

УДК 613.6:621

К 80-ЛЕТИЮ ШАФРАНА ЛЕОНИДА МОИСЕЕВИЧА



Статья посвящена жизни и научному творчеству известного украинского ученого – Шафрана Леонида Моисеевича.

Ключевые слова: Шафран Леонид Моисеевич, психофизиология, гигиена

18 февраля 2016 года исполняется 80 лет ШАФРАНУ Леониду Моисеевичу, доктору медицинских наук, профессору, Заслуженному деятелю науки и техники Украины, Почетному работнику морского и речного флота Украины, первому заместителю директора ГП «Украинский научно-исследовательский институт медицины транспорта» Минздрава Украины (Одесса).

За 50 лет своей активной и разносторонней научной деятельности он внес существенный вклад в развитие морской медицины, медицины транспорта, промышленной, транспортной и биохимической токсикологии, гигиены и токсикологии полимерных материалов, в том числе в теорию и практику пожаробезопасности и токсикологии горения полимеров, проблему адаптации человека в экстремальных условиях производственной и окружающей среды, психофизиологию операторского труда.

Л.М. Шафран родился в г. Коростень Житомирской области, Украина, в семье служащих. В 1954 г. окончил среднюю школу с медалью в г. Черновцы. Далее вся жизнь связана с Одессой, где в 1954 г. поступил и в 1957 г. окончил с отличием Военно-морское медицинское училище. После увольнения в запас в связи с сокращением Вооруженных сил СССР в 1959 г. поступил и в 1966 г. окончил лечебный факультет Одесского государственного медицинского института им. Н.И. Пирогова с отличием и, одновременно, в 1964 г. – биологический факультет Одесского государственного университета им. И.И. Мечникова с отличием.

С 1959 г. работал помощником эпидемиолога, врачом Бассейновой санэпидстанции Черноморско-Азовского водздравотдела. В июле 1965 г. организовал и возглавил Бассейновую токсикологическую лабораторию Черноморско-Азовского водздравотдела, которая вскоре стала научно-практическим центром медицины

водного транспорта на Южном, а затем и других морских и речных бассейнах страны. Это определялось бурным развитием отечественного морского флота и судостроения. За короткое время штат лаборатории вырос с 4-х до 104-х сотрудников, которые выполняли исследования в интересах Министерств Морского флота, Судостроительной промышленности, Общего и Среднего машиностроения на общую сумму более 1 млн. руб. в год. Лаборатория была оснащена современным оборудованием и аппаратурой, вычислительной техникой, имела виварий и комплекс затравочных камер. Ныне лаборатория переросла в отдел гигиены и токсикологии и бессменным руководителем их вот уже более 50 лет является Леонид Михайлович Шафран.

Тесные творческие связи у коллектива лаборатории сложились с Центральными НИИ морского флота и технологии судостроения, НПО «Прометей», «Алмаз», «Рубин», НПО «Энергия», Черноморским и Латвийским морскими пароходствами, судостроительными и судоремонтными предприятиями на всех морских бассейнах страны. Наряду с большим объемом проводимых в лаборатории химико-аналитических и экспериментальных исследований, сотрудники выполняли их непосредственно на судах в длительных морских рейсах, участвовали в производственных испытаниях на береговых объектах и в приемке судов в эксплуатацию. Сам Л.М. Шафран совершил в 1964-1992 гг. десятки морских рейсов в качестве судового врача и врача-исследователя продолжительностью до 9 месяцев, в том числе кругосветное плавание на т/х «Котовский». Результаты исследований легли в основу ряда положений и медицинского приложения к Международному кодексу морской перевозки опасных грузов (IMDG Code), отечественных «Правил морской перевозки опасных грузов» (МОПОГ) трех изданий 1968, 1977 и 1990 гг., Санитарных правил для морских, речных судов и портов СССР, обоснования максимально допустимых сроков непрерывного плавания, внедрения новых режимов труда и отдыха плавсостава, эксплуатации судов сокращенными экипажами, разработки системы профессионального психофизиологического отбора моряков, профилактики нейротоксикозов у членов экипажей 4-х поколений судов-газовозов и химовозов, системы гигиенической регламентации полимеров и лакокрасочных материалов судостроительного, транспортного назначения, для надводных, подводных и космических объектов, в том числе принципов создания композиций с заданными гигиеническими свойствами. Руководство по морской медицине вышло в Гейдельберге, Нью-Йорке, Токио и Лондоне и получило широкое распространение во всех морских государствах мира.

Этому способствовали тесные творческие связи и научно-методическая помощь ученых Киевского НИИ гигиены труда и профзаболеваний, ВНИИГИНТОКСа, НИИ им. А.Н. Марзеева, НИИГВТ, ВНИИЖГа, ВМА им. С.М. Кирова, Института медико-биологических проблем мединститутами Одессы, Киева, Львова, Москвы, Риги, Ростова на Дону и др. Это обеспечило высокий научный уровень и практическую значимость, результативность выполняемых НИР, получивших высокую оценку у нас в стране и за рубежом.

Все это послужило одной из предпосылок открытия в 1978 г. в Одессе Филиала НИИ гигиены водного транспорта (Москва), а в 1988 г. – Всесоюзного НИИ гигиены водного транспорта Минздрава СССР (с 1992 г. – Украинский НИИ медицины транспорта Минздрава Украины). С этими учреждениями связана вся последующая научная деятельность Л.М. Шафрана как заведующего отделом, заместителя директора по научной работе и первого заместителя директора института. Установленные в то время международные научные связи с учеными более 20 стран мира частично поддерживаются по настоящее время.

Кроме научной и организаторской деятельности Леонид Михайлович большое внимание уделял и учебно-педагогической, которая была связана с Институтом

повышения квалификации работников Министерства морского транспорта (ныне Институт последипломного образования руководящих работников морского транспорта) в Одессе, где он в течение многих лет читал курс «Гигиена труда и производственная санитария на морском транспорте». Он читал лекции о гигиене и токсикологии водного транспорта в Болгарии, Германии, Польше, Финляндии, участвовал в работе и выступал с докладами на Международных конгрессах, конференциях, симпозиумах в этих странах, а также в Англии, Испании, Италии, США, Турции.

Л.М. Шафран является автором более 600 научных работ, в том числе 18 монографий, руководств и справочников, около 30 авторских свидетельств и патентов. В 1968 г. он защитил кандидатскую, в 1982 г. - докторскую диссертацию, в 1985 г. ему присвоено звание профессора, а в 2005 г. – Заслуженного деятеля науки и техники Украины. Им подготовлено более 20 кандидатов и 7 докторов наук. Он ведет активную научную общественную деятельность, являясь членом правлений Украинских научных обществ гигиенистов, токсикологов, председателем ассоциации микроэлементологов Украины, членом экспертного совета ДАК МОН Украины, членом специализированного совета при Институте медицины труда НАМН Украины, председателем комиссии по гигиене и токсикологии полимерных материалов Комитета по вопросам гигиенического регламентирования Минздрава Украины, входит в редакции и редакционные советы ряда отечественных и зарубежных научных периодических изданий. В 1967-1976 гг. он являлся экспертом Международной морской организации при ООН (ИМО), в 1975-1980 гг. – членом Консультативного совета ВОЗ по охране здоровья моряков, был приглашенным профессором в Болгарии, Германии, Казахстане, России, является действительным членом (академиком) ряда общественных Международных Академий, в том числе Экологии и безопасности жизнедеятельности (МАНЭБ), Человека в аэрокосмических системах (МАЧАКС), Судостроения. Он является почетным профессором Всероссийского НИИ железнодорожной гигиены, был принят в члены Международной ассоциации морских врачей, Американского химического общества, Российского общества медицинской элементологии.

За плодотворную научную деятельность Л.М. Шафран награжден орденом «Знак Почета» и медалями СССР, 5 медалями ВДНХ СССР, значком «Отличник здравоохранения», медалью им. М.В. Ломоносова (МАНЭБ), медалью им. Бернарда Нохта Института морской медицины и тропических болезней в Гамбурге, Почетным дипломом Института морской медицины в Гданске, грамотами Министерства здравоохранения и Министерства внутренних дел Украины.

Широкая эрудиция профессора Шафрана, организаторские способности, его творческое горение и энтузиазм, присущий ему уникальный сплав интеллигентности и решительности, большое человеческое обаяние всегда оказывали огромное влияние на тех, кому выпало счастье учиться у него и работать вместе с ним.

Свое 80-летие Л.М. Шафран встречает в активной форме, полон научных планов, творческих идей и начинаний. Пользуясь возможностью, желаем юбиляру крепкого здоровья, трудового долголетия, исполнения желаний, новых творческих успехов и новых друзей.

Литература

1. Канеп В.В. Адаптация человека в экстремальных условиях среды / В.В. Канеп, Д.С. Слуцкер, Л.М. Шафран. - Рига: «Звайгзне», 1980.- 184с.
2. Войтенко А. М. Гигиена обитаемости морских судов / А. М. Войтенко, Л. М. Шафран. – К.: Здоров'я, 1989. – 136 с.
3. Шафран Л. М. Теория и практика профессионального психофизиологического отбора моряков / Л. М. Шафран, Э. М. Псядло. – Одесса: Феникс, 2008. – 292 с.

4. Психофизиологические особенности структуры профессионально важных качеств операторов АЭС / Шафран Л. М. и др. / Український журнал з проблем медицини праці. – 2013. - 3(36). – С. 57-65.
5. Shafran L. Psychophysiologic aspects of the problem of pirates activity in the world ocean as a kind of humanitarian crisis / L. Shafran, V. Golikova, W. Zukow// Journal of Health Sciences. – 2014. – № 04 (06) – P. 119–126.

References

1. Kanep V.V., Slutsker D.S., Shafran L.M. (1980). Adaptation of man in the extreme terms of environment. Ryha: «Zvayhzne». 184 p. (in Rus.)
2. Voytenko A.M., Shafran L.M. (1989). Hygiene of inhabited of maritime courts. K.: Zdorov"ya. – 136 p. (in Rus.)
3. Shafran L.M., Psyadlo E.M. (2008). Theory and practice of professional psychophysiologic selection of sea-folk. Odessa: Fenyks. 292 p. (in Rus.)
4. Shafran L.M. et al (2013). Psychophysiologic features of structure is professional important qualities of operators of AES / Ukrayins'kyi zhurnal z problem medytsyny pratsi. 3(36). P. 57-65. (in Rus.)
5. Shafran L., Golikova V., Zukow W. (2014). Psychophysiologic aspects of the problem of pirates activity in the world ocean as a kind of humanitarian crisis. Journal of Health Sciences. 4 (06). P. 119–126.

Summary. *Makarenko N.V., Lyzogub V.S. Shafran Leonyd Moyseevych - of the 80-year from a birthday. The article is dedicated to the life and scientific work of the famous Ukrainian scientist – Shafran Leonyd Moyseevych.*

Keywords: Shafran Leonyd Moyseevych, psychophysiology, hygiene

Макаренко Н.В., Лизогуб В.С.

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією	29.01.2016
Прийнято до публікації	05.02.2016

УДК 612.8

М.П. Бондаренко (Рассомагіна), В.І. Кравченко
О.В. Бондаренко, М.Ю. Макачук

ЕЕГ- КОРЕЛЯТИ АНАЛІЗУ ІНФОРМАЦІЇ ПРИ ПРОХОДЖЕННІ ЕМОЦІЙНОГО СТРУП ТЕСТУ НА ФОНІ ПРЕД'ЯВЛЕННЯ ЗОБРАЖЕНЬ IAPS

Метою дослідження стало вивчення особливостей аналізу інформації різного ступеня складності у лівшів та правшів з використанням псевдослів, емоційного Струп-тесту окремо та на фоні картинок різної валентності та рівнем активації (arousal) з міжнародної бази IAPS. В обстеженні взяли участь 70 студентів обох статей.

За однакових умов емоційний Струп тест на фоні зображень IAPS (позитивних, еротичних, нейтральних, негативних) викликає більше зон активації та більшу кількість когерентних зв'язків, ніж на чорному фоні. Аналіз картинки здатний інтерферувати з аналізом слова, що відображається в виникненні реверсії ефекту Струпа, але не впливає на точність виконання завдання. Ефект Струпа, що виражається в подовження часу називання емоційно-забарвленого слова проявляється лише за умови його демонстрації на фоні еротичної картинки та відносно нейтрального слова на фоні нейтральної картинки. Розподіл уваги та контроль точності виконання завдання у правшів забезпечується на частотах тета ритму. Всі слова на фоні зображень IAPS аналізувались довше, ніж аналогічні слова на чорному фоні.

Ключові слова: емоційний Струп-тест, IAPS, псевдослова.

Постановка проблеми. Аналіз останніх досліджень і публікацій. В умовах стрімкого розвитку новітніх технологій мегабайти різномірної інформації щосекунди надходять до аналізуючих систем головного мозку людини, які часто не справляються з подібними об'ємами, що може бути однією з причин виникнення хронічної втоми [1] та розсіяності уваги [2] на робочому місці та, як наслідок, низької продуктивності праці. Загально визнаним є факт, що через обмежену потужність ресурсів обробки інформації стимулам необхідно змагатись за ресурси сенсорного аналізу [3, 4]. Зокрема, емоційні стимули здатні захоплювати ресурси обробки візуальної інформації, привертати увагу на відміну від емоційно-нейтральних стимулів [5, 6]. Класичною моделлю для дослідження мимовільної та вибіркової уваги є емоційний Струп-тест [7], в літературі відомий як модифікація класичного Струп-тесту [8]. На сьогоднішній день, посилюючись на феномен Струпа, відомо, що час називання кольору, яким написано слово, за умови неузгодження з семантичним значенням слова, зростає [5]. Із розпізнаванням слів найчастіше пов'язують задню ділянку скронево-потиличної кори лівої півкулі (visual word form area, VWFA) – прилеглу до веретенувидної звивини. Активація цієї зони відбувається при появі стимулів, що складаються з літер незалежно від їх розташування у просторі [9]. Також в автоматичному (мимовільному) аналізі лексичних одиниць задіяна задня нижня скронева звивина разом із VWFA [10]. З аналізом емоційного контексту стимулів загалом, і слів зокрема пов'язують тім'яноскронева ділянки неокортекса та мигдалину, що активуються через реципрокні зв'язки. Також показано, що при обробці емоційно значущих слів відбувається більша активація лівої екстрастріарної кори порівняно із нейтральними стимулами [11], а при появі на екрані цільових слів із негативним зареєстровано активність дорзолатеральної префронтальної кори та передньої поясної звивини [12].

В наших попередніх дослідженнях було показано, що за умови сприйняття емоційної інформації через недомінатне око обстежувані сильно відволікались на емоційний контекст слова, що пред'являлось у центрі чорного екрану, хоч головним завданням було реагувати на колір слова. Аналіз спектральної потужності говорить про

емоційне збудження опосередковане генералізованим зростанням СП тета-ритму, а відносно більша кількість помилок – про погіршення точності виконання завдання [13]. Натомість, сприйняття інформації через домінантне око супроводжується відмінним паттерном мозкової активності – зростання СП потужності бета-ритму, відсутність помилок, точність виконання завдання [14], що говорить про наявність певного механізму захисту уваги від відволікаючої інформації. Оскільки в повсякденному житті людина сприймає інформацію обома очима, в даній роботі ми показали відмінності в мозковій обробці слів та псевдослів на фоні чорного екрану та картинок з міжнародної бази афективних зображень IAPS. Вивчення нейрофізіологічних механізмів, що лежать в основі перемикання фокусу уваги з основного завдання на другорядне є підґрунтям для розробки програм захисту людини від відволікаючої інформації.

Методика

В дослідженні як обстежувані брали участь 70 студентів обох статей, віком 18–22 років (45 правшів, 45 лівшів). Експеримент складався з 2 етапів. На першому етапі обстежувані ($n = 30$: 15 правшів, 15 лівшів) виконували 2 тести: 1) так званий «емоційний» тест (ТЕ), в якому треба було визначати колір написання емоційно забарвлених та нейтральних слів; 2) наступний тест був аналогічним першому, але при цьому обстежуваним потрібно було визначити колір написання «псевдослів», які були набором літер, позбавлених будь-якого сенсу (ТПсл). На другому етапі вже зовсім другі обстежувані ($n = 40$: 20 правшів, 20 лівшів) виконували 4 завдання (Т1–Т4). У 4 тестах завдання було однакове - виконати «емоційний» тест (ТЕ), що включав реакції на емоційно забарвлені та нейтральні слова. У всіх тестах обстежуваним слід було визначити яким кольором написане слово, не читаючи його, на фоні різних картинок. При цьому обстежувані мали натиснути певну клавішу правою рукою, якщо слово було написане червоними літерами або лівою рукою, якщо слово було написане зеленими літерами. У всіх тестах завдання було однакове, відрізнялось лише валентністю та рівнем активації (arousal) фонові картини. У якості фонових картинок використовували зображення з банку Міжнародної системи афективних зображень (IAPS). З цього ряду зображень були відібрані чотири групи стимулів: позитивні (для першого тесту (Т1)), еротичні (для другого тесту (Т2)), нейтральні (для третього тесту (Т3)) та негативні (для четвертого тесту (Т4)).

В ході 1-го етапу експерименту при виконанні двох тестів у всіх обстежуваних реєстрували ЕЕГ за наступною схемою: в стані спокою (закриті очі) - 5 хв., стан спокою (відкриті очі) – 2 хв., під час виконання ТЕ – 2 хв., перерва між тестами (відкриті очі) – 2 хв., під час виконання ТПсл – 2 хв., стан спокою (закриті очі) – 2 хв.

В ході 2-го етапу експерименту при виконанні 4 тестів у всіх обстежуваних реєстрували ЕЕГ за наступною схемою: стан спокою (СП 1) – 2 хв., під час виконання Т1 – 2 хв., стан спокою (СП 2) – 2 хв., під час виконання Т2 – 2 хв., стан спокою (СП 3) – 2 хв., під час виконання Т3 – 2 хв., стан спокою (СП 4) – 2 хв., під час виконання Т4 – 2 хв.

Реєстрували середні латентні періоди (ЛП) (окремо для різних типів стимулів – нейтральних та емоційних, на фоні різних картинок) та кількість помилкових реакцій в кожному тесті.

ЕЕГ реєстрували, використовуючи діагностичний комплект «Нейрон-Спектр» (ООО «Нейрософт», Росія), ЕЕГ реєстрували монополярно, як референтний використовували іпсілатеральний вушний електрод. Електроди розміщували за міжнародною системою 10–20% у 16 симетричних точках поверхні голови: префронтальних (Fp1/Fp2), середньофронтальних (F3/F4), латеральнофронтальних (F7/F8), центральних (C3/C4), передніх (T3/T4) та задніх скроневих (T5/T6), тім'яних

(P3/P4) та потиличних (O1/O2). Для аналізу ЕЕГ-показників використовувались лише безартефактні фрагменти запису. З допомогою програмного забезпечення «Нейрон Спектр» на основі алгоритму швидкого перетворення Фур'є обчислювали спектральну потужність (СП) для наступних частотних діапазонів: тета (4,0 – 7,9 Гц), альфа (8,0 – 12,9 Гц), бета-низькочастотний (13,0 – 19,9 Гц), бета-високочастотний (20,0 – 35,0 Гц). Епоха аналізу становила 2,56 с, епоха перекриття 1,28 с, смуга пропускання від 1 до 35 Гц. Визначали коефіцієнт когерентності (КК) в діапазонах вказаних вище ритмів. В аналіз брали коефіцієнти когерентності, що перевищували 0,5. Для оцінки рівня внутрішньопівкульної інтеграції використовували наступні пари відведень: Fp1–F3, Fp2–F4, F7–T3, F3–C3, F4–C4, F8–T4, T3–T5, C3–P3, C4–P4, T4–T6, P3–O1, P4–O2. C4–O2, Fp1–T3, Fp2–T4, T3–O1, T4–O2; міжпівкульну інтеграцію оцінювали на основі КК між наступними парами відведень: Fp1–Fp2, F3–F4, C3–C4, P3–P4, O1–O2, F7–F8, T3–T4, T5–T6.

Статистичний аналіз даних проводили за допомогою пакету STATISTICA 7.0 (Statsoft, USA, 2004). Оскільки розподіли більшості показників, отриманих в цих дослідженнях, був відмінним від нормального (за критерієм Лілліфора), при порівнянні залежних вибірок застосували непараметричний Т-критерій знакових рангів Вілкоксона, для незалежних вибірок – Мана-Уїтні. Критичний рівень значущості міжгрупових відмінностей при перевірці статистичної гіпотези приймався рівним $p=0,05$. Для опису вибіркового розподілу вказували медіани та міжквартильний розкид (Me [25%; 75%]).

Результати та їх обговорення

Оцінка показників спектральної потужності та коефіцієнтів когерентності під час проходження ТЕ, показала, що в групі правшів (рис.1А) за умов бінокулярного зору при виконанні завдання з емоційними словами спостерігається збільшення СП тета-ритму в обох лобних та тім'яно-скроневоїй зонах правої півкулі на фоні зростання СП бета-ритму в префронтальних, потиличних та правій лобній зонах. Під час завдання з такими словами зростає коефіцієнт когерентності на частотах тета-ритму в центральній та тім'яній парах, зниження когерентності тета-ритму в тім'яно-потиличній парі та бета-низькочастотного в префронтально-фронтальній парі правої півкулі, альфа-ритму в фронтально-скроневоїй парі лівої півкулі.

У ліворуких обстежуваних під час виконання цього тесту реєстрували суттєву активність мозку по всьому скальпу, що виражалась у зростанні СП в тета- і бета-діапазонах (рис.1В). Коефіцієнт когерентності в діапазоні альфа ритму достовірно збільшився в тім'яній парі, бета-високочастотного ритму в центральній та тім'яній парах обох півкуль, зменшився в діапазоні альфа ритму в префронтально-фронтальній парі лівої півкулі.

Оцінка показників спектральної потужності та коефіцієнтів когерентності під час проходження тесту з псевдословами (ПС-тест) показала, що в групі правшів (рис.1В) за умов бінокулярного сприйняття спостерігається лише тенденція ($p=0,06$) до зниження потужності низькочастотного бета-діапазону в центральних та скроневих ділянках правої півкулі порівняно із попереднім станом спокою із відкритими очима. КК (рис.1Г) зменшується в бета-низькочастотному діапазоні в центральній та тім'яній парах. В цілому у правшів результати змін як СП, так і когерентності свідчать про значно нижчий рівень навантаження при виконанні цього завдання порівняно із сприйняттям вербальної емоційної інформації першого тесту. Разом з тим, в групі лівшів (рис.1Г) за таких умов спостерігається зростання СП тета-ритму в фронтальних, центральних, тім'яних, задніх скроневих зонах обох півкуль і потиличній зоні лівої півкулі, а також бета-низькочастотного діапазону в зонах C3, P4. КК достовірно зростає

в діапазоні тета-ритму в центральній парі і зменшується в діапазоні альфа-ритму в тім'яній парі та тім'яно-потиличній парі лівої півкулі.

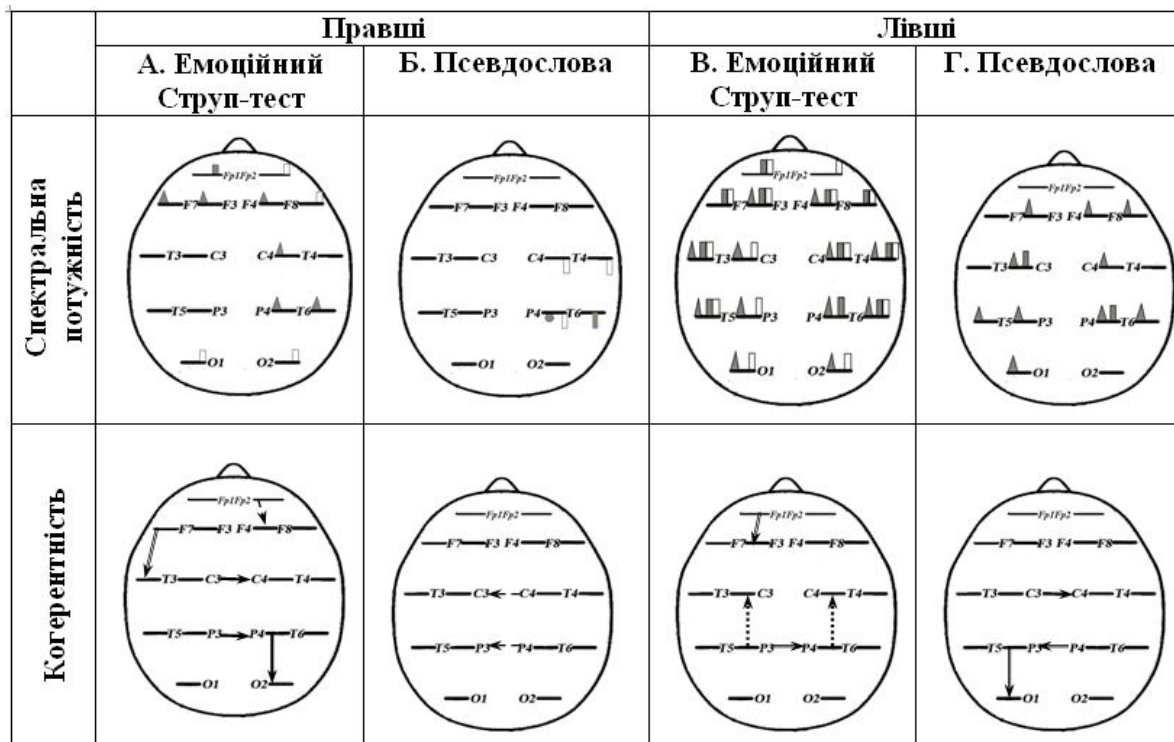


Рис. 1. Топокарти значущих відмінностей спектральної потужності (СП) та когерентності (К) основних ритмів ЕЕГ правшів та лівшів під час 2 різних тестів відносно стану спокою

СП. Горизонтальна лінія - відсутність вірогідної різниці між значеннями СП у відповідних відведеннях. Знак над лінією – зростання СП, знак під лінією – зниження СП.

▲ - зміни СП тета-діапазону, ● - зміни СП альфа-діапазону, ■ - зміни СП низькочастотного та високочастотного піддіапазонів бета-ритму;

К. Стрілка направлена вгору (або вліво) – збільшення когерентності, стрілка направлена вниз (або вправо) – зменшення когерентності.

— - зміни показника когерентності в тета-діапазоні

— - зміни показника когерентності в альфа-діапазоні

- - - зміни показника когерентності в низькочастотному бета-діапазоні,

..... - зміни показника когерентності в високочастотному бета-діапазоні.

Тонка смуга – коефіцієнт когерентності > 0,5.

Товста смуга - коефіцієнт когерентності > 0,7.

Отже, тест з псевдословами несе менше навантаження на аналізуючі системи головного мозку, що відображається в меншій кількості зон активації, а також зниженні когерентних зв'язків як у лівшів, так і правшів порівняно з тестом зі справжніми словами. Оскільки тест з псевдословами не несе ніякого семантичного навантаження, робимо припущення, що обстежувані не перемикали фокус уваги з кольору слова на його значення. До того ж, латентні періоди реакції на псевдослова достовірно менші ніж на справжні слова як для правшів, так і для лівшів (рис.2).

Нагадаємо, що в ході 2-го етапу експерименту обстежувані виконували аналогічний емоційний Струп-тест, але на фоні 4 різних блоків картинок. З рисунків 3 та 5 одразу видно більшу кількість зон активації та когерентних зв'язків під час тесту на фоні зображень IAPS порівняно з тестом на чорному фоні (рис.1), що більш виражено у правшів. Генералізований ріст СП тета ритму спостерігається для всіх блоків картинок (рис.3.А,Б,В,Г), з деяким послабленням для 4-го блоку (негативні

картинки), що може бути пов'язаний з фокусуванням уваги, розумовим напруженням і ефективною обробкою стимулів.

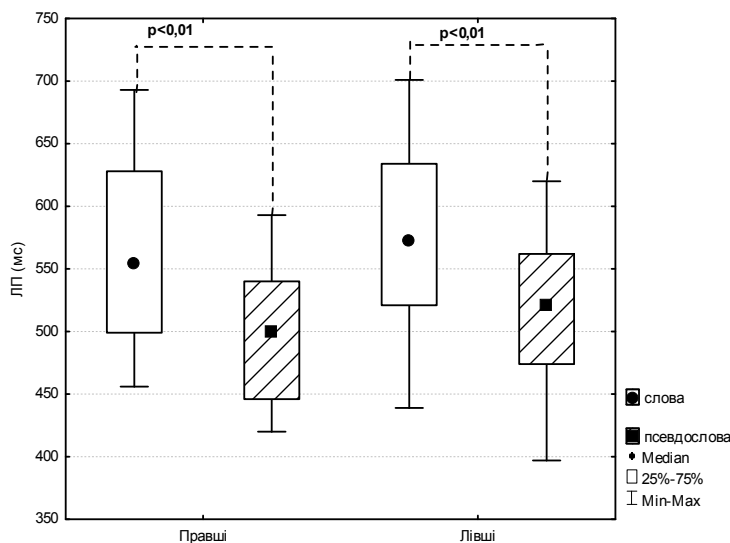


Рис.2. Латентні періоди реакції на справжні слова та псевдослова в групі правшів та лівшів

Примітки: $p < 0,01$ – достовірна різниця між тестами зі слова відносно тесту із псевдословами

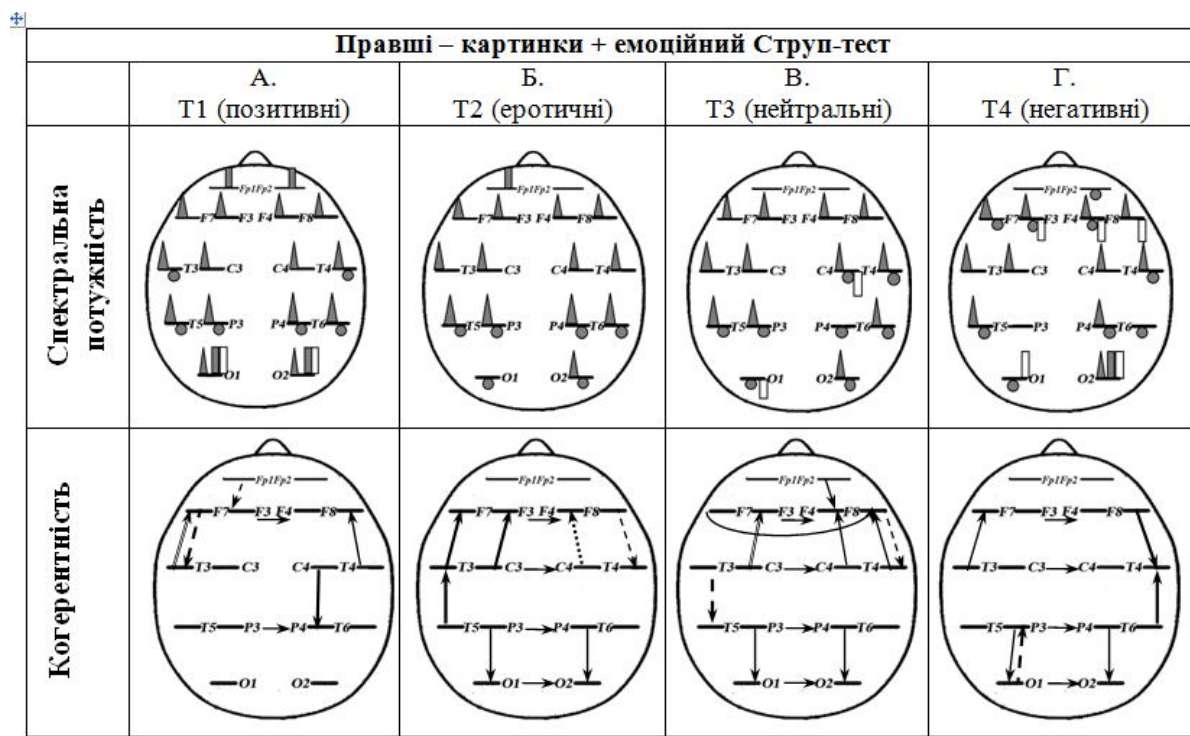


Рис. 3. Топокарти значущих відмінностей спектральної потужності (СП) та когерентності (К) основних ритмів ЕЕГ правшів під час 4 різних тестів відносно стану спокою

Примітки. Див.рис.1

Було описано, що генератором активності тета ритму у середньо-фронтальних зонах є передня поясна кора [15], що залучається у роботу в процесі виявлення

неузгодження між семантичним значенням слова, та його візуальним відображенням на екрані, як у ситуації з кольором написання [16]. Посилена активація тета ритму в скронево-потиличних зонах також була показана під час перегляду афективних зображень з негативною валентністю [17]. Під час першого блоку картинок (рис.3А) спостерігаємо ріст піддіапазонів бета-ритму в перифронтальних та потиличних зонах обох півкуль, що за даними різних авторів, свідчить про обробку мультимодальних стимулів при об'єднанні характеристик подразників в єдине ціле [18]. Також спостерігаємо збільшення цього показника в лівій префронтальній зоні під час 2-го блоку картинок, зменшення в С4 та О1 під час 3-го блоку картинок, збільшення в потиличній зоні та зменшення в фронтальній зоні (F3, F4, F8) під час 4-го блоку картинок. Бета ритм більш виражений в лобних ділянках та інших зонах під час інтенсивної розумової роботи [19], що в 1-му блоці не пов'язане з кольоровим фоном, оскільки аналогічний результат був отриманий в попередній серії експерименту, де фон був чорний (рис.1А). Під час всіх блоків картинок спостерігається зменшення СП альфа ритму переважно в тім'яно-скроневих (рис. 3 А,Б,Г,Д), потиличних (рис.3 Б,В,Г) зонах. Альфа-ритм частотою 8-13 Гц реєструється у стані спокійного неспання і звичайно є більш вираженим над потиличною і тім'яною зонами [19]. Блокування чи послаблення альфа-ритму спостерігається при зростанні уваги, особливо до зорових стимулів, та при розумовому навантаженні [20]. Оскільки стимули в експерименті були мультимодальними, обстежувані мали ігнорувати не тільки семантичне значення слів (рис.1), а ще й фонову картинку, що в різних блоках відрізнялась валентністю та рівнем збудження (arousal), зниження СП альфа ритму можна пов'язати з аналізом цієї картинки, оскільки таких змін не спостерігалось під час першого етапу дослідження.

Розглянемо середні латентні періоди реакції (ЛП) окремо на нейтральні та емоційно-значущі слова на фоні 4 різних блоків картинок (рис.4). Ми не отримали різниці для нейтральних та емоційно-значущих слів в межах одного тесту, тобто ефект Струпа не спостерігався, але під час аналогічного порівняння на фоні різних блоків картинок різниця була достовірною. ЛП на нейтральні слова на фоні позитивної картинки достовірно більший, ніж на емоційні слова на фоні позитивної та еротичної картинок, на нейтральне слово на фоні еротичної картини більший, ніж на емоційне слово на фоні нейтральної картини. Водночас, ЛП на емоційне слово на фоні еротичної та позитивної картинок більше ніж на нейтральне слово на фоні нейтральної картини (табл.1).

Відомо, що в «емоційних Струп-завданнях» було продемонстровано довший час називання кольору заборонених слів проти емоційно-нейтральних слів [21], ми ж отримали протилежний результат, - в окремих випадках час називання нейтрального слова більший ніж емоційно-забарвленого. Отримані результати можна пояснити двома шляхами: 1) обстежувані читали нейтральні слова, підсилені позитивною картинкою, та ігнорували емоційно-забарвлені (як в Т1) – з рис. 3А видно збільшення когерентних зв'язків на частоті альфа ритму в зоні F7-T3, яка відповідає зоні Брока, в той час як під час тесту на чорному фоні когерентний зв'язок зменшується (рис.1А); 2) фон грає ключову роль в подовженні ЛП реакції (як в Т3), оскільки і нейтральні слова, і еротично-забарвлені на фоні нейтральної картини мають найменший ЛП реакції (табл.1). Ми отримали ефект Струпа, подовження часу називання емоційно-забарвленого слова лише за умови його демонстрації на фоні еротичної картини та відносно нейтрального слова на фоні нейтральної картини. Отже, обстежувані не можуть ігнорувати фонову картинку, беручи її в аналіз разом з семантичним значенням слова. Якщо рівень активації (arousal), що несе картинка низький (нейтральна картинка) реакція на слова на її фоні відбувається швидше, ніж на фоні картини з високим рівнем активації (еротична картинка).

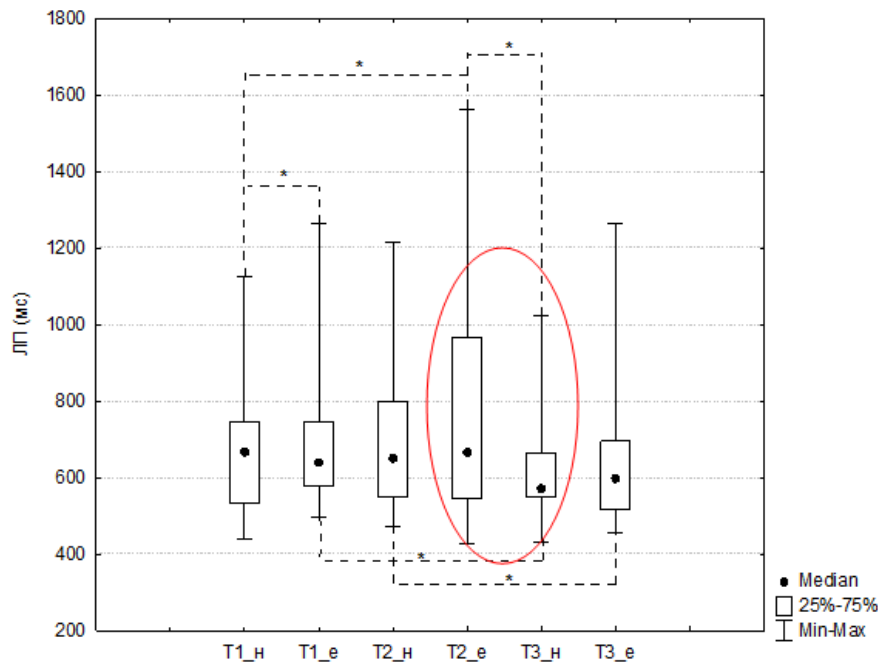


Рис. 4. Латентні періоди реакції на нейтральні та емоційні слова в емоційному Струп-тесті на фоні різних картинок в групі правшів

Примітки:

T1_n – нейтральні слова в T1

T1_e – емоційно-забарвлені слова в T1

T2_n – нейтральні слова в T2

T2_e – емоційно-забарвлені слова в T2

T3_n – нейтральні слова в T3

T3_e – емоційно-забарвлені слова в T3

Таблиця 1

Латентні періоди реакції на слова в групі правшів під час T1, T2, T3
(Медіана та квартилі 25% і 75%)

	T1 (позитивна картинка)	T2 (еротична картинка)	T3 (нейтральна картинка)
Нейтральні слова	669 [532;746]	635 [514;750]	573 [551;664]
Емоційно-забарвлені слова	642 [578;745]	632 [546;882]	598 [515;695]

У лівшів спостерігається схожий паттерн активації під час T1 (рис.5), але тут спостерігаємо поступовий ефект звикання та впрацювання, що виражається у зменшенні зон активації та когерентних зв'язків поступово від T1 до T4, чого не спостерігалось у правшів. Аналіз комплексу параметрів когерентності ЕЕГ у правшів і лівшів в стані спокійного неспання свідчить про наступне: 1) максимальні відмінності спектрів когерентності ЕЕГ між правшами і лівшами проявляються у вигляді більш високих значень в домінуючій півкулі, більшою мірою для альфа-діапазону; 2) збільшення міжпівкульної різниці середніх рівнів когерентності ЕЕГ як у правшів, так і у лівшів наростає при русі від медіальної лінії в латеральному напрямку, з максимальними розбіжностями у відведеннях з скроневим електродом (в "латеральних" парах); 3) в центрально-лобових ("медіальних") парах відведень виявлено перевищення значень когерентності в правій півкулі як у правшів, так і у лівшів, переважно за

рахунок поєднання тета-діапазону. Зазначені вище ЕЕГ-феномени ймовірно, можуть свідчити про те, що у правшів в характері міжпівкульної і корково-підкіркової взаємодій переважають конкурентні або сумарні реципрокні взаємодії з елементами негативного зворотного зв'язку. У лівшів, для яких характерний однонаправлений, синфазний характер поведінки як частих, так і повільних діапазонів ритмів ЕЕГ, мабуть, переважаючим є принцип додатковості, узгодженості з елементами позитивного зворотного зв'язку [22].

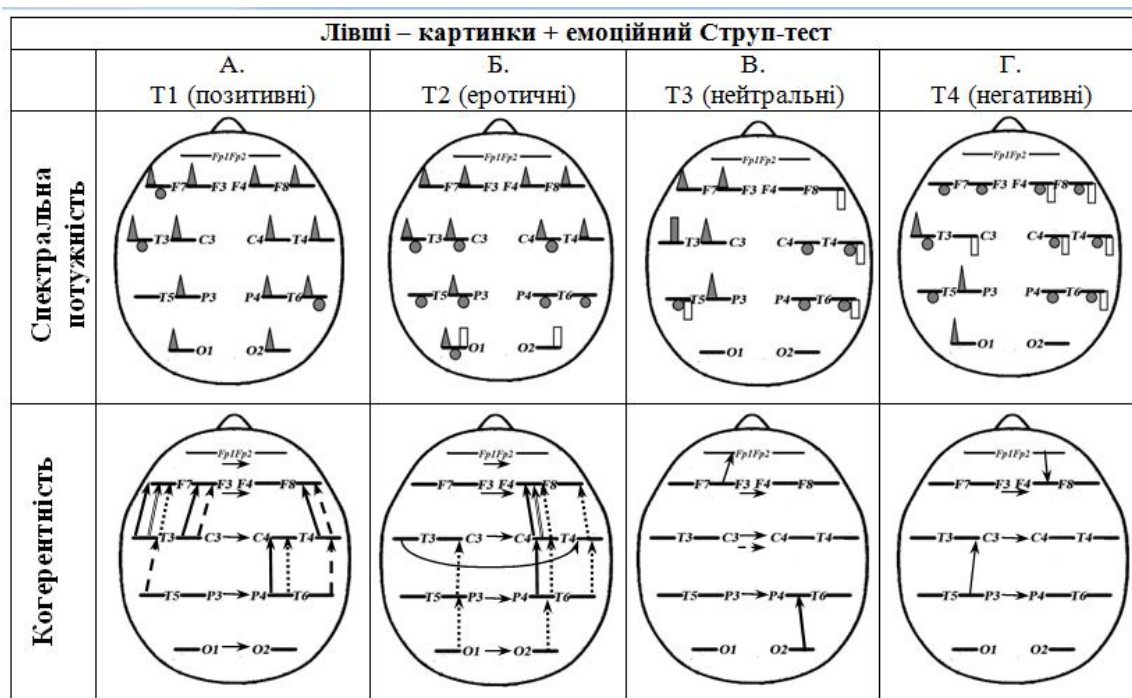


Рис. 5. Топокарти значущих відмінностей спектральної потужності (А) та когерентності (Б) основних ритмів ЕЕГ лівшів під час 4 різних тестів відносно стану спокою

Примітки. Див.рис.1

Можна припустити, що анатомічні відмінності між правшами та лівшами в розташуванні мовного центру, різниця амплітудно-частотних характеристик альфа-ритму в стані спокійного неспання, зменшення амплітуди в лівій півкулі для правшів, та потилично-тім'яних відділах правої півкулі для лівшів, свідчать про неоднакові нервові механізми, що лежать в основі функціонування центрів семантичного аналізу в межах двох груп, і можливо про різні стратегії оброблення такої інформації.

ЛП на нейтральні слова на фоні позитивної картинки менше, ніж на емоційно-забарвлені слова на фоні еротичної та негативної картинок (рис.6), що логічно з огляду на більш високий рівень активації (arousal) двох останніх картинок, відносно позитивної картинки. На нейтральні слова на фоні нейтральної картини ЛП менше, ніж на емоційно-забарвлені слова на фоні негативної картини. На нейтральні слова на фоні еротичної картини ЛП більший, ніж на емоційно-забарвлені слова на фоні нейтральної картини, що узгоджується з отриманими даними для групи правшів, та припущенням щодо ключової ролі фонові картини з високим рівнем активації (arousal) в такого роду завданнях. На нейтральні слова на фоні негативної картини ЛП більше, ніж на емоційно-забарвлені слова на фоні нейтральної картини. На нейтральні слова ЛП більше, ніж на емоційно-забарвлені слова на фоні нейтральної картини, аналогічний результат ми спостерігали у правшів, але на фоні позитивної картини – реверсія ефекту Струпа.

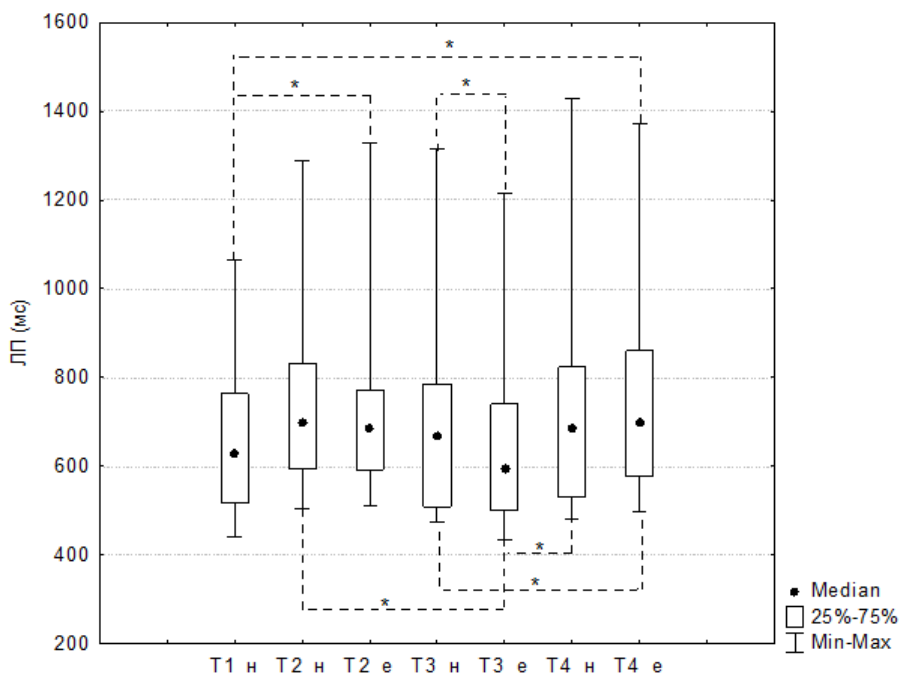


Рис.6. Латентні періоди реакції на нейтральні та емоційні слова в емоційному тесті Струпа на фоні різних картинок в групі лівшів

Примітки:

T4_n – нейтральні слова в T3

T4_e – емоційно-забарвлені слова в T3

Див. рис.4

Таким чином, хоча у лівшів та правшів нервові механізми, що лежать в основі функціонування центрів семантичного аналізу мають деякі відмінності та дві групи можливо мають різні стратегії оброблення такої інформації, загальні спільні риси прослідковуються. Отже, під час виконання емоційного Струп-тесту на фоні картинок IAPS розподіл уваги та контроль точності виконання завдання у правшів забезпечується, ймовірно, передньою поясною звивиною на частотах тета ритму, що присутній під час всіх чотирьох тестів, оскільки під час виконання аналогічного завдання на чорному фоні такого генералізованого зростання СП тета ритму по всьому скальпу не спостерігалось. Для лівшів характерний ефект звикання та зменшення зон активації поступово від T1 до T4. Еротичні та негативні картинки підсилюють активуючий ефект емоційно-забарвленого слова, що відображається в подовженні часу реакції на такі слова. Всі слова на фоні зображень IAPS аналізувались довше (табл.1 та табл.2), ніж аналогічні слова на чорному фоні (рис.2), що говорить про одночасний аналіз зображень. Звертає на себе увагу той факт, що хоча картинки в тесті і спричиняють більше навантаження та залучення більшої кількості аналізуючих зон головного мозку, вони не впливають на точність виконання завдання, що відображається в відсутності різниці в кількості помилок між 4-ма тестами в обох групах. Це говорить про фокусування уваги на точність виконання завдання, не дивлячись на подвійну кількість відволікаючих факторів (картинки, семантичне значення слова).

Таблиця 2

Латентні періоди реакції на слова в групі лівшів під час T1, T2, T3, T4
(Медіана та квартилі 25% і 75%)

	T1 (позитивна картинка)	T2 (еротична картинка)	T3 (нейтральна картинка)	T4 (негативна картинка)
Нейтральні слова	630 [517;764]	698 [594;833]	670 [509;785]	687 [531;823]
Емоційно-забарвлені слова	646 [550;723]	686 [593; 772]	597 [500;741]	700 [578;861]

Висновки

За однакових умов емоційний Струп тест на фоні зображень IAPS (позитивних, еротичних, нейтральних, негативних) викликає більше зон активації та більшу кількість когерентних зв'язків, ніж на чорному фоні. Аналіз картинки здатний інтерферувати з аналізом слова, що відображається в виникненні реверсії ефекту Струпа, але не впливає на точність виконання завдання. Ефект Струпа, що виражається в подовженні часу називання емоційно-забарвленого слова проявляється лише за умови його демонстрації на фоні еротичної картинки та відносно нейтрального слова на фоні нейтральної картинки. Розподіл уваги та контроль точності виконання завдання у правшів забезпечується на частотах тета ритму. Всі слова на фоні зображень IAPS аналізувались довше, ніж аналогічні слова на чорному фоні.

Література

1. Hou R. Attention processes in chronic fatigue syndrome: attentional bias for health-related threat and the role of attentional control / R. Hou, R. Moss-Morris, A. Risdale, et al. // *Behav. Res. Ther.* – 2014. – Vol.52. – P. 9-16.
2. Killeen P.R. Absent without leave; a neuroenergetic theory of mind wandering / P.R. Killeen // *Front. Psychol.* – 2013. – Vol.4. – P. 373.
3. Kastner S. The neural basis of biased competition in human visual cortex / S. Kastner, L. Ungerleider // *Neuropsychologia*. – 2001. – Vol.39. – P. 1263–1276.
4. Petersen S.E. The attention system of the human brain: 20 years after / S.E. Petersen, M.I. Posner // *Annu. Rev. Neurosci.* – 2012. – Vol.35. – P. 73–89.
5. Keil A. Additive effects of emotional content and spatial selective attention on electrocortical facilitation / A. Keil, S. Moratti, D. Sabatinelli, et al. // *Cereb. Cortex*. – 2005. – Vol.15. – P. 1187–1197.
6. Lang P. Emotion, motivation, and the brain: reflex foundations in animal and human research / P. Lang, M. Davis // *Prog. Brain. Res.* – 2006. – Vol. 156. – P. 3–29.
7. Kalanthroff E. Anxiety, Emotional Distraction, and Attentional Control in the Stroop Task / E. Kalanthroff, A. Henik, N. Derakshan, M. Usher // *Emotion*. – 2015. – Vol.16. – P. 12-17.
8. Stroop J. Studies of interference in serial verbal reactions / J. Stroop // *Experimental Psychology*. – 1935. – Vol.18. – P. 643-662.
9. Cohen L. Language-specific tuning of visual cortex? Functional Properties of the Visual Word Form Area / L. Cohen, S. Lehericy, F. Chochon, et al. // *Brain*. – 2002. – Vol. 125, №5. – P. 1054–1069.
10. Dien J. Combined ERP/fMRI evidence for early word recognition effects in the posterior inferior temporal gyrus / J. Dien, E. Brian, D. Molfese, B. Gold // *Cortex*. – 2013. – Vol. 49, №9. – P. 2307–2321.
11. Sabatinelli D. Parallel amygdala and inferotemporal activation reflect emotional intensity and fear relevance / D. Sabatinelli, M. Margaret, R. Jeffrey, J. Peter // *NeuroImage*. – 2005. – Vol.24. – P. 1265–1270.
12. Compton J. Paying attention to emotion: an fMRI investigation of cognitive and emotional Stroop tasks / J. Compton, T. Banich, A. Mohanty, et al. // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* – 2003. – Vol. 3, №2. – P. 81–96.
13. Рассомагіна М. Електрофізіологічні кореляти аналізу вербальних стимулів при їх монокулярному сприйнятті / М. Рассомагіна, В. Кравченко, М. Макаручук // *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. – 2014. – Вип. 65. – С. 348–354.
14. Rassomagina M. Electrophysiological correlates of monocular dominant eye perception of verbal stimuli

- in emotional Stroop-test / M. Rassomagina, V. Kravchenko, M. Makarchuk // *Lietuvos mokslų akademija. Biologija*. – 2014. – Vol. 60, №2. – P. 79–95.
15. Onton J. Frontal midline EEG dynamics during working memory / J. Onton, A. Delorme, S. Makeig // *Neuroimage*. – 2005. – Vol. 27. – P. 341–356.
 16. Rammsayer T. Extraversion-related differences in response organization: Evidence from lateralized readiness potentials / T. Rammsayer, J. Stahl // *Biological Psychology*. – 2004. – Vol. 66. – P. 35–49.
 17. Makarchuk N. Modifications of EEG Activity Related to Perception of Emotionally Colored, Erotic, and Neutral Pictures in Women during Different Phases of the Ovulatory (Menstrual) Cycle / N. Makarchuk, K. Maksimovich, V. Kravchenko, S. Kryzhanovskii // *Neurophysiology*. – 2011. – Vol. 42, №5. – P. 362–370.
 18. Engel A. Beta-band oscillations – signalling the status quo? / A. Engel, P. Fries // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 2010. – Vol. 20, №2. – P. 156–165.
 19. Kandel E.R. Principles of Neural Science: 4-th Edition / E.R. Kandel, J.H. Schwartz, T.M. Jessell. – N.Y.: McGraw-Hill Companies Inc., 2000. – 1414 p.
 20. Cacioppo J.T. Handbook of psychophysiology / J. T. Cacioppo, L. G. Tassinary, G. G. Berntson. – N.Y.: Cambridge University Press, 2007. – 914 p.
 21. Aquino M., Arnell K. Attention and the processing of emotional words: Dissociating effects of arousal / M. Aquino, K. Arnell // *Psychonomic Bulletin & Review*. – 2007. – Vol. 14, №3. – P. 430–431.
 22. Жаворонкова Л.А. Правши и левши: особенности межполушарной асимметрии мозга и параметров когерентности ЕЕГ / Л.А. Жаворонкова // *Журнал высшей нервной деятельности*. – 2007. – № 6. – С. 645–662.

References

1. Hou, R., Moss-Morris, R., Risdale, A., et al. (2014). Attention processes in chronic fatigue syndrome: attentional bias for health-related threat and the role of attentional control. *Behaviour Research and Therapy*, 52, 9–16
2. Killeen, P. R. (2013). Absent without leave; a neuroenergetic theory of mind wandering. *Frontiers in Psychology*, 4, 373
3. Kastner, S., & Ungerleider, L. (2001). The neural basis of biased competition in human visual cortex. *Neuropsychologia*, 39, 1263–1276
4. Petersen, S. E., & Posner, M. I. (2012). The attention system of the human brain: 20 years after. *Annual Review of Neuroscience*, 35, 73–89.
5. Keil, A., Moratti, S., Sabatinelli, D., et al. (2005). Additive effects of emotional content and spatial selective attention on electrocortical facilitation. *Cerebral Cortex*, 15, 1187–1197
6. Lang, P., & Davis, M. (2006). Emotion, motivation, and the brain: reflex foundations in animal and human research. *Progress in Brain Research*, 156, 3–29
7. Kalanthroff, E., Henik, A., Derakshan, N., & Usher, M. (2015). Anxiety, Emotional Distraction, and Attentional Control in the Stroop Task. *Emotion*, 16, 12–17
8. Stroop, J. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Experimental Psychology*, 18, 643–662
9. Cohen, L., Lehericy, S., Chochon, F., et al. (2002). Language-specific tuning of visual cortex? Functional Properties of the Visual Word Form Area. *Brain*, 125(5), 1054–1069
10. Dien, J., Brian, E., Molfese, D., & Gold, B. (2013). Combined ERP/fMRI evidence for early word recognition effects in the posterior inferior temporal gyrus. *Cortex*, 49(9), 2307–2321
11. Sabatinelli, D., Margaret, M., Jeffrey, R., & Peter, J. (2005). Parallel amygdala and inferotemporal activation reflect emotional intensity and fear relevance. *NeuroImage*, 24, 1265–1270
12. Compton, J., Banich, T., Mohanty, A., et al. (2003). Paying attention to emotion: an fMRI investigation of cognitive and emotional Stroop tasks. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 3(2), 81–96
13. Rassomagina, M., Kravchenko, V., & Makarchuk, M. (2014). Electrophysiological correlates of the analysis of verbal stimuli during their monocular perception. *Visnyk Lvivskoho universytetu. Seriya Biologichna*, 65, 348–354 (in Ukr.)
14. Rassomagina, M., Kravchenko, V., & Makarchuk, M. (2014). Electrophysiological correlates of monocular dominant eye perception of verbal stimuli in emotional Stroop-test. *Lietuvos mokslų akademija. Biologija*, 60(2), 79–95
15. Onton, J., Delorme, A., & Makeig, S. (2005). Frontal midline EEG dynamics during working memory. *Neuroimage*, 27, 341–356
16. Rammsayer, T., & Stahl J. (2004). Extraversion-related differences in response organization: Evidence from lateralized readiness potentials. *Biological Psychology*, 66, 35–49
17. Makarchuk, N., Maksimovich, K., Kravchenko, V., & Kryzhanovskii, S. (2011). Modifications of EEG Activity Related to Perception of Emotionally Colored, Erotic, and Neutral Pictures in Women during Different Phases of the Ovulatory (Menstrual) Cycle. *Neurophysiology*, 42(5), 362–370.
18. Engel, A., & Fries, P. (2010). Beta-band oscillations – signalling the status quo? *Current*

Opinion in Neurobiology, 20(2), 156–165

19. Kandel E. R., Schwartz J. H., & Jessell T. M. (2000). *Principles of Neural Science: 4-th Edition*. N.Y.: McGraw-Hill Companies Inc.
20. Cacioppo J. T., Tassinary L. G., & Berntson G. G. (2007). *Handbook of psychophysiology*. N.Y.: Cambridge University Press
21. Aquino, M., & Arnell, K. (2007). Attention and the processing of emotional words: Dissociating effects of arousal. *Psychonomic Bulletin & Review*, 14(3), 430–431
22. Zhavoronkova, L.A. (2007). Right-handers and left-handers: hemispheric asymmetry in the brain and parameters of EEG coherence. *Journal of Higher Nervous Activity*, 6, 645–662 (in Rus.)

Summary. *Bondarenko (Rassomagina) M., Kravchenko V., Bondarenko O., Makarchuk N. EEG-correlates of analysis of information during emotional Stroop test on the background of IAPS images.*

Introduction. *Chronic fatigue and absent-mindedness are causes of low productivity at the workplace. Definition of the main distracters of attention and conditions of influence gives opportunity to increase workforce productivity in the future.*

The purpose of the research was to investigate the analysis of information with varying degree of difficulty in left-handed and right-handed subjects using meaningless words, emotional Stroop test on the black background and on the background of pictures from International Affective Picture System (IAPS).

Methods. *Volunteers were asked to name the color of letters (red / green) as quickly as possible, when the word was presented in the center of the black screen while ignoring the semantic meaning of the words and react using right or left hand accordingly. Subject performed the task with mixed neutral (cup, spoon, jacket) and emotional (love, sex, death) words (emotional Stroop test), then the task with meaningless “pseudowords” (the set of letters looked like word but without meaning). The Russian-language stimuli used in the tasks consisted of equal number of letters both in words and meaningless words. During second stage of the research other participants performed the emotional Stroop test on the background of IAPS images (positive, erotic, neutral, negative). 70 students of both sexes took part in the investigation.*

Results. *The emotional Stroop test on the background of IAPS images provoked more quantity of activation zones and coherence than on the black background. Stroop effect, resulting in the extension of time response to emotional words was shown only if it had been demonstrated on the background of erotic pictures against neutral words on the background of neutral images. Distribution of attention and control of accuracy was provided on the theta rhythm frequencies for right-handers. All the words on the background of IAPS image were analyzed longer than the same words on the black background.*

Originality. *Simultaneous analysis of double distracters of attention (affective emotional images and emotional words) have not been previously considered. The reversion of Stroop effect was found.*

Conclusion. *Analysis of the image is able to interfere with the analysis of the words that appears like reversion of Stroop effect, but does not affect the accuracy of the assignment.*

Key words: *emotional Stroop test, IAPS, meaningless.*

Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Одержано редакцією	02.02.2016
Прийнято до публікації	05.02.2016

УДК 616.43:611.441: 576.31:591.481.2

Г.Г. Борецький, І.М. Рожков

ОСОБЛИВОСТІ УЛЬТРАСТРУКТУРНИХ ЗМІН КОРТИКОТРОПНИХ КЛІТИН АДЕНОГІПОФІЗУ ЗА УМОВ ТРИВАЛОЇ ДІЇ ЧЕРВОНОГО ШЛАМУ

За допомогою сучасних методів (електронна мікроскопія, морфометрія з використанням оптичного аналізу зображень) отримані нові дані відносно характеру і динаміки ультраструктурних змін в кортикотропних клітинах аденогіпофізу за умов тривалої дії на організм червоного шלאму, що є відходом алюмінієвого виробництва. Встановлена залежність змін ультраструктури і функції кортикотропних клітин аденогіпофізу від тривалості дії червоного шלאму у тварин різного віку.

