його околиць. *Труди Канівського біогеографічного заповідника.* 1952;(10):45-73.
 16. Бродіс СМ, Кузьмичов АІ, Андрієнко ТЛ, Батячов СБ. Торфово-болотний фонд УРСР, його районування та використання. Київ: Наукова думка; 1973. 262 с.
 17. Байрак ОМ. Конспект флори Лівобережного Придніпров'я. Судинні рослини. Полтава: Верстка; 1997. 164 с.
 18. Крецул ОА. Рідкісні види флори Національного природного парку «Білоозерський». У: Каразінські природознавчі студії: Матеріали міжнар. наук. конф., 1-4 лют. 2011, Харків. Харків: ХНУ ім. В. Н. Каразіна; 2011. с. 137-9.
 19. Барановський БО, Манюк ВМ, Іванько ІА, Кармизова ЛО. Аналіз флори Національного природного парку «Орільський». Дніпро: Ліра; 2017. 320 с.
 20. Василюк ОВ, Куземко АА, Спрягайло ОА, Спрягайло ОВ, Чорна ГА, Шевчик ВЛ, Ширяєва ДВ. Знахідки рослин, занесених до Червоної книги України у Черкаській області. У: Знахідки рослин та грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6). Т. 1. Київ – Чернівці: Друк-Арт; 2019. с. 142-54.
 21. Шевчик ВЛ. Знахідки рослин, занесених до Червоної книги України та Резолюції 6 Бернської конвенції, в угрупованнях Середнього Придніпров'я та Західного Полісся. У: Знахідки рослин та грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6). Т. 1. Київ – Чернівці: Друк-Арт; 2019. с. 441-7.
 22. Конякін СМ, Губарь ЛМ. Знахідки рослин, занесених до Червоної книги України, в областях лісостепової зони. У: Знахідки видів рослин, тварин та грибів, що знаходяться під охороною, в Україні. *Conservation Biology in Ukraine.* Вип. 19. Вінниця: Твори; 2020. с. 246-7.
 23. Shechyk VL, Solomakha IV, Bezsmertna OO, Solomakha VA, Bondarenko HM. The records of *Spinulter annotinum* (L.) A. Haines in the Left-Bank Middle Dnieper (Ukraine) and the capabilities of their conservation and protection. *Chornomorski Bot J.* 2024;20(1):91-8. doi:10.32999/ksu1990-553X/2024-20-1-5
 24. Shevchyk VL, Solomakha IV, Margitych MM, Solomakha VA. New records of *Aldrovanda vesiculosa* (Droseraceae) and *Utricularia minor* (Lentibulariaceae) from Biloozerskyi National Nature Park (Middle Dnipro Region). *Ukr Bot J.* 2024;81(2):162-6. doi:10.15407/ukrbotj81.02.162
 25. Berne Convention. Revised Appendix I. Species requiring specific habitat conservation measures (Adopted by the Standing Committee on 2 December 2011) [Internet]. 2011. Available from: <https://rm.coe.int/1680746afc>
 26. Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 15 лютого 2021 року № 111 «Про затвердження Переліку видів рослин та грибів, що заносяться до Червоної книги України (рослинний світ)» [Інтернет]. Доступно на: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Text>
 27. Onyshchenko VA, Mosyakin SL, Korotchenko IA, Danylyk IM, Burlaka MD, Fedoronchuk MM, Chorney II, Kich RYA, Olshanskyi IH, Shiyan NM, Zhygalova SL, Tymchenko IA, Kolomyichuk VP, Novikov AV, Boiko GV, Shevera MV. IUCN Red List categories of vascular plant species of Ukrainian flora. Onyshchenko VA, editor. Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany; 2022. 177 p.
 28. IUCN Standards and Petitions Committee. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee [Internet]. 2019. 113 p. Available from: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>
 29. Категорії та критерії червоного списку МСОП: Версія 3.1 [Інтернет]. 2-ге вид. Пер. з англ. Шевченко О. Київ; 2017. v + 36 с. Доступно на: https://cmsdocs.s3.amazonaws.com/keydocuments/TranslatedVersions/2001redlistcats_crit_ukrainian.pdf
 30. Дідух ЯП, Фіцайло ТВ, Коротченко ІА, Якушенко ДМ, Пашкевич НА. Біотопи лісової та лісостепової зон України. Дідух ЯП, ред. Київ: МАКРОС; 2011. 288 с.
 31. Тлумачний посібник оселищ Резолюції № 4 Бернської конвенції, що знаходяться під загрозою і потребують спеціальних заходів охорони. Перша версія адаптованого неофіційного перекладу з англійської (третього проекту офіційної версії 2015 року). Куземко А, Садогурська С, Василюк О, уклад. Київ; 2017. 124 с.
 32. Національний каталог біотопів України. Куземко АА, Дідух ЯП, Онищенко ВА, Шеффер Я, ред. Київ: ФОП Клименко ЮЯ; 2018. 442 с.
 33. Закон України «Про природно-заповідний фонд України» [Інтернет]. Відомості Верховної Ради України. 1992;(34):502. Доступно на: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2456-12#Text>

References

1. Shay JE, Pennington LK, Mandussi-Montiel Molina JA, Toews DJ, Hendrickson BT, Sexton JP. Rules of Plant Species Ranges: Applications for Conservation Strategies. *Front Ecol Evol.* 2021;9:700962.
2. Kolomyichuk VP, Shynder OI, Kohut TI, Smahol VO, Shevera MV. Flora of the Zalissia National Nature Park. Kyiv: Bykhun VYU; 2024. 95 p. Ukrainian.
3. Drabyniuk GV, Shynder OI, Kolomyichuk VP, Konaikova VO. Flora of the Yelanetsky Stepe Nature Reserve, Mykolaiv Oblast, Ukraine: a diversity and structural analysis. *Environ Socioecon Stud.* 2025;13(3):37-53. doi:10.2478/enviro-2025-0016
4. Kornaś J, Medwecka-Kornaś A. *Geografia roślin.* Warszawa: PWN; 1986. 528 s.
5. McNichol Bailey H, Russo SE. Plant Species' Capacity for Range Shifts at the Habitat and Geographic Scales: A Trade-Off-Based Framework. *Plants.* 2023;12(6):1248. doi:10.3390/plants12061248

