

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ, МОЛОДІ ТА СПОРТУ УКРАЇНИ

ВІСНИК
ПРИКАРПАТСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО
УНІВЕРСИТЕТУ
імені Василя Стефаника

СЕРІЯ БІОЛОГІЯ

ВИПУСК XVII



Івано-Франківськ
2012

Друкується за ухвалою Вченої ради Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

Редакційна рада: д-р філол. наук, проф. В.В.ГРЕЩУК (*голова ради*), д-р філос. наук, проф. С.М.ВОЗНЯК, д-р філол. наук, проф. В.І.КОНОНЕНКО, д-р іст. наук, проф. М. В. КУГУТЯК, д-р пед. наук, проф. Н. В. ЛИСЕНКО, д-р юрид. наук, проф. В. В. ЛУЦЬ, д-р філол. наук, проф. В.Г.МАТВІШИН, д-р хім. наук, проф. І. Ф. Миронюк, д-р фіз.-мат. наук, проф. Б.К.ОСТАФІЙЧУК, д-р мистецтв, проф. М.Є.СТАНКЕВИЧ, д-р хім. наук, проф. Д.М.ФРЕЙК, д-р біол. наук, проф. В.І.ПАРПАН.

Редакційна колегія: доктор біол. наук, професор В. І. ПАРПАН (*головний редактор*), доктор біол. наук, професор В. І. МЕЛЬНИК (*заступник головного редактора*), доктор біол. наук, професор Б.М.МИЦКАН, доктор біол. наук, професор В. П. СТЕФУРАК, доктор біол. наук, професор Й. В.ЦАРИК, доктор біол. наук, професор В. І. ЛУЩАК, доктор біол. наук Ю. М. ЧОРНОБАЙ, доктор мед. наук, професор Б. В. ГРИЦУЛЯК, доктор мед. наук, професор І.В. МАЗЕПА, доктор мед. наук, професор М.А.МАЗЕПА, доктор с.-г. наук, професор М. Д. ВОЛОЩУК, кандидат біол. наук, доцент А. Г.СІРЕНКО (*відповідальний секретар*), кандидат біол. наук, доцент В. М. СЛУЧИК, кандидат біол. наук, доцент Н.В.ШУМСЬКА, кандидат біол. наук, доцент М. М. МИЛЕНЬКА, кандидат біол. наук, доцент Л. Й. МАХОВСЬКА.

Адреса редакційної колегії: 76000 Івано-Франківськ, вул. Галицька, 201, ауд. 505.
Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника, кафедра біології та екології.

**Вісник Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.
Серія Біологія. - Івано-Франківськ, 2012. – Вип. XVII. – 258 с.**

У віснику висвітлюються результати наукових досліджень з актуальних проблем біології: ботаніки, зоології, генетики, біохімії (біологічні науки), фізіології та анатомії людини і тварин, екології (біологічні науки), агрохімії, математичних методів у біології. Сфера розповсюдження – загальнодержавна. Категорія читачів: викладачі, студенти, наукові співробітники вищих навчальних закладів, наукові співробітники науково-дослідних інститутів Національної Академії Наук України та Академії галузевих Міністерств України.

Newsletter Precarpathian national University named after Vasyl Stefanyk. Herald. Biology. – Ivano-Frankivsk, 2012. – Part XVI. – 258 p.

The almanac presents the results of the research dealing with the problems of biology: botany, zoology, genetic, biochemistry, human and animal physiology, ecology, agrochemistry, mathematic method in biology. The almanac is designed for research workers, teachers, graduate students, undergraduate students and all persons who have interest in the above problems.

Наукове видання зареєстроване Міністерством юстиції України. Свідотство про державну реєстрацію: серія КВ № 13139-2023Р від 25.07.2007 р.

Засновник: Державний вищий навчальний заклад «Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника».

ГІБРИДОГЕННИЙ КОМПЛЕКС ЗЕЛЕНИХ ЖАБ ЯК МОДЕЛЬ ДЛЯ ВИВЧЕННЯ БАГАТОРІВНЕВОГО ДОБОРУ

Шабанов Д.А.

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна, кафедра зоології та екології тварин,
e-mail: d.a.shabanov@gmail.com

При спостереженні та моделюванні еволюції гібридогенного комплексу зелених жаб (*Pelophylax esculentus complex*) виявляються феномени, що для свого пояснення потребують залучення різних підходів. До їх числа належать концепції «еґоїстичного гену», «еґоїстичного індивіду» та групового добору. Ці концепції не протирічають одна одній, а є доповнюваними (у сенсі принципу доповнюваності Н. Бора). Завдяки цьому названий гібридогенний комплекс є вдалою моделлю для вивчення багаторівневого добору.