Ключові слова: аденогіпофіз, кортикотропні клітини, ультраструктура, червоний шלאм.

Постановка проблеми. Вивчення процесів адаптації організму до дії різноманітних факторів навколишнього середовища є актуальною проблемою сучасної теоретичної і практичної біології та медицини, оскільки знання закономірностей цього процесу сприяють збереженню і підтримці високого рівня працездатності і здоров'я людини та тварин.

Як правило, більшість шкідливих факторів навколишнього середовища діють на організм з малою інтенсивністю, однак поєднання під час досить слабких, але односпрямованих дій токсикантів різної хімічної природи роблять суттєвий ризик порушення функцій організму в результаті напруження різних систем адаптації досить вагомим [1, 2, 3, 4].

Відомо, що центральною ланкою в здійсненні пристосувальних змін в організмі до дії шкідливих речовин, у тому числі і червоного шלאму є ендокринний апарат, зокрема гіпоталамо-гіпофізарно-надниркова система.

Кортикотропні клітини аденогіпофізу є одніми з основних біологічних структур системи адаптації, надзвичайно чутливими до різного роду екзогенних та ендогенних модюляторів. Ці клітини приймають безпосередню участь в опосередкування гострих і хронічних стресорних нейроендокринних реакцій на пошкодження [1, 2, 5, 6, 7].

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Опрацювання фахової літератури показало, що морфофункціональні зміни органів ендокринної системи за умов різноманітних патологічних станів, а також під впливом токсичних речовин неодноразово висвітлювалося в сучасній літературі [2, 3, 4, 6, 8, 9]. При цьому, аналіз джерел літератури свідчить про фрагментарність і недостатність вивчення питань морфологічних і функціональних змін в кортикотропних клітинах аденогіпофізу при тривалій дії червоного шלאму в різні вікові періоди тварин, особливо на ультраструктурному рівні.

Мета статті: оцінити динаміку ультраструктурних змін і напрямку репаративних процесів в кортикотропних клітинах аденогіпофізу у тварин різного віку при дії на організм червоного шלאму.

Методика

Робота проведена на 60 нелінійних білих щурах-самцях різного віку: 14-, 45- і 180-добові (контрольна і піддослідна групи). Тривала дія червоного шלאму на організм щурів досягалась щоденним перебуванням тварин на шלאмовій підстилці товщиною 5-7 мм (з щотижневим оновленням), починаючи з дня народження. Утримання і використання лабораторних тварин відповідало правилам «Європейської

конвенції захисту хребетних тварин, які використовуються з експериментальною метою та іншою науковою метою, а також методам, що рекомендовані національними нормами з біоетики і проведені у відповідності з Законом України «Про захист тварин від жорстокого поводження» (№ 1759-VI от 15.12.2009).

Для вивчення ультраструктури кортикотропних клітин аденогіпофізу маленькі шматочки гіпофізів фіксували в 2,5% розчині глутаральдегіду. Відповідно до загальноприйнятої методики проводили зневоднення і заливку матеріалу в смолу. Ультратонкі зрізи товщиною 50 – 60 нм отримували на ультратомі LKB – 3 (Швеція). Фарбували їх 2% розчином ураніацетату на 70% етанолі та цитратом свинцю. Препарати вивчали з використанням електронного мікроскопу GEM – 100CX (Японія).

Для встановлення ультраструктурних закономірностей кортикотропів аденогіпофізу проводили морфометричну обробку електроннограм на комп'ютерному аналізаторі зображень IBAS-2000 фірми OPTON (Німеччина) де визначали: площу хроматину в ядрах клітин (SX, %); площу, яку займали мітохондрії (SM, %); площу секреторних гранул (SG, %); вираховували індекс співвідношення активних гранул до неактивних в цитоплазмі клітин (ІАН)[7].

Концентрацію адренкортикотропного гормону (АКТГ) визначали «двоступеневим» імуноферментним методом для виміру біологічно активної молекули АКТГ використовуючи тест-набір фірми Biometrica (США).

Варіаційно–статистичну обробку всіх отриманих показників експерименту здійснювали за методом Стюдента – Фішера за допомогою комп'ютерних програм Excel-2000, Sigma Plot з обробкою графічних зображень [10, 11].

Результати та їх обговорення

Дослідженнями встановлено, що в аденогіпофізі 14-добових щурів після дії червоного шламу (при електронномікроскопічному вивченні зрізів) виявлялись нечисленні кортикотропні клітини кутастої або зірчастої форм. В цитоплазмі окремих кортикотропів відмічались ознаки дегрануляції. Незначна кількість секреторних гранул спостерігалась уздовж клітинної мембрани, тоді як в інших ділянках цитоплазми гранули мали дещо більші розміри і не містили характерної облямівки.

У цитоплазмі кортикотропів мітохондрії мали подовжену форму, однак також можна було бачити округлої, а зрідка і поліморфної форм. Матрикс мітохондрій дрібнозернистий, кристи орієнтовані поперечно, але вони були нечіткі, а в деяких мітохондріях і зовсім не спостерігались, або були лізовані. Відмічалась нерівномірність щільності цитоплазми, слабкий розвиток ендоплазматичної сітки, яка була представлена, в основному, невеликими вакуолями і короткими канальцями. В окремих клітинах комплекс Гольджі не виявлявся.

Ядра в кортикотропах досить великих розмірів і неправильної форми, часто їх поверхня містила численні інвагінації. В ядрах переважав еухроматин, а в деяких клітинах відмічалась невелика кількість пристінно-розташованого гетерохроматину. Ядерні пори були розширені, а міжмембранні простори не визначались. Ядерце частіше одне, розташовувалось ексцентрично. Воно мало округлу форму і чіткі обриси, іноді з просвітленнями по периферії. Між кортикотропами можна було бачити розширені простори і роз'єднанні міжклітинні контакти (рис. 1).

Дані морфометричних показників кортикотропів піддослідних тварин свідчили про ознаки посилення функціонального напруження, що супроводжувалось збільшенням в ядрах - площі хроматину (на 18,1%), в цитоплазмі - площі мітохондрій (на 16,6%), площі гранул (на 21,2%), зростання індексу співвідношення активних гранул до неактивних (на 24,2%). Рівень АКТГ в периферичній крові підвищувався на 27,0%, порівняно з контролем (табл.1).

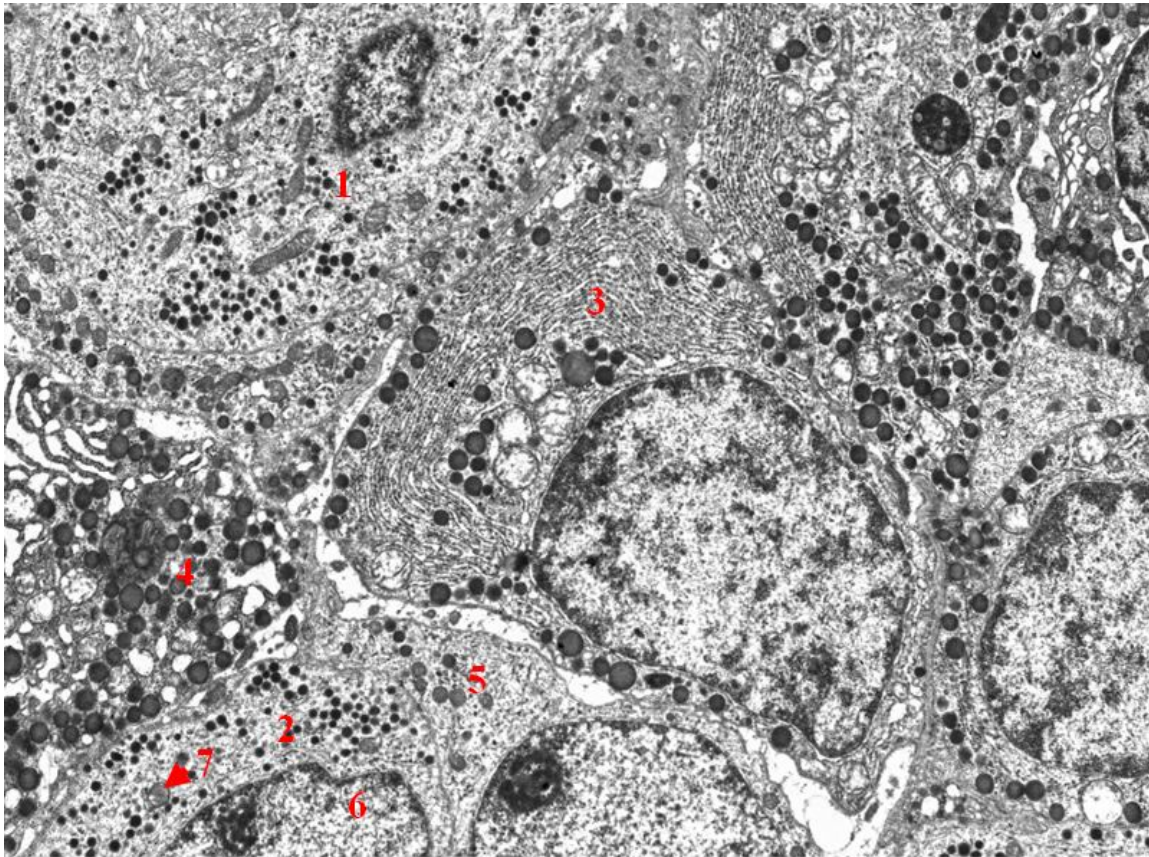


Рис. 1. Електронограма. Аденогіпофіз 14-добового піддослідного шура. Контакт кортикотропів(1, 2) з лактотропами (3, 4) і гонадотропом (5). В цитоплазмі кортикотропа (1) ознаки дегрануляції. В ядрі кортикотропа (2) переважання еухроматину надгетерохроматином (6). Мітохондрії округлої форм з нечіткими кристами (7). В кортикотропах слабкий розвиток гранулярної ендоплазматичної сітки і апарату Гольджі. $\times 10\,000$.

Таким чином, у 14-добових шурів в результаті тривалого впливу червоного шлему структурні зміни кортикотропів свідчили про підвищення функціональної активності цих клітин. Однак в ультраструктурі деяких кортикотропів відмічалась дегрануляція цитоплазми з ознаками зниження функції ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі і порушень мітохондрій.

У 45-добових тварин після дії червоного шлему при електронномікроскопічному вивченні зрізів аденогіпофіза у більшості кортикотропів виявлялась світла, слабо структурована цитоплазма, яка містила невелику кількість дрібних секреторних гранул, що утворювали скупчення навколо ядра. Гранули виявлялись різного ступеню зрілості, але серед них не було характерних для кортикотропів гранул із світлим ободком. Окремі гранули знаходились в стані зернистого розпаду. У цитоплазмі кортикотропів відмічались розширені порожнини ендоплазматичної сітки, на мембранах яких можна було бачити невелику кількість зв'язаних рибосом. Останні зустрічались як у вигляді скупчень, так і поза зв'язком з мембранами. Ядро займало великий об'єм цитоплазми, в якому примембранно визначалось невелике скупчення гетерохроматину. Міжмембранна щілина була рівномірною, можна було бачити пори.

Таблиця 1

Морфометричні показники стану внутрішньоклітинних органел і активності секреторних гранул в кортикотропних клітинах аденогипофізу, а також вмісту АКТГ в периферичній крові ($M \pm m$ / $n=10$) після тривалої дії червоного шלאму

Показники	Вік тварин, діб					
	14	Відхилення від контролю, %	45	Відхилення від контролю, %	180	Відхилення від контролю, %
Площа хроматину, (SX), %	38,5 $\pm$ 2,6	+18,1	49,0 $\pm$ 1,2	+16,7	40,1 $\pm$ 2,5*	-29,4
	32,6 $\pm$ 3,1		42,0 $\pm$ 2,6		56,8 $\pm$ 2,1	
Площа мітохондрій, (SM), %	47,8 $\pm$ 5,0	+16,6	51,0 $\pm$ 2,0	+14,1	50,3 $\pm$ 0,9	-11,6
	41,0 $\pm$ 1,8		44,7 $\pm$ 2,6		56,9 $\pm$ 2,0	
Площа гранул, (SG), %	24,6 $\pm$ 1,9	+21,2	33,1 $\pm$ 2,5	+14,5	26,3 $\pm$ 2,7*	-28,5
	20,3 $\pm$ 2,6		28,9 $\pm$ 2,1		36,8 $\pm$ 2,5	
Індекс співвідношення активних гранул до неактивних (ІАН)	5,6 $\pm$ 2,0	+24,2	6,2 $\pm$ 2,1	+14,8	5,8 $\pm$ 0,9	-15,9
	4,5 $\pm$ 0,8		5,4 $\pm$ 2,0		6,9 $\pm$ 3,8	
Вміст АКТГ (п/моль/л)	5,1 $\pm$ 0,34*	+27,0	5,5 $\pm$ 0,33*	+22,2	3,5 $\pm$ 0,21**	- 39,6
	4,0 $\pm$ 0,62		4,5 $\pm$ 0,43		5,8 $\pm$ 0,33	

Примітка: в чисельнику - дослід, в знаменнику - контроль

*– $P < 0,05$; **– $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$ порівняно з контролем

За даними морфометричного дослідження, площа хроматину в ядрі збільшувалась на 16,7%, площа мітохондрій в цитоплазмі на 14,1%, площа гранул на 14,5%, порівняно з контролем. Індекс співвідношення активних гранул до неактивних зростав на 14,8%. Вміст АКТГ в крові підвищувався на 22,2% (табл.1).

Отже, у 45-добових щурів після тривалої дії червоного шלאму зміни в кортикотропах, що характерні для стрес-реакції становились ще більш вираженими. Про це свідчив стан ультраструктури кортикотропних клітин та морфометричних показників.

Тривала дія червоного шלאму на організм тварин впродовж 180 діб приводила до виражених змін в ультраструктурі кортикотропних аденоцитів гіпофіза та їх морфометричних даних. Цитоплазма більшості кортикотропів виглядала світлою. В ній виявлялось багато елементів вакуолярної ендоплазматичної сітки з чіткими рибосомами на поверхні мембран. У цитоплазмі можна було бачити невелику кількість дрібних гранул секрету різного ступеню зрілості, які розташовувались як по периферії клітин, так і у вигляді невеликих скупчень в центральній частині цитоплазми. Комплекс Гольджі і мітохондрії в цитоплазмі кортикотропів не визначались. Ядро спостерігалось велике, мало дещо звивисті контури. У каріоплазмі відмічалась помірна кількість гетерохроматину, який розміщувався у вигляді скупчень як примембранно, так і по всій цитоплазмі.

У деяких кортикотропах більша частина цитоплазми виглядала в стані повної деструкції. Більшість органел було зруйновано. В інших ділянках цитоплазми можна було бачити численні дрібні, різко осміюфільні мітохондрії паличкоподібної або неправильної форми. Їх матрикс був різко ущільнений, іноді виднілись міжкристні простори. Секреторні гранули виявлялись поліморфні, збільшені в розмірах, підвищеної осміюфільності, а поодинокі з них мали просвітлений ободок. У цитоплазмі кортикотропів також зустрічались лизосоноподібні структури. Ендоплазматична сітка була дезорганізована, відмічались неправильної форми порожнини, а також короткі зігнуті трубочки. Рибосоми як зв'язані, так і вільні були відсутні. Ядро в цих кортикотропах не виявлялось (рис. 2).

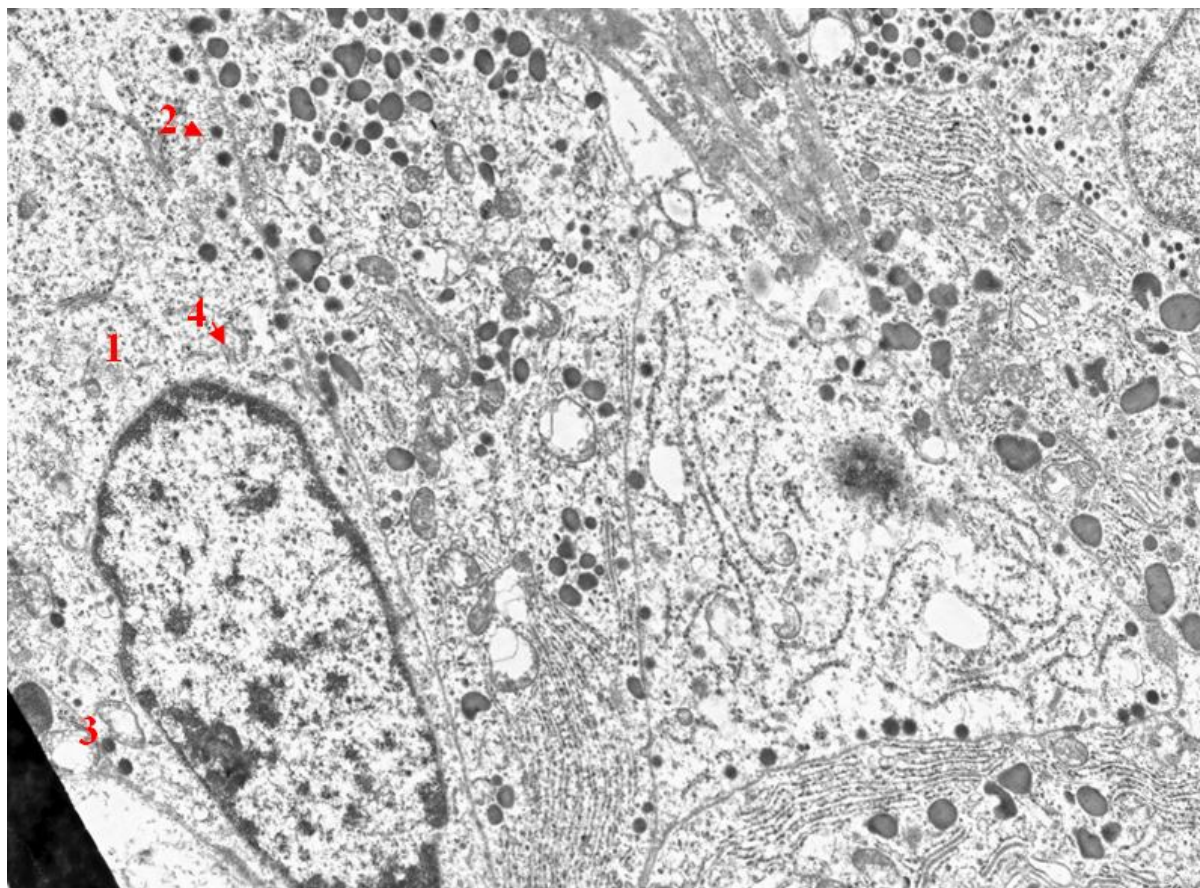


Рис. 2. Електронорама. Аденогіпофіз 180-добового щура після тривалої дії червоного шлему. Кортикотроп(1).В кортикотропі ділянки деструкції органел. Одиничні секреторні гранули різної електронної щільності збільшені в розмірах (2). У цитоплазмі елементи вакуолярної ендоплазматичної сітки (3). Мітохондрії з просвітленням матриксу і руйнованими кристами (4).x 10000.

Дані перебудови ультраструктури кортикотропів підтверджувались змінами морфометричних показників і вмісту АКТГ в крові. При цьому, площа хроматину в ядрі зменшувалась на 29,4%, порівняно з контрольною групою тварин. В цитоплазмі площа мітохондрій знижувалась на 11,6%, а секреторних гранул на 28,5%. Індекс співвідношення активних гранул до неактивних знижувався на 15,9%. Рівень АКТГ в крові зменшувався на 39,6% (табл. 1).

Отже, в результаті 180-денної дії червоного шлему у кортикотропних клітинах відмічалось зниження функціональної активності з ознаками деструктивно-дистрофічних змін у цитоплазмі

Висновки

Дія червоного шламу на організм тварин протягом 14 діб приводить до посилення функціональної активності кортикотропів аденогіпофіза, про що свідчать ультраструктурні зміни клітин, їх морфометричні дані і підвищення вмісту адренкортикотропного гормону в крові. Однак в ультраструктурі деяких кортикотропів відбувається деградуляція цитоплазми з ознаками зниження функції ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі і порушень мітохондрій.

Після 45 діб дії червоного шламу в ультраструктурі кортикотропних клітин спостерігаються зміни характерні для стрес-реакції, які стають ще більш вираженими і відповідають стадії підвищеної резистентності загального адаптаційного синдрому.

При дії червоного шламу протягом 180 діб в кортикотропах аденогіпофіза настають зміни, що характерні для стадії виснаження загального адаптаційного синдрому. Знижується адренкортикотропна функція аденогіпофіза, визначаються деструктивно-дистрофічні зміни у цитоплазмі кортикотропів, що супроводжується зменшенням показників морфометричних даних цих клітин та вмісту АКТГ в крові.

Література

1. Гордиенко В. М., Козырицкий В.Г. Ультраструктура желез эндокринной системы / В. М. Гордиенко, - К. : Здоров'я, 1978. - 288 с.
2. Каваре В.І. Електронна мікроскопія аденогіпофіза під впливом комбінованої дії загального опромінення і солей важких металів / В.І. Каваре // Український медичний альманах. - 2000. - №3. - С. 70-73.
3. Карташев А.Г. Влияние хронических факторов в постнатальном онтогенезе животных /А.Г. Карташев. - Томск: «В-Спектр», 2010. - 122 с.
4. Пикалюк В.С., Шкуренко В.П., Кутя С.А. Органы внутренней секреции. / В.С. Пикалюк. - Симферополь, 2007. – 96 с.
5. Бобришева І.В. Ультраструктурна характеристика аденогіпофіза білих щурів на різних етапах постнатального онтогенезу / І.В. Бобришева // Морфологія. – 2013. - Том VII. - № 3. – С. 27- 32.
6. Капитонова М.Ю. Иммуногистохимическая характеристика гипофиза в норме и при хроническом стрессе / М.Ю.Капитонова, С.Л. Кузнецов, В.В. Хлебников, В.Г. Загребин, З.Ч. Морозова, Ю.В. Дегтярь // Морфология.- 2008.- Т. 134.-№6.- С.32-37.
7. Кухар І.Д. Морфофункціональний стан аденогіпофізу та надниркових залоз після локального впливу на шкіру тварин високої і низької температур : автореф. дис... докт. мед. наук : 14.03.01 / І.Д.Кухар. – Харків, 2003. – 38 с.
8. Большакова О.В. Ультраструктура кортикотропоцитов при интоксикации свинцом / О.В. Большакова // Таврический медико-биологический вестник. – 2013. – Т. 2016. - № 1. – С.37-39.
9. Рогозина О.В., Озерова Н.Ю., Каширина Н.К. Морфология аденогипофиза и надпочечников под воздействием свинцовой интоксикации та ее коррекции / О.В. Рогозина // Світ медицини та біології. – 2009. - № 3. – С. 136 – 140.
10. Лапач С. К. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. / С. К. Лапач, А. В. Чубенко, П. Н. Бабич – К. : МОРИОН, 2001. – С. 144-155.
11. Лях Ю. Е. Основы компьютерной биостатистики / Ю. Е. Лях.- Донецк, 2006. – 211 с.

References

1. Gordienko V.M., Kozyrtskyi V.G. (1978). Ultrastructure of the endocrine system glands. K.: Health Protection, 288 p. (in Rus.)
2. Kavare V.I. (2000). Electron microscopy of adenohypophysis influenced by the combined action of radiation and heavy metal salts. Ukrainian medical almanac. 3. P. 70-73. (in Ukr.)
3. Kartashev A.G. (2010). Effect of chronic factors in postnatal ontogenesis of animals. Tomsk: "In-Spectrum", 122 p. (in Rus.)
4. Pykaliuk V.S., Shkurenko V.P., Kutia S.A. (2007). Organs of internal secretion. Simferopol, 96 p. (in Ukr.)
5. Bobrysheva I.V. (2013). Ultrastructural characteristics of adenohypophysis of white rats on different stages of postnatal ontogenesis. Morphology. VII. 3. P. 27-32. (in Ukr.)
6. Kapitonova M.Yu. et al (2008). Immunohistochemical characteristics of the adenohypophysis in normal condition and chronic stress. Morphology. 134. 6. P.32-37. (in Rus.)

7. Kukhar I.D. (2003). Morphofunctional state of the adenohypophysis and adrenal glands after local exposure to animals' skin of high and low temperatures: Dissertation Abstract ... Doctor of medical sciences: 14.03.01 Kharkiv, 38 p. (in Ukr.)
8. Bolshakova O.V. (2013) Ultrastructure of adenohypophysial corticotropic hormone cells on lead intoxication. Tauride Medical and Biological Bulletin. 16. 1. P.37-39. (in Rus.)
9. Rogozina O.V., Ozerova N.Yu., Kashirina N.K. (2009). Morphology of adenohypophysis and adrenal glands under the influence of lead intoxication and its correction. World of medicine and biology. 3. P. 136-140. (in Rus.)
10. Lapach S.K., Chubenko A.V., Babych P.N. (2001). Statistical methods in biomedical research using Excel. K: MORION, P. 144-155. (in Rus.)
11. Liakh Yu.E. (2006). Basics of computer biostatistics Donetsk, 2006. – 211 p.

Summary. Boretskyi G.G., Rozhkov I.M. Features of ultrastructural changes of adenohypophysial corticotropic cells under the prolonged exposure of the red mud.

Introduction. By means of modern techniques, new data, regarding the character and dynamics of ultrastructural changes in adenohypophysial corticotropic cells under condition of prolonged organism exposure of the red mud, has been obtained.

Purpose. To evaluate the dynamics of the ultrastructural changes and the direction of reparative processes in adenohypophysial corticotropic cells of animals of all ages under organism exposure of the red mud.

Methods. The ultrastructure of adenohypophysial corticotropic cells using electron microscope GEM – 100CX (Japan) has been studied. To establish the ultrastructural patterns of adenohypophysis' corticotroph, morphometric processing of electron-diffraction photograph by means of computer image analyzer IBAS-2000 (produced by ORTON company, Germany) was conducted. The concentration of adrenocorticotrophic hormone (ACTH) was established by means of "two-stage" enzyme-linked immunosorbent assay to measure biologically active ACTH molecule using test-kit produced by Biometrica company (USA).

Results. The research has established that the exposure of the red mud on animals' organism during 14 days leads to increased functional activity of adenohypophysial corticotropic cells. This fact is evidenced by ultrastructural changes in these cells, their morphometric data and increase of the adrenocorticotrophic hormone content in blood. However, degranulation of cytoplasm characterised by reduction of endoplasmic reticulum function, Golgi complex and mitochondrial abnormalities, occurs in ultrastructure of some corticotrophs' structure.

After 45 days of the red mud exposure, in the ultrastructure of corticotropic cells, changes typical for the stress reactions, are observed. Further the changes become more pronounced and are characteristic of the stage of the increased resistance of general adaptation syndrome.

Under the exposure of red mud during 180 days, the adenohypophysis' corticotrophs face restructuring which are characteristic of exhaustion stage of general adaptation syndrome. Adrenocorticotrophic function of adenohypophysis is reduced, destructive-dystrophic changes in cytoplasm of corticotrophs, accompanied by a rate decrease of morphometric data of these cells and ACTH content in blood, are established.

Originality. Using modern biomedical research methods, new data regarding the character and dynamics of ultrastructural changes in adenohypophysial corticotropic cells under the prolonged exposure of the red mud, has been obtained. The dependence of changes of the ultrastructure and the function of adenohypophysial corticotropic cells on the duration of the red mud exposure in animals' organisms of all ages has been established.

Conclusion. The prolonged exposure of the red mud on animals' organisms leads to significant changes in the ultrastructural organization of adenohypophysial corticotropic cells, the character of which depends on both the duration of the red mud exposure as well as on the animals' age.

Key words: adenohypophysis, corticotropic cells, ultrastructure, red mud.

Миколаївський національний університет імені В.О. Сухомлинського

Одержано редакцією
Прийнято до публікації

22.01.2016
05.02.2016

УДК 581.9:52642 (477.53)

Є.О. Воробйов¹, Н.О. Смоляр²,
О.Ю. Смаглюк², В.А. Соломаха²

СИНТАКСОНОМІЯ ЕВТРОФНИХ ПУХНАСТОБЕРЕЗОВИХ БОЛІТ У БАСЕЙНІ НИЖНЬОЇ СУЛИ

На території басейну нижньої Сули пухнастоберезові болота відрізняються найвищою трофністю едафічних умов серед усіх відомих із літератури та оригінального матеріалу аналогічних угруповань. Вони виділились у нову асоціацію *Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis* із двома підасоціаціями, яка стала типом нового союзу *Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis*. Він відрізняється високими показниками постійності та проективного покриття мезотрофних і нітрофільних видів (*Sambucus nigra*, *Swida sanguinea*, *Ribes nigrum*, *Humulus lupulus*, *Urtica galeopsifolia*, *Impatiens noli-tangere*, *Galium aparine*, *Thelypteris palustris*, *Symphytum officinale*, *Myosoton aquaticum*, *Carex riparia*, *Poa palustris*), а також відсутністю звичайних для пухнастоберезових мезоевтрофних боліт видів (*Salix cinerea*, *S. pentandra*, *S. repens* s.l., *Betula humilis*, *Molinia caerulea*, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis canescens*, *Poa trivialis*, *Festuca rubra*, *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *Comarum palustre* та ін.). Новий союз віднесено до порядку *Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis* Clausnitzer in Dengler et al. 2004 та класу *Molinio-Betuletea pubescentis* Pass. et Hofmann 1968, які для території України наводяться вперше.

Ключові слова: евтрофні лісові болота, *Betula pubescens*, синтаксономія, *Molinio-Betuletea pubescentis*, басейн нижньої Сули, Лівобережний Лісостеп, Україна.

Вступ. Пухнастоберезові евтрофні болота в Лівобережному Лісостепу України займають заторфовані ділянки заплави нижньої течії Чумгака та Гнилої Оржиці – правих приток Оржиці, яка в свою чергу впадає в Сулу. Вони приурочені саме до середньої частини басейну Оржиці між її витокami та гирлом. У домінантній класифікації рослинності такі угруповання не відображені [1]. За класифікацією рослинності школи Ж. Браун-Бланке евтрофні пухнастоберезняки також не були класифіковані як в Україні [2, 3, 4], так і поза її межами [5, 6, 7, 8]. Мезотрофні та мезоевтрофні лісові болота з домінуванням *Betula pubescens* належать до класу *Molinio-Betuletea pubescentis* Pass. et Hofmann 1968 [5]. Цей клас не представлений у продромусі рослинності України [4], хоч угруповання, які належать до нього, наводились з України у складі інших класів [3, 9, 10]. Зокрема, вони вказувались і для знижень борової тераси Дніпра в Лівобережному Лісостепу України [11]. В басейні нижньої Сули синтаксономічний і флористичний склад пухнастоберезових боліт не вивчався.

У класифікаційній схемі біотопів лісової і лісостепової зон України угруповання з *Betula pubescens* віднесено до сирих березових лісів (*Molinio-Betuletum*) – G1.122 [12].

Ця публікація продовжує вивчення синтаксономії лісових боліт класу *Molinio-Betuletea pubescentis* в Україні, а саме на південно-східній межі їх поширення, де опубліковані дані про їх наявність та еколого-флористичні особливості досі були відсутні – в середній смузі Лівобережного Лісостепу у басейні нижньої Сули. Ці дослідження є актуальними з огляду на те, що пухнастоберезові евтрофні болота є дуже рідкісними унікальними угрупованнями, досі не описаними. До того ж, значною мірою вони трансформовані або знищені осушувальною меліорацією, розробкою торфу, вирубкою, залуженням, розорюванням. Тут вони відіграють важливу водоохоронну роль.

Методика

У роботі було використано 24 геоботанічних описи, виконаних авторами під час спільної експедиції в кінці травня 2015 року в заплавах правобережних приток нижньої Сули – Чумгака та Гнилої Оржиці. Зокрема, О.Ю. Смаглюк виконано 13 описів (з них 3 спільно з Є.О. Воробйовим), Н.О. Смоляр – 11 описів.

Описи виконувались згідно методики школи Браун-Бланке (Миркин, Наумова, Соломеш, 2001). Розмір описової ділянки складав близько 25х25 м, зрідка в природних межах фітоценозів у випадку їх меншої площі або смугового розміщення. Бали рясності в таблицях відповідають таким значенням проективного покриття: + – < 1%, 1 – 1-5%, 2 – 6-15%, 3 – 16-25%, 4 – 26-50%, 5 – 51-100%. Бали постійності позначають: + – < 10%, I – 10-20%, II – 21-40%, III – 41-60%, IV – 61-80%, V – 81-100%. В дужках після назви виду дерев та чагарників показана ярусність: а – верхній деревний ярус; б – чагарниковий ярус та підріст; с – ярус трав.

Назви видів наводяться за зведенням С.Л. Мосякіна та М.М. Федорончука [14]. Описи оброблялися за допомогою пакету програм «FICEN 2» [15] з наступним ручним доопрацюванням на комп'ютері методом фітоценотичних таблиць.

Інтерпретація фітоценотичного матеріалу проводилась із використанням згаданих вище літературних джерел.

Результати та їх обговорення

Синтаксономічна схема пухнастоберезових лісових боліт басейну нижньої Сули

Клас **Molinio-Betuletea pubescentis** Pass. et Hofmann 1968

(Syn. **Vaccinio-Betuletea pubescentis** sensu Sykora 2006)

Порядок **Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis** Clausnitzer in Dengler et al. 2004

Союз **Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis** all. nova hoc. loco

Асоціація **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis** ass. nova hoc. loco

Підасоціація **U.g.-B.p. alnetosum glutinosae** subass. nova hoc. loco

Варіант **U.g.-B.p. a.g.** Var. **Sambucus nigra**

Варіант **U.g.-B.p. a.g.** Var. **Equisetum fluviatile**

Підасоціація **U.g.-B.p. coryletosum avellanae** subass. nova hoc. loco

Варіант **U.g.-B.p. c.a.** Var. **Sambucus nigra**

Варіант **U.g.-B.p. c.a.** Var. **Equisetum fluviatile**

Фація **U.g.-B.p. c.a.** E.f. **Facies Stellariosum holosteaе**

Дериватне угруповання **Geranium palustre-Betula pubescens** (All. **Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis**)

Характеристика нового союзу **Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis** та асоціації **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis**

На основі порівняльного аналізу новоописаних і відомих з літератури угруповань порядку **Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis** (Таблиця 1) складено діагнози нових союзу та асоціації пухнастоберезових лісових боліт басейну нижньої Сули, а також синтаксонів вищого і нижчого рангів для цієї території. В неї включено лише показники постійності «II» і вище. *Курсивом* набрані показники для синтаксонів, для яких відсутня інформація про проективне покриття видів.

Таблиця 1.

Диференціація синтаксонів порядку **Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis** у Європі
(скорочена синоптична таблиця)

Країна	Рос	Укр	Укр	Нім	Нім	Нім	Укр
Автор	Фед	Шев	Ткч + Грг	Brg	Brg	Brg	Див. табл. 2
Клас (авторський)	А		VP	MB			-
Порядок (авторський)	Ag	Sa	Pc	SB			-
Союз (авторський)	CB	Sc	B	RB	SBp		-
Асоціація (авторська)	CmB	ThB	Bp	RcB	JsB	SpB	-
Порядок (прийнятий)	SB						
Союз (прийнятий)	Bhp			SBp			UBp
Асоціація (прийнята)	CmB	EqB	DcB	RcB	JsB	SpB	UgB
Кількість описів	10	7	13	151	101	116	23
Номер син таксону	1	2	3	4	5	6	7

D.s. All. **Betulion humilis-pubescentis***Pinus sylvestris**Betula pendula**Carex elongate**Dryopteris carthusiana**Dryopteris cristata**Athyrium filix-femina**Pleurozium schreberi**Polytrichum commune**Sphagnum girgensohnii*

V ¹	II ²	V ³	.	.	.	.
.	V ¹	III	.	.	.	.
III ¹	III ¹	.	.	.	II	.
III	IV	.	II	.	.	.
V	II	.	.	.	.	.
III ¹	II	.	.	.	.	.
V	.	.	.	.	.	.
.	.	II ²	.	.	.	.
.	.	II ³	.	.	.	.

D.s. All. **Betulion humilis-pubescentis** & All. **Salici pentandrae-Betulion pubescentis***Salix cinerea**Molinia caerulea**Comarum palustre**Potentilla erecta**Thyselium palustre**Calamagrostis canescens**Carex nigra**Menyanthes trifoliata**Carex lasiocarpa**Naumburgia thyrsiflora**Juncus effusus**Carex cinerea**Carex rostrata**Aulacomnium palustre*

V ³	V ¹	III ¹	III	V	III	.
II	II	III ⁴	IV	IV	II	.
IV ¹	.	II	II	III	IV	.
II	.	IV ¹	III	III	.	.
III	II	.	II	III	III	.
.	II ¹	.	II	.	III	.
II	III	.	II	III	.	.
IV ¹	.	.	.	III	.	.
III	.	.	.	III	.	.
III	.	.	.	II	II	.
.	III	.	II	.	II	.
II	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	III	.	.
II ¹	.	.	.	II	.	.

D.s. All. **Salici pentandrae-Betulion pubescentis***Mentha aquatica**Epilobium palustre**Carex paniculata**Valeriana dioica**Lotus uliginosus**Poa pratensis*

.	.	.	II	III	II	.
.	.	.	II	III	II	.
.	.	.	II	II	II	.
.	.	.	II	IV	.	.
.	.	.	II	IV	.	.
.	.	.	II	II	.	.

<i>Holcus lanatus</i>	.	.	.	III	II	.	.
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	.	.	.	II	II	.	.
<i>Plagiomnium elatum</i>	.	.	.	II	IV	.	.

D.s. All. **Salici pentandrae-Betulion pubescentis** & All. **Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis** all. nova hoc. Loco

<i>Quercus robur</i>	.	.	.	II	.	.	III
<i>Salix aurita</i>	.	.	.	II	II	II	II
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	III	III	III	II
<i>Carex panicea</i>	.	.	.	.	II	.	II

D.s. All. **Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis** all. nova hoc. loco & Ass. **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis** ass. nova hoc. loco

<i>Swida sanguinea</i>	.	.	.	.	.	.	IV ¹
<i>Ribes nigrum</i>	.	.	.	.	.	.	IV ¹
<i>Sambucus nigra</i>	.	.	.	.	.	.	III ¹
<i>Salix triandra</i>	.	.	.	.	.	.	II
<i>Urtica galeopsifolia</i>	.	.	.	.	.	.	V ⁴
<i>Impatiens noli-tangere</i>	II	.	.	.	.	.	IV ⁴
<i>Symphytum officinale</i>	.	.	.	.	.	.	V ¹
<i>Humulus lupulus</i>	.	II	.	.	.	.	V ¹
<i>Galium aparine</i>	.	.	.	II	.	.	V ¹
<i>Carex riparia</i>	.	.	.	.	.	.	IV ¹
<i>Myosoton aquaticum</i>	.	.	.	.	.	.	III
<i>Milium effusum</i>	.	.	.	.	.	.	II ¹
<i>Festuca gigantea</i>	.	.	.	.	.	.	II
<i>Poa remota</i>	.	.	.	.	.	.	II
<i>Myosotis sparsiflora</i>	.	.	.	.	.	.	II
<i>Cirsium rivulare</i>	.	.	.	.	.	.	II
<i>Chelidonium majus</i>	.	.	.	.	.	.	II

D.s. Ord. **Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis** & Neg. D.s. Ass. **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis** ass. nova hoc. Loco

<i>Salix pentandra</i>	II	.	.	II	IV	II	.
<i>Betula humilis</i>	IV ¹	.	II ¹	.	II	.	.
<i>Salix rosmarinifolia</i>	III ¹	.	.	.	.	.	.
<i>Salix repens s. str.</i>	.	.	.	.	III	.	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	IV ¹	.	.	III	III	II	.
<i>Geum rivale</i>	IV ¹	.	V ²	III	II	.	.
<i>Deschampsia caespitosa</i>	II	.	V ³	III	.	II	.
<i>Cirsium palustre</i>	II	.	III	III	IV	II	.
<i>Galium palustre</i>	III	.	III ¹	II	IV	III	.
<i>Festuca rubra</i>	II	III	.	II	III	.	.
<i>Poa trivialis</i>	III ¹	II	.	II	II	.	.
<i>Solanum dulcamara</i>	II	II	.	II	.	III	.
<i>Scutellaria galericulata</i>	II	.	.	III	II	II	.
<i>Galium uliginosum</i>	II	.	.	II	IV	.	.
<i>Bistorta major</i>	III	.	.	II	II	.	.
<i>Angelica sylvestris</i>	III	.	.	II	II	.	.
<i>Myosotis palustris</i>	II	.	.	II	III	.	.
<i>Caltha palustris</i>	IV ¹	.	.	.	II	.	.
<i>Stellaria palustris</i>	III	.	.	.	II	.	.
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i>	II	.	.	.	II	.	.

<i>Cirsium oleraceum</i>	III	.	.	III	.	.	.
<i>Urtica dioica</i>	III ¹	.	.	II	.	.	.
<i>Calliergonella cuspidata</i>	II ¹	.	.	III	V	IV	.
<i>Climacium dendroides</i>	V ³	.	.	II	III	.	.
<i>Dicranum bonjeanii</i>	II	.	.	.	II	.	.
D.s. Ord. Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis							
<i>Alnus glutinosa</i>	II	.	.	.	II	III	II ¹
<i>Corylus avellana</i>	.	II ¹	.	.	.	.	II ²
<i>Thelypteris palustris</i>	IV ²	IV ²	.	II	III	III	V ²
<i>Equisetum fluviatile</i>	IV ¹	.	.	III	IV	II	II
<i>Carex appropinquata</i>	IV ¹	.	.	II	III	.	II
<i>Lycopus europaeus</i>	III	.	.	II	II	IV	II
<i>Eupatorium cannabinum</i>	II	II	.	III	III	.	II
<i>Agrostis stolonifera</i>	II	.	.	II	III	.	II
<i>Poa palustris</i>	III	II	.	.	.	.	III ¹
<i>Glechoma hederacea</i>	.	II	.	.	.	.	II
<i>Calystegia sepium</i>	.	II	.	.	.	.	II
D.s. Cl. Molinio-Betuletea pubescentis							
<i>Betula pubescens</i>	V ⁴	V ¹	V ⁴	V	V	III	V ⁵
<i>Populus tremula</i>	.	III ¹	.	.	.	.	II ¹
<i>Frangula alnus</i>	V ¹	III	IV ³	II	II	II	II ¹
<i>Lysimachia vulgaris</i>	IV	II ¹	IV	IV	IV	IV	III
<i>Phragmites australis</i>	IV ¹	III ¹	.	II	II	II	II
D.s. Ass. Climacio-Betuletum pubescentis							
<i>Picea abies</i>	III ¹	.	.	.	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	III	.	.	.	.	.	.
<i>Viburnum opulus</i>	II	.	.	.	.	.	.
<i>Crepis paludosa</i>	IV	.	.	.	.	.	.
<i>Pyrola rotundifolia</i>	IV	.	.	.	.	.	.
<i>Orthilia secunda</i>	IV	.	.	.	.	.	.
<i>Polemonium caeruleum</i>	III	.	.	.	.	.	.
<i>Corallorhiza trifida</i>	III	.	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus repens</i>	III	.	.	.	.	.	.
<i>Carex cespitosa</i>	II ¹	.	.	.	.	.	.
<i>Carex juncella</i>	II ¹	.	.	.	.	.	.
<i>Carex dioica</i>	II	.	.	.	.	.	.
<i>Majanthemum bifolium</i>	II	.	.	.	.	.	.
<i>Trientalis europaea</i>	II	.	.	.	.	.	.
<i>Galium rivale</i>	II	.	.	.	.	.	.
<i>Listera ovate</i>	II	.	.	.	.	.	.
<i>Paris quadrifolia</i>	II	.	.	.	.	.	.
<i>Geranium robertianum</i>	II	.	.	.	.	.	.
<i>Sphagnum squarrosum</i>	IV ²	.	.	.	.	.	.
<i>Helodium blandowii</i>	III ¹	.	.	.	.	.	.
<i>Mnium rugicum</i>	III ¹	.	.	.	.	.	.
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	III	.	.	.	.	.	.
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	II ¹	.	.	.	.	.	.
D.s. Ass. Equiseto pratensis-Betuletum pubescentis ass. nova prov.							
<i>Pyrus communis</i>	.	II	.	.	.	.	.
<i>Acer tataricum</i>	.	II	.	.	.	.	.

<i>Equisetum pratense</i>	.	IV ¹	.	.	.	.	.
<i>Scirpus sylvaticus</i>	.	IV	.	.	.	.	.
<i>Carex leporine</i>	.	III	.	.	.	.	.
<i>Carex acuta</i>	.	III	.	.	.	.	.
<i>Carex acutiformis</i>	.	II	.	.	.	.	.
<i>Agrostis canina</i>	.	II	.	.	.	.	.
<i>Luzula pallescens</i>	.	II	.	.	.	.	.
<i>Lycopus exaltatus</i>	.	II	.	.	.	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	II	.	.	.	.	.

D.s. Ass. **Deschampsio caespitosae-Betuletum pubescentis**

<i>Salix myrtilloides</i>	.	.	II ¹	.	.	.	.
<i>Festuca ovina</i>	.	.	III ²	.	.	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	.	III	.	.	.	.
<i>Galium verum</i>	.	.	III	.	.	.	.
<i>Oxycoccus palustris</i>	.	.	II ¹	.	.	.	.
<i>Holcus mollis</i>	.	.	II ¹	.	.	.	.
<i>Galium album</i>	.	.	II	.	.	.	.
<i>Epilobium parviflorum</i>	.	.	II	.	.	.	.
<i>Mentha arvensis</i>	.	.	II	.	.	.	.
<i>Ranunculus acris</i>	.	.	II	.	.	.	.

D.s. Ass. **Rhamno catharticae-Betuletum pubescentis**

<i>Rhamnus cathartica</i>	.	.	.	II	.	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	.	.	.	II	.	.	.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	.	.	II	.	.	.
<i>Vicia cracca</i>	.	.	.	II	.	.	.

D.s. Ass. **Junco subnodulosi-Betuletum pubescentis**

<i>Epipactis palustris</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Dactylorhiza incarnate</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Cardamine pratensis</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Succisa pratensis</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Carex disticha</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Eriophorum polystachion</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Tomentypnum nitens</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Plagiomnium undulatum</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Fissidens adianthoides</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	.	.	.	.	II	.	.
<i>Scleropodium purum</i>	.	.	.	.	II	.	.

D.s. Ass. **Salici pentandrae-Betuletum pubescentis**

<i>Carex elata</i>	.	.	.	.	.	III	.
<i>Carex pseudocyperus</i>	.	.	.	.	.	II	.
<i>Iris pseudacorus</i>	.	.	.	.	.	II	.
<i>Mnium hornum</i>	.	.	.	.	.	II	.

Скорочення в таблиці 1: Рос – Росія, Укр – Україна, Нім – Німеччина, Фед – (Федотов, 1999), Шев – (Шевчик, Полішко, 2000), Ткч – (Ткачик, 1999), Грг – (Григора, Воробйов, Соломаха, 2005 – лише один опис), Brg – (Berg, Dengler, Abdank, 2001), A – *Alnetea glutinosae*, VP – *Vaccinio-Piceetea*, MB – *Molinio-Betuletea pubescentis*, Ag – *Alnetalia glutinosae*, Sa – *Salicetalia auritae*, Pc – *Piceetalia excelsae*, SB – *Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis*, CB – *Carici-Betulion pubescentis-verrucosae* Palcz. 1975, Sc – *Salicion cinereae*, B – *Betulion pubescentis* Lohmeyer et R.Tx. in R.Tx. 1955, RB – *Rhamno*

catharticae-Betulion pubescentis Clausnitzer in Dengler et al. 2004, SBp – *Salici pentandrae-Betulion pubescentis* Clausnitzer in Dengler et al. 2004, CmB – *Climacio-Betuletum pubescentis* Fedotov 1999, ThB – *Thelypterido palustri-Betuletum pubescentis* Shevchyk et Polishko 2000 prov. (omonim), Bp – *Betuletum pubescentis* R. Tx. 1937, RcB – *Rhamno catharticae-Betuletum pubescentis* Clausnitzer in Dengler et al. 2004, JsB – *Junco subnodulosi-Betuletum pubescentis* Clausnitzer in Dengler et al. 2004, SpB – *Salici pentandrae-Betuletum pubescentis* sensu Clausnitzer in Dengler et al. 2004 (omonim) non Soó 1955, Bhp – *Betulion humilis-pubescentis* (Palcz. 1975) nom. prov. (Syn. *Carici-Betulion pubescentis-verrucosae* Palcz. 1975 sensu Fedotov 1999), Ubp – *Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis* all. nova hoc. loco, EqB – *Equiseto pratensi-Betuletum pubescentis* ass. prov. (Syn. *Thelypterido palustri-Betuletum pubescentis* Shevchyk et Polishko 2000 prov.), DcB – *Deschampsia caespitosa-Betuletum pubescentis* ass. prov. (Syn. *Betuletum pubescentis* R.Tx. 1937 sensu Tkachyk 1999), UgB – *Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis* ass. nova hoc. loco.

Клас **Molinio-Betuletea pubescentis**

Діагностичні види: *Betula pubescens* (dom.), *Populus tremula*, *Frangula alnus*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*.

Переважно мезотрофні пухнастоберезові, звичайно з домішкою хвойних дерев, лісові болота, поширені в зонах тайги, мішаних і широколистяних лісів та Лісостепу Європи і Західного Сибіру. Найбільші площі вони займають у підзонах південної тайги та підтайги і в Європейській широколистянолісовій області, особливо на Поліссі.

Порядок **Salici pentandrae-Betuletea pubescentis**

Діагностичні види: *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Salix aurita*, *Thelypteris palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Carex appropinquata*, *C. panicea*, *Lythrum salicaria*, *Lycopus europaeus*, *Eupatorium cannabinum*, *Agrostis stolonifera*, *Poa palustris*, *Glechoma hederacea*, *Calystegia sepium*.

Порядок евмезотрофних та мезоевтрофних, звичайно кальцефільних пухнастоберезових лісових боліт із домішкою широколистяних порід, які поширені переважно в зонах широколистяних лісів і Лісостепу.

Союз **Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis** all. nova hoc. loco

Номенклатурний тип: Асоціація **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis** ass. nova hoc. loco.

Діагностичні види: Відповідають наведеним для асоціації **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis** ass. nova hoc. loco.

Негативні діагностичні види: *Salix cinerea*, *S. pentandra*, *S. repens* s.l., *Betula humilis*, *Molinia caerulea*, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis canescens*, *Poa trivialis*, *Festuca rubra*, *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *Comarum palustre*, *Potentilla erecta*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Thyselum palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Solanum dulcamara*, *Geum rivale*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Cirsium palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Calliergonella cuspidata*, *Climacium dendroides*

Новий союз включає лісові болота з домінуванням *Betula pubescens* із найвищими показниками трофності едафічних умов, часто досить нітрифіковані. Поширений в Лівобережному Лісостепу України біля південно-східної межі ареалу *Betula pubescens* та угруповань класу **Molinio-Betuletea pubescentis** на заторфованих ділянках заплавлених малих річок. Союз поки що включає лише одну асоціацію.

За флористичним складом угруповання нового союзу майже ідентичні чорновільховим болотам порядку **Alnetalia glutinosae** R.Tx. 1937 em Mull. et Gors 1958 (клас **Alnetea glutinosae** Br.-Bl. et R.Tx. 1943 em Mull. et Gors 1958), але враховуючи

синтаксономічну приуроченість едифікатора та виконуючи вимогу фізіономічної чистоти класів, відносимо їх до класу **Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis**.

Асоціація **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis** ass. nova hoc. loco (Таблиця 2)

Номенклатурний тип: Опис № 10 таблиці 2.

Діагностичні види: *Swida sanguinea*, *Sambucus nigra*, *Salix triandra*, *Ribes nigrum*, *Humulus lupulus*, *Poa palustris*, *P. remota*, *Milium effusum*, *Festuca gigantea*, *Carex riparia*, *Urtica galeopsifolia* (dom.), *Impatiens noli-tangere* (dom.), *Symphytum officinale*, *Cirsium rivulare*, *Myosoton aquaticum*, *Myosotis sparsiflora*, *Galium aparine*, *Chelidonium majus*.

Асоціація представляє угруповання з досить проточним зволоженням та помітно нітрифікованими ґрунтами. Вона має значно більше видове різноманіття, ніж асоціації мезоевтрофних пухнастоберезових боліт Українського Полісся [3] – в середньому 22 види судинних рослин проти 16-18 видів (з епігейними мохами), і за цим показником перевищує навіть болотні вільшини Українського Полісся, кожна ділянка яких нараховує в середньому 21 вид (з епігейними мохами). Зімкнутість деревостану (0,8) також перевищує середні показники поліських березових боліт (0,6), як і чагарникового ярусу (0,15 проти 0,05). Проективне покриття трав'яного ярусу складає 90 % проти 70 %. Моховий ярус не виражений, на відміну від поліських угруповань, де він покриває в середньому 60% площі.

Відсутність у флористичному складі асоціації мезотрофноболотних фітоценотичних реліктів, значне видове різноманіття та лише поодинокі трапляння рудеральних і алохтонних видів свідчить про природне походження її угруповань. За умови зниження ґрунтових вод вони поступово трансформуються в напрямку союзу гідрофільних широколистяних лісів **Alno-Ulmion** Br.-Bl. et R.Tx. 1943, про що свідчить поява як трав'янистих, так і деревних та чагарникових неморальних видів і розростання їх на деяких сухіших ділянках. Постійна вирубка евтрофних пухнастоберезняків веде до їх трансформації в угруповання союзу **Convolvulion sepium** R.Tx. 1947 класу **Galio-Urticetea** Pass. ex Kopecky 1969.

Підасоціація **U.g.-B.p. alnetosum glutinosae** subass. nova hoc. loco

Номенклатурний тип: Опис № 14 таблиці 2.

Діагностичні види: *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*, *Frangula alnus*, *Thelypteris palustris* (dom.), *Galium aparine* (dom.), *Carex appropinquata*, *C. panicea*, *Agrostis stolonifera*, *Poa remota*, *Eupatorium cannabinum*, *Inula helenium*, *Cirsium oleraceum*, *Myosoton aquaticum*, *Coccyganthe flos-cuculi*, *Glechoma hederacea*, *Chelidonium majus*, *Geranium robertianum*, *Lythrum salicaria*, *Myosotis sparsiflora*.

Підасоціація представляє угруповання асоціації із більш застійним зволоженням та помітною нітрифікацією ґрунтів. Вона має значно більше видове різноманіття, ніж наступна підасоціація – в середньому 24 види судинних рослин. Зімкнутість деревостану відповідає середнім показникам по асоціації (0,8), чагарникового ярусу – теж (0,15). Проективне покриття трав'яного ярусу складає 90 %.

Варіант **U.g.-B.p. a.g. Var. Sambucus nigra**

Діагностичні види: *Populus tremula*, *Acer campestre*, *A. negundo*, *Ulmus laevis*, *Sambucus nigra*, *Swida sanguinea*, *Salix triandra*, *Carex panicea*, *Myosotis sparsiflora*, *Stachys palustris*.

Варіант представляє угруповання підасоціації із сухішими ґрунтами з вираженою нітрифікацією, внаслідок чого спостерігається поновлення мезофільних листяних дерев і кущів. Він має дещо менше видове різноманіття, ніж наступний варіант – в середньому 24 види судинних рослин. Зімкнутість деревостану відповідає середнім показникам по асоціації (0,8), чагарникового ярусу – найнижчим (0,1). Проективне покриття трав'яного ярусу трохи менше від середніх показників по асоціації (85%).

Таблиця 2.

Фітоценотична характеристика асоціації *Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis*
ass. nova hoc. Loco

Змішаність деревного ярусу	08	06	07	08	09	08	08	08	08	09	09	07	07	07	07	07	09	09	08	06	09	08	07	08
Змішаність чагарникового ярусу	02	01	+	03	01	02	02	02	02	01	01	+	01	03	03	01	01	09	02	01	01	02	+	01
Проективне покриття трав'яного ярусу	99	85	75	95	99	99	99	99	95	85	85	90	70	95	99	99	95	5	95	95	95	95	85	95
Кількість видів в огнищі	17	24	18	27	25	24	26	25	19	25	23	21	36	23	17	25	15	19	13	18	25	15	16	19
Номер огнища	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
D s. Var. <i>Sambucus nigra</i>																								
<i>Populus tremula</i> (a)	.	.	1	.	.	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Populus tremula</i> (b)	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Populus tremula</i> (c)	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Acer campestre</i> (b)	.	1	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Acer campestre</i> (c)	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Acer negundo</i> (b)	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Acer negundo</i> (c)	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ulmus laevis</i> (a)	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sambucus nigra</i> (b)	.	1	+	1	2	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	+	1	.	2	.	.	.	.	.
<i>Sambucus nigra</i> (c)	.	.	1	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Swida sanguinea</i> (b)	.	1	.	2	3	2	2	.	.	+	.	.	2	.	+	.	.	+	1	2	1	+	.	1
<i>Swida sanguinea</i> (c)	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Salix triandra</i> (b)	2	+	.	+	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex panacea</i>	+	.	1	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Myosotis sparsiflora</i>	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Stachys palustris</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
D s. Var. <i>Equisetum fluviatile</i>																								
<i>Quercus robur</i> (a)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Salix aurita</i> (b)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.
<i>Lythrum salicaria</i>	+	1	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Carex appropinquata</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+
<i>Inula helenium</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	1	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+
<i>Festuca gigantea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+
<i>Cirsium rivulare</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
D s. Facies <i>Stellariosum holostae</i>																								
<i>Stellaria holostea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
D s. Subass. U.g.-B.p. <i>alninosum glutinosum</i> subass. nova hoc. Loco																								
<i>Alnus glutinosa</i> (a)	.	2	1	.	.	1	2	1	1	.	1	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Alnus glutinosa</i> (b)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Frangula alnus</i> (b)	.	.	.	.	.	1	1	.	1	.	.	.	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Frangula alnus</i> (c)	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Myosoton aquaticum</i>	.	+	.	+	+	+	+	.	+	+	.	+	1	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Agrostis stolonifera</i>	.	.	+	.	.	.	+	1	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Poa remota</i>	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	1	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eupatorium cannabinum</i>	+	2	.	+	+	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Glechoma hederacea</i>	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Chelidonium majus</i>	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	1	.
<i>Geranium robertianum</i>	.	.	.	.	.	2	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cirsium oleraceum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	2	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Coccygarthe flos-oculi</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
D s. Subass. U.g.-B.p. <i>coryletosum avellanae</i> subass. nova hoc. Loco																								
<i>Corylus avellana</i> (b)	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	5	2	.	2	3	1

<i>Calystegia sepium</i>	1	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	2	.	.	+	.	.	.	+
<i>Milium effusum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	1	2	.	1	.	.	+
<i>Phragmites australis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	.	2	.	
<i>Adoxa moschatellina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	1	.	.	+	.	.	
<i>Galeopsis pubescens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	
<i>Listera ovata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	
<i>Poa nemoralis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	
D s. D c. <i>Geranium palustre</i> - <i>Betula pubescens</i>																										
<i>Geranium palustre</i>	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	
<i>Typha latifolia</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Scrophularia umbrosa</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Archangelica officinalis</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Sium latifolium</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Sonchus palustris</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ranunculus repens</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
D s. Ass. <i>Urtica galeopsifoliae</i> - <i>Betula pubescens</i> ass. nova hoc. Loco																										
<i>Quercus robur</i> (b)	.	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	.	1	.	.	.	.	+	+	.	1	.	
<i>Ribes nigrum</i> (b)	.	1	+	1	+	+	.	2	.	+	+	.	1	1	1	1	.	+	1	1	1	.	+	.	.	
<i>Ribes nigrum</i> (c)	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	
<i>Rubus caesius</i> (c)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	
<i>Humulus lupulus</i>	.	1	1	+	+	2	1	1	1	1	+	1	+	+	.	+	+	+	1	2	+	+	+	1	.	
<i>Urtica galeopsifolia</i>	.	4	5	5	5	4	3	3	5	4	4	4	4	5	3	4	5	1	3	3	4	4	3	3	.	
<i>Impatiens noli tangere</i>	.	4	.	.	3	3	5	2	.	3	4	4	.	1	5	5	.	1	5	5	5	5	4	1	.	
<i>Thelypteris palustris</i>	.	4	1	3	4	4	4	2	3	3	2	.	3	2	2	1	.	+	1	2	1	1	1	.	.	
<i>Galium aparine</i>	.	1	2	3	2	2	3	2	3	+	2	2	3	3	+	+	.	+	1	+	2	1	2	1	.	
<i>Carex riparia</i>	.	1	+	.	.	+	+	5	+	3	2	+	2	+	+	+	.	+	.	1	1	+	2	2	.	
<i>Poa palustris</i>	.	+	.	1	.	+	1	.	.	1	.	+	+	2	.	+	.	.	+	+	+	.	1	1	.	
D s. All. <i>Urtica galeopsifoliae</i> - <i>Betula pubescens</i> all. nova hoc. loco, Ord. <i>Salix pentandrae</i> - <i>Betula pubescens</i> & Cl. <i>Molinia</i> - <i>Betula pubescens</i>																										
<i>Betula pubescens</i> (a)	5	4	5	5	5	4	3	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
<i>Betula pubescens</i> (b)	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	
<i>Salix pentandra</i> (a)	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Symphitum officinale</i>	+	1	1	1	1	1	+	+	+	2	1	+	1	+	+	+	1	.	.	1	+	+	1	1	.	
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	+	.	+	1	.	.	+	.	+	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	.	.	.	+	.	
<i>Lycopus europaeus</i>	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Valeriana exaltata</i>	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Calamagrostis canescens</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Sonchus oleraceus</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Filipendula ulmaria</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	
<i>Carex acutiformis</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	
<i>Angelica sylvestris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Carex acuta</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Equisetum palustre</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Carex pseudocyperus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	
D s. Cl. <i>Quercus-Fagetea</i>																										
<i>Ulmus glabra</i> (b)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	
<i>Quercus robur</i> (c)	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	
<i>Acer platanoides</i> (c)	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ulmus laevis</i> (c)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Enorymus europaea</i> (b)	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Enorymus europaea</i> (c)	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Viburnum opulus</i> (b)	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Moehringia trinervia</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	

[illegible]

Легенди до описів

Опис 1 виконаний Н.О. Смоляр 27.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Гнила Оржиця в околицях с. Корніївка, Гребінківський р-н, Полтавська область.

