

ОГЛЯДИ

УДК 582.936 : 581.5

doi: 10.25128/2078-2357.20.1-2.13

Л. Р. ГРИЦАК, Н. М. ДРОБИК

Тернопільський національний педагогічний університет мені Володимира Гнатюка
вул. М. Кривоноса 2, Тернопіль, 46027
e-mail: hrytsak1972@gmail.com, drobyk.n@gmail.com

ОСОБЛИВОСТІ АДАПТИВНИХ СТРАТЕГІЙ ВИДІВ РОДУ GENTIANA L. В УМОВАХ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Проаналізовано особливості адаптивних стратегій рідкісних видів *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L., які дозволяють їм виживати в умовах високогір'я Українських Карпат. Здатність до існування цих видів в умовах високогір'я визначають не окремі їх адаптивні властивості, а інтегральна взаємодія морфологічних, анатомічних, фізіологічних, біоритмологічних, репродуктивних та інших особливостей, які й підвищують рівень адаптованості рослин до конкретних середовищ та формують їхні індивідуальні стратегії існування.

Ключові слова: *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis*, адаптаційні стратегії, морфологія, фізіологія, анатомія.

Існування виду в певних умовах середовища залежить від сукупності його біологічних (морфологічних, анатомічних, фізіологічних, генетичних, фенологічних тощо) та екологічних (популяційних, едафічних, кліматичних тощо) особливостей. Вони формують індивідуальний набір адаптацій виду, встановлюють межі його екологічної валентності та, відповідно, параметри гіпероб'єму власної екологічної ніші. Саме це й визначає індивідуальну стратегію виду та його здатність до виживання в певному середовищі.

Високогір'я, пустелі, тундри відносять до екстремальних умов існування видів, які наближені до крайньої межі виживання рослинної клітини [6]. Однак, для певних видів рослин – це фізіологічний оптимум, за якого вони здатні формувати процвітаючі популяції з нормальною повночленною віковою структурою.

Види роду *Gentiana* L., а саме: *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L. – належать саме до цієї групи рослин. Вони ростуть в субальпійському та альпійському поясах Українських Карпатах у межах висот: *G. lutea* – 900–1920 м н. р. м., *G. punctata* – 1600–1800 м н. р. м., *G. acaulis* – 1500–2000 м н. р. м. [21]. Здатність до існування цих таксонів в умовах високогір'я визначають не їх окремі адаптивні властивості, а інтегральна взаємодія морфологічних, анатомічних, фізіологічних, біоритмологічних, репродуктивних та інших особливостей, які підвищують рівень адаптованості рослин до конкретних середовищ існування та формують їхні індивідуальні стратегії існування [6].

Проте, адаптовані до існування у екстремальних кліматичних і, часто, й до топографічних та едафічних умов проживання, ці види сильніше реагують на порушення їх абіотичних або біотичних умов росту. Тому значна частка високогірних таксонів, у тому числі й роду *Gentiana*, занесена до списків Червоних книг. Впровадження режиму пасивної охорони на територіях, де ці таксони ще збережені, не завжди ефективне [10]. При проведенні робіт з

відновлення їх популяцій необхідно враховувати структурно-функціональні особливості цих рослин, які дозволили їм пристосуватися до умов високогір'я.

Досліджувані види *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis* належать до трав'янистих багаторічних полікарпиків [18]. Види *G. lutea*, *G. punctata* є напіврозетковими травами з монокарпічним пагоном (рис. 1, 2) і вкороченим вертикальним симподіальним епігеогенним кореневищем. Їхнім пагонам не властива морфо-функціональна диференціація: базальна частина монокарпічного пагона з вкороченими міжвузлями утворює розетку і завершує свій розвиток утворенням генеративних органів [18]. До початку генеративного періоду їх пагонова сфера моноподіально наростає, після чого відбувається перевершинення і система пагонів стає симподіальною [18]. Цим видам властива й регулярна поліциклічність генеративних пагонів [18]. Проте, Москалюк Б. І [15] зазначає, що після цвітіння, плодоношення й відмирання поліциклічного генеративного пагону *G. lutea* з бічних бруньок на каудексі розвиваються 3–4 генеративних пагони, які вже є моноциклічними. Установлено, що саме на генеративному періоді життєвого циклу більшість рослин *G. lutea* переходить від моноподіального поновлення надземних пагонів до симподіального [18]. Висота прямостоячого генеративного пагона у *G. lutea* 60–120 см, а *G. punctata* – до 60 см. Вважають, що симподіальний тип наростання пагонової системи та поліциклічність генеративних пагонів належать до примітивних ознак морфогенезу [18]. Підземний пагін рослин одні дослідники [3] відносять до типу «кореневище», інші [15] – розглядають як каудекс.

Аналіз низки праць, присвячених екології високогірних рослин [32, 33], дозволяє припустити, що формування розеткової структури – це адаптація до специфічних температурних умов росту. У період вегетації приземний пласт повітря прогрівається краще. Так, у Швейцарських Альпах різниця температурних показників ґрунту та повітря може коливатися від 2,4° С до 3,6° С, залежно від гіпсометричного рівня [6]. Тому листки гемікриптофітів, зокрема, *G. lutea* та *G. punctata*, й концентруються біля основи рослини. Для цих видів характерні одразу 2 типів листків: черешкові та сидячі. До перших належать листки розетки, довжина яких у *G. lutea* 13–25 см, ширина – 4–18 см; у *G. punctata* – 6–9 см та 3–6 см, відповідно (рис. 1б, 2б).