Ключові слова: *Pelophylax esculentus complex*, геміклональне спадкування, геміклональні популяційні системи, «еґоїстичний ген», «еґоїстичний індивід», груповий добір, багаторівневий добір.

D. A. Shabanov. Hybridogenetic complex of water frogs as a model for multilevel selection studies. *Monitoring of hybridogenetic complex of water frogs (Pelophylax esculentus complex) and modeling of its evolution reveal phenomena that may be explained through the concepts of “selfish gene”, “selfish individual” and “group selection”. In fact these concepts are not contradictive and complement each other (in terms of the complementarity principle by Niels Bohr). That is why this hybridogenetic complex is a good model for multilevel selection studies.*

Key words: *Pelophylax esculentus complex, hemiclonal inheritance, hemiclonal population systems, «selfish gene», «selfish individual», group selection, multilevel selection.*

Вступ

Одним із суперечливих питань теоретичної біології, що викликає в станні десятиліття палкі дискусії науковців, є з'ясування рівня, на якому відбувається природний добір. З часів Ч. Дарвіна вважалося, що одиницею добору є організм [4]. Творці синтетичної теорії еволюції зробили акцент на вивченні популяцій, як арені змін алейних частот, які пов'язані з виживанням і розмноженням організмів.

Пояснюючи походження альтруїзму, Дарвін припускав, що це – наслідок покращеного виживання груп людей, а не окремих альтруїстів [3]. В. К. Вінн-Едвардс назвав таку точку зору груповим добром та намагався пояснити ним широке коло ознак живих організмів [18]. Аргументи Вінн-Едвардса були значною мірою розбиті Д. К. Уільямсоном [16]. Річ у тім, що у ситуації, коли «групові інтереси» вимагають одного способу дій, а індивідуальні - іншого, особини, що реалізують індивідуальні інтереси, будуть підвищувати частку внеску своїх алелей в майбутній генофонд популяції. Наприклад, у випадку, коли популяція існує в умовах гострої нестачі ресурсів, можна припустити, що для її стабільного існування було б вигідно, якби всі особини у її складі зменшили свої витрати на репродукцію. Але та особина, що не зменшить (або підвищить) свою репродукцію, підвищить частку своїх нащадків у майбутніх поколіннях. Природний добір буде сприяти саме таким особинам.

Через певний час маятник хитнувся у протилежний бік. Завдяки Дж. Холдейну, У. Гамільтону, Дж. Мейнард-Сміту та, значною мірою, яскравому популяризатору їх спільних поглядів Р. Докінзу поширення набуває концепція «еґоїстичного гену», що розглядає гени як основні одиниці добору [5]. З цієї точки зору організми – це лише засоби, завдяки яким гени відтворюють себе самі. Головним аргументом на користь цієї концепції стало уявлення про добір родичів та сукупну пристосованість гена, які були розроблені У. Гамільтоном під час досліджень походження альтруїстичної поведінки у соціальних комах [13].

У наш час спільної точки зору з цього дискусійного питання не знайдено. Значна кількість біологів, особливо, молекулярних, вважають концепцію «еґоїстичного гена» остаточно доведеною. Їм протистоять фахівці класичної спеціалізації, які працюють з організмами та вважають цю концепцію редуціоністським спрощенням. Їх погляди можна назвати концепцією «еґоїстичного індивіду». Останнім часом суперечки про те, який рівень природного добору є головним, значно посилюються.

Класик еволюційної біології, відомий мірмеколог Е. Уїлсон почав відроджувати уявлення про груповий добір. Повною мірою вони відбилися у монографії «Соціальне завоювання Землі», що

надрукована у 2012 році [17]. Ці уявлення базуються на детальному описі перехідних стадій еволюції соціальності у комах, а також на результатах моделювання процесів еволюції. Такі погляди викликали люту критику з боку Р. Докінза [12]. В цілому, можна вважати, що 2012 рік ознаменувався відродженням інтересу до дискусій про головний рівень добору.

Подальший розвиток дослідження охарактеризованої проблеми потребує залучення нових аргументів. На погляд автора, бажано дослідити цю проблему на нових моделях для вивчення, які б виходили за межі традиційно застосованих прикладів (і, бажано, не стосувалися б еволюції альтруїстичної поведінки, як надто складного питання).