Діаметр берези 0,20-0,30 м., висота деревостану 18 м.

Опис 2 виконаний Є.О. Воробйовим, О.Ю. Смаглюк 27.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Гнила Оржиця в околицях с. Короваї, Гребінківський р-н, Полтавська область. Діаметр берези 0,2-0,25 м, висота 17 м. Ліс досить порушений рубками та рудералізований.

Опис 3 виконаний Є.О. Воробйовим, О.Ю. Смаглюк 27.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Гнила Оржиця в околицях с. Корнійка, Гребінківський р-н, Полтавська область. Діаметр берези 0,15 м, висота 15 м. Ліс досить порушений рубками та рудералізований. Зовсім сухо.

Описи 4-8 виконані Н.О. Смоляр 27.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті біля мосту в с. Мар'янівка, Гребінківський р-н, Полтавська область. Діаметр берези 0,18-0,35 м. Висота деревостану 18-22 м.

Опис 9 виконаний Н.О. Смоляр 27.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Гнила Оржича в околицях с. Корніївка, Гребінківський р-н, Полтавська область.

Діаметр берези 0,18-0,30 м. Висота деревостану 18-20 м. Ліс децю рудералізований.

Опис 10 виконаний Є.О. Воробійовим, О.Ю. Смаглюк 25.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Східний край болота під стрімким остепненням, вкритим чагарником, схилом. Діаметр берези 0,1-0,2 м, висота 13 м. На час опису вода не виходить на поверхню.

Опис 11 виконаний О.Ю. Смаглюк 25.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Неповдалік на південь від опису 10. Діаметр берези 0,15-0,25 м, висота 15 м.

Опис 12 виконаний О.Ю. Смаглюк 26.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Далі від схилу корінного берега, неподалік біля малої річки – правої притоки Чумгака. Діаметр берези 0,2 м, вільхи – 0,5 м, висота деревостану 20 м.

Опис 13 виконаний О.Ю. Смаглюк 27.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Гнила Оржиця в околицях с. Коровай, Гребінківський р-н, Полтавська область. Діаметр берези 0,15-0,35 м, висота 18 м. Ліс досить порушений рубками та рудералізований.

Описи 14-16 виконані Н.О. Смоляр 27.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в долині р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Діаметр берези 0,20-0,35 м, висота деревостану 20 м.

Опис 17 виконаний Н.О. Смоляр 27.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Гнила Оржиця за с. Коровай, Гребінківський р-н, Полтавська область. Діаметр берези 0,2-0,25 м, висота 18 м. Ліс децю порушений рубками та рудералізований.

Опис 18 виконаний О.Ю. Смаглюк 25.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Діаметр берези 0,25-0,35 м, висота 20 м. Більш сухі умови, покрив сильно порушено виводком диких свиней.

Опис 19 виконаний О.Ю. Смаглюк 26.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Далі від схилу корінного берега, неподалік біля малої річки – правої притоки Чумгака. Нітрифікований березняк. Діаметр берези 0,2-0,3 м, висота 20 м.

Опис 20 виконаний О.Ю. Смаглюк 25.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Центральна частина болота. Діаметр берези 0,2 м, наявний підлісок з ліщини. Порівняно з описами 20-22, умови сухіші.

Опис 21 виконаний О.Ю. Смаглюк 25.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Центральна частина болота. Діаметр берези 0,2 м, наявний підлісок із ліщини. Порівняно з попереднім описом, умови сухіші.

Опис 22 виконаний О.Ю. Смаглюк 25.05.2015 р. там же, далі на північ від попереднього опису.

Опис 23 виконаний О.Ю. Смаглюк 26.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Далі від схилу корінного берега, неподалік біля малої річки – правої притоки Чумгака. Діаметр берези 0,2-0,25 м, висота 20 м.

Опис 24 виконаний О.Ю. Смаглюк 26.05.2015 р. на пухнастоберезовому лісовому болоті в заплаві р. Чумгак околицях с. Білоусівка, Драбівський р-н, Черкаська область. Центральна частина болота, ближче до р. Чумгак. Досить сухо. Діаметр берези 0,2-0,3 м, висота 20 м.

Варіант U.g.-B.p. a.g. Var. *Equisetum fluviatile*

Діагностичні види: *Quercus robur* (a), *Salix aurita*, *Equisetum fluviatile*, *Festuca gigantea*, *Poa remota*, *Carex appropinquata*, *Lythrum salicaria*, *Inula helenium*, *Cirsium rivulare*.

Варіант представляє угруповання підасоціації із вологішими ґрунтами (часто заливаються водою) з менш вираженою нітрифікацією. Він має найвище видове різноманіття в асоціації – в середньому 26 видів судинних рослин. Зімкнутість деревостану відповідає середнім показникам по асоціації (0,8), чагарникового ярусу – теж (0,15). Проективне покриття трав'яного ярусу найвище в асоціації (95%).

Підасоціація U.g.-B.p. *coryletosum avellanae* subass. nova hoc. loco

Номенклатурний тип: Опис № 21 таблиці 2.

Діагностичні види: *Corylus avellana*, *Calystegia sepium*, *Millium effusum*, *Phragmites australis*, *Poa nemoralis*, *Listera ovata*, *Adoxa moschatellina*.

Підасоціація представляє угруповання асоціації із більш проточним, але досить стабільним зволоженням зі слабо вираженою нітрифікацією ґрунтів. Порівняно з попередньою підасоціацією вона має менше видове різноманіття – в середньому 18 видів судинних рослин. Зімкнутість деревостану трохи нижча, ніж середні показники по асоціації (0,75-0,8), чагарникового ярусу, навпаки, вища – (0,2). Проективне покриття трав'яного ярусу дещо нижче, ніж у попередній підасоціації (85 %). Два варіанти підасоціації гомологічні до двох варіантів попередньої підасоціації, що є черговим підтвердженням закону гомологічних рядів у диференціації екосистем [16].

Варіант U.g.-B.p. c.a. Var. *Sambucus nigra*

Діагностичні види: *Sambucus nigra*, *Millium effusum*, *Adoxa moschatellina*, *Galeopsis pubescens*, *Myosotis sparsiflora*, *Stachys palustris*.

Варіант представляє угруповання підасоціації із сухішими ґрунтами. Він має дещо менше видове різноманіття, ніж наступний варіант – у середньому 19 видів судинних рослин. Зімкнутість деревостану відповідає середнім показникам по асоціації (0,8),

чагарникового ярусу – найвищим (0,3). Проективне покриття трав'яного ярусу найнижче в асоціації (80%).

Варіант U.g.-B.p. c.a. Var. Equisetum fluviatile

Діагностичні види: *Quercus robur* (a), *Salix aurita*, *Equisetum fluviatile*, *Festuca gigantea*, *Poa remota*, *Carex appropinquata*, *Impatiens noli-tangere* (dom.), *Lythrum salicaria*, *Cirsium rivulare*.

Варіант представляє угруповання підасоціації із вологішими ґрунтами (часто заливаються водою). Він має дещо вище видове різноманіття, ніж попередній варіант – у середньому 26 видів судинних рослин. Зімкнутість деревостану найнижча в асоціації (0,75), чагарникового ярусу – теж (0,1). Проективне покриття трав'яного ярусу найвище в асоціації (95%). Серед угруповань варіанту в найсухіших умовах відзначено ділянку з домінуванням у травостої *Stellaria holostea*, яку виділено як фація **Stellarosum holosteaе**.

Дериватне угруповання Geranium palustre-Betula pubescens (All. Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis)

Діагностичні види: *Geranium palustre* (dom.), *Typha latifolia*, *Scrophularia umbrosa*, *Archangelica officinalis*, *Sium latifolium*, *Sonchus palustris*, *Ranunculus repens*.

Серед пухнастоберезових боліт у заплаві р. Гнила Оржиця виявлено угруповання з домінуванням у травостані *Geranium palustre* – діагностичного виду союзу **Calthion**, де також наявні інші гігрофільні види. Діагностичні види асоціації **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis** тут практично відсутні, тому виділяємо дериватне угруповання.

Щодо класифікації інших пухнастоберезових боліт Лівобережного Лісостепу, то єдиними опублікованими на сьогодні є описи угруповань із знижень борової тераси Дніпра [11]. Вони описані авторами згаданої публікації як провізорна асоціація **Thelypterido palustri-Betuletum pubescentis** Shevchyk et Polishko 2000 prov., але вона є пізнім омонімом асоціації **Thelypterido-Betuletum pubescentis** Rivas-Martínez 1968 (хоча в ній йдеться про *Thelypteris (Oreopteris) limbosperma*, все ж бажано вибрати іншу назву асоціації – ми пропонуємо **Equiseto pratensi-Betuletum pubescentis** ass. prov.

Висновки

Описані в роботі евтрофні нітрифіковані угруповання заболочених угруповань із домінуванням *Betula pubescens* досі були невідомі як у домінантній, так і у флористичній класифікаційних схемах рослинності не лише в Україні, а й за її межами. Ці угруповання з території басейну нижньої Сули виділились у нову асоціацію **Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis** із двома підасоціаціями, яка стала типом нового союзу **Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis**. Їх віднесено до порядку **Salici pentandrae-Betuletalia pubescentis** Clausnitzer in Dengler et al. 2004 та класу **Molinio-Betuletea pubescentis** Pass. et Hofmann 1968, які для території України наводяться вперше.

На території басейну нижньої Сули пухнастоберезові болота відрізняються найвищою трофністю едафічних умов серед усіх відомих із літератури та оригінального матеріалу аналогічних угруповань і відрізняються високими показниками постійності та проективного покриття мегатрофних і нітрофільних видів (*Sambucus nigra*, *Swida sanguinea*, *Ribes nigrum*, *Humulus lupulus*, *Urtica galeopsifolia*, *Impatiens noli-tangere*, *Galium aparine*, *Thelypteris palustris*, *Symphytum officinale*, *Myosoton aquaticum*, *Carex riparia*, *Poa palustris*), а також відсутністю звичайних для пухнастоберезових мезоевтрофних боліт видів (*Salix cinerea*, *S. pentandra*, *S. repens* s.l., *Betula humilis*, *Molinia caerulea*, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis canescens*, *Poa trivialis*, *Festuca*

rubra, *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *Comarum palustre* та ін.). Це зумовлено досить сухим кліматом середньої частини Лівобережного Лісостепу (показники водного балансу тут мають від'ємні значення, хоча й незначні) та розміщенням угруповань у заплавах річок, басейни яких займають багаті чорноземні та сірі лісові ґрунти.

Тут ці угруповання знаходяться на південно-східній межі свого поширення. В рослинному покриві Лівобережного Лісостепу вони займають незначні площі, які були ще скорочені внаслідок вирубки та господарського освоєння заплав, але виконують важливі екологічні, водорегулюючі, стабілізуючі функції. В найкраще збережених угрупованнях спорадично зустрічається занесена до Червоної книги України [17] орхідея *Listera ovata*. Евтрофні пухнастоберезові угруповання Лісостепу заслуговують на охорону на державному рівні. Тому детального вивчення потребує також їх загальне поширення, екологія біотопів, ценотичне та видове різноманіття для розробки заходів збереження.

Література

1. Продромус растительности Украины / [Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух, Д.В. Дубына и др.]; отв. ред. К.А. Малиновский. – Киев : Наукова думка, 1991. – 269 с.
2. Байрак О.М. Синтаксономія природної рослинності Лівобережного Придніпров'я: аналіз, проблеми, перспективи використання / О.М. Байрак // Укр. фітоц. зб. – 1999. – Сер. А., вип.2 (11). – С. 90-98.
3. Григора І.М. Лісові болота Українського Полісся (походження, динаміка, класифікація) / Григора І.М., Воробйов Є.О., Соломаха В.А. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – 515 с.
4. Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України. Третє наближення / В.А. Соломаха. – К. : Фітосоціоцентр, 2008. – 296 с.
5. Berg C., Dengler J., Abdank A. [Hrsg.]. Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg –Vorpommerns und ihre Gefährdung. – Tabellenband. – Jena: Weissdorn, 2001. – 341 pp.
6. Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J.M. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski (Synteza) // Phytocoenosis, Seminarium Geobotanicum 3. – 1996. – 8. – S. 1-79.
7. Федотов Ю.П. Болота заповідника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья (флора и растительность) / Ю.П. Федотов. – Брянск, 1999. – 107 с.
8. Булохов А.Д., Соломеш А.И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России / А.Д. Булохов, А.И. Соломеш. – Брянск : Издательство БГУ, 2003. – 359 с.
9. Ткачик В.П. Рослинність заповідника «Розточчя»: класифікація методом Браун-Бланке / В.П. Ткачик. – Львів : НТШ, 1999. – 198 с.
10. Сорока М. Рослинність Українського Розточчя / М. Сорока. – Львів: Світ, 2008. – 434 с.
11. Шевчик В.Л. Синтаксономія рослинності ділянки борової тераси (Ліпнявське лісництво Черкаської області) / В.Л. Шевчик, О.Д. Полішко // Укр. фітоц. зб., Сер. А. – К. : Фітосоціоцентр, 2000. – 1 (16). – С. 67-89.
12. Дідух Я.П. Біотопи лісової та лісостепової зон України / [Дідух Я.П., Фіцайло Т.В., Коротченко І.А. та ін.]; ред. чл.-кор. НАН України Я.П. Дідух. – Київ : ТОВ «МАКРОС», 2011. – 288 с.
13. Миркин Б.М. Современная наука о растительности / Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И. – М. : Логос, 2001. – 264 с.
14. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S.L. Mosyakin, M.M. Fedoronchuk. – Kiev, 1999. – 346 p.
15. Sirenko I.P. Creation a Databases for Floristic and Phytocenologic Researches / I.P. Sirenko // Ukr. phytosoc. coll. – 1996. – Ser. A., 1 (1). – Kyiv: Phytosociocentre, 1996. – P. 9-11.
16. Воробйов Є.О. Закон гомологічних рядів як основа природної класифікації екосистем / Є.О. Воробйов // Біотопи (оселища) України: наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації // Матеріали робочого семінару. – Київ-Львів, 2012. – С. 57-63.
17. Червона книга України. Рослинний світ ; [за заг. ред. Я.П. Дідуха]. – К. : Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.

References

1. Sheliag-Sosonko, Yu.R., Didukh, Ya.P., Dubyna, D.V. et al. (1991). In K.A. Malynovsky (Ed.). *Prodromus of the vegetation of Ukraine*. Kyiv: Naukova dumka (in Ukr.)
2. Bayrak, O.M. (1999). Syntaxonomy of natural vegetation of the Dnipro Left Bank: analysis, problems and prospects of usage. *Ukrainskyi fitotsenotychnyi zbirnyk (Ukrainian Phytosociological Collection). Series. A., ed.2 (11)*, 90-98 (in Ukr.)

3. Grygora, I.M., Vorobyov, E.O., Solomakha, V.A. (2005). *Forest swamps of Ukrainian Polissia (origin, dynamics, classification)*. Kyiv: Fitosotsiotsentr (in Ukr.)
4. Solomakha, V.A. (2008). *Syntaxonomy of the vegetation of Ukraine*. Third approximation. Kyiv: Phytosociocentre (in Ukr.)
5. Berg, C., Dengler, J., Abdank, A. (2001). *Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg –Vorpommerns und ihre Gefährdung. Tabellenband*. Jena: Weissdorn (in Ger.)
6. Matuszkiewicz, W., Matuszkiewicz, J.M. (1996). *Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski (Synteza). Phytocoenosis, Seminarium Geobotanicum* 3. 8, 1-79 (in Pol.)
7. Fedotov, Yu.P. (1999). *Swamps of natural reserve «Bryansk forest» and Nerusso-Desna Polesye (flora and vegetation)*. Bryansk (in Rus.)
8. Bulokhov, A.D., Solomeshch, A.I. (2003). *Ecological-floristic classification of forests of South Nechernozemie of Russia*. Bryansk: Publishing house BSU (in Rus.)
9. Tkachyk, V.P. (1999). *The vegetation of natural reserve «Roztochia»: classification by Braun-Blanquet method*. Lviv: Shevchenko Scientific Society (in Ukr.)
10. Soroka, M. (2008). *The vegetation of Ukrainian Roztochia*. Lviv: World (in Ukr.)
11. Shevchyk, V.L., Polishko O.D. (2000). Syntaxonomy of the vegetation of the sandy terrace area (Lipliavske forestry Cherkasy region). *Ukrainskyi fitotsenotychnyi zbirnyk (Ukrainian Phytosociological Collection)*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, Series A. 1 (16). 67-89 (in Ukr.)
12. Didukh, Ya.P., Fitsailo, T.V., Korotchenko, I.A. et al. (2011). In Ya.P. Didukh (Ed.). *Biotopes of forest and forest-steppe zones of Ukraine*. Kyiv: Ltd. «MAKROS» (in Ukr.)
13. Mirkin, B.M., Naumova, L.G., Solomeshch, A.I. (2001). *Modern science of vegetation*. M.: Logos (in Rus.)
14. Mosyakin, S.L., Fedoronchuk, M.M. (1999). *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev (in Ukr.)
15. Sirenko, I.P. (1996). Creation a Databases for Floristic and Phytocenologic Researches. *Ukrainskyi fitotsenotychnyi zbirnyk (Ukrainian Phytosociological Collection)*. Kyiv: Phytosociocentre. Ser. A., 1 (1). 9-11 (in Ukr.)
16. Vorobiov, Ye.O. (2012). *The law of homologous series as the basis of natural classification of ecosystems. Habitats of Ukraine: scientific principles of research and practical results of the inventory*. Materials of workshop. Kyiv-Lviv. 57-63 (in Ukr.)
17. *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom* (2009). In Ya.P. Didukh (Ed.). Kyiv: Globalkonsaltyng (in Ukr.)

Summary. Vorobyov Y.O., Smolyar N.O., Smaglyuk O.Y., Solomakha V.A. *Syntaxonomy of eutrophic white-birch swamps in the basin of Lower Sula*.

Introduction. White-birch swamps in the basin of lower Sula differ by the highest edaphic trophicity among those known from literature and discovered in original researches on similar associations.

Methods. The analysis is based on 24 geobotanical descriptions.

Results. The swamps have been singled out as a new association *Urtico galeopsifoliae-Betuletum pubescentis*, comprising two sub-associations and representing a type of a new union *Urtico galeopsifoliae-Betulion pubescentis*. It is remarkable for its high-rate stability and projective covering of megatrophic and nitrophylic species (*Sambucus nigra*, *Swida sanguinea*, *Ribes nigrum*, *Humulus lupulus*, *Urtica galeopsifolia*, *Impatiens noli-tangere*, *Galium aparine*, *Thelypteris palustris*, *Symphytum officinale*, *Myosoton aquaticum*, *Carex riparia*, *Poa palustris*) as well as for the absence of species that are common for mesoeutrophyc white-birch swamps (*Salix cinerea*, *S. pentandra*, *S. repens* s.l., *Betula humilis*, *Molinia caerulea*, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis canescens*, *Poa trivialis*, *Festuca rubra*, *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *Comarum palustre* ma in.).

Conclusion. The new union has been attributed to the order *Salici pentandrae-Betuletales pubescentis* Clausnitzer in Dengler et al. 2004 and the class *Molinio-Betuletea pubescentis* Pass. et Hofmann 1968, which haven't been specified for Ukrainian territory before.

Key words: eutrophic wood swamps, *Betula pubescens*, syntaxonomy, *Molinio-Betuletea pubescentis*, basin of lower Sula, Left-bank Forest-steppe, Ukraine

¹ Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України, м. Київ, Україна

² Київський національний університет імені Тараса Шевченка

УДК 612.172.2

В.А. Завгородня¹, С.О. Коваленко¹,
А.В. Рибалко¹, С.І. Токар²

ВПЛИВ ДИХАННЯ НА КОЛИВАННЯ ТРИВАЛОСТІ ІНТЕРВАЛУ R-R ТА СЕРЦЕВОГО ВИКИДУ

Проаналізована наукова література по впливу зовнішнього дихання на коливання гемодинамічних показників. Показані зміни варіабельності серцевого ритму та ударного об'єму крові при вербалізації, регламентованому диханні, при опорі дихальним рухам. Охарактеризовані прояви та механізми дихальної синусової аритмії. Описані зміни у хвильовій структурі гемодинамічних показників у осіб з різною типологією дихання.

Ключові слова: варіабельність серцевого ритму, зовнішнє дихання

Постановка проблеми. Одним з чинників, що обумовлюють циклічні процеси у гемодинаміці, є періодичні дихальні рухи та зміни у центральній ланці керування цими рухами [1], аферентної імпульсації від рецепторів органів зовнішнього дихання [2, 3], притоку венозної крові до серця [4], рівня кровонаповнення легенів при цьому [5]. Оцінка впливу зовнішнього дихання на гемодинаміку дозволяє, по-перше, з'ясувати функціональний стан серцево-судинної системи, а, по-друге, здійснювати пошук найбільш ефективних режимів управління цим станом за допомогою регламентації дихальних рухів.

Мета статті: проаналізувати наукову літературу по впливу зовнішнього дихання на хвильові процеси у гемодинаміці.

Виклад основного матеріалу

Основним методичним підходом вивчення серцево-дихального синхронізму є аналіз змін коливань гемодинамічних показників при диханні з регламентацією частоти, дихального об'єму, тривалості різних фаз дихання. Показано, що вольовий контроль дихання зі збереженням таких же параметрів як і при неусвідомленному диханні не приводить до суттєвих змін хвильової структури серцевого ритму [6].

При вербалізації збільшується тривалість дихального циклу, дихальний об'єм, об'ємна швидкість вдиху [7, 8]. У дослідженні L. Bernardi et al [9] при тихому читанні ритм дихання, навпаки збільшувався, що приводило до зменшення варіативності тривалості інтервалу R-R та збільшення варіативності артеріального тиску. При гучному читанні ритм дихання зміщувався у діапазон низьких частот серцевого ритму і спостерігалось суттєве збільшення ВСР. О.Н.Вовк з співавт. [8] показали, що найбільші зміни у амплітуді дихальної синусової аритмії відбуваються при речовому диханні з частотою 6-8 разів за хвилину.

Разом з цим вплив вербалізації на ВСР обумовлюється не тільки через зміни дихального патерну. Так декламування гексамерів з античної літератури Греції викликало більші зрушення у синхронізації серцевого ритму, ніж регламентоване дихання у діапазоні низьких частот [10].

Регламентоване дихання у діапазоні високих частот за даними різних авторів приводить до неоднозначних змін. При частому диханні (24 цикли за хвилину) потужність HF компоненту зменшувалась, але потужність у інших діапазонах залишалась сталою [11]. В той же час у дослідях R. Stark et al [12] дихання на частотах 0,15 Гц, 0,20 Гц, 0,25 Гц, 0,30 Гц зменшувало загальну варіативність серцевого ритму за рахунок пропорційного зниження потужності всіх його спектральних компонентів, а при диханні 12 циклів за хвилину у дітей 9 років HF збільшувалась при незмінній LF

[13]. L.J.Badra et al [14] також відмічають незалежність осциляцій R-R-інтервалу та артеріального тиску у діапазоні низьких частот від високочастотних модуляцій дихання. Разом з тим за даними М.І.Яблучанського з співавт. [15] нормою реакції на пробу з модуляцією дихання на власній частоті є падіння потужності LF при незмінному значенні HF.

При частоті дихання, що на 5-10% була більшою ніж частота серцевих скорочень, після перехідного періоду у 20-30 серцевих циклів спостерігається синхронізація цих двох ритмів [16]. При цьому діапазон керованої частоти скорочень серця складав 10-20 ударів. В.М.Покровським з співавт. [17] показано, що синхронні з диханням скорочення серця є результатом сигналів, котрі надійшли по блукаючим нервам.

L.I.Mason, R.P.Patterson [18] також здійснювали синхронізацію дихання з частотою серцевих скорочень. При цьому на чотири скорочення серця здійснювався вдих, а на чотири наступних – видих. В різних фазах дихання тривалість інтервалу R-R та артеріальний тиск змінювались по-різному, але в найбільшій мірі під час другого скорочення на вдиху.

H.-S.Song, P.M.Lehrer [19] досліджували вплив регламентованого дихання у діапазоні низьких частот (з частотою 3, 4, 6, 8, 10, 12, 14 циклів за хвилину) на варіабельність серцевого ритму. Амплітуда ВСР підвищувалась зі зменшення частоти дихання і найбільшою була на частоті 4 цикла за хвилину, однак при частоті 3 цикла за хвилину вона зменшувалась. Автори вважають, що подібні зміни відображають вплив низьких частот дихання на метаболізм ацетілхоліну.

Подібну залежність потужності коливань тривалості інтервалу R-R та артеріального тиску від частоти регламентованого дихання (0,3, 0,25, 0,2, 0,15, 0,1, 0,05 Гц) відмічають і W.H.Cooke et al [20]. Дихання у діапазоні низьких частот з регламентацією респіраторного об'єму змінює концентрацію CO₂ у кінцевій фазі видихуваного повітря. При цьому може зменшуватись стимуляція хеморецепторів.

Коливання тривалості інтервалу R-R та артеріального тиску при регламентованому диханні відбуваються з часовою затримкою між собою [21]. Максимуми артеріального тиску виникають через певний час (2-3,8 сек для різних частот дихання) після максимумів кардіоінтервалу. Ця затримка зменшується при збільшенні частоти дихання.

Тривале регламентоване дихання з поступовим зниженням частоти від 0,46 до 0,05 Гц приводило не тільки до змін спектральної потужності тривалості інтервалу R-R, систолічного та діастолічного артеріального тиску у діапазоні дихання, але і діапазонів в котрих не здійснювались дихальні рухи [22]. Отже дихання навіть у фіксованому діапазоні може приводити до суттєвих змін у глобальному спектрі коливань гемодинамічних показників.

За даними деяких авторів [13, 23] резонансною частотою дихання, при котрій відбувається нелінійний значний приріст варіативності масиву кардіоінтервалів, є частота 6 циклів за хвилину (0,1 Гц). Разом з тим V.Novak et al [22] спостерігали найбільше підвищення ВСР на частотах 0,07-0,09 Гц, а H.-S.Song, P.M.Lehrer [19] - на частоті 0,067 Гц. Коваленко С.О. та співавт. [24] показали, що при регламентованому диханні з частотою 6 циклів за хвилину важливою характеристикою є не тільки потужність спектру коливань тривалостей R-R-інтервалу та ударного об'єму на частоті 0,1 Гц, але і амплітуда додаткового піку на частотах кратних цій які свідчать про їх гармонійність.

Повільне дихання з частотою 6 циклів за хвилину потенціює депресорний та кардіоінгібіторний компоненти артеріального барорефлексу, величину якого оцінювали за крос-спектральним аналізом коливань кардіоінтервалів та артеріального тиску. Цей ефект мав суттєві індивідуальні та вікові особливості [25].

Змінюють характеристики фізіологічних коливань гемодинамічних показників і дихання з опором та позитивним зовнішнім тиском. При диханні з опором збільшується негативний внутрішньоторакальний тиск, проходить подовшення дихального циклу та відбувається збільшення ВСП [26]. Вентиляція легенів з позитивним тиском 5 мБар з частотою 12 та 15 циклів за хвилину приводила до вірогідного підвищення потужності коливань інтервалу R-R та артеріального тиску у діапазоні високих частот [27].

Частота дихання може бути і індивідуальною типологічною характеристикою організму людини. Показано, що типологія частоти дихання суттєво впливає на хвильову структуру серцевого ритму, ударного об'єму крові, їх синхронізацію [28, 29]. За результатами досліджень Коваленка С.О., Кудій Л.І. [30, 31] можливими механізмами відмінностей хвильової структури серцевого ритму в осіб з різним рівнем частоти дихання у спокої можуть бути наступні: різний рівень кровонаповнення органів грудної клітки, як пристосування для більш ефективного газообміну у легенях у осіб з високою частотою дихання у спокої, формується внаслідок меншого рівня дихального об'єму в них порівняно з особами інших груп; відмінності в активності симпатичної нервової системи у стані спокою, що може відображатись на частоті дихання. Крім того, аналіз реактивності на різні збурення за законом Вільдера про вихідні величини внаслідок цього у осіб різних типологічних груп буде необ'єктивним; можливий різний рівень вуглекислого газу в крові чи чутливість дихального центру до нього; резонансні зміни на частотах, на котрих звично здійснюється дихання.

Найбільш відомий феномен впливу дихання на діяльність серця – це явище дихальної синусової аритмії, що полягає у закономірному прискоренні частоти серцевих скорочень на вдиху та уповільненню на видиху [32]. Аналізу публікацій, у яких вивчалось це явище, присвячена значна кількість оглядів [33, 34, 35, 36]. ДСА виявлена у новонароджених, дітей, дорослих, у різних видів хребетних тварин: бабуїни, собаки, кролі, щури та ін. [37, 38].

P.Grossman et al [39] виділяє три групи методів оцінки ДСА: спектральної аналітичної техніки; комплексний метод оцінки періодичних та аперіодичних складових серцевого ритму непов'язаних з диханням після видалення дихальних складових з ряду кардіоінтервалів; визначення змін тривалості інтервалу R-R у різних фазах дихального циклу.

Рівень дихальної синусової аритмії звичайно асоціюють як показник активності парасимпатичної ділянки вегетативної нервової системи [35, 41, 42, 43]. Втім відмічається, що існують інші фактори, котрі можуть обумовлювати амплітуду ДСА [41]. По-перше, якщо у кожної особи зв'язок ДСА та активності парасимпатичного контролю серця тісний, то міжіндивідуальні значення цих параметрів можуть суттєво варіювати [44]. По-друге, ДСА суттєво залежить від рівня фізичної активності людини [45]. Втім за результатами досліджень E.J.De Geus et al [46] проведених на 157 парах близнюків молодого (13-22 років) та 208 парах середнього (35-62) віку показано, що такий зв'язок пояснюється впливом спільних генетичних факторів як на рівень рухової активності людини так і на рівень ДСА. В-третьє, амплітуда ДСА визначається бета-адренергічним тонусом. В-четверте, ДСА та парасампатична активність можуть визначатись спільним центральним осцилятором.

За думкою О.П.Тимофєєвої та ін. [47] амплітуда ДСА уявляє з себе багатомірну функцію, що змінюється з часом та залежить від п'яти основних перемінних: тривалостей інтервалу R-R та спіроінтервалу, їх дисперсій та тривалості вдиху. Збільшення тривалості інтервалу R-R викликає нелінійне збільшення амплітуди ДСА. Збільшення тривалості спіроінтервалу приводить до лінійного збільшення цього показника. Поява низькочастотних коливань ритма серця та дихання, котра

відображається у збільшення дисперсії інтервалів R-R та спіроінтервалів, негативно впливає на величину середньої амплітуди ДСА. Існує позитивний прямий зв'язок середньої амплітуди ДСА та інтервалу вдиху.

Втім у дослідженнях G.Strauss-Blasche et al [48] показано, що впродовж виконання регламентованого дихання з частотою 10 циклів за хвилину у спробах з більшою тривалістю вдиху рівень ДСА був значуще меншим ніж при більшій тривалості видиху.

Разом з цим J.A.Hirsch, B.Bishop [49], J.N.Houtveen et al [50] показали, що суттєвим фактором який визначає ДСА є величина дихального об'єму. При утриманні дихання на вдиху при різному дихальному об'ємі амплітуда ДСА лінійно залежала від його величини. Коефіцієнти кореляції між цими показниками склали для різних осіб від 0,85 до 0,99, а нормалізована амплітуда ДСА – від 6,4 до 13,8 $\text{уд}\cdot\text{хв}^{-1}\cdot\text{л}^{-1}$.

Фази змін тривалостей інтервалу R-R та артеріального тиску впродовж дихального циклу можуть бути здвинуті, особливо при виконанні ортопроби, що може свідчити про різні механізми їх змін [51]. Раніше J.P.Saul et al [52] показали більший вплив механічних ефектів дихання на флуктуації артеріального тиску при стоянні у порівнянні з горизонтальним положенням. M.Elstad et al [53] відмічають зв'язок коливань інтервалу R-R та систолічного артеріального тиску впродовж дихального циклу у положенні лежачи і його зменшення у градуальному положенні.

Існує гіпотеза, згідно якої дихальна синусова аритмія є біологічним феноменом, котрий здійснює позитивний вплив на обмін газів у легенях та ефективність вентиляції-перфузії у них [35, 37, 54]. У дослідженнях N.D.Giardino et al [55] амплітуда ДСА значуще корелювала з рівнем ефективності обміну CO_2 ($r=-0,53$, $p=0,002$) та O_2 ($r=0,49$, $p=0,005$) при контролі ефектів віку, частоти дихання, дихального об'єму та середньої частоти серцевих скорочень. В.С.Міщенко [56, 57] показав, що при наростанні гіперкапнії в певному діапазоні парціального тиску CO_2 , у спортсменів спостерігалось близьке до лінійного збільшення дихальної аритмії. При досягненні певного індивідуального рівня парціального тиску CO_2 починалось зниження дихальної аритмії. Особи, що досягали вищого рівня гіперкапнії мали вищий рівень респіраторних змін тривалості інтервалу R-R.

Виділяють декілька механізмів дихальної синусової аритмії. Виникнення ДСА можливе як рефлекторна відповідь на розтягіння легенів при вдиху. Сигнали від рецепторів розтягіння легенів при вдиху підсилюються і за даними одних авторів [58] гальмують потік вагусних імпульсів до синусового вузла, а за думкою інших [59] - надходять в довгастий мозок по аферентним волокнам в складі блукаючого нерва та передаються парасимпатичним структурам серця.

У здійсненні цього феномену може бути задіяна нейронна мережа довгастого мозку, що є спільною для дихання і кровообігу. За даними багатьох авторів [60, 61, 62, 63] вона під час вдиху гальмує прегангліонарні кардіомоторні вагусні нейрони, а невдовзі після початку видиху збуджує їх.

Обумовленість ДСА барорефлекторною регуляцією пояснюється механічними впливами дихання на опір судин малого кола, що викликає зміни ударного об'єму, а тому і амплітуди дихальних хвиль артеріального тиску. Це, в свою чергу, веде до циклічних змін в імпульсації артеріальних барорецепторів, а разом з цим змінює надходження вагусних імпульсів до синусового вузла [64].

На думку Б.М.Щепотіна, Н.К.Супрун [65], причиною виникнення дихальних хвиль серцевого ритму є необхідність вирівнювання хвилинних об'ємів правого та лівого шлуночків, що обумовлено непостійністю венозного притока, пов'язаного з диханням. Випадкові зміни венозного притока сприяють виникненню випадкових коливань тривалості кардіоінтервалів.

Висновки

Таким чином, проведена значна кількість досліджень впливу дихальних рухів на варіабельність частоти серцевих скорочень у людей. Однак на сьогодні відсутні єдині норми значень цих зрушень. Мало публікацій присвячено вивченню коливань ударного об'єму крові у здорових людей і тим більше крос-спектральному аналізу цього показника зі змінами тривалості інтервалу R-R. Невивченими залишаються і деякі аспекти дихальної синусової аритмії, особливо при регламентованому диханні. Тому аналіз літератури вказує на необхідність подальших досліджень як методичних, так і теоретичних аспектів впливу дихання на хвильові прояви гемодинаміки.

Література

1. Gonschorek A.S. Influence of respiratory motor neurone activity on human autonomic and haemodynamic rhythms/ A.S. Gonschorek et al // Clin Physiol. – 2001. – V.21, #3. – P.323-334.
2. Глебовский В.Д. Рефлексы с рецепторов легких и дыхательных мышц и их значение в регуляции дыхания. В кн.: Руководство по физиологии. Физиология дыхания. – Л.:Наука. – 1973. – С.115-150.
3. Дворецкий Д.П. Гемодинамика в легких / Д.П. Дворецкий, Ткаченко Б.И. – М.: Медицина. – 1987. – 288 с.
4. Ткаченко Б.И. О роли отрицательного внутригрудного давления в изменении венозного возврата крови к сердцу / Б.И. Ткаченко, В.И. Евлахов, И.З. Поясов // Рос. физиол. журн. им.И.М.Сеченова. – 2001. – Т.87, №1. – С.14-22.
5. Морман Д. Физиология сердечно-сосудистой системы / Д.Морман, Л.Хеллер. – СПб: Питер, 2000. – 250 с.
6. Patwardhan A. Heart rate variability during sympatho-excitatory challenges: comparison between spontaneous and metronomic breathing / A. Patwardhan et al // Integr Physiol Behav Sci. – 2001. – V.36, #2. – P.109-120.
7. Reilly K.J. Respiratory sinus arrhythmia during speech production / K.J. Reilly, C.A. Moore // J Speech Lang Hear Res. – 2003. – V.46, #1. – P.164-177.
8. Вовк О.Н. Респираторная синусовая аритмия как объективный количественный критерий для изучения параметров и оптимизации речевого дыхания и речи / О.Н. Вовк и др. // Матер IV Всерос. конф. «Механизмы функционирования висцеральных систем». – 2005. – СПб. – С.57-58.
9. Bernardi L. Effects of controlled breathing, mental activity and mental stress with or without verbalization on heart rate variability / L. Bernardi et al // J Am Coll Cardiol. – 2000. – V.35, #6. – P.1462-1469.
10. Cysarz D. Oscillations of heart rate and respiration synchronize during poetry recitation / D.Cysarz et al // Am J Physiol Heart Circ Physiol. – 2004. – V.287, #2. – H.579-587.
11. Penttila J. Time domain, geometrical and frequency domain analysis of cardiac vagal outflow: effects of various respiratory patterns / J. Penttila et al // Clin Physiol. – 2001. – V.21, #3. – P.365-376.
12. Stark R. Effects of paced respiration on heart period and heart period variability / R.Stark et al // Psychophysiol. – 2000. – V.37, #3. – P.302-309.
13. Williams C.A. The influence of ventilatory control on heart rate variability in children / C.A. Williams, P. Lopes // J Sports Sci. – 2002. – V.20, #5. – P.407-415.
14. Badra L.J. Respiratory modulation of human autonomic rhythms / L.J. Badra et al // Am J Physiol Heart Circ Physiol. – 2001. – V.280, #6. – H.2674-2688.
15. Яблучанский Н.И. Основы практического применения неинвазивной технологии исследования регуляторных систем человека / Н.И.Яблучанский, А.В.Мартыненко, А.С.Исаева. – Харків: Основа. – 2000. – 88 с.
16. Pokrovskii V.M. Alternative View on the Mechanism of Cardiac Rhythmogenesis// Heart, Lung Circ. - 2003. - 12, Issue 1. – P.18-24.
17. Покровский В.М. Сердечно-дыхательный синхронизм: выявление у человека, зависимость от свойств нервной системы и функциональных состояний организма / В.М.Покровский и др. // Усп. физиол. наук. – 2003. – Т.34. – С.89-98.
18. Mason L.I. Determining the relationship of heart rate and blood pressure using voluntary cardio-respiratory synchronization (VCRS) / L.I. Mason, R.P. Patterson // Physiol Meas. – 2003. – V.24, #4. – P.847-857.
19. Song H.-S. The effects of specific respiratory rates on heart rate and heart rate variability / H.-S. Song, P.M. Lehrer // Appl Psychophysiol and Biofeedback. – 2003. – V.28, #1. – P.13-23.
20. Cooke W.H. Controlled breathing protocols probe human autonomic cardiovascular rhythms / W.H. Cooke et al // Am J Physiol Heart Circ Physiol. – 1998. – V.274. – H709-718.
21. Bowers E.J. Interaction between cardiac beat-to-beat interval changes and systolic blood pressure changes / E.J. Bowers, A. Murray // Clin Auton Res. – 2004. – V.14, #2. – P.92-98.

22. Novak V. Influence of respiration on heart rate and blood pressure fluctuations / V. Novak et al // *J Appl Physiol.* – 1993. – V.74, #2. – P.617-626.
23. Torok T. The effects of patterned breathing and continuous positive airway pressure on cardiovascular regulation in healthy volunteers / T.Torok et al // *Acta Physiol Hung.* – 1998. – V.85, #1. – P.1-10.
24. Коваленко С.О. Вплив регламентованого дихання у діапазоні низьких частот серцевого ритму на коливання ударного об'єму крові та тривалості інтервалу R-R / С.О. Коваленко та ін.// Вісник Черкаського університету. Серія біологічні науки. – 2011. - Вип. 204 – С.52-57.
25. Radaelli A. Effects of slow, controled breathing on baroreceptor control of heart rate and blood pressure in healthy men / A. Radaelli et al // *J Hypertens.* – 2004. – V.22, #7. – P.1361-1370.
26. Calabrese P. Cardiorespiratory interactions during resistive load breathing / P. Calabrese et al // *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.* – 2000. – V.279. – R.2208-2213.
27. Fietze I. Effects of positive-pressure ventilation on the spontaneous baroreflex in healthy subjects / I. Fietze et al // *J Appl Physiol.* – 2004. – V.96. – P.1155-1160.
28. Коваленко С.О. Варіабельність серцевого ритму у людей з різною частотою дихання / С.О. Коваленко, Л.І. Кудій, О.В. Калениченко // *Фізіологічний журнал.* – 2004. – Т.50, №6. – С.43-47.
29. Коваленко С.А. Особенности вариабельности сердечного ритма у лиц с различной частотой дыхания / С.А. Коваленко, Л.И. Кудий // *Физиология человека* – 2006. – Т32, №6. – С.126-128.
30. Коваленко С.О. Регуляторні ритми гемодинаміки та їх індивідуальні особливості у людей. - дис. ... д-ра біол. наук : 03.00.13 ; Черкаси. — Черкаси, 2009. - 372 с.
31. Коваленко С. О. Варіабельність серцевого ритму. Методичні аспекти. / С. О. Коваленко, Л. І. Кудій – Черкаси : Черкаський національний університет ім. Б. Хмельницького, 2016. – 298 с.
32. Фолков Б. Кровообращение / Б.Фолков, Э.Нил. – М.: Медицина, 1975. – 464 с.
33. Конради Г.П. Дыхательная аритмия: рефлексy с рецепторов дыхательного аппарата и тройничного нерва. В кн.: Физиология кровообращения. Физиология сердца (Руководство по физиологии). – 1980. – Л.: Наука. – С.503-505.
34. Eckberg D.L. The human respiratory gate// *J Physiol.* – 2003. – V.548, Pt2. – P.339-352.
35. Yasuma F. Respiratory sinus arrhythmia. Why does the heartbeat synchronize with respiratory rhythm? / F. Yasuma, J. Hayano // *Chest.* – 2004. – V.125. – P.683-690.
36. Хаютин В.М., Лукошкова Е.В. Спектральный анализ колебаний частоты сердцебиений: физиологические основы и осложняющие его явления / В.М. Хаютин, Е.В. Лукошкова // *Российский физиол. журн.* - 1999. - Т. 85, №7. - С. 893-909.
37. Hayano J. Hypothesis: respiratory sinus arrhythmia is an intrinsic resting function of cardiopulmonary system / J. Hayano, F. Yasuma // *Cardiovasc Res.* – 2003. – V.58, #1. – P.1-9.
38. Bouairi E. Respiratory sinus arrhythmia in freely moving and anesthetized rats / E. Bouairi et al // *J Appl Physiol.* – 2004. – V.97, #4. – P.1431-1436.
39. Grossman P. A comparison of three quantification methods for estimation of respiratory sinus arrhythmia / P. Grossman, J. van Beek, C. Wientjes // *Psychophysiol.* – 1990. – V.27, #6. – P.702-714.
40. Grossman P. Respiratory sinus arrhythmia, cardiac vagal control, and daily activity / P. Grossman, F.H. Wilhelm, M. Spoerle // *Am J Physiol Heart Circ Physiol.* – 2004, V.287. – H728-734.
41. Grossman P. Toward understanding respiratory sinus arrhythmia: relations to cardiac vagal tone, evolution and biobehavioral functions / P. Grossman, E.W. Taylor // *Biol Psychol.* – 2007. – V.74, #2. – P.263-285.
42. Wilhelm F.H. Improving estimation of cardiac vagal tone during spontane breathing using a paced breathing calibration / F.H. Wilhelm, P. Grossman, M.A. Coyle // *Biomed Sci Instrum.* – 2004. – V.40. – P.317-324.
43. Pyetan E. A theoretical appraisal of the dependence of respiratory sinus arrhythmia on gradual vagal blockade / E. Pyetan, S. A. Akselrod // *Methods Inf Med.* – 2004. – V.43, #1. – P.52-55.
44. Ben Lamine S. Individual differences in respiratory sinus arrhythmia / S. Ben Lamine et al // *Am J Physiol Heart Circ Physiol.* – 2004. – V.286, #6. – H2305-2312.
45. Grossman P. Respiratory sinus arrhythmia, cardiac vagal control, and daily activity / P. Grossman, F.H. Wilhelm, M. Spoerle // *Am J Physiol Heart Circ Physiol.* – 2004, V.287. – H728-734.
46. De Geus E.J. Genetic correlation of exercise with heart rate and respiratory sinus arrhythmia / E.J. De Geus, D.I. Boomsma, H. Snieder // *Med Sci Sports Exerc.* – 2003. – V.35, #8. – P.1287-1295.
47. Тимофеева О.П. Новый подход к изучению количественных характеристик дыхательной аритмии сердца у крыс / Тимофеева О.П. и др. // Матер. V Всерос. конф. «Механизмы функционирования висцеральных систем». – 2007. – СПб. – С.309-310.
48. Strauss-Blasche G. Relative timing of inspiration and expiration affects respiratory sinus arrhythmia / G. Strauss-Blasche et al // *Clin Exp Pharmacol Physiol.* – 2000. – V.27, #8. – P.601-606.
49. Hirsch J.A. Respiratory sinus arrhythmia in humans: how breathing pattern modulates heart rate / J.A. Hirsch, B. Bishop // *Amer. J. Physiol.* – 1981. – V. 241. – P. 620-629.

50. Houtveen J.N. Contribution of tonic vagal modulation of heart rate, central respiratory drive, respiratory depth, and respiratory frequency to respiratory sinus arrhythmia during mental stress and physical exercise / J.N. Houtveen, S. Rietveld, E.J. de Geus // *Psychophysiol.* – 2002. – V.39, #4. – P.427-436.
51. Kotani K. Postural-induced phase shift of respiratory sinus arrhythmia and blood pressure variations – insight from respiratory-phase domain analysis / K. Kotani et al // *Am J Physiol Heart Circ Physiol.* – 2008. – H1481-9.
52. Saul J.P. Transfer function analysis of the circulation: unique insights into cardiovascular regulation / J.P. Saul et al // *Am J Physiol Heart Circ Physiol.* – 1991. – V.261. – H.1231-1245.
53. Elstad M. Respiratory sinus arrhythmia: opposite effects on systolic and mean arterial pressure in supine humans / M. Elstad et al // *J Physiol.* – 2001. – V.536, Pt.1. – P.251-259.
54. Schafer C. Heartbeat synchronized with ventilation / C. Schafer et al // *Nature.* – 1998. – V.392, №6673. – P.239-240.
55. Giardino N.D. Respiratory sinus arrhythmia is associated with efficiency of pulmonary gas exchange in healthy humans / N.D. Giardino et al // *Am J Physiol Heart Circ Physiol.* – 2003. – V.284, #5. – H.1585-1591.
56. Мищенко В.С. Свойства регуляции кислородтранспортной системы как отражение функционального потенциала организма спортсменов// *Медико-биологические основы оптимизации тренировочного процесса в циклических видах спорта.* – К., 1980. – С.108-133.
57. Мищенко В.С. Реактивные свойства кардиореспираторной системы как отражение адаптации к напряженной физической тренировке в спорте / В.С. Мищенко, Е.Н. Лысенко, В.Е. Виноградов – К.: Науковий світ, 2007. – 351 с.
58. Clynes M. Respiratory sinus arrhythmia: laws derived from computer simulation // *J. Appl. Physiol.* - 1960. – V. 15, №5. – P. 863-874.
59. Миронова Т.В. Клинический анализ волновой структуры синусового ритма сердца (Введение в ритмокардиографию и атлас ритмокардиограмм) / Т.В.Миронова, В.А.Миронов. – Челябинск, 1998. – 162 с.
60. Horner R.L. Respiratory-related heart rate variability persists during central apnea in the dog: mechanisms and implications / R.L. Horner et al // *J. Appl. Physiol.* – 1995. – V. 78, №6. – P. 2003-2013.
61. Richter D.W. Cardiorespiratory control / D.W. Richter, K.M. Spyer // In: *Central regulation of autonomic function.* - Oxford University Press. N. Y., 1990. – P. 189-207.
62. Shykoff B.E. Respiratory sinus arrhythmia in dogs / B.E. Shykoff et al // *J. Clin. Invest.* – 1991. – V. 87, №5. - P. 1621-1627.
63. Габдрахманов Р.Ш. Взаимодействие дыхательной и сердечно-сосудистой систем на уровне структур продолговатого мозга / Р.Ш. Габдрахманов, Н.А. Гордиевская, Ф.В. Молчатская // *Физиол. журн.* – 1993. – Т. 79, №11. – С. 44-51.
64. Akselrod S. Components of heart rate variability // In: *Heart rate variability.* N. Y. Armonk. - 1995. - V 12. – P. 146-164.
65. Щепотин Б.М. К вопросу о синусовой аритмии / Б.М. Щепотин, Н.К. Супрун // *Врачебное дело.* – 1980. - №4. – С. 42-45.

References

1. Gonschorek A.S. et al (2001). Influence of respiratory motor neurone activity on human autonomic and haemodynamic rhythms. *Clin Physiol.* 21, 3, 323-34.
2. Glebovskiy V.D. (1973). Reflexes from the receptors of easy and respiratory muscles and their value in adjusting of breathing. In: *Handbook of physiology. Respiration Physiology.* L.:Nauka.115-50. (in Russ.)
3. Dvoretzkiy D.P., Tkachenko B.I. (1987). Lung haemodynamics. M.: Meditsina. 288 p.(in Russ.)
4. Tkachenko B.I., Evlahov V.I., Poyasov I.Z. (2001). About the role of negative pressure in the chest in the change of vein return of blood to the heart. *Ros. fiziol. zhurn. im.I.M.Sechenova.* 87, 1.14-22.(in Russ.)
5. Morman D., Heller L. (2000). *Physiology of cardiovascular system.* SPB: Piter. 250 p. (in Russ.)
6. Patwardhan A. et al (2001). Heart rate variability during sympatho-excitatory challenges: comparison between spontaneous and metronomic breathing. *Integr Physiol Behav Sci.* 36, 2.109-20.
7. Reilly K.J., Moore C.A. (2003). Respiratory sinus arrhythmia during speech production. *J Speech Lang Hear Res.* 46,1. 164-77.
8. Vovk O.N. et al (2005). Respirator sine arrhythmia as objective quantitative criterion for the study of parameters and optimization of the vocal breathing and speech. In: *IV Vseros. konf. «Mehanizmy funktsionirovaniya vistseralnyih sistem».* SPb. 57-8. (in Russ.)
9. Bernardi L. et al (2000). Effects of controlled breathing, mental activity and mental stress with or without verbalization on heart rate variability. *J Am Coll Cardiol.* 35, 6. 1462-9.
10. Cysarz D. et al (2004). Oscillations of heart rate and respiration synchronize during poetry recitation. *Am J Physiol Heart Circ Physiol.* 287, 2. 579-87.

11. Penttila J. et al (2001). Time domain, geometrical and frequency domain analysis of cardiac vagal outflow: effects of various respiratory patterns. *Clin Physiol*. 21, 3. 365-76.
12. Stark R. et al (2000). Effects of paced respiration on heart period and heart period variability. *Psychophysiol*. 37, 3. 302-9.
13. Williams C.A., Lopes P. (2002). The influence of ventilatory control on heart rate variability in children. *J Sports Sci*. 20, 5. 407-15.
14. Badra L.J. et al (2001). Respiratory modulation of human autonomic rhythms. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*. 280, 6. 2674-88.
15. Yabluchanskiy N.I., Martynenko A.V., Isaeva A.S. (2000). Bases of practical application of noninvasive technology of research of the regulator systems of man. Kharkiv: Osnova. 88 p. (in Russ.)
16. Pokrovskii V.M. (2003). Alternative View on the Mechanism of Cardiac Rhythmogenesis. *Heart Lung Circ*. 12, 1. 18-24.
17. Pokrovskiy V.M. et al (2003). Cardiac-respiratory synchronism: exposure at a man, dependence on properties of the nervous system and functional state of organism. *Usp. fiziol. nauk*. 34. 89-98. (in Russ.)
18. Mason L.I., Patterson R.P. (2003). Determining the relationship of heart rate and blood pressure using voluntary cardio-respiratory synchronization (VCRS). *Physiol Meas*. 24, 4. 847-57.
19. Song H.-S., Lehrer P.M. (2003). The effects of specific respiratory rates on heart rate and heart rate variability. *Appl Psychophysiol and Biofeedback*. 28, 1. 13-23.
20. Cooke W.H. et al (1998). Controlled breathing protocols probe human autonomic cardiovascular rhythms. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*. 274. 709-18.
21. Bowers E.J., Murray A. (2004). Interaction between cardiac beat-to-beat interval changes and systolic blood pressure changes. *Clin Auton Res*. 14, 2. 92-8.
22. Novak V. et al (1993). Influence of respiration on heart rate and blood pressure fluctuations. 74, 2. 617-26.
23. Torok T. et al (1998). The effects of patterned breathing and continuous positive airway pressure on cardiovascular regulation in healthy volunteers. *Acta Physiol Hung*. 85, 1. 1-10.
24. Kovalenko S.O. et al (2011). Influencing of the regulated breathing in the range of low frequencies of heart rhythm on oscillation of stroke volume of blood and duration of interval R-R. *Visnyk Cherkas'koho universytetu. Seriya biolohichni nauky*. 204. 52-7. (in Ukr.)
25. Radaelli A. et al (2004). Effects of slow, controlled breathing on baroreceptor control of heart rate and blood pressure in healthy men. 22, 7. 1361-70.
26. Calabrese P. et al (2000). Cardiorespiratory interactions during resistive load breathing. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 279. 2208-13.
27. Fietze I. et al (2004). Effects of positive-pressure ventilation on the spontaneous baroreflex in healthy subjects. *J Appl Physiol*. 96. 1155-60.
28. Kovalenko S.O., Kudiy L.I., Kalenychenko O.V. Heart rhythm variability in individuals with different respiration frequency. *Fiziol Zn*. 50, 6. 43-7. (in Ukr.)
29. Kovalenko S.O., Kudiy L.I. (2006). Heart rate variability in subjects with different respiratory rates. *Fiziol Cheloveka*. 32, 6. 126-28. (in Russ.)
30. Kovalenko S.O. (2009). Regulatory rhythms of haemodynamics and their individual features at people. *Sc d dis. Cherkasy*. 372 (in Ukr.)
31. Kovalenko S.O., Kudiy L.I. (2016). Heart Rate Variability. Methodical aspects. Cherkasy: Cherkas'kyy natsional'nyy universytet im. B. Khmel'nyts'koho. 298 p. (in Ukr.)
32. Folkov B., Neil E. (1975). *Circulation*. M.: Meditsina. 464 p. (in Russ.)
33. Konrady H.P. (1980). Respiratory arrhythmia: reflexes from the receptors of respiratory vehicle and nervus trigeminus. In: *Circulation physiology*. Heart Physiology L.: Nauka. 503-5. (in Russ.)
34. Eckberg D.L. (2003). The human respiratory gate. *J Physiol*. 548, 2. 339-52.
35. Yasuma F., Hayano J. (2004). Respiratory sinus arrhythmia. Why does the heartbeat synchronize with respiratory rhythm? *Chest*. 125. 683-90.
36. Hayutin V.M., Lukoshkova E.V. Spectral analysis of vibrations of frequency of palpitations: physiological bases and phenomena complicating him. *Rossiyskiy fiziol. zhurn*. 85, 7. 893-909. (in Russ.)
37. Hayano J., Yasuma F. (2003). Hypothesis: respiratory sinus arrhythmia is an intrinsic resting function of cardiopulmonary system. *Cardiovasc Res*. 58, 1. 1-9.
38. Bouairi E. et al (2004). Respiratory sinus arrhythmia in freely moving and anesthetized rats. *J Appl Physiol*. 97, 4. 1431-36.
39. Grossman P., van Beek J., Wientjes C. (1990). A comparison of three quantification methods for estimation of respiratory sinus arrhythmia. *Psychophysiol*. 27, 6. 702-14.
40. Grossman P., Wilhelm F.H., Spoerle M. (2004). Respiratory sinus arrhythmia, cardiac vagal control, and daily activity. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*. 287. 728-34.
41. Grossman P., Taylor E.W. (2007). Toward understanding respiratory sinus arrhythmia: relations to cardiac vagal tone, evolution and biobehavioral functions. *Biol Psychol*. 74, 2. 263-85.

42. Wilhelm F.H., Grossman P., Coyle M.A. (2004). Improving estimation of cardiac vagal tone during spontane breathing using a paced breathing calibration / // Biomed Sci Instrum. – 2004. – V.40. – P.317-324.
43. Pyetan E., Akselrod S. A. (2004). A theoretical appraisal of the dependence of respiratory sinus arrhythmia on gradual vagal blockade. Methods Inf Med. 43, 1.52-5.
44. Ben Lamine S. et al (2004). Individual differences in respiratory sinus arrhythmia. Am J Physiol Heart Circ Physiol. 286, 6.2305-12.
45. Grossman P., Wilhelm F.H., Spoerle M. (2004). Respiratory sinus arrhythmia, cardiac vagal control, and daily activity. Am J Physiol Heart Circ Physiol. 287. 728-34.
46. De Geus E.J., Boomsma D.I., Snieder H. (2003). Genetic correlation of exercise with heart rate and respiratory sinus arrhythmia. Med Sci Sports Exerc. 35, 8. 1287-95.
47. Timofeeva O.P. et al (2007). New approach to the study of quantitative descriptions of respiratory arrhythmia of heart at rats. In: V Vseros. konf. «Mehanizmyi funktsionirovaniya vistseralnyih sistem».SPb. 309-310. (in Russ.)
48. Strauss-Blasche G. et al (2000). Relative timing of inspiration and expiration affects respiratory sinus arrhythmia. Clin Exp Pharmacol Physiol. 27, 8. 601-6.
49. Hirsch J.A., Bishop B. (1981). Respiratory sinus arrhythmia in humans: how breathing pattern modulates heart rate. Amer. J. Physiol. 241. 620-29.
50. Houtveen J.N., Rietveld S., de Geus E.J. (2002). Contribution of tonic vagal modulation of heart rate, central respiratory drive, respiratory depth, and respiratory frequency to respiratory sinus arrhythmia during mental stress and physical exercise. Psychophysiol. 39, 4. 427-36.
51. Kotani K. et al (2008). Postural-induced phase shift of respiratory sinus arrhythmia and blood pressure variations – insight from respiratory-phase domain analysis. Am J Physiol Heart Circ Physiol. 1481-9.
52. Saul J.P. et al (1991). Transfer function analysis of the circulation: unique insights into cardiovascular regulation. Am J Physiol Heart Circ Physiol. 261. 1231-45.
53. Elstad M. et al (2001). Respiratory sinus arrhythmia: opposite effects on systolic and mean arterial pressure in supine humans. 536, 1. 251-9.
54. Schafer C. et al (1998). Heartbeat synchronized with ventilation. Nature. 392, 6673. 239-240.
55. Giardino N.D. et al (2003). Respiratory sinus arrhythmia is associated with efficiency of pulmonary gas exchange in healthy humans. Am J Physiol Heart Circ Physiol. 284, 5. 1585-91.
56. Myshchenko V.S. (1980). Properties of adjusting of the oxygen transport system as a reflection of functional potential of organism of sportsmen. In: Medico-biological bases of optimization of training process in the cyclic types of sport. 108-33. (in Russ.)
57. Mischenko V.S., Lyisenko E.N., Vinogradov V.E. (2007). Reactive properties of the cardiorespiratory system as a reflection of adaptation to the tense physical training in sport. K.: Naukovy svit. – 351 p. (in Russ.)
58. Clynes M. (1960). Respiratory sinus arrhythmia: laws derived from computer simulation. J. Appl. Physiol. 15, 5. 863-74.
59. Mironova T.V., Mironov V.A. (1998). Clinical analysis of wave structure of sine rhythm of heart (Introduction in rhythmocardiographia and atlas of rhythmocardiographam). Chelyabinsk, 1998. 162 p. (in Russ.)
60. Horner R.L. et al (1995). Respiratory-related heart rate variability persists during central apnea in the dog: mechanisms and implications. J. Appl. Physiol. 78, 6. 2003-13.
61. Richter D.W., Spyer K.M. (1990). Cardiorespiratory control In: Central regulation of autonomic function. Oxford University Press. N. Y. 189-207.
62. Shykoff B.E. et al (1991). Respiratory sinus arrhythmia in dogs. J. Clin. Invest. 87, 5. 1621-27.
63. Gabdrahmanov R.Sh. (1993). Co-operation of respiratory and cardio-vascular systems at the level of structures of oblong brain. Fiziol Zn. 79, 11. 44-51. (in Russ.)
64. Akselrod S. (1995)/ Components of heart rate variability // In: Heart rate variability. N. Y. Armonk. 12. 146-64.
65. Schepotin B.M. (1980). To the question about sine arrhythmia. Vrachebnoe delo. 4. 42-5.