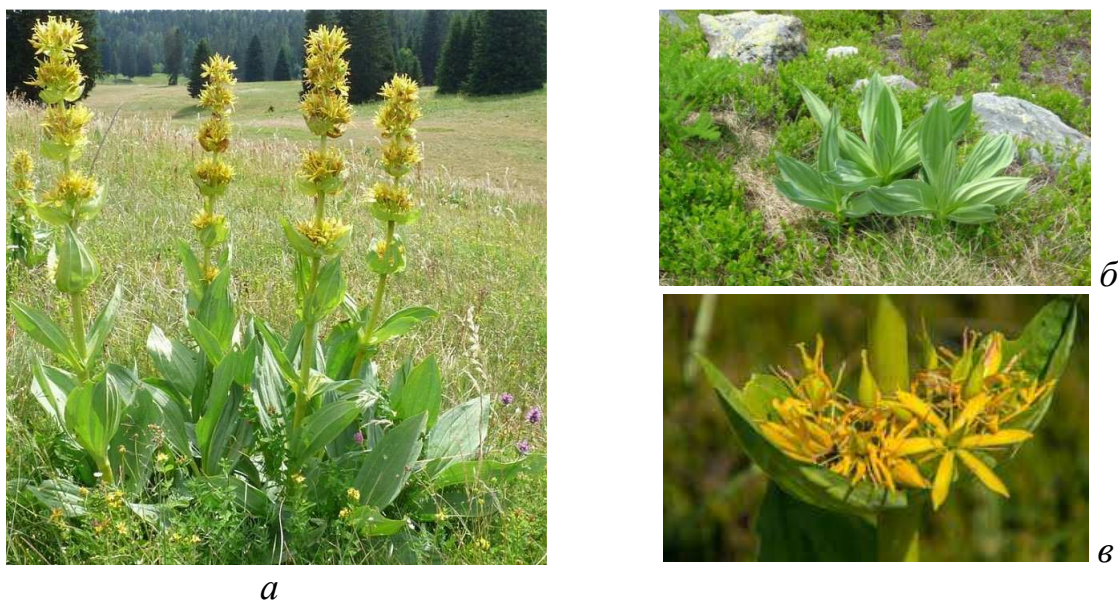


Рис. 1. Рослина *Gentiana lutea* L.: а – загальний вигляд; б – розетка листків; в – верхні листки генеративного пагона (<https://ru.depositphotos.com/stock-photos/fragilit.html>)

У високогір'ї температура поверхні ґрунту може сягати 30° С [6], 35° С [5], а інколи й 60–80° С [6]. Завдяки черешку розташування листків у просторі може змінюватися, що запобігає

їхньому перегріванню. Листки генеративного пагона супротивно розташовані, стеблообгортні з серцеподібною основою, на 25 % менші за розміром від листків розетки, у їх пазухах розміщені квітки суцвіття, довжина віночка яких у *G. lutea* становить 2,1–2,4 см, а у *G. punctata* – 2,6–2,9 см (рис. 1.в, 2.в).

Генеративні органи високогірних рослин є найбільш вразливою частиною особин [6, 32, 33]. Тому існує низка пасивних та активних механізмів їх захисту. Верхні листки монокарпічних пагонів рослин *G. lutea* та *G. punctata* разом із пливчастими чашечками створюють своєрідний «мікропарник», що захищає зав'язь від перепадів температури. За деякими даними, температура усередині квітки високогірних рослин може бути на 8° С вищою від температури довкілля, амплітуда коливань якої упродовж дня може становити 12° С [6].



Рис. 2. Рослина *Gentiana punctata* L.: а – загальний вигляд; б – розетка листків; в – верхні листки генеративного пагона (<https://www.flickrriver.com/photos/stationalpinejosephfourier/sets/72157601961436527/>)

Віночок рослин *G. punctata* із середини густо вкритий темними цятками, утвореними антоціанами, біосинтез яких посилюється за низьких температур [22] та збільшення фону УФ-радіації [23]. Сполуки флаваноїдної групи, локалізовані у поверхневих клітинах, завдяки поглинанню хвиль жовто-зеленого діапазону фотосинтетично активної радіації (ФАР) та ультрафіолету здатні частково компенсувати рослині нестачу теплової енергії та захищати її від впливу короткохвильової радіації [13]. Рослини виду *G. punctata* можуть рости не лише у субальпійському, але й проникати у альпійський пояс, де вони перебувають у більш стресових умовах. Тому підвищений вміст антоціанів у їхніх квітах, ймовірно, виконує як терморегулюючу, так й фотопротекторну функції.

Кліматичні умови високогір'я впливають й на фенологічні ритми видів. Початок і тривалість фенофази цвітіння у рослин *G. lutea* залежить від температури повітря та його вологості [3]. Початок цієї фенофази припадає на кінець червня – першу декаду липня і на нижчих гіпсометричних рівнях цвітіння триває 16–18 діб, а на вищих – 10–14 діб. Фаза бутонізації завершується за середньої температури повітря 10° С та його вологості 75–80%. Масове цвітіння відбувається за температури 18° С та його вологості близько 90%. Тривалість цвітіння однієї квітки залежить від погодних умов та коливається від 90 до 140 год. Послідовність розкриття квіток у суцвітті відбувається у напрямі «зверху до низу», лише в окремі роки спочатку квітують нижні яруси, а лише згодом – верхні. Кількість листково-

квіткових ярусів на генеративному пагоні коливається від 5 до 9, найбільш дружно розпускаються квітки 3 або 6 ярусів [3, 16].

У наукових працях відсутні детальні відомості про особливості проходження фенофази цвітіння рослинами виду *G. punctata*. Лише зазначають, що її початок припадає на кінець липня – початок серпня [17, 20]. Згідно наших досліджень, а також даних інших вчених [11], у останнє десятиліття відбувся зсув початку цієї фази на більш ранній період: першу–другу декади липня, а інколи й на останню декаду червня що, ймовірно, пов'язано із загальними кліматичними змінами та підвищенням температури [9, 25]. Порядок розкриття квітів у суцвітті подібний до *G. lutea*. Кількість ярусів у суцвітті залежить від висоти росту рослин над рівнем моря: на нижчих висотах 3, а на вищих не перевищує 2. Зменшення кількості метамерів на пагонах (олігомеризація) у екстремальних умовах росту пов'язують із суворістю клімату, збідненням ґрунтів на вміст доступних для рослин елементів мінерального живлення, коротким вегетаційним періодом. Нижчі розміри рослин *G. punctata*, менша кількість ярусів у суцвітті, порівняно з особинами *G. lutea*, є, ймовірно, ще однією формою прояву адаптації до росту на вищих гіпсометричних рівнях. Характерна для обох видів почерговість розкриття квіток у суцвітті зменшує ризик їхнього пошкодження у випадку раптових заморозків. Такі морфологічні адаптації та рухові реакції листків і квіток рослин *G. lutea* та *G. punctata* можна віднести до групи активних адаптацій, які дозволяють зберігати сприятливий режим для генеративних органів рослин [6].