У цій роботі обговорено вимоги, які слід висувати до адекватної моделі для дослідження того, який рівень добору є провідним. Це обговорення дає можливість висловити припущення про те, чи є уявлення про «еґоїстичний ген», «еґоїстичний індивід» та груповий добір справжніми альтернативами. Насамкінець, у роботі обґрунтовується, чому гібридогенний комплекс зелених жаб є гарною моделлю для вивчення багаторівневого добору.

Основна частина

Альтернативні чи доповнювані концепції? Слід вказати, що сама назва концепції «еґоїстичного гену» не є цілком коректною. Згідно з цими поглядами еволюційну перевагу отримують ті варіанти генів (алелей), ефект яких найефективніше приводить до збільшення частки їх копій у наступних поколіннях. Саме тому ці погляди краще називати концепцією «еґоїстичного алеля», надалі – ЕА. Аналогічно будемо використовувати скорочення ЕІ для позначення концепції «еґоїстичного індивіда», та ЕГ – («еґоїстична група») для концепції групового (або ж міждемового [2]) добору.

Як встановити, яка з концепцій (ЕА, ЕІ або ЕГ) є вірною у тому чи іншому випадку? Значна частина суперечок між прихильниками цих поглядів пов'язана з тим, що усі ці концепції добре описують велику кількість процесів. Розглянемо простий приклад.

Ми розглядаємо дві групи, які складаються з особин, що розмножуються і передають нащадкам свої гени. Одна з груп росте швидше, тому що особини у її складі розмножуються (і передають гени) ефективніше, ніж особини іншої групи. Процеси у цьому прикладі однаково успішно описуються концепціями ЕА, ЕІ та ЕГ; спостереження над такими процесами не дають змоги обрати більш адекватне їх пояснення. Але так буває не завжди.

У вступі коротко розглянуто приклад, коли добір на рівні групи сприятиме зниженню плодючості, а добір на рівні особини – зростанню. У таких випадках з'являється можливість встановити, добір якого рівню стає більш ефективним. Спостереження за модельними біосистемами, на які діє протилежно спрямований добір різних рівнів, дає можливість обирати між конкуруючими концепціями. У прикладі, що розглядається, реєстрація зниження плодючості є доказом ЕГ, а її збереження на попередньому рівні – доказом ЕІ або ЕА (з цих двох концепцій випливають однакові прогнози).

Таким чином, для вирішення проблеми, яка обговорюється, слід шукати випадки, коли добір на різних рівнях є протилежно спрямованим.

Так, класичним прикладом дії ЕА можна вважати мейотичний драйв [2] – випадок, коли певний алель підвищує вірогідність свого потрапляння у гамети. На низці прикладів показано, що такі алелі дійсно поширюються у природі, порушуючи розмноження організмів та відтворення популяцій. Таким чином, хоча б у деяких випадках застосування концепції ЕА є необхідним.

Відомим є й приклад, який не можна пояснити з точки зору ЕА. Річ у тому, що у організмів зі статевим розмноженням та мейозом, який відбувається під час гаметогенезу, кожен алель має (у типовому випадку) лише 50 % вірогідність потрапляння до гамет. Цей механізм значно знижує ефективність добору на генному рівні і, незважаючи на це, є широко розповсюдженим у біосфері. Пояснити його можливо лише на рівні ЕГ (гіпотеза вікарія з Брея та інші гіпотези) або ЕІ (гіпотеза Чорної королеви тощо) [10].

Оскільки сучасній науці відомі феномени, що можна пояснити лише з точки зору однієї з перелічених концепцій, можна встановити, що вони не є альтернативними. Ці концепції є доповнюваними (у сенсі принципу доповнюваності Н. Бора), тобто такими, що здаються взаємно заперечуючими, але насправді пояснюючими різні аспекти досліджуваного процесу [1].

Особливості *Pelophylax esculentus* complex. Гібридогенний комплекс середньоевропейських зелених жаб, *Pelophylax esculentus* complex, складається зі ставкових жаб, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), озерних жаб, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) та їхніх гібридів. Для цих гібридів застосовують назву, яка є подібною до видової, їстівні жаби, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) [15].

У типовому випадку під час гаметогенезу *P. esculentus* у гамети, що вони утворюють, переходить один з геномів (гаплоїдних комплексів хромосом) батьківського виду, або *P. lessonae*, або *P. ridibundus*. Розглянемо це на найпростішому прикладі.

У водоймах, що розташовані у м. Харкові, спільно мешкають представники *P. ridibundus* і *P. esculentus*. Позначаючи склад геномів у їх генотипах, для геному *P. lessonae* будемо застосовувати літеру L, а *P. ridibundus* – R. Можна вказати, що в цьому місцеперебуванні мешкають жаби RR і LR.