Summary. *Zavhorodnia V.A., Kovalenko S.O., Rybalko A.V., Tokar S.I. The Influence of Respiration upon the Oscillation Duration of R-R Interval and Cardiac Output.*

Introduction. *Assessing the impact of external respiration upon haemodynamics help, firstly, to estimate the functional state of cardio-vascular system and, secondly, to find the most efficient control regimes of this state using the regulation of respiration movements.*

Purpose. *To analyze scientific literature concerning the influence of external respiration upon wave processes in haemodynamics.*

Methods. *The analysis of scientific literature.*

Results. *The investigation of changes in heart rhythm variability and blood stroke volume at verbalization, regulated breathing, and resistance to respiration movements is analyzed. The signs and mechanisms of respiratory sinus arrhythmia are characterized. The changes in the wave structure of haemodynamic indicators in persons with different respiration typology are described.*

Originality. *It is found that there are no uniform value standards of hemodynamic changes under the influence of respiratory movements. There are few publications considering the oscillation of blood stroke volume in healthy people and cross-spectral analysis of this indicator with the changes of R-R interval duration. Some aspects of respiration sinus arrhythmia, particularly, with regulated respiration have not been studied yet.*

Conclusion. *The literature analysis shows the necessity of further investigation of both methodical and theoretical aspects of respiration influence upon the wave indicators of haemodynamics.*

Key words: *heart rhythm variability, external respiration.*

¹Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

²Черкаський державний технологічний університет

Одержано редакцією	10.12.2015
Прийнято до публікації	05.02.2016

ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ВЕГЕТАТИВНО-РУХОМИХ РОСЛИН В ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ

Популяційні дослідження включають багато напрямків, за допомогою яких можна оцінити стан популяцій. Одним з перспективних і загальнопризнаних є віталітетний аналіз. Віталітетний аналіз має на меті оцінку життєздатності особин рослин на основі морфогенетичних ознак із подальшим встановленням співвідношення в популяції кількості особин різної життєздатності. В основі віталітетного аналізу лежить ідея про те, що продукційний процес, ріст і морфологічна структура особини, виявлені в кількісних параметрах, дають узагальнену оцінку її життєвого стану. Метою роботи було провести віталітетний аналіз популяцій трьох видів вегетативно-рухомих рослин, які зростають в різних фітоценозах: *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. Одержані оцінки віталітетної структури популяцій клоноутворюючих рослин чагарничкового ярусу лісів північного сходу України можна вважати цілком надійними, тому що вони базуються, в цілому, на повному аналізі морфологічної структури 500 особин досліджуваних видів рослин. Статистична достовірність оцінок віталітетної структури популяцій переважно перебуває в амплітуді 70-99% і лише в окремих випадках – нижче 70%. Результати віталітетного аналізу популяцій рослин мають цілком самостійне значення, вони не дублюють аналіз вікового складу популяцій. Встановлено, що в лісових асоціаціях, виділених як оптимальні для певного виду, зареєстрований і найбільш високий індекс якості популяцій *Q*.

Ключові слова: віталітетна структура, популяції, вегетативно-рухомі види рослин, лісові екосистеми.

Постановка проблеми. Теоретичні основи й алгоритм віталітетного аналізу були сформульовані Ю.А. Злобіним [1]. Віталітетний аналіз має на меті оцінку життєздатності особин рослин на основі морфогенетичних ознак із подальшим встановленням співвідношення в популяції кількості особин різної життєздатності. В основі віталітетного аналізу лежить ідея про те, що продукційний процес, ріст і морфологічна структура особини, виявлені в кількісних параметрах, дають узагальнену оцінку її життєвого стану.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Віталітетна структура популяції є її важливою характеристикою [2]. В останні десятиріччя віталітетний аналіз все ширше застосовується в популяційних дослідженнях і виявляється високо інформативним щодо стану популяцій рослин [3, 4, 5].

Г.Г. Жилиєв та І.В. Царик [6] справедливо відзначали, що «здатність до модифікації онтогенезу виступає як найважливіший механізм забезпечення стійкості популяцій». За рахунок цієї модифікації морфологічної структури особин рослин змінюються їх віталітетні стани, що робить аналіз віталітетної структури популяцій найціннішим інструментом для індикації їхнього статусу в різних угрупованнях. Віталітетний аналіз дозволяє також ефективно порівнювати стан різних популяцій одну з одною.

Мета статті: провести віталітетний аналіз популяцій трьох видів вегетативно-рухомих рослин, які зростають в різних фітоценозах: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. (I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum, II. Pinetum callunoso-hylocomiosum, III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum); *Vaccinium myrtillus* L. (I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum, II. Pinetum molinosum-myrtillosum, III. Querceto-Pinetum myrtillosum, IV. Betuletum molinoso-myrtillosum, V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum); *Vaccinium vitis-idaea* L. (I. Pinetum vaccinoso-myrtillosum, II. Betuleto-Pinetum vaccinoso-

myrtillosum, III. Querceto-Pinetum vaccinioso- myrtillosum, IV. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum).

При віталітетному аналізі особини за їх віталітетом поділяють на три категорії якості: високої (А), проміжної (В) і нижчої (С). Цей поділ здійснюється на основі ключових, або детермінуючих віталітет особини морфоструктурних ознак. Звичайно таких ознак виділяють три. Встановлення ключових ознак є самостійним завданням. Для його розв'язання оцінюють: а) біологічне значення кожної з ознак для даної біоморфи, б) ступінь мінливості ознаки від особини до особини, вважаючи, що більш варіюючі ознаки мають велику інформативність, в) ступінь скорельованості ознак між собою, прагнучи до того, щоб ознаки, віднесені до складу ключових, не мали високої скорельованості і не належали до однієї кореляційної плеяди: г) факторні навантаження ознак, одержані в ході факторного аналізу, вибираючи їх так, щоб ознаки з найбільш високими факторними навантаженнями входили до складу ключових.

В залежності від співвідношення в популяції особин різного віталітету популяції оцінюють як процвітаючі, рівноважні чи депресивні. Інтегральною оцінкою якості популяцій є індекс Q ($Q = \frac{1}{2} (a+b)$), величина якого перебуває в амплітуді від 0 до 0,5.

Для встановлення віталітетної структури популяцій існує формалізований алгоритм і спеціальна комп'ютерна програма, що дозволяють поетапно виходити на повний віталітетний аналіз. У наших дослідженнях віталітетний аналіз проводився за повною схемою.

Виклад основного матеріалу. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Віталітетна структура популяцій *C. vulgaris* була визначена на основі вибірки в 113 парціальних кущів у трьох лісових асоціаціях: I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum – 34 особини, II. Pinetum callunoso-hylocomiosum – 41 особина, III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum – 38 особин.

Як ключові ознаки віталітету особин були прийняті загальна фітомаса особини (W), висота (H) і розмір репродуктивного зусилля (RE1).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *C. vulgaris* наведені в таблиці 1. Статистична вірогідність отриманих оцінок перебувала в амплітуді від 50 до 97,0%. У двох асоціаціях: Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum і Pinetum callunoso-hylocomiosum популяції вересу відносяться до категорії депресивних з індексом якості в 0,167 і 0,088. У обох цих популяціях домінують парціальні кущі нижчого класу віталітету. Популяція *C. vulgaris* в асоціації Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum належала до категорії процвітаючих з найвищим індексом якості в 0,500. При зіставленні з онтогенетичним спектром видно, що це популяція найбільшої віковості. Збіг високого віталітету популяції з високої віковістю, ймовірно, обумовлений характером життєвої форми *C. vulgaris* – багаторічного дрібного чагарничка з дерев'яніючими пагонами.

***Vaccinium myrtillus* L.** Віталітетна структура популяцій *V. myrtillus* була здійснена на основі вибірки в 210 парціальних кущів у п'яти лісових асоціаціях: I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum – 40 особин, II. Pinetum molinosum-myrtillosum – 44 особини, III. Querceto-Pinetum myrtillosum – 42 особини, IV. Betuleto-Pinetum molinosum-myrtillosum – 42 особини, V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum – 42 особини.

Як ключові ознаки віталітету особин *V. myrtillus* були взяті: загальна фітомаса особини (W), кількість листків (NL) і розмір репродуктивного зусилля (RE2).

Результати аналізу віталітетної структури популяцій *V. myrtillus* наведені в таблиці 2. Статистична достовірність отриманих оцінок перебувала в амплітуді від 50 до 99,5%.

Таблиця 1.

Віталітетна структура популяцій *Calluna vulgaris* у досліджених асоціаціях національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статист. достовірності %
	A	B	C			
I. Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum	0,091	0,242	0,667	0,167	Депресивна	50,0
II. Pinetum callunoso-hylocomiosum	0,075	0,100	0,825	0,088	Депресивна	90,0
III. Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum	0,784	0,216	0,000	0,500	Процвітаюча	97,0

Таблиця 2.

Віталітетна структура популяцій *Vaccinium myrtillus* у досліджених асоціаціях національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статист. достовірності %
	A	B	C			
I. Pinetum myrtilloso-hylocomiosum	0,000	0,000	0,100	0,000	Депресивна	99,5
II. Pinetum molinioso-myrtillosum	0,977	0,023	0,000	0,500	Процвітаюча	98,5
III. Querceto-Pinetum myrtillosum	0,000	0,000	1,000	0,000	Депресивна	99,5
IV. Betuletum molinioso-myrtillosum	0,707	0,073	0,219	0,390	Процвітаюча	70,0
V. Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum	0,122	0,219	0,659	0,171	Рівноважна	50,0

Із п'яти вивчених популяцій чорниці дві (з асоціацій Pinetum molinioso-myrtillosum і Betuletum molinioso-myrtillosum) виявилися процвітаючими, дві (з асоціацій Pinetum myrtilloso-hylocomiosum і Querceto-Pinetum myrtillosum) були депресивними й одна (з асоціацій – Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum) – рівноважною. Процвітаючі популяції чорниці виявилися приуроченими до лісових угруповань, у трав'яно-чагарничковому ярусі яких бере участь *M. caerulea*, що пов'язане з більш родючими ґрунтами. Це ще раз підтверджує раніше висловлену думку про те, що екологічний оптимум чорниці лежить у молінієвих фітоценозах. На противагу цьому депресивні популяції *V. myrtillus* спостерігалися в лісах – зеленомохових або чистих чорничниках, розміщених на бідніших ґрунтах з низькими значеннями рН. Примітно, що дві депресивні за віталітетною структурою популяції чорниці за віковим спектром були

найстарішими, що характерне для більшості клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу.

Vaccinium vitis-idaea L. Аналіз віталітетної структури популяцій *V. vitis-idaea* був проведений на основі вибірки в 177 парціальних кущів, у тому числі в асоціаціях: I. Pinetum vaccinioso-myrttillosum – 47 особин, II. Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrttillosum – 41 особина, III. Querceto-Pinetum vaccinioso-myrttillosum – 43 особини, IV. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum – 46 особин.

Як ключові ознаки віталітету особин *V. vitis-idaea* були взяті: загальна фітомаса особини (W), розмір листової поверхні (A) і величина репродуктивного зусилля (RE2). Раніше в літературі відзначалося, що брусниця чутлива до екологічних умов і чітко реагує на їх динаміку змінами продукційного процесу. Це виявляється у варіюванні довжини пагонів та інших параметрів, пов'язаних із продукційним процесом [7].

Результати аналізу віталітетної структури популяцій брусниці наведені в таблиці 3. Статистична достовірність отриманих оцінок знаходилась в амплітуді від 50 до 98,5%.

Таблиця 3.

Віталітетна структура популяцій *Vaccinium vitis-idaea* у досліджених асоціаціях національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»

Асоціації	Частка особин за класами віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції	Рівень статист. достовірності %
	A	B	C			
I. Pinetum vaccinioso-myrttillosum	0,457	0,130	0,413	0,294	Рівноважна	98,5
II. Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrttillosum	0,075	0,100	0,825	0,088	Депресивна	90,0
III. Querceto-Pinetum vaccinioso-myrttillosum	0,214	0,214	0,571	0,214	Рівноважна	70,0
IV. Pinetum vaccinioso-hylocomiosum	0,244	0,089	0,667	0,167	Депресивна	50,0

У розглянутих чотирьох лісових асоціаціях *V. vitis-idaea* дві популяції виявилися рівноважними і дві депресивними. Рівноважні популяції були зареєстровані в асоціаціях Pinetum vaccinioso-myrttillosum і Querceto-Pinetum vaccinioso-myrttillosum, тоді як депресивні – в Betuleto-Pinetum vaccinioso-myrttillosum і Pinetum vaccinioso-hylocomiosum. У розглянутій низці лісових асоціацій значення коефіцієнту якості Q популяцій брусниці перебували в амплітуді від 0,088 до 0,294, тобто змінюючись приблизно в три рази, що свідчить про виявлений вплив еколого-ценотичних умов на популяції *V. vitis-idaea*.

Одержані оцінки віталітетної структури популяцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісів північного сходу України можна вважати цілком надійними, тому що вони базуються, в цілому, на повному аналізі морфологічної структури 500 особин досліджуваних видів рослин. Статистична достовірність оцінок віталітетної структури популяцій переважно перебуває в амплітуді 70-99% і лише в окремих випадках – нижче 70%.

Порівняльний розгляд віталітетної структури популяцій клоноутворюючих рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових асоціаціях показує, що їх віталітетні спектри широко варіюють: індекс якості Q популяцій перебуває в амплітуді від 0,000 до 0,500, тобто охоплює повний теоретично можливий розмах значень цього коефіцієнта, що свідчить про чутливість віталітетної структури популяцій до еколого-ценотичних умов і обумовлює високу інформативну цінність віталітетного аналізу. З 12 розглянутих популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу процвітаючими виявилися 3 популяції, рівноважними – 3 і депресивними – 6. Процвітаючі популяції: дві популяції *V. myrtillus* з асоціацій *Pinetum molinioso-myrtillosum* і *Betuletum molinioso-myrtillosum*, а також популяція *C. vulgaris* з асоціації *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*.

Оскільки віталітетний аналіз базується на інформації і морфологічній структурі особин рослин, він досить точно відображає ступінь відповідності еколого-фітоценотичних умов для рослин даного виду. Так, наприклад, показано, що в *Convallaria majalis* L. і *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt перша реакція на екологічне й ценотичне пригноблення виявляється в погіршенні всіх морфологічних і ростових параметрів рослин, хоча чисельність особин у популяціях може навіть зростати [8]. У літературі є безліч інших даних про обумовленість морфологічного статусу рослин умовами їх зростання. Узагальнюючі дані і спираючись на принцип алокації М.Г. Баштовий [9] стверджував, що зменшення розмірів особин і скорочення у них метамерів є вираженням адаптації рослин до стресових умов. Наші матеріали повністю підтверджують цю точку зору.

Нами був проведений регресійний і дисперсійний порівняльний аналіз індексу віковості популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу (який є інтегральною характеристикою їх вікового складу) [10] з характерним для них індексом якості Q , що дає узагальнену оцінку співвідношення в популяції особин різного рівня віталітету. Виявилось, що коефіцієнт кореляції між цими двома індексами дорівнює лише 0,195 і є статистично недостовірним. Критерій Фішера дорівнює 0,9926 при рівні значущості $p = 0,329$, що також є статистично недостовірним. Це свідчить про те, що результати віталітетного аналізу популяцій рослин мають цілком самостійне значення, вони не дублюють аналіз вікового складу популяцій.

Рівень віталітету популяцій виявився статистично вірогідно пов'язаним з такими ценотичними чинниками, як вік і зімкнутість деревостану. Віталітет популяцій збільшується з віком і зімкнутістю деревостану, досягаючи максимуму в лісових асоціаціях, де вік лісоутворюючої деревної породи становить 75-85 років, а зімкнутість деревного пологую – 0,75-0,85. Раніше О.В. Морозовим [11] був показаний зв'язок брусниці із зрілими зімкнутими лісами. Нами ця закономірність доведена для всіх бореальних рослин. Цей результат показує, що вивчені клоноутворюючі чагарнички нижнього ярусу лісу є типовими для лісу видами, адаптованими до затінення і кореневої конкуренції з деревостаном.

Раніше було встановлено орієнтовний еколого-фітоцентичний оптимум досліджуваних клоноутворюючих рослин чагарничкового ярусу на підставі ознак їхнього сезонного росту. Віталітетний аналіз цілком підтвердив ці оцінки. Виявилось, що в лісових асоціаціях, виділених як оптимальні для певного виду, зареєстрований і найбільш високий індекс якості популяцій Q :

C. vulgaris – *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*, $Q = 0,500$.

V. myrtillus – *Pinetum molinioso-myrtillosum*, $Q = 0,500$.

V. vitis-idaea – *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, $Q = 0,214$.

Винятком стала лише *V. vitis-idaea*, де ростовий оптимум перебував у асоціації *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, а віталітетний оптимум – в асоціації *Pinetum*

vaccinoso-myrtillosum ($Q = 0,294$). Але ці асоціації еколого-ценотично дуже близькі одна до одної.

Одержані оцінки віталітетної структури популяцій досліджуваних видів, які є домінантами в лісових масивах національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», можуть бути вихідними показниками при організації моніторингу у цьому національному парку і для порівняння стану популяцій до введення режиму заповідності та після цього.

Література

1. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769-781.
2. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин. – Сумы : Унив. книга, 2009. – 263 с.
3. Бариева Э. Р. Виталитетный состав популяций *Amaranthus retroflexus* L. в посадках картофеля и на залежи / Э. Р. Бариева // Растительные ресурсы, 1999. – Т. 35, № 3. – С. 61-67.
4. Кучер Е. Анализ виталитетного состава популяций *Dactylorhiza romana* (seb. et Mauri) / Е. Кучер // Актуальні проблеми ботаніки та екології. – К., 2000. – С. 69-70.
5. Семкин Б. И. Оценка жизненного состояния популяций *Dimeria neglecta* (Poaceae) на островах Русском и Путятина (Дальний Восток, Россия) / Б. И. Семкин, Г. Ю. Ким, Л. М. Борзова // Ботан. журн. – 1995. – Т. 80, № 11. – С. 84-88.
6. Жилиев Г. Г. Структура популяций травянистых растений в растительных сообществах Карпат / Г. Г. Жилиев, И. В. Царик // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 1. – С. 88-95.
7. Куприянова М. К. Сезонная и экологическая изменчивость брусники на Среднем Урале / М. К. Куприянова, Э. Г. Щенникова // Флора и внутривидовая изменчивость растений Урала. – Свердловск, 1985. – С. 65 – 70.
8. Крылова И. Л. Влияние экологических факторов на ценопопуляции некоторых лекарственных растений / И. Л. Крылова // Экологические исследования в Москве и Московской области: Состояние растительного покрова. – М., 1992. – С. 98-104.
9. Баштовой Н. Г. Стратегия защиты у ценопопуляций сныти обыкновенной и купены лекарственной в условиях антропогенных нагрузок / Н. Г. Баштовой // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 67.
10. Коваленко І. М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових фітоценозів Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Онтогенетична структура / І. М. Коваленко // Український ботанічний журнал. – 2005. – Т. 62, № 5. – С. 707-715.
11. Морозов О. В. Состояние брусничников в лесах Беларуси / О. В. Морозов // Состав и мониторинг лесов на рубеже XXI века. – Минск, 1998. – С. 221-223.

References

1. Zlobin, Yu. A. (1989). Theory and Practice of the composition of plants cyenopopulations vitality. *Botanycheskyy zhurnal (Botanical Journal)*, 74, 6, 769-781 (in Russ.).
2. Zlobin, Yu. A. (2009). *Population ecology of plants: the current state, terms of growth*. Sumy: Univ. Book (in Russ.).
3. Barieva, E. R. (1999). Vitality composition of populations of the *Amaranthus retroflexus* L. in potato crop and on deposits. *Rastitel'nye resursy (Plant Resources)*, 35(3), 61-67 (in Russ.).
4. Kucher, E. (2000). Analysis of vitality structure of populations *Dactylorhiza romana* (seb. et Mauri) / E. Kucher // *Aktualni problemi botaniki ta ekologiyi (Actual problems of botany and ecology)*, 69-70 (in Ukr.).
5. Semkin, B. I., Kim, G. Yu, Borzov, L. M. (1995). Assessment of vital state *Dimeria neglecta* populations (Poaceae) on the islands of Russian and Putiatina (Far East, Russia). *Botanycheskyy zhurnal (Botanical Journal)*, 80 (11), 84-88 (in Russ.).
6. Zhilyaev, G. G, Tsarik I. V. (1989). The structure of herbaceous plant populations in plant communities of the Carpathians. *Botanycheskyy zhurnal (Botanical Journal)*, 74, (1), 88-95 (in Russ.).
7. Kupriyanov, M. K. (1985). Seasonal and ecological variability of cranberries in the Middle Urals / MK Kupriyanov, EG Shchennikova // *Flora i vnutrividovaya izmenchivost' rastenij Urala (Flora and intraspecific variation of the Urals plants)*, 65-70(in Russ.).
8. Krylov, I. L. (1992). Influence of environmental factors on coenopopulations of some medicinal plants. *Ekologicheskie issledovaniya v Moskve i Moskovskoj oblasti: Sostoyanie rastitel'nogo pokrova (Environmental Studies in Moscow and Moscow Region: State of vegetation)*, 98-104 (in Russ.).

9. Bashtovoy, N. G. (1991). The protection strategy of the coenopopulations of ground elder and Solomon's seal under anthropogenic loads. *Populyacii rastenij: principy organizacii i problemy ohrany prirody* (Populations of plants: principles of organization and problems of environmental protection), 67 (in Russ.).
10. Kovalenko, I. M. (2005). The structure of the populations of the dominants of grass-shrub layer of forest plant communities in the National Natural Park "Desnansko-Starogutskiy". *Ontogenetic structure. Ukrayinskiy botanichnyi zhurnal* (Ukrainian Botanical Journal). 62, (5), 707-715 (in Ukr.).
11. Morozov, O. V. The condition of the red bilberry in the woods of Belarus. *Sostav i monitoring lesov na rubezhe XXI veka*. (The composition of the monitoring of forests and at the turn of the XXI century), 221-223 (in Russ.).

Summary. Kovalenko I. N. Vitality structure of populations of vegetative motile plants in forest ecosystems.

Introduction. Population studies include many ways with the help of which one can evaluate the status of populations. One of the most promising and generally accepted ways is vitality analysis. Vitality analysis is undertaken to assess the viability of plant species on the basis of morphogenetic characteristics with the subsequent setting up of the ratio in the number of individuals of different vitality in a population. The basis of vitality analysis is the idea that a production process, growth and morphological structure of species defined in quantitative assessments provide a summary evaluation of its vital state.

Purpose. The goal of our study is to make vitality analysis of populations of three species of vegetative motile plants that grow in different phytocenoses: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. (I. *Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum*, II. *Pinetum callunoso-hylocomiosum*, III. *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*); *Vaccinium myrtillus* L. (I. *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum*, II. *Pinetum moliniosum-myrtillosum*, III. *Querceto-Pinetum myrtillosum*, IV. *Betuletum molinioso-myrtillosum*, V. *Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum*); *Vaccinium vitis-idaea* L. (I. *Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, II. *Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, III. *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, IV. *Pinetum vaccinoso-hylocomiosum*).

Methods. The full-scale vitality analysis is conducted. The three key characteristics are identified for each species. Depending on the ratio in the population of individuals of different vitality, populations have been evaluated as prosperous, equilibrium or depressive. Integral evaluation of the population quality is index Q ($Q = \frac{1}{2} (a+b)$), the value of which is in the range of 0 to 0.5

Results. The resulting estimates of the vitality structure of populations of clone formative plants of subshrub layer of forests of the North-East of Ukraine can be considered quite reliable because they are based, in general, on the complete analysis of the morphological structure of 500 individuals of the species studied. The statistical reliability of the estimates of vitality structure of populations is primarily in the amplitude of 70-99%, and only in some cases - below 70%. The populations of heather belong to the category of depressive ones with the quality index of 0,167 and 0,088 in the two associations of *Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum* and *Pinetum callunoso-hylocomiosum*. The population of *C. vulgaris* in the association of *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum* belongs to the category of prosperous one with the highest quality index of 0,500. Two populations (of the associations of *Pinetum molinioso-myrtillosum* and *Betuletum molinioso-myrtillosum*) from the five studied populations of bilberry are prosperous, two populations (of the associations of *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum* and *Querceto-Pinetum myrtillosum*) are depressive and one (of the association of *Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum*) is equilibrium. Equilibrium populations of the four populations of *V. vitis-idaea* are registered in the associations of *Pinetum vaccinoso-myrtillosum* and *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, whereas depressive populations are in the associations of *Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum* and *Pinetum vaccinoso-hylocomiosum*.

Originality. The comprehensive vitality analysis of 11 populations of the three species of subshrub layer plants of forest ecosystems in Desnyansko-Starogutsky National Nature Park has been made.

Conclusion. The vitality level of populations turned out to be statistically significantly associated with such coenotic factors as age and density of forest stand. Population vitality increases with the stand age and density, reaching a maximum in forest associations, where age of forest forming woody species is 75-85 years, and density of leaf canopy is 0,75-0,85. The obtained estimate of the population structure of the studied species can be benchmarks for the organization of

monitoring in Desnyansko-Starogutsky National Nature Park and to compare the status of populations prior to the introduction of the reservation conditions and afterwards.

Keywords: *vitality structure, populations, vegetative motile species, forest ecosystems.*

Сумський національний аграрний університет

Одержано редакцією	27.01.2016
Прийнято до публікації	05.02.2016

УДК 612.741 + 612.816

О.В. Колосова

ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК ЗМІН Н-РЕФЛЕКСУ КАМБАЛОВИДНОГО М'ЯЗУ ЛЮДИНИ, ВИКЛИКАНИХ СТОМЛЕННЯМ, ТА РІВНЯ АДАПТАЦІЇ ДО ФІЗИЧНОГО НАВАНТАЖЕННЯ

У тестах у двох групах здорових людей (вік 18-34 років), нетренованих до фізичного навантаження та кваліфікованих спортсменів, досліджували вплив стомлення триголового м'язу литки (*m.m. gastrocnemius-soleus*) на Н-рефлекс камбаловидного м'язу (*m. soleus*). Стомлення викликали шляхом тривалого (6-9 хв) довільного статичного скорочення триголового м'язу литки із зусиллям, що становило 75% максимального довільного скорочення. Обстежуваний знаходився в положенні сидячи та натискав ступнею на фіксовану педаль, намагаючись виконати підйомне згинання стопи. У групі нетренованих амплітуда Н-відповіді достовірно ($p < 0,01$) зменшувалася, дорівнюючи безпосередньо після періоду стомлюючого зусилля приблизно 60% від висхідної. Впродовж 2-3 хв вона відносно швидко відновлювалася, досягаючи майже 90% висхідної, після чого йшов період повільного відновлювання (до 96-97% початкового рівня через 30 хв після періоду стомлення). У групі тренуваних гальмування Н-рефлексу під впливом стомлення було меншим як по амплітуді (приблизно до 85% від висхідної, $p < 0,01$), так і за часом (впродовж 1,5 хв амплітуда Н-відповіді досягала майже 98% від початкового значення). Припускається, що пригнічення Н-рефлексу може бути пов'язане з активацією високопорогових аферентних волокон груп III і IV під впливом метаболічних змін в м'язі під час стомлення, яка викликає збільшення інтенсивності пресинаптичного гальмування передачі від аферентів Ia до мотонейронів. Більш довготривалі ефекти гальмування (впродовж десятків хвилин) можуть бути пов'язані з безпосереднім впливом біохімічних зрушень в м'язах, викликаних стомленням. Менша вираженість пригнічення Н-рефлексу в групі спортсменів в порівнянні з групою нетренованих людей може свідчити про високу швидкість утилізації метаболітів при фізичному навантаженні, характерну для тренуваних людей.

Ключові слова: Н-рефлекс, камбаловидний м'яз, великогомілковий нерв, стомлення, фізичне навантаження, спортсмени, пресинаптичне гальмування, аферентні волокна груп III і IV, метаболічні зміни.

Постановка проблеми, аналіз останніх досліджень і публікацій. Під час фізичного навантаження неможливість підтримувати висхідний рівень м'язового скорочення пов'язана як з периферичними змінами у м'язі, так і з неможливістю центральної нервової системи генерувати необхідний рівень еферентної імпульсації - кортикальних моторних команд, що управляють довільною моторною активністю [1]. Центральні зміни при стомленні відбуваються також в спинному мозку внаслідок зміни рівня аферентної імпульсації, що поступає від м'язових веретен, сухожильних органів, а також від аферентів груп III і IV, що інервують м'яз, який стомлюється [2].

При дослідженні центральних механізмів стомлення у людини ми використовували методику Н-рефлексометрії. Як відомо, Н-рефлекс є моносинаптичною рефлекторною відповіддю, що відводиться від м'яза в умовах електричної стимуляції її низькопорогових аферентів, що йдуть у складі м'язового або змішаного нерва. Цей рефлекс обумовлений активацією аферентних волокон Ia, які починаються від м'язових веретен цього м'яза і закінчуються безпосередньо на її мотонейронах [3, 4].

У літературі повідомлялося про значне зменшення Н-рефлексу, що відводиться від камбаловидного м'яза (*m. soleus*) людини упродовж стомлюючих скорочень триголового м'яза гомілки (*m. m. gastrocnemius - soleus*), які викликали переривчастою стимуляцією рухових нервових волокон в умовах ішемізації м'язу [5, 6]. Іншими авторами було показано, що амплітуда Н-рефлексу м'язів верхньої кінцівки людини

знижувалася при стомленні, обумовленому тривалим довільним м'язовим скороченням, і відновлювалася практично до початкового рівня через 5 хв після закінчення стомлюючої активації [7]. Проте при цьому не було отримано детальної характеристики часового перебігу змін Н-рефлексу у відновлювальному періоді, оскільки реєстрацію такого рефлексу починали лише через 5 хв після закінчення стомлюючого скорочення. Не було також проведено дослідження змін Н-рефлексу у більш віддалений період після закінчення кондиціонуючого стомлюючого зусилля. До того ж, на думку деяких авторів, в умовах довільного скорочення м'яза не виключена можливість того, що величина Н-рефлексу змінюється під впливом зрушень збудливості відповідного мотонейронного пулу [8].

Тому вважалось доцільним вивчення динаміки величини Н-рефлексу не в періоді розвитку стомлюючого зусилля, а після його закінчення, коли припиняється дія ряду чинників, пов'язаних безпосередньо із стомлюючим скороченням м'язу. До того ж, перспективним уявлялось порівняння впливу стомлення на амплітуду Н-рефлексу у людей різного рівня тренуваності. Відомо, що у процесі тренувально-змагальної діяльності під впливом постійного підвищеного фізичного навантаження в організмі спортсмена відбуваються морфофункціональні зміни, що відображають розширення його функціональних можливостей, збільшення працездатності [9]. Ці зміни стосуються також біохімічних процесів, які йдуть у нервово-м'язовій системі під час скорочення м'язу. Отже, можна припустити, що нетреновані люди і спортсмени мають відмінності проявів стомлення.

Мета роботи: детальне дослідження динаміки Н-рефлексу камбаловидного м'язу людини після тривалого довільного скорочення цього м'язу, що викликає його стомлення, у людей з різним рівнем адаптації до фізичного навантаження.

Методика

Дослідження було проведено за участю 21 обстежуваних обох статей (11 у групі 1 (нетреновані) та 10 у групі 2 (спортсмени, кандидати в майстри спорту з легкої атлетики) віком від 18 до 34 років, без неврологічних захворювань в анамнезі і ознак неврологічної патології на момент обстеження. Всі учасники були ознайомлені з процедурою тестів і дали інформовану згоду.

Використовували методику Н-рефлексометрії камбаловидного м'язу литки (*m. soleus*) [3, 4]. Обстежуваний перебував у положенні сидячи, поставивши праву ступню на жорстко закріплену педаль. Вона з'єднувалася з тензометричним датчиком, який реєстрував зусилля, що розвивалося при спробі підшовного згинання ступні. Сигнали від датчика виводили на екран монітору для візуального контролю інтенсивності м'язового зусилля. Таким чином, скорочення досліджуваного камбаловидного м'язу, а також і всього триголового м'язу литки (*m.m. gastrocnemius-soleus*) проходило в умовах, близьких до ізометричних. Спочатку виявляли величину максимального зусилля, яке обстежуваний міг розвинути при спробі довільного підшовного згинання ступні. Стомлення *m. m. gastrocnemius-soleus* обумовлювалося підтримкою довільного статичного скорочення з силою, рівною 75% від максимальної, впродовж 6-9 хв до появи у обстежуваного об'єктивних ознак втоми (нездатність підтримувати необхідний стабільний рівень зусилля, тремор досліджуваного м'яза).

Для електроміографічного (ЕМГ) відведення Н- та М-відповідей від камбаловидного м'язу використовували пару стандартних поверхневих електродів площею по 0,8 см², відстань між центрами яких була 20 мм. Н-рефлекс викликали біполярною черезшкірною стимуляцією великогомілкового нерва у підколінній ямці (поодинокий імпульс тривалістю 1 мс). Реєстрацію ЕМГ-сигналів та стимуляцію

великогомілкового нерву проводили за допомогою нейродіагностичного комплексу Nicolet Viking Select (США-Німеччина).

Силу стимуляції підбирали так, щоб отримати Н-відповідь з амплітудою близько 75% від максимальної. При цьому М-відповідь була відсутня або становила не більше 10% величини Н-відповіді по амплітуді. Статистичний аналіз даних робився за допомогою програми "Origin 8.5" (OriginLab, США).

Реєстрацію Н-рефлексу проводили в висхідному стані (до розвитку стомлюючого зусилля), безпосередньо після періоду цього зусилля (0 с), через 45, 90 і 135 с, а також 5, 10, 20 і 30 хв після його закінчення. Для отримання середнього значення Н-рефлексу, що відповідає певному стану, усереднювали відповіді на 10-12 стимулів (в періоді до 135 с включно - відповіді на 3 стимула), що пред'являли з інтервалом 15 с.

На початку і в кінці експерименту, щоб уникнути помилок, пов'язаних з можливим зміщенням стимулюючого і записуючого електродів або зміною їх опору, проводили еталонну реєстрацію М-відповіді камбаловидного м'яза при супрамаксимальній стимуляції великогомілкового нерва. Впродовж усього періоду розвитку стомлюючого зусилля реєстрували також момент сили, з якою обстежуваний натискав на педаль, і відводили поточну ЕМГ від камбаловидного м'яза.

Результати та їх обговорення

Аналіз отриманих даних показав, що в обох групах обстежуваних амплітуда Н-рефлексу знижувалася після періоду розвитку стомлюючого зусилля в порівнянні з такою у висхідному стані, а надалі поступово поверталася до початкового рівня.

У групі 1 (нетреновані особи) амплітуда Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду кондиціонування стомлення знижувалася в середньому по групі до $59,4 \pm 3,9\%$ (mean $\pm$ se) від висхідної ($p < 0,01$). Потім вона поступово відновлювалася, і через 135 с досягала $88,9 \pm 2,4\%$ початкової величини ($p < 0,01$). Через 5 хв величина Н-рефлексу досягала $93,3 \pm 1,1\%$ висхідної ($p < 0,01$), і надалі вона продовжувала повільно зростати. Через 30 хв її середнє значення складало $96,6 \pm 1,4\%$ ($p < 0,05$).

У групі 2 (треновані особи) амплітуда Н-рефлексу безпосередньо після закінчення періоду кондиціонування стомлення знижувалася в середньому по групі до $83,8 \pm 3,7\%$ висхідної ($p < 0,01$) і вже через 90 с досягала $97,7 \pm 1,6\%$ висхідної величини. На рис. 1. представлені діаграми зміни нормованих величин Н-рефлексу (за 100% прийнята висхідна амплітуда) в групах 1 і 2.

В обох групах була проведена апроксимація залежності амплітуди Н-рефлексу від часу в інтервалі від 0 с до 30 хв після закінчення періоду стомлюючого зусилля. Було показано, що таку залежність можна представити сумою двох експонент (рис.2). У першій групі можна виділити дві фази відновлення амплітуди до початкового рівня - швидку фазу (1) тривалістю близько 200 с (час переходу однієї експоненціальної залежності в іншу) і повільну фазу (2), тривалість якої, оцінена методом екстраполяції, складає близько 2 год. В другій групі тривалість фази 1 складала близько 90 с, причому протягом неї амплітуда Н-рефлексу вже досягала відмітки 100% від висхідної, після чого спостерігалось невелике перевищення висхідного рівня і поступове повернення до початкового стану; тобто фаза 2 була практично відсутня.

Наші результати в цілому узгоджуються з даними інших досліджень. Так, за нашими даними, у групі нетренованих людей через 5 хв величина Н-рефлексу досягала 93,3% висхідної. Як вже згадувалось, іншими авторами було показано, що через 5 хв після закінчення періоду стомлюючої активності амплітуда Н-рефлексу, що відводиться від м'язів верхньої кінцівки людини, досягала величини дещо нижче початкової, але близької до неї [7].

За нашими результатами, у групі нетренованих людей через 30 хв значення амплітуди Н-рефлексу складало 96,6%, а тривалість повного відновлення оцінювалась як 2 год. Дослідження ж моносинаптичного рефлексу, проведені на тваринах, показали, що його амплітуда, зменшуючись після кондиціонуючого стомлення і потім відновлюючись, наближається до початкового значення через 60 хв після закінчення стомлюючої активації [10].

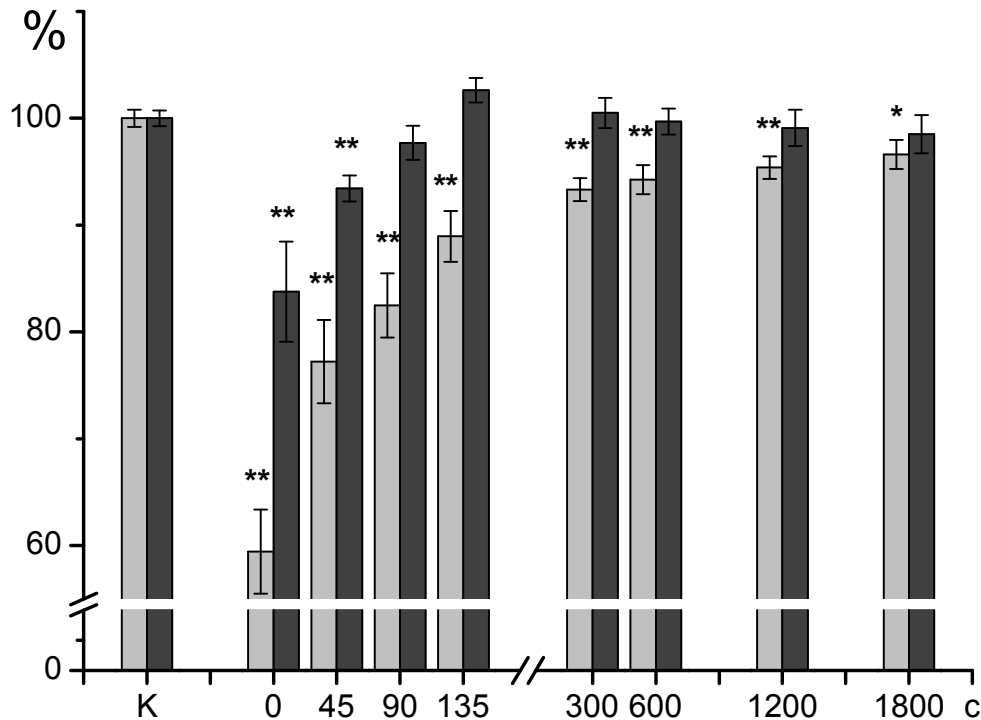


Рис.1. Пригнічення Н-рефлексу, що відводиться від камбаловидного м'язу, після довготривалого стомлюючого зусилля.

Діаграми нормованих значень амплітуди Н-рефлексу до і після періоду стомлюючого зусилля. Світлі стовпчики – група нетренованих, темні стовпчики – група тренуваних осіб.

По осі ординат – амплітуда Н-рефлексу, %; за 100% прийнята контрольна амплітуда до періоду стомлюючого зусилля.

По осі абсцис – час після закінчення періоду стомлюючого зусилля. 0 відповідає закінченню цього періоду.

** - $p < 0,01$

* - $p < 0,05$ (у порівнянні з контролем).

Можливі механізми пригнічення Н-рефлексу, пов'язаного із стомленням, були детально розглянуті в нашій попередній статті [11]. Загалом можна сказати, що м'язове стомлення супроводжується хімічними і фізичними змінами в м'язі, а саме, накопиченням метаболітів (молочної кислоти, неорганічних фосфатів) і збільшенням внутрішньом'язового тиску [12, 13]. В свою чергу, за даними експериментів на тваринах, стомлююче скорочення м'язів, а також збільшення концентрації молочної кислоти в м'язі під час його скорочення призводить до зростання інтенсивності розрядів в аферентних волокнах груп III та IV внаслідок відповідної стимуляції високопорогових механорецепторів і метаборецепторів, представлених в м'язі вільними нервовими закінченнями аферентів груп III і IV [14-17].

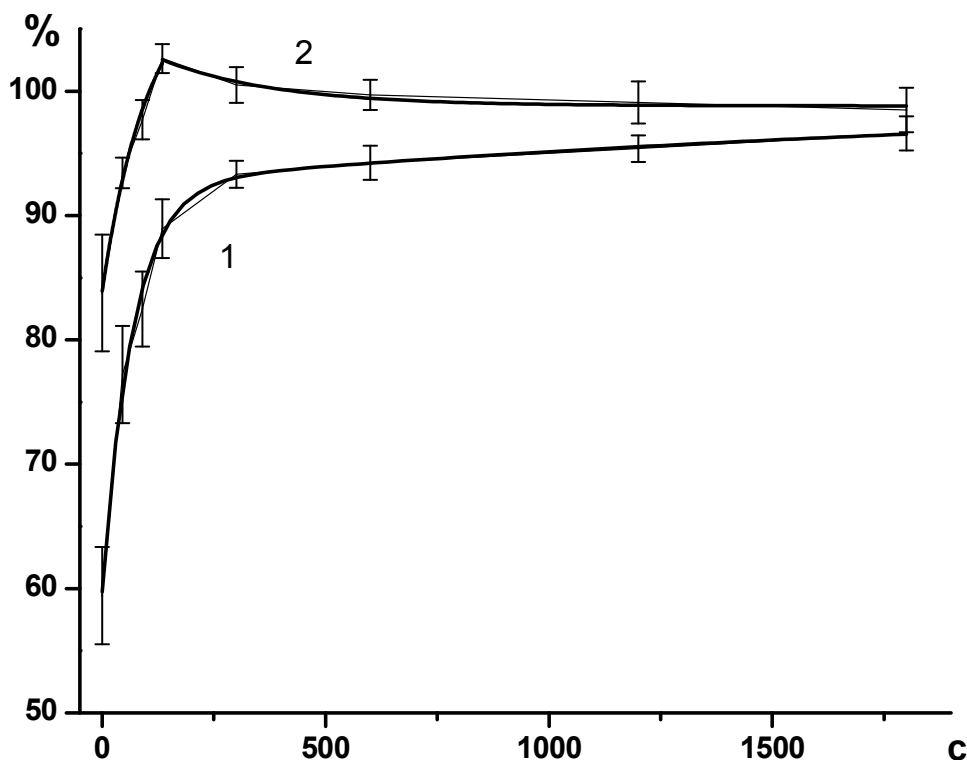


Рис.2. Апроксимація залежності амплітуди Н-рефлексу від часу протягом періоду відновлення.

1 – група нетренованих, 2 – група тренуваних осіб.

По осі ординат – амплітуда Н-рефлексу, %; за 100% прийнята контрольна амплітуда до періоду стомлюючого зусилля.

По осі абсцис – час після закінчення періоду стомлюючого зусилля. 0 відповідає закінченню цього періоду.

Тонка лінія – графік вихідної залежності.

Товста лінія – графік експоненціальної залежності, отриманої шляхом апроксимації.

За літературними даними, м'язове стомлення, викликане прямою електричною стимуляцією м'яза, значно активувало аференти груп III та IV, і ця активація зберігалася впродовж 3 хв після періоду стомлення [18]. Приблизно такий же час був потрібний в наших експериментах для "швидкої" фази відновлення амплітуди Н-рефлексу. Таким чином, можна припустити існування зв'язку між активацією аферентів груп III і IV і першою фазою пригнічення Н-рефлексу. Що ж до другої фази (тривалістю більше 30 хв), можна вважати, що вона пов'язана з поступовим вимиванням і нейтралізацією метаболітів, які накопичилися в м'язі в результаті стомлюючої активації.

На відміну від першої групи, у тренуваних осіб гальмування Н-рефлексу під впливом стомлення було меншим і за амплітудою, і за часом. Швидка фаза характеризувалася меншою глибиною і тривалістю, а друга фаза була практично відсутньою. За даними літератури, при виконанні стандартного фізичного навантаження нижча концентрація молочної кислоти в крові свідчить про більш високий рівень тренуваності спортсмена (19). Таким чином, можна припустити, що менш виражене пригнічення Н-рефлексу в групі 2 пов'язано з меншим накопиченням і швидшою нейтралізацією метаболітів у людей, більш тренуваних до фізичного навантаження.

Таким чином, ймовірно, після стомлення, викликаного довільним статичним

скороченням камбаловидного м'язу, ми маємо справу з двома нервово-м'язовими процесами, що впливають на амплітуду Н-рефлексу. Перший з них - це активація аферентів груп III і IV, викликана метаболічними і механічними змінами, яка зберігається на досить високому рівні впродовж декількох хвилин і є причиною досить істотного пригнічення Н-рефлексу в межах першої фази відновлення (імовірно шляхом пресинаптичного гальмування передачі від аферентів Ia). Впродовж другої фази відбувається ще один процес, а саме - повільне відновлення метаболізму стомленого м'язу, при цьому інтенсивність пригнічення Н-рефлексу є невисокою, але його амплітуда не досягає початкової величини і через 30 хв після стомлюючого статичного скорочення м'язів. Можна припустити, що протікання процесів пригнічення Н-рефлексу після кондиціонуючого стомлення модулюється рівнем адаптації нервово-м'язового апарату людини до фізичних навантажень.

Висновки

1. Після стомлення, викликаного шляхом тривалого довільного статичного скорочення, в м'язі спостерігаються різні процеси, що впливають на амплітуду Н-рефлексу. Один з них - це активація аферентів груп III і IV, викликана метаболічними і механічними змінами, яка є причиною істотного пригнічення Н-рефлексу впродовж декількох хвилин (перша фаза), а другий - повільне відновлення метаболізму стомленого м'язу протягом кількох годин (друга фаза).

2. У групі кваліфікованих спортсменів спостерігається менша вираженість першої і другої фаз пригнічення Н-рефлексу в порівнянні з групою нетренованих людей, що може свідчити про високу швидкість утилізації метаболітів, характерної для тренованих людей, які мають високий рівень адаптації до фізичних навантажень.

Передбачається проведення розширеного дослідження механізмів гальмування (в тому числі пресинаптичного) Н-рефлексу камбаловидного м'язу людини після його стомлюючого скорочення.

Література

1. Bigland-Ritchie B. Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue / B. Bigland-Ritchie, J.J. Woods // *Muscle Nerve*. - 1984. - Vol. 7. - P. 691-699.
2. Gandevia S.C. Spinal and Supraspinal Factors in Human Muscle Fatigue / S.C. Gandevia // *Physiological Reviews*. - 2001. - Vol. 81, № 4. - P. 1725-1789.
3. Бадалян Л.О. Клиническая электромиография / Бадалян Л.О., Скворцов И.А. - М: Медицина, 1986. - 368 с.
4. Команцев В.Н. Методические основы клинической электронейромиографии. Руководство для врачей / В.Н. Команцев. - Санкт-Петербург, 2006. - 349 с.
5. Garland S.J. / Reflex inhibition of human soleus muscle during fatigue / S.J. Garland and A.J. McComas // *J. Physiol.* - 1990. - Vol. 429. - P. 17-27.
6. Avela J. Neuromuscular changes after long-lasting mechanically and electrically elicited fatigue / J. Avela, H. Kyröläinen, P.V. Komi // *Eur. J. Appl. Physiol.* - 2001. - Vol. 85, № 3-4. - P. 317-325.
7. Duchateau J. Reflex regulation during sustained and intermittent submaximal contractions in humans / J. Duchateau, C. Balestra, A. Carpentier et al. // *J. Physiol.* - 2002. - Vol. 541, № 3. - P. 959-967.
8. Кожина Г.В. Состояние дуги моносинаптического рефлекса (Н-рефлекса) у человека при произвольном сокращении мышцы / Г.В. Кожина, Р.С. Персон // *Нейрофизиология/ Neurophysiology*. - 1993. - Т. 1, № 5. - С. 365-371.
9. Уилмор Д.Х. Физиология спорта: учебник. Пер. с англ. / Д.Х. Уилмор, Д.Л. Костилл. - К.: Олимпийская литература, 2001. - 503 с.
10. Kostyukov A.I. Effects in feline gastrocnemius-soleus motoneurons induced by muscle fatigue / A.I. Kostyukov, L.A. Bugaychenko, I. Kalezić et al. // *Exp. Brain Res.* - 2005 - Vol. 163, № 3. - P. 284-294.
11. Колосова Е.В., Сливко Э.И. Модуляция Н-рефлекса камбаловидной мышцы человека, обусловленная утомлением // *Нейрофизиология/ Neurophysiology*. - 2006. - Т. 38, № 5/6, С. 426-431.
12. Beliveau J. EMG spectral shift- and ³¹P-NMR-determined intracellular pH in fatigued human biceps brachii muscle / J. Beliveau, J.N. Helal, E. Gaijard et al. // *Neurology*. - 1991. - Vol. 41, P. 1998-2001.

13. Vestergaard-Poulsen P. Simultaneous electromyography and ^{31}P nuclear magnetic resonance spectroscopy with application to muscle fatigue / P.Vestergaard-Poulsen, C.Thomsen, T.Sinkjaer et al. // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. – 1992. – Vol. 85. – P. 402-411.
14. Dercherchi P. Role of metabosensitive afferent fibers in neuromuscular adaptive mechanisms / P.Dercherchi, E.Dousset // *Can. J. Neurol. Sci.* – 2003. – Vol. 30, № 2. – P. 9197.
15. Kaufman M.P. Effect of static muscular contraction on impulse activity of groups III and IV afferents in cats / M.P.Kaufman, J.C.Longhurst, K.J.Rybicki et al. // *Journal of Applied Physiology*. – 1983. – Vol. 55. – P. 105-112.
16. Sinoway L.I. Effects of contraction and lactic acid on the discharge of group III muscle afferents in cats / L.I.Sinoway, J.M.Hill, J.G.Pickar et al. // *Journal of Neurophysiology*. – 1993. – Vol. 69. – P. 1053-1059.
17. Darques J.L. Mechanisms of fatigue-induced activation of group IV muscle afferents: the roles played by lactic acid and inflammatory mediators / J.L.Darques, P.Decherchi, Y.Jammes / *Neurosci Lett.* – 1998. – Vol. 27, № 257 (2). – P. 109-112.
18. Decherchi P. Modifications of afferent activities from Tibialis anterior muscle in rat by tendon vibrations, increase of interstitial potassium or lactate concentration and electrically-induced fatigue / P.Decherchi, J.L.Darques, and Y.J.Jammes // *Peripher.Nerv.Syst.* – 1998. – Vol. 3, № 4. – P. 267-276.
19. Запорожанов В.А. Контроль в спортивной тренировке / В.А. Запорожанов. – Киев: Здоров'я. – 1988. – 139 с.

References

1. Bigland-Ritchie, B., & Woods, J.J. (1984). Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue. *Muscle Nerve*, 7, 691-699.
2. Gandevia, S.C. (2001). Spinal and Supraspinal Factors in Human Muscle Fatigue. *Physiological Reviews*, 81, 4, 1725-1789.
3. Badalian, L.O., & Skvortsov, I.A. (1986). Clinical electromyography. M: Meditsina (in Russ.).
4. Komantsev V.N. (2006). Methodical bases of clinical electromyography. Guidance for doctors. Saint Petersburg (in Russ.).
5. Garland, S.J., & McComas, A.J. (1990). Reflex inhibition of human soleus muscle during fatigue. *J. Physiol.*, 429, 17-27.
6. Avela, J., Kyrolainen, H., & Komi, P.V. (2001). Neuromuscular changes after long-lasting mechanically and electrically elicited fatigue. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 85, 3-4, 317-325.
7. Duchateau, J., Balestra, C., Carpentier, A., et al. (2002). Reflex regulation during sustained and intermittent submaximal contractions in humans. *J. Physiol.*, 541, 3, 959-967.
8. Kozhina G.V., & Person R.S. (1993). Monosynaptic reflex (H-reflex) arc state in human during voluntary muscle contraction. *Nejrofisiologia (Neurophysiology)*, 1, 5, 365-371 (in Russ.).
9. Wilmore J., & Kostill D. (2001). Sports physiology. K.: Olimpijskaia literatura (in Russ.).
10. Kostyukov, A.I., Bugaychenko, L.A., Kalezic, I., et al. (2005). Effects in feline gastrocnemius-soleus motoneurons induced by muscle fatigue. *Exp. Brain Res.*, 163, 3, 284-294.
11. Kolosova E.V., & Slivko E.I. (2006). Fatigue-induced modulation of human soleus Hoffmann reflex // *Nejrofisiologia (Neurophysiology)*, 38, 5/6, 426-431.
12. Beliveau, J., Helal, J.N., Gailard, E., et al. (1991). EMG spectral shift- and ^{31}P -NMR-determined intracellular pH in fatigued human biceps brachii muscle. *Neurology*, 41, 1998-2001.
13. Vestergaard-Poulsen, P., Thomsen, C., Sinkjaer, T., et al. (1992). Simultaneous electromyography and ^{31}P nuclear magnetic resonance spectroscopy with application to muscle fatigue. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 85, 402-411.
14. Dercherchi, P., & Dousset, E. (2003). Role of metabosensitive afferent fibers in neuromuscular adaptive mechanisms. *Can. J. Neurol. Sci.*, 30, 2, 91-97.
15. Kaufman, M.P., Longhurst, J.C., Rybicki, K.J., et al. (1983). Effect of static muscular contraction on impulse activity of groups III and IV afferents in cats. *Journal of Applied Physiology*, 55, 105-112.
16. Sinoway, L.I., Hill, J.M., Pickar, J.G., et al. (1993). Effects of contraction and lactic acid on the discharge of group III muscle afferents in cats. *Journal of Neurophysiology*, 69, 1053-1059.
17. Darques, J.L., Decherchi, P., & Jammes, Y. (1998). Mechanisms of fatigue-induced activation of group IV muscle afferents: the roles played by lactic acid and inflammatory mediators. *Neurosci Lett.*, 27, 257 (2), 109-112.
18. Decherchi, P., Darques, J.L., & Y.J.Jammes (1998). Modifications of afferent activities from Tibialis anterior muscle in rat by tendon vibrations, increase of interstitial potassium or lactate concentration and electrically-induced fatigue. *Peripher.Nerv.Syst.*, 3, 4, 267-276.
19. Zaporozhanov V.A. (1988). Control in sport training. Kiev: Zdorovya (in Russ.).

Summary. *Kolosova O.V. The relationship of fatigue-induced changes of human soleus hoffmann reflex and level of adaptation to physical exercise.*

Introduction. *The effect of triceps muscle of calf (m.m. gastrocnemius-soleus) fatigue on the soleus muscle H (Hoffmann) reflex amplitude was investigated in both healthy untrained people and highly skilled athletes, 18-34 years of age. It is known that under the influence of permanent physical training the morphology and function of athlete's organism change in order to extend its functional possibilities. We supposed that neuromuscular system of trained and untrained persons would respond to fatigue differently. One of the informative methods for quantitative analysis of the functional state of neuromuscular system could be tests with use of stimulation electromyography in which the parameters of the H-reflex are measured.*

Purpose. *The purpose of our work was to investigate in detail human soleus H-reflex changes after prolonged voluntary contraction of triceps muscle of calf, which caused the fatigue of soleus muscle; and also to estimate features of soleus H-reflex inhibition in two groups of people with the different level of adaptation to physical exercise.*

Methods. *Fatigue was caused by sustained (6-9 min long) voluntary static contraction of triceps muscle of calf with effort equal to 75% of the maximal voluntary contraction. During the test, the person was sitting and pressing on fixed pedal with the foot, trying to realize sole flexion. The method of H-reflex of soleus muscle was used. Registration of electromyographic signals and tibial nerve stimulation were performed using neurodiagnostic complex (Nicolet Viking Select, USA-Germany).*

Results. *It was found that in the group of untrained people an amplitude of soleus H-reflex was significantly reduced, equaling immediately after fatigue period of about 60% of initial value. Then H-reflex amplitude subsequently recovered and in 2-3 minutes attained approximately 90% of the initial amplitude. This was followed by the period of slow recovery of the reflex, to 96-97% of its initial value in 30 minutes after the fatigue period. At the same time, in a group of trained people (athletes) H-reflex inhibition was notably less evident. H-reflex amplitude was reduced after the fatigue period to 85% of initial value with rapid recovery to 98% of initial value in 1.5 minutes.*

Originality. *In this paper for the first time features of human soleus H-reflex inhibition and recovering after prolonged fatiguing voluntary contraction in two groups of persons with the different level of adaptation to physical exercise were investigated.*

Conclusion. *It was suggested that the H-reflex inhibition occurred due to the activation of the groups III and IV afferent nerves under the influence of metabolic changes (such as accumulation of lactic acid) in the muscle during fatiguing contraction. Such activation could cause the increase of presynaptic inhibition intensity from Ia afferents to motoneurons. The more prolonged effects of the inhibition (for the period of tens of minutes) might be associated with the direct influence of the fatigue-induced biochemical shifts in the muscle. A clearly suppressed amplitude reduction of the H-reflex in the group of trained persons might be the evidence of high velocity of metabolites utilization, which is appropriate for athletes during the physical exercise.*

Key words: *Hoffman reflex, soleus muscle, tibial nerve, fatigue, physical activity, athletes, presynaptic inhibition, groups III and IV afferent nerves, metabolic changes.*

Національний університет фізичного виховання та спорту України

Одержано редакцією
Прийнято до публікації

21.01.2016
05.02.2016

УДК 581.93+502.75 (477.46)

В.А. Конограй

ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНИЙ АНАЛІЗ ФЛОРИ ТЕРИТОРІЇ КРЕМЕНЧУЦЬКОГО ВОДОСХОВИЩА

Здійснено еколого-ценотичний аналіз флори території Кременчуцького водосховища за результати флористичних досліджень, проведених протягом 2008–2013 років. Еколого-ценотичний аналіз свідчить про переважання видів лучної, болотної, водної та повітряно-водної груп, що вказує на мезо-гігрофільний характер флори території водосховища. Значна участь видів синантропної групи відображає стан вторинної антропогенної порушеності екотопів. Територіальний розподіл еколого-ценотичних груп, свідчить про їх нерівномірний розподіл по території водосховища. У верхній частині найбільші площі займають справжня водна, повітряно-водна та болотна еколого-ценотичні групи, у середній їх дещо менше, що пов'язано із зменшенням площі геокомплексів на яких вони поширюються. У нижній частині майже повністю відсутні лучна та болотна група.