6. Rehm EM, Olivas P, Stroud J, Feeley KJ. Losing your edge: climate change and the conservation value of range-edge populations. *Ecol Evol*. 2015;5(19):4315-26. doi:10.1002/ece3.1645
7. Fedoronchuk MM, Andriienko TL, Protopopova VV, Shevera MV. On the necessity of establishing the Pereiaslavskyi National Nature Park as a component of the ecological network of Ukraine. In: Youth in addressing regional and transboundary problems of environmental safety. Prospects for the formation of the Pan-European Ecological Network. Proceedings of the Third International Conference; 2004 Apr 21-22; Chernivtsi. Chernivtsi: Zelena Bukovyna; 2004. p. 99-105. Ukrainian.
8. Shevchyk V, Shynder O, Chorna H, Shumyk M. Flora of the Biloozerskyi National Nature Park (Kyiv and Cherkasy Oblasts, Ukraine): annotated checklist, analysis and regional features. *Thaiszia J Bot*. 2025;35:057-103. doi:10.33542/TJB2025-2-03
9. Yarova O, Kretsul N. Aquatic and marsh vegetation of the Biloozersky National Nature Park. *Young Scientist*. 2020;5(81):317-20. doi:10.32839/2304-5809/2020-5-81-64
10. Shevchyk VL, Solomakha VA, Palamarchuk RA, Postoienko DM. Aquatic, coastal-aquatic and shrub-swamp vegetation of Lake Bile in the Biloozerskyi National Nature Park. *Agroecological Journal*. 2023;(3):71-9. doi:10.33730/2077-4893.3.2023.287765. Ukrainian.
11. Shevchyk VL, Shynder OI, Marhitych MM. Conservation characteristics of the main habitats of the Biloozerskyi National Nature Park. In: Third Winter Readings in Synohora. Priority directions of nature conservation under conditions of prolonged war. Ivano-Frankivsk: Kushnir HM; 2025. p. 120-6. Ukrainian.
12. Paczoski J. Sketch of the flora of the vicinity of the Pereiaslav, Poltava Governorate. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytatelei*. 1893;13(1):63-141.
13. Flora of the Ukrainian SSR. Vols. 1-12. Kyiv: Publishing House of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR (vols. 1-11); *Naukova dumka* (vol. 12); 1935–1965. Ukrainian.
14. Hlovatska OD. Flora of the Kaniv Biogeographical Reserve and its surroundings. *Trudy Kanivskoho bioheohrafichnoho zapovidnyka*. 1950;(8):29-54. Ukrainian.
15. Hlovatska OD. Flora of the Kaniv Biogeographical Reserve and its surroundings. *Trudy Kanivskoho bioheohrafichnoho zapovidnyka*. 1952;(10):45-73. Ukrainian.
16. Bradis YeM, Kuzmychov AI, Andriienko TL, Batyachov YeB. Peat-bog fund of the Ukrainian SSR, its zoning and use. Kyiv: *Naukova dumka*; 1973. 262 p. Ukrainian.
17. Bairak OM. Synopsis of the flora of the Left-Bank Dnipro Region. Vascular plants. Poltava: Verstka; 1997. 164 p. Ukrainian.
18. Kretsul OA. Rare plant species of the flora of the Biloozerskyi National Nature Park. In: Karazin Natural Science Studies. Proceedings of the International Scientific Conference; 2011 Feb 1-4; Kharkiv. Kharkiv: V.N. Karazin Kharkiv National University; 2011. p. 137-9. Ukrainian.
19. Baranovskiy BO, Maniuk VM, Ivanko IA, Karmyzova LO. Analysis of the flora of the Orilskyi National Nature Park. Dnipro: Lira; 2017. 320 p. Ukrainian.
20. Vasyliuk OV, Kuzemko AA, Spriahailo OA, Spriahailo OV, Chorna HA, Shevchyk VL, Shyriaieva DV. Records of plant species included in the Red Data Book of Ukraine in Cherkasy Oblast. In: Records of plants and fungi of the Red Data Book and the Bern Convention (Resolution 6). Vol. 1. Kyiv – Chernivtsi: Druk-Art; 2019. p. 142-54. Ukrainian.
21. Shevchyk VL. Records of plant species included in the Red Data Book of Ukraine and Resolution 6 of the Bern Convention in the communities of the Middle Dnipro Region and Western Polissia. In: Records of plants and fungi of the Red Data Book and the Bern Convention (Resolution 6). Vol. 1. Kyiv – Chernivtsi: Druk-Art; 2019. p. 441-7. Ukrainian.
22. Koniakin SM, Hubar LM. Records of plant species included in the Red Data Book of Ukraine in the oblasts of the forest-steppe zone. In: Records of species of plants, animals and fungi under protection in Ukraine. Conservation Biology in Ukraine. Issue 19. Vinnytsia: Tvory; 2020. p. 246-7. Ukrainian.
23. Shechyk VL, Solomakha IV, Bezsmertna OO, Solomakha VA, Bondarenko HM. The records of *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines in the Left-Bank Middle Dnieper (Ukraine) and the capabilities of their conservation and protection. *Chornomorski Bot J*. 2024;20(1):91-8. doi:10.32999/ksu1990-553X/2024-20-1-5
24. Shevchyk VL, Solomakha IV, Margitych MM, Solomakha VA. New records of *Aldrovanda vesiculosa* (Droseraceae) and *Utricularia minor* (Lentibulariaceae) from Biloozerskyi National Nature Park (Middle Dnipro Region). *Ukr Bot J*. 2024;81(2):162-6. doi:10.15407/ukrbotj81.02.162
25. Berne Convention. Revised Appendix I. Species requiring specific habitat conservation measures (Adopted by the Standing Committee on 2 December 2011) [Internet]. 2011. Available from: <https://rm.coe.int/1680746afc>
26. Ministry of Environmental Protection and Natural Resources of Ukraine. Order No. 111 of February 15, 2021 “On approval of the List of plant and fungi species to be included in the Red Data Book of Ukraine (plant kingdom)” [Internet]. Available from: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#Text>. Ukrainian.
27. Onyshchenko VA, Mosyakin SL, Korotchenko IA, Danylyk IM, Burlaka MD, Fedoronchuk MM, Chorney II, Kich RYa, Olshanskyi IH, Shiyan NM, Zhygalova SL, Tymchenko IA, Kolomyichuk VP, Novikov AV, Boiko GV, Shevera MV. IUCN Red List categories of vascular plant species of Ukrainian flora. Onyshchenko VA, editor. Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany; 2022. 177 p.
28. IUCN Standards and Petitions Committee. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee [Internet]. 2019. 113 p. Available from: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>
29. IUCN Red List Categories and Criteria. Version 3.1 [Internet]. Second edition. Translated from English by O. Shevchenko. Kyiv; 2017. v + 36 p. Available from: https://cmsdocs.s3.amazonaws.com/keydocuments/TranslatedVersions/2001redlistcats_crit_ukrainian.pdf. Ukrainian.
30. Didukh YaP, Fitsailo TV, Korotchenko IA, Yakushenko DM, Pashkevych NA. Habitats of the forest and forest-steppe zones of Ukraine. Didukh YaP, editor. Kyiv: MAKROS; 2011. 288 p. Ukrainian.
31. Interpretative manual of habitats of Resolution No. 4 of the Bern Convention that are endangered and require specific conservation measures. First version of the adapted unofficial translation from English (of the third draft of the official 2015 version). Kuzemko A, Sadohurska S, Vasyliuk O, compilers. Kyiv; 2017. 124 p. Ukrainian.
32. National habitat catalogue of Ukraine. Kuzemko AA, Didukh YaP, Onyshchenko VA, Sheffer Ya, editors. Kyiv: FOP Klymenko YuYa; 2018. 442 p. Ukrainian.
33. Law of Ukraine “On the Nature Reserve Fund of Ukraine” [Internet]. *Vidomosti Verkhovnoi Rady Ukrainy*. 1992;(34):502. Available from: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2456-12#Text>. Ukrainian.

V. Shevchyk¹, O. Shynder², H. Chorna³

¹ Kaniv Nature Reserve, Educational and Scientific Center “Institute of Biology and Medicine”, Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kaniv, Cherkasy Oblast, Ukraine

² M. M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

³ Uman National University, Uman, Cherkasy Oblast, Ukraine

**VASCULAR PLANT SPECIES AT THE SOUTHERN LIMIT OF THEIR RANGE
IN THE BILOOZERSKYI NATIONAL NATURE PARK
(KYIV AND CHERKASY OBLASTS):
DISTRIBUTION, HABITAT PREFERENCES, AND THREAT ASSESSMENT**

Abstract

The article analyses the group of vascular plant species in the flora of Biloozerskyi National Nature Park that occur at, or close to, the southern limit of their distribution ranges. The study was based on field surveys conducted in 2022–2025, literature sources, electronic databases, and the authors' long-term observations in the Middle Dnipro natural region. It was established that, out of the 684 native species recorded in the park, 62 species (9.1%) belong to this range-margin group. Among them, boreal species predominate, while the largest number of localities are associated with mires, wet forests, meadows, and other moist habitats of the pine-terrace landscape. It is shown that 33 species have conservation status at different levels. For the populations occurring within the park, threat assessments were conducted using criteria aligned with the IUCN approach. As a result, 13 species were assigned to the LC category, 32 to NT, 10 to VU, 2 to EN, and 5 to CR. Populations of 10 species in the park should be considered vulnerable (VU), each of which is known from only one locality and is represented by a small number of individuals (fewer than 100). Only 2 species are considered to be at high risk of extinction within the park (EN) – *Lycopodium clavatum* and *Vaccinium myrtillus*. The reasons for this are the limited number of their localities, the low number of individuals, and the complete absence of evidence of reproduction in the populations. Critically Endangered (CR) status within the park was assigned to 5 species: *Agrimonia pilosa*, *Lilium martagon*, *Lycopodium annotinum*, *Peucedanum cervaria*, and *Pyrola minor*. Species that do not have a protected status (e.g. *Carex appropinquata*, *Hieracium murorum* subsp. *sylvularum*, *Hypericum montanum*, *Peucedanum palustre*, *Silphiodaucus prutenicus*) within the Biloozersky National Park require urgent protection measures at the local level. These plant species are indicators of destructive and degradational processes at the local level. The most vulnerable are populations of species with narrow habitat affinity, low abundance, and weakened reproductive capacity. The need for local conservation measures and monitoring of such populations is substantiated.

Keywords: biodiversity, ecological-coenotic features, flora, Middle Dnipro region, boreal species, conservation.

Submitted 12.03.2026

Accepted 19.03.2026

Published 28.05.2026

Відомості про авторів**Authors Information**

Шевчик Василь Леонович – кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник Канівського природного заповідника ННЦ «Інститут біології та медицини» КНУ імені Тараса Шевченка, Канів, Черкаська область, Україна

Vasyl Shevchyk – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher at the Kaniv Nature Reserve, ESC “Institute of Biology and Medicine”, Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kaniv, Cherkasy Oblast, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0001-5981-3776>

shewol@ukr.net

Шиндер Олександр Іванович – кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України, Київ, Україна

Oleksandr Shynder – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher at M. M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0003-1146-0873>

shinderoleksandr@gmail.com

Чорна Галина Андріївна – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та здоров'я людини Уманського національного університету (до 2026 р. – УДПУ імені Павла Тичини), Умань, Черкаська область, Україна

Halyna Chorna – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor at the Department of Biology and Human Health, Uman National University (until 2026 – Pavlo Tychna Uman State Pedagogical University), Uman, Cherkasy Oblast, Ukraine

<https://orcid.org/0000-0002-9633-1618>

udpu_botanika@ukr.net



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

DOI: 10.18523/2617-4529.2026.9.129-139

УДК 582.739:502.75(477.65)

Чиж О. В.