Інший вид роду *Gentiana* – *G. acaulis* зростає як у альпійському, так і субальпійському поясах і за класифікацією пагонових систем належить до групи симподіальних столоноутворюючих напіврозеткових рослин з видовженими базальними частинами монокарпічного пагона [18]. Прикореневі листки гладенькі яйцевидні, еліптичні або еліптично-овальні (довжина до 15-ти см, ширина – до 7 см), до основи завужені, тупуваті або коротко загострені, з виразними поздовжніми жилками. Стеблові листки яйцевидні, або видовжено яйцевидні, 1–2 см завдовжки. Структура монокарпічного пагона рослин цього виду за диференціацією міжвузлів займає проміжне положення між ди- та поліциклічними пагонами [18]. Усі частини монокарпічного пагона у цього виду формуються упродовж попереднього року, включно з термінальною квіткою, яка залишається в бруньці; на наступний рік – лише видовжується квітконос і розкривається квітка [31]. Зазначають, що чим коротший вегетаційний період, тим більше у флорі рослин із заздалегідь закладеними квітками. Із збільшенням висоти на 100 метрів н.р.м. тривалість вегетаційного періоду у середньому скорочується на 3–4 доби [6]. На висоті 1800–2000 м н. р. м. вегетаційний період триває на 2–2,5 місяці менше, ніж на рівнині. Тому, у 88,3 % високогірних видів квітки закладаються за рік до їхнього розкриття [6]. Ми підтримуємо погляди А. І. Прокопів [18], що особливості морфогенезу *G. acaulis* – це результат його адаптації до дуже короткого вегетаційного періоду в умовах високогір'я. Крім того, видам *G. acaulis*, *G. punctata*, *G. lutea* [7] властива перерва у цвітінні. Це дозволяє рослинам відновити запас поживних речовин, необхідний для забезпечення процесів їх життєдіяльності, зокрема, й репродукції насіння.

До однієї із форм адаптивної реакції, що дозволяє рослинам накопичувати необхідну кількість енергії за короткого вегетаційного періоду, відносять й високу тривалість життя. *G. lutea* за тривалістю великого життєвого циклу відноситься до рослин з невизначено довгим життєвим циклом (триває понад 50 років); *G. punctata* – до рослин з тривалим великим життєвим циклом (30–50 років) [15]; тривалість життя *G. acaulis*, згідно наших досліджень, залежить від гіпсометричних рівнів: на нижчих висотах – 15–17 років, а на вищих – 17–20 років.

Від видів *G. lutea* та *G. punctata* таксон *G. acaulis* відрізняється не лише за структурою пагонових систем, але й зниженням величин морфометричних параметрів діаметру розетки, листків, монокарпачних пагонів. Мініатюризація є результатом нестачі енергетичних і матеріальних ресурсів. Вона виникла як пасивна реакція на погіршення умов існування та призводить до компактнішого розташування пагонів, утворення сланких або притиснутих до субстрату форм, зменшення розмірів. Мініатюризація проявляється навіть у межах одного виду за локалізації його популяцій на різних гіпсометричних рівнях. Зазначають про зменшення

морфометричних параметрів листків у рослин популяцій *G. lutea* з вищих гіпсометричних рівнів [16] та розмірів розетки листків і кількості репродуктивних пагонів у рослин *G. acaulis* [14].

Висотні умови росту позначаються й на морфології генеративних органів рослин *G. acaulis*. На відміну від рослин *G. lutea* і *G. punctata*, у цього виду квітки верхівкові, поодинокі. Є яйцеподібно-дзвоникоподібна чашечка (довжиною 2–3 см) з яйцеподібними, коротшими за трубочку зубцями. Віночок значно довший – 4–7 см завдовжки, лійкоподібно-дзвоникоподібний, має голубувато-синє забарвлення з оливково-зеленими плямами [17]. Розміри квіток високогірних видів рослин можуть збільшуватися з підвищенням висоти місцевості над рівнем моря [30] або, навпаки, зменшуватися [30, 34]. Це пояснюють зміною розподілу біомаси та перенаправленням синтезованих вуглеводів у репродуктивні органи [29] або розглядають як відповідь морфо-фізіології квіток на вплив умов високогір'я [26]. Так, зазначають про збільшення розмірів квіток *Gentiana straminea* Maximowicz із підвищенням висоти н. р. м. [28]. У порядку зростання величин морфометричних параметрів квіток досліджені види розташовуються у такий ряд: *G. lutea* – *G. punctata* – *G. acaulis*.

Відмінності умов проживання позначилися не лише на морфології пагонових систем та генеративних органів, але й на тривалості функціонування вегетативної сфери – листків розетки. Серед дослідників відсутні єдині погляди щодо належності рослин *G. lutea* до групи літньозелених або зимозелених. За даними одних авторів, листові розетки рослин *G. lutea* наприкінці другого року вегетації повністю відмирають, а зимують лише бруньки [4, 18]. Це зазначають й для *G. punctata* [18]. Іншими дослідниками встановлено, що восени, наприкінці другого року життєвого циклу, прикоренева розетка листків усіх рослин жовкне і замінюється новим розетковим пагоном, листки якого упродовж зими залишаються зеленими. Цей процес повторюється й на наступний рік. Лише на четвертому році онтогенезу на місці відмерлих розеток утворюються бруньки, які перебувають у стані спокою упродовж зимового періоду [15]. Рослини *G. acaulis* відносять до групи зимозелених рослин [18].

Завдяки збереженню під сніговим покривом листкам, фотосинтез у рослин відбувається вже одразу після танення снігу. На прикладі зимозелених високогірних видів роду *Gentiana* флори Кавказу показано, що життєздатність їх листків забезпечується завдяки накопиченню у клітинах епідермісу значної кількості олій, які й перешкоджають утворенню кристалів льоду у протоплазмі [2]. У тканинах цієї групи видів у несприятливий період утворюється й міцний хлорофіл-білковий-ліпідний комплекс [2]. Водночас зелені частини рослин є резервом поживних речовин, які за необхідності можуть бути швидко мобілізовані. Подовження тривалості вегетаційного періоду під снігом сприяє повному завершенню циклу розвитку, аж до утворення зрілого насіння в умовах короткого вегетаційного періоду. Виходячи із вище зазначеного, зимозелені листки розетки рослин *G. acaulis* є ще однією формою адаптивної реакції, яка забезпечує їх повноцінний розвиток в умовах високогір'я.

За даними літературних джерел [11, 16, 28], усім видам роду *Gentiana* властива дихогамія у поєднанні з геркогамією. Тому для тирличів характерні протандричні квіти, у яких спочатку дозріває лише андроцей, а лише згодом – гінцей. Крім того, тичинкові нитки здатні змінювати просторове розташування пильників, що дозволяє пилку висипатися на стінки трубочки віночка, тим самим уникаючи самозапилення. Існування цих 2 механізмів самоізоляції максимально знижує ризик інбридингу [11, 28] та дозволяє підтримати певний рівень генетичної різноманітності, навіть за умов просторової ізоляції популяцій. Це підтверджують результати досліджень генетичної структури шести ізольованих популяцій виду *G. lutea* з Українських Карпат [1]. Встановлено, що за значної генетичної ізоляції цих популяцій показники їх генетичної різноманітності за п'ятьма типами ПЛР-маркерів (RAPD, ISSR, CDDP, RGAP, IRAP) є високими, зокрема: P (частка поліморфних ампліконів) становить 93–99%; He (очікувана гетерозиготність) – 0,228–0,274; S (індекс Шеннона) – 0,368–0,423; Dj (генетичні відстані Жакарда) – 44,4–66%. Ці параметри не виходять за межі рівня генетичного поліморфізму, властивого й іншим таксонам родини Gentianaceae [1].