Зрозуміло, що представники *P. ridibundus* продукують гамети з геномом R. Складнішим є випадок *P. esculentus*.

У Харкові поширені диплоїдні *P. esculentus* (у деяких інших місцях перебуваннях, наприклад, у Сіверсько-Донецькому центрі різноманіття зелених жаб, масово поширені й триплоїдні [7, 11, 14]). Під час гаметогенезу один з геномів, рекомбінантний генотип (у обговорюваному випадку – генотип R) таких жаб елімінується (знищується). Інший генотип, клональний (у даному разі – генотип L) подвоюється внаслідок ендоредуплікації. Після цього утворюються гамети, що несуть ідентичні копії батьківського генотипу L. Таке успадкування має назву геміклонального (напівклонального) [15].

Для позначення клонального генотипу його символ будемо брати у дужки. Крім того, особини, які отримали від батьків два однакових клональних генотипи, не є життєздатними. У такому разі, ми можемо встановити, що в описуваних місцях перебуваннях можливими є три типи схрещувань:

- (1) $RR \times RR \rightarrow RR$
- (2) $(L)R \times (L)R \rightarrow (L)(L) \rightarrow \dagger$
- (3) $(L)R \times RR \rightarrow (L)R$

Перший та другий тип схрещувань не впливає на співвідношення *P. ridibundus* і *P. esculentus*, а третій призводить до збільшення частки *P. esculentus* у місцях перебуваннях. Можна впевнитися, що під час спільного розмноження представники батьківських видів і гібриди зелених жаб утворюють своєрідні системи, де передаються як клональні, так і рекомбінантні генотипи – геміклональні популяційні системи, далі – ГПС [11]. Для ГПС є характерними трансформації їх складу, що викликані внутрішніми та зовнішніми причинами; ці трансформації можна вивчати як завдяки спостереженню за природними системами, так і з застосуванням імітаційного моделювання [8, 9].

Рівні добору в *P. esculentus* complex. З урахуванням викладеного, можна визначити, на яких рівнях діє добір, що обумовлює особливості трансформацій ГПС *P. esculentus* complex.

В розглянутому прикладі популяційних систем у м. Харкові значних трансформацій ГПС не відбувається. Скоріше за все, це пов'язано з тим, що в умовах великого міста представники *P. ridibundus* мають вищу життєздатність, ніж *P. esculentus*. Але так буває не завжди. Те, що відбувається у тому разі, якщо життєздатність представників батьківського виду та гібридних жаб є однаковою, можна встановити із застосуванням імітаційного моделювання [9]. В прикладі, що показаний на рис. 1, у позначеннях генотипів вказана також статеві приналежності генотипів. Слід вказати, що система визначення статі у зелених жаб подібна до такої у людей: чоловіча стать є гетерогаметною, жіноча – гомогаметною.

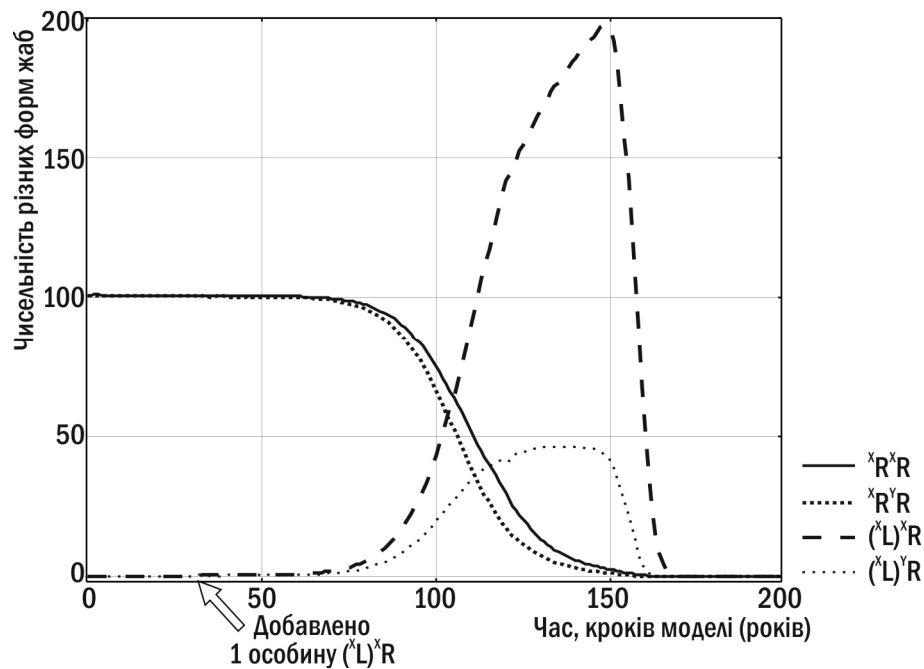


Рис. 1. Трансформації ГПС *P. esculentus* complex за даними імітаційного моделювання [9]. Потраплення в популяцію *P. ridibundus* особини *P. esculentus* з жіночим клональним генотипом – $(X)L^X R$ – призводить до того, що всі особини в ГПС несуть клональний генотип, відтворення ГПС припиняється та ГПС гине