Національний ботанічний сад імені М. М. Гришка НАН України, Київ, Україна

ASTRAGALUS DASYANTHUS PALL. НА ТЕРИТОРІЇ КІРОВОГРАДСЬКОЇ ОБЛАСТІ: ПОШИРЕННЯ І СТАН ПОПУЛЯЦІЙ

У статті наведено результати дослідження хорологічних і ценотичних особливостей та онтогенетичні спектри популяцій *Astragalus dasyanthus* Pall. у степових ценозах Кіровоградської області. Узагальнено відомості про поширення *A. dasyanthus* у межах області за даними власних польових досліджень, гербарних фондів Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України (КВНА) та Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України (КВ), даних iNaturalist та літературних джерел. На основі цих даних складено загальний список відомих місцезнаходжень та створено картосхему поширення досліджуваного виду в регіоні. За результатами дослідження сучасного поширення на території області проаналізовано 147 локалітетів виду, з яких 73 – за даними iNaturalist, 21 – за літературними джерелами, 20 – за матеріалами гербарних фондів Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України (КВНА) та Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України (КВ), 33 – у межах природно-заповідного фонду. За результатами картографічного аналізу з використанням даних карти ПЗФ Кіровоградської області, частина локалітетів, виявлених за іншими джерелами, також розташована на територіях природоохоронних об'єктів або поблизу їхніх меж. Гербарні дані підтверджено новими знахідками, що свідчить про збереження виду на більшості історичних місцезростань. Експедиційні дослідження проводили 05.07.2025 в околиці села Кандаурове Кропивницького району Кіровоградської області, у перехідній зоні між степовою та лісостеповою зонами. Порівняльний аналіз онтогенетичних спектрів двох близько розташованих популяцій показав, що онтогенетичні спектри суттєво різняться залежно від умов місцезростання, що потрібно враховувати під час інтерпретації результатів моніторингу виду. Отримані дані суттєво доповнюють наявні відомості про поширення *Astragalus dasyanthus* Pall. на території Кіровоградської області та можуть використовуватися для організації моніторингу відомих місцезнаходжень, вивчення стану популяцій і розроблення рекомендацій щодо збереження виду, зокрема обґрунтування розширення наявних і створення нових об'єктів природно-заповідного фонду.

Ключові слова: *Astragalus dasyanthus* Pall., поширення, місцезнаходження, Червона книга України, популяція, онтогенетичний спектр, степ, лісостеп, природно-заповідний фонд.

Вступ

Кіровоградська область розташована в центральній частині України в межах річки Дніпра і Південного Бугу, на півдні Придніпровської височини, у зоні контакту лісостепових і степових ландшафтів. Поверхня території – переважно хвилясті лесові рівнини, розчленовані густою мережею річкових долин, балок і ярів, що формують

різноманітні екотопи степової рослинності. Клімат регіону помірно континентальний, з поєднанням атлантичного та континентального впливів і періодичними посушливими явищами, що визначають специфіку функціонування природних степових екосистем. У ґрунтовому покриві переважають чорноземи різних типів, а геологічною основою території є породи

Українського кристалічного щита, що разом формує комплекс природних умов, сприятливих для збереження фрагментів степової рослинності, у складі яких трапляється ряд рідкісних видів флори, зокрема *Astragalus dasyanthus* Pall. [1].

Відомості про хорологію, екологічну приуроченість та стан популяції *A. dasyanthus* у межах Кіровоградської області фрагментарно наведено в низці наукових праць. Про поширення виду та необхідність його охорони згадано в роботах, присвячених збереженню рідкісних видів флори Кіровоградщини та суміжних регіонів [2]. Регіональні списки рідкісних видів лісостепової частини області, у яких зазначено *A. dasyanthus*, подано в публікації В. Сіденко [3]. У дослідженнях рослинного покриву гранітних відслонень Кіровоградщини вид згадано у складі лучно-степових та петрофітних угруповань [4]. Синтаксономічний контекст угруповань з участю *A. dasyanthus* на півдні Правобережного Лісостепу розглянуто в працях І. Коротченко зі співавторами [5]. Окремі нові локалітети рідкісних степових видів, зокрема *A. dasyanthus*, наведено для південної частини басейну р. Синюха [6].

В умовах інтенсивної трансформації степових екосистем система природно-заповідного фонду (ПЗФ) відіграє ключову роль у збереженні популяції рідкісних видів.

За «Екологічним паспортом Кіровоградської області» за 2020–2021 рр. [7,8] та літературними даними [9], *A. dasyanthus* виявлено у 33 об'єктах ПЗФ: ботанічні заказники загальнодержавного значення «Богданівська балка», «Бузове», «Цюпина балка», «Боковеньківська балка», «Шурхи»; ландшафтний заказник загальнодержавного значення «Чорноташлицький» «Войнівський»; ландшафтні заказники місцевого значення «Золота балка», «Долинівсько-Покровський», «Велика і Мала скелі», «Суховершок»; загальнозоологічні заказники «Братолюбівська балка», «Гнила балка»; заповідні урочища «Антоновичські горби», «Розлитий камінь», «Ясинуватка», «Шавлієва балка»; ботанічні заказники місцевого значення «Блакитний льон», «Цілина», «Василівська балка», «Верхів'я Кіровської балки», «Верхів'я Ситаєвої балки», «Клавина балка», «Антоновичська балка», «Білопіль», «Волова балка», «Квітуча балка», «Балка Троянівська», «Братерські вали», «Роза», «Балка Очеретяна»; ботанічні пам'ятки природи «Кудинове», «Польовий садок».

Найвні літературні джерела та регіональні публікації свідчать, що відомості про географічне поширення *A. dasyanthus* у межах

Кіровоградської області є фрагментарними. У зв'язку з цим створення карти поширення виду в межах Кіровоградської області та характеристика стану його ценопопуляцій у локалітетах, приурочених до межі степової та лісостепової зон, є необхідними для уточнення регіональних хорологічних особливостей виду та питань його охорони.

Матеріали і методи

З метою вивчення географічного поширення астрагалу шерстистоквіткового (*A. dasyanthus*), який внесено до Червоної книги України [10] як вразливий, у межах Кіровоградської області було здійснено експедиційний виїзд та комплексний аналіз даних. Використовували власні польові дослідження, проведені у 2025 р., літературні джерела, відомі картосхеми поширення виду, а також гербарні зразки з колекцій Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України (KW) та Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України (KWHN). Опрацьовано бази даних Глобальної інформаційної системи з біорізноманіття [11], iNaturalist [12] та проведено аналіз наукових публікацій. На основі зібраних матеріалів складено загальний перелік локалітетів та карту поширення виду в межах області. Назви таксонів наведено відповідно до електронної бази даних Plants of the World Online (POWO, 2024 – onward) [13]. Опис фітоценозів виконано за методикою Браун–Бланке [14]. Усі польові дослідження здійснено з дотриманням норм біоетики щодо збору рідкісних та охоронюваних видів рослин. Картографування поширення виду виконано точковим методом – нанесення географічних координат встановлених локалітетів із використанням програмного забезпечення Google Earth Pro.

Результати та обговорення

У результаті опрацювання гербарних матеріалів, літературних джерел, відомостей щодо територій природно-заповідного фонду Кіровоградської області та спостережень iNaturalist сформовано узагальнений список локалітетів *A. dasyanthus*.

Для кожного місцезнаходження уточнено адміністративну приуроченість, географічні координати та джерело походження даних, що дало змогу здійснити аналіз сучасного поширення виду в регіоні. Відомі місцезнаходження виду та їхні координати наведено нижче, а їх просторове розміщення відображено на картосхемі (рис. 1).

ГОЛОВАНІВСЬКИЙ Р-Н:

Благовіщенський р-н: пд. окол. с. Великі Трояни, правий степовий крутосхил до р. Синиця – 48.383, 30.213 (Шиндер О. І., Неграш Ю. М., 2025 р.); м. Благовіщенське: пд.-сх. окол., степовий схил пд. експ. до р. Новосілки – 48.3111, 30.2417 (Шиндер О. І., Неграш Ю. М., 2025 р.) [15]; окол. с. Кам'яний Брід – 48.246384, 30.173614 (Куземко А. А., 2019 р.) [16].

Вільшанський р-н: с. Синюха – сх. окол., заказник «Чорноташлицький» – 48.1957, 30.8537 (Шиндер О. І., Лавріненко К. В., Ширяєва Д. В., 2023 р.) [17].

Гайворонський р-н: смт Завалля, сх. окол., штучний дубовий гай – 48.2191, 30.0511 (Шиндер О. І., Неграш Ю. М., 2025 р.) [15].

Голованівський р-н: пд.-сх. окол. м. Благовіщенськ, степовий правобічний схил у долині р. Новосілки, нечисленна популяція (Шиндер О. І., 09.04.2017, КВНА); сх. окол. с. Кам'яний Брід, балка у верхів'ї долини притоки р. Синиці (Шиндер О. І., 09.08.2010, КВНА); пд.-сх. окол. м. Благовіщенськ, степовий схил пд. експ. до р. Новосілки, близько 150 особин, на ділянці 30×15 (Шиндер О. І., 18.05.2018, КВНА); с. Табанове, степовий схил (з лівого боку) долини р. Цюрупа, за 300 м від її гирла (Шиндер О. І., 15.07.2017, КВНА); сх. окол. с. Завалля, штучний дубовий гай (Шиндер О. І., 25.05.2018, КВНА); Lat/Lon: 48.4919662222, 30.5166568611 (lavrinenkokaterina, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1709453069, 30.4860998225 (oleksandr_shynder, 2018 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3830454603, 30.2125782704 (oleksandr_shynder, 2018 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3110734167, 30.24177 (oleksandr_shynder, 2018 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.4476241727, 30.5560344221 (oleksandr_shynder, 2017 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3438746104, 30.23087 (oleksandr_shynder, 2017 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.31134978, 30.2407554878 (oleksandr_shynder, 2017 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3831824319, 30.2128280873 (oleksandr_shynder, 2017 р., iNaturalist); 48.162761, 30.114663 (oleksandr_shynder, 2010 р., iNaturalist); сх. окол. с. Люшнювате, корінний схил до П. Бугу – 48.1705, 30.4841 (Шиндер О. І., Неграш Ю. М., 2025 р.) [15]; пд. окол., схил до р. Цюрупа – 48.4480, 30.5563 (Шиндер О. І., Лавріненко К. В., Ширяєва Д. В., 2023 р.) [17].