У науковій літературі відсутні дані щодо особливостей анатомічної будови листків досліджуваних видів. Є лише фрагментарні відомості, які стосуються анатомії генеративних пагонів виду *Gentiana algida* Pallas, подібного за морфологічною будовою до виду *G. acaulis*.

Внутрішня будова стебла цієї рослини має низку характерних анатомічних особливостей. Між деревиною і епідермісом розташована широка кора з великими повітряними порожнинами, оточеними паренхімними клітинами, які являють собою безперервні ходи, що тягнуться вздовж усього стебла рослини. Таким чином утворюється ціла система порожнин, які виконують роль термоізоляційної подушки. Це дозволяє вдень за сильної сонячної інсоляції не допускати перегріву рослини, а вночі – затримувати тепловіддачу з клітин назовні. Крім того, така будова дозволяє переживати короточасні, але доволі різкі перепади температур, які є характерними для високогір'я. Подібну анатомічну будову рослин часто порівнюють із термосом [2]. Припускають, що вона може бути обумовлена й необхідністю створення високого осмотичного тиску для підтримання водного балансу в умовах дефіциту вологи. У цьому випадку, зниження тургору сприяє зменшенню парціального тиску пари у міжклітинниках і, відповідно, збільшує всисну силу рослини [2].

G. lutea і *G. punctata* належать до вегетативно малорухомих рослин. У випадку *G. lutea* вегетативно розмножуються лише віргінільні і, значно рідше, іматурні та генеративні особини. У популяціях виду *G. punctata* до вегетативного розмноження здатні особини віргінільної та генеративної групи. У популяціях цих видів завжди є значна частка особин, які не приступають до вегетативного розмноження. Загалом, цей тип самопідтримання інтенсифікується лише за несприятливих умов середовища. Це підтверджують і результати анатомічних досліджень U. C. Samarakoon et al. [35] щодо процесу ініціювання вегетативного розмноження та розвитку адвентивних пагонів у рослин роду *Gentiana*, у тому числі й особин *G. lutea*. Було показано, що крім виступаючих над поверхнею перидерми ділянок із примордіями листків розетки, у перидермі перехідної зони каудексу 2–3 річних рослин *G. lutea* є зони дрібних недиференційованих клітин, з яких за стресових умов культури *ex vitro* й можуть утворюватися адвентивні пагони [35, 36]. Партикуляція та повна дезинтеграція у рослин видів *G. lutea* та *G. punctata* відбувається лише на субсенільній або сенільній стадіях розвитку [15]. Особини вегетативного походження мають значно нижчу життєвість і часто переходять у квазисенільний стан. Такі особливості біології розмноження цих видів значно ускладнюють можливість підтримання необхідної чисельності їх особин у сучасних високогірних фітоценозах Українських Карпат, видовий склад яких швидко трансформується в результаті демутаційних сукцесій, спричинених кліматичними змінами [8, 25, 27] та/або зміною інтенсивності пасторального навантаження [8].

Вид *G. acaulis* належить групи вегетативно рухомих рослин. Інтенсифікація вегетативного розмноження у цього таксона компенсує низьку схожість його насіння, зумовлену недорозвинутим зародком [19]. Розвиток системи їх тонких кореневищ у значній мірі залежить від запасу поживних речовин. Останнє визначають як умови середовища, фітоценотичне оточення, так й ступінь розвитку кореневої системи.

Функціональні особливості підземних органів високогірних рослин залежать від типу субстрату. У тих, що ростуть на щербенистих ґрунтах або на ґрунтах зі значним шаром підстилки, спостерігається геофітізація (тобто втягування рослин у землю). У процесі такої біоморфологічної адаптації високогірних видів сформувалися корені із добре розвинутою механічною тканиною [6]. За нестачі вологи такі корені здатні висихати, скорочуватися у довжину та втягувати рослину у ґрунт. Сильна коленхіматизація перициклу (а, відповідно, й геофітізація) характерна для багаторічних додаткових коренів рослин *G. acaulis* [18]. Це дозволяє виду виживати на щербенистих ґрунтах альпійських ценозів Українських Карпат. Однак через помірну паренхіматизацію вторинної флоєми та ксилеми корені рослин *G. acaulis* володіють незначною здатністю до запасання поживних речовин [18]. Тому зміна умов існування цього виду позначається як на його вегетативному, так і на генеративному розмноженні.

У видів *G. lutea*, *G. punctata* коренева система складається із багаторічних додаткових запасуючих коренів (довжиною до 60 см), що ззовні нагадують корені бобових. У *G. punctata*, окрім запасуючих, розвиваються ще й всисні (провідні) корені [18]. Зазначають, що корені цих таксонів мають потужну паренхіматозовану вторинну деревиною, яка містить інтерксілярну флоему, що й обумовлює їх крайню спеціалізацію до запасання речовин. Це підтверджують й

результати досліджень анатомічної будови запасуючих коренів *G. lutea*, здійснені U. C. Samarakoon et al. [35].

Підземна фітомаса у цих видів, як й у більшості високогірних рослин, зазвичай перевищує надземну у 3–7 разів [6]. Це детерміновано 2 чинниками: 1) необхідністю швидко проходити фази розвитку в умовах короткого вегетаційного періоду та створення для цього «депо» поживних речовин у підземних органах, що й зумовлює збільшення їх маси; 2) нестачею сполук нітрогену у високогірних ґрунтах, що й зумовлює збільшення всмоктуючої поверхні коренів.