Геміклональне спадкування генотипу (у випадку, що показаний на рис.1 – генотипу X^L) можна розглядати як граничний випадок мейотичного драйву, при якому у гамети переходить не окремий алель, а

цілий геном. Той стан, у який потрапила показана на рис. 1 ГПС, є шкідливим «з точки зору» як ЕГ, так і ЕІ. Але можливість саме такого перебігу обставин не тільки витікає з результатів моделювань, але й певною мірою підтримується результатами спостережень.

Але передача клональних геномів не завжди призводить до порушень відтворення ГПС. На рис. 2 показано, що відбудеться, якщо в ГПС будуть передаватися клональні геноми, що належать до різних батьківських видів. ГПС у цьому разі може увійти в стабільний стан.

Ми маємо підстави припустити, що ті ГПС, що перебувають у нестабільному стані, змінюються або зникають, а ті, в яких утворився стабільний набір геномів, розселяються. У такому разі ці процеси є прикладом групового добору (до речі, не пов'язаним з альтруїзмом). Найважливіший аргумент Р. Докінза [6] проти групового добору полягає в тому, що група позбавлена генотипу, і не може передавати свої властивості у спадок. В розглянутому випадку цей аргумент не працює. Аналогом генотипу особи на рівні групи є її генофонд. Важливіша характеристика генофонду ГПС – набір клональних геномів, які в ній передаються. «Розмноження» груп відбувається в ході дисперсії молоді, при якій дочірня група може одержувати відносно репрезентативну вибірку клональних геномів з генофонду материнської групи.

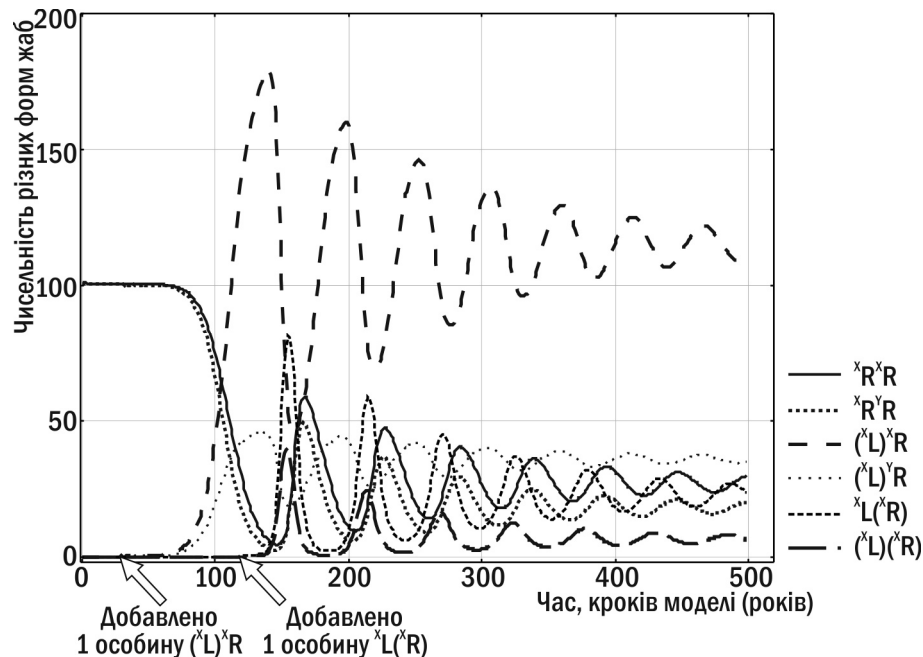


Рис. 2. Трансформації ГПС *P. esculentus* complex за даними імітаційного моделювання [9]. ГПС, в якій передаються різні клональні геноми, переходить до стабільного стану та нормально відтворюється

Ефективність групового добору зі порівнянні з генним і індивідуальним знижена, оскільки передача репрезентативної вибірки з генофонду – стохастичний, менш стійкий процес, ніж передача генів при розмноженні. Але у такого добору є й сильні сторони: наприклад, в ньому можуть успадковуватися «придбані» ознаки (підтримувані добором клональні геноми, що потрапили у ГПС або виникли внаслідок еволюції раніше існуючих геномів).