КРОПИВНИЦЬКИЙ Р-Н:

Бобринецький р-н: Lat/Lon: 48.0972573022, 32.4401679235 (churilovam, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.0766113411, 32.2001710833 (oleksandr_shynder, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1058305556, 32.1636777778 (oleksandr_shynder, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.0371894132, 32.1163075037 (oleksandr_shynder, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.0675972222, 32.3591666667 (dariia_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.0444333333, 32.3424611111 (dariia_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.0444333333, 32.3424611111 (dariia_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1059083333, 32.1636305556 (dariia_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.0774055556, 32.1991666667 (dariia_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.0373111111, 32.1153722222 (dariia_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.0380936834, 32.1976441733 (olexiikovalenko, 2009 р., iNaturalist).

Долинський р-н: балка біля с. Нікіфоровка, лучний степ (Андрієнко Т. А., 24.06.1999, KW); Lat/Lon: 48.2102783333, 32.8463533333 (vkolomiychuk, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.2059583333, 32.8464083333 (vkolomiychuk, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.206225, 32.8514283333 (vkolomiychuk, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.2060666667, 32.851375 (vkolomiychuk, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1449308235, 33.0920433998 (Світлана Сигаї naturalist61818, 2021 р., iNaturalist).

Знам'янський р-н: Lat/Lon: 48.8358878889, 32.7639655833 (kasya_harb, 2024 р., iNaturalist).

Кіровоградський р-н: с. Дружба, кам'яні схили (Курсон В. В., 08.08.1975, KW); с. Овсяниківка, степові схили (Острівна Ю. І., 2004 р., KW); с. Веселі Боковеньки, степові схили (1913 р., KW); с. Софіївка, виходи гранітів та лесу, формація *Festucieta valesiaca* (Мельник В. І., 29.04.1999, КВНА); с. Шевченково, степові схили (Острівна Ю. І., 2004 р., KW); Lat/Lon: 48.6259561997, 32.2458640997 (drabinanata, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.410992, 32.3103679 (drabinanata, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.626667791, 32.2462334287 (drabinanata, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.4114912, 32.3119808 (drabinanata, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.4113535997, 32.3119001997 (drabinanata, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.6343552, 32.2685024 (drabinanata, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.4184383333, 32.187305 (polinagetman, 2022 р., iNaturalist); окол. с. Лаврівка – 48.189169, 32.546961 (Винокуров Д. С., 2012 р.); окол. с. Лаврівка – 48.188914, 32.550892 (Винокуров Д. С., 2012 р.); окол. с. Лаврівка – 48.189669, 32.555914 (Винокуров Д. С., 2012 р.); окол. с. Губівка – 48.282725, 32.455225 (Винокуров Д. С., 2012 р.); окол. с. Губівка – 48.287689, 32.452578 (Винокуров Д. С., 2012 р.); с. Губівка – 48.314407, 32.437335 (Винокуров Д. С., Ширяєва Д. В., Мойсієнко І. І., 2012 р.); окол. с. Інженерівка – 48.197536, 32.490594 (Винокуров Д. С., 2012 р.); окол. с. Інженерівка – 48.193328, 32.448903 (Винокуров Д. С., 2012 р.);

окол. с. Інженерівка – 48.180544, 32.434322 (Винокуров Д. С., 2012 р.); між селами Наглядівка і Лозуватка – 48.172769, 32.382206 (Винокуров Д. С., 2012 р.) [18], урочище Злодійська балка (Мережко, Аркушина, 2018) [19].

Компаніївський р-н: Lat/Lon: 48.1609893338, 32.1122175099 між селами Софіївка та Долинівка (drabinanata, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.2982594735, 32.3635604605 (yuri_vovkotrub, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1724192, 32.3774272 (drabinanata, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.169280022, 32.3765851773 (oleksandr_shynder, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1960555556, 32.4927861111 (daria_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1694111111, 32.3754583333 (daria_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1729083333, 32.35565 (daria_borovyk, 2021 р., iNaturalist).

Новгородківський р-н: Lat/Lon: 48.3884019997, 32.4315364997 (drabinanata, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3888541, 32.4334650997 (drabinanata, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.2971059848, 32.5156447154 (oleksandr_shynder, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3289423657, 32.5429369265 (oleksandr_shynder, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.2766805556, 32.4751472222 (daria_borovyk, 2021 р., iNaturalist).

Олександрівський р-н: Lat/Lon: 48.7389557172, 33.0046124994 Протопопівка (demak, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.7399452962, 33.0062823098 Протопопівка (demak, 2025 р., iNaturalist).

Устинівський р-н: Lat/Lon: 48.0337156292, 32.551784949 (churilovam, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1887113843, 32.7056430215 (churilovam, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.2947608403, 32.6009136162 (churilovam, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1688303484, 32.9642979448 (churilovam, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1682716881, 32.8466724037 (churilovam, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.1810054493, 32.9327586251 (churilovam, 2023 р., iNaturalist).

НОВОУКРАЇНСЬКИЙ Р-Н:

Новоукраїнський р-н: м. Новомиргород, західний та східний схили Матвієвого яру (Афанасьєв Д. Я., 15.08.1966, KW); окол. с. Кам'янка, західний та східний схили Кам'яного яру (Афанасьєв Д. Я., 17.08.1966, KW); між селами Войнівка і Новоолександрівка, Войнівський заказник, плакорна ділянка (К. В. Лавріненко, 27.05.2021, KW); Lat/Lon: 48.4605777778, 32.1097194444 (oleksandr_shynder, 26.07.2021, iNaturalist); західна околиця с. Ганнівка, ставок «Золоте озеро», за дамбою, лівий схил – 48.150115, 33.083471 (Тротнер В. В., 2019 р.) [20].

Новомиргородський р-н: Lat/Lon: 48.8075369351, 31.6254420206 Листопадове (maksym_gavrilyuk, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.8080549519, 31.6266188398, Листопадове (maksym_gavrilyuk, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.8073883056, 31.6257858056, Листопадове (lavrinenkokaterina, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.8078231667, 31.6263599167, Листопадове (lavrinenkokaterina, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.8078460556, 31.6263961667, Листопадове (lavrinenkokaterina, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.8078460556, 31.6264476667 (lavrinenkokaterina, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.8078765833, 31.6266593889 (lavrinenkokaterina, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.8078918333, 31.6267146944 (lavrinenkokaterina, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.807518, 31.6261634722 (lavrinenkokaterina, 2025 р., iNaturalist).

Добровеличківський р-н: Lat/Lon: 48.2435722222, 31.2341527778 (daria_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3045611111, 31.3823555556 (daria_borovyk, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.2436416667, 31.2345583333 (denysvynokurov, 2021 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3049694444, 31.3823694444 (denysvynokurov, 2021 р., iNaturalist).

Маловисківський р-н: Lat/Lon: 48.7294807222, 31.627882 (lavrinenkokaterina, 2023 р., iNaturalist).

ОЛЕКСАНДРІЙСЬКИЙ Р-Н:

Онуфріївський р-н: с. Куцеволівка, система балок (Острівна Ю. І., 2004 р., KW); с. Деривка, степова балка (Острівна Ю. І., 2004 р., KW); с. Куцеволівка, степова балка (Острівна Ю. І., 2004 р., KW); с. Дача, степові схили (Острівна Ю. І., 2004 р., KW); (Кондратюк Є. М., 26.06.1950, KW).

Світловодський р-н: Lat/Lon: 48.8169117293, 33.191447742 (duke_forestman, 2025 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.972566141, 32.9199537147 (vasyliuk1, 2019 р., iNaturalist).

Олександрійський р-н: окол. с. Звенигородка, схили до р. Інгулець (Мороз І. І., 20.08.1978, KWHA); Lat/Lon: 48.393456, 33.2977819722 (dr_zamoroka, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.3945767, 33.3225759997 (dr_zamoroka, 2024 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.4983542645, 33.2446879471 (oleksandr_shynder, 2023 р., iNaturalist); Lat/Lon: 48.4984260283, 33.2485427091 (oleksandr_shynder, 2023 р., iNaturalist); на схід від с. Головківка – 48.561310, 33.134195 (Красова О. О., Шоль Г. Н., Баранець М. О., 2020 р.); с. Піщаний Брід – 48.586645, 33.182400 (Красова О. О., Шоль Г. Н., Баранець М. О., Коршиков І. І., 2020 р.) [21].

На основі всіх джерел створено карту поширення виду в межах області. Координати локалітетів звірено з картою природно-заповідного фонду Кіровоградської області в розрізі територіальних громад [22] для встановлення розташування місцезнаходжень відносно об'єктів.

Похибка геоприв'язки окремих джерел може становити 100–500 м. Результати свідчать, що *A. dasyanthus* у регіоні трапляється переважно на схилах південної експозиції, у складі справжніх степів, і потребує подальшого моніторингу стану популяцій (рис. 1).