Особливістю усіх досліджених видів є відсутність кореневих волосків, оскільки у субризодермальному шарі клітин екзодерми вже на ранніх фазах розвитку кореня зовнішні стінки потовщуються та суберинізуються. У подальшому відбувається поступове злищування ризодерми і функцію покривної тканини поступово виконують, у випадку *G. lutea* та *G. Punctata*, ектодерма, ендодерма, атипична покривна тканина перичиклічного походження та перидерма. У рослин *G. acaulis* функцію ризодерми поступово виконують лише ектодерма та ендодерма. Відсутність кореневих волосків у досліджених видів компенсується арбускулярною мікоризою (АМ) [31], яка є результатом симбіозу з гломовими грибами (*Glomeromycota*) [24, 37]. Встановлено, що АМ колонізують коріння рослин в обмін на вуглеводи. При цьому вони сприяють засвоєнню води та мінеральних речовин, підвищують толерантність рослин до патогенів, посухи, високої температури ґрунту, токсичних важких металів, екстремальних показників рН [31]. Досліджувані види утворюють мікоризу з «Paris»-типом АМ, гіфи якого вільно проникають через ризодерму та розвиваються лише всередині паренхімних клітин, заселяючи при цьому до 40 % клітин. Виділяють 2 типи гіфальних утворень: котушки (спіралі товстих гіф) і арбускули (сильно розгалужені гіфи різного діаметру) (рис. 3). Спіральні гіфи містять цитоплазму, ядра, мітохондрії, частинки глікогену і численні малі вакуолі, які часто включають лужні фосфатази і осміофільні гранули, описані як поліфосфати. У паренхімній клітині, в яку проникли гіфи збільшується кількість органел, особливо, мітохондрії і пластид, диктіосом, а також площа ендоплазматичного ретикулуму, що є ознакою посилення метаболічної активності клітини-живителя [31]. Вважають, що мікоризація значно підвищує поглинання рослинами сполук нітрогену та фосфору, що є особливо важливим за росту на бідних за поживними речовинами високогірних ґрунтах [12]. Тому за відсутності кореневих волосків обов'язкова ендомікориза є тим чинником, що лімітують умови функціонування кореневих систем цих видів.

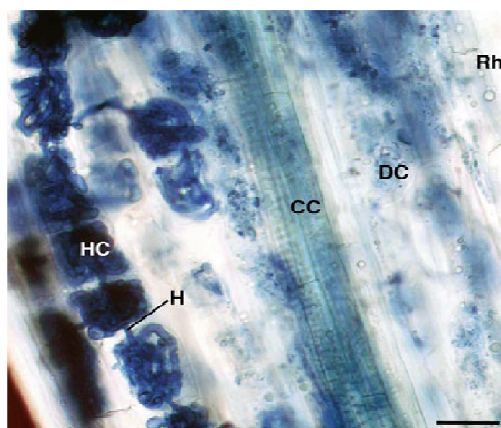


Рис. 3. АМ типу «Paris» у корені *Gentiana acaulis* L. Умовні позначення: HC – внутрішньоклітинні гіфальні котушки, H – гіфа-арбускул, що проростає безпосередньо з клітини до клітини, DC – деградовані внутрішньоклітинні гіфальні котушки, Rh – ризодерма, CC – центральний циліндр. Бар = 50 лм [31].

Висновки

Види *G. lutea*, *G. punctata* та *G. acaulis* у процесі тривалої еволюції виробили високу адаптивну здатність виживати й розмножуватися за екстремальних умов високогір'я. Однак анатомо-

морфологічні особливості їх пагонових та кореневих систем, специфіка репродуктивної біології, низька регенераційна здатність кореневих систем визначають їхню вразливість до порушення абіотичних або біотичних умов росту. Тому надмірне пасторальне та рекреаційне навантаження на високогірні угруповання у комплексі із посиленням глобального потепління можуть призвести до елімінації цих видів зі складу флори Українських Карпат.

1. Андреев И. О., Бублик Е. Н., Мосула М. З., Спиридонова Е. В., Дробык Н. М., Кунах В. А. Влияние фрагментации ареала на генетическое разнообразие растений на примере двух редких видов флоры Украины *Gentiana lutea* L. и *Iris pumila* L. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2015. Т. 17. С. 285–288.
2. Астамирова М. А.-М., Умаров М. У., Тайсумов М. А. Анатомио-физиологические адаптации криофильных растений центральной и восточной части главного Кавказского хребта. *Вестник КрасГАУ*. 2016. № 11. С. 114–122.
3. Бедей М. І., Кризь О. П., Волощук М. І., Маханець І. А. Тирлич жовтий (*Gentiana lutea* L.) в Українських Карпатах. Ужгород : ПП «Повч Р.М», 2010. 132 с.
4. Борисова Н. А. Формирование морфологической структуры горечавки желтой – *Gentiana lutea* L. *Вопросы фармакогнозии*. 1960. Т. 12. С. 311–317.
5. Вишневський В. І., Шевчук С. А. Використання даних дистанційного зондування Землі для з'ясування термічних особливостей Українських Карпат. *Український журнал дистанційного зондування Землі*. 2017. Т. 12. С. 47–52.
6. Волков И. В. Введение в экологию высокогорных растений: учебное пособие. Томск : Из-во ТГПУ, 2006. 416 с.
7. Кияк В. Г. Варіабельність онтогенезу особин у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2012. Т. 3 (10), № 1. С. 77–92.
8. Кияк В. Г., Білонога В. М. Сучасні структурні зміни популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. *Наукові записки державного природознавчого музею*. 2016. Т. 32. С. 39–48.
9. Кияк В. Г., Штупун В., Білонога В. М. Кліматогенні загрози популяціям рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2016. Вип. 74. С. 104–115.
10. Климишин О. Оптимізація, охорона і раціональне використання рослинності високогір'я та верхньої межі лісу Українських Карпат. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2010. Вип. 54. С. 27–40.
11. Кушинська М. Комахи-запилювачі тирличів роду *Gentiana* L. у високогір'ї Українських Карпат. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2009. Вип. 51. С. 102–109.
12. Лавренов Н. Г., Зернов А. С., Кипкеев А. М., Текеев Д. К., Семенова Р. Б., Ахметжанова А. А., Переведенцева Л. Г., Судзиловская Н. А., Корнеева М. Ю., Онипченко В. Г. Микориза растений в экстремальных условиях: альпийские ковры Армении. *Журнал общей биологии*. 2017. Т. 78, № 4. С. 80–85.
13. Ліханов А. Ф., Пентелюк О. С., Григорюк І. П., Костенко С. М. Просторова специфічність нагромадження фенолів у листках рослин гіркокаштана звичайного (*Aesculus hippocastanum* L.). *Биоресурсы и природопользование*. 2016а. Т. 8, № 3–4. С. 5–13.
14. Микітчак Т., Решетило Т. О., Царик Й. Консортивна структура тирличу ваточниковидного (*Gentiana asclepiadea* L.) і тирличу безстеблого (*Gentiana acaulis* L.) масиву Чорногора (Українські Карпати). *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2009. Вип. 50. С. 35–43.
15. Москалюк Б. І. Інтродукція *Gentiana lutea* L. в Українських Карпатах. *Інтродукція рослин*. 2013б. № 1. С. 22–26.
16. Москалюк Б. І., Комендар В. І. Високогірні види роду *Gentiana* L. в Українських Карпатах та наукові основи їх охорони. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія «Біологія»*. 2008. Т. 24. С. 234–243.
17. Нестерук Ю. Рослинний світ Українських Карпат: Чорногора. Екологічні мандрівки. Львів, 2003. 345 с.
18. Прокопів А. І. Структурна організація пагонових систем *Gentiana* L. *Modern Phytomorphology*. 2012. Vol. 1, No 7–9. С. 149–152.
19. Страшний Н. М., Грицак Л. Р., Леськова О. М. Використання біотехнологічних методів для збереження *Gentiana acaulis* L. в Українських Карпатах. *Науковий вісник Чернівецького університету : збірник наук. праць*. Вип. 145: Біологія. 2002. С. 154–159.
20. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я. П. Дідуха. Київ : Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.