З викладеного стає ясним, що трансформації ГПС *P. esculentus* complex є складним процесом, на якій може впливати добір на різних рівнях. У певних випадках (далеко не повністю описаних у цій роботі) добір на різних рівнях може виявлятися протилежно спрямованим. Це робить гібридогенний комплекс зелених жаб чудовою моделлю для вивчення багаторівневого добору.

Висновки

1. Концепції «еґоїстичного гена», «еґоїстичного індивіда» та групового добору не є альтернативами. Вони взаємно доповнюють одна одну (у сенсі Н. Бора).

2. Для окремого вивчення добору на певному рівні необхідні моделі, де добір на різних рівнях є протилежно спрямованим. Наприклад, якщо добір алелей є протилежним добору індивідів та груп, і спостереження доводять, що зміни йдуть у напрямку, що задається добором алелей, така ситуація є оптимальною для вивчення добору алелей.

3. Геміклональне спадкування геномів у *Pelophylax esculentus* може бути прикладом дії «еґоїстичного гена», а трансформації нестійких геміклональних популяційних систем зелених жаб – прикладом групового

добору. В цілому гібридогенний комплекс зелених жаб дає широкі можливості для вивчення багаторівневого добору.

Подяки

Викладені в цій статті міркування є наслідком спільної роботи автора по вивченню зелених жаб з багатьма колегами. Особливо важливим для автора було співробітництво з М. О. Кравченко, О. В. Коршуновим, М. В. Владимировой, Г. А. Ладною, С. М. Литвинчуком, Л. Я. Боркіним і С. Ю. Морозовим-Леоновим. Автор висловлює усім названим та неназваним колегам щиро подяку.

Література

1. Бор Н. Атомная физика и человеческое познание / *Нильс Бор*. – М: Иностр. лит., 1961. – 152 с.
2. Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории / *Верне Грант*. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
3. Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Соч. / *Чарльз Дарвин* – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – Т. 5. – 1040 с.
4. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь, Перевод с шестого издания (Лондон, 1872) / *Чарльз Дарвин* – СПб.: "Наука", 1991. – 539 с.
5. Докинз Р. Эгоистичный ген / *Ричард Докинз*. – М.: «Мир», 1993. – 317 с.
6. Докинз Р. Расширенный фенотип: длинная рука гена / *Ричард Докинз*. – М.: Астрель: CORPUS, 2010. – 510 с.
7. Изучение популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области: история, современное состояние и перспективы / *Д. А. Шабанов, А. И. Зиненко, А. В. Коршунов [и др.]* // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2006. – Вип. 3 (№ 729). – С. 208–220.
8. Исследование устойчивости гемиклональных популяционных систем гибридогенного комплекса зеленых лягушек при помощи имитационного моделирования / *М. А. Кравченко, Д. А. Шабанов, М. В. Владимирова [и др.]* // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 51–64.
9. Кравченко М. А. Моделирование трансформаций гемиклональных популяционных систем зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex; Amphibia, Ranidae) с помощью рекуррентных разностных уравнений / *М.А. Кравченко, Д.А. Шабанов* // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2010. – Вип.12 (№ 920). – С. 70–82.
10. Ридли М. Секс и эволюция человеческой природы / *Метт Ридли*. – М: Эксмо, 2011. – 448 с.
11. Шабанов Д. А. Зеленые лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции? / *Д. А. Шабанов, С. Н. Литвинчук* // Природа. – 2010. – № 3 (1135). – С. 29–36.
12. Dawkins R. The descent of Edward Wilson. Prospect, 24 May 2012 [Online] <http://www.prospectmagazine.co.uk/science/edward-wilson-social-conquest-earth-evolutionary-errors-origin-species/>.
13. Hamilton W. D. The genetical evolution of social behavior (I and II) / *Hamilton W. D.* // Journal of Theoretical Biology. – 1964. – V. 7 – P. 1–16; 17–52.
14. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in Eastern Ukraine / *L. J. Borkin, A. V. Korshunov, G. A. Lada [et al.]* // Russian Journal of Herpetology. – 2004. – Vol. 11, No 3. – P. 194–213.
15. Plötner J. Die westpaläarktischen Wasserfrösche / *Jörg Plötner*. – Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. – 161 s.
16. Williams G. C. Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought / *George Christopher Williams*. – Princeton, 1966. – 307 p.
17. Wilson E. The Social Conquest of Earth / *Edward Wilson*. – N.Y.: Liveright Publishing Corporation, 2012. – 352 p.
18. Wynne-Edwards V.C. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour / *Vero Corner Wynne-Edwards*. – Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962. – 653 p.