Щоб оцінити стан популяції *A. dasyanthus*, 05.07.2025 було здійснено експедиційний виїзд до Кропивницького району Кіровоградської області (околиці с. Кандаурове), правобережжя р. Кандаурівські Води. За ботаніко-географічним районуванням ця місцевість належить до перехідної зони між степовою та лісостеповою зонами. Виконано геоботанічні описи та визначено вікові спектри популяцій у двох близько розташованих локалітетах – рівнинній та силових поверхнях. Польові дослідження проводили на початку липня, коли ювенільні особини в обох локалітетах вже перейшли до іматурного та віргінільного онтогенетичних станів, що є закономірним явищем для цього періоду вегетації у степових і лісостепових умовах.

Локалітет № 1. Розташований на схилі південної експозиції над заплавою р. Кандаурівські Води (48.625956, 32.245864). Площа опису: 10 × 10 м (100 м²). Загальне проєктивне покриття травостою становить 80–85 %, середня висота 50–60 см. Популяція *A. dasyanthus* налічує 141 особину. Середня щільність популяції становить 1,41 особини на 1 м². Місцезростання *A. dasyanthus* у лучно-степовому угрупованні показано на рис. 2, окремі особини у складі ценозу – на рис. 3.

Проективне покриття *A. dasyanthus* у травостої становить ~5 %. Домінують *Medicago falcata* L. та *Salvia nemorosa* L. До складу трав'яного покриву також входять: *Astragalus onobrychis* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Jurinea cyanoides* (L.) Rchb., *Bromus inermis* Leyss., *Bromus squarrosus* L., *Poa angustifolia* L., *Euphorbia agraria* M.Bieb., *Euphorbia saratoi* Ardoino, *Elymus repens* (L.) Gould, *Eryngium campestre* L., *Achillea nobilis* L., *Coronilla varia* L., *Trifolium arvense* L., *Galium verum* L., *Veronica steppacea* Kotov, *Verbascum lychnitis* L., *Convolvulus arvensis* L. Поодинокі: *Artemisia marschalliana* Spreng., *Delphinium consolida* L., *Gypsophila paniculata* L., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Poa trivialis* L., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Agrimonia eupatoria* L.

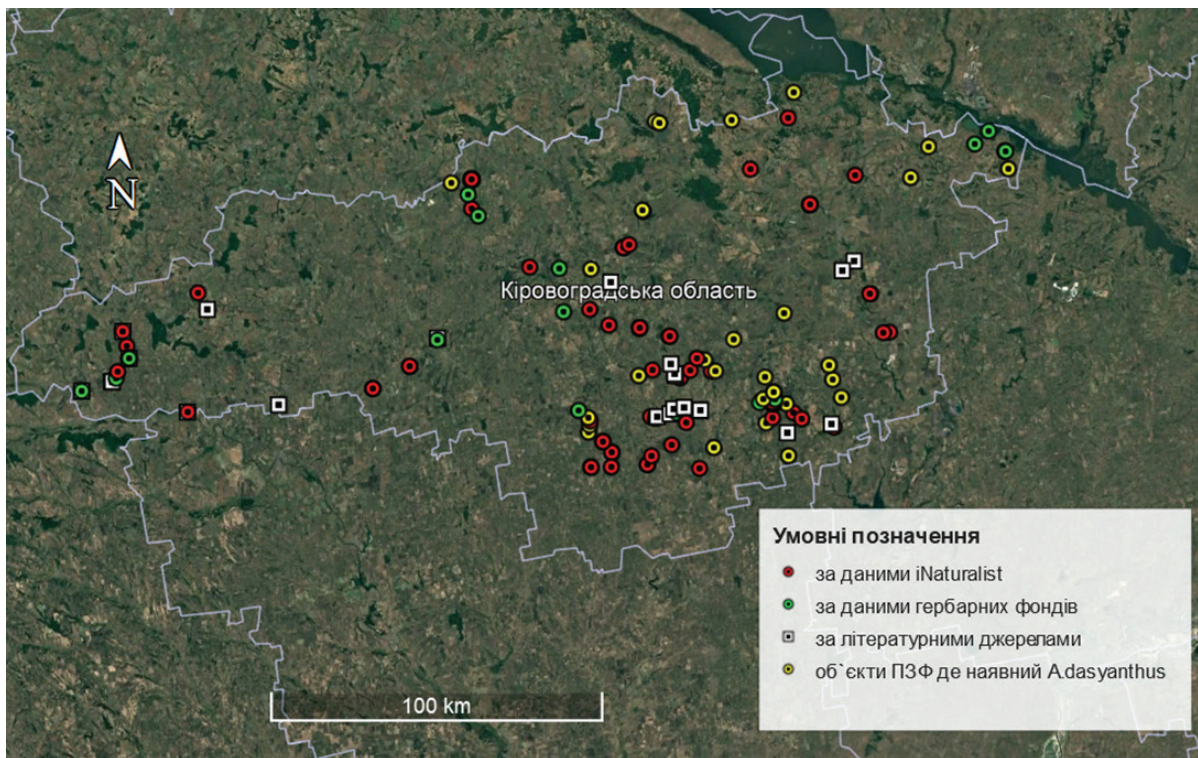


Рис. 1. Картохема поширення *A. dasyanthus* у межах Кіровоградської області

Популяція *A. dasyanthus* на схилівій ділянці є неповночленна: ювенільних особин немає, іма-турні становлять лише 0,7 %, віргінільні – 6,3 %, генеративні – 82,9 % (рис. 4).

Онтогенетичний спектр правосторонній, з переважанням генеративних особин. З огляду на те, що облік проведено на початку липня, коли сходи поточного року зазвичай вже переходять до іма-турного стану, дуже низька кількість ювенільних та іма-турних особин не може бути

пояснена лише фенологічним фактором і свідчить про слабе відновлення популяції, зумовлене умовами схилового місцезростання – посиленою інсоляцією, меншою вологоємністю ґрунту та його частковою ерозією. Різке переважання генеративних особин за майже повної відсутності молодих вікових груп вказує на порушення самовідтворення популяції.

Локалітет № 2. Рівнинна ділянка (48.625699, 32.245482). Площа опису: 10 × 20 м (200 м²).



Рис. 2. Місцезростання *A. dasyanthus*, околиця с. Кандаурове



Рис. 3. Особини *A. dasyanthus* Pall. у складі ценозу

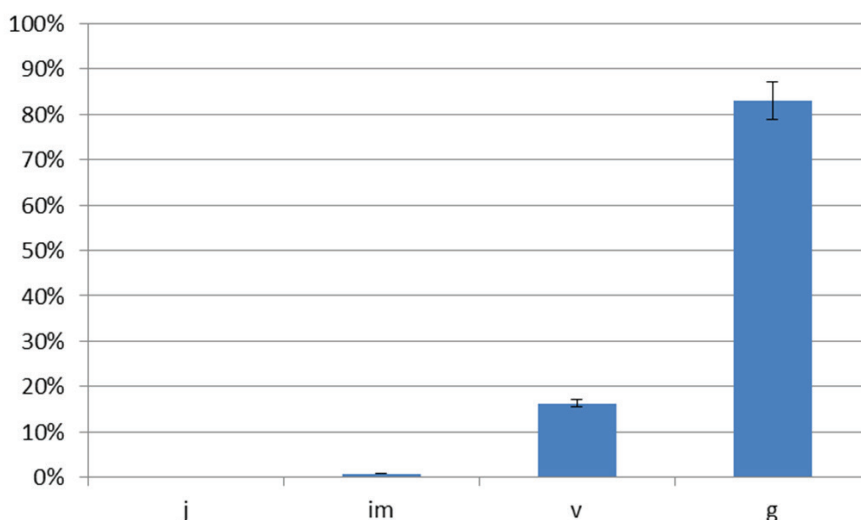


Рис. 4. Спектри онтогенетичних станів *Astragalus dasyanthus* Pall. на схилівій ділянці в околиці с. Кандаурове, Новоукраїнський р-н, Кіровоградська обл.: j – ювенільні; v – віргінільні; i – іма-турні; g – генеративні

Проективне покриття травостою – 75–80 %. Проективне покриття *Astragalus dasyanthus* – 1–2 %. Ценопопуляція *Astragalus dasyanthus* налічує 96 особин; середня щільність становить 0,48 особини на 1 м². Угруповання на плакорній ділянці (рис. 5–6).

Домінанти: *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Medicago falcata* L. Співдомінанти: *Salvia nemorosa* L., *Jurinea cyanooides* (L.) Rechb., *Galium verum* L., *Jacobaea* Mill. До складу трав'яного покриву входять також: *Helichrysum arenarium* L., *Achillea millefolium* L., *Trifolium arvense* L., *Veronica steppacea* Kotov, *Anchusa officinalis* L., *Stachys recta* L., *Verbascum chaixii* Vill., *Convolvulus arvensis* L. Поодинокі: *Stachys recta* L., *Verbascum chaixii* Vill., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Plantago urvillei* Opiz., *Nonea pulla* L., *Agri-monia eupatoria* L., *Cichorium intybus* L.,

Elymus repens L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Gypsophila paniculata* L.

Онтогенетичний спектр популяції *A. dasyanthus* на рівнинній ділянці є неповним, правостороннім: ювенільних особин немає, іматурні становлять 16,6 %, віргінільні – 39,5 %, генеративні – 43,75 % (рис. 7).