21. Чопик В. І. Високогірна флора Українських Карпат. Київ: Наукова думка, 1976. 269 с.
22. Borman J., Szilagyı A., Hideg E. Role of plant phenolics in UV-protection. *29 Annual Meeting of the American Society of Photobiology*. Chicago, 2004. Abstracts.
23. Boston R. S., Vittanen P. V., Vierling E. Molecular chaperones and protein folding in plants. *Plant Molecular Biology*. 1996. Vol. 32 (1–2). С. 191–222. doi: 10.1007 / BF00039383.
24. Brundrett M. C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil*. 2009. Vol. 320, № 1–2. P. 37–77.
25. Catorci A., Piermarteri K., Tardella F. M. Peco-climatic and land use preferences of *Gentiana lutea* subsp. *lutea* in central Italy. *Plant Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 147, № 2. P. 176–186. doi: 10.5091/plecevo.2014.962.
26. Chandler J. The hormonal regulation of flower development. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2011. Vol. 30. P. 242–254.
27. Cuena-Lombraña A., Mauro F., Fenu G., Cogoni D., Bacchetta G. The impact of climatic variations on the reproductive success of *Gentiana lutea* L. in a Mediterranean mountain area. *International Journal of Biometeorology*. 2018. Vol. 62, № 7. P. 1283–1295. doi: 10.1007/s00484-018-1533-3
28. Duan Y., He Ya., Liu J. Reproductive ecology of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Gentiana straminea* (Gentianaceae), a hermaphrodite perennial characterized by herkogamy and dichogamy. *Acta Oecologica*. 2005. Vol. 27. P. 225–232. doi:10.1016/j.actao.2005.01.003.
29. Hautier Y., Randin C. F., Stöcklin, J., Guisan, A. Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology*. 2009. Vol. 2, No 3. P. 125–134. doi: 10.1093/jpe/rtp011.
30. He J. Dong T., Huang K., Yang Y., Li D., Xu X., He X. Sex-specific floral morphology, biomass, and phytohormones associated with altitude in dioecious *Populus cathayana* populations. *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7, Iss. 11. P. 3976–3986. doi: 10.1002/ece3.2808.
31. Kolaříková Z. The Role of Arbuscular Mycorrhiza in the Growth and Development of Plants in the Family Gentianaceae: The Gentianaceae. Vol. 1: Characterization and Ecology. Berlin Heidelberg : Springer-Verlag, 2014. P. 303–316.
32. Körner C. Concepts in empirical plant ecology. Grubb Review. *Journal Plant Ecology & Diversity*. 2018. Vol. 11, Iss. 4. P. 405–428. doi: 10.1080/17550874.2018.1540021.
33. Körner Ch. Alpine plant life: functional plant ecology of high moun. Heidelberg : Springer, Science & Business, 2003. 298 p. doi: 10.1007/978-3-642-18970-8.
34. Nagano Y., Abe K., Kitazawa T. et al. Changes in pollinator fauna affect altitudinal variation of floral size in a bumblebee-pollinated herb. *Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 4 (17). P. 3395–3407. doi: 10.1002/ece3.1191
35. Samarakoon U. C., Funnell K. A., Woolley D. J., Ambrose B. A., Morgan E. R. Anatomical investigations determining the origin of crown buds on the transition zone of gentians. *New Zealand journal of botany*. 2013. Vol. 51, № 4. P. 264–274. doi: 10.21273/JASHS.139.1.13.
36. Scippa G. S., Trupiano D., Rocco M., Di Iorio A., Chiatante D. Unravelling the response of poplar (*Populus nigra*) roots to mechanical stress imposed by bending. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2008. Vol. 142. Iss. 2. P. 401–413. doi: 10.1080/11263500802151058.
37. Wang B., Qiu Y.-L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*. V. 16. № 5. P. 299–363. doi: 10.1007/s00572-005-0033-6.

References

1. Andreev I.O., Bublyk O.M., Mosula M.Z., Spiridonova K.V., Drobyk N.M., Kunakh V.A. Impact of habitat fragmentation on genetic diversity of plants in two rare species of the ukrainian flora *Gentiana lutea* L. and *Iris pumila* L. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2015. Vol. 17. P. 284–288. [in Russian]
2. Astamirova M.A.-M., Umarov M.U., Taisumov M.A. Anatomical and physiological adaptations of cryophilic plants of central and eastern main Caucasus ridge. *Vestnik KrasGAU*. 2016. № 11. S. 114–122. [in Russian]
3. Bedey M. I., Krys' O. P., Voloshchuk M. I., Makhnats' I. A. Tyrlych zhovtyy (*Gentiana lutea* L.) v Ukrayins'kykh Karpatakh. Uzhhorod : PP «Povch R.M», 2010. 132 s. [in Ukrainian]
4. Borysova N. A. Formyrovanye morfolohycheskoy struktury horechavky zheltoy – *Gentiana lutea* L. *Voprosy farmakohnozyy*. 1960. T. 12. S. 311–317. [in Russian]
5. Vyshnevskiy V. I., Shevchuk S. A. The use of remote sensing metods for determination of the thermal characteristics of the Ukraianian Carpathians. *Ukrai'ns'kyj zhurnal dystancijnogo zonduvannja Zemli*. 2017. T. 12. S. 47–52. [in Ukrainian]