Ключові слова: Кременчуцьке водосховище, еколого-ценотичний аналіз, флора.

Постановка проблеми. Будівництво Кременчуцького водосховища, призвело до затоплення прилеглих територій, унаслідок чого 75% первинних природних ландшафтів заплави Дніпра було повністю трансформовано, а їх флористичне різноманіття зазнало значних, в окремих випадках невідновних втрат. На території колишньої долини Дніпра в межах Кременчуцького водосховища найрізкіше змінилася після його заповнення флора болотних та лучних ценозів, які скоротили свої площі відповідно на 80% та 60%. До створення водосховища у заплаві Дніпра були представлені трав'яно-мохові болота, які сьогодні втрачені разом з їхнім видовим різноманіттям [1]. Флора лісових ценозів за період існування водосховища також зазнала змін. До затоплення заплави Дніпра вільхові і дубові ліси займали значні площі, сьогодні вони представлені лише окремими видами. Зазнала трансформацій флора луків. У зв'язку з коливанням рівня води протягом вегетації у її складі переважають види широкої екологічної амплітуди. Значно зменшилася кількість видів родини *Fabaceae* та остепнених і справжніх лук [2].

Аналіз останніх досліджень та публікацій. В літературі відомості про стан флори штучних водойм висвітлені ще недостатньо. Інформація про флору водосховищ подається частково у складі флористичних праць, присвячених окремим регіонам [3], або стосується лише вищої водної та повітряно-водної періоду після створення штучних водойм [4,5]. Це значно ускладнює оцінку флори на просторовому градієнті у системі собі подібних та, зокрема, обчислення втрат унаслідок гідробудівництва. Тому актуальною є проблема комплексного дослідження флори територій водосховищ та прогнозування її змін.

Мета статті. Здійснення еколого-ценотичного аналізу флори території Кременчуцького водосховища за результати флористичних досліджень, проведених протягом 2008–2013 років, із використанням традиційних методів маршрутно-експедиційних досліджень та аналізу флор.

Результати та їх обговорення

Флору території водосховища формують види, які поширені на острівних ділянках – залишках затоплених заплавної (верхів'я водосховища) та борової терас (верхів'я, середня та нижня частини), а також види мілководних і прибережних ділянок.

Флора судинних рослин території водосховища налічує 659 видів. Еколого-ценотичний аналіз відображає розподіл видів за різними екологічними групами та дозволяє розкрити їх пристосувальні можливості до умов регіону [6]. Головним фактором впливу на характер еколого-ценотичного розподілу видів є гідрологічний режим водосховища.

Провідне місце у флорі посідають види мезофітної групи, яка включає 221 вид (33,53%) – *Alopecurus pratensis* L., *Agrostis vinealis* Schreb., *Dactylis glomerata* L. та ін. і є більш чисельною, ніж у флорі РЛП „Кременчуцькі плавні” [7]. Її складають переважно представники, які характерні для знижених рівнинних геокомплексів верхньої та середньої частин водосховища, дещо менше – нижньої. До гігрофітної групи належить 155 видів (23,52%) (*Sium latifolium* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Myosotis palustris* (L.) L. та ін.), серед яких переважають види лучно-болотних ценозів, вони поширені на знижених ділянках рівнинних та тимчасово затоплюваних геокомплексів. До ксеромезофітної групи належить 121 вид (18,36%) (*Artemisia austriaca* Jacq, *Hieracium pilosella* L., *Gypsophilla paniculata* L. та ін.). Вони характерні для відкритих ділянок з лучними та степовими ценозами, зустрічаються на підвищених територіях рівнинних геокомплексів верхньої, середньої та нижньої частин водосховища. До групи мезоксерофітів належать 96 видів (14,56%) (*Phleum phleoides* (L.) Karst, *Stipa borysthena* Klok. ex Prokud, *Pulsatilla nigricans* Störck та ін.), поширені на ділянках підвищених рівнинних та погорбованих геокомплексів верхньої та середньої частин, значно менше їх у нижній частині водосховища. Ксерофітна група нараховує 29 видів (4,41%) (*Artemisia abrotanum* L., *A. dniproica* Klok., *Sedum acre* L. та ін.), гідрофітна – 37 видів (5,61%). Види ксерофітної групи характерні для ділянок підвищених рівнинних геокомплексів. Гідрофітні види (*Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir) – для прибережних ділянок. Види *Ceratophyllum demersum* L., *Elodea canadensis* та ін. поширені на позаострівних, приострівних мілководдях, острівних водоймах та міжострівних водотоках.

Провідне положення за відношенням до умов освітлення, займає група геліофітів 322 видів (48,86%) та сціогеліофітів 195 (29,59%), що вказує на переважання екотопів з високим рівнем освітленості. До групи геліосціофітів належить 121 видів (18,36%). Частка сціофітів, порівняно незначна і становить 21 вид (3,18%).

Співвідношення сціофіти/геліофіти складає 1:16. Таке співвідношення характерне для флори долини р. Хорол (1:13) [8] та РЛП „Кременчуцькі плавні” (1:17) [7].

У флорі водосховища виділено вісім еколого-ценотичних груп. Найбільшою чисельністю представлені види лучної 103 (15,62%) та болотної 92 (13,96%) еколого-ценотичних груп [9, 10]. Представниками лучної групи є *Alopecurus pratensis*, *Agrostis vinealis* Schreb., *Dactylis glomerata* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca pratensis* Huds., *F. valesiaca* Gaud, *Phleum pratense* L., *Poa angustifolia* L., *P. pratensis* L., *Lysimachia nummularia* L., *Plantago lanceolata* L., *P. major* L., *Ranunculus polyanthemus* L., *Potentilla anserina* L., *Gratiola officinalis* L., *Achillea submillefolium*, *Centaurea jacea* L., *Carex praecox* Schreb., *Medicago lupulina*, *Trifolium pratense* L., *T. repens* L., *Daucus carota* L. Вони поширені на знижених рівнинних та тимчасовозатоплюваних геокомплексах. Види болотної групи: *Sium latifolium* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Myosotis palustris* (L.) L., *Symphytum officinale* L., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Carex acuta* L., *C. acutiformis* Ehrh., *C. vesicaria* L., *C. vulpina* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Scirpus sylvaticus* L., *Equisetum palustre* L., *Iris pseudacorus* L., *Scutellaria galericulata* L., *Lythrum salicaria* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Galium palustre* L., *Solanum dulcamara* L., зустрічаються на короткозатоплюваних та тривалозатоплюваних геокомплексах.

Лісова еколого-ценотична група нараховує 45 видів (6,82%) до неї належать: *Quercus robur*, *Ulmus laevis* Pall., *Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *Aegopodium podagraria* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Stellaria holostea* L., *Convallaria majalis* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Poa nemoralis* L., *Ficaria verna* Huds., *Frangula alnus* Mill., *Melampyrum nemorosum* L., які поширені на підвищених рівнинних і погорбованих геокомплексах верхньої та середньої частин водосховища. Лучно-степова еколого-ценотична група включає 81 (12,29%) видів: *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Artemisia austriaca* Jacq., *Hieracium pilosella* L., *Gypsophila paniculata* L., *Otites borysthena* (Grun.) Klok., *Medicago romanica* Prod., *Salvia nemorosa* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Plantago media* L., *Pulsatilla nigricans* Störck. Вони характерні для погорбованих та підвищених рівнинних геокомплексів. Справжня водна та повітряно-водна еколого-ценотична група, представлені відповідно по 31 (4,71%) та 33 (5,12%) видів. До вищої водної еколого-ценотичної групи відносяться: *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum* L., *M. verticillatum* L., *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor*, *L. trisulca* L., *Spirodela polyrrhiza*, *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea alba* L., *Polygonum amphibium* L., *Potamogeton lucens* L., *P. nodosus* Poir., *P. natans* L., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *Salvinia natans* (L.) All., які зустрічаються на мілководдях геокомплексів затоплених гирлових ділянок річок та заплавної тераси. Види повітряно-водної еколого-ценотичної групи – *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Oenanthe aquatica*, *Acorus calamus* L., *Butomus umbellatus* L., *Glyceria maxima*, *Zizania latifolia*, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla., *Phragmites australis*, *Sparganium emersum* Rehm, *Typha angustifolia*, *T. latifolia* L., характерні для прибережних ділянок водойм на місці геокомплексів затоплених гирлових частин річок, заплавної та знижених територій борової терас. Псамофітна еколого-ценотична група представлена 23 видами (3,49%) – *Artemisia abrotanum*, *A. dniproica*, *Sedum acre*, *S. sexangulare* L., *Dianthus borbasii* Vandas, *Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn., *Carex colchica* J. Gay, *Trifolium arvense* L., *Rumex acetosella* L., *Festuca beckerii*, *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *Salix acutifolia* Willd. поширені на підвищених рівнинних та погорбованих ділянках на місці геокомплексів залишків борової тераси.

Синантропна еколого-ценотична група нараховує 251 вид (38,18%), що у співвідношенні значно вище ніж для флори України [11]. Її представники поширені на порушених екотопах (*Acer negundo* L., *Arctium tomentosum* Mill., *Artemisia vulgaris* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Erigeron canadensis* L., *Lactuca serriola* L., *Stenactis annua* Nees., *Tussilago farfara* L., *Berteroa incana*, *Chenopodium glaucum* L., *Convolvulus arvensis* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Chelidonium majus* L., *Polygonum aviculare* L., *Bromus arvensis* L., *Lolium perenne* L., *Poa annua* L., *Setaria glauca* (L.) Beauv, *Geum urbanum* L., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf, *Acorus calamus*) та характерні для підвищених, знижених рівнинних та погорбованих територій на місці геокомплексів затопленої заплавної і борової тераси, гирлових ділянок річок.

Висновки

Еколого-ценотичний аналіз свідчить про переважання видів лучної, болотної, водної та повітряно-водної груп, що вказує на мезо-гігрофільний характер флори території водосховища. Значна участь видів синантропної групи відображає стан вторинної антропогенної порушеності екотопів. При порівнянні із заплавою лісостепового Дніпра, вона є значно вищою. Найбільші показники синантропізації мають лучні ценози – 29-33%.

Територіальний розподіл еколого-ценотичних груп, свідчить про їх нерівномірний розподіл по території водосховища. У верхній частині найбільші площі займають справжня водна, повітряно-водна та болотна еколого-ценотичні групи, у середній їх

дещо менше, що пов'язано із зменшенням площі геокомплексів на яких вони поширюються. У нижній частині майже повністю відсутні лучна та болотна група, найменшою у порівнянні з іншими частинами, є справжня водна та повітряно-водна група.

Література

1. Зеров Д.К. До флори Черкаської округи: Черкаський та Чигиринський повіти / Д.К. Зеров // Вісник Київського ботанічного саду, 1924. – № 1 – С. 15–26.
2. Конограй В. А. Аналіз флори території Кременчуцького водосховища. / В. А. Конограй, В. В. Расевич, В. В. Осипенко // Укр. ботан. журн. – 2011. – № 4 – С. 509–517.
3. Байрак О. М. Конспект флори Лівобережного Придніпров'я. Судинні рослини. / О. М. Байрак – Полтава: Верстка, 1997 – 164 с.
4. Свіренко Д. О. Дніпровське водосховище. Водні макрофіти. – Дніпропетровськ. / Д. О. Свіренко // Вісник Дніпровської гідробіологічної станції; – 1938. – Т. 3. – 179 с.
5. Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища / И. Л. Корелякова – К.: Наук. думка, 1977. – 197 с.
6. Дідух Я. П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
7. Гальченко Н. П. Регіональний ландшафтний парк „Кременчуцькі плавні”. Рослинний світ / Н. П. Гальченко – К.: Фітосоціоцентр, 2006. – (Природно-заповідні території України. Рослинний світ. Вип. 5.) – 176 с.
8. Гомля Л. М. Рослинність долини річки Хорол та її флористичні і соціологічні особливості: автореф. дис. на здобуття канд. біол. наук: спец. 03.00.05 / Л. М. Гомля – Київ, 2004. – 24 с.
9. Боговін А. В. Еколого-біологічний аналіз рослинності заплавної луки Дніпра в умовах антропопресії / А. В. Боговін, С. В. Дудник // Укр. фітоцен. зб. Сер. С. 1996 – Вип. 1(15). – С. 93–100.
10. Соломаха В. А. Заплавні луки р. Ворскли / В. А. Соломаха // Укр. ботан. журн. – 1982. – Т. 39, № 4. – С. 30–35.
11. Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. / В. В. Протопопова – К.: Наук. думка. 1991. – 204 с.

References

1. Zerov, D.C. (1924). By the flora districts of Cherkasy, Cherkasy and Chigirinsky counties. Bulletin of Kiev Botanic Garden, 1, 15-26 (in Ukr.)
2. Konohray, V.A., Rasevich, V.V., Osipenko V. (2011). Analysis flora territory Kremenchug reservoir. Ukrainian Botanical Journal, 4, 509-517 (in Ukr.)
3. Bajrak A. (1997) Abstract flora Dnieper left bank. Vascular plants. Poltava: Nesting (in Ukr.)
4. Svirenko, D.A. (1938). Dnieper Reservoir. Water macrophytes. - Dnipropetrovsk. Bulletin Dnieper hydrobiological station; 3, 179 p (in Ukr.)
5. Korelyakova, I. L. (1997). Vegetation Kremenchug reservoir K.: Science. opinion (in Ukr.)
6. Didukh, J.P., Gelyuta P.G. (1994). Fitoindikatsiya environmental factors. K.: Science. Opinion. (in Ukr.)
7. Halchenko, N.P. (2006). Regional landscape park "Kremenchuk smooth." Flora. K.: Fitosotsiotsentr, (Protected areas Ukraine. Flora. Vol. 5). (in Ukr.)
8. Gomiya L.M. (2004). Valley vbulletin vegetation and its floristic and sozological features: Author. Thesis. for obtaining the candidate. Biol. Sciences specials. 03.00.05. Kyiv. (in Ukr.)
9. Bohovin, A.V. (1996). Ecological and biological analysis of vegetation of floodplain meadows Dnieper in terms antropopresiyi. Ukrainian phytocoenotic collection. Coll. Avg. S. 1 (15), 93-100. (in Ukr.)
10. Solomaha, V.A. (1982). Meadows p. Vorskla. Ukrainian Botanical Journal. 39, 30-35. (in Ukr.)
11. Protopopova, V.V. (1991). Synantropnaya Ukraine and flora ee path of development. K.: Science. opinion. (in Ukr.)

Summary. Konogray V. Ecological and coenotic analysis of flora in the territorial Kremenchug reservoir area.

Introduction. The construction of Kremenchug reservoir deals to the flooding of surrounding areas, the 75% of primary natural landscapes of the Dnieper floodplain was completely transformed, and their floristic diversity undergone significant in some cases irreplaceable loss. On the territory of the former Dnieper valley within the Kremenchug reservoir changed after its completing the flora of wetland and meadow that have reduced their area to 80% and 60%.

Purpose. Making eco-coenotic analysis of flora in Kremenchug reservoir area for the results of floristic studies conducted over the years 2008-2013.

Results. Flora of vascular plants of the reservoir area has 659 species. The leading role in the flora species occupy mesophyt group consisting of 221 species. The hyhrophyt group has 155 species which are dominated by species of meadow and marsh, they are common in lowland areas of low and temporarily flooded geocomplex. The xeromezophyt group has 121 species. The mezoxerophyt group includes 96 species. The xerophyt group includes 29 species.

Leading position in relation to the lighting conditions, takes a geliophyt group – 322 species and sciogeliophyt – 195, that indicates the predominance of ecotypes with high illumination. The geliosciophyt group has 121 species. The part of sciophyt is relatively small and has 21 species.

Flora reservoir has eight eco-cenotic groups. The greatest number of species are meadow (103) and marsh (92) eco- cenotic groups. Forest eco-coenotic group includes 45 species. Meadow steppe eco-coenotic group includes 81 species. The real water and air-water eco-coenotic group represented respectively (31) and (33) species. Psamophyt eco-coenotic group is represented by 23 species. Synanthropic eco-coenotic group includes 251 species, that is much higher than the flora of Ukraine.

Conclusion. Ecological and coenotic analysis shows the species' predominance of meadow, marsh, water and air-water group, indicating the meso-gihrophyt nature of flora in the reservoir territory. A significant part of synanthropic species reflects the state of the secondary anthropogenic disturbance of ecotypes. The territorial distribution of eco-cenotic groups testifies to their uneven distribution on the reservoir territory. At the top of the part the largest areas occupied by real water, air-water and marsh ecological and coenotic group. In the middle of the part they are little less, that is associated with a geocomplex area decrease in which they apply. At the bottom of the part there are meadow and marsh groups, which almost completely absent and the lowest, compared with other parts, is the real water and air-water group.

Key words: flora, Kremenchug reservoir

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією
Прийнято до публікації

14.01.2016
05.02.2016

ЗМІНИ КІНЕТИЧНИХ ХАРАКТЕРИСТИК РЕАКЦІЙ КАРДІОРЕСПІРАТОРНОЇ СИСТЕМИ ПРИ НАПРУЖЕНОМУ ФІЗИЧНОМУ НАВАНТАЖЕННІ ПІД ВПЛИВОМ ВТОМИ

Проблема. Тренувальні навантаження, що періодично повторюються, часто виконуються на фоні недовідновлення від попередніх навантажень. При цьому змінюються реактивні властивості провідних для виду спортивної діяльності систем організму за умов фізичних навантажень і тренувальний ефект від таких навантажень.

Мета. Вивчення особливостей впливу втоми на кінетичні характеристики реакції кардіореспіраторної системи (КРС) в умовах напружених фізичних навантажень.

Методи дослідження. В процесі тривалого (близько 60 хвилин) навантаження оцінювали зміни піку реакції кардіореспіраторної системи і швидкості її розгортання при додаткових навантаженнях у вигляді прямокутного короткочасного збільшення потужності навантаження на 30 секунд через кожні 5 або 10 хвилин. Безперервні вимірювання характеристик реакції КРС на фізичні навантаження оцінювали за допомогою ергоспірометричного комплексу "Охусон Pro" ("Jaeger", Німеччина).

Основні результати дослідження. У кваліфікованих спортсменів відзначали вірогідно меншу величину напівперіоду реакцій, ніж у нетренованих осіб, що свідчило про більшу швидкість розгортання функціональних реакцій у спортсменів на початку виконання аеробних навантажень різної інтенсивності і є важливим чинником задоволення кисневого запиту організму.

В другій половині тривалого навантаження до «відмови» (тривалість близько 60 хвилин) при аналізі змін піку реакції на короткочасні (30 с) підвищення потужності виявлено зниження реакції по $\dot{V}_E$, $\dot{V}O_2$ і ЧСС. Це зниження зазвичай співпадало зі зниженням швидкості їх збільшення, що свідчило про зниження "нейрогенного" компоненту дихальної реакції. Більш стійким "нейрогенний" компонент був у тренуваних осіб. Збільшення інтенсивності навантаження за рахунок швидкості бігу було в цілому більш сприятливим (у порівнянні зі збільшенням силового компоненту) для підтримки реактивності системи дихання на фоні значного наростання втоми.

Наукова новизна результатів дослідження. Найбільш високий ефект спеціально спрямованих засобів тренування зберігається до тих пір, поки підтримуються високі рівні (піки) і швидкість розгортання реакції КРС, споживання кисню і виділення CO_2 . Все це вказує на необхідність врахування характеру таких змін реактивності КРС в процесі тренувального заняття і застосування спеціальних засобів для її корекції.

Висновки. Кінетика реакцій КРС під впливом втоми тимчасово знижується, тобто збільшується інертність процесів формування реакцій, спрямованих на забезпечення відповідності метаболічного запиту і його задоволення. Характер і ступінь змін швидкої кінетики в зв'язку з цим може добре відбивати метаболічний і кардіореспіраторний стреси, викликані втомою після великих тренувальних навантажень.

Ключові слова: кваліфіковані спортсмени, фізичні навантаження, кардіореспіраторна система, кінетика, втома

Постановка проблеми. В умовах напружених тренувальних навантажень інтервального та повторного характеру, типових для багатьох дисциплін спорту, прояв фізичної працездатності (витривалості) та реалізація функціональних можливостей системи дихання залежать не тільки від верхніх меж споживання O_2 , легеневої вентиляції, центральної циркуляції, транспорту O_2 , але і від їх кінетики [1, 2, 1, 4, 5, 6, 7, 8]. Це пояснюється важливим значенням для працездатності в умовах навантажень високої інтенсивності реакцій дихальної (вентиляторної) компенсації метаболічного ацидозу, як одного з чинників компенсації наростаючих явищ стомлення [2, 9].

Тренувальні навантаження, що періодично повторюються, часто виконуються на фоні недовідновлення від попереднього навантаження та приводять до змін функціонального стану організму, що пов'язані з накопиченням такого недовідновлення [10, 11, 12, 13]. При цьому змінюються реактивні властивості провідних для виду спортивної діяльності систем організму, а також змінюється характер реагування на фізичні навантаження і тренувальний ефект таких навантажень [1, 9, 14]. Це тим більше важливо, що в практиці спорту для посилення тренувальних ефектів широко використовується повторне виконання фізичних навантажень, серій таких навантажень і тренувальних занять на фоні недовідновлення. Тому виявлення впливу втоми на реактивність кардіореспіраторної системи (КРС) має важливе теоретичне і практичне значення.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. На величину початкової кінетики реакцій аеробного енергозабезпечення фізичної роботи можуть впливати багато факторів [7, 14, 15]. Важливим і ще недостатньо з'ясованим є вплив втоми на характер і вираженість змін швидкої кінетики реакцій КРС, а також споживання O_2 і виділення CO_2 .

Перш за все, це стосується швидкості розгортання реакцій в початкових та інших перехідних умовах фізичного навантаження і загальної лабільності реакцій. Формування кінетичних компонентів реакції в таких умовах пов'язано із значенням “нейрогенних” факторів – “робочих” стимулів реакцій. За існуючими уявленнями “нейрогенні” компоненти дихальної реакції на фізичне навантаження визначаються аферентацією з механорецепторів працюючих кінцівок, а також центральними нисхідними супрабульбарними впливами, перш за все, з моторної кори мозку [16, 17, 18, 19]. Вони визначають найшвидшу частину початкової дихальної реакції і в подальшому змінюють відносну роль хеморецепторних стимулів.

Таким чином, при аналізі кінетики дихальної реакції на фізичне навантаження виділяються два її компонента: швидкий (переважно нейрогенного походження) і повільний (переважно гуморального походження) [20, 21]. Швидка кінетика відноситься, головним чином, до початкової реакції, тоді як повільна кінетика відноситься до відносно стійкого стану споживання кисню і характеризує його повільне наростання. Це відноситься в рівній мірі і до вентиляторної та до циркуляторної реакції [5, 6, 7, 8, 20]. У зв'язку з цим швидкість розгортання цілісної реакції системи дихання визначається як нейрогенними факторами, пов'язаними з інформацією про початок руху кінцівок, так і хімічною стимуляцією, що пов'язана зі збільшенням метаболізму [16, 17, 18, 19]. У зв'язку з цим проаналізували зміни швидкості збільшення $\dot{V}_E$ і $\dot{V}O_2$ при багаторазовому виконанні напружених м'язових навантажень, розділених інтервалами відпочинку.

Робота виконана згідно Зведеного плану НДР у галузі фізичної культури і спорту на 2011-2015 рр. по темі 2.35 «Критерії оцінки функціонального потенціалу спортсменів високого класу» (№ держреєстрації 0114U001482).

Мета дослідження полягала у вивченні особливостей впливу втоми на кінетичні характеристики реакції кардіореспіраторної системи в умовах напружених фізичних навантажень.

Методика

Було обстежено 319 кваліфікованих спортсменів у віці 19-27 років (КМС - МС), які протягом 5 - 10 років спеціалізувалися у видах спорту, змагальна діяльність яких вимагала прояву витривалості (біг на 100 м, на 800 м і на 5000 м, веслування на байдарках і каное, велоспорт та інш.), а також 45 нетренованих осіб у віці 20-25 років.

Відповідно даних диспансерних обстежень усі досліджуванні були практично здорові, не мали гострих та хронічних захворювань.

Аналіз впливу втоми під час виконання фізичних навантажень на зазначені кінетичні характеристики реакції КРС здійснювався на основі оцінки змін піку реакції і швидкості її розгортання. Для цієї мети в процесі тривалого (близько 60 хвилин) фізичного навантаження зазначені параметри реакції КРС вимірювалися при додаткових збільшеннях навантаження у вигляді прямокутного короточасного збільшення потужності на 30 с через кожні 5 або 10 хвилин. Навантаження виконувалися на велоергометрі "Monark. Ergomedic 894E".

Безперервні вимірювання газообміну і реакції КРС на фізичні навантаження оцінювали за допомогою ергоспірометричного комплексу "Oxycon Pro" ("Jaeger", Німеччина). Визначали легеневу вентиляцію (V_E , л·хв⁻¹), частоту дихання (f_T), дихальний об'єм (V_T , л), концентрацію O_2 і CO_2 в повітрі, що видихається (F_{EO_2} , F_{ECO_2} , %) і в альвеолярному повітрі (F_{AO_2} , F_{ACO_2} , %), споживання O_2 ($\dot{V}O_2$, л·хв⁻¹), виділення CO_2 ($\dot{V}CO_2$, л·хв⁻¹), частота серцевих скорочень (ЧСС, уд·хв⁻¹). З огляду на, що вимірювання проводилися у відкритій системі, показники зовнішнього дихання приведені до умов BTPS, а газообміну до умов STPD.

Статистичну обробку результатів проводили з використанням комп'ютерної програми "Microsoft Excel" з визначенням основних статистичних показників.

Статистичні розрахунки, а також графічне представлення результатів аналізу проводили в електронних таблицях "Microsoft Excel", „Statistica for Windows-5.0" (Statsoft Inc., Tulsa, USA), з визначенням основних статистичних показників, а також розрахунку коефіцієнту кореляції (r). Вірогідність відмінностей між величинами у групах досліджуваних перевіряли за допомогою t -критерію Ст'юдента.

При проведенні комплексних біологічних досліджень дотримувалися "Програми комплексного біологічного дослідження функціональних можливостей спортсменів", а також законодавства України про охорону здоров'я і Хельсинської декларації 2000 р., директиви Європейського товариства 86/609 стосовно участі людей у медико-біологічних дослідженнях. Спортсмену поясняли зміст та значення комплексного дослідження, отримували письмову згоду спортсмена.

Результати та їх обговорення

При аналізі впливу втоми під час виконання тренувальних навантажень на кінетичні характеристики реакції КРС інформативним показником є зміна *пікового рівня реакції* в заключній частині тривалого навантаження. В кінці експериментального тривалого навантаження легенева вентиляція і ЧСС, як правило, не досягали індивідуальних максимальних значень, характерних для такої інтенсивності навантажень. Так, кінцеві величини V_E становили $88,44 \pm 5,73\%$ ($p < 0,05$) від індивідуальних максимальних значень для даного навантаження. У менш тренованих осіб цей показник, був ще меншим ($84,72 \pm 2,13\%$), ніж у більш тренованих осіб.

Для з'ясування впливу ступеню адаптації до напруженої м'язової діяльності на кінетику реакцій системи дихання у осіб різного рівня тренуваності порівнювали початкову кінетику дихальної реакції, яка характеризується часом, протягом якого реакція досягає 50% від свого кінцевого рівня (напівперіод реакції T_{50} , с) [21, 22]. У табл. 1 для нетренованих осіб і кваліфікованих спортсменів представлені величини напівперіоду реакції для рівня V_E , ЧСС, $\dot{V}O_2$ і $\dot{V}CO_2$ на початку виконання фізичної роботи при однаковій відносній її інтенсивності (по $\dot{V}O_2$ в % від $\dot{V}O_{2max}$).

Таблиця 1.

Напівперіод реакції (T_{50}) для рівня легеневої вентиляції, ЧСС, споживання O_2 і виділення CO_2 на початку фізичного навантаження при однаковій відносній його інтенсивності (по $\dot{VO}_2$ в % від $\dot{VO}_{2max}$), $M \pm SD$

Показники	Нетреновані особи, n=45	Спортсмени, n=319
Аеробне навантаження середньої інтенсивності ($\dot{VO}_2$ 51 %-55 % від $\dot{VO}_{2max}$)		
Напівперіод реакції для $\dot{V}_E$, с	39,41 $\pm$ 2,63	29,23 $\pm$ 2,35*
Напівперіод реакції для ЧСС, с	24,29 $\pm$ 1,28	22,81 $\pm$ 1,71
Напівперіод реакції для $\dot{VO}_2$, с	49,89 $\pm$ 2,29	29,94 $\pm$ 2,82*
Напівперіод реакції для $\dot{V}CO_2$, с	56,15 $\pm$ 3,74	31,48 $\pm$ 2,11*
Аеробне навантаження субмаксимальної інтенсивності ($\dot{VO}_2$ 85 %-95 % від $\dot{VO}_{2max}$)		
Напівперіод реакції для $\dot{V}_E$, с	56,86 $\pm$ 2,12	36,67 $\pm$ 1,24*
Напівперіод реакції для ЧСС, с	38,46 $\pm$ 1,82	23,97 $\pm$ 1,18*
Напівперіод реакції для $\dot{VO}_2$, с	67,18 $\pm$ 1,62	35,95 $\pm$ 2,41*
Напівперіод реакції для $\dot{V}CO_2$, с	74,99 $\pm$ 2,91	38,11 $\pm$ 1,67*

Примітка: * - відмінності вірогідні, $p < 0,05$.

Так, у кваліфікованих спортсменів відзначали вірогідно меншу величину напівперіоду реакцій, що свідчило про більшу швидкість розгортання функціональних реакцій на початку виконання аеробного навантаження середньої інтенсивності. Швидкість розвитку реакцій у спортсменів виявилася вище ніж у нетренованих осіб при рівній відносній інтенсивності м'язового навантаження. Найбільш вірогідні відмінності відзначали по величинам $\dot{V}_E$. Результати цієї серії досліджень показали також, що із збільшенням інтенсивності навантаження ці відмінності у нетренованих осіб і спортсменів збільшуються (при $\dot{VO}_2$ 85 %-95 % від $\dot{VO}_{2max}$).

Відмінності швидкості збільшення споживання O_2 пов'язані з тренуванням і визначають відмінності кисневого дефіциту в початковій частині навантаження (табл. 2.), що є важливим чинником задоволення кисневого запиту організму і пов'язано з працездатністю в багатьох видах спортивної діяльності [3, 4, 14].

Кисневий дефіцит при однаковій інтенсивності навантаження (щодо робочого рівня $\dot{VO}_2$) вірогідно нижче у спортсменів. Результати цієї серії досліджень показали також, що із збільшенням інтенсивності навантаження ці відмінності у нетренованих осіб і кваліфікованих спортсменів збільшуються. У той же час порівняння O_2 -дефіциту у них при відносно однаковій (по $\dot{VO}_2$ в % від $\dot{VO}_{2max}$) інтенсивності фізичного навантаження не виявило вірогідних відмінностей. Однак, при цьому слід враховувати, що для спортсменів $\dot{VO}_2$ 60 %-65 % від $\dot{VO}_{2max}$ в абсолютних величинах в 1,85 разів більше, ніж для нетренованих осіб. Тому відносна частка O_2 -дефіциту в загальному $\dot{VO}_2$ у спортсменів виявилася нижчою і в цьому випадку.

При навантаженні граничної інтенсивності тривалістю 5 хвилин спостерігався позитивний зв'язок швидкості збільшення $\dot{VO}_2$ з працездатністю спортсменів ($r=0,493$, $p < 0,05$). Ймовірно тому фізична працездатність, що оцінювали за часом утримання

$\dot{V}O_{2\max}$, а також досягнутий рівень $\dot{V}O_2$ виявилися більш високими (на $1,49 \pm 0,14$ хв., на $784,93 \pm 23,15$ мл·хв⁻¹, відповідно) при переході до такого навантаження не від стану спокою, а від більш легкого навантаження. Можна думати, що ці особливості впливу попереднього навантаження на швидкість дихальної реакції пов'язані зі зрушенням порогової точки чутливості вентиляторної реакції до CO_2 і з загальним налаштуванням реактивності системи дихання. Вони підтверджують один із фактів впливу розминки в спорті на прояви загальної і спеціальної працездатності спортсменів.

Таблиця 2.

“Кисневий дефіцит” в початковій частині навантаження при однаковій відносній його інтенсивності у нетренованих осіб (Н) і у кваліфікованих спортсменів (С), $M \pm SD$

Показники	Нетреновані особи, n=45	Спортсмени, n=319
Аеробне навантаження середньої інтенсивності ($\dot{V}O_2$ 51 %-55 % від $\dot{V}O_{2\max}$)		
O ₂ -дефіцит, л	$0,81 \pm 0,06$	$0,62 \pm 0,05^*$
Відношення $\dot{V}O_2$ стійкого стану навантаження к O ₂ -дефіциту	$2,39 \pm 0,11$	$2,66 \pm 0,09^*$
Аеробне навантаження максимальної інтенсивності ($\dot{V}O_2$ 85 %-95 % від $\dot{V}O_{2\max}$)		
O ₂ -дефіцит, л	$1,23 \pm 0,11$	$1,31 \pm 0,13$
Відношення $\dot{V}O_2$ стійкого стану навантаження к O ₂ -дефіциту	$1,66 \pm 0,13$	$2,87 \pm 0,21^*$

Примітки: * - відмінності вірогідні, $p < 0,05$.

Крім того, аналіз змін піку реакції на короткочасні (30 с) підвищення потужності навантаження показує (табл. 3), що в другій половині тривалого навантаження до «відмови» (тривалість близько 60 хвилин) мало місце зниження реакції по $\dot{V}_E$, $\dot{V}O_2$ і ЧСС. Це зниження зазвичай співпадало зі зниженням швидкості їх збільшення.

Таблиця 3.

Зміна піку реакції легеневої вентиляції, споживання кисню і ЧСС (приріст у %) на 30 секунд підвищення (на одну третину) потужності навантаження в процесі тривалої роботи на ергометрі (78–83 %, n=11), $M \pm SD$

Показники		Часові періоди навантаження			P(t-тест)
		14-хв	34-хв	54-хв	
Зміни рівня легеневої вентиляції, %	1	$0,4 \pm 0,4$	$1,5 \pm 0,2$	$1,8 \pm 0,3$	
	2	$-4,9 \pm 0,6$	$-1,0 \pm 0,6$	$0,1 \pm 0,6$	14-54 хв
Зміни рівня споживання кисню, %	3	$1,9 \pm 0,6$	$2,7 \pm 0,6$	$4,0 \pm 0,8$	14-54 хв
	4	$-3,5 \pm 0,8$	$5,5 \pm 0,9$	$6,9 \pm 1,0$	14-54 хв
Зміни ЧСС, %	5	$0,2 \pm 0,5$	$2,1 \pm 0,6$	$1,5 \pm 0,4$	14-54 хв
	6	$-0,5 \pm 0,6$	$-0,4 \pm 0,7$	$-0,8 \pm 1,2$	
P (t-тест) <0,05		1-2, 3-4	3-4	3-4	

Аналіз змін швидкості розгортання реакцій дихальної системи у відповідь на короткочасне збільшення потужності роботи показав, що найбільша величина швидкості реакцій досягалася і підтримувалася від 5 до 35 хвилини напруженого тривалого навантаження. Після цього періоду відзначалося зниження кінетики реакції по напівперіоду реакції T_{50} [21, 22]. Аналіз індивідуальних даних спортсменів показав наявність тенденції до прямого зв'язку ($r=0,48$, $p<0,05$) часу початку виразного зниження піку дихальної реакції на короткочасне (30 с) збільшення потужності навантаження і працездатності (граничної тривалості) навантаження.

Для уточнення кількісної ролі змін “нейрогенних” компонентів дихального реакції протягом тривалого навантаження порівнювали динаміку дихальної реакції на короткочасні підвищення інтенсивності навантаження тільки за рахунок збільшення швидкості (табл. 4) та за рахунок збільшення зусилля при постійній швидкості. Виходили з передумови про те, що у випадку підвищення інтенсивності навантаження тільки за рахунок збільшення швидкості насамперед збільшується роль нейрогенних факторів стимулювання дихальної реакції. Дані таблиці 4 підтверджують це. Вентиляторна реакція була більшою при збільшенні потужності навантаження за рахунок швидкості бігу незважаючи на однакову швидкість зниження приросту $\dot{V}_E$ і $\dot{V}O_2$ в кінці навантаження.

Наведені дані свідчать про те, що в динаміці тривалого монотонного навантаження “нейрогенний” компонент дихальної реакції знижувався. Більш стійким “нейрогенний” компонент був у тренуваних осіб. Збільшення інтенсивності навантаження за рахунок швидкості бігу було в цілому більш сприятливим (у порівнянні зі збільшенням силового компоненту) для підтримки реактивності системи дихання на фоні значного наростання втоми.

Як уже зазначалося, при виконанні інтенсивного тривалого навантаження “до відмови” виявлено зв'язок ступеня зниження швидкості реакції системи дихання (зниження нейрогенного компоненту реакції) з працездатністю та об'ємом виконаної роботи. Такий зв'язок був найбільш тісний ($r=0,577$, $p<0,05$) не з сумарною реакцією на 30-секундне збільшення інтенсивності навантаження (“прискорення”), а з її “піком”, який визначається як максимальний рівень $\dot{V}_E$, $\dot{V}O_2$ в одному з 10 с відрізків при 30 секундному періоді підвищення потужності на 33 % і відразу після них ($r=0,568$, $p<0,05$). Більш того, при розвитку втоми пік реакції, що досягався під час “прискорень” в першій половині тривалого навантаження, мав тенденцію до переміщення у відновлювальний період після виконання “прискорень”. Ці дані побічно свідчать про підвищення до кінця тривалого навантаження відносної ролі ацидотичних і гіпоксичних стимулів дихання. Підтримання їх стимулюючої ролі є важливим фактором компенсації стомлення.

Наведені дані вказують на те, що пікові величини дихальної реакції в процесі інтенсивної тривалої навантаження знижуються. Така зміна кінетики (швидкої частини) дихальної реакції може мати пряме відношення до зміни структури реакції КРС під впливом втоми і загальної працездатності.

Таблиця 4.

Відносний (в %) приріст легеневої вентиляції ($\dot{V}_E$), споживання O_2 ($\dot{V}O_2$) і частоти серцевих скорочень (ЧСС) при короткотривалому (30 с) підвищенні на 33 % інтенсивності навантаження ("прискорення") при виконанні тривалого навантаження ($n=27$). П – при підвищенні інтенсивності за рахунок збільшення зусилля (кута нахилу полотна тредміту) при постійній швидкості бігу; Ш – за рахунок збільшення тільки швидкості бігу, $M \pm SD$

Показники		Час виконання фізичної роботи								Р (t-тест) <0,05
		15-я хвилина		35-я хвилина		55-я хвилина				
		вихідна – при прискоренні	прискорення – після нього	вихідна – при прискоренні	прискорення – після нього	вихідна – при прискоренні	прискорення – після нього	прискорення – після нього	прискорення – після нього	
$\dot{V}_E$, % змін	II	6,51±0,83	0,41±0,54	6,85±0,67	1,52±0,31	0,92±0,41	1,88±0,31	А-15, 35, 55 хв.; Б – 15, 35, 55 хв.		
	III	12,51±0,74	-4,92±0,61	9,37±0,83	-1,02±0,63	6,85±0,82	0,19±0,02	А-15, 55 хв.; Б-15, 35, 55 хв.		
$\dot{V}O_2$, % змін	II	6,27±0,91	1,94±0,69	6,93±0,85	2,77±0,65	4,87±0,71	4,09±0,82	А-35, 55 хв.; Б-15, 55 хв.		
	III	12,43±1,16	-3,51±0,84	8,57±0,91	5,51±0,98	5,02±0,78	6,94±1,01	А-15, 35, 55 хв.; Б-15, 35, 55 хв.;		
ЧСС, % змін	II	4,02±0,73	0,25±0,53	0,95±0,71	2,11±0,62	1,51±0,53	1,51±0,82	А-15, 35, 55 хв.; Б-15, 35 хв.;		
	III	3,45±0,81	-0,51±0,63	4,51±1,12	-0,44±0,74	3,13±0,71	-0,81±1,22			

Висновки і перспективи подальших досліджень

1. Кінетика реакцій КРС під впливом втоми тимчасово знижується, тобто збільшується інертність процесів формування реакцій, спрямованих на забезпечення відповідності метаболічного запиту і його задоволення. Характер і ступінь змін швидкої кінетики в зв'язку з цим може добре відбивати метаболічний і кардіореспіраторний стреси, викликані втомою після великих тренувальних навантажень. На цій основі може бути розроблений новий тип інтегральних показників стомлення і його специфічності у спортсменів для контролю напруженості тренувальних навантажень.

2. Виконання програми тренувальних навантажень, що моделюють різну їх спрямованість в лабораторних умовах, у всіх випадках характеризується зміною реактивних властивостей КРС. Основними такого типу змінами при розвитку втоми є зниження пікових величин реакції, а також швидкості їх розгортання.

3. Характер тренувальних впливів в початковій частині навантаження тренувального заняття і в кінці її різняться. Особливо це виражено при повторному виконанні навантажень близької до максимальної інтенсивності. У цьому випадку найбільш високий ефект спеціально спрямованих засобів тренування такого роду зберігається до тих пір, поки підтримуються високі рівні (піки) і швидкість розгортання реакції КРС, споживання кисню і виділення CO₂. Все це вказує на необхідність врахування характеру таких змін реактивності КРС в процесі тренувального заняття і застосування спеціальних засобів для її корекції.

4. Швидка кінетика реакцій КРС впливає на прояв працездатності не тільки при рівномірних (безперервних) навантаженнях зазначеної вище тривалості, але і в ще більшому ступені при переривчастому (інтервальному або повторному) характері навантажень. Це може мати велике значення для ефективного регулювання об'єму і інтенсивності тренувальних навантажень інтервального і повторного типу.

Література

1. Гречуха С.В. Реактивність центральної гемодинаміки при диханні з опором у представників різних циклічних видів спорту / [С.В.Гречуха, С.О.Коваленко, О.О.Безкопильний, В.П.Гаценко] // Вісник Черкаського університету. Серія біологічні науки. – 2015. – Випуск 2 (335). – С.20-25.
2. Kovalenko S.O. Peculiarities of male and female heart rate variability / S.O.Kovalenko, L.I.Kudij, O.I.Lutsenko // Science and Education a New Dimension: Natural and Technical Sciences. 2013. – Issue 15. – P.17-20.
3. Мищенко В.С. Функциональные возможности спортсменов / В.С.Мищенко. – Киев: Здоровья, 1990. – 200 с.
4. Мищенко В.С. Функциональная подготовленность, как интегральная характеристика предпосылок высокой работоспособности спортсменов: Методическое пособие / В.С.Мищенко, А.И.Павлик, В.Ф.Дяченко. – Киев:ГНИИФКиС, 1999. – 129 с.
5. Adami A. Oxygen uptake, cardiac output and muscle deoxygenation at the onset of moderate and supramaximal exercise in humans / [A.Adami, S.Pogliaghi, G.De Roia, C.Capelli]. // European Journal of Applied Physiology. – 2011. - Vol. 111, №7. – P. 1517-1527.
6. Coast J.R. Relationship of oxygen consumption and cardiac output to work of breathing / J.R.Coast, K.M.Krause. // Med. Sci. Sports Exerc. – 1993. – Vol. 25. – P. 335-340.
7. D'Angelo E. Neural stimuli increasing respiration during different types of exercise / E.D'Angelo, G.Torelli. // Journal of Applied Physiology. – 1971. – Vol.30, №1. – P.116-128.
8. Koppo K. Effect of prior high – intensity arm exercise on VO₂ kinetics during high – intensity cycling exercise / [K.Koppo, S.Gerlo, S.Vergaert, J.Bouckaert]. // 2-nd Congress of the ECSS. Copenhagen. -1997. – P. 914 – 915.
9. Neumann G. Special performance capacity / G.Neumann // The Olympic Book of Sport Medicine. – Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1992. – Vol.1. - P. 97-108.
10. Schneider D. V_E and VCO₂ remain tightly coupled during incremental cycling performed after a bout of high-intensity exercise / D.Schneider, J.Berwick. // European Journal of Applied Physiology. – 1998. – Vol.77. – P. 72–76.

11. Scott C.B. Oxygen Costs Peak after Resistance Training Sets: A Rationale for the Importance of Recovery over Exercise / C.B.Scott. // *Journal of Exercise Physiology online*. – 2012. - Vol.15 (2). – P.1-8.
12. Spencer M.D. Are the parameters of VO_2 , heart rate and muscle deoxygenation kinetics affected by serial moderate-intensity exercise transitions in a single day? / [M.D. Spencer, J.M.Murias, H.P.Lamb et al.]. // *European Journal of Applied Physiology*. – 2011. – Vol. 111, № 4. – P. 591-600.
13. Thevenet D. Influence of recovery mode (passive vs. active) on time spent at maximal oxygen uptake during an intermittent session in young and endurance-trained athletes / [D.Thevenet, M.Tardieu-Berger, S.Berthoin, J.Prioux]. // *Eur J Appl Physiol*. – 2007. - Vol. 99 (2). – P. 133-142.
14. Мищенко В.С. Реактивные свойства кардиореспираторной системы как отражение адаптации к напряженной физической тренировке в спорте / В.С.Мищенко, Е.Н.Лисенко, В.Е.Виноградов. – Київ: Науковий світ, 2007. – 351 с.
15. Whipp B.J. Determinants of oxygen uptake kinetics during high-intensity exercise in humans / B.J.Whipp // *Book of Abstract 1. - Copenhagen. ECSS. –1997. –P.496-497.*
16. Исаев Г.Г. Механизм “быстрого нейрогенного компонента” вентиляторной реакции при инициации двигательной активности / Г.Г.Исаев, Ю.П.Герасименко. // *Физиология человека*. – 2005. – Т.31, № 5. – С. 73-79.
17. Gus A. Brain, breathing and breathlessness / A.Gus. // *Respir. Physiol.* - 1997. - Vol. 109. - P. 197-204.
18. O'Halloran J. Locomotor-respiratory coupling patterns and oxygen consumption during walking above and below preferred stride frequency // [J.O'Halloran, J.Hamill, W.J.McDermott et al.]. // *European Journal of Applied Physiology*. – 2012 – Vol. 112, № 3. – P. 929-940.
19. Taylor E.W. Central control of the cardiovascular and respiratory systems and their interactions in vertebrates / E.W.Taylor, D.Jordan, J.H.Coote. // *Physiol. Rev.* - 1999. - Vol. 79. - P. 855-862.
20. Burnley M. Oxygen uptake kinetics as a determinant of sports performance / M.Burnley, A.Jones. // *Eur. J. Sport Sci.* – 2007. - Vol. 7 (2). – P.63-79.
21. Jones N. Body carbon dioxide storage capacity in exercise / N.Jones, J.Jurkouski. // *Journal of Applied Physiology*. - 1979. – Vol. 46 (4). – P. 811-815.
22. Jones A. Effects of prior exercise on metabolic and gas exchange responses to exercise / A.Jones, K.Koppo, M.Burnley. // *Sports Med.* – 2003. - Vol. 33 (13). - 949-971.

References

1. Grechuha S.V., Kovalenko S.O., Bezkopilnyi O.O., Gatsenko V.P. (2015). Reaktivnist tsentralnoyi gemodinamiki pri dihanii z oporom u predstavnikov riznih tsiklichnih vidiv sportu (*Visnik Cherkaskogo universitetu. Seriya biologichni nauki*), 2 (335), 20-25. (in Ukr.)
2. Kovalenko S.O., Kudij L.I., Lutsenko O.I. (2013). Peculiarities of male and female heart rate variability (*Science and Education a New Dimension: Natural and Technical Sciences*), 15, 17-20.
3. Mischenko V.S. (1990). Funktsionalnye vozmozhnosti sportmenov. Kiev: Zdorovya, 200 (in Russ.).
4. Mischenko V.S., Pavlik A.I., Dyachenko V.F. (1999). Funktsionalnaya podgotovlennost, kak integralnaya harakteristika predposylok vyisokoy rabotosposobnosti sportmenov: Metodicheskoe posobie. Kiev: GNIIFKiS, 129 (in Russ.).
5. Adami A., Pogliaghi S., Roia G.De, Capelli C. (2011). Oxygen uptake, cardiac output and muscle deoxygenation at the onset of moderate and supramaximal exercise in humans. *European Journal of Applied Physiology*, 111, 7; 1517-1527.
6. Coast J.R. Coast J.R., Krause K.M. (1993). Relationship of oxygen consumption and cardiac output to work of breathing. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 25, 335-340.
7. D'Angelo E., Torelli G. (1971). Neural stimuli increasing respiration during different types of exercise. *Journal of Applied Physiology*, 30, 1, 116-128.
8. Koppo K., Gerlo S., Vergaert S., Bouckaert J. (1997). Effect of prior high – intensity arm exercise on VO_2 kinetics during high – intensity cycling exercise. *2-nd Congress of the ECSS. Copenhagen*, 914 – 915.
9. Neumann G. (1992). Special performance capacity. *The Olympic Book of Sport Medicine*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1, 97-108.
10. Schneider D., Berwick J. (1998). V_E and VCO_2 remain tightly coupled during incremental cycling performed after a bout of high-intensity exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 77, 72–76.
11. Scott C.B. (2012). Oxygen Costs Peak after Resistance Training Sets: A Rationale for the Importance of Recovery over Exercise. *Journal of Exercise Physiology online*, 15 (2), 1-8.
12. Spencer M.D., Murias J.M., Lamb H.P. et al. (2011). Are the parameters of VO_2 , heart rate and muscle deoxygenation kinetics affected by serial moderate-intensity exercise transitions in a single day? *European Journal of Applied Physiology*, 111,4, 591-600.
13. Thevenet D., Tardieu-Berger M., Berthoin S., Prioux J. (2007). Influence of recovery mode (passive vs. active) on time spent at maximal oxygen uptake during an intermittent session in young and endurance-trained athletes. *Eur J Appl Physiol.*, 99 (2), 133-142.

14. Mischenko V.S., Lisenko E.N., Vinogradov V.E. (2007). Reaktivnyie svoystva kardiorespiratornoy sistemyi kak otrazhenie adaptatsii k napryazhennoy fizicheskoy trenirovke v sporte. Kiyiv: Naukoviy svit, 351 (in Russ.).
15. Whipp B.J. (1997). Determinants of oxygen uptake kinetics during high-intensity exercise in humans. Book of Abstract 1. Copenhagen. ECSS, 496-497.
16. Isaev G.G., Gerasimenko Yu.P. (2005). Mechanizm "byistrogo neyroennogo komponenta" ventilyatornoy reaktsii pri initsiatsii dvigatelnoy aktivnosti. *Fiziologiya cheloveka*, 31, 5, 73-79. (in Russ.).
17. Gus A. (1997). Brain, breathing and breathlessness. *Respir. Physiol.*, 109, 197-204.
18. O'Halloran J., Hamill J., McDermott W.J. et al. (2012). Locomotor-respiratory coupling patterns and oxygen consumption during walking above and below preferred stride frequency. *European Journal of Applied Physiology*, 112, 3, 929-940.
19. Taylor E.W., Jordan D., Coote J.H. (1999). Central control of the cardiovascular and respiratory systems and their interactions in vertebrates. *Physiol. Rev.*, 79, 855-862.
20. Burnley M., Jones A. (2007). Oxygen uptake kinetics as a determinant of sports performance. *Eur. J. Sport Sci.*, 7 (2), 63-79.
21. Jones N., Jurkouski J. (1979). Body carbon dioxide storage capacity in exercise. *Journal of Applied Physiology*, 46 (4), 811-815.
22. Jones A., Koppo K., Burnley M. (2003). Effects of prior exercise on metabolic and gas exchange responses to exercise. *Sports Med.*, 33 (13), 949-971.

Summary. *Lysenko O.N. Change of kinetic characteristics of the reaction of cardiorespiratory system during loads of high intensity under the influence of fatigue.*

Introduction. Repeated training loads are often performed on the background of fatigue from previous loadings. This changes the as a reactive properties leading for a kind of sports activity systems of an organism in conditions of physical activities and the training effect by for such loads.

Purpose. Study of features of effect of fatigue on the kinetic characteristics of reaction of the cardiorespiratory system (RNC) in conditions of intense physical activity.

Methods. During prolonged load (about 60 minutes) were evaluated changes in peak reaction of CRS and her speed of deployment under some additional loads for 30 seconds every 5 or 10 minutes in the form of a rectangular a short increase in of load. Continuous measurement of the characteristics of response on physical activity was assessed using the ergospirometry complex "Oxycon Pro" ("Jaeger", Germany).

Results. For athletes had significantly smaller value half-period reactions than the in untrained persons. This indicated a greater speed of deployment of functional reactions of athletes at the start of aerobic exercise of different intensities and is an important factor in providing the request of the body of oxygen.

In analyzing the changes of the peak reaction in the short (30 s) increasing power in the second half in prolonged of load showed decrease of reaction V_E , VO_2 and heart rate. This decrease is usually coincides with a decrease in their speed of increase, indicating that the decrease in of "neurogenic" component of the respiratory reaction. A more resistant "neurogenic" component was in trained man. In this case, an increase in intensity due of load running speed is generally more favorable (relative to the increase of the power component) for supporting the reactivity of the respiratory system by a significant increase of fatigue.

Originality. Highest effect is specifically designed the training funds is maintained as long as the are supported high levels (peaks) and the speed of deployment of the reaction of CRS, oxygen consumption and CO_2 . All this points to the need to consider the nature of such changes of reactivity CRS during training sessions and the use of special means for its correction.

Conclusion. The kinetics of the reactions CRS under the influence of fatigue is temporarily reduced. Increases inertness of processes of formation of reactions, aimed at the ensuring compliance with the of metabolic request and his satisfaction. The character and degree of changes in of a fast the kinetics may well reflect the metabolic and cardiorespiratory stress caused by fatigue after heavy training loads.

Key words: skilled athletes, physical loads, cardiorespiratory system, kinetics, fatigue.

Національний університет фізичного виховання і спорту України

Одержано редакцією

23.12.2015

Прийнято до публікації

05.02.2016

УДК 612.82/.83; 612.821

А.Г. Охрей, Т.В. Куценко, М.Ю. Макаrchук

ВИКОНАННЯ ТЕСТУ СТРУПА З ВИЗНАЧЕННЯМ ПРОСТОРОВОЇ ЛОКАЛІЗАЦІЇ СТИМУЛІВ МУЗИКАНТАМИ ТА НЕМУЗИКАНТАМИ

Досліджували ефективність виконання тесту Струпа з визначенням просторової локалізації стимулів музикантами і немужикантами, а також моторну асиметрію, яка при цьому виникала. Мужиканти мали вищу швидкість оброблення стимулів порівняно з немужикантами. Загальна кількість допущених помилок та прояв моторної асиметрії не відрізнялися між обстежуваними обох груп.

Ключові слова: тест Струпа, моторна асиметрія, мужиканти, немужиканти.

Постановка проблеми. Аналіз останніх досліджень і публікацій. Відомо, що тривалі і регулярні заняття музикою приводять до морфо-функціональної реорганізації головного мозку. Зокрема, було встановлено, що мужиканти у порівнянні з обстежуваними без будь-якого музичного чи співочого досвіду мають більший об'єм сірої речовини у звивині Гешля [1], мозочку [2, 3], кіркових представництвах пальців рук [4], а також більший об'єм передньої частини мозолистого тіла [5]. Крім того, дослідження, в яких застосовувалася методика слухових викликаних потенціалів, вказують на більшу активацію слухової кори у мужикантів під час прослуховування акустичних стимулів [6], а також випадкових девіантних тонів під час реєстрації негативного відхилення неспівпадіння (mismatch negativity) [7]. В такому контексті морфо-функціональні зміни головного мозку можна розглядати як адаптивні, що виникають на тлі постійної музичної практики.

Проте, у літературі часто постає питання, чи обмежується вплив занять музикою лише тими нервовими процесами, які мають до неї безпосереднє відношення (наприклад, обробка акустичної інформації), чи цей вплив може також поширюватися на інші, «немужичні» області. Так, деякі дослідження свідчать, що заняття музикою можуть впливати на когнітивну сферу людини. Зокрема, було встановлено, що мужиканти, порівняно з немужикантами, мають кращу вербальну пам'ять [8], візуально-просторове мислення [9], математичні здібності [10, 11, 12] і навіть вищий IQ [13, 14]. Проте, питання своєрідного «музичного підвищення» когнітивних можливостей залишається дискусійним та до кінця нез'ясованим (особливо для дорослої частини населення, оскільки більшість із згаданих вище досліджень проводилася з дітьми в якості обстежуваних). Крім того, питання щодо латералізації і міжпівкульної кооперації, які виникають при здійсненні «немужичних» когнітивних задач, в науковій літературі майже не висвітлені. Більш тісна міжпівкульна взаємодія може бути матеріальною основою кращого виконання когнітивних задач мужикантами у порівнянні з немужикантами. Виходячи з цього, у даному дослідженні ми вирішили застосувати комплексний тест Струпа з визначенням просторової локалізації стимулів, оскільки виконання цього тесту залучає значні когнітивні ресурси (особливо передньої системи уваги), а також дозволяє прослідкувати моторну асиметрію за рахунок надання відповідей двома руками.

Мета дослідження – з'ясування ефективності виконання тесту Струпа з визначенням просторової локалізації стимулів та дослідження прояву моторної асиметрії, яка виникає при його виконанні, у мужикантів та немужикантів.

Методика

У дослідженні як обстежувані взяли участь 64 студенти обох статей віком від 17 до 23 років. Група музикантів ($n=28$) складалася зі студентів Київської національної музичної академії ім. П.Чайковського, які мали від 10 до 14 років музичного досвіду. Групу немузикантів ($n=36$) становили студенти ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка без будь-якої попередньої музичної чи співочої практики.

Для досягнення поставленої мети було використано комп'ютеризований комплексний тест Струпа, розроблений на кафедрі фізіології людини і тварин ННЦ «Інститут біології» [15]. Даний тест дозволяє оцінити швидкість і асиметрію моторних реакцій при одночасній обробці трьох типів зорової інформації: про колір, семантичне значення і просторову локалізацію стимулів.

Стимулами були слова «ЗЕЛЕНЬКИЙ» і «КРАСНИЙ», які з'являлися на моніторі комп'ютера в його правій чи лівій частині почергово в псевдо-випадковому порядку в рівному співвідношенні. Обидва слова були написані зеленим і червоним кольорами незалежно від їх семантичного значення.

Обстежувані повинні були відповідати правою рукою шляхом натискання клавіші «Р», що знаходиться в правій частині клавіатури, та лівою рукою за допомогою клавіші «Q», яка розміщена в лівій частині клавіатури. Даний тест побудований на принципі складного диференціювання: якщо семантичне значення слова співпадало з кольором, яким воно було написане, обстежувані мали натискати ту клавішу, на стороні якої з'явилося слово; якщо значення слова не співпадало з кольором – реагувати потрібно було клавішею, протилежною до сторони пред'явлення стимулу. Наприклад, якщо слово «ЗЕЛЕНЬКИЙ», написане зеленим кольором, з'явиться в правій частині монітору, то необхідно натискати клавішу «Р», але якщо це слово написане червоним кольором, то потрібно натискати клавішу «Q».

Обстежувані послідовно проходили два субтести. У першому субтесті визначалась максимальна швидкість обробки стимулів. Для цього обстежуваним подавали стимули з початковою експозицією 1500 мс. В процесі проходження субтесту час експозиції постійно зменшувався з кроком у 24 мс. Критерієм максимальної швидкості обробки стимулів був найменший час експозиції, який не зменшувався протягом наступних 30 стимулів і при цьому обстежувані допускали більше, ніж 50% помилок. Результати цього тесту служили показником стану функціональної рухливості нервових процесів (ФРНП) обстежуваних.

У другому субтесті оцінювалась працездатність головного мозку (ПГМ). Для цього обстежуваним пред'являли 240 стимулів з часом експозиції, визначеному в попередньому субтесті (мінімальним), до якого було додано 200 мс.

В ході роботи реєструвався мінімальний час експозиції стимулів, латентний період (ЛП) правильних реакцій, кількість помилок та вираженість моторної асиметрії як статистично значущої відмінності між ЛП реакції правої і лівої рук для однотипних рухових відповідей (співпадіння кольору і значення слова та неспівпадіння кольору і значення слова).

Статистичний аналіз даних проводили за допомогою пакету STATISTICA (StatSoft, USA, 2001). Нормальність розподілів перевіряли за тестом Шапіро-Вілка. Оскільки більша частина даних мала розподіл, відмінний від нормального ($p<0,05$), то для опису випадкового розподілу використовували медіану (Me), а також верхній і нижній квартилі ([25; 75]). Для порівняння двох незалежних вибірок використовували критерій Манна-Вітні, залежних – критерій Вілкоксона. Критичний рівень значущості (p) при перевірці статистичних гіпотез приймали рівним 0,05 і на графіках позначався як «*» ($p<0,01$ позначався як «**», $p<0,001$ позначався як «***»).