Максимум припадає на генеративні особини, що свідчить про зрілий стан популяції, значна частка іматурних та віргінільних особин забезпечує стабільне самовідновлення популяції, що є свідченням сприятливих екологічних умов рівнинного місцезростання: достатньої вологозабезпеченості, помірної інсоляції та відсутності ерозійних процесів. За сукупністю показників популяція *A. dasyanthus* на рівнинній ділянці перебуває у стабільному стані зі стабільним поновленням.



Рис. 5. Місцезростання *A. dasyanthus* у лучно-степовому угрупованні

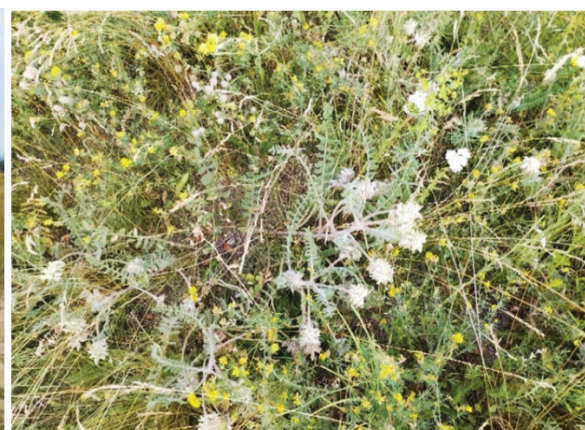


Рис. 6. Особини *A. dasyanthus* у складі ценозу

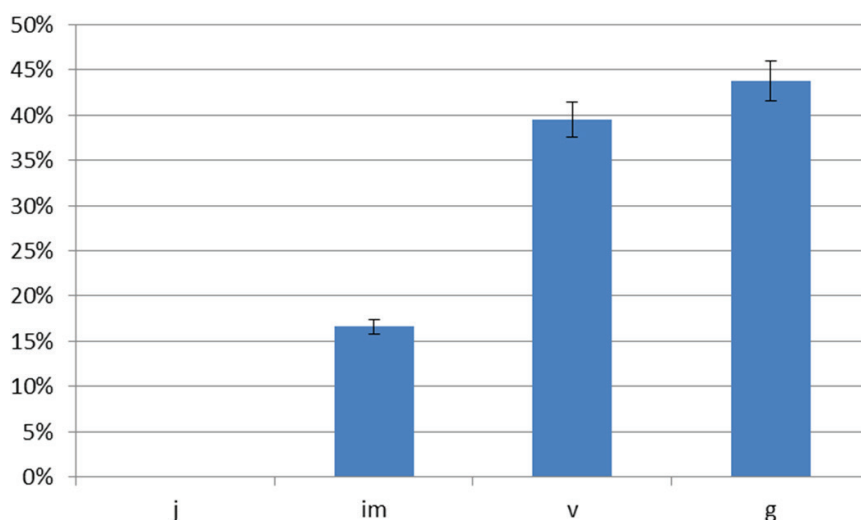


Рис. 7. Спектри онтогенетичних станів *Astragalus dasyanthus* Pall. на рівнинній ділянці в околиці с. Кандаурове, Новоукраїнський р-н, Кіровоградська обл.: j – ювенільні; v – віргінільні; i – іматурні; g – генеративні

Отже, порівнюючи два близько розташовані локалітети, помічено, що на рівнинній ділянці *A. dasyanthus* успішно поновлюється і популяція є різновіковою та стабільною, тоді як на схиловій – ювенільних та іматурних особин майже немає, а популяція представлена переважно генеративними рослинами, що свідчить про несприятливі умови для проростання насіння та виживання сходів. Це підтверджує, що навіть незначні відмінності в експозиції та крутизні схилу здатні суттєво впливати на інтенсивність відновлювальних процесів і визначати онтогенетичну структуру популяції виду.

Висновки

За результатами аналізу даних iNaturalist – 73 локалітети, за літературними даними – 21, гербарних фондів Національного ботанічного саду імені М. М. Гришка НАН України (КВНА) – 7 та Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України (KW) – 13, а також матеріалів природно-заповідного фонду – 33. Загалом на території Кіровоградської області виявлено та узагальнено відомості про 147 локалітетів *A. dasyanthus*. Гербарні збори КВНА та KW підтверджено новими знахідками за даними iNaturalist, що свідчить про збереження виду

на більшості історичних місцезростань у регіоні. За результатами картографічного аналізу із залученням даних карти ПЗФ Кіровоградської області встановлено, що частина локалітетів розташована на територіях природоохоронних об'єктів або поруч із їхніми межами, що обґрунтовує доцільність розширення наявних і створення нових об'єктів ПЗФ у місцях виявлених місцезнаходжень виду. Під час експедиційних досліджень, проведених 05.07.2025 на правобережжі р. Кандаурівські Води (Кропивницький р-н), виявлено суттєві відмінності онтогенетичних спектрів двох близько розташованих популяцій виду: популяція на рівнинній ділянці характеризується стабільним поновленням і перебуває в задовільному стані, тоді як на схиловій ділянці спостерігається різко правосторонній онтогенетичний спектр із майже повною відсутністю молодих особин, що відображає природні едафічні умови схилового місцезростання. Отримані результати можуть слугувати науковим підґрунтям для організації моніторингу відомих місцезнаходжень *A. dasyanthus*, розроблення рекомендацій щодо збереження виду та обґрунтування розширення мережі природно-заповідного фонду Кіровоградської області.

Список літератури

1. Департамент екології та природних ресурсів Кіровоградської обласної державної адміністрації. Регіональна доповідь про стан навколишнього природного середовища Кіровоградської області у 2021 році [Інтернет]. Кропивницький; 2022 [цитовано 9 лют. 2026]. Доступно на: <https://mepr.gov.ua/wp-content/uploads/2022/10/Regionalna-dopovid-Kirovogradska-ODA-2021.pdf>
2. Щербаква ОФ, Бармак ІМ. Особливості біоморфології та популяційної демографії астрагалу шерстистоквіткового у зв'язку з його охороною на Миколаївщині та Кіровоградщині [Інтернет]. Заповідна справа в Україні. 2008;14(1):31-7. Доступно на: <https://aetos.kiev.ua/zsu/zsu14-1/zsu14-1-9.pdf>
3. Сіденко (Мирза-Сіденко) ВМ. Рідкісні види лісостепової частини Кіровоградщини. Український ботанічний журнал. 2000;57(6):697-701.
4. Андрієнко ТЛ, Прядко ОІ, Сіденко ВМ. Рослинний світ гранітних відслонень Кіровоградщини. Український ботанічний журнал. 1995;52(6):866-73.
5. Коротченко ІА, Мала ЮІ, Фіцайло ТВ. Синтаксономія степової рослинності крайнього півдня Правобережного Лісостепу України [Інтернет]. Наукові записки НаУКМА. 2009;93:54-69. Доступно на: https://geobot.org.ua/files/publication/758/10_krotchenko_ia.pdf
6. Жуленко КВ. Знахідки раритетних видів рослин у південній частині басейну р. Синюха. Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки. 2021;1:37-45. doi:10.31651/2076-5835-2018-1-2021-1-37-45
7. Екологічний паспорт Кіровоградської області за 2020 рік [Інтернет]. Кропивницький: Департамент екології та природних ресурсів Кіровоградської ОДА; 2020 [цитовано 6 верес. 2025]. Доступно на: <http://ekolog.kr-admin.gov.ua/ekologichni-pasporti>
8. Екологічний паспорт Кіровоградської області – 2021 [Інтернет]. Київ: Міністерство захисту довкілля та природних ресурсів України; 2022 [цитовано 6 верес. 2025]. 143 с. Доступно на: https://mepr.gov.ua/wp-content/uploads/2022/11/Kirovogradska-obl_-2021.pdf
9. Мирза-Сіденко ВМ, Коваленко С. Ключові структурні елементи Синьоського міжрегіонального екокоридору національної екомережі України [Інтернет]. У: Калініченко НА [та ін.], редкол. Стратегія інноваційного розвитку природничих дисциплін: досвід, проблеми та перспективи: матеріали Всеукраїнської науково-практичної інтернет-конференції (м. Кропивницький, 22 березня 2018 р.). Кропивницький; 2018. с. 182-91. Доступно на: <https://dspace.cusu.edu.ua/items/136d47b3-55d6-4b03-8f7b-c7f8028c1f60>
10. Дідух ЯП, редактор. Червона книга України. Рослинний світ. Київ: Глобалконсалтинг; 2009. 900 с.
11. GBIF [Інтернет]. Доступно на: <https://www.gbif.org/>
12. iNaturalist [Інтернет]. Доступно на: https://www.inaturalist.org/observations?place_id=12385&subview=map&taxon_id=557368
13. Plants of the World Online [Internet] [accessed 2026 Dec 14]. Available from: <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
14. Braun-Blanquet J. Panzensoziologie. Vienna – New York: Springer; 1964. 865 p.
15. Шиндер ОІ, Неграш ЮМ. Знахідки рідкісних ксерофітних видів флори на території Правобережного Лісостепу України [Інтернет]. У: Сучасні дослідження раритетного біорізноманіття в Україні. Conservation Biology in Ukraine, 44. Київ – Чернівці: Друк Арт; 2025 [цитовано 28 січ. 2026]. с. 502–505. Доступно на: <https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2025/10/modern-studies-2025.pdf>