6. Volkov I. V. Vvedenie v jekologiju vysokogornyh rastenij: uchebnoe posobie. Tomsk : Iz-vo TGPU, 2006. 416 s. [in Russian]
 7. Kyyak V. H. Variability of the ontogeny of individuals in populations of the rare plant species from high mountain zone of the Ukrainian Carpathians. *Naukovi osnovy zberezhennja biotychnoi' riznomanitnosti*. 2012. Vol. 3(10), № 1. S. 77–92. [in Ukrainian]
 8. Kyyak V., Shtupun V., Bilonoha V. Climatic threats to population of rare and endemic plants in upper part of the Ukrainian Carpathians. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*. 2016. Iss. 74. P. 104–115. [in Ukrainian]
 9. Kyyak V. H., Bilonoha V. M. Current structural changes in plant populations in the upper part of the Ukrainian Carpathians. *Naukovi zapysky derzhavnogo pryrodoznavchogo muzeju*. 2016. Vol. 32. S. 39–48. [in Ukrainian]
 10. Klymyshyn O. Optimization, protection and rational using of the Ukrainian Carpathians highlands vegetation and high boundary of the forest. *Visnyk of the Lviv University. Biology series*. 2010. Iss. 54. P. 27–40. [in Ukrainian]
 11. Kushynska M. Insect Pollinators of Gentian of the genera *Gentiana* L. in highlands of Ukrainian Carpathians. *Visnyk of the Lviv University. Biology series*. 2009. Iss. 51. S. 102–109. [in Ukrainian]
 12. Lavrenov N. G., Zernov A. S., Kipkeev A. M., Tekeev D. K., Semenova R. B., Akhmetzhanova A. A., Perevedentseva L. G., Sudzilovskaya N. A., Korneecheva M. Yu., Onipchenko V. G. Plant mycorrhiza under extreme conditions: Alpine snowbeds in Armenia. *Zhurnal obshhej byologyy*. 2017. Vol. 78, № 4. P. 80–85. [in Russian]
 13. Likhanov A., Penteliuk O., Grigoryuk I., Kostenko S. Spatial specificity taking phenols are in leaves of horse chestnut plants (*Aesculus hippocastanum* L.). *Biological Resources and Nature Management*. 2016. Vol. 8, №3–4. P. 5–13. [in Ukrainian]
 14. Mykitchak T., Reshetylo O., Tsaryk J. The consortive structure of *Gentiana asclepiadea* L. and *Gentiana acaulis* L. in Chornohora massif (Ukrainian Carpathians). *Visnyk of the Lviv University. Biology series*. 2009. Iss. 50. S. 35–43. [in Ukrainian]
 15. Moskalyuk B. Introduction of *Gentiana lutea* L. in Ukrainian Carpathians. *Introdukciya roslyn*. 2013. № 1. S. 22–26. [in Ukrainian]
 16. Moskalyuk B. I., Komendar V. I. Gentiana L. high-mountainous species in Ukrainian Carpathians and scientific foundations of their protection. *Sci. Bull. Uzhgorod Univ. (Ser. Biol.)*. 2008. Vol. 24. S. 234–243. [in Ukrainian]
 17. Nesteruk Yu. Roslynnyy svit Ukrayins'kykh Karpat: Chornohora. Ekolohichni mandrivky. L'viv, 2003. 345 s. [in Ukrainian]
 18. Prokopiv A. I. Structural organization of shoot system of *Gentiana* L. *Modern Phytomorphology*. 2012. Vol. 1 P. 149. [in Ukrainian]
 19. Strashnyuk N. M., Hrytsak L. R., Les'kova O. M. Vykorystannya biotekhnolohichnykh metodiv dlya zberezhennya *Gentiana acaulis* L. v Ukrayins'kykh Karpatakh. *Naukovyy visnyk Chernivets'koho universytetu : zbirnyk nauk. prats'*. Vyp. 145: Biolohiya, 2002. S. 154–159. [in Ukrainian]
 20. Chervona knyha Ukrayiny. Roslynnyy svit / za red. Ya. P. Didukha. Kyiv : Hlobalkonsaltnyh,, 2009. 900 s. [in Ukrainian]
 21. Chopyk V. I. Vysokohirna flora Ukrayins'kykh Karpat. Kyiv: Naukova dumka, 1976. 269 s. [in Ukrainian]
 22. Borman J., Szilagyi A., Hideg E. Role of plant phenolics in UV-protection. *29 Annual Meeting of the American Society of Photobiology*. Chicago, 2004. Abstracts.
 23. Boston R. S., Vittanen P. V., Vierling E. Molecular chaperones and protein folding in plants. *Plant Molecular Biology*. 1996. Vol. 32 (1–2). C. 191–222. doi: 10.1007 / BF00039383.
 24. Brundrett M. C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil*. 2009. Vol. 320, № 1–2. P. 37–77.
 25. Catorci A., Piermarteri K., Tardella F. M. Peco-climatic and land use preferences of *Gentiana lutea* subsp. *lutea* in central Italy. *Plant Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 147, № 2. P. 176–186. doi: 10.5091/pelevevo.2014.962.
 26. Chandler J. The hormonal regulation of flower development. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2011. Vol. 30. P. 242–254.
 27. Cuena-Lombraña A., Mauro F., Fenu G., Cogoni D., Bacchetta G. The impact of climatic variations on the reproductive success of *Gentiana lutea* L. in a Mediterranean mountain area. *International Journal of Biometeorology*. 2018. Vol. 62, № 7. P. 1283–1295. doi: 10.1007/s00484-018-1533-3
 28. Duan Y., He Ya., Liu J. Reproductive ecology of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Gentiana straminea* (Gentianaceae), a hermaphrodite perennial characterized by herkogamy and dichogamy. *Acta Oecologica*. 2005. Vol. 27. P. 225–232. doi:10.1016/j.actao.2005.01.003.
- 100 ISSN 2078-2357. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол., 2020, № 1–2 (79)

29. Hautier Y., Randin C. F., Stöcklin, J., Guisan, A. Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology*. 2009. Vol. 2, No 3. P. 125–134. doi: 10.1093/jpe/rtp011.
30. He J. Dong T., Huang K., Yang Y., Li D., Xu X., He X. Sex specific floral morphology, biomass, and phytohormones associated with altitude in dioecious *Populus cathayana* populations. *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7, Iss. 11. P. 3976–3986. doi: 10.1002/ece3.2808.
31. Kolaříková Z. The Role of Arbuscular Mycorrhiza in the Growth and Development of Plants in the Family Gentianaceae: The Gentianaceae. Vol. 1: Characterization and Ecology. Berlin Heidelberg : Springer-Verlag, 2014. P. 303–316.
32. Körner C. Concepts in empirical plant ecology. Grubb Review. *Journal Plant Ecology & Diversity*. 2018. Vol. 11, Iss. 4. P. 405–428. doi: 10.1080/17550874.2018.1540021.
33. Körner Ch. Alpine plant life: functional plant ecology of high moun. Heidelberg : Springer, Science & Business, 2003. 298 p. doi: 10.1007/978-3-642-18970-8.
34. Nagano Y., Abe K., Kitazawa T. et al. Changes in pollinator fauna affect altitudinal variation of floral size in a bumblebee-pollinated herb. *Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 4 (17). P. 3395–3407. doi: 10.1002/ece3.1191.
35. Samarakoon U. C., Funnell K. A., Woolley D. J., Ambrose B. A., Morgan E. R. Anatomical investigations determining the origin of crown buds on the transition zone of gentians. *New Zealand journal of botany*. 2013. Vol. 51, № 4. P. 264–274. doi: 10.21273/JASHS.139.1.13.
36. Scippa G. S., Trupiano D., Rocco M., Di Iorio A., Chiatante D. Unravelling the response of poplar (*Populus nigra*) roots to mechanical stress imposed by bending. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2008. Vol. 142. Iss. 2. P. 401–413. doi: 10.1080/11263500802151058
37. Wang B., Qiu Y.-L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*. V. 16. № 5. P. 299–363. doi: 10.1007/s00572-005-0033-6.