Стаття поступила до редакції 15.10.2012р.; прийнята до друку 22.10.2012 р.

ЗМІСТ

БОТАНІКА Й ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН

Кагало О.О., Царик Й.В., Скібіцька Н.В., Данилик І.М., Сичак Н.М., Беднарська І.О., Дорошенко К.В. Пропозиції до методики моніторингу популяцій видів рослин, включених до Червоної книги України	3
Егоров Е. В., Санников С. Н. Аллозимний поліморфізм и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Среней Сибири и Забайкалье.....	8
Шумська Н.В., Дмитраш І.І. Стан популяцій видів родини <i>Orchidaceae</i> Juss. у Галицькому національному природному парку	12
Крицька Т.В., Слюсаренко О.М., Левчук Л.В. Формування та моніторинг стану адаптованої популяції видів-інтродуцентів	18
Соколова О.І. Популяційні дослідження деяких «червонокнижних» видів рослин сходу України	22
Тимчук О.В., Мотрук М.В., Лазарович Р.В. Структура ботанічного моніторингу в екосистемах Карпатського НПП	27
Кузнєцов М.Є. Сучасний стан ценопопуляцій реліктового едифікатора аридних рідколісь південно-східного Криму – <i>Pistacia tatica</i> Fisch. et Mey.....	31
Коцун Л.О., Кузьмішина І.І., Кузярін О.Т., Коцун Б.Б., Хілько М.В. Судинні рослини околиць міста Володимир-Волинський (Володимир-Волинський район, Волинська область)	36
Дмитрах Р.І. Різностатеві види рослин, їх популяційна організація, особливості функціонування та самовідновлення в Українських Карпатах	41
Баглей О.В. Демекологічні дослідження <i>Saussurea discolor</i> (Willd.) DC. у Чивчинських горах	45
Родінкова В.В., Мазур О.І., Слободянюк Л.В., Мотрук І.І. Аналіз сезонної та добової динаміки розповсюдження пилку <i>Ambrosia</i> у повітрі Вінницького регіону	49
Свідрак К.В., Калінович Н.О. Закономірності пилення ліщини (<i>Corylus</i>) та вільхи (<i>Alnus</i>) у м. Львові протягом 2011-2012 років	53
Неспляк О.С., Маховська Л.Й., Заячук М.В. Аналіз ценопопуляцій видів роду <i>Artemisia</i> L. (<i>Asteraceae dumort</i>) на девастрованих землях Бурштинської ТЕС	58
Буняк В.І., Гнезділова В.І. Стан популяцій рідкісних видів рослин в урочищі «Берлоги» на Передкарпатті	61
Чуй О.В. Віталітетна структура ценопопуляцій <i>Pulsatilla grandis</i> Wend. в умовах Західного поділля	63
Беднарська І.О. Порівняльний аналіз популяцій <i>Festuca heterophylla</i> Lam. за показниками насінневого розмноження	67
Різничук Н.І. Особливості онтогенезу <i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All. В Українських Карпатах ...	71
Погрібний О.О., Заячук В.Я. Вікова структура лісостанів сосни звичайної в Українських Карпатах	74
Жураківська С. П. Вікова структура ценопопуляцій <i>Betonica officinalis</i> L. в біогеоценозах Українських Карпат	81
Миленська М.М., Лисюк І.Б. Популяційно-екологічні особливості деяких трав'яних видів синантропної флори Івано-Франківська	85
ЗООЛОГІЯ ТА ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ ТВАРИН	
Шабанов Д.А. Гібридогенний комплекс зелених жаб як модель для вивчення багаторівневого добору	90
Федоряк М. М., Ярошинська О. Г., Марко М. Ю. Мезофауна поверхні ґрунту національного природного парку «Хотинський» (весняний аспект)	95
Хлус Л.М., Солонинко А.В. Структура популяцій молосків роду <i>Xeropicta</i> Krup. в урболандшафтах півдня України	100
В.І. Юришинець, Н.В. Заїченко Симбіотичні угруповання деяких інвазійних видів риб	104
Говорун О.В. Вогнівки західних областей України (Lepidoptera, Pyralidae). Історія дослідження та сучасний стан популяцій	108
Мелешко О.В., Кравченко М.О. Дослідження стану популяційної системи зелених жаб (<i>Pelophylax esculentus</i> Complex) Іського ставу Зміївського району Харківської області	111
Доброносів В.В. Порівняльний аналіз популяцій денних метеликів (<i>Lepidoptera, Rhopalocera</i>) Івано-Франківської області (Східні Карпати) та республіки Північна Осетія-Аланія (Центральний Кавказ)	116
Гусейнова В.П., Рибка Т.С., Волюков Ю.Н. Структурно-функціональні показники деяких складових біоти водойм урбанізованих територій	123
Сачок О. С. Мухи-дзюрчалки (<i>Syrphidae</i>) як запилювачі <i>Knautia dipsitifolium</i> Kreutzer (<i>Dipsacaceae</i>) на північно-східному макросхилі Чорногори (Українські Карпати)	127