16. Куземко АА. Знахідки рослин, занесених до Червоної книги України та Резолюції 6 Бернської конвенції, в угрупованнях лучної та степової рослинності рівнинної частини України (за матеріалами Ukrainian Grassland Database) [Інтернет]. У: Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6). Т. 1. Conservation Biology in Ukraine, 11. Київ – Чернівці: Друк Арт, 2019 [цитовано 28 січ. 2026]. с. 261–9. Доступно на: <https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2019/05/roslyny-chku-tom1s.pdf>
17. Шиндер ОІ, Лаврінченко КВ, Ширяєва ДВ. Знахідки раритетних рослин у південній частині басейну р. Синюха [Інтернет]. У: Поширення раритетних видів біоти України. Conservation Biology in Ukraine, 27, т. 2. Чернівці: Друк Арт; 2023 [цитовано 28 січ. 2026]. с. 295–8. Доступно на: https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2023/01/Biota-Ukraine-2_2023_compressed.pdf
18. Винокуров ДС, Ширяєва ДВ, Мойсієнко ІІ. Знахідки рідкісних рослин у Правобережному степу України [Інтернет]. У: Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6). Т. 1. Conservation Biology in Ukraine, 11. Київ – Чернівці: Друк Арт; 2019 [цитовано 28 січ. 2026]. с. 163–93. Доступно на: <https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2019/05/roslyny-chku-tom1s.pdf>
19. Мережко ТА, Аркушина ГФ. Проблеми збереження рідкісних рослин Кіровоградщини на прикладі м. Кропивницький [Інтернет]. У: Калініченко НА [та ін.], редкол. Стратегії інноваційного розвитку природничих дисциплін: досвід, проблеми та перспективи: матеріали Всеукраїнської науково-практичної інтернет-конференції (м. Кропивницький, 22 березня 2018 р.). Кропивницький; 2018. с. 99-100.
20. Тротнер ВВ. Знахідки червонокнижних видів рослин та грибів в степових областях України в 2019–2020 рр. [Інтернет]. У: Знахідки видів рослин, тварин та грибів, що знаходяться під охороною, в Україні. Conservation Biology in Ukraine, 19. Київ; 2020 [цитовано 28 січ. 2026]. с. 544–74. Доступно на: https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2021/01/New_FC-Ed_REDbook_2020_BOOK_print-1.pdf
21. Красова ОО, Шоль ГН, Баранець МО. Нові знахідки видів Червоної книги України та Бернської Конвенції (Резолюція 6) у Правобережному степу [Інтернет]. У: Знахідки видів рослин, тварин та грибів, що знаходяться під охороною, в Україні. Conservation Biology in Ukraine, 19. Київ; 2020 [цитовано 28 січ. 2026]. с. 641–5. Доступно на: https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2021/01/New_FC-Ed_REDbook_2020_BOOK_print-1.pdf
22. Природно-заповідний фонд Кіровоградської області в розрізі територіальних громад [Інтернет] [цитовано 28 січ. 2026]. Доступно на: <https://pzf.land.kiev.ua/pzf-obl-11.php>

References

1. Department ekolohii ta pryrodnykh resursiv Kirovohradskoi oblasnoi derzhavnoi administratsii. Rehionalna dopovid pro stan navkolyshnoho pryrodnoho seredovyshcha Kirovohradskoi oblasti u 2021 rotsi [Internet]. Kropyvnytskyi; 2022 [cited 2026 Feb 09]. Available from: <https://mep.gov.ua/wp-content/uploads/2022/10/Regionalna-dopovid-Kirovohradskoda-2021.pdf>. Ukrainian.
2. Shcherbakova OF, Barmak IM. Osoblyvosti biomorfologii ta populatsiinoi demografii astrahalu sherstystokvitkevoho u zviazku z yoho okhoronoiu na Mykolaivshchyni ta Kirovohradshchyni [Internet]. Zapov sprava v Ukraini. 2008;14(1):31-7. Available from: <https://aetos.kiev.ua/zsu/zsu14-1/zsu14-1-9.pdf>. Ukrainian.
3. Sidenko (Myrza-Sidenko) VM. Ridkisni vydy lisostepovoi chastyny Kirovohradshchyny. Ukr Bot Zhurn. 2000;57(6):697-701. Ukrainian.
4. Andriienko TL, Priadko OI, Sidenko VM. Roslynnny svit hranitnykh vidslonen Kirovohradshchyny. Ukr Bot Zhurn. 1995; 52(6):866-73. Ukrainian.
5. Korotchenko IA, Mala Yul, Fitsailo TV. Syntaxonomy of Steppe Vegetation of the Extreme South of Forest-Steppe Zone of Right Bank Dnieper Region of the Ukraine [Internet]. NaUKMA Research Paper. 2009;93:54-69. Available from: https://geobot.org.ua/files/publication/758/10_krotchenko_ia.pdf. Ukrainian.
6. Zhulenko KV. Findings of rare species of plants in the southern part of the Synyukha River basin. Visnyk Cherkas Un-tu. Ser Biol Nauky. 2021;(1):37-45. doi:10.31651/2076-5835-2018-1-2021-1-37-45. Ukrainian.
7. Department ekolohii ta pryrodnykh resursiv Kirovohradskoi ODA. Ekolohichni pasport Kirovohradskoi oblasti za 2020 rik [Internet]. Kropyvnytskyi; 2020 [cited 2026]. Available from: <http://ekolog.kr-admin.gov.ua/ekologichni-pasporti>. Ukrainian.
8. Ministerstvo zakhystu dovkillia ta pryrodnykh resursiv Ukrainy. Ekolohichni pasport Kirovohradskoi oblasti – 2021 [Internet]. Kyiv; 2022 [cited 2025 Sep 06]. 143 p. Available from: https://mep.gov.ua/wp-content/uploads/2022/11/Kirovohradskabol_-2021.pdf. Ukrainian.
9. Myrza-Sidenko VM, Kovalenko S. Kliuchovi strukturni elementy Syniukoho mizhrehionalnoho ekokorydoru natsionalnoi ekomerezhi Ukrainy [Internet]. In: Kalinichenko NA et al., editors. Stratehii innovatsiinoho rozvytku pryrodnykh dystsyplin: dosvid, problemy ta perspektyvy: materialy vseukr nauk-prakt internet-konf; 2018 Sept 22; Kropyvnytskyi. Kropyvnytskyi; 2018 [cited 2026 Jan 28]. p. 182-91. Available from: <https://dspace.cusu.edu.ua/items/136d47b3-55d6-4b03-8f7b-c7f8028c1f60>. Ukrainian.
10. Didukh YaP, editor. Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom. Kyiv: Globalconsulting; 2009. 900 p. Ukrainian.
11. GBIF: Global Biodiversity Information Facility [Internet] [cited 2026]. Available from: <https://www.disco.eu/gbif/>
12. iNaturalist [Internet] [cited 2026]. Available from: https://www.inaturalist.org/observations?place_id=12385&subview=map&taxon_id=557368
13. Plants of the World Online [Internet] [cited 2025 Dec 14]. Available from: <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
14. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Vienna – New York: Springer; 1964. 865 p.
15. Shynder OI, Nehrash YuM. Znakhidky ridkisnykh kserofitnykh vydiv flory na terytorii Pravoberezhnoho Lisostepu Ukrainy [Internet]. In: Suchasni doslidzhennia raryarnoho bioriznomanittia v Ukraini. Conservation Biology in Ukraine, 44; 2025 [cited 2026 Jan 28]. p. 502–505. Available from: <https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2025/10/modern-studies-2025.pdf>. Ukrainian.
16. Kuzemko AA. Znakhidky roslyn, занесених до Червоної книги України та Резолюції 6 Бернської конвенції, в угрупованнях лучної та степової рослинності рівнинної частини України [Інтернет]. In: Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6). Vol. 1. Conservation Biology in Ukraine, 11. Kyiv – Chernivtsi: Друк Арт; 2019 [cited 2026 Jan 28]. p. 261-9. Available from: <https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2019/05/roslyny-chku-tom1s.pdf>. Ukrainian.
17. Shynder OI, Lavrinenko KV, Shyriaieva DV. Znakhidky rarytetnykh roslyn u pivdennii chastyni baseinu r. Syniukha [Internet]. In: Poshyrennia rarytetnykh vydiv bioty Ukrainy. Vol. 2. Conservation Biology in Ukraine, 27. Chernivtsi: Друк Арт; 2023 [cited 2026 Jan 28]. p. 295-8. Available from: https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2023/01/Biota-Ukraine-2_2023_compressed.pdf. Ukrainian.
18. Vynokurov DS, Shyriaieva DV, Moisiienko II. Znakhidky ridkisnykh roslyn u Pravoberezhnomu stepu Ukrainy [Internet].