L. R. Hrytsak, N. M. Drobyk

Ternopil Volodymyr Hnatuk National Pedagogical University, Ukraine

ADAPTIVE STRATEGIES OF *GENTIANA* L. SPECIES UNDER THE CONDITIONS OF UKRAINIAN CARPATHIAN HIGHLANDS

Peculiarities of adaptive strategies of rare species of *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L., which allow them to survive in the highlands of the Ukrainian Carpathians, are analyzed. The ability of these species to survive in the highlands is determined not by their individual adaptive properties, but by the integrated interaction of morphological, anatomical, physiological, biorhythmological, reproductive and other features, which increase the adaptability of plants to specific habitats and shape their individual survival strategies.

The findings show that the formation of semi-rosette structures in plant species of *G. lutea*, *G. punctata*, and *G. acaulis* is a morphological property that allows them to exist in specific conditions of the highlands, where the surface layer of air is heated better. A number of passive and active mechanisms of protection of generative organs are revealed.

The upper leaves of monocarpic shoots of *G. lutea* and *G. punctata* together with the membranous cups create a kind of "micro-greenhouse" that protects the ovary from temperature changes. Both species are characterized by alternation of flowers in the inflorescence, which reduces the risk of damage in case of sudden frosts and belongs to the group of active adaptations that provide a favorable temperature for the development of generative organs of plants.

The corolla of *G. punctata* plants is densely covered with dark spots, and in *G. acaulis* plants it has a bluish color with olive-green spots. This is a sign of high content of anthocyanins, the biosynthesis of which is enhanced at low temperatures and increase the background of UV radiation and partially compensates for the lack of thermal energy in plants and protects them from short-wave radiation.

There is a correlation between the size of the corolla in plants and the hypsometric level of growth of species: increase in altitude above the sea level leads to size increase too. All species are characterized by a break in flowering and high life expectancy, which allows plants to restore the supply of nutrients necessary to ensure the processes of life, including seed production during a short-term vegetation period. These species are also characterized by miniaturization of morphometric parameters, which is a manifestation not only of interspecific features, but is also typical of the given

species due to the localization of its populations at different hypsometric levels. The study demonstrated that differences in living conditions also affected the duration of functioning of rosette leaves. In species with lower hypsometric growth levels (*G. lutea* and *G. punctata*) only immature plants belong to the group of evergreen plants, and in the alpine species of *G. acaulis* - plants of all stages of ontogenesis. This allows plants to carry out photosynthesis immediately after the snow melts. The research findings reveal that the growing conditions also affected the morphology and anatomy of underground organs, which in *G. lutea* and *G. punctata* are represented by perennial additional storage roots with strong parenchymal secondary wood and interxylary phloem. In *G. acaulis*, the root system is represented by thin additional roots, which are characterized by moderate parenchymatization of the secondary phloem and xylem. Accordingly, it affects the storage of nutrients, the depot of which in *G. lutea* and *G. punctata* has a root system, and in *G. acaulis* - a rosette of leaves. The peculiarity of these species is the absence of root hairs, which is compensated by the development of arbuscular mycorrhiza, which is the result of symbiosis with glomus fungi (Glomeromycota).

Key words: *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis*, adaptation strategies, morphology, physiology, anatomy.

Надійшла 06.05.2020.

УДК: 612.115-083-001.8

doi: 10.25128/2078-2357.20.1-2.14

Н. О. ШУРКО, В. Л. НОВАК

ДУ «Інститут патології крові та трансфузійної медицини НАМН України»
вул. Генерала Чупринки, 45, Львів, 79057
e-mail: natalia_shurko@ukr.net

МЕТОДОЛОГІЧНІ ПІДХОДИ ОДЕРЖАННЯ ФАКТОРА VIII ЗСІДАННЯ КРОВІ

Проведено аналіз і систематизацію даних літератури щодо основних технологій одержання фактора VIII (FVIII) зсідання крові.

Відзначено, що традиційні методи виділення FVIII включають стадії осадження, що були спрямовані на усунення білкових домішок, таких як фібриноген, фібрoneктин та імуноглобуліни. Встановлено, що використання хроматографічних методів у технології виведення FVIII дозволило отримати препарати високого рівня чистоти та питомої активності.

Ключові слова: зсідання, плазма, фактор VIII (FVIII), розділення.

Фактор зсідання крові VIII (FVIII) – це неферментативний кофактор активованого фактора IX (FIXa), що належить до високомолекулярних білків (молекулярна маса FVIII приблизно 330 кДа) та нестабільний через можливі процеси активації/інактивації [14]. У плазмі крові людини FVIII знаходиться в концентрації 1–2 мг/мл, стабільний при рН 6,5–8,5, ізoeлектрична точка є в межах 6,95–7,02. Вроджений чи набутий дефіцит FVIII є причиною виникнення розвитку гемофілії А, лікування якої полягає у компенсаторному введенні препаратів фактора як плазмового, так і рекомбінантного походження. Плазмові препарати є дешевші у порівнянні з рекомбінантними, проте не можуть гарантувати абсолютну вірусну безпеку. З іншого боку відмічено, що ризик розвитку інгібіторних антитіл до FVIII рекомбінантного зразка майже удвічі вищий (27,4 %), ніж для плазмових препаратів (14,3 %) [15].

Безумовно, білки плазми крові, що знаходяться у значно вищій концентрації, чи ті, що проявляють подібні фізико-хімічні властивості, заважають очищенню FVIII. Проведення попередніх етапів осадження/ преципітації нецільових білків не тільки полегшує процес виділення бажаного білка (FVIII), але й покращує його аналітичні характеристики, оскільки