Результати та їх обговорення

Аналіз отриманих результатів показав, що музиканти у першому субтесті мали значуще менший час експозиції ($Me = 700$ мс [748; 616]), ніж немусиканти ($Me = 748$ мс [844; 700]). Крім того, відповіді правою рукою у музикантів були швидшими, ніж у немусикантів (рис. 1).

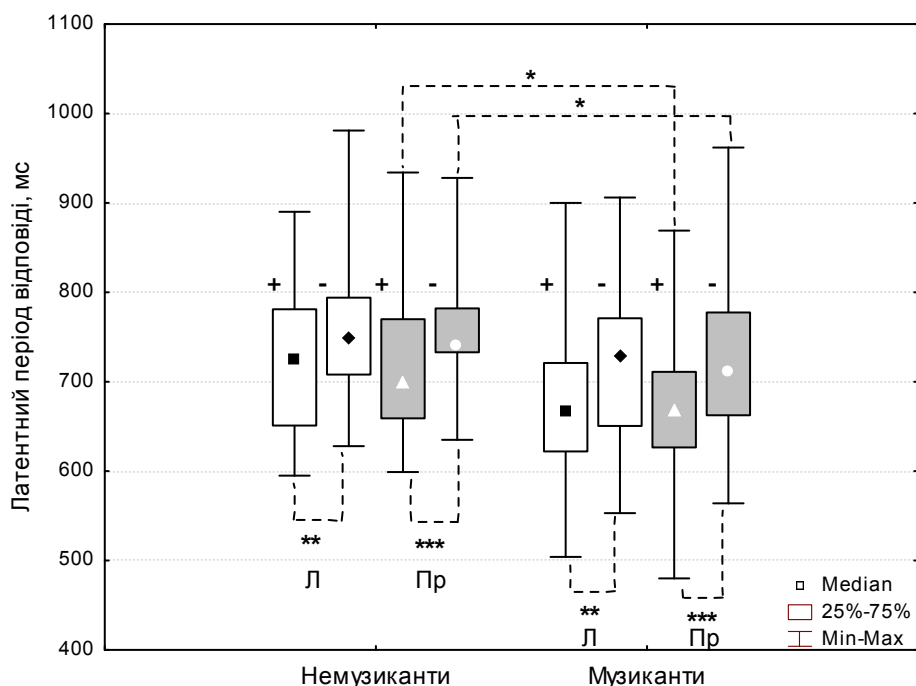


Рис. 1. Латентні періоди реакцій складного диференціювання у музикантів ($n=28$) і немусикантів ($n=36$) під час першого субтесту (ФРНП). «Л» - ліва рука (білий колір), «Пр» - права рука (сірий колір); «+» - співпадіння значення слова і його кольору, «-» - неспівпадіння значення слова і його кольору.

У другому субтесті (ПГМ) музиканти теж мали значуще менші ЛП реакцій лівої руки (у випадку співпадіння кольору і значення слова), ніж немусиканти (рис. 2).

Аналіз прояву моторної асиметрії в межах груп дозволив виявити загальну закономірність: у першому субтесті у випадку співпадіння кольору і значення слова відповіді правою і лівою рукою були швидшими, ніж у випадку неспівпадіння. Це було характерним як для музикантів, так і для немусикантів (див. рис. 1).

У другому субтесті описана вище закономірність теж була наявна, але, окрім цього, було виявлено, що у випадку співпадіння кольору і значення слова відповіді правою рукою були швидшими, ніж лівою, а відповіді лівою рукою були швидшими, ніж правою, коли колір і значення слова не співпадали. Такий прояв моторної асиметрії спостерігався як у музикантів, так і в немусикантів (див. рис. 2).

Аналіз загальної кількості помилок, допущених у процесі виконання обох субтестів, не виявив значущих відмінностей між обстежуваними обох груп. Проте, при виконанні обох субтестів як музиканти, так і немусиканти помилялися більше у випадку неспівпадіння кольору і семантичного значення слова, ніж у випадку співпадіння (рис. 3, рис. 4).

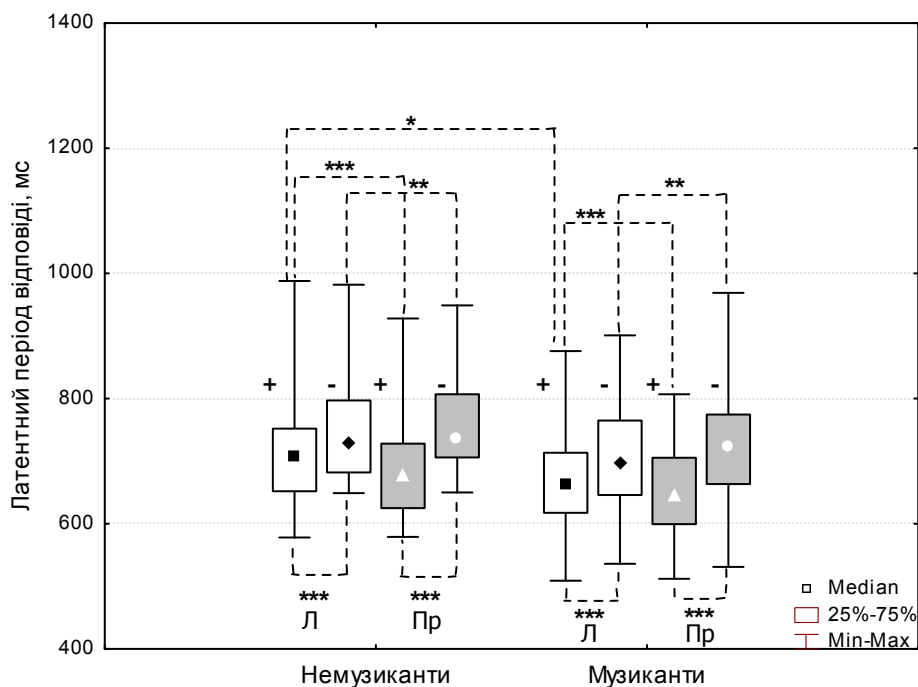


Рис. 2. Латентні періоди реакцій складного диференціювання у музикантів (n=28) і немузикантів (n=36) під час другого субтесту (ПГМ). «Л» - ліва рука (білий колір), «Пр» - права рука (сірий колір); «+» - співпадіння значення слова і його кольору, «-» - неспівпадіння значення слова і його кольору.

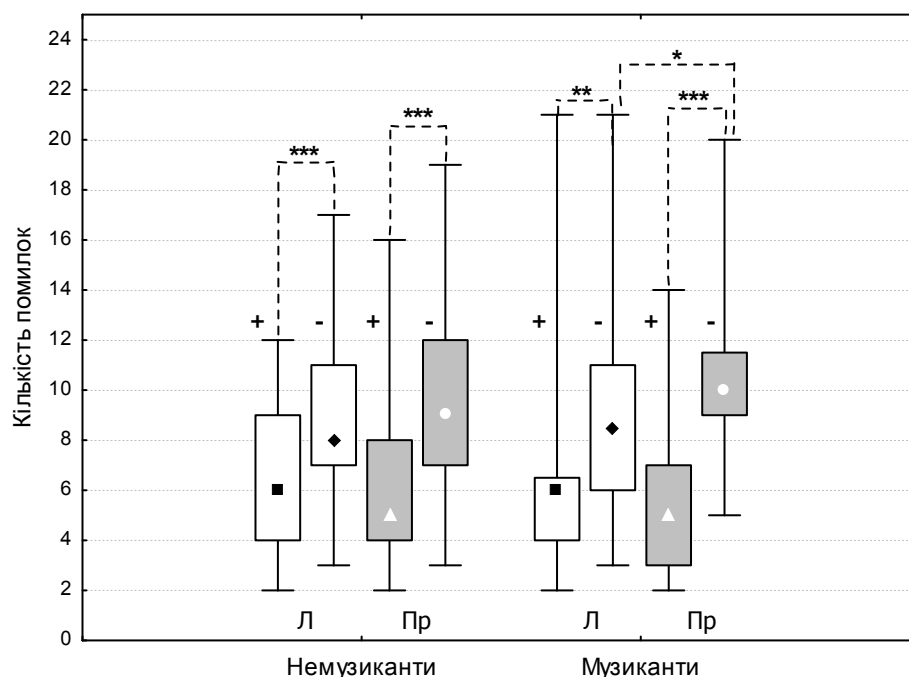


Рис. 3. Кількість помилок, допущених музикантами (n=28) і немузикантами (n=36) у першому субтесті (ФРНП). «Л» - ліва рука (білий колір), «Пр» - права рука (сірий колір); «+» - співпадіння значення слова і його кольору, «-» - неспівпадіння значення слова і його кольору.

Крім того, в обох субтестах музиканти робили більше помилок правою рукою, ніж лівою, у випадку неспівпадіння кольору і значення слова (див. рис. 3, див. рис. 4). Виявлено також, що в другому субтесті музиканти у випадку співпадіння кольору і значення слова помилялися правою рукою менше, ніж немузиканти (див. рис. 4).

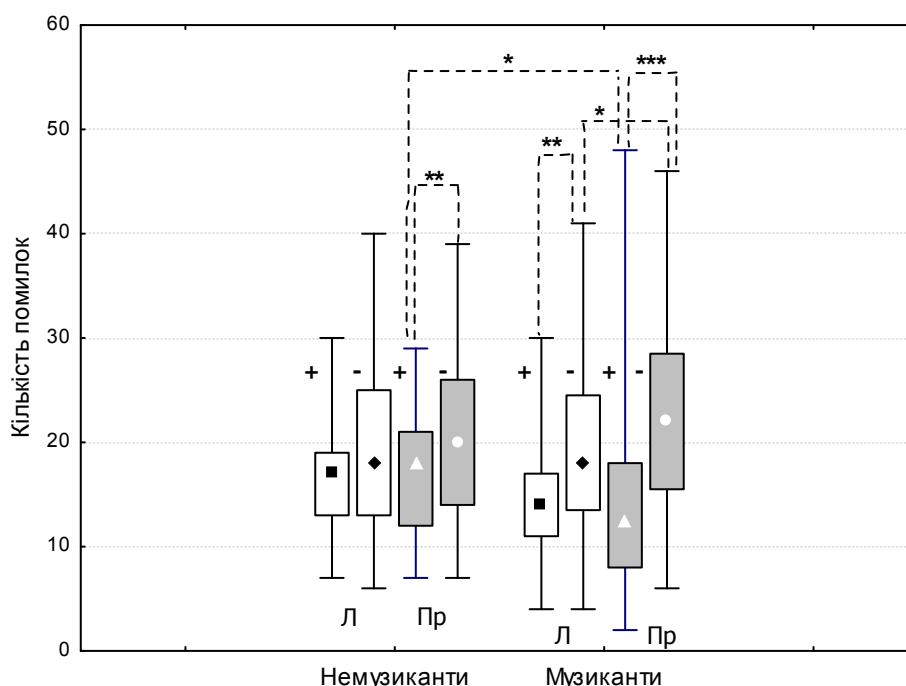


Рис. 4. Кількість помилок, допущених музикантами і немузикантами у другому субтесті (ПГМ). «Л» - ліва рука (білий колір), «Пр» - права рука (сірий колір); «+» - співпадіння значення слова і його кольору, «-» - неспівпадіння значення слова і його кольору.

Узагальнюючи результати даного дослідження, можна стверджувати, що музиканти відповідають швидше на пред'явлені стимули, ніж немузиканти. Особливо показовим в цьому відношенні є результати проходження першого субтесту, в ході якого музиканти досягли більш високої швидкості роботи, критерієм якої був значуще менший мінімальний час експозиції стимулів. Крім того, було виявлено, що музиканти, порівняно з немузикантами, демонструють менші значення ЛП реакцій правої і лівої руки як у першому, так і в другому субтесті. На перший погляд, може здатися, що в цьому немає нічого дивного, адже сумарний час відповіді (власне ЛП) у музикантів міг бути коротший за рахунок більш тренованого моторного компонента, а не швидшої обробки стимулу як такої. Насправді ж, дослідження свідчать, що швидкість простої моторної реакції, яка визначалася у випадку відсутності когнітивної задачі, не відрізняється між музикантами та немузикантами [16]. Проте, якщо завдання ускладнити і внести в нього когнітивну складову, то сумарний час реакції виявляється меншим у музикантів порівняно з немузикантами [9, 16]. Результати нашого дослідження цілком узгоджуються з цими даними.

Що стосується прояву моторної асиметрії та залежності ЛП реакцій від типу відповіді (співпадіння - неспівпадіння), то вони є подібними в музикантів та немузикантів. У першому субтесті було виявлено, що відповіді у випадку співпадіння кольору і значення слова є швидшими, ніж під час неспівпадіння. Ця закономірність є справедливою як для правої, так і для лівої руки, і однаково проявлялася в обох групах. На нашу думку, певна затримка відповіді у випадку неспівпадіння кольору і значення слова викликана інтерференцією між двома потоками інформації. Іншими словами, неузгодженість між тим, що слово означає, і його кольором ускладнює прийняття рішення і потребує більше часу. Таким чином, у даному контексті можна говорити про класичний ефект Струпа [17]. Крім того, вклад у розвиток затримки відповіді у випадку неспівпадіння значення слова і його кольору вносить транскалозальне перенесення

інформації, оскільки за такої умови рухова реакція має бути здійснена протилежною рукою.

У другому субтесті (визначення ПГМ) відповіді у випадку співпадіння кольору і значення слова також були швидшими, ніж у випадку неспівпадіння. Проте було також виявлено, що відповіді правої руки є швидшими у порівнянні з лівою, коли колір слова і його значення співпадають. У свою чергу, відповіді лівою рукою надаються швидше у порівнянні з правою, коли колір слова і його значення не співпадають. Ця закономірність спостерігалася однаково в обстежуваних обох груп. Зазначимо, що така залежність моторної асиметрії від типу відповіді уже була описана в літературі і, ймовірно, пояснюється тим, що перенесення інформації від правої до лівої пікулі (у випадку неспівпадіння значення слова і кольору) триває довше, ніж від лівої до правої [18], і, в свою чергу, не залежить від наявності музичного досвіду. Відмітимо, що в першому субтесті така моторна асиметрія не проявлялася, оскільки його виконання є більш короткотривалим, а час експозиції стимулів постійно змінювався.

Ефективність виконання обох субтестів, критерієм якої була загальна кількість помилок, значуще не відрізнялася у музикантів та немузикантів. Було виявлено, що обстежувані обох груп помилялися значуще більше у випадку неспівпадіння кольору стимулу і його значення, ніж у випадку співпадіння. На нашу думку, це можна пояснити виникненням згаданого вище ефекту інтерференції. У другому субтесті було виявлено, що у випадку співпадіння кольору і значення слова музиканти помилялися значуще менше правою рукою, ніж не музиканти (див. рис. 4). Ймовірно, це пов'язано з більш сильним когнітивним контролем виконання таких завдань збоку лівої півкулі у музикантів.

Висновки

Музиканти мають більш високу швидкість оброблення інформації порівняно з немузикантами під час виконання тесту Струпа з просторовою локалізацією стимулів. Ефективність виконання тесту, визначена за загальною кількістю помилок, а також прояв моторної асиметрії не відрізнялися між обстежуваними обох груп.

Література

1. Schneider P. Morphology of Heschl's gyrus reflects enhanced activation in the auditory cortex of musicians / Schneider P., Scherg M., Dosch, H.G. [et al.] // *Nature Neuroscience*. – 2002. – V.5 (7). – P. 688-694.
2. Gaser C. Brain structures differ between musicians and nonmusicians / Gaser C., Schlaug G. // *The Journal of Neuroscience*. – 2003. – V.23 (27). – P. 9240-9245.
3. Gaser C. Gray matter differences between musicians and nonmusicians / Gaser C., Schlaug G. // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2003. – V. 999. – P. 514-517.
4. Pantev C. Representational cortex in musicians: Plastic alterations in response to musical practice / Pantev C., Engelien A., Candia V. [et al.] // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2001. – V.930. – P. 300-314.
5. Schlaug G. Increased corpus callosum size in musicians / Schlaug G., Jäncke L., Huang Y. [et al.] // *Neuropsychologia*. – 1995. – V.33(8). – P. 1047-1055.
6. Baumann S. Enhancement of auditory-evoked potentials in musicians reflects an influence of expertise but not selective attention / Baumann S., Meyer M., Jäncke L. // *Cognitive Neuroscience*. – 2008. – V. 20 (12). – P. 2238.
7. Tervaniemi M. Superior formation of cortical memory traces for melodic patterns in musicians / Tervaniemi M., Rytönen M., Schröger E. [et al.] // *Learning and Memory*. – 2001. – V.8. – P. 295-300.
8. Ho Yim-Chi Music training improves verbal but not visual memory: cross-sectional and longitudinal explorations in children / Ho Yim-Chi, Cheung Mei-Chun, Chan A.S. // *Neuropsychology*. – 2003. – Vol.17 (3). – P. 439.
9. Patston L. Attention in musicians is more bilateral than in non-musicians / Patston L., Hogg S., Tippett L. // *Laterality*. – 2007. – V.12 (3). – P. 262-272.
10. Gardiner M. Learning improved by arts training / Gardiner M., Fox A., Knowles F. [et al.] // *Nature*. – 1996. – V. 381. – P. 284.

11. Cheek J.M. Music training and mathematics achievement / Cheek J.M., Smith L.R. // *Adolescence*. – 1999. – V.34 (136). – P. 759-761.
12. Graziano A. B. Enhanced learning of proportional math through music training and spatial-temporal training / Graziano A. B., Peterson M., Shaw G. L. // *Neurological Research*. – 1999. – V.21 (2). – P. 139-152.
13. Nering M. E. The effect of piano and music instruction on intelligence of monozygotic twins / Nering M. E. // *Dissertation Abstracts International Section A: Humanities and Social Sciences*. – 2002. – V.63(3-A). – P. 812.
14. Schellenberg E.G. Music lessons enhance IQ / Schellenberg E.G. // *Psychological Science*. – 2004. – V.15 (8). – P. 511-514.
15. Костенко С.С. Оцінка діяльності першої та другої сигнальних систем людини / Костенко С.С., Локтева Р.К. // *Вісн. Київ. ун-ту. Біологія*. – 2000. – Вип. 32. – С. 31-34.
16. Brochard R. Effect of musical expertise on visuospatial abilities: Evidence from reaction times and mental imagery / Brochard R., Dufour A., Despres O. // *Brain and Cognition*. – 2004. – V.54. – P.103-109.
17. Stroop J.R. Studies of interference in serial verbal reactions / Stroop J.R. // *Journal of Experimental Psychology*. – 1935. – V.18. – P. 643-662.
18. Куценко Т. Оцінка функціональної асиметрії мозку за латентними періодами сенсомоторних реакцій людини / Куценко Т., Філімонова Н., Костенко С. // *Вісн. Київ. ун-ту. Проблеми регуляції фізіологічних функцій*. – 2007. – Вип. 12. – С. 14-16.

References

1. Schneider, P., Scherg, M., Dosch, H. G., Specht, H. J., Gutschalk, A., & Rupp, A. (2002). Morphology of Heschl's gyrus reflects enhanced activation in the auditory cortex of musicians. *Nature Neuroscience*, 5 (7), 688-694.
2. Gaser, C., & Schlaug, G. (2003). Brain structures differ between musicians and nonmusicians. *The Journal of Neuroscience*, 23 (27), 9240-9245.
3. Gaser, C., & Schlaug, G. (2003). Gray matter differences between musicians and nonmusicians. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 999, 514-517.
4. Pantev, C., Engelien, A., Candia, V., & Elbert, T. (2001). Representational cortex in musicians: Plastic alterations in response to musical practice. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 930, 300-314.
5. Schlaug, G., Jäncke, L., Huang, Y., Staiger, J. F., & Steinmetz, H. (1995). Increased corpus callosum size in musicians. *Neuropsychologia*, 33 (8), 1047-1055.
6. Baumann, S., Meyer, M., & Jäncke, L. (2008). Enhancement of auditory-evoked potentials in musicians reflects an influence of expertise but not selective attention. *Cognitive Neuroscience*, 20 (12), 2238.
7. Tervaniemi, M., Rytkönen, M., Schröger, E., Ilmoniemi, R. J., & Näätänen, R. (2001). Superior formation of cortical memory traces for melodic patterns in musicians. *Learning and Memory*, 8, 295-300.
8. Ho, Yim-Chi, Cheung, Mei-Chun, & Chan, A.S. (2003). Music training improves verbal but not visual memory: cross-sectional and longitudinal explorations in children. *Neuropsychology*, 17(3), 439.
9. Patston, LL, Hogg, SL, & Tippett, LJ. (2007). Attention in musicians is more bilateral than in non-musicians. *Laterality*, 12(3), 262-272.
10. Gardiner, M. F., Fox, A., Knowles, F., & Jeffrey, D. (1996). Learning improved by arts training. *Nature*, 381, 284.
11. Cheek, J. M., & Smith, L. R. (1999). Music training and mathematics achievement. *Adolescence*, 34(136), 759-761.
12. Graziano, A. B., Peterson, M., & Shaw, G. L. (1999). Enhanced learning of proportional math through music training and spatial-temporal training. *Neurological Research*, 21(2), 139-152.
13. Nering, M. E. (2002). The effect of piano and music instruction on intelligence of monozygotic twins. *Dissertation Abstracts International Section A: Humanities and Social Sciences*, 63(3-A), 812.
14. Schellenberg, E. G. (2004). Music lessons enhance IQ. *Psychological Science*, 15(8), 511-514.
15. Kostenko, S.S., & Loktieva R.K. (2000). Assessment of first and second signal systems activity in humans. *Visnyk Kyivskogo universytetu, Biologiya (The Bulletin of Kyiv University, Biology)*, 32, 31-34.
16. Brochard, R., Dufour, A., & Despres, O. (2004). Effect of musical expertise on visuospatial abilities: Evidence from reaction times and mental imagery. *Brain and Cognition*, 54, 103-109.
17. Stroop J.R. (1935) Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology*, 18, 643-662.
18. Kutsenko T., Filimonova N., Kostenko S. (2007). Assessment of functional brain asymmetry by latent periods of human sensorimotor reactions. *Visnyk Kyivskogo universytetu, Problemy regulatsii fiziologichnykh funktsii (The Bulletin of Kyiv University, Problems of regulation of physiological functions)*, 12, 14-16.

Summary. *Okhrei A., Kutsenko T., Makarchuk M. The fulfillment of Stroop test with identification of spatial localization of stimuli in musicians and non-musicians.*

Introduction. Musical training is known to have beneficial effect on human cognitive abilities, such as verbal memory, mathematical, visuospatial abilities and even IQ. But such an influence still remains arguable and unclear. Besides, the data regarding lateralization that occurs during “non-musical” cognitive tasks is not almost elucidated in scientific literature. In the present study we use Stroop test with a spatial localization of stimuli, the fulfillment of which requires significant cognitive resources (including voluntary attention) and allows to reveal motor asymmetry that occurs as a result of bimanual engagement.

Purpose. The aim of present research is to clarify the influence of musical experience on efficiency of fulfillment of Stroop test with spatial localization of stimuli and to find patterns of motor asymmetry that occur during such cognitive demanding task in musicians and non-musicians.

Methods. We recruited students of National Academy of Music (musicians; $n=28$) and their peers from Taras Shevchenko National University who had no previous musical experience (non-musicians; $n=36$). Participants underwent computerized Stroop test in which stimuli (words «ЗЕЛЕНЬКИЙ» meaning «green» and «КРАСНЫЙ» meaning «red») written with green or red color (regardless semantics) were displayed at the left or right side of the monitor one by one in pseudo-randomized order. Responses were given by right hand («P» key) and left hand («Q» key). If semantic meaning of the word coincided with color (answer «yes»), participants had to respond with a hand on side of which the word had emerged, but if not (answer «no») – with the opposite hand. Participants passed two subtests subsequently with a design described above. In the first subtest the minimal exposure time of stimuli was found (functional mobility of nervous processes (FRNP)). Participants started with 1500 ms of exposure and this time decreased subsequently with a step of 24 ms. The minimal exposure time was the time, that did not decrease during next 30 stimuli and herewith participants did more than 50% incorrect responses. The second one was subtest of productivity (P). 240 stimuli were presented to each participant. The exposure time of each stimulus was a sum of minimal exposure time, found before in the first subtest, plus 200 ms. We analyzed the minimal exposure time of stimuli, correct responses latency and the number of incorrect responses.

Results. Musicians unlike non-musicians reached significantly shorter exposure time of stimuli in the first subtest, thus pointing out to have higher FRNP and increased processing speed of stimuli. Besides, musicians had faster latency of correct responses of both hands than non-musicians. Right hand was faster than left one in answers «yes», but left hand was faster than right one in answers «no» in subjects of both groups. The number of incorrect responses didn't differ between subjects of both groups.

Conclusion. Musicians have higher speed of stimuli processing during fulfillment of Stroop test with identification of spatial localization of stimuli. The efficiency of test fulfillment and general pattern of motor asymmetry seems not to be different between musicians and non-musicians.

Originality. It was found that prolonged musical training increase stimuli processing speed in musicians during complex cognitive tasks.

Keywords: Stroop test, motor asymmetry, musicians, non-musicians.

Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Одержано редакцією
Прийнято до публікації

22.01.2016
05.02.2016

УДК 581.524.1

М.Ю. Скляр, Ю.Л. Скляр

УКРІПЛЕННЯ СТРУКТУРНИХ ЕЛЕМЕНТІВ ЕКОМЕРЕЖІ СХІДНОЇ ЧАСТИНИ НОВГОРОД-СІВЕРСЬКОГО ПОЛІССЯ ЗА РАХУНОК СТВОРЕННЯ НОВИХ ПРИРОДНО-ЗАПОВІДНИХ ОБ'ЄКТІВ

Незважаючи на те, що на теперішній час в Україні вже визначено загальні риси екомережі, необхідно продовжувати роботу по її структуризації. Важливо підсилювати елементи мережі територіями з визначеним природоохоронним статусом та режимами охорони. Отже, питання виявлення та вивчення природних комплексів, об'єктів, перспективних для заповідання не втрачає своєї актуальності.

Досліджені деякі лісові масиви Олинського лісництва державного підприємства «Свеське лісове господарство», що розташоване на крайньому сході Українського Полісся. Виявлення територій, перспективних щодо надання їм природоохоронного статусу, а також оцінка стану їхнього біорізноманіття здійснювалася відповідно до загально прийнятих геоботанічних методів. Оцінка стану ценопопуляцій рідкісних видів рослин супроводжувалася вивченням їхньої онтогенетичної та віталітетної структури, популяційної щільності рослин із використанням сучасних підходів.

Представлена інформація про три проєктовані об'єкти природно-заповідного фонду в Поліській частині Сумської області: ботанічний заказник «Кринички», ботанічні пам'ятки природи «Олинська» та «Туранівські ялини». Загальна площа проєктованого заказника «Кринички» складає 94,9 га. Переважна частина якої зайнята угрупованням асоціації *Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)*. Вік лісового насадження понад 100 років. Тут наявні види, занесені до Червоної книги України: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. та *Lycorodium apnotinum* L. *Epipactis helleborine* зустрічається у великій кількості. На окремих ділянках її щільність коливається від двох до п'яти особин на 1 м². Локуси *Platanthera bifolia* та *Lycorodium apnotinum* мало чисельні, зустрічаються спорадично. Також виявлено один вид з переліку видів рослин, тварин і грибів, що підлягають особливій охороні на території Сумської області – *Digitalis grandiflora* Mill. Вона розповсюджена по угрупованню не рівномірно, окремими куртинами, з 5 – 10 особин, що тяжіють до більш освітлених ділянок.

Територія пропонується для створення пам'ятки природи «Олинська» має площу 2,2 га. Вона зайнята угрупованням асоціації *Quercetum (roboris) varioherbosum*. Вік лісового насадження понад 130 років. На дослідженій території виявлені види рослин, що потребують особливої охорони. Серед них один вид – *Digitalis grandiflora* – охороняється на обласному рівні та три види занесені до Червоної книги України: *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Lilium martagon*. Характерними ознаками онтогенетичних спектрів *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Lilium martagon* є неповноцвітність. В них наявні лише віргінільні та генеративні рослини. *Digitalis grandiflora* розповсюджена в угрупованні, як і в межах урочища «Кринички».

Запропоновані для надання статусу пам'ятки природи «Туранівські ялини» два дерева *Picea abies* (L.) H. Karst. зростають на межі соснового насадження. Вік обох дерев понад 120 років. Висота дерев 35 – 36 м, обхват однієї особини на висоті грудей становить 295 см іншої 352 см, а їхній діаметр на висоті пенька відповідно 95 і 112 см. Крона дерев колоновидна, шириною 8 – 8,5 м. На особинах щорічно формується значна кількість шишок та насіння. Площа заповідного об'єкта повинна складати не менше 0,03 га.

Території, які пропонується включити до складу природно-заповідного фонду Сумської області, мають важливе значення для формування місцевої екомережі східної частини Новгород-Сіверського Полісся. Вивчений видовий склад флори і стан рослинності проєктованих заповідних об'єктів. Окрім рідкісних видів рослин важливими складовими біорізноманіття є й місцеві види автохтонної дендрофлори (*Quercus robur*, *Picea abies*). Необхідність охорони яких обумовлена їхньою представленістю в «Червоному списку МСОП».

На основі проведеного аналізу стану природних комплексів та біорізноманіття для проєктованих територій природно-заповідного фонду визначено основні вимоги щодо режимів використання та охорони.

Ключові слова: природно-заповідний фонд, екомережа, біорізноманіття, охорона екосистем, заказник, пам'ятка природи.

Постановка проблеми. Екомережа – це єдина територіальна система, яка утворюється з метою поліпшення умов для формування та відновлення довкілля, підвищення природно-ресурсного потенціалу території України, збереження ландшафтного та біорізноманіття, місць оселення та зростання цінних видів тваринного і рослинного світу, генетичного фонду, шляхів міграції тварин. Вона забезпечує поєднання територій та об'єктів природно-заповідного фонду (ПЗФ), а також інших територій, які мають особливу цінність для охорони навколишнього природного середовища і відповідно до законів та міжнародних зобов'язань України підлягають особливій охороні [1].

Незважаючи на те, що на теперішній час в Україні вже визначено загальні риси екомережі, необхідно продовжувати роботу по її структуризації та підсиленню елементів мережі територіями з визначеним природоохоронним статусом і режимами охорони. Отже, питання виявлення та вивчення природних комплексів, об'єктів, перспективних для заповідання не втрачає своєї актуальності як для держави загалом, так і для її окремих областей.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Питанню розбудови екомережі Сумщини, у тому числі її Поліської частини, вже давно приділяється значна увага науковців [2, 3, 4 та ін.]. За результатами досліджень фахівців Сумського національного аграрного університету, Сумського державного педагогічного університету ім. А.С. Макаренка, Інституту ботаніки НАН України ім. М. Г. Холодного та інших, за останні п'ятнадцять років в області створено близько 70 нових природно-заповідних об'єктів. Завдяки чому відсоток заповідності Сумщини зараз становить 7,4%. Однак згідно Комплексної програми охорони навколишнього природного середовища Сумської області до 2015 року території та об'єкти ПЗФ повинні займати 11 – 12% її площі [5].

Зараз роботи із виявлення природних комплексів, перспективних для заповідання, активно тривають у різних куточках області. Охоплюють вони і Поліську її частину. Значущість останніх досліджень обумовлена, по-перше, тим, що у цьому регіоні ще збереглося не мало цінних у природоохоронному аспекті територій та об'єктів [6], по-друге, необхідністю здійснення подальших кроків у напрямку вдосконалення та розбудови раніш запропонованої науковцями [2] схеми екологічної мережі Новгород-Сіверського Полісся.

Мета статті – аналіз стану деяких територій перспективних для заповідання встановлення соціологічної цінності та визначення їхньої значущості в аспекті розбудови місцевої екомережі східної частини Новгород-Сіверського Полісся. Завдання дослідження: вивчити видовий склад флори та стан рослинності проєктованих об'єктів природно-заповідного фонду заказника «Кринички», та пам'яток природи «Олинська» і «Туранівські ялини», визначити їхню орієнтовну площу та запропонувати природоохоронний режим для досліджених територій.

Виклад основного матеріалу.

В основу публікації покладені результати власних досліджень, проведених в межах Олинського лісництва державного підприємства «Свеське лісове господарство» та прилеглих до нього територіях у Сумській області. Відповідно до фізико-географічного районування, досліджувана територія, відповідає Ямпільсько–Середино-Будському району, області Новгород-Сіверського Полісся зони мішаних лісів Східно-

Європейської рівнини [7]. За геоботанічним районуванням належить до Шосткинського району Чернігівсько-Новгородсіверського округу Поліської підпровінції Східноєвропейської провінції Європейської широколистяно-лісової області [8]. Виявлення територій, перспективних щодо надання їм природоохоронного статусу, а також оцінка стану їхнього біорізноманіття здійснювалася відповідно до загально прийнятих геоботанічних методів [9]. Оцінка стану ценопопуляцій рідкісних видів рослин супроводжувалася вивченням їхньої онтогенетичної та віталітетної структури, популяційної щільності рослин із використанням сучасних підходів [10].

Одна з цінних у природоохоронному відношенні територій, яка заслуговує на надання їй статусу особливої охорони знаходиться в лісовому урочищі «Кринички». Воно розташоване в Ямпільському районі на віддалі близько 350 м на північ від села Діброва і близько 500 м. на південний-захід від південно-західної околиці села Імшана. До майбутнього об'єкту природно-заповідного фонду доцільно включити увесь лісовий квартал 9 та п'ять ділянок (6, 18, 19, 20, 21) кварталу 7, які примикають до попереднього з північного боку. Загальна площа пропонованої до заповідання території складає 94,9 га. Переважна частина якої зайнята угрупованням асоціації *Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)*.

Вік лісового насадження понад 100 років. В першому ярусі окрім домінанта (*Quercus robur* L.) зустрічається *Betula pendula* Roth., висота дерев становить 26 – 30 м. Підлісок представлений великим та середнім підростом видів з першого ярусу, а також особинами *Acer platanoides* L., *Populus tremula* L., *Pyrus communis* L., *Malus sylvestris* Mill., *Frangula alnus* Mill., *Padus avium* Mill., *Rubus idaeus* L. Проективне покриття підліску становить 50 – 60 %.

У трав'яно-чагарничковому ярусі поряд з домінантом (*Convallaria majalis* L.) у значній кількості (з проективним покриттям до 10%) зростає *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. Крім них поширені *Potentilla alba* L., *Betonica officinalis* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Fragaria vesca* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Primula veris* L., *Melica nutans* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Poa nemoralis* L. з проективним покриттям 0,5 – 2% кожного виду.

На дослідженій території виявлено один вид з переліку видів рослин, тварин і грибів, що підлягають особливій охороні на території Сумської області [11] – *Digitalis grandiflora* Mill. Вона розповсюджена по угрупованню не рівномірно, окремими куртинами, що тяжіють до більш освітлених ділянок. Ці куртини зазвичай складаються з 5 – 10 особин, що мають високу життєвість, добре квітують і плодоносять.

У цьому угрупованні наявні і види, занесені до Червоної книги України: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. та *Lycopodium annotinum* L. [12]. *Epipactis helleborine* зустрічається у великій кількості в кварталі 9. На окремих його ділянках її щільність коливається від двох до п'яти особин на 1 м². Групи особин *Epipactis helleborine* виявлені і у кварталі 7.

Характерними ознаками онтогенетичної структури та спектрів ценопопуляції *Epipactis helleborine* є: повночленність (наявні рослини всіх онтогенетичних станів), лівосторонність та інвазійність. Дві останні властивості обумовлені переважанням в ній догенеративних рослин. За ознаками віталітетної структури ценопопуляція належить до категорії процвітаючих. В ній значну питому вагу (41,9%) складають особини високої життєвості (класу «а» віталітету).

На відміну від *Epipactis helleborine*, локуси *Platanthera bifolia* мало чисельні, зустрічаються спорадично. Загалом нами виявлено сім таких локусів. Чотири із них складаються з трьох – семи, переважно генеративних рослин, а три представлені поодинокими рослинами різного онтогенетичного стану.

Lycopodium annotinum в даному угрупованні не чисельний (виявлено три куртини). Рослини досить пригнічені, куртини розріджені з незначною кількістю та щільністю (10 – 15 шт./м²) ортотропних пагонів.

На південь і схід від угруповання *Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)*. в кварталі 9 зростають ценози асоціації *Pinetum (sylvestris) franguloso (alni) – convallariosum (majalis)*, віком від 80 до 90 років. У першому ярусі, крім домінанта, тут поодинокі зростають *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Betula pendula*. Підлісок в цих угрупованнях складають: *Pyrus communis*, *Frangula alnus*, *Rubus idaeus* та підріст *Acer platanoides*, *Betula pendula*.

У трав'яно-чагарничковому ярусі поряд з домінантом (*Convallaria majalis* L.) зростають *Majanthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea* L., *Rubus saxatilis* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Festuca rubra* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., з проективним покриттям 0,5 – 3% кожного виду. На межі описаних угруповань виявлено дві особини *Lilium martagon* L., виду занесеного до Червоної книги України [12].

Зважаючи на наявність на дослідженій території видів рослин які охороняються на загальнодержавному та обласному рівнях, належністю домінанта деревного ярусу, внаслідок його включення в «Червоний список МСОП» [13], до групи автохтонних дендрософітів, а також враховуючи постійне зменшення площі дубових насаджень та необхідність збереження таких ділянок як цінних генетичних резерватів та враховуючи місцеву назву урочища, вважаємо за необхідне створити тут ботанічний заказник «Кринички». Цей заповідний об'єкт буде ключовою територією місцевого значення на східній межі Прудищансько-Есманського екологічного коридору регіонального рівня [2]. Режим проектного заказника повинен передбачати заборону будь-яких меліоративних робіт, виключати суцільне вирубування дерев та чагарників, а також порушення ґрунтового покриву. Санітарно-оздоровчі заходи тут потрібно проводити в період з листопада по березень, щоб убезпечити від знищення, або пошкодження цінні види рослин.

Наступна цікава у природоохоронному відношенні лісова ділянка розташована неподалік від садиби Олинського лісництва у східному напрямку, в південній частині 49 лісового кварталу. Вона має площу 2,2 га. і зайнята угрупованням асоціації *Quercetum (roboris) varioherbosum*.

Вік лісового насадження понад 130 років. Використовується воно для цілей насадництва і селекції. Перший ярус складається виключно з домінанта (*Quercus robur*), висота дерев становить 28 – 30 м. Підлісок представлений підростом *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Quercus rubra* L. та особинами *Pyrus communis*, *Sorbus aucuparia* L., *Corylus avellana* L., *Euonymus verrucosus* Scop., *Rubus idaeus*. Зімкнутість підліску 0,1.

У трав'яно-чагарничковому ярусі зростають *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Poa pratensis* L., *Fragaria vesca*, *Pyrola rotundifolia*, *Primula veris*, *Maianthemum bifolium*, *Pulmonaria angustifolia* L., *Thalictrum simplex* L., *Viola reichenbachiana* Jord. ex Boreau, *Geranium sylvaticum* L., *Veronica chamaedrys* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Athyrium filix-femina*, *Pteridium aquilinum*, *Carex pallescens* L., *Carex leporine* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Betonica officinalis*, *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wollosz.) Klásk., *Agrostis tenuis* Sibth., *Agrostis canina* L. з проективним покриттям 0,5 – 5% кожного виду.

На дослідженій території виявлено чотири види трав'янистих рослин, що потребують особливої охорони. Серед них один вид – *Digitalis grandiflora* – охороняється на обласному рівні та три види занесені до Червоної книги України: *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Lilium martagon*.

Digitalis grandiflora розповсюджена по угрупованню, як і в межах вищеописаного урочища «Кринички», окремими куртинами. Вони зазвичай складаються з 5 – 7 особин, що мають високу життєвість, добре квітнуть і плодоносять. Середня густота особин виду на цій території складає 1 шт. на 10 м².

З видів занесених до Червоної книги України на дослідженій території найбільш поширена *Epipactis helleborine*, щільність якої становить 3 – 4 особини на 10 м². Характерними ознаками онтогенетичних спектрів *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Lilium martagon* є неповночленність. В них наявні лише віргінільні та генеративні рослини. За віталітетною структурою ценопопуляції *Epipactis helleborine* та *Platanthera bifolia* є врівноваженими. У них переважають рослини проміжного класу віталітету, частка яких коливається в межах 43 – 47%. У складі ценопопуляції *Lilium martagon* представлені лише генеративні рослини найнижчого класу віталітету, отже вона є депресивною.

Зважаючи на використання дослідженої лісової ділянки з метою отримання якісного насіння *Quercus robur* її значного біорізноманіття, наявність в угрупованні ценопопуляцій чотирьох видів рослин, що потребують охорони, пропонуємо створити на зазначеній території ботанічну пам'ятку природи «Олинська».

Ще однією лісовою територією якій необхідно надати статус особливої охорони є частина ділянки 26 кварталу 35 Олинського лісництва. В її межах, поряд з автодорогою Глухів – Ямпіль, біля повороту до села Туранівка, на межі соснового насадження зростають два дерева *Picea abies* (L.) H.Karst. Вік обох дерев понад 120 років. Висота дерев 35 – 36 м, обхват однієї особини на висоті грудей становить 295 см іншої 352 см, а їхній діаметр на висоті пенька відповідно 95 і 112 см. Крона дерев колоновидна, щільна, практично рівномірна з усіх боків, шириною 8 – 8,5 м. На особинах щорічно формується значна кількість шишок та насіння. Деревя мають високу життєвість. Хоча для Полісся *Picea abies* є автохтонним видом, у східній його частині він зустрічається не дуже часто. Специфічною особливістю *Picea abies* є і те, що незважаючи на досить широку поширеність по території України загалом, він належить до числа видів раритетного дендрорізноманіття, необхідність збереження і охорони яких засвідчена їхнім включенням до «Червоного списку МСОП».

Поряд з ялинами знаходиться пам'ятна стела пов'язана з партизанським рухом на Сумщині в часи Другої Світової війни. Зазначений об'єкт має природоохоронне, рекреаційне, еколого-освітнє та виховне значення. В зв'язку з чим тут, на площі не менше 0,03 га, необхідно створити ботанічну пам'ятку природи «Туранівські ялини», яка разом з пам'яткою природи «Олинська» буде укріплювати сполучні території місцевої екомережі Ямпільського району.

Природоохоронний режим проєктованих пам'яток природи «Олинська» і «Туранівські ялини» повинен передбачати заборону будь-яких, суцільних рубок дерев та чагарників, складування будь-яких матеріалів, меліоративних робіт а також порушення ґрунтового покриву. Санітарно-оздоровчі заходи тут необхідно проводити, як і в запропонованому заказнику «Кринички», в період з листопада по березень. На цих територіях потрібно дозволити збирання насінневого матеріалу для лісових розсадників.

Висновки

Завдяки створенню трьох запропонованих природно-заповідних об'єктів (одного заказника та двох пам'яток природи) площа природно-заповідного фонду Сумської області зросте майже на 100 га. В зв'язку з чим у складі екомережі Поліської частини області з'являться дві ключові території місцевого значення – заказник «Кринички» та пам'ятка природи «Олинська». Ці об'єкти матимуть конкретний природоохоронний

режим що сприятиме збереженню цінних у природоохоронному відношенні угруповань дубових лісів та ряду рідкісних видів рослин: *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Lilium martagon*, *Lycopodium annotinum*, *Digitalis grandiflora*. Створення пам'ятки природи «Туранівські ялини» дозволить забезпечити необхідною охороною два монументальних дерева *Picea abies*, які досить рідко зустрічаються у такому віці в регіоні досліджень. Всі вищезазначені заходи матимуть позитивні наслідки для рівня збереженості екосистем Поліського широтного екокоридору. Це дозволить структурувати його на місцевому рівні та зберегти від подальшої трансформації, як унікальні, так і типові для регіону території зі значним видовим та популяційним різноманіттям. Перспективою подальших наукових досліджень є організація на новостворених територіях природно-заповідного фонду моніторингу за станом біорізноманіття, і, в першу чергу, за ценопопуляціями рідкісних рослин.

Література

1. Закон України «Про екологічну мережу України» [Електронний ресурс] – Режим доступу: <http://zakon2.rada.gov.ua/laws/show/1864-15>
2. Екологічна мережа Новгород-Сіверського Полісся / [Панченко С. М., Андрієнко Т. Л., Гавриш Г. Г., Кузьменко Ю. В.]. – Суми, 2003. – 92 с.
3. Звіт про науково-дослідну роботу «Розробка програми регіональної екомережі Сумської області (на період до 2015 року)» / під ред. О. М. Смоляр. – Київ, 2011. – 165 с.
4. Скляр Ю. Л. Деякі напрямки розбудови та оптимізації екологічної мережі Сумської області / Ю. Л. Скляр, В. Г. Скляр // Проблеми збереження ландшафтного, ценотичного та видового різноманіття басейну Дніпра. – Суми, 2003. – С. 7 – 11.
5. Рішення 26 сесії Сумської обласної ради п'ятого скликання «Про комплексну програму охорони навколишнього природного середовища Сумської області до 2015 року» (від 25.07.2008 р.) [Електронний ресурс] – Режим доступу: <https://sorada.gov.ua/dokumenty-oblrady/5-sklykannja/category/32-rishennja-26-sesiji.html>
6. Черноус О. П. Осередок бореальних видів на півдні Новгород-Сіверського Полісся / О. П. Черноус, Т. Л. Андрієнко // Укр. ботан. журн. – 2004. – 61, № 3. – С. 89 – 93.
7. Удосконалена схема фізико-географічного районування України / О. М. Маринич, Г. О. Пархоменко, О. М. Петренко [та ін.] // Укр. географ. журн. – 2003, № 1. – С. 16 – 20.
8. Геоботанічне районування Української РСР / [Андрієнко Т. Л., Білик Г. І., Бродіс Є. М. та ін.] – К. : Наук. думка, 1977. – 302 с.
9. Полевая геоботаника: в 4 т. – М. – Л., 1964. – Т. 3. – 530 с.
10. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений : современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин. – Сумы : Университетская книга, 2009. – 263 с.
11. Рішення 11 сесії Сумської обласної ради шостого скликання «Про заходи щодо підсилення охорони рідкісних та зникаючих видів рослин, тварин та грибів, що підлягають особливій охороні на території Сумської області» (від 18. 11. 2011 р.). – Суми, 2011. – 19 с.
12. Червона книга України. Рослинний світ/ За ред. Я. П. Дідуха – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
13. IUCN Red List [Електронний ресурс] – Режим доступу: <http://www.iucnredlist.org>

References

1. The Law of Ukraine "About the ecological network of Ukraine" [electronic resource] – Access: <http://zakon2.rada.gov.ua/laws/show/1864-15>
2. Environmental Network Novgorod-Seversky Polesie / [Panchenko S. M., Andrienko T. L., Havrys G. G., Kuzmenko Yu.]. – Sumy, 2003. – 92 p.
3. Report on research work "Development of the regional ecological network of Sumy region (up to 2015)" / ed. A. Smolar. – Kyiv, 2011. – 165 p.
4. Skliar Y. L. Some ways of building and optimizing the ecological network in Sumy region / Y. L. Skliar, V. G. Skliar // Preservation of the landscape, species diversity and coenotic Dnieper River Basin. – Sumy, 2003. – P. 7 – 11.
5. Decision 26 session of Sumy regional council of the fifth convocation "On the complex program of environmental protection Sumy region by 2015" (from 25.07.2008 g.) [Electronic resource] – Access: <https://sorada.gov.ua/dokumenty-oblrady/5-sklykannja/category/32-rishennja-26-sesiji.html>
6. Chornous O. P. Cell of boreal species in the south of Novgorod– Seversky Polesie / O. P. Chornous, T. L. Andrienko // Ukr. Botan. Zh. – 2004 – 61, № 3. – P. 89 – 93.

7. Improved scheme of the physical and geographic zoning of Ukraine / A. M. Marinich, A. A. Parkhomenko, O. M. Petrenko [et al.] // Ukr. geographer. Zh. – 2003, № 1. – P. 16 – 20.
8. Geobotanical zoning of Ukrainian SSR / [Andrienko T.L., Bilyk G.I., Bradis E. M. et al.] – K. : Science. opinion, 1977. – 302 p.
9. Field geobotany: 4 m. – M. – L., 1964. – T. 3 – 530 p.
10. Zlobin Yu. A. Population ecology of plants: the current state, in terms of growth / Yu. A Zlobin. – Sumy: University Book, 2009. – 263 p.
11. The decision of 11 sessions Sumy Regional Council of the sixth convocation "On measures to strengthen the protection of rare and endangered species of plants, animals and fungi, which are subject to special protection on the territory of Sumy region" (from 18.11.2011). – Sumy, 2011. – 19 p.
12. Red Book of Ukraine. Flora / Ed. Ja. P. Didukh – K. : Hlobalkonsaltynh, 2009. – 900 p.
13. IUCN Red List [electronic resource] – Access: <http://www.iucnredlist.org>

Summary. Skliar M.Iu., Skliar Iu.L. Strengthening of econet structural elements of eastern Novgorod-Seversky Polissya by creating new natural protected areas.

Despite the fact that at this moment the main structure of the econet of Ukraine territory is already known, it is still important to continue the work on structuring it. It is necessary to enhance the network elements with territories which would have defined nature conservation status and protection regime. So the question about identification and study of natural systems, objects, perspective for conservation does not lose its relevance.

Had been investigated some forests of Olynske Forestry of State Enterprise "Sveske Forestry", located in the far east of Ukrainian Polissya. Identify of areas, which are promising to provide them protection status and assessment of their biodiversity carried out in accordance with generally accepted geobotanical methods. Assessment of populations of rare species of plants accompanied by a study of their ontogenetic and vitality structure, density of plants in populations with using modern approaches.

Represented an information about three new objects of nature reserve fund in Sumy region which are projected: reserve "Krinichki", natural monuments "Olynska" and "Turanivski spruce." Total area of the projected reserve "Krinichki" is 94.9 hectares. That territory mostly occupied with the group of association *Quercetum (roboris) convallariosum (majalis)*. Age of the forestry plantations is over 100 years. There are species which are the Red Book of Ukraine: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *Lycopodium annotinum* L. *Epipactis helleborine* is founding in a large quantities. In some areas its density varies from two to five individuals per 1 m². Locus of *Platanthera bifolia* and *Lycopodium annotinum* are numerically small, occur sporadically. Also found one species listed in the list of species of plants, animals and fungi, which are subject to special protection on the territory of Sumy region – *Digitalis grandiflora* Mill. It is unevenly distributed in the grouping with a separate clumps that tend to a lighted area. These curtains usually consist of 5 - 10 individuals with high vitality, well-bloom and bear fruit.

The territory proposed for the creation of natural monuments "Olynska" has an area of 2.2 hectares. It is occupied by group of association *Quercetum (roboris) varioherbosum*. Age of the forestry plantations is over 130 years. There are four species of herbaceous plants that require special protection at this territory. Among them, one species - *Digitalis grandiflora* - guarded at the regional level and three species listed in the Red Book of Ukraine: *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Lilium martagon*. Ontogenetic spectra of *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia*, *Lilium martagon* are not complets which is their characteristic feature. There are present only virhinilni and generative plants. *Digitalis grandiflora* spread in the grouping in the same way as at the reserve "Krinichki". Curtain composed of high vitality plants.

"Turanivski spruces" – two trees of *Picea abies* (L.) H. Karst – which are proposed for granting the status of natural monuments, grows on the edge of a pine plantation. Age of two trees is over 120 years. The height of the trees is 35 - 36 m, girth of the first tree at breast height is 295 cm, of the second one is 352 cm, and their diameter at stump height is respectively 95 and 112 cm. The crown of the trees is column, dense, almost even on all sides, width is 8 - 8.5 m. Every year they are forming a large number of cones and seeds. Protected area has to be at least 0.03 hectares.

The territories, which are proposed to include to natural reserve fund of Sumy region, are important for the formation of local econet of the eastern part of Novgorod-Seversky Polissya. Had been learned the species composition of flora and condition of vegetation at those territories. Besides

rare species of plants, important components of biodiversity are also native species of autochthonous dendroflora (Quercus robur, Picea abies) which has to be protected because they are listed in MSOP Red List. Based on the analysis of natural systems and biodiversity for projected areas of natural reserve fund had been defined the basic requirements for use and protection regimes.

Key words: *Nature Reserve Fund, econet, biodiversity, protection of ecosystems, reserve, natural monuments.*

**Гетьманський національний природний парк
Сумський національний аграрний університет**

Одержано редакцією	11.08.2015
Прийнято до публікації	05.02.2016

УДК 612.6.05

Л.В. Тавокіна¹, А.О. Бровко¹, О.В. Баронова¹,
О.П. Москаленко¹, Н.Г. Горovenko²

ЦИТОГЕНЕТИЧНА ДІАГНОСТИКА ХРОМОСОМНИХ АНОМАЛІЙ ЗА УЧАСТЮ Y ХРОМОСОМИ

Проблема: визначення типу аберації хромосоми Y має велике діагностичне та прогностичне значення. Цитогенетична та молекулярно-цитогенетична діагностика аномалій хромосоми Y має ряд особливостей, у порівнянні з діагностикою аутосом. Сучасна цитогенетика дозволяє ефективно ідентифікувати не тільки кількісні аномалії Y-хромосоми, але й різноманітні структурні аберації, зокрема делеції довгого та короткого плеча, кільцеві хромосоми, ізохромосоми та ізодисцентричні хромосоми утворені з короткого або довгого плеча хромосоми Y. Проте різні методи цитогенетичної та молекулярно-цитогенетичної діагностики мають різний ступінь інформативності. Мета роботи полягала в аналізі результатів цитогенетичних та молекулярно-цитогенетичних досліджень пацієнтів, що мають зміни в структурі хромосоми Y, для оцінки ефективності використаних методів. Методи: каріотипування проводилось відповідно до стандартних методик. Були використані методи диференціального забарвлення GTG, CBG, QFQ та NOR-Ag. FISH проводилася відповідно до інструкцій виробника для CEP, LSI та WCP ДНК-проб. Результати: 135 з 3729 пацієнтів були відібрані для подальшої діагностики. 90,3% з них мали варіабельність довжини довгого плеча хромосоми Y. Структурні зміни хромосоми Y були знайдені у 9,7% випадків. Ефективність застосування QFQ методу склала 100%. Делеції хромосоми Y успішно виявлялись за допомогою теломерних ДНК-проб. Ідентифікація маркерних хромосом була успішно проведена шляхом послідовного застосування WCP ДНК-проб, CBG фарбування та CEP ДНК-проб. Структуру маркерних хромосом визначали за допомогою LSI ДНК-проб, та NOR-Ag фарбування. Новизна результатів дослідження: наш досвід показує, що застосування простих цитогенетичних методів може визначити більшу частину змін хромосоми Y, без застосування складних та дорогих методик. Висновки: виважене використання доступних діагностичних методів може пришвидшити та спростити діагностичний процес.

Ключові слова: варіативність хромосом людини

Вступ. Визначення типу аберації хромосоми Y має велике діагностичне та прогностичне значення. Цитогенетична та молекулярно-цитогенетична діагностика аномалій хромосоми Y має ряд особливостей, у порівнянні з діагностикою аутосом. Сучасна цитогенетика дозволяє ефективно ідентифікувати не тільки кількісні аномалії Y-хромосоми, але й різноманітні структурні аберації [1], зокрема делеції довгого та короткого плеча, кільцеві хромосоми [2], ізохромосоми та ізодисцентричні хромосоми утворені з короткого або довгого плеча хромосоми Y [3]. Проте різні методи цитогенетичної та молекулярно-цитогенетичної діагностики мають різний ступінь інформативності.

Мета роботи полягала в аналізі результатів цитогенетичних та молекулярно-цитогенетичних досліджень пацієнтів, що мають зміни в структурі хромосоми Y, для оцінки ефективності використаних методів.

Методика

В період з 2012 р. по 2015 р. загалом було обстежено 3729 чоловіків. Середній вік чоловіків був $36 \pm 7,4$ років. Каріотипування проводилося відповідно до стандартних методик [4]. Для аналізу метафазних пластинок лімфоцитів периферичної крові застосовували методи диференційного забарвлення GTG (G-bands by trypsin using

Giemsa), CBG C-bands by barium hydroxide using Giemsa, QFQ (Q-bands by fluorescence using quinacrine), NOR-Ag (Nucleolar Organizer Region staining by AgNO_3) [5]. Додатково застосовувався метод FISH з використанням прицентромерних (CEP), теломерних (TelYp/TelYq) (фірми Vysis, США) та ДНК-проб до всієї хромосоми (WCP – Whole Chromosome Painting) (фірми CytoCell, UK). Постановка та аналіз результатів FISH здійснювалися відповідно до інструкцій виробника. Для аналізу каріотипів та створення ілюстрацій використовували комп'ютерну програму CytoVision (США). Каріотипи записувалися відповідно до вимог міжнародної системи класифікації хромосом людини ISCN 2013 (International System for Human Cytogenetic Nomenclature)[6].

Результати та обговорення

В ході цитогенетичної аналізу методом GTG було одержано 3594 (96,4%) записів каріотипів, які дозволили зробити остаточне висновок про хромосомний набір пацієнта та не потребували подальшої діагностики. Але 135 (3,6%) каріотипів, де зміни торкалися хромосоми Y, вимагали додаткових діагностичних кроків. Варіабельність розміру гетерохроматину довгого плеча хромосоми Y була виявлена у 122 випадках (90,3%). Структурні зміни хромосоми Y були виявлені у 13 випадках (9,7%) та були представлені інверсіями, делеціями, дериватними та маркерними хромосомами, які потребували подальшого уточнення. Застосування методу QFQ дозволило ідентифікувати 71 випадок (59,4%) збільшення та 51 випадок (40,6%) зменшення гетерохроматину довгого плеча хромосоми Y. Ефективність застосування QFQ методу склала 100%. А для підтвердження або виключення інверсій та делецій хромосоми Y використовувались 2 види теломерних ДНК-проб - до коротких і довгих плечей хромосоми Y (TelYp та TelYq). Присутність теломерних ділянок на короткому та довгому плечах аберантної хромосоми Y вказувала на інверсію в межах даної хромосоми. Навпаки, відсутність локусу Ypter або Yqter вказувала на термінальну делецію відповідного плеча. Визначення хромосоми Y як дериватної здійснювалося за допомогою центромерних ДНК-проб до хромосоми Y.

Ідентифікація маркерних хромосом потребувала послідовного застосування FISH із WCP ДНК-пробами, CBG забарвлення, FISH із центромерними і теломерними ДНК-пробами та NOR-Ag методу диференційного забарвлення. Походження маркерної хромосоми визначали за допомогою WCP ДНК-проб. Після встановлення номеру хромосоми, з якої утворилася маркерна хромосома, проводили CBG фарбування, а для виявлення центромери - FISH із центромерними ДНК-пробами до відповідної хромосоми. У разі присутності двох центромер визначали їх стан - активна/неактивна. Так у 3-х випадках з маркерними хромосомами була виявлена одна центромера, а в одному випадку методом FISH маркерна хромосома була ідентифікована як псевдоізодисцентрична [7]. Псевдоізодисцентрична хромосома, як правило, у своєму складі містить дві центромери, одна з яких є неактивною [Рис.1]. NOR-Ag фарбування використовували для виявлення супутників у складі маркерної хромосоми.

Алгоритм ідентифікації хромосомних аберацій за участю хромосоми Y представлений на рис. 2.

Цитогенетична діагностика хромосомних аберацій за участю хромосоми Y має ряд особливостей та передбачає обов'язкове застосування від 2-х до 4-х методів диференційного забарвлення [8]. Наші дослідження продемонстрували, що зміни хромосоми Y мали місце у 3,6% від усіх обстежених чоловіків. Подальша ідентифікація поліморфних варіантів норми (90,3%) потребує застосування методу QFQ, надійно виявляє поліморфізм довжини гетерохроматину довгого плеча хромосоми Y [9], і на

ранньому етапі діагностики дозволяє сформулювати кінцевий цитогенетичний висновок, що і було нами продемонстровано.

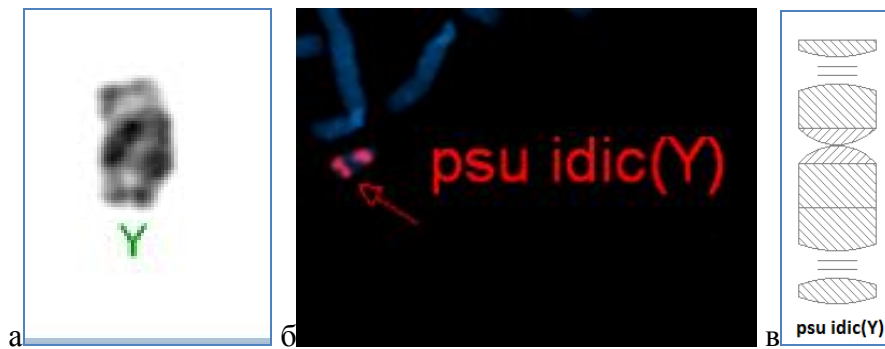


Рис.1. а - GTG зображення псевдоізоцентричної хромосоми Y. б - FISH із центроммерними ДНК-пробами до хромосоми Y. в - ідеограма псевдоізоцентричної хромосоми Y.