- In: *Znakhidky roslyn i hrybiv Chervonoï knyhy ta Bernskoi konventsii (Rezoliutsiia 6)*. Vol. 1. Conservation Biology in Ukraine, 11. Kyiv – Chernivtsi: Druk Art; 2019 [cited 2026 Jan 28]. p. 163-93. Available from: <https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2019/05/roslyny-chku-tom1s.pdf>. Ukrainian.
19. Merezko TA, Arkushyna HF. Problemy zberezhennia ridkisnykh roslyn Kirovohradshchyny na prykladi m. Kropyvnytskyi. In: Kalinichenko NA et al., editors. *Stratehii innovatsiinoho rozvytku pryrodnychkh dystsyplin: dosvid, problemy ta perspektyvy: materialy Vseukr nauk-prakt internet-konf*; 2018 Sept 22; Kropyvnytskyi. Kropyvnytskyi; 2018. p. 99–100. Ukrainian.
20. Trotner VV. *Znakhidky Chervonoknyzhnykh vydiv roslyn ta hrybiv v stepovykh oblastiakh Ukrainy v 2019–2020 rr.* [Internet]. In: *Znakhidky vydiv roslyn, tvaryn ta hrybiv, shcho znakhodiatsia pid okhoronoï, v Ukraini*. Conservation Biology in Ukraine, 19. Kyiv; 2020 [cited 2026 Jan 28]. p. 544-74. Available from: https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2021/01/New_FC-Ed_REDbook_2020_BOOK_print-1.pdf. Ukrainian.
21. Krasova OO, Shol HN, Baranets MO. *Novi znakhidky vydiv Chervonoï knyhy Ukrainy ta Bernskoi Konventsii (Rezoliutsiia 6) u Pravoberezhnomu stepu* [Internet]. In: *Znakhidky vydiv roslyn, tvaryn ta hrybiv, shcho znakhodiatsia pid okhoronoï, v Ukraini*. Conservation Biology in Ukraine, 19. Kyiv; 2020 [cited 2026 Jan 28]. p. 641-5. Available from: https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2021/01/New_FC-Ed_REDbook_2020_BOOK_print-1.pdf. Ukrainian.
22. Pryrodozapovidnyi fond Kirovohradskoi oblasti v rozrizi terytorialnykh hromad [Internet] [cited 2026 Jan 28]. Available from: <https://pzf.land.kiev.ua/pzf-obl-11.php>. Ukrainian.

O. Chyzh

M. M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

***ASTRAGALUS DASYANTHUS* PALL. IN KIROVOHRAD REGION: DISTRIBUTION AND POPULATION STATUS**

Abstract

The article presents the results of a study on the chorological and coenotic characteristics and ontogenetic spectra of *Astragalus dasyanthus* Pall. populations in steppe coenoses of Kirovohrad Oblast. Information on the distribution of *A. dasyanthus* within the oblast has been summarized based on original field surveys, herbarium collections of the M. M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine (KWA) and the M. G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine (KW), iNaturalist data, and published literature. On the basis of these data, a comprehensive list of known localities was compiled and a distribution map of the studied species in the region was produced. Analysis of the current distribution across the oblast encompassed 147 localities, of which 73 were sourced from iNaturalist, 21 from the literature, and 33 were located within the nature reserve fund. Cartographic analysis using the nature reserve fund map of Kirovohrad Oblast revealed that a portion of the localities identified through other sources are also situated within existing protected areas or in their immediate vicinity. Herbarium records have been corroborated by new findings, indicating that the species has been preserved at the majority of its historical sites. Field expeditions were conducted on 5 July 2025 in Kirovohrad Oblast (Kropyvnytskyi District, vicinity of the village of Kandaurove, on the right bank of the Kandauryvski Vody River) in the transitional zone between the steppe and forest-steppe zones. A comparative analysis of the ontogenetic spectra of two closely situated populations demonstrated that the spectra differ substantially depending on habitat conditions, which must be taken into account when interpreting species monitoring results. The data obtained significantly supplement existing knowledge of the distribution of *A. dasyanthus* in Kirovohrad Oblast and may be used to organize monitoring of known localities, assess population status, and develop recommendations for the conservation of the species, including the justification for the expansion of existing and the establishment of new nature reserve fund objects.

Keywords: *Astragalus dasyanthus*, distribution, localities, Red Data Book of Ukraine, population, ontogenetic spectrum, steppe, forest-steppe, nature reserve fund.

Submitted 05.03.2026

Accepted 01.04.2026

Published 28.05.2026

Відомості про автора
Author Information

Чиж Ольга Василівна – аспірантка, Національний ботанічний сад імені М. М. Гришка
НАН України, Київ, Україна

Olha Chyzh – PhD student, M. M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of
Ukraine, Kyiv, Ukraine

<https://orcid.org/0009-0006-0996-5986>

olyachyzh037@gmail.com



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)

ЗМІСТ

БІОЛОГІЯ

Гісем М. О., Антонюк М. З. Молекулярні стратегії вірусної реплікації та їхній вплив на еволюцію геномів клітинних організмів	3
Плигун В. В., Мартиненко В. С., Терновська Т. К. Мінливість гліадинових блоків у гібридних похідних пшениці Мігушової та пшениці м'якої	12
Нечипуренко О. О., Фуртат І. М., Древаль Д. В., Авдєєва Л. В. Коінфекція патогенними штамами <i>Escherichia coli</i> та вірусом хвороби Гамборо в бройлерів	22
Яринка Д. В., Дубей І. Я., Дубей Л. В., Ільченко М. М., Кузів Я. Б., Негруцька В. В., Бровко О. О., Сергєєва Т. А. Розроблення флуоресцентної сенсорної системи на основі біоміметичних чипів для високочутливої детекції мікотоксинів групи F2	30
Самоненко П. Ю., Барвінська О. Ю., Єфіменко Т. С., Ольхович Н. В., Куцик О. Е., Самоненко Н. В. Метаболічний профіль у сухих плямах крові передчасно народжених дітей	41
Долженко Ю. В. Морфологічна варіативність чоловічої краніологічної серії XVIII–XIX ст. із Полтавської губернії (за індивідуальними даними В. П. Алексєєва)	57
Сорочинська Х. І., Ватліцов Д. В., Довгопола Н. С., Ткаченко А. В., Білько Н. М. Морфофункціональна характеристика гемопоетичних клітин-попередників різних термінів гестації в культурі <i>in vitro</i>	70
Будаш Г. В., Білько Д. І. Оптимізація умов формування 3D-агрегатів для експансії та кардіоміогенного диференціювання індукованих плюрипотентних стовбурових клітин миші	80
Стародуб Г. С., Горяїнова Н. В., Третяк Н. М., Руссу І. З., Пахаренко М. В., Луїна К. Є. Функціональний потенціал клітин-попередників та їх зв'язок із клініко-гематологічним перебігом при мієлодиспластичному синдромі	89

ЕКОЛОГІЯ

Вишенська І. Г., Кісельова Є. С. Моніторинг і контроль інвазійного виду <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. в Європі	97
Мельник В. І. Взаємодія людини та лісових екосистем Волині в період II Речі Посполитої	105
Шевчик В. Л., Шиндер О. І., Чорна Г. А. Види судинних рослин на південній межі ареалу в НПП «Білоозерський» (Київська і Черкаська області): поширення, біотопічна приуроченість та оцінювання загроз	120
Чиж О. В. <i>Astragalus dasyanthus</i> Pall. на території Кіровоградської області: поширення і стан популяцій	129

CONTENTS

BIOLOGY

<i>M. Hisem, M. Antonyuk</i> Molecular strategies of viral replication and their impact on the evolution of genomes of cellular organisms	3
<i>V. Plyhun, V. Martynenko, T. Ternovska</i> Variability of gliadin blocks in hybrid derivatives of Migushova wheat and common wheat	12
<i>O. Nechypurenko, I. Furtat, D. Dreval, L. Avdeeva</i> Coinfection of avian pathogenic <i>Escherichia coli</i> and infectious bursal disease virus in broiler chickens	22
<i>D. Yarynka, I. Dubey, L. Dubey, M. Ilchenko, I. Kuziv, V. Negrukska, O. Brovko, T. Sergeyeva</i> Development of a fluorescent sensor system based on biomimetic chips for highly sensitive detection of mycotoxins of the F2 group	30
<i>P. Samonenko, O. Barvinska, T. Yefimenko, N. Olhovych, O. Kutsyk, N. Samonenko</i> Metabolic profile in dried blood spots of premature infants	41
<i>Yu. Dolzhenko</i> Morphological variability of the male craniological series of the 18th–19th centuries from the Poltava Governorate (based on individual data by V. P. Alekseev)	57
<i>K. Sorochynska, D. Vatlitsov, N. Dovhopola, A. Tkachenko, N. Bilko</i> Morphofunctional characterization of hematopoietic progenitor cells from different gestational stages in <i>in vitro</i> culture	70
<i>G. Budash, D. Bilko</i> Condition optimization for the formation of 3D aggregates for expansion and cardiomyogenic differentiation of mouse induced pluripotent stem cells	80
<i>H. Starodub, N. Goryainova, N. Tretiak, I. Russu, M. Pakharenko, K. Lunina</i> Functional potential of hematopoietic progenitor cells and their relationship with the clinical-hematological course in myelodysplastic syndrome	89

ECOLOGY

<i>I. Vyshenska, Ye. Kiselyova</i> Monitoring and control of the invasive species <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. in Europe	97
<i>V. Melnyk</i> Interaction between humans and forest ecosystems of Volyn during the period of the II Rzeczpospolita	105
<i>V. Shevchyk, O. Shynder, H. Chorna</i> Vascular plant species at the southern limit of their range in the Bilozerskyi National Nature Park (Kyiv and Cherkasy Oblasts): distribution, habitat preferences, and threat assessment	120
<i>O. Chyzh</i> <i>Astragalus dasyanthus</i> Pall. in Kirovohrad Region: distribution and population status	129