Зимаросєва А. А., Пінкіна Т. В. Закономірності просторового розподілу популяцій сойки (<i>Garrulus glandarius</i> L.) у градієнті урбанізації (на прикладі населених пунктів Житомирської області)	130
Галамай О. В., Пономаренко О. Л. Характеристика зимової орнітофауни зелених насаджень міста Дніпропетровська	135
Куцєриб Т.М. Трансформаційний вплив ссавців-грунторіїв на зміни рослинного покриву гірських екосистем	139
ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ ТА БІОІНДИКАЦІЯ	
Руденко С.С., Костишин С.С. Перспективні напрямки та методи дослідження людських популяцій	144
Гнатів П. С., Хірівський П. Р., Корінець Ю. Я. Екотоксини у взаємовідносинах популяцій і збереження видового різноманіття	149
Стефурак В.П., Наконечна С.П. Екологічна структура і видовий склад мікробних популяцій природних екосистем Карпатського регіону	157
Штрикало Я.Є., Случик В.М. Збереження біорізноманіття та комплексна модель орнітоіндикації техногенно-порушених і природних екосистем Карпатського регіону	162
Коржє О.П., Задорожня В.Ю., Мосейко В.В. Використання <i>Pelophylax ridibundus</i> у біоіндикаційних дослідженнях	166
Трохимець В.М., Бур'ян З.В., Богун Ж.О., Марченко І.С., Сидоренко М.В., Фесянов Б.П. Еколого-фауністичний аналіз літорального зоопланктону Олександрівського водосховища	172
Макодай О.І. Характеристика літорального зоопланктону водойми-охолоджувача Ладжинської ТЕС у зимовий	176
Андрусяк Н.С., Костишин С.С. Біоіндикаційна оцінка якості поверхневих вод, в районах нафтодобування, за видовим складом діатомових водоростей	179
Морозова Т.В., Гуцуляк О.Г. Оцінка осередків всихання ялини європейської (<i>Picea abies</i> (L.) Karst) з урахуванням едафічної та біотичної складових консорційного ядра	185
Костенко С.О. Видоспецифічність мінливості цитогенетичних показників ссавців, які відтворюються в різних радіоекологічних умовах	190
Филипчук Т.В., Ситнікова І.О. Візуальна чутливість і водний режим <i>Picea abies</i> (L.) Karst. за дії чинників глобальної екологічної кризи	194
Дорошенко К.В. Про можливості використання параметрів ценопопуляцій <i>Scilla bifolia</i> L. та <i>Gagea lutea</i> (L.) Ker.-Gawl. як біомаркерів стану букових лісів	199
Ганжа Д.Д. Загальна характеристика угруповань епіфітних лишайників урбоекосистеми Івано-Франківська	205
Кунда-Пронь І.В., Козерецька І.А. Моніторинг мутаційних процесів у природних популяціях <i>Drosophila melanogaster</i> України	210
Москалик Г.Г. Адаптація <i>Allium cepa</i> L. до зниженої інтенсивності освітлення	215
Сельський В.К., Верста О.М., Каниук Х.І., Волчовська-Козак О.Є., Миленька М.М. Вплив природних розсолів Передкарпатського гірського прогину на морфологічні особливості жита озимого (<i>Secale cereale</i> L.) і ячменю ярого (<i>Hordeum sativum</i> J.)	219
Глібовицька Н.І. Морфологічні особливості липи дрібнолистої (<i>Tilia cordata</i> L.) в умовах урбоекосистеми Івано-Франківська	227
Гнидюк В.С. Вплив органічних добрив «нового покоління» на показники мікробних популяцій ґрунту	233
Сендецький В.М. Удосконалення технології виробництва органічного добрива «біогумус» методом вермикультивування	237
ВІДОМОСТІ ПРО АВТОРІВ ВИПУСКУ	241
ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ	247