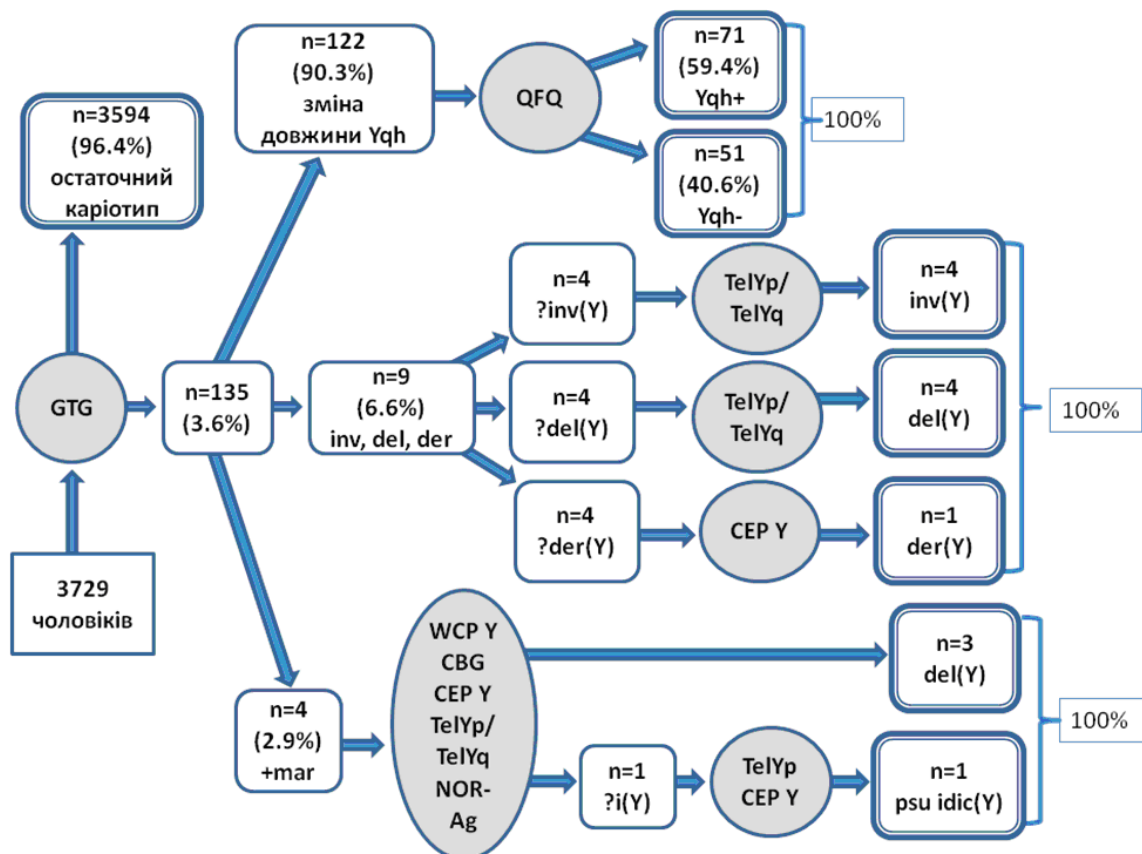


Рис.2. Алгоритм ідентифікації хромосомних аберацій за участю хромосоми Y

- Метод дослідження
- Остаточний каріотип не встановлено
- ▣ Каріотип встановлено остаточно

Методом CBG визначається положення та стан центромери аберантної хромосоми, що є важливим у формуванні формули каріотипу. За допомогою методу NOR-Ag можна виявити присутність супутників та їх розмір на аберантній хромосомі або виключити їх наявність. Застосування методу NOR-Ag є необхідним у разі отримання суперечливих даних після GTG фарбування, якщо в каріотипі виявлено

екстремально збільшені короткі плечі хромосом групи D та G і є необхідність перевірити присутність або відсутність супутників на цих хромосомах [10]. Дані отримані в ході попередньої цитогенетичної діагностики методами QFQ, CBG та NOR-Ag можуть бути використані під час планування діагностики методом FISH та уточнення каріотипу. Якщо після проведення диференційного фарбування встановлення каріотипу неможливе то для остаточного уточнення складу та структури аберантної хромосоми Y зазвичай використовується панель із центромерних та теломерних ДНК-проб до хромосоми Y та інших залучених у перебудову хромосом [11]. В разі виявлення в каріотипі пацієнта маркерної хромосоми для її ідентифікації та встановлення структури доцільним є додаткове використання WCP ДНК-проб та панель з центромерних та теломерних ДНК-проб до хромосоми Y [12].

Таблиця 1.

Результати каріотипування чоловіків 2012-2015р.р.

Каріотип (остаточний запис каріотипу)	Кількість досліджень (n=3729)
46,XY	3594
46,XYqh+	71
46,XYqh-	51
46,X,inv(Y)(p11.1q11.2)	1
46,X,inv(Y)(p11.2q11.23)	1
46,X,inv(Y)(p11q11)	2
mos46,X,+mar.ish del(Y)(DYZ3+)/45,X	1
46,X,+mar.ish del(Y)	1
46,X,?der(Y),der(21;21)(q10;q10),+21.ish	1
46,X,del(Y),der(21;21)(q10;q10),+21	1
mos 45,X[14]/46,X,+mar.ish psu idic(Y)(q11.23)[30]	1
46,X,del(Y)(q11.2)	1
46,X,del(Y)(q.11.23)	1
46,X,del(Y)(q?11.2)	2
45,X,der(Y),-15.ish der(Y)t(Y;15)(q12;q15)	1

Висновки

1. Застосування методу GTG дозволяє відокремити 90.3% випадків із поліморфізмом довжини гетерохроматину довгого плеча хромосоми Y від 9,7% - каріотипів із аномалією цієї хромосоми.
2. 100% випадків із поліморфними варіантами можна ідентифікувати за допомогою QFQ без застосування додаткових методів.
3. Для ідентифікації інверсій та делецій хромосоми Y достатньо методу FISH із теломерними ДНК-пробами, а дериватні хромосоми Y визначаються за допомогою центромерних ДНК-проб до хромосоми Y.
4. Маркерні хромосоми, що походять від хромосоми Y, можна ідентифікувати лише методом FISH із ДНК-пробами до всієї хромосоми з подальшим уточненням їх структури за допомогою послідовного застосування CBG забарвлення, методу FISH із центромерними та теломерними ДНК-пробами до хромосоми Y.

5. Застосування запропонованого алгоритму цитогенетичної та молекулярно-цитогенетичної діагностики дозволяє у 100% випадків розмежувати нормальні та патологічні каріотиби зі змінами хромосоми Y.

Література

1. Unique 45,X/46,XY including Y chromosome rearrangements / Rare Chromosome Disorder Support Group [Electronic recourse] - Accessed mode: http://www.rarechromo.org/information/Chromosome_Y/45X%2046XY%20including%20Y%20chromosome%20rearrangements%20FTNW.pdf
2. Angelo V. Molecular and cytogenetic characterization of a structural rearrangement of the Y chromosome in an azoospermic man / V. Bertini, E. Rapalini, F. Baldinotti, D. Di Martino, P. Simi // *Fertility and Sterility*. – 2004. – V. 81. – № 5. – P. 1388-1390
3. Ying Hui Lin. Isochromosome of Yp in a man with Sertoli-cell-only Syndrome / Ying Hui Lin, Louise Chuang, Yung Ming Lin, Ying Hung Lin, Yeng Ni Teng, Pao Lin Kuo // *Fertility and Sterility* – 2005. – V. 83. – №3 – P. 764-766
4. Ворсанова С.Г. Медицинская цитогенетика / С.Г. Ворсанова, Ю.Б. Юров, В.Н. Чернышов // *МедПрактика*. – 2006. – С. 300
5. Кузнецова Т.В. Медицинские лабораторные технологии: справочник. Медицинские лабораторные технологии / Т.В. Кузнецова, Ю.А. Логинова, О.Г. Чиряева, А.А. Пендина, В.С. Баранов // *Интермедика* – 1998. – Т.2. – С.550-571
6. ISCN International System for Human Cytogenetic Nomenclature. – 2013
7. Elisabeth E. Centromere activity in dicentric small supernumerary marker chromosomes / Y.Kinya, B. Ahmed, A.Weise, M. Manvelyan, T. Liehr // *Chromosome Res* – 2010. – V.18 – P. 555-562
8. Wyandt H. E. Human Chromosome Variation: Heteromorphism and polymorphism / V. S. Tonk // *Springer Netherlands* – 2012. – P.7-16
9. Paris Conference Supplement. Standardization in human genetics. Birth defects / The National Foundation, New York – 1975. – V. 11 – №9
10. Howell W.M. Differential staining of the satellite regions of human acrocentric chromosomes / T.E. Denton, J.R. Diamond // *Experientia* – 1975. – V.31 – P. 260-262
11. Davood M. O. Cytogenetic and molecular genetic analysis of dicentric Y chromosome and its relation to male azoospermia / J. H. Karimzad // *Iranian Journal of Reproductive Medicine* – 2008. – V.6 – №2 – P. 57-64
12. Sheth F. Characterization of sSMC by FISH and molecular techniques / A. Joris, E. Ewers, N. Kosyakova, A. Weise // *European Journal of Medical Genetics* – 2011. – V.54 – №3 – P. 247

References

1. Unique 45,X/46,XY including Y chromosome rearrangements / Rare Chromosome Disorder Support Group [Electronic recourse] - Accessed mode: http://www.rarechromo.org/information/Chromosome_Y/45X%2046XY%20including%20Y%20chromosome%20rearrangements%20FTNW.pdf
2. Angelo V. Molecular and cytogenetic characterization of a structural rearrangement of the Y chromosome in an azoospermic man / V. Bertini, E. Rapalini, F. Baldinotti, D. Di Martino, P. Simi // *Fertility and Sterility*. – 2004. – V. 81. – № 5. – P. 1388-1390
3. Ying Hui Lin. Isochromosome of Yp in a man with Sertoli-cell-only Syndrome / Ying Hui Lin, Louise Chuang, Yung Ming Lin, Ying Hung Lin, Yeng Ni Teng, Pao Lin Kuo // *Fertility and Sterility* – 2005. – V. 83. – №3 – P. 764-766
4. Vorsanova S. Medical cytogenetics / S. Vorsanova, Y. Yurov, V. Chernyshov // *Medpraktika*. - 2006. - P. 300
5. Kuznetsova T. Medical Laboratory Technology: A handbook. Medical laboratory technology / T. Kuznetsov, Y. Loginova, O. Chiryaeva, A. Pendina, V. Baranov // *Intermedika* - 1998 - V.2. - P.550-571
6. ISCN International System for Human Cytogenetic Nomenclature. – 2013
7. Elisabeth E. Centromere activity in dicentric small supernumerary marker chromosomes / Y.Kinya, B. Ahmed, A.Weise, M. Manvelyan, T. Liehr // *Chromosome Res* – 2010. – V.18 – P. 555-562
8. Wyandt H. E. Human Chromosome Variation: Heteromorphism and polymorphism / V. S. Tonk // *Springer Netherlands* – 2012. – P.7-16
9. Paris Conference Supplement. Standardization in human genetics. Birth defects / The National Foundation, New York – 1975. – V. 11 – №9
10. Howell W.M. Differential staining of the satellite regions of human acrocentric chromosomes / T.E. Denton, J.R. Diamond // *Experientia* – 1975. – V.31 – P. 260-262

11. Davood M. O. Cytogenetic and molecular genetic analysis of dicentric Y chromosome and its relation to male azoospermia / J. H. Karimzad // Iranian Journal of Reproductive Medicine – 2008. – V.6 – №2 – P. 57-64
12. Sheth F. Characterization of sSMC by FISH and molecular techniques / A. Joris, E. Ewers, N. Kosyakova, A. Weise // European Journal of Medical Genetics – 2011. – V.54 – №3 – P. 247

Summary. *Tavokina L., Brovko A., Baronova O., Moskalenko O., Gorovenko N. Cytogenetic diagnostic of chromosome abnormalities involving Y chromosome.*

Introduction: *Determination of the Y chromosome aberrations type has a great diagnostic and prognostic meaning. Cytogenetic and molecular cytogenetic diagnostics of Y chromosome abnormalities has several features in contrast to the autosomes. Modern cytogenetics can effectively identify not only quantitative abnormalities of Y chromosome, but also various structural aberrations, including the deletions of both arms, ring chromosomes, isochromosomes and pseudoisochromosomes derived from short or long arm of Y chromosome. However, different methods of cytogenetic and molecular cytogenetic diagnostics have a different informative value.*

Purpose : *The aim of present study was to analyze the cytogenetic and molecular cytogenetic diagnostics results for patients with changes in Y chromosome structure, and to evaluate and compare the used methods efficiency.*

Methods: *karyotyping was done according to the standard methods. GTG, CBG, QFQ and NOR-Ag methods of differential staining were used. FISH was performed according to the manufacturer instructions for CEP, LSI and WCP DNA-probes.*

Results: *135 of 3729 patients were taken for further diagnosis. 90,3% of them had variation in Yq-arm length. Structural Y chromosome changes were founded in 9.7%. QFQ staining showed 100% efficiency. The deletions in Y chromosome were clearly detected by telomere DNA-probes. Marker chromosome identification was successful by consistent application of WCP probes, CBG banding and CEP probes. The structure of marker chromosome defined using LSI probes and NOR-Ag staining.*

Originality: *our experience shows that using simple cytogenetic diagnostic tools can define great part of Y chromosome pathology, without baseless application of complex and expensive methods.*

Conclusion: *Prudent use of the available diagnostic methods can simplify and speed up the diagnostic process.*

Key words: *Human Chromosome Variation*

**ТОВ “Ісіда-IVF”, молекулярно-цитогенетична лабораторія, м. Київ, Україна¹.
НМАПО імені П.Л. Шупика, кафедра медичної та лабораторної генетики²**

Одержано редакцією	01.02.2016
Прийнято до публікації	05.02.2016

УДК 598.289.1 (477.22)

І. А. Фареній

ГНІЗДУВАННЯ ЧОРНОЇ СИНІЦІ (*PARUS ATER*) У ШТУЧНИХ ГНІЗДІВЛЯХ БІЛЯ СЕЛА СОКИРНЕ НА ЧЕРКАЩИНІ

У статті на основі даних про 13 випадків гніздування чорної синиці здійснений аналіз здатності цього виду птахів до заселення штучних гніздівель та конструкції останніх. Стверджується, що названий вид синиць прихильно сприймає штучні гніздівлі і загалом не вибагливий до їх якості. Виходячи з даних про заселення чорними синицями відповідних гніздових укриттів, оптимальний розмір дна для цих птахів становить близько 80 см². Глибина гніздівель, очевидно, має бути в діапазоні 11,5–12,5 см, максимум – 15 см. Придатний льоток – 3 см у діаметрі чи децю більше, при цьому птахи здатні поселятися у синичниках з отвором діаметром 2,5 см, який створює можливості приваблювання цієї синиці в ландшафтні зони, де поширені горобці, претензії яких на штучні укриття будуть зупинені малим розміром льотного отвору.

Встановлені у статті розміри штучних гніздівель для чорних синиць значно розходяться з існуючими в науковій літературі даними щодо цього питання. Розбіжності з одержаними результатами можуть бути зумовлені регіональною специфікою біології чорних синиць, або іншими причинами, які будуть з'ясовані у разі продовження відповідних досліджень.

Ключові слова: чорна синиця, синичник, штучні гніздівлі, гніздування, Черкаська область, Україна.

Постановка проблеми. Аналіз досліджень і публікацій. Чорна синиця з'явилась на гніздуванні в Черкаській області відносно недавно. Ще в 1980-х роках цей вид в Україні характеризували як «осілий птах Карпат і Криму» та «нечисленний ... птах Полісся» [1, 155]. Однак, вже у 1990-х було встановлено розширення ареалу на територію Черкаської області [2, 20-21]. Додатковим свідченням присутності виду в Черкаському Придніпров'ї стали факти гніздування в синичниках, виявлені нами біля села Сокирне на Черкащині. З огляду на сказане, видається доцільним проаналізувати заселення чорною синицею штучних гніздівель у регіоні недавнього освоєння.

Розгляд порушеного питання також актуальний внаслідок загалом поодиноких випадків гніздування названого виду птахів у штучних гніздівлях. Найкращий результат з приваблюванням чорних синиць, очевидно, був досягнутий у 1950-х роках у заповіднику «Столби» під Красноярськом, де вони заселяли 30% штучних гніздівель. Помітні результати їх приваблювання також були на Тянь-Шані у 1960-х роках – 6,3% [3, 135-137]. У 1970-х – 1990-х роках на півдні Свердловської області Російської Федерації чорні синиці складали від 3,7% до 11,1% мешканців штучних гніздівель [4, 417-420]. Однак, такі результати скоріш винятки із загальної тенденції. Опубліковані дані щодо заселення штучних гніздівель, як правило, не фіксують у них чорну синицю або демонструють дуже невисоку частку виду в показниках заселення. Так, протягом 1948 – 1956 років у ряді лісництв Латвії майже в півтори тисячах синичників було зафіксовано лише три випадки гніздування в них чорних синиць [5, 13, 19, 65].

У межах України цей птах майже не згадується як мешканець штучних гніздівель. Відомі дані з цього питання мають поодинокий характер. Так, на окремих ділянках Шацького національного природного парку, що на Волині, впродовж 1996–2008 рр. чорні синиці відмічені в штучних гніздівлях тільки за останні три роки вказаного періоду, де їх частка складала 4,2%, 5,7% та 1,8% [6, 215-216]. А в Сумській області зафіксований лише один факт гніздування цього птаха у синичнику [7, 92].

Непевний характер мають рекомендації щодо розмірів гніздівель для чорних синиць. Так, відомий знавець у галузі приваблювання птахів К.М. Благосклонов за станом на 1952 рік особисто спостерігав лише два випадки гніздування цього виду в синичнику. Тоді ж ним було висловлене припущення, що гніздівлі для чорних синиць

«могут быть, видимо, такие же, как для гаички и хохлатой синицы» – тобто, з внутрішнім розміром 7–9 см [8, 111-112, 120-121, 166-167]. Інші публікації вченого 1950-х та 1970-х років містять аналогічні рекомендації [3, 148; 9, 68, 78-81]. Водночас і в 1950-х, і 1970-х роках К.М. Благосклонов вважав, що не слід практикувати у синичниках дно менше за 10 x 10 см, «чтобы ... могли селиться все мелкие дуплогнёздники» [8, 111-112; 9, 155]. В останніх своїх працях вчений, на підставі аналізу різних даних щодо біології чорних синиць, сформулював вимоги до розміру дна синичника для західного ареалу розселення цього виду та середньої смуги Російської Федерації [10, 159-161, 167], які значно розходилися з його поглядами на це питання, висловленими в 1950-х роках.

З огляду на таку ситуацію, коли дані щодо розмірів штучних гніздівель для названих птахів непевні, а випадки їх заселення поодинокі, не стане зайвим проаналізувати стан освоєння чорною синицею відповідних конструкцій на території Черкаської області, що повинно доповнити загальну картину знань з її приваблювання.

Мета статті – аналіз фактів гніздування чорної синиці в штучних гніздівлях різного типу з метою визначення оптимальних параметрів останніх для приваблювання виду.

Методика

Заходи з приваблювання птахів у штучні гніздівлі на околиці села Сокирне Черкаського району Черкаської області розпочаті нами в 2006 році. Лісові угіддя поблизу названого села представлені мішаним стиглим деревостаном із домінуванням сосни та значною часткою дубу. Станом на 2015 рік тут було розміщено 99 штучних гніздівель різних типів на висоті, як правило, 3 м і вище. Щороку впродовж 2009-2015 рр. під нашим спостереженням перебувало 43-99 гніздівель. Заселеність гніздівель перевіряли в період гніздування протягом квітня – травня. Перший випадок заселення чорними синицями штучних гніздівель відноситься до 2009 року. З того часу вони щороку заселяли синичники та інші типи гніздівель. Загалом з 2009 по 2015 рік зафіксовано 13 випадків гніздування чорних синиць у 9 штучних гніздівлях.

Результати та обговорення

Чорні синиці становили незначну частку мешканців штучних гніздівель (табл. 1). Рівень їх заселення цим птахом коливався у межах 1–5,7%, у середньому становить 2,35%. Як для малопоширеного виду птахів у даному регіоні такі показники слід визнати досить високими. Крім того, слід зауважити, що ми не займалися цілеспрямованим приваблюванням саме цього виду птахів.

Таблиця 1

Заселення чорними синицями штучних гніздівель в околицях с. Сокирне Черкаського району

Роки	Кількість розвішаних гніздівель	Кількість гніздівель, зайнятих чорною синицею	%
2009	43	1	2,3
2010	61	2	3,3
2011	78	2	2,6
2012	87	5	5,7
2013	93	1	1,1
2014	93	1	1,1
2015	99	1	1,0

Чорні синиці виявляють високий рівень пластичності щодо до розмірів гніздівель та їх типів. Вони частіше заселяли гніздові укриття типу «малий синичник», і водночас

відмічені у синичнику, який можна віднести до стандартного за параметрами, що рекомендується для великих синиць (*Parus major*), та мухоловочнику. Розміри дна цих укриттів коливалися від 38,5 см² до 105,8 см² (Табл. 2).

Таблиця 2

Параметри гнізд чорних синиць та заселених гніздівель

Випадки гніздування по роках	Діаметр льотка (см)	Розмір дна (см)	Глибина гніздівель (см)	Висота гнізда (см)	Відстань від гнізда до нижнього краю льотка (см)
2009	3,0	9 x 8,35	10,0	немає даних	немає даних
2010	3,0	9 x 8,35	10,0	немає даних	немає даних
2010	2,5	6,5 x 8,5	20,0	9,0	11,0
2011	3,0	9 x 8,35	10,0	6,7	3,3
2011	3,8	9,2 x 11,5	14,0	6,5	7,5
2012	2,5	7 x 8,3	11,5	4,7	6,8
2012	3-4	9 x 8,35	9,0	5,0	4,0
2012	3,8	10 x 10,5	11,0	4,5	6,5
2012	3-3,2	8,4 x 9	12,5	6,0	6,5
2012	2,5	Ø 7	18,0	6,2	11,8
2013	3,0	8 x 8,5	15,7	7,7	8,0
2014	3,0	8 x 8	15,0	8,5	6,5
2015	3,0	7 x 8,3	10,8	5,8	5,0
lim	2,5-3,8	38,5-105,8 см ²	9-20	4,5-9	3,3-11,8
Середнє	3,1±0,1	70,5±5,3 см ²	12,9±0,9	6,4±0,4	7,0±0,8

Найменша площа, що була освоєна цими маленькими синицями – 7 см у діаметрі. Однак, нами зафіксований лише один випадок зайняття гніздівлі з таким параметром. Наближений до нього варіант гніздування в синичниках із дном 6,5 x 8,5 см та 7 x 8,3 см. Синичник з останнім розміром дна заселявся двічі. Про досить помірні вимоги до площі штучних гніздівель свідчать й інші випадки гніздування цих синиць. Вони також заселяли синичники з дном 8 x 8 см та 8 x 8,5 см. Однак, найчастіше чорні синиці оселялися в укриттях з дном приблизно 75 см² – загалом 5 випадків (чотири випадки – 9 x 8,35 см, та один випадок 8,4 x 9 см). Один раз птахи збудували гніздо в синичнику з внутрішньою шириною 9 x 9 см, яке було з якось причин залишено ними, і, ймовірно, цей випадок відображає попередню тенденцію вимог до площі гніздівель. Два випадки заселення засвідчили здатність опановувати внутрішній розмір більший за 100 см². Чорні синиці поселялися в мухоловочнику з дном 10 x 10,5 см та синичнику – 9,2 x 11,5 см.

Одержані нами дані щодо внутрішньої площі гніздових укриттів значно розходяться з аналогічними показниками, зафіксованими у науковій літературі як щодо поселень чорної синиці в штучних, так і в природних умовах. За твердженнями К.М. Благосклонова, для цього виду птахів у середній смузі Російської Федерації потрібні синичники з площею дна 120 см², для західних регіонів ареалу – 100 см² [10, 159-160]. Ці показники фактично співпадають з середніми розмірами семи природних гніздових укриттів цих синиць, зафіксованих в Україні на Поділлі – 12810 мм² [11, 118]. Отже, дно гніздівлі згідно них має бути приблизно 11 x 11 см. На Волині, у Сумській

області та Свердловській області Російської Федерації чорні синиці заселяли стандартні синичники з площею дна 100 см² чи дещо більшою [4, 418; 6, 214; 7, 92], що також підтверджує вище зазначену тенденцію. К.М. Благосклонов вказує, що вимоги до площі дна визначаються розміром кладки птахів [10, 160]. Загалом, у тому числі й на території України, у чорних синиць вона становить 7-11 яєць [12, 266; 13, 128; 14, 111]. За даними М.Д. Матвєєва, в Україні на Поділлі чорні синиці мають у кладці 8-11 яєць [15, 8].

Глибина заселених чорними синицями гніздівель коливалася в межах 9-20 см. Для з'ясування оптимальних параметрів цього показника проводилося вимірювання відстані від верхнього краю гніздового матеріалу до нижнього краю льотка, коли гніздо знаходиться у первозданному вигляді чи наближеному до нього – під час кладки або початку вигодовування пташенят. Результати цих вимірювань подані в таблиці 2.

Виходячи з одержаних даних оптимальна відстань від гнізда до льотка для цих птахів, очевидно, складає приблизно 6,5 см. Цей параметр та близькі до нього найчастіше зустрічається, і простежуються у гніздівлях глибиною 11-15 см, яка очевидно є найбільш прийнятною для чорних синиць. При цьому зазначимо, що верхня частина гнізда в синичнику з глибиною 15 см була дуже рихлою і застосований нами вимірювальний пристрій під тиском власної ваги легко занурювався у гніздовий матеріал. Відстань до льотка по верхньому краю гнізда становила 6,5 см, а за умов прогинання гніздового матеріалу під лінійкою – 8 см. Тому серед прийнятних показників глибини 15-ти сантиметрова, очевидно, є максимальною для цих птахів. Звертає на себе увагу й відстань від гнізда до льотка у синичнику з глибиною 14 см, яка помітно відстає від показника 6,5 см. Можливо, її внутрішня ширина 9,2 x 11,5 см стала причиною такого «відставання», адже вимагала зайвих фізичних зусиль для будівництва належної висоти гнізда. При цьому слід зазначити, що більшість випадків гніздування припадає на неглибокі гніздівлі. Добре свідчить про високий рівень невибагливості птахів до вказаної характеристики гніздівель їх поселення впродовж трьох років у синичнику глибиною 10 см, та заселення його на четвертий рік після того, як льоток був роздубаний дятлом і глибина зменшилася до 9 см. Очевидно, 11,5 – 12,5 см – оптимальний розмір, а коливання в межах 10-15 см цілком прийнятні для цієї синиці.

Слід також зазначити, що послідовне заселення синичника з глибиною 10 см, а згодом – 9 см може свідчити про належну якість інших параметрів вказаної гніздівлі. Якщо 9-10 см глибини не в повні достатні (на що вказують дані щодо товщини гнізда), то успішне заселення синичника пов'язане з належною площею його дна, яка становить – 9 x 8,35 см (75,15 см²), і очевидно, є найбільш прийнятною для цього виду птахів.

Чорні синиці заселяють штучні гніздівлі з невеликими льотками. Мінімальний їх розмір 2,5 см у діаметрі. Максимальний – 3,8 см. Частіше вони гніздилися в синичниках з льотком 3 см чи дещо більшими (на декілька міліметрів) у діаметрі – загалом 7 разів. Одного разу ними була зайнята гніздівля з льотком овальної форми, висотою приблизно 4 см і шириною 3 см (льоток розбитий дятлом). Три рази ці малі синиці опанували гніздівлями з льотком 2,5 см у діаметрі. Проникають ці птахи у такий малий отвір без видимих затримок чи інших проблем. В одній з гніздівель з льотком 2,5 см у діаметрі передня стінка зроблена з ДВП, щоб синиці за необхідності змогли розширити його. Однак, ознак роздубування не виявлено. Очевидно, для чорних синиць мінімально можливі параметри льотка не створюють перманентних проблем.

Не вибагливі чорні синиці й до якості штучних гніздових укріплень загалом. Вони здатні заселяти тонкостінні гніздівлі, зроблені з ящикових дощок та ДСП і, навіть, ДВП. Щоправда сантиметрова товща передньої стінки може стати причиною розорення гнізд. Нами зафіксований випадок, коли через льоток діаметром 3 см хижак, очевидно

дятел, спромігся витягнути гніздо з синичника. Щонайменше передня стінка повинна бути дещо товстішою за 1 см. Металеve покриття кругом льотка, як протидія дятлам, також дуже бажане.

У ході наших досліджень було зібрано також матеріал щодо гніздової екології чорної синиці.

Будівництво гнізд, очевидно, припадає на початок квітня – принесення гніздового матеріалу птахами спостерігали 9.04.2010 р., 9.04.2012 р. та 21.04.2012 р. В одному синичнику 9.04.2010 р. вже було гніздо завершеної конструкції без кладки. Гніздовим матеріалом служив моx. Насиджування кладки загалом припадає на другу половину квітня – початок травня. В одному з випадків гніздування ці синиці мали 8 яєць (28.05.2010 р.), у двох випадках – по 9 яєць (4.05.2012 р. та 27.04.2015 р.). На початку травня можуть бути й пташенята віком декілька днів. Такі були виявлені в одному з синичників 6.05.2011 р.

У районі розміщення штучних гніздівель спостерігали й гніздування чорних синиць у природних укриттях. Так, одного разу вони заселили полого розташоване дупло фруктового дерева на висоті вище 3 м (2010 р.). В іншому випадку ці синиці оселилися у неглибокому дуплі дуба, вхід до якого відкривався під певним кутом уверх (приблизно 45°) і знаходився близько 10 см від землі (2011 р.).

Із простежених 13 випадків гніздування успішними були 10. Одна кладка з невідомих причин була залишена птахами (2010 р.); у двох випадках гнізда були розорені дятлом (2011 р., 2012 р.).

Висновки та перспективи подальших досліджень

1. Отримані дані підтверджують заселення чорною синицею різних типів лісів Черкаської області в ході розширення ареалу виду.

2. Одержані дані щодо гніздування чорних синиць у силу невеликої їх кількості та локальності територіального масиву, де проводились дослідження, не можуть надати вичерпне уявлення про параметри штучних гніздівель для них. Останні можуть бути остаточно з'ясовані у процесі подальших спостережень над гніздуванням чорних синиць у штучних укриттях. Водночас одержані дані свідчать про можливість заселення чорними синицями різних типів гніздових укриттів і загалом добрі перспективи приваблювання цих птахів.

3. Очевидно, ці синиці прихильні до найширшого варіанту малого синичника. Ймовірно, оптимальний розмір дна для них у досліджуваному нами районі становить близько 80 см². Глибина гніздівель має бути в діапазоні 11,5–12,5 см, максимум 15 см. Заслуговує на увагу здатність птаха проникати в льоток діаметром 2,5 см, який створює можливості приваблювання чорної синиці в лісопаркові зони, де претензії горобців на штучні укриття будуть зупинені розміром льотного отвору.

Література

1. Марисова І.В. Птахи України. Польовий визначник / І.В. Марисова, В.С. Талпош. – Київ: Вища школа, 1984. – 184 с.
2. Гаврилюк М.Н. О редких гнездящихся воробьиных птицах Черкасщины / М.Н. Гаврилюк // Беркут. – 2004. – Вип. 1. – С.18-22.
3. Благосклонов К.Н. Охрана и привлечение птиц / К.Н. Благосклонов. – Москва: Просвещение, 1972. – 240 с.
4. Бельский Е.А. Сообщества птиц, заселяющих искусственные гнездовья, в градиенте природных и антропогенных экологических факторов на Среднем Урале / Е.А. Бельский, А.Г. Ляхов, В.А. Коровин, И.Ф. Вурдова // Сибирский экологический журнал. – Новосибирск, 2002. – №4. – С. 417-423.
5. Михельсон Г.А. Обзор общих результатов работы по привлечению мелких лесных птиц-дуплогнездящих в Латвийской ССР / Г.А. Михельсон // Привлечение полезных птиц-

- дуплогніздників в лесах Латвийской ССР. Орнитологические исследования. – Рига: Изд-во АН Латвийской ССР, 1958. – С. 5-72.
6. Шкаран В.І. Заселеність штучних гніздівель птахами-дуплогніздниками й дрібними ссавцями в лісових біотопах Шацького національного природного парку / В.І. Шкаран // Науковий вісник Волинського нац. університету імені Лесі Українки. Серія: біологічні науки. – 2009. – Вип. 2. – С. 214-216.
 7. Кузьменко Ю.В. Гніздування чорної синиці в Деснянсько-Старогутському національному природному парку (Сумська область) / Ю.В. Кузьменко // Беркут. – 2004. – Вип. 1. – С. 92.
 8. Благосклонов К.Н. Охрана и привлечение птиц, полезных в сельском хозяйстве / К.Н. Благосклонов. – Москва: Учпедгиз, 1952. – 252 с.
 9. Благосклонов К.Н. Охрана и привлечение полезных птиц / К.Н. Благосклонов. – Москва: Учпедгиз, 1957. – 284 с.
 10. Благосклонов К.Н. Гнездование и привлечение птиц в сады и парки / К.Н. Благосклонов. – Москва: Изд-во МГУ, 1991. – 251 с.
 11. Матвеев М.Д. Умови гніздування синиць у дібровах Поділля / М.Д. Матвеев // Мат-ли II-ї конф. молодих орнітологів України. – Чернівці, 1996. – С. 116-118.
 12. Войнственський М.А. Птахи / М.А. Войнственський. – Київ: Радянська школа, 1984. – 304 с.
 13. Войнственський М.А. Птахи наших лісів / М.А. Войнственський. – Київ: Урожай, 1993. – 176 с.
 14. Портенко Л.А. Птицы СССР / Л.А. Портенко. – Москва – Ленинград: Изд-во АН СССР, 1954. – Часть III. – 266 с.
 15. Матвеев М.Д. Птахи родини синицеві (Paridae) в умовах Поділля (структура популяцій, біологія розмноження, міжвидові зв'язки): автореф. дис. ... канд. біолог. наук: 03.00.08 – зоологія / М.Д. Матвеев; НАН України, Ін-т зоології. – Київ, 1998. – 18 с.

References

1. Marysova I.V., Talposh V.S. (1984). *Birds Ukraine. Field determination*. Kyiv: Higher school. – 184 p. (in Ukr.)
2. Gavrilyuk M.N. (2004). About rare breeding passerines in Cherkasy region. *Berkut (Golden eagle)*, 1, 18-22 (in Ukr.)
3. Blagosklonov K.N. (1972). *Protection and attract birds*. Moscow: Education. – 240 p. (in Russ.)
4. Belsky E.A., Lyahov A.G., Korovin V.A., Vurdova I.F. (2002). Community of birds in artificial boxes, according to gradient of natural and anthropogenic environmental factors in the Middle Urals. *Siberskiy ekologicheskiy zhurnal (Siberian Journal of Ecology)*. Novosibirsk, 4. 417-423 (in Russ.).
5. Michelson G.A. (1958). Review of the overall results of the work on attracting small forest hole-nesting birds in the Latvian SSR. *An attract useful hole-nesting birds in the forests of the Latvian SSR. Ornithological research*. Riga: Publishing House of the Academy of Sciences of the Latvian SSR, 5-72 (in Latvian).
6. Shkaran V.I. (2009). An occupation of artificial boxes by hole-nesting birds and small mammals in forest habitats of the Shatsky National Park. *Naukovyy visnyk Volyn's'koho natsional'noho universytetu imeni Lesi Ukrayinky. Seriya: biolohichni nauky (Scientific Herald Volyn National University of Lesya Ukrainian. Series: Biology)*, 2, 214-216 (in Ukr.).
7. Kuzmenko Yu.V. (2004). Breeding of Coal Tit in the National Park “Desnyansko-Starogutski” (Sumy region). *Berkut (Golden eagle)*, 1, 92 (in Ukr.)
8. Blagosklonov K.N. (1952). *Protection and attracting of birds, useful in agriculture*. Moscow: Uchpedgiz. – 252 p. (in Russ.)
9. Blagosklonov K.N. (1957). *Protection and attracting of useful birds*. Moscow: Uchpedgiz. – 284 p. (in Russ.)
10. Blagosklonov K.N. (1991). *The breeding and attraction of birds to gardens and parks*. Moscow: Moscow University Press. – 251 p. (in Russ.)
11. Matveev M.D. (1996). Conditions of nesting of tits in oak forests of the Podillya. *Proceedings of the Second Conference of Young ornithologists of Ukraine*. Chernivtsi, 116-118 (in Ukr.).
12. Voyinstvenskiy M.A. (1984). *Birds*. Kyiv: The Soviet School. – 304 p. (in Ukr.)
13. Voyinstvenskiy M.A. (1993). *Birds of our forests*. Kyiv: Urozhaj. – 176 p. (in Ukr.)
14. Portenko L.A. (1954). *Birds of the USSR*. Moscow – Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, Part III. – 266 p. (in Russ.)
15. Matvejev M.D. (1998). *The Birds of Family Tits (Paridae) under Conditions of Podolia (scheme of populations, peculiars of reproduction, interspecific relations): Abstract. Thesis. ... Candidate of biological Sciences: 03.00.08 – Zoology*. – Kyiv: Ukraine National Academy of Sciences, Institute of Zoology. – 18 p. (in Ukr.)

Summary. *Farenii I. The settlements of the Coal Tits (Parus ater) in the artificial nest boxes near the suburbs of the Sokyarno village in Cherkasy region and oblast.*

Introduction. *The article analyses the capacity of this kind of birds to use artificial nest boxes and latest construction on the ground of 13 coal tits' settlements coal. It is alleged that the named tits view favorably perceives artificial nest boxes, and generally not fussy to their quality. The accumulation of knowledge on attracting coal tits is important.*

The purpose of the article is to analyze the settlement of the coal tits in the artificial nest boxes on the territory of Cherkasy region (Ukraine) and complete the picture with its attracting knowledge.

Methods. *Attracting coal tits in artificial nest boxes near the suburbs of the Sokyarno village in Cherkasy region (Ukraine). From 2009 to 2015 were recorded 13 cases of coal tits' settlement in artificial nest boxes. Birds used 9 artificial nesting. Their sizes provide in sight on the requirements of these birds to the nesting sites.*

Results. *The author confirms that the type of coal tits benevolently perceive the artificial nest boxes. Based on the settlement data corresponding to these tits nesting shelters, the optimal size for the bottom of these birds is about 80 cm². The depth of nesting, apparently, should be in the range of 11.5-12.5 cm, maximum 15 cm. Suitable notches - 3 cm in diameter or slightly larger, with the birds can settle in "tit-houses" with a hole diameter of 2.5 cm, which creates ability to attract this bird in landscaped areas where sparrows, which claim to artificial shelters will stop the small size of the flight holes.*

Originality. *The author determines the sizes of the coal tits that differ to the scientific opinion. The difference of the results can be caused by the local specific biology of black tits or by the other reasons, that will be clarified in the subsequent research.*

Conclusions. *The coal tits inhabit different types of artificial nest boxes. The most suitable for them is nesting place for nesting tits. However, the results obtained require adjustments in the course of further research.*

Key words: *Coal Tit, artificial nest boxes, breeding, Cherkasy region, Ukraine.*

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією	15.01.2016
Прийнято до публікації	05.02.2016

УДК 581.5:574.3:502.753

О. В. Холодков

ОНТОГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ *CORYDALIS MARSCHALLIANA* (PALL. EX WILLD.) PERS. НА ТЕРИТОРІЇ СУМСЬКОГО ГЕОБОТАНІЧНОГО ОКРУГУ

У статті наведена характеристика Сумського геоботанічного округу. Дана характеристика *Corydalis marschalliana* – одного із домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу у синузії весняних ефемероїдів широколистяних лісів. Визначені типові для даної території фітоценози. Визначено частку рослин різних онтогенетичних станів у п'яти ценопопуляціях *Corydalis marschalliana*. Побудовано та проаналізовано онтогенетичні спектри ценопопуляцій *Corydalis marschalliana* в аспекті їх належності до одного з чотирьох типів: лівобічні, центровані, правобічні та бімодальні. Проведено інтегральну оцінку онтогенетичної структури цих ценопопуляцій за онтогенетичними індексами І.М. Коваленко (індекси відновлюваності, старіння, генеративності, віковості). Розраховано індекс віковості А.А. Уранова – Δ та індекс ефективності Л.В. Животовського – ω . Визначено належність кожної з досліджених ценопопуляцій до певної категорії, згідно класифікацій Т.О. Работнова (інвазійні, нормальні, регресивні); Л.О. Жукової (інвазійна, регресивна, нормальна) та Л.В. Животовського (молоді, перехідні, зріючі, зрілі, старіючі, старі). На основі отриманих результатів зроблено висновки про онтогенетичну структуру ценопопуляцій *Corydalis marschalliana* в типових лісових угрупованнях досліджуваного району. Визначено перспективи подальших фітопопуляційних досліджень *Corydalis marschalliana* на території Сумського геоботанічного округу.

Ключові слова: Сумський геоботанічний округ, *Corydalis marschalliana*, ценопопуляція, онтогенетична структура, онтогенетичні спектри.

Постановка проблеми. Інтенсивна господарська діяльність та нераціональне природокористування стали причиною стрімкого розгортання небувалої за своєю руйнівною силою глобальної екологічної кризи кінця ХХ – початку ХХІ століть. Одним із найнебезпечніших проявів цієї кризи є збіднення ландшафтного та видового різноманіття, які є основою нормального функціонування й підтримання стабільності природних екосистем і біосфери загалом. Збереження видового, ландшафтного, екосистемного різноманіття та біосфери в цілому є запорукою існування всього живого на нашій планеті та джерелом життєвих ресурсів для людства [1, 2].

Оскільки конкретним проявом процесів втрати біорізноманіття на регіональному і глобальному рівнях незмінно виявляються популяції, на даний час необхідний принциповий перегляд у стратегії взаємовідносин людини з природою таким чином, щоб вони не загрожували базовим механізмам формування, самозбереження, регенерації та розвитку популяцій [1, 2]. Тому виникла нагальна потреба проведення комплексних фітопопуляційних досліджень, одним із пріоритетних напрямків яких повинні стати дослідження рідкісних та зникаючих видів, як найбільш вразливої ланки фітоценозів. Результатом такого вивчення повинна стати розробка дієвих заходів збереження та захисту цих видів на основі методів комп'ютерного моделювання та побудови прогнозів стану та динаміки популяцій цих рослин в умовах природного середовища, що безперервно змінюється. В свою чергу, важливою складовою комплексного популяційного аналізу зазвичай виступає оцінка онтогенетичної структури.

Аналіз досліджень проблеми. *Corydalis marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers. – ряс Маршала (Fumariaceae) є одним з видів, що підлягають особливій охороні на території Сумської області [3]. З суміжних територій ряс Маршала охороняється у

Чернігівській, Полтавській та Харківській областях України. Він занесений до Червоних книг Курської та Белгородської областей Росії [3, 4, 5].

За Ю.Д. Клеоповим, *C. marschalliana* представляє собою східноєвропейсько-циркумевксинський вид, тяжіючий до середземноморського типу геоеlementу, з переривчастим ареалом, представленим трьома ділянками [6]. По території Сумського геоботанічного округу, який знаходиться у межах південно-східної частини Сумщини, проходить західна межа Східноєвропейської ділянки ареалу цього виду, що включає Україну та європейську частину Росії. В опублікованих матеріалах повідомляється про великі площі, зайняті його популяціями в басейні р. Псел у Сумському та Краснопільському адміністративних районах Сумської області, а також про поширення виду на правобережжі р. Ворскли у межах території округу [7]. Популяційні дослідження виду *C. marschalliana* на території Сумського геоботанічного округу не проводились, хоча на півночі Сумської області, у межах її Поліської частини, здійснюються популяційні дослідження інших видів роду *Corydalis* (*C. cava* (L.) Schweigg. & Koerte, *C. intermedia* (L.) Merat., *C. solida* (L.) Clairv.) [8].

Мета і завдання статті. Метою даної роботи було встановити онтогенетичну структуру ценопопуляцій *C. marschalliana* в лісових угрупованнях, типових для Лівобережного Лісостепу України (на західних відрогів Середньоросійської височини), визначивши його характерні ознаки для Сумського геоботанічного округу.

Завданням даної статті є виявлення характерних ознак онтогенетичних спектрів *C. marschalliana* на території Сумського геоботанічного округу та встановлення їхньої належності до певного якісного типу.

Методика

Нами вивчалися п'ять ценопопуляцій *C. marschalliana*, розташованих на території Сумського геоботанічного округу: популяція №1 (П1) – 126 кв. Піщанського лісництва (улоговина біля сфагнового болота, схил, північно-східна експозиція); популяція №2 (П2) – 40 кв. Піщанського лісництва (днище балки); популяція №3 (П3) – 76 кв. Сумського лісництва (плакорна ділянка); популяція №4 – 83 кв. Піщанського лісництва (плакорна ділянка); популяція №5 – нагірна діброва біля с. Терешківка Сумського району. Ці популяції сформувалися в умовах наступних лісових угруповань: №1 – у *Fraxineto (excelsioris)–Acereto (platanoiditis)–Quercetum (roboris) franguloso (alni)–aegopodiosum (podagrariae)*, №2 – *Fraxineto (excelsioris)–Aceretum (platanoiditis) coryloso (avellanae)–urticosum (dioici)*, №3 – *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)*, №4 – *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) aegopodioso (podagrariae)–stellariosum (holosteaе)*, №5 – *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–aegopodiosum (podagrariae)*.

У досліджуваних ценопопуляціях *C. marschalliana* визначалась частка рослин різних онтогенетичних станів. Належність особин до того чи іншої онтогенетичної групи визначалась з опорою на результати власних досліджень та літературні дані [9, 10, 11].

Проростки (р) – характерною ознакою рослин цього онтогенетичного стану є наявність одного сім'ядольного листочка на довгому черешку, а також невеликого головного корінця без галуження. У них часто зберігається насінина. Висота особин варіює від 3 до 5 см.

Ювенільні рослини (j) – проростки переходять в ювенільний онтогенетичний стан на другий рік життя. У цьому стані у рослини формується вегетативний пагін з трьома простими листками. Коренева система складається з декількох (2 – 4) корінців. З'являється невелика щільна округла бульба. Висота рослин становить 5 – 7 см.

Іматурні (im) особини вирізняються наявністю одного двичі трійчасто-розсіченого асимілюючого листка. Відбувається щорічна заміна бульби, при чому нова бульба утворюється всередині старої. Висота рослин 8 – 10 см.

Віргінільні рослини (v) – для них характерна наявність двох асимілюючих листків. Один – двичі трійчасто-розсічений, другий – тричі трійчасто-розсічений. Бульба куляста, порожниста всередині. Коренева система складається з 8 – 10 додаткових коренів в основі бульби. Висота особин – до 10 – 18 см.

Молоді генеративні рослини (g_1) починають квітнути на 4 – 5 рік. Мають один подовжений генеративний пагін. Асимілюючі листки тричі трійчасто-розсічені, почергові, наближені. Бульба або куляста, або може набувати сплюсненої форми. Висота особин варіює від 18 до 30 см.

Середньогенеративні рослини (g_2) – мають один видовжений генеративний пагін, інколи розвивається другий генеративний пагін. Можливе клоноутворення (нами спостерігалось рідко). Висота особин до 30 см.

Для старих генеративних (g_3) рослин характерне утворення особин-раметів. Бульби видовжені, інколи неправильної форми, з нашаруванням залишків минулорічних бульб.

Опрацювання даних щодо наявності в популяціях *C. marschalliana* рослин різних онтогенетичних станів здійснювали за допомогою спеціальної програми ANONS 6, розробленої Ю. А. Злобіним [12].

Отримана інформація про онтогенетичні спектри ценопопуляцій *C. marschalliana* аналізувалася в аспекті їхньої належності до одного з чотирьох типів: *лівобічні* – вирізняються домінуванням догенеративних особин, *центровані* – переважають генеративні особини, *правобічні* з високою кількістю постгенеративних (субсенільних та сенільних) рослин та *бімодальні* – мають два пікових значення. Також нами була проаналізована повнота онтогенетичних спектрів (наявність або відсутність особин певних онтогенетичних станів в досліджуваних ценопопуляціях *C. marschalliana*).

Для інтегральної оцінки онтогенетичної структури ценопопуляцій *C. marschalliana* було використано онтогенетичні індекси, запропоновані І. М. Коваленко [13].

На заключному етапі досліджень визначалась належність кожної ценопопуляції до певної категорії відповідно до класифікації Т.О. Работнова: *інвазійна* – популяція, у складі якої переважають догенеративні особини; *нормальна* – в її складі найбільшу частку складають генеративні рослини, *регресивна* – переважають постгенеративні особини. За величиною індексу віковості (Δ) визначалась належність ценопопуляції до одного з трьох типів – *інвазійна*, *регресивна* або *нормальна* за класифікацією Л.О. Жукової в модифікації Н.В. Глотова [14]. Крім того узагальнення інформації про онтогенетичні спектри здійснювалося із використанням підходів Л.В. Животовського [15], який запропонував характеризувати онтогенетичну структуру популяцій на основі двох індексів: індексу віковості ценопопуляції за О.О. Урановим (Δ) та індексу ефективності (ω). За величиною співвідношення Δ/ω встановлювали належність ценопопуляції до одного із наступних типів: *молоді*, *перехідні*, *зріючі*, *зрілі*, *старіючі*, *старі*.

Результати та їх обговорення

Спектри всіх п'яти ценопопуляцій *C. marschalliana* виявилися неповними за представленістю рослин різних онтогенетичних станів (табл. 1). Зазвичай у їхньому складі відсутні сенільні та субсенільні особини, а в ценопопуляції із угруповання *Fraxinetum (excelsioris)–Aceretum (platanoiditis) coryloso (avellanae)–urticoso (dioici)* ще й старі генеративні рослини.

Характерною ознакою всіх досліджуваних ценопопуляцій *C. marschalliana* є і те, що у них значну або найбільшу частку складають молоді (g_1) генеративні особини. При цьому представленість генеративних рослин зменшуються у ряду g_1 (22,18 – 36,50 %) $\rightarrow g_2$ (0,97 – 2,79%) $\rightarrow g_3$ (0 – 1,24%). Також ценопопуляціям не притаманна статистично достовірна відмінність щодо наявності в них іматурних особин, відсоток яких коливається від 11,15 до 18,12.

Специфічні особливості онтогенетичної структури кожної із досліджуваних ценопопуляцій більшою мірою проявляються через питому вагу віргінільних особин, і, особливо, ювенільних та проростків. Загалом частка рослин віргінільного стану за ценопопуляціями коливається у межах 4,02 – 16,0%, ювенільного – 10,50 – 26,25%, проростків – 16,50 – 39,44%.

Всі досліджувані ценопопуляції *C. marschalliana* в аспекті представленості у спектрах рослин різних онтогенетичних станів чітко поділяються на дві групи. Першу формують ценопопуляції із угруповань *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) aegopodioso (podagrariae)–stellariosum (holostea)* та *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–aegopodiosum (podagrariae)*. Для них характерно переважання сумарної частки (на рівні 51,93 – 53,72%) ювенільних та молодих генеративних особин. До складу другої групи входять ценопопуляції із угруповань *Fraxineto (excelsioris)–Acereto (platanoiditis)–Quercetum (roboris) franguloso (alni)–aegopodiosum (podagrariae)*, *Fraxineto (excelsioris)–Aceretum (platanoiditis) coryloso (avellanae)–urticosum (dioici)*, *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)*). Їм притаманне переважання сумарної частки (на рівні 58,5 – 67,81%) проростків та молодих генеративних особин. Відмінною особливістю ценопопуляції із угруповання *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)* є також менша (у 1,8 – 3,9 рази), порівняно із усіма іншими ценопопуляціями, питома вага віргінільних особин.

Загалом онтогенетичні спектри всіх п'яти досліджуваних ценопопуляцій *C. marschalliana* належать до категорії бімодальних. Однак, в ценопопуляціях другої групи бімодальність спектрів виражена чіткіше, ніж у першій (рис. 1).

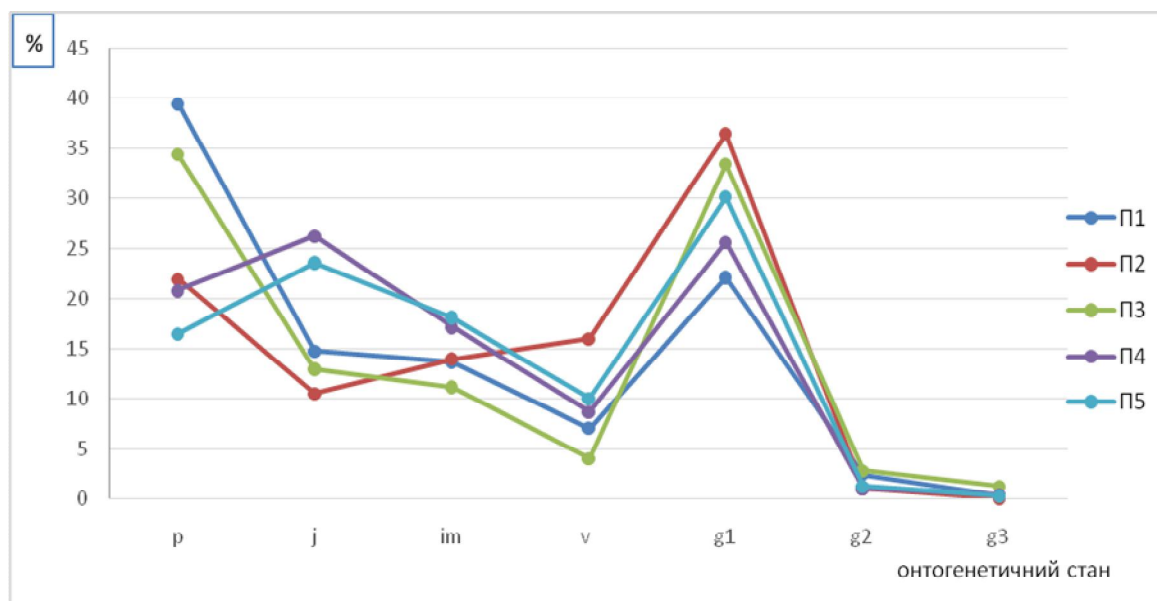


Рис 1. Онтогенетичні спектри ценопопуляцій *Corydalis marschalliana* в Сумському геоботанічному окрузі (нумерація та умовні позначення ценопопуляцій відповідають наведеному у тексті).

Таблиця 1.
Онтогенетична структура ценопопуляції *Corydalis marschalliana*

Умовне позначення ценопопуляції ¹	Знаходження у межах рослинного угруповання	Частка (%) особин різних онтогенетичних станів							
		p	j	im	v	g1	g2	g3	s
П1	<i>Fraxineto (excelsioris)</i> – <i>Acereto (platanoiditis)</i> – <i>Quercetum (roboris) franguloso (alni)</i> – <i>aegorodiosum (podagrariae)</i>	39,44	14,79	13,73	7,04	22,18	2,46	0,35	0
П2	<i>Fraxineto (excelsioris)</i> – <i>Aceretum (platanoiditis) coryloso (avellanae)</i> – <i>urticosum (dioici)</i>	22,00	10,50	14,00	16,00	36,50	1,00	0	0
П3	<i>Acereto (platanoiditis)</i> – <i>Tilieto (cordatae)</i> – <i>Quercetum (roboris) aegorodiosum (podagrariae)</i>	34,37	13,00	11,15	4,02	33,44	2,79	1,24	0
П4	<i>Acereto (platanoiditis)</i> – <i>Tilieto (cordatae)</i> – <i>Quercetum (roboris) aegorodiosum (podagrariae)</i> – <i>stellariosum (holostaeae)</i>	20,85	26,25	17,18	8,69	25,68	0,97	0,39	0
П5	<i>Acereto (platanoiditis)</i> – <i>Tilieto (cordatae)</i> – <i>Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)</i> – <i>aegorodiosum (podagrariae)</i>	16,50	23,62	18,12	10,03	30,10	1,29	0,32	0

¹Нумерація та умовні позначення ценопопуляцій відповідають наведеним у тексті

Таблиця 2.
Онтогенетичні індекси ценопопуляції *Corydalis marschalliana*

Онтогенетичні індекси	Умовне позначення ценопопуляції ¹				
	П1	П2	П3	П4	П5
$I_{здн.оз.} (\%)$	75,00	62,50	62,54	72,97	68,28
$I_{стар.} (\%)$	0,35	0,00	1,24	0,39	0,32
$I_{генер.} (\%)$	25,00	37,50	37,46	27,03	31,72
$I_{зріл.}$	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00
Δ/ω	0,09/0,28	0,13/0,40	0,13/0,36	0,10/0,31	0,12/0,35

¹Нумерація та умовні позначення ценопопуляцій відповідають наведеним у тексті

Результати комплексної оцінки онтогенетичної структури на основі використання узагальнюючих індексів надано в таблиці 2. Вони свідчать, що всі ценопопуляції *C. marschalliana* мають дуже низькі значення індексу старіння (0 – 1,24%), дещо суттєвіші величини індексу генеративності (25,0 – 37,5%) і досить високі (62,5 – 75,0%) показники індексу відновлюваності. На тлі відзначеної особливості ценопопуляція із угруповання *Fraxineto (excelsioris) – Aceretum (platanoiditis) coryloso (avellanae)–urticosum (dioici)* вирізняється ще й тим, що у ній на теперішній час процеси старіння взагалі ще не набули розвитку ($I_{\text{стар.}} = 0$). У підсумку характерною ознакою всіх п'яти ценопопуляцій *C. marschalliana* є значення індексу віковості, що не перевищує 0,02. Незначним є і рівень варіювання величин показника Δ/ω .

Загалом ценопопуляції *C. marschalliana* за ознаками онтогенетичної структури не вирізняються високою різноманітністю щодо належності до певних груп. Незважаючи на те, що нами були застосовані різні підходи до визначення типів ценопопуляцій, у межах кожної із класифікацій вони репрезентували лише одну групу. Так, згідно наших даних, всі популяції *C. marschalliana* були: за класифікацією Т.О. Работнова – інвазійними, Л.О. Жукової – нормальними та Л.В. Животовського – молодими.

Висновки та перспективи подальшого дослідження

У межах досліджуваного регіону характерними ознаками ценопопуляцій *C. marschalliana* є неповнота та бімодальність онтогенетичних спектрів. Перша властивість проявилась внаслідок відсутності серед рослин особин найстарших онтогенетичних станів. Друга є результатом того, що у складі ценопопуляцій найбільшу частку складають проростки та молоді генеративні особини або ювенільні та молоді генеративні. Узагальнена комплексна оцінка особливостей онтогенетичної структури ценопопуляцій *C. marschalliana*, здійснена із використанням класичних і новітніх підходів, об'єктивно засвідчила, що їм притаманні активні відновлювальні процеси та інтенсивне впровадження у лісові угруповання. Відповідно, в досліджуваних фітоценозах у складі синузії весняних ефемероїдів протягом наступних 3–5 років може відбутись суттєве збільшення представленості *C. marschalliana*.

Перспективою подальших наукових досліджень є застосування до *C. marschalliana* морфометричного та віталітетного аналізу, що дозволить оцінити розмірні параметри та рівень життєвості особин і ценопопуляцій цього виду. У кінцевому разі завдяки комплексному аналізу декількох типів структури (онтогенетичної, розмірної та віталітетної) стане можливим розробити деталізовані прогнози подальшого існування ценопопуляцій *C. marschalliana* та науково обґрунтовані підходи щодо забезпечення їх охорони.

Література

1. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста : монография / Ю. А. Злобин. – Сумы : Университетская книга, 2009. – 263 с.
2. Злобин Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография / Ю. А. Злобин, В. Г. Скляр, А. А. Клименко. – Сумы : Университетская книга, 2013. – 439 с.
3. Андрієнко Т. Л. Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання) / Укладачі: Т.Л. Андрієнко, М. М. Перегрим. – Київ: Альтерпрес, 2012. – 148 с.
4. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Официальное издание / Общ. науч. ред. А. В. Присный. – Белгород, 2004. – 532 с.
5. Красная книга Курской области. Редкие и исчезающие виды растений и грибов. / Отв. ред. Н. И. Золотухин. – Тула, 2002. – Т. 2. – 165 с.

6. Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – К. : Наук. думка, 1990. – 352 с.
7. Карпенко К. К. Поширення, стан збереження та рекомендації щодо охорони рідкісних і зникаючих видів рослин у басейні р. Псел на території Сумського та Краснопільського районів Сумської області / К. К. Карпенко, О. С. Родінка, А. П. Вакал та ін. // Екологічні дослідження річкових басейнів Лівобережної України : Збірник наукових праць (за матеріалами Всеукраїнської науково-практичної конференції, м. Суми, 11–16 листопада 2002 року). Суми : СумДПУ ім. А. С. Макаренка, 2002. – С. 144–149.
8. Панченко С. М. Структура популяцій *Corydalis cava* и *C. solida* (Fumariaceae) в лесах национального природного парка «Деснянско-Старогутский» / С. М. Панченко, В. М. Кондратенко // Укр. ботан. журн. – 2010 р. – Т. 67, № 6. – С. 880–892.
9. Онтогенетический атлас растений: научное издание. / Отв. ред. Л. А. Жукова. Том 5. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2007. – 372 с.
10. Смирнова О. В. Род Хохлатка *Corydalis* Medic. / О. В. Смирнова, В. А. Черемушкина // Биол. флора Моск. обл. – 1975. – Вып. 2. – С. 120–129.
11. Смирнова О. В. Хохлатка плотная и Маршалла / О. В. Смирнова, Н. А. Топорова // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды. – М. : МГПИ, 1987. С. 30–35.
12. Злобин Ю. А. Компьютерные программы для анализа популяций растений / Ю. А. Злобин // Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агрономія і біологія». – 2012. – Вип. 2 (23). – С. 3–6.
13. Коваленко І. М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. 1. Онтогенетична структура / І. М. Коваленко // Укр. ботан. журн. – 2005 – Т. 62, № 5 – С. 707–714.
14. Глозов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н. В. Глозов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола, 1998. – Кн. 1. – С. 146–149.
15. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.

References

1. Zlobin Y. (2009). *Population ecology of plants: the current state, in terms of growth: monograph*. Sumy: University Book (in Russ.).
2. Zlobin Y., Sklyar V., Klimentenko A. (2013). *Populations of rare species of plants: the theoretical foundations and methodology of the study: monograph*. Sumy: University Book (in Russ.).
3. Andrienko T., Peregrym M. (2012). *Official lists of regionally rare plants administrative territories of Ukraine (reference book)*. Kyiv: Alterpres (in Ukr.).
4. Prisyi A. (Ed.). (2004). *The Red Book of the Belgorod region. Rare and endangered plants, fungi, lichens and animals*. Belgorod. Official edition (in Russ.).
5. Zolotukhin N. (Ed.). (2002). *The Red Book of the Kursk region. Rare and endangered species of plants and fungi*. Tula. Official edition (in Russ.).
6. Cleopov Y. (1990). *Analysis of the flora of deciduous forests of the European part of the USSR*. Kiyv: Naukova Dumka. (in Russ.).
7. Karpenko K., Rodinka O., Vakal A. et al. (11-16 November 2002). *Distribution, conservation status and recommendations for the protection of rare and endangered plant species the basin of Psyol in the territory of Sumy and Krasnopillya districts of Sumy region*. Ecological studies of river basins of Left Bank Ukraine: Collected Works (based Ukrainian scientific-practical conference). Sumy: SumSPU them. Makarenko (in Ukr.).
8. Panchenko S., Kondratenko V. (2010). Structure of populations *Corydalis cava* and *C. solida* (Fumariaceae) in the forests of the national park "Desnyansko-Starogutsky". *Ukrayinsky botanichny Zhurnal (Ukrainian botanical journal)*. 6, 880-892 (in Ukr.).
9. Zhukova L. (Ed.). (2007). *Ontogenetic atlas of plants: scientific publication*. Vol. 5. Yoshkar-Ola: Margot (in Russ.).
10. Smirnova O., Cheryomushkina V. (1976). Genus *Corydalis* Medic. In Rabotnov T. (Ed.). *Biological Flora of Moscow region*. Edition 2. (pp. 120-129). Moscow: Edition of Moscow state university (in Russ.).
11. Smirnova O., Toporova N. (1987). *Corydalis solida* and Marshall. In Smirnova O. (Ed.). *Diagnoses and keys age states of forest plants. Ephemeroids* (pp 30-35). Moscow: Prometey, Moscow State Pedagogical Institute (in Russ.).
12. Zlobin Y. (2012). Computer software for the analysis of plant populations. *Novyny Sumskogo natsionalnogo agrarnogo universitetu. Seriya "Agronomiya i biologiya" (News of Sumy national agrarian university. Series "Agronomy and biology")*. 2 (23), 3-6. (in Russ.).

13. Kovalenko I. (2005). The structure of population's dominants of herbal-shrub layer in forest area Desnyansko-Starogutskiy National Park. 1. Ontogenetic structure. *Ukrayinsky botanichny Zhurnal (Ukrainian botanical journal)*. 5, 707-714 (in Ukr.).
14. Glotov N. (1998). On the estimation of parameters of the age structure of populations of plants. In Zhukova L., Glotov N., Zhivotovskiy L. (Eds.). *The life of populations in a heterogeneous environment*. Yoshkar-Ola: Periodics of Mariy El (in Russ.).
15. Zhivotovskiy L. (2001). Ontogenetic state, the effective density and classification of populations of plants. *Ecology (Ecologiya)*. 1, 3-7 (in Russ.).

Summary. Kholodkov O. V. *Ontogenetic structure of Corydalis marschalliana (Pall. ex Willd.) Pers. populations on the territory of Sumy Geobotanical Region.*

Introduction Changes at population level are the particular manifestation of biodiversity loss at regional and global levels. Therefore, there is an urgent need for integrated phytopopulation researches, and study of rare and endangered species as the most vulnerable part of plant communities should be one of their priorities. This study should result in elaboration of effective measures to preserve and to protect these species on the basis of computer modeling methods and prediction of coenopopulation development dynamics.

Purpose The aim of this study was to establish ontogenetic structure of *C. marschalliana* coenopopulations in typical forest communities of Ukrainian Left-Bank Forest-Steppe and to define their characteristics for Sumy geobotanical region.

Methods We studied five coenopopulations *C. marschalliana*, located in Sumy geobotanical region. These populations were formed in the following forest communities: №1 – *Fraxineto (excelsioris)–Acereto (platanoiditis)–Quercetum (roboris) franguloso (alni)–aegopodiosum (podagrariae)*, №2 – *Fraxineto (excelsioris)–Aceretum (platanoiditis) coryloso (avellanae)–urticosum (dioici)*, №3 – *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) aegopodiosum (podagrariae)*, №4 – *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) aegopodioso (podagrariae)–stellariosum (holostea)*, №5 – *Acereto (platanoiditis)–Tilieto (cordatae)–Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–aegopodiosum (podagrariae)*. The proportion of different ontogenetic states was determined in studied coenopopulations *C. marschalliana*.

Results We have established ontogenetic populations structure of *Corydalis marschalliana* in Sumy geobotanical region (percentage, %): coenopopulation №1: $p - 39,44; j - 14,79; im - 13,73; v - 7,04; g_1 - 22,18; g_2 - 2,46; g_3 - 0,35; ss - 0; s - 0$; coenopopulation №2: $p - 22,00; j - 10,50; im - 14,00; v - 16,00; g_1 - 36,50; g_2 - 1,00; g_3 - 0; ss - 0; s - 0$; coenopopulation №3: $p - 34,37; j - 13,00; im - 11,15; v - 4,02; g_1 - 33,44; g_2 - 2,79; g_3 - 1,24; ss - 0; s - 0$; coenopopulation №4: $p - 20,85; j - 26,25; im - 17,18; v - 8,69; g_1 - 25,68; g_2 - 0,97; g_3 - 0,39; ss - 0; s - 0$; coenopopulation №5: $p - 16,50; j - 23,62; im - 18,12; v - 10,03; g_1 - 30,10; g_2 - 1,29; g_3 - 0,32; ss - 0; s - 0$.

Also we have established ontogenetic indices of *Corydalis marschalliana* coenopopulations in Sumy geobotanical region: index of resumption, index of aging, generative index, age of population index and correlation coefficient Δ/ω . They had the following values:

1. Index of resumption (%): coenopopulation №1 – 75,00; coenopopulation №2 – 62,50; coenopopulation №3 – 62,54; coenopopulation №4 – 72,97; coenopopulation №5 – 68,28.

2. Index of aging (%): coenopopulation №1 – 0,35; coenopopulation №2 – 0,00; coenopopulation №3 – 1,24; coenopopulation №4 – 0,39; coenopopulation №5 – 0,32.

3. Generative index (%): coenopopulation №1 – 25,00; coenopopulation №2 – 37,50; coenopopulation №3 – 37,46; coenopopulation №4 – 27,03; coenopopulation №5 – 31,72.

4. Age of population index: coenopopulation №1 – 0,00; coenopopulation №2 – 0,00; coenopopulation №3 – 0,02; coenopopulation №4 – 0,01; coenopopulation №5 – 0,00.

5. Correlation coefficient Δ/ω : coenopopulation №1 – 0,09/0,28; coenopopulation №2 – 0,13/0,40; coenopopulation №3 – 0,13/0,36; coenopopulation №4 – 0,10/0,31; coenopopulation №5 – 0,12/0,35.

The belonging of each of the studied coenopopulations to a certain category according to classifications (T.Rabotnov - invasive; L. Zhukova - normal; and L. Zhivotovskiy - young) was defined.

Originality For the first time we conducted integrated phytopopulation researches of *C. marschalliana* coenopopulations in Sumy geobotanical region.

Conclusion All *C. marschalliana* coenopopulations in Sumy geobotanic region are incomplete and bimodal. These populations are characterized by active recovery processes and intense

penetration into forest communities. Thereafter, the significant increase of C. marschalliana representation can happen in the researched phytocoenoses in composition of spring ephemeroid synusia during the next 3-5 years. The morphometric and vitality analyses for evaluation of dimensional parameters and vitality level of individuals and coenopopulations of this species should be used for further researches. Thus, due to integrated analysis of several structure types (ontogenetic, dimensional, vitality), it will be possible to elaborate detailed forecasts of further existence of C. marschalliana coenopopulations and scientific approaches to ensure their protection.

Keywords: *Sumy geobotanic region, Corydalis marschalliana, coenopopulations, ontogenetic structure, ontogenetic spectra*

Сумський національний аграрний університет

Одержано редакцією 22.08.2015

Прийнято до публікації 05.02.2016

УДК 612.8

Н.П. Черненко-Курагіна

ФІЗІОЛОГІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ РОЗУМОВОЇ ДІЯЛЬНОСТІ ЛЮДЕЙ З РІЗНИМИ ІНДИВІДУАЛЬНО-ТИПОЛОГІЧНИМИ ВЛАСТИВОСТЯМИ ВИЩОЇ НЕРВОВОЇ ДІЯЛЬНОСТІ ПРИ НИЗЬКОМУ ТЕМПІ ПЕРЕРОБКИ ІНФОРМАЦІЇ

Досліджували фізіологічні характеристики розумової діяльності у людей з різними індивідуально-типологічними властивостями вищої нервової діяльності (ВНД) з низьким темпом пред'явлення інформації. Виявлена відсутність кореляції та достовірності різниць середніх значень об'єму, якості, швидкісних характеристик розумової діяльності у групах з різним рівнем функціональної рухливості нервових процесів (ФРНП) за умови виконання роботи по переробці інформації з низьким темпом її пред'явлення. Встановлені кореляційні та статистично вірогідні різниці у групах з високим та низьким рівнем ФРНП за показниками індексу продуктивності розумової діяльності. Особи з високим, ніж з низьким, рівнем ФРНП характеризувались низьким індексом продуктивності.

Ключові слова: функціональна рухливість нервових процесів, переробка інформації, розумова діяльність, індивідуально-типологічні властивості вищої нервової діяльності.

Постановка проблеми. Комплексна автоматизація роботи систем управління, широке застосування обчислювальної техніки, використання інформаційних моделей індивідуального і колективного користування, докорінно змінює характер праці – спрощуються жорстко алгоритмізовані функції фахівця, але зростає темп роботи та кількість можливих проблемних ситуацій. Підвищується професійна, індивідуальна значущість і відповідальність за результати і наслідки розумової діяльності. У зв'язку з цим зростає напруження механізмів центральної нервової системи і гомеостатичних констант. Не випадково професійний стрес виділений сьогодні в окрему рубрику в Міжнародній класифікації хвороб (МКХ-10). До того ж, про зростання актуальності вивчення особливостей впливу на організм підвищених інформаційних та психоемоційних навантажень у результаті розумової діяльності в світовій науці в останні роки свідчать роботи присвячені дослідженню таких феноменів як синдром “кароші” – миттєва смерть на робочому місці та “burnout disease”- “випалювання” чи “вигорання” [1]. На “burnout disease” в багатьох високорозвинених країнах Європи, Америки і Японії страждає до 60% працівників, для яких є характерними високі інформаційні та психоемоційні навантаження під час розумової діяльності.

Тому проблеми підвищення працездатності, якості, швидкості розумової роботи, взаємовідносини між втомою, працездатністю і напруженістю при розумовій праці є об'єктом підвищеної уваги фізіологів, гігієністів, психологів впродовж вже багатьох десятиріч. Однак, ще й сьогодні дослідники не лише по-різному трактують їх характер, але й по-різному трактують самі поняття працездатності, напруженості і втоми. Встановлено, що різні особи в умовах як дискретних, так і безперервних навантажень втомлюються по-різному. Автори [2] зазначають, що зміни при розумовій втомі, які відбуваються в організмі різних людей, теж значно відрізняються, незважаючи на однакову силу зовнішніх інформаційних впливів. З літературних джерел ми виявили, що в сучасних психофізіологічних дослідженнях немає одностайної думки про взаємозв'язок швидкості і якості переробки інформації. В одних випадках така залежність описується лінійною математичною моделлю [3], а в інших – зворотною експоненціальною функцією [4]. Припускаємо, що в основі цих відмінностей можуть лежати генетично детерміновані індивідуально-типологічні властивості ВНД.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Огляд літературних джерел вказує на зацікавленість науковців щодо пошуку генетичних маркерів, які впливають на індивідуальність переробки інформації головним мозком. Так, в роботі [5] більш ніж на тисячі здорових дорослих досліджуваних намагались встановити, що робить нас унікальними з огляду на розуміння того, як мозок інтегрує інформацію через складні нейронні зв'язки. Науковцями [6] виявлені загальні генетичні варіанти підкіркових структур мозку людини. Встановлено, що підкіркові області мозку утворюють схеми з корковими областями для координації рухів, навчання, пам'яті і зміна цих схем може призвести до аномальних реакцій. Ідентифікація цих генетичних варіантів дає уявлення про причини мінливості у розвитку людського мозку [7] доведено, що у деяких регіонах мозку, які пов'язані із переробкою зорово-моторної інформації, нейронні схеми у різних людей однакові. Але патерни зв'язків з іншими областями мозку, наприклад таких, як лобна доля, відрізнялися між фізичними особами. "До цього часу ми остаточно не знаємо, як кожна людина створює унікальний неповторний малюнок зв'язків головного мозку, що є фізіологічною основою таких відмінностей?" [7].

Отже, в основі таких відмінностей можуть лежати генетично-обумовлені властивості ВНД, в тому числі як одна з них – функціональна рухливість нервових процесів. Тому ми вирішили, спираючись на наявні літературні дані та проведені нами експериментальні дослідження, встановити зв'язок індивідуально-типологічних властивостей ВНД з фізіологічними характеристиками розумової діяльності за умов пред'явлення та переробки інформації низького ступеня складності.

Мета роботи: встановити зв'язок між фізіологічними характеристиками розумової діяльності і індивідуально-типологічними властивостями ВНД на різних етапах переробки інформації з низьким темпом її пред'явлення.

Методика

У 158 чоловіків, віком 18-21 рік за показником функціональної рухливості нервових процесів визначали індивідуально-типологічні властивості нервової системи. ФРНП досліджували за методикою М.В. Макаренка [8] на комп'ютерному комплексі «Діагност-1» в режимі "нав'язаного ритму" (постійно зростаюче навантаження). Визначали найвищий темп диференціювання позитивних і гальмівних подразників, які слідували один за одним. Кількісним показником ФРНП була максимальна швидкість пред'явлення подразників, на якій обстежуваний робив не більше 5-5,5% помилок. Розумову працездатність діагностували впродовж 30 хвилин з однаковим для всіх обстежуваних низьким темпом пред'явлення для диференціювання та переробки інформації (70 подразників за хвилину). Властивості розумової діяльності характеризували за показниками: якість (за кількістю допущених помилок), об'єм (за кількістю перероблених геометричних фігур) та швидкість переробки інформації, індекс продуктивності на початку (5 хв.), в середині (5 хв.) та наприкінці (5 хв.) роботи. Швидкість переробки інформації визначали за формулою: $A=N/T$ (біт/с), де N- загальна кількість переробленої інформації, T – час виконання завдання. Індекс продуктивності дорівнював – $I_{пр.} = 1/2 * (\text{макс-мін})$ (ум/од), де макс. – максимальна і мін. – мінімальна кількість допущених помилок.

Статистичну обробку даних проводили в електронних таблицях "Excel-2003", Statistica for Windows.

Результати та їх обговорення

В попередній роботі [9] внаслідок порівняльного аналізу ми довели що розумова працездатність залежить від темпу пред'явлення інформації та її тривалості. Об'єм виконаної роботи більший при індивідуально високому і менший при низькому темпі пред'явлення інформації. Якість переробки інформації найнижча при індивідуально

високому темпі в середині та наприкінці розумової діяльності. Також індекс продуктивності при низькому, ніж при високому, темпі пред'явлення інформації був істотно меншим. Так, досліджуваний показник становив $1,56 \pm 0,12$ ум.од. та $3,47 \pm 0,15$ ум.од. відповідно при низькому та високому темпі переробки інформації. Найвищі значення індексу продуктивності спостерігались в середині роботи по переробці інформації.

Припустили, що варіації значень характеристик розумової діяльності у обстежуваних залежали від генетично детермінованих показників індивідуально-типологічних властивостей ВНД, одним з яких є ФРНП. Для з'ясування наявності зв'язків між показниками розумової діяльності та типологічними властивостями ВНД ми зіставили різниці у групах обстежуваних, що відрізнялися рівнем ФРНП. Для цього, методом сигмальних відхилень, обстежуваних поділили на 3 групи: з низьким, середнім та високим її рівнем.

Об'єм і якість переробленої інформації при низькому темпі її пред'явлення не відрізнялась. Так, об'єм для всіх груп становив 2100 зорово-моторних подразників. За цей період розумової діяльності обстежувані з високим та середнім рівнем ФРНП в середньому помилялись $50,01 \pm 5,7$ та $49,9 \pm 7,3$ раз, що становило 2,38% від загального об'єму. Обстежувані з низьким рівнем ФРНП робили $69,8 \pm 9,5$ помилок, що дорівнювало 3,32% ($p > 0,05$). Крім того було встановлено, що кількість помилок у осіб з середнім і з високим рівнем ФРНП від початку і до середини розумової діяльності була постійною і мало змінювалась до кінця розумової діяльності. В той час у обстежуваних з низьким рівнем, якість переробки інформації змінювалась у відповідності до тривалості розумової діяльності: була найвища на початку і наприкінці (в середньому $6,1 \pm 0,98$, та $9,21 \pm 1,44$ помилок), а найнижча - в середині розумової діяльності - $12,74 \pm 1,56$ помилок ($p < 0,05$).

Індекс продуктивності (рис.1) при низькому темпі пред'явлення інформації виявив залежність від індивідуально-типологічних властивостей ВНД лише в середині роботи. Причому в цих умовах він був більшим у обстежуваних з низькою, ніж з високою, ФРНП ($p < 0,05$). Так, індекс продуктивності в середині переробки інформації у осіб з низькою та високою ФРНП відповідно становив $2,05 \pm 0,25$ ум.од. та $0,5 \pm 0,2$ ум.од.. Для уточнення результатів провели кореляційний аналіз. Кореляційний аналіз підтвердив дану особливість для даних умов - $r = 0,37$ ($p < 0,05$).

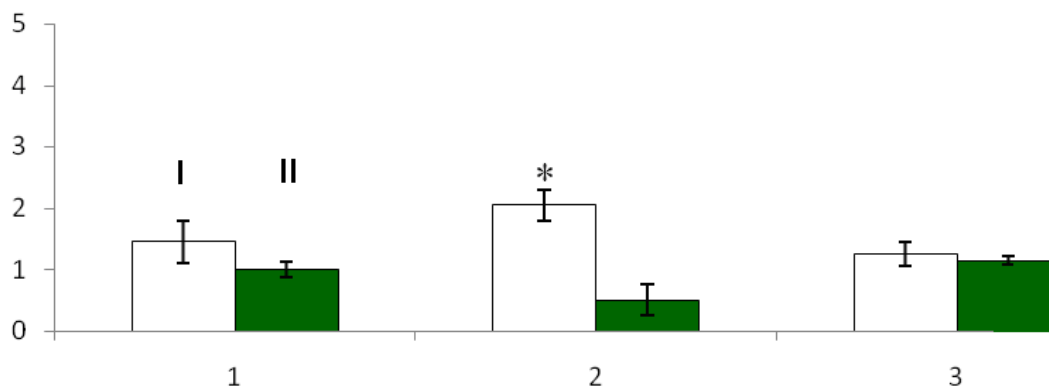


Рис. 1. Індекс продуктивності у обстежуваних з низьким - I та високим - II рівнем функціональної рухливості основних нервових процесів під час переробки інформації з низьким темпом її пред'явлення: * - $< 0,05$ - значущі різниці між показниками обстежуваних з різним рівнем властивостей основних нервових процесів.

Для групи обстежуваних з високим рівнем ФРНП низький темп переробки інформації не сприяв зростанню індексу продуктивності.

Можна припустити, що кожному інформаційному стимулу в корі головного мозку і підкірковому шарі відповідає специфічна просторово-часова мережа збуджених і загальмованих нейронів. Ступінь різниці ансамблів залежить як від різниці нейронів, які входять до його складу (просторовий фактор), так і від ступеня різниці часових характеристик одних і тих нейронів (частотно-інтервальний фактор). Тому часова і просторова синхронізація декількох різних нейрональних мереж збудження, котрі були активовані в оперативній пам'яті має бути на оптимальному рівні залежно від індивідуально-типологічних властивостей ВНД. Незначне збудження у обстежуваних з високим рівнем ФРНП може призводити до розузгодження цієї часової і просторової синхронізації і, як наслідок, до зниження індексу продуктивності. Таким чином, можна припустити, що "монотонія" праці у обстежуваних з високим рівнем ФРНП буде знижувати її продуктивність, що слід враховувати для практики диференційованого підходу до людей у учбовій та професійній діяльності.

Показник розумової діяльності – швидкість переробки інформації (рис.2), що залежить від швидкості утворення нейронних зв'язків, залежності від індивідуально-типологічних властивостей при низькому темпові переробки інформації не проявив.

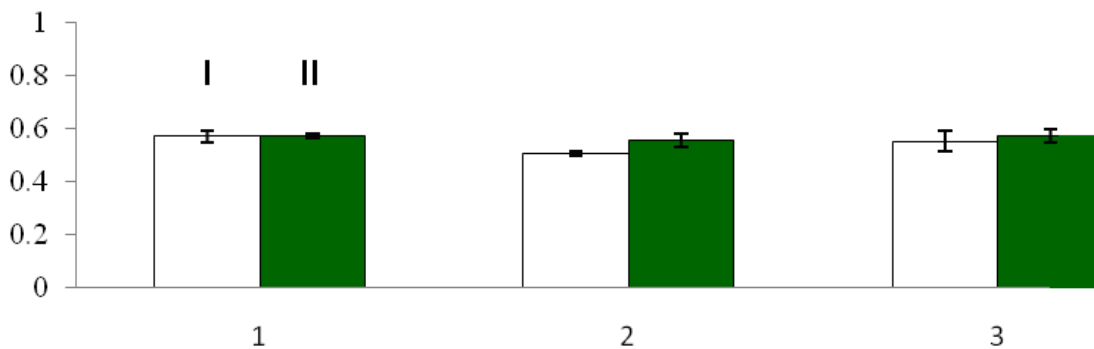


Рис. 2. Швидкість переробки інформації у обстежуваних з низьким - I та високим - II рівнем функціональної рухливості основних нервових процесів під час переробки інформації з низьким темпом її пред'явлення.

Кореляційний аналіз підтвердив дану закономірність – $r=0,15$ ($p<0,05$). В даному випадку індивідуальні різниці переробки інформації, які залежать від динамічних властивостей кортикальних структур, тобто цілої працюючої функціональної системи, що визначається типологічними властивостями виявлено не було. Також, при даному темпі, вони не змінювались в різні періоди переробки інформації. В середньому швидкість переробки інформації для обох груп знаходилась на рівні $0,53 \pm 0,01$ біт/с.

Пояснити результати наших досліджень можна і з точки зору існування двох шляхів для реалізації поведінки в напруженій ситуації. Вищий: сенсорний таламус - сенсорна кора – мигдалевидне тіло та нижчий, прямий шлях: сенсорний таламус – мигдалевидне тіло. Можливо, в умовах переробки інформації з низьким темпом її пред'явлення переважає прямий шлях передачі інформації від сенсорного таламуса до мигдалика, що не вимагає залучення вищих відділів ЦНС і типологічних властивостей ВНД. Тому, фізіологічні характеристики розумової діяльності об'єм, якість і швидкість не залежать від рівня індивідуально-типологічних властивостей ВНД. В той час як індекс продуктивності при низькому темпі в середині роботи по переробці інформації був вищим у осіб з низьким, ніж з високим, рівнем ФРНП, що може вказувати на більш інтенсивні перебудови, які генеруються з різних відділів мозку і нижчий рівень самоорганізації психомоторної діяльності [10,11].

Висновки

1. Виявлена відсутність кореляції та достовірності різниць середніх значень об'єму, якості, швидкісних характеристик розумової діяльності у групах з різним рівнем ФРНП за умови виконання роботи по переробці інформації з низьким темпом її пред'явлення.
2. Встановлені кореляційні та статистично вірогідні різниці у групах з високим та низьким рівнем ФРНП за показниками індексу продуктивності розумової діяльності. Особи з високим, ніж з низьким, рівнем ФРНП характеризувались низьким індексом продуктивності.
3. Науково обґрунтовано необхідність диференційованого підходу до застосування індивідуально-типологічних властивостей вищих відділів центральної нервової системи з метою оцінки та оптимізації розумової діяльності.

Література

1. Predictors of burnout among military mental health providers / Ballenger-Browning K.K., Schmitz K.J., Rothacker J.A., et. al. // *Mil Me.* – 2011; –V.176.– P. 253–260.
2. Особливості адаптації до навчальних навантажень обстежуваних молодших курсів протягом навчального року залежно від властивостей психофізіологічних функцій / С. В. Цяпець, В. П. Фекета, В. В. Барнада [та ін.] // *Фізіологічний журнал* – 2006. – Т.52, № 2. – С. 83 – 97.
3. Rolls E. T. Memory systems in the brain / E. T. Rolls // *Ann. Rev.Psychol.* – 2000. – V.51. – P. 599 – 630.
4. Коробейников Г. В. Психофизиологические механизмы умственной деятельности человека / Коробейников Г. В. – К.: Укр. фосоціол. центр, 2002. – 123 с.
5. A positive-negative mode of population covariation links brain connectivity, demographics and behavior / Smith S. M., Vidaurre N. et. al. // *Nature Neuroscience.* – 2015 –V.18.– P. 1565–1567.
6. Labelling and optical erasure of synaptic memory traces in the motor cortex / Akiko Hayashi-Takagi, Sho Yagishita et. al. // *Nature.* – 2015 –V.525.– P. 333–338.
7. Kamran Khodakhah Neuroscience: Decrypting a brain enigma / Kamran Khodakhah // *Nature.* – 2015 –V. 526.– P. 326–327.
8. Макаренко М.В. Онтогенез психофізіологічних функцій людини/ М.В. Макаренко, В.С. Лизогуб. – Черкаси: Вертикаль, 2011.–255 с.
9. Вегетативне забезпечення розумової роботи з різною швидкістю пред'явлення інформації / Черненко Н. П., Макаренко М. В., Лизогуб В. С. та ін. // *Вісник Черкаського університету.* – 2009. – Вип. 156.– С. 121 – 128.
10. Oprisan, S. A. Phase resetting and phase locking in hybrid circuits of one model of one biological neuron. / Oprisan, S. A., Prinz, A. A., Canavier, C. C. // *Biophysical Journal.* – 2004 –V. 87–P. 2283-2298.
11. Herholz KG Deficits of the cholinergic system in early AD. / Herholz KG, Weisenbach S, Kalbe E. // *Neuropsychologia.* – 2008 – V.46,№6–P. 1642-1647.

References

1. Ballenger-Browning, K.K., Schmitz, K.J., Rothacker, J.A., et. al. (2011) Predictors of burnout among military mental health providers. *Mil Me*, 176 , 253–260.
2. Capecci, S. V., Feketa, V. P. Bernada, V.V. et. al. (2006) Features of adaptation to training loads surveyed Junior courses during the school year, depending on the properties of psychophysiological functions. *Fiziologichnyi zhurnal (Physiology magazine)*, 52, 2, 83 – 97(in Ukr.)
3. Rolls E. T. (2000) Memory systems in the brain. *Ann. Rev.Psychol.*, 51, 599 – 630.
4. Korobeynikov G.V. (2002) *Psychophysiology mechanisms of intellection of man*. Kyiv:Ukr. fosotsiol. Tsentr (in Russ.).
5. Smith S. M., Vidaurre N. et. al. (2015) A positive-negative mode of population covariation links brain connectivity, demographics and behavior. *Nature Neuroscience.* 18. 1565–1567.
6. Akiko Hayashi-Takagi, Sho Yagishita et. al. (2015) Labelling and optical erasure of synaptic memory traces in the motor cortex. *Nature.* 525. 333–338.
7. Kamran Khodakhah (2015) Neuroscience: Decrypting a brain enigma. *Nature.* 526. 326–327.
8. Makarenko M.V. & Lyzogub V.S. (2011) *Physiological functions of human ontogeny* Cherkassy: Vertykal. (in Ukr.)
9. Chernenko N.P. Makarenko M.V., Lyzogub V.S. et. al. (2009) Vegetative providing mental work at different speeds presentation of information. *Visnyk Cherkaskoho universytetu (Herald of Cherkasky University)*. 156. 121 – 128. (in Ukr.).

10. Oprisan, S. A., Prinz, A. A., Canavier, C. C. (2004). Phase resetting and phase locking in hybrid circuits of one model of one biological neuron. *Biophysical Journal*, 87, 2283-2298.
11. Herholz KG, Weisenbach S, Kalbe E. (2008). Deficits of the cholinergic system in early AD. *Neuropsychologia*, 46(6), 1642-7.

Summary. Chernenko-Kuragina N.P. Physiological Characteristics of Mental Activity of People with Different Individual Typological Properties of Higher Nervous Activity at a Low Rate of Processing Information.

Introduction. The rhythm of modern life raises the problem of improving efficiency, quality and speed of mental activity. The key issue of its solution may be individually selected style and rhythm of mental activity as well as qualitative and professional selection. The **purpose** of paper is to find the correlation between physiological characteristics of mental activity and individual-typological properties of higher nervous activity at different stages of processing information with the low rate of giving information.

Methods. Functional Mobility of Nervous Processes (FMNP) is determined in 158 men by M.V. Makarenko's method on "Diagnost-1" computer system. Mental activity is diagnosed during 30 minutes. The rate of giving information is the same for everyone: 70 stimuli per minute.

Results. Productivity index is higher in the subjects with low FMNP than with high one at the low rate of processing information ($p < 0.05$). Correlation analysis confirms this feature ($p < 0.05$). The individual differences of processing information which depend on the dynamic properties of cortical structures, that is the entire working functional system being determined by typological properties, are not found. **Originality.** It is confirmed for the first time that there is no correlation between the volume, quality and speed characteristics of mental activity and the individual-typological properties of higher nervous activity at the low rate of processing information.

Conclusion. There is no correlation and reliable difference of average values between the volume, quality and speed characteristics of mental activities in the groups with the different level of FMNP while processing information with the low rate of giving information. Correlation and statistically reliable differences are found in the groups with the high and low level of FMNP according to the productivity index of mental activity. The individuals with the high level of FMNP are characterized with low productivity level. The necessity of the differentiated approach to applying individual-typological properties of higher parts of central nervous system with the aim of assessing and optimizing mental activity is substantiated.

Key words: functional mobility of nervous processes, processing information, mental activity, individual and typological properties of higher nervous activity.

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією	16.12.2015
Прийнято до публікації	05.02.2016

УДК 612.825.1

V.S. Lyzogub, L.I. Yukhymenko, S.M. Khomenko

FEATURES OF EVOKED BRAIN ACTIVITY NEURODYNAMICS UNDER CONDITIONS OF DIFFERENTIATING VISUAL STIMULI IN PEOPLE WITH HEARING DEPRIVATION

Introduction. *There are no investigations of brain processes in adults with the lack of hearing using EP methods and in complex with neurodynamic study. We suppose that integrative neurophysiological and neurodynamic approach will help to deepen our understanding of activating and regulating systems of brain under the conditions of processing visual information in the investigated persons with hearing deprivation.*

Purpose. *In this regard, the goal of the research is to find out the features of the evoked activity of the brain and neurodynamics under the conditions of differentiating visual irritators in persons with hearing deprivation.*

Methods. *The evoked activity of the brain is investigated according to the indicators of long latent (cortical) visual evoked potentials (LVEP); and neurodynamic characteristics – under the conditions of differentiating visual information. 30 healthy individuals aged 21-25 (control group) without hearing problems and 30 individuals of the same age with hearing deprivation are investigated. The registration of LVEP is performed with the help of computer complex “Nerocom” XAI Medica, in the screened sound- and light-isolated chamber in a sitting position with photo-stimulation of the right and left eye with eyes closed. Non-artifact is analyzed. While analyzing the obtained LVEP curves, the latent periods of P_1 , P_2 , P_3 wave peaks are considered. The investigation of neurodynamics properties are performed on computer system according to the developed method and program “Diagnost-1”. The statistical analysis of the obtained results was carried out by the methods of mathematical statistics using Excel software package.*

Results. *The number of processed irritators during the reaction of differentiation was reliably higher in the investigated individuals with normal hearing compared with the individuals with auditory deprivation function ($p < 0.05$). The time of reaching minimum signal exposition and the minimum time of reaction was reliable longer in the investigated individuals with auditory deprivation ($p < 0.05-0.01$); it indicated lower speed characteristics of neurodynamics. To understand the features of cortical activity during the differentiation of visual information, the results of the evoked activity of the deaf persons' brain was compared to the data of the investigated individuals with normal hearing. It was found that the latency of early components of visual EP in the persons with auditory system deprivation was less than in the investigated individuals with normal hearing. The obtained data show quicker perception of a signal and higher reactivity of cortical cells in the deaf persons at the first stages of information processing that occurs via the rapid sensory fibers of lemniscus projection systems, thalamus-cortical structures and the acquired cross-modal reorganization of the cortex due to the compensatory response of the brain to cell destruction. Besides, the given results confirm the existence of powerful reorganizational compensatory changes of the occipital cortex area of the brain in the deaf persons of the investigated age. The correlation analysis shows the relationship between the indicators of the number of the processed irritators, the time of minimum signal exposition and the duration of the latent period of P_2 component of EP ($p < 0.05$). Concerning the latent period of P_3 component, it was found that cortical activity in response to light flashes was reliably lower in the investigated persons with auditory deprivation ($p < 0.01$).*

Originality. *According to EP, the weak part of the brain mechanisms of processing visual information in the deaf individuals is the information stage which the final formation of corresponding reaction depends on.*

Conclusion.

1. *The correlation has been found between the neurodynamic indicators of the processed stimuli number, the time of signal minimum exposition and the duration of P_2 latent component of EP.*
2. *The initial stages of the evoked brain activity are characterized with the high level of neocortex cell reactivity in the subjects with the deprivation of auditory function.*

3. *Significantly lower reactivity of the brain mechanisms, which provide the final response stage of differentiation, has been found in the deaf individuals compared to the persons with normal hearing.*

Key words: *the evoked brain activity, neurodynamics, hearing deprivation.*

Topicality of Research. The diagnostics of sensory dysfunctions and the study of psycho-physiological mechanisms of their formation is an urgent problem of neurophysiology. Nowadays, great attention is paid to the clarification of cognitive disorders under the conditions of sensory deprivation [1, 2]. Authors point out that the violation of sensory function causes psychic and behavior disorders.

An objective method of studying central nervous system in the individuals with hearing deprivation is the investigation of bioelectric activity of the brain with the evoked potential method which can find the opportunities of brain cortical activity according to the overall reactions of neuron population in response to artificial irritators [3]. It is proved that the amplitude of the early waves of the evoked potential (EP) reflects sensory sensitivity, and the amplitude of late waves is associated with decision criterion [4]. However, there are still contradictory views whether the components of sensory coding correlate with physiological content or they are only links of spatially organized sensory conductivity [5, 6].

The results obtained by neurodynamic investigation on the basis of processing information with differentiating irritators, are equally important [7]. Processing information requires the participation of various links of perception, the identification of an irritator, comparison, analysis and synthesis operations, memory, generalization and forming the programs of an answer.

There are researches using multi-channel EEG registration, visual and auditory evoked potentials and the comparison of the obtained data with behavioral reactions in the sphere of studying the features of interactive activity of human brain with violations of analyzer systems [1, 8]. There are no investigations of brain processes in adults with the lack of hearing using EP methods and in complex with neurodynamic study. We suppose that integrative neurophysiological and neurodynamic approach will help to deepen our understanding of activating and regulating systems of brain under the conditions of processing visual information in the investigated persons with hearing deprivation.

In this regard, the goal of the research is to find out the features of the evoked activity of the brain and neurodynamics under the conditions of differentiating visual irritators in persons with hearing deprivation.

Research Organization and Methods. According to the goal set, a complex of instrumental methods of investigation is used. The evoked activity of the brain is investigated according to the indicators of long latent (cortical) visual evoked potentials (LVEP); and neurodynamic characteristics – under the conditions of differentiating visual information. 30 healthy individuals aged 21-25 (control group) without hearing problems and 30 individuals of the same age with hearing deprivation are investigated.

The registration of LVEP is performed with the help of computer complex “Nerocom” XAI Medica, in the screened sound- and light-isolated chamber in a sitting position with photo-stimulation of the right and left eye with eyes closed. LVEP is registered in response on photo-stimuli for 5 mc with alteration period of $1s \pm 15\%$. Flash intensity does not exceed generally accepted in clinic 0.24-0.35 kJ. The time interval of 300 ms to the emergence of the LED flash is also analyzed. The number of averaging for significant stimuli is within 50-70. Non-artifact is analyzed. While analyzing the obtained LVEP curves, the latent periods of P₁, P₂, P₃ wave peaks are considered. The biopotentials taking from the occipital region are analyzed. Ear ipsilateral electrodes are used as referent.

The investigation of neurodynamics properties are performed on computer system according to the developed method and program "Diagnost-1" [9]. Geometric figures (circle, square and triangle) are applied as visual loading to differentiate information. 5-minute differentiation of stimuli in "feed-back" regime is applied as test loading; it helps the investigated individual to adjust the flow of visual stimuli to the pace optimal for him (the speed of stimuli pace ranges within ± 20 ms depending on the made mistakes: it decreases in case of a mistake, and it increases in case of a correct answer). The total number of the processed visual stimuli, the time of reaching minimal exposition, the minimal time of response, and the number of false responses are determined.

The statistical analysis of the obtained results was carried out by the methods of mathematical statistics using Excel software package. The reliability of changes and differences between comparable values was assessed by the criterion of authenticity difference (t) by Student's table, nonparametric criterion of "U" Wilcoxon-Mann-Whitney.

Results and Discussion. Neurodynamic characteristics were analyzed to find the features of brain mechanisms of differentiating visual stimuli in the investigated individuals with normal hearing and deaf ones (Table 1).

The number of processed irritators during the reaction of differentiation was reliably higher in the investigated individuals with normal hearing compared with the individuals with auditory deprivation function ($p < 0.05$). The time of reaching minimum signal exposition and the minimum time of reaction was reliable longer in the investigated individuals with auditory deprivation ($p < 0.05-0.01$); it indicated lower speed characteristics of neurodynamics.

Table 1.

Dynamics Characteristics under the Conditions of Differentiating Visual Information in the Investigated Individuals with Different State of Hearing Function

Investigated groups	Investigated indicators of neurodynamics			
	Number of processed stimuli	Time of signal minimum exposition (ms)	Minimum time of reaction (ms)	Number of false reactions (%)
Normal hearing	738 $\pm$ 40.2	121 $\pm$ 6.2	30.034 $\pm$ 5.0	46,13 $\pm$ 4.3
Deaf	638 $\pm$ 60.4	266 $\pm$ 4	47.83 $\pm$ 3.2	65.4 $\pm$ 3.7
Reliability of differences	$p < 0.05$	$p < 0.001$	$p < 0.05$	$p < 0.05$

Better quality of processing information was demonstrated by the investigated individuals with normal hearing who had less false reactions ($p < 0.05$).

To understand the features of cortical activity during the differentiation of visual information, the results of the evoked activity of the deaf persons' brain was compared to the data of the investigated individuals with normal hearing. It was found that the latency of early components of visual EP in the persons with auditory system deprivation was less than in the investigated individuals with normal hearing (Fig. 1). In particular, the latency of P₁ components of the investigated persons in both groups was minimum and did not reach the level of reliability and was less in the deaf individuals ($p < 0.05$). It is known that early components (P₁ and P₂) are the result of unconscious identification and the initial stages of specific information processing [1, 3, 5]. The obtained data show quicker perception of a signal and higher reactivity of cortical cells in the deaf persons at the first stages of information processing that occurs via the rapid sensory fibers of lemniscus projection

systems, thalamus-cortical structures and the acquired cross-modal reorganization of the cortex due to the compensatory response of the brain to cell destruction [5, 10]. Besides, the given results confirm the existence of powerful reorganizational compensatory changes of the occipital cortex area of the brain in the deaf persons of the investigated age [2, 8].

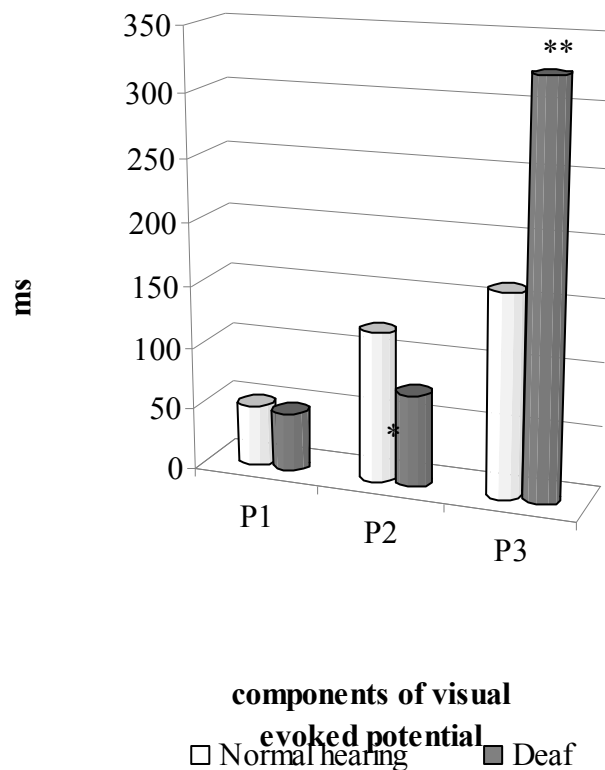


Fig.1. Latency of wave components (median) of visual evoked potentials of the subjects with different state of auditory function; * - difference reliability $p < 0.05$ and ** - $p < 0.01$ relatively to the subjects with normal hearing.

The correlation analysis shows the relationship between the indicators of the number of the processed irritators, the time of minimum signal exposition and the duration of the latent period of P_2 component of EP ($p < 0.05$).

Concerning the latent period of P_3 component, it was found that cortical activity in response to light flashes was reliably lower in the investigated persons with auditory deprivation ($p < 0.01$). P_3 wave is considered to be an indicator of the activity of the brain processes occurring in the primary and secondary areas of the cerebral cortex of the brain [5, 11, 12, 13]. The higher latency of this component in the investigated persons with auditory deprivation confirms the idea that sensory deficit forms the limited circuit of central connections [1], delays the conductivity and transformation of information, causes incomplete analysis and synthesis, complicates the determination of spatial and temporal relationships [6, 14].

The overall response time of the brain in the investigated persons with normal hearing was within the generally accepted clinical standards (to 180-200 ms). The total latency of the analyzed peaks LVEP in the deaf subjects exceeded its by almost 2 times. Probably, reliably longer latent period of P_3 component of LVEP in the deaf subjects shows the insufficient number of the formed synaptic connections, the low speed of information transmission, the imperfection of neurotransmitter systems and brain mechanisms in general, that would allow to show better performance of information processing.

According to modern concepts, late components of the evoked brain activity are associated mostly with nonspecific nuclei of the thalamus, reticular formation systems, limbic complex, and other polysynaptic nonspecific systems, functional activity of which is insufficient for the deaf persons [2, 15].

Thus, for the deaf individuals, the analysis of primary EP peaks with short latency enables to state about the high speed of visual stimuli perception and identification due to compensatory reorganizational reconstructions in the occipital cortex area of the brain. The long latency of late peaks demonstrates “emergency operation” of the formed neuron networks, which are rapidly depleted and do not reach the required level of performance compared to healthy people.

Thus, according to the characteristics of both LVEP and neurodynamics, the auditory deprivation is reflected with low speed characteristics of all the parts of visual analyzer system. At the same time, according to EP, the weak part of the brain mechanisms of processing visual information in the deaf individuals is the information stage which the final formation of corresponding reaction depends on.

Conclusions

1. The correlation has been found between the neurodynamic indicators of the processed stimuli number, the time of signal minimum exposition and the duration of P₂ latent component of EP.
2. The initial stages of the evoked brain activity are characterized with the high level of neocortex cell reactivity in the subjects with the deprivation of auditory function.
3. Significantly lower reactivity of the brain mechanisms, which provide the final response stage of differentiation, has been found in the deaf individuals compared to the persons with normal hearing.

References (in language original)

1. Григорьева Л.П. Дети с проблемами в развитии (комплексная диагностика и коррекция) / Л.П. Григорьева, Л.И. Фильчикова, З.С. Алиева [и др.]; под ред. Л.П. Григорьевой. - М.: ИКЦ Академкнига, 2002. - 415 с.
2. Шидловська Т.В. Сенсоневральна приглухуватість. / Т.В. Шидловська, Д.І. Заболотний, Т.Д. Шидловська. — К.: Логос, 2006. — 779 с.
3. Зенков Л.Р. Функциональная диагностика нервных болезней / Зенков Л.Р., Ронкин М.А. — М.: Медицина, 2013. — 488 с.
4. Иваницкий А.М. Информационные процессы мозга и психическая деятельность. / А.М. Иваницкий, В.Б. Стрелец, И.А. Корсаков. — М.: Наука, 1984. - 101 с.
5. Гнездицкий В.В. Вызванные потенциалы мозга в клинической практике / В.В. Гнездицкий, А.М. Шамшинова. - М.: МЕД-пресс-информ. - 2003. — 264 с.
6. Александров Ю.И. Психофизиология / Ю.И. Александров. - СПб.: Питер, 2001. - 550 с.
7. Лизогуб В.С. Мозговые механизмы функциональной организации сложных слухомоторных реакций / В.С. Лизогуб, Т.В. Кожемяко, Л.І. Юхименко, С.М. Хоменко // Международный Научный Институт «Education» (International Scientific Institute «Education»), Новосибирск. Биологические науки. - IX (16), 2015. — С. 132-136.
8. Новикова Л.А. Нейрофизиологические механизмы зрительной и слуховой депривации / Л.А. Новикова // Физиология человека - 1986. - Т. 12., № 5 — С. 844-856.
9. Макаренко М.В., Лизогуб В.С., Галка М.С., Юхименко Л.І., Хоменко С.М. Спосіб оцінки психофізіологічного стану слухового аналізатору. // Патент на винахід № 96496; Державна служба інтелектуальної власності України МПК А 61В5/16, UA № заявки а 2010 02225; заявл. 01.03.2010; опубл. 10.11.2011, Бюл. № 21.
10. Крыжановский Г.Н. Пластичность в патологии нервной системы / Г.Н. Крыжановский // Журн. неврологии и психиатрии. — 2001, № 2. — С. 4-6.
11. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии / А.Р. Лурия. - М., Просвещение, 2004. - 384с.
12. Dubrovinskaja N.V. Development of attention mechanisms / N.V. Dubrovinskaja // Developing Brain and Cognition (eds. D. Farber and C. Njiokiktjien). Amsterdam: Suyi Publication. 1993. V. 4. P. 134-155.

13. Li W. Iterations of grey matter asymmetries in adolescents with prelingual deafness: a combined VBM and cortical thickness analysis. / W. Li, J. Li, J. Xian, B. Li [at el] // *Restor Neurol Neurosci.* 2013;31(1):1-17. doi: 10.3233/RNN-2012-120269
14. Хомская Е. Д. Нейропсихология: 4-е издание / Е. Д. Хомская. — СПб.: Питер, 2005. — 496 с.
15. Данилова Н.Н. Психофизиология. / Н.Н. Данилова. - М.: Аспект Пресс, 2001. – 373 с.

References

1. Grygoriieva L.P., Filchikova L.I., Aliieva Z.S. (2002). In L.P. Grygoriieva (Ed.). *Children with Development Problems (complex diagnostics and correction)*. Moscow: IKC Academkniga (in Russ.)
2. Shydlovska T.V., Zabolotnyi D.I., Shydlovska T.D. (2006). *Sensorineural Hearing Loss*. Kyiv: Lohos (in Ukr.)
3. Zenkov L.R., Ronkin M.A. (2013). *Functional Diagnostics of Nervous Diseases*. Moscow: Medicine (in Russ.)
4. Ivanitskii A.M., Strelets V.B., Korsakov I.A. (1984). *Information Processes of the Brain and Psychic Activity*. Moscow: Nauka (in Russ.)
5. Gnesditskii V.V., Shamshynova A.M. (2003). *The Evoked Potentials of the Brain in Clinic Practice*. Moscow: MED-Press-Inform (in Russ.)
6. Aleksandrov Y.I. *Psychophysiology*. (2001). St. Petersburg (in Russ.)
7. Lyzogub V.S., Kozhemiako T.V., Yukhymenko L.I., Khomenko S.M. (2015). *Brain Mechanisms of Functional Organization of Complex Auditory Motor Reactions. International Scientific Institute «Educatio»Novosibirsk. Biological Sciences. IX (16)*, 132-136 (in Russ.)
8. Novikova L.A. (1986). *Neurophysiological Mechanisms of Visual and Auditory Deprivation. Human Physiology*, 12, 844-856 (in Russ.)
9. Makarenko M.V., Lyzogub V.S., Galka M.S., Yukhymenko L.I., Khomenko S.M. *Assessment Method of Psychophysiological State of Auditory Analyzer*. // Invention Patent № 96496; State Intellectual Property Service of Ukraine MPK A 61B5/16, UA Application № a 2010 02225; Appl. 01.03.2010; Publ. 10.11.2011, Bul. № 21.
10. Kryzanoskyi G.N. (2001). *Plasticity in Nervous System Pathology Neurology and Psychiatry Journal*, 2, 4-6 (in Russ.)
11. Luriiia A.R. *Fundamentals of Neuropsychology* (2004). Moscow: Prosveshcheniie (in Russ.)
12. Dubrovinskaja N.V. *Development of attention mechanisms* (1993). Amsterdam: Suyi Publication, 4, 134-155 (in Russ.)
13. Li W., Li J., Xian J., Li B. et al (2013). *Iterations of grey matter asymmetries in adolescents with prelingual deafness: a ombined VBM and cortical thickness analysis. Restor Neurol Neurosci*. 31(1), 1-17. doi: 10.3233/RNN-2012-120269
14. Khomskaia Y.D. (2005). *Neuropsychology*: 4th Edition. St. Petersburg (in Russ.)
15. Danilova N.N. (2001). *Psychophysiology*. Moscow: Aspect Press (in Russ.)

Анотація. Лизогуб В.С., Юхименко Л.І., Хоменко С.М. Особливості викликаної активності мозку та нейродинаміки за умови диференціювання зорових подразників у осіб зі слуховою депривацією. За даними викликаної активності мозку та властивостей нейродинаміки досліджували мозкові механізми диференціювання зорових подразників у глухих. Встановлений зв'язок між показниками кількості перероблених подразників, часом мінімальної експозиції сигналу та латентністю компоненту P_2 викликаних потенціалів. Виявлено, що особи з депривацією слуху характеризуються низьким рівнем диференціювання інформації та високою реактивністю клітин неокортексу на початкових етапах викликаної активності мозку.

Ключові слова: викликана активність головного мозку, нейродинаміка, депривація слуху.

**НДІ фізіології імені Михайла Босого Черкаського національного університету
імені Богдана Хмельницького**

Одержано редакцією	26.01.2016
Прийнято до публікації	05.02.2016

Відомості про авторів

Баронова Олена Вікторівна - лікар-цитогенетик молекулярно-цитогенетичної лабораторії медичний центр "Ісіда-IVF" м. Київ, Україна

Бровко Антон Олександрович – біолог молекулярно-цитогенетичної лабораторії медичний центр "Ісіда-IVF" м. Київ, Україна¹. Заочний аспірант кафедри медичної та лабораторної генетики НМАПО імені П.Л. Шупика м. Київ, Україна

Горовенко Наталія Григорівна - доктор медичних наук, професор, член-кореспондент Національної академії медичних наук України, заслужений діяч науки і техніки України, завідувач кафедри медичної та лабораторної генетики НМАПО імені П.Л. Шупика

Коваленко Ігор Миколайович - кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри екології та ботаніки Сумського національного аграрного університету

Коваленко Станіслав Олександрович – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Колосова Олена Вікторівна – молодший науковий співробітник Національного університету фізичного виховання та спорту України

Конограй Володимир Анатолійович – кандидат біологічних наук, доцент кафедри екології та агробіології Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Куценко Тетяна Василівна - кандидат біологічних наук, доцент кафедри фізіології людини і тварин Київського національного університету імені Тараса Шевченка

Лизогуб Володимир Сергійович - доктор біологічних наук, професор, директор НДІ фізіології імені Михайла Босого, професор кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Лисенко Олена Миколаївна - доктор біологічних наук, професор, завідувач лабораторії теорії та методики спортивної підготовки і резервних можливостей спортсменів, Науково-дослідний інститут Національного університету фізичного виховання і спорту України

Макаренко Микола Васильович – доктор біологічних наук, професор, Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Макарчук Микола Юхимович – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри фізіології людини і тварин Київського національного університету імені Тараса Шевченка

Москаленко Олена Петрівна - біолог молекулярно-цитогенетичної лабораторії медичний центр "Ісіда-IVF" м. Київ, Україна

Рожков Ігор Миколайович – доктор біологічних наук, професор, Миколаївський національний університет ім. В.О. Сухомлинського

Скляр Марина Юріївна – начальник наукового відділу Гетьманського національного природного парку

Скляр Юрій Леонідович – кандидат біологічних наук, доцент кафедри землевпорядкування та кадастру Сумського національного аграрного університету

Смаглюк О.Ю. - аспірант, Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Соломаха Володимир Андрійович - доктор біологічних наук, професор, Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Тавокіна Любов Василівна – кандидат біологічних наук, лікар-цитогенетик завідувач молекулярно-цитогенетичної лабораторії медичний центр “Ісіда-IVF” м. Київ, Україна

Фареній Ігор Анатолійович - доктор історичних наук, професор, професор кафедри архівознавства, новітньої історії та спеціальних історичних дисциплін Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Холодков Олексій Володимирович - аспірант кафедри екології та ботаніки Сумського національного аграрного університету

Хоменко Сергій Миколайович - кандидат біологічних наук, доцент кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Черненко Наталія Павлівна - кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Юхименко Лілія Іванівна - кандидат біологічних наук, доцент кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

ЗМІСТ

Макаренко Н.В., Лизогуб В.С. К 80-летию Шафрана Леонида Моисеевича	3
Бондаренко (Рассомагіна) М.П., Кравченко В.І., Бондаренко О.В., Макачук М.Ю. ЕЕГ- кореляти аналізу інформації при проходженні емоційного Струп тесту на фоні пред'явлення зображень IAPS	7
Борецький Г.Г., Рожков І.М. Особливості ультраструктурних змін кортикотропних клітин аденогіпофізу за умов тривалої дії червоного шלאму	19
Воробйов Є.О., Смоляр Н.О., Смаглюк О.Ю., Соломаха В.А. Синтаксономія евтрофних пухнастоберезових боліт у басейні нижньої Сули	26
Завгородня В.А., Коваленко С.О., Рибалко А.В., Токар С.І. Вплив дихання на коливання тривалості інтервалу R-R та серцевого викиду	41
Коваленко І.М. Віталітетна структура популяцій вегетативно-рухомих рослин в лісових екосистемах	51
Колосова О.В. Взаємозв'язок змін Н-рефлексу камбаловидного м'язу людини, викликаних стомленням, та рівня адаптації до фізичного навантаження	59
Конограй В.А. Еколого-ценотичний аналіз флори території Кременчуцького водосховища	67
Лисенко О.М. Зміни кінетичних характеристик реакцій кардіореспіраторної системи при напруженому фізичному навантаженні під впливом втоми	72
Охрей А.Г., Куценко Т.В., Макачук М.Ю. Виконання тесту Струпа з визначенням просторової локалізації стимулів музикантами та немузикантами	82
Скляр М.Ю., Скляр Ю.Л. Укріплення структурних елементів екомережі східної частини Новгород-Сіверського Полісся за рахунок створення нових природно-заповідних об'єктів	90
Тавокіна Л.В., Бровко А.О., Баронова О.В., Москаленко О.П., Горовенко Н.Г. Цитогенетична діагностика хромосомних аномалій за участю Y хромосоми	98
Фареній І. А. Гніздування чорної синиці (<i>Parus ater</i>) у штучних гніздівлях біля села Сокирне на Черкащині	104
Холодков О. В. Онтогенетична структура популяцій <i>Corydalis marschalliana</i> (Pall. ex Willd.) Pers. на території Сумського геоботанічного округу	111

Черненко-Курагіна Н.П.

Фізіологічні характеристики розумової діяльності людей з різними індивідуально-типологічними властивостями вищої нервової діяльності при низькому темпі переробки інформації **120**

Lyzogub V.S., Yukhymenko L.I., Khomenko S.M.

Features of evoked brain activity neurodynamics under conditions of differentiating visual stimuli in people with hearing deprivation **126**

Відомості про авторів **132**

CONTENT

Makarenko N.V. , Lyzogub V.S. Shafran Leonyd Moyseevych - of the 80-year from a birthday	3
Bondarenko (Rassomagina) M., Kravchenko V., Bondarenko O., Makarchuk N. EEG-correlates of analysis of information during emotional Stroop test on the background of IAPS images	7
Boretskyi G.G., Rozhkov I.M. Features of ultrastructural changes of adenohipophysial corticotropic cells under the prolonged exposure of the red mud	19
Vorobyov Y.O., Smolyar N.O., Smaglyuk O.Y., Solomakha V.A. Syntaxonomy of eutrophic white-birch swamps in the basin of Lower Sula	26
Zavhorodnia V.A., Kovalenko S.O., Rybalko A.V., Tokar S.I. The Influence of Respiration upon the Oscillation Duration of R-R Interval and Cardiac Output	41
Kovalenko I. N. Vitality structure of populations of vegetative motile plants in forest ecosystems	51
Kolosova O.V. The relationship of fatigue-induced changes of human soleus Hoffmann reflex and level of adaptation to physical exercise	59
Konogray V. Ecological and coenotic analysis of flora in the territorial Kremenchug reservoir area	67
Lysenko O.N. Change of kinetic characteristics of the reaction of cardiorespiratory system during loads of high intensity under the influence of fatigue	72
Okhrei A., Kutsenko T., Makarchuk M. The fulfillment of Stroop test with identification of spatial localization of stimuli in musicians and non-musicians	82
Skliar M.Iu., Skliar Iu.L. Strengthening of econet structural elements of eastern Novgorod-Seversky Polissya by creating new natural protected areas	90
Tavokina L., Brovko A., Baronova O., Moskalenko O., Gorovenko N. Cytogenetic diagnostic of chromosome abnormalities involving Y chromosome	98
Farenii I. The settlements of the Coal Tits (<i>Parus ater</i>) in the artificial nest boxes near the suburbs of the Sokyrno village in Cherkasy region and oblast	104
Kholodkov O. V. Ontogenetic structure of <i>Corydalis marschalliana</i> (Pall. ex Willd.) Pers. populations on the territory of Sumy Geobotanical Region	111
Chernenko-Kuragina N.P. Physiological Characteristics of Mental Activity of People with Different Individual Typological Properties of Higher Nervous Activity at a Low Rate of Processing Information	

	120
Lyzogub V.S., Yukhymenko L.I., Khomenko S.M.	
Features of evoked brain activity neurodynamics under conditions of differentiating visual stimuli in people with hearing deprivation	126
Information about authors	132