

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
Черкаський національний університет  
імені Богдана Хмельницького

ISSN 2076-5835

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2

Index Copernicus ICV 2018:76.72

*Ulrichsweb*

**ВІСНИК  
ЧЕРКАСЬКОГО  
УНІВЕРСИТЕТУ**

Серія  
**БІОЛОГІЧНІ НАУКИ**

**CHERKASY UNIVERSITY BULLETIN:  
BIOLOGICAL SCIENCES SERIES**

Науковий журнал  
Виходить 2 рази на рік  
Заснований у березні 1997 року

**№2. 2019**

Черкаси – 2019

**Засновник, редакція, видавець і виготовлювач –  
Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького.**  
Свідоцтво про державну перереєстрацію КВ № 21393-11193Р від 25.06.2015.

Науковий збірник містить статті, в яких розглядаються актуальні проблеми сучасної біологічної науки. Авторами робіт є доктори, кандидати наук, аспіранти та студенти вищих навчальних закладів та наукових установ різних регіонів України.

Для широкого кола науковців, викладачів, аспірантів та студентів.

Наказом Міністерства освіти і науки України від 13.07.2015 р. № 747 журнал включено до переліку наукових фахових видань з біологічних наук.

**Випуск №2 наукового журналу Вісник Черкаського університету, серія «Біологічні науки» рекомендовано до друку та до поширення через мережу Інтернет Вченою радою Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького (протокол № 3 від 12 грудня 2019).**

*Журнал індексується у наукометричних базах даних **Index Copernicus (ICV 2018:76.72)**  
**Cite Factor, Google Scholar**, та реферується Українським реферативним журналом «Джерело», журнал зареєстровано в базі даних *Ulrichsweb*.*

#### **Редакційна колегія серії:**

Лизогуб В.С., д.б.н., проф. (відповідальний редактор); Черненко Н.П., к.б.н. (відповідальний секретар); Абуладзе А.В., к.б.н. (Грузія); Анна Радохонська, д.б.н., проф. (Польща); Башенко М.І., академік НААН, д.с.-г.н., проф.; Білоножко В.Я., д.с.-г.н., проф.; Боечко Ф.Ф., член-кор. НАПН України, д.б.н., проф.; Гаврилюк М.Н., к.б.н., доц.; Коваленко С.О., д.б.н., проф.; Ковтун М.Ф., д.б.н., проф.; Конограй В.А., к.б.н., доц.; Макарчук М.Ю., д.б.н., проф.; Мельник Т.О., к.б.н., доц.; Міщенко В.С., д.б.н., проф. (Польща); Освальд Руксенас, д.б.н., проф. (Литва); Спрягайло О.В., к.б.н., доц.; Харченко Д.М., д.психол.н., к.б.н., проф.

За дотримання права інтелектуальної власності, достовірність матеріалів та обґрунтування висновків відповідають автори.

#### **Адреса редакційної колегії:**

18031, Черкаси, бульвар Шевченка, 81, Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького, кафедра анатомії, фізіології та фізичної реабілітації.

Тел. (0472) 45-44-23

<http://bio-ejournal.cdu.edu.ua/index>  
[nataliya-cherненко2005@ukr.net](mailto:nataliya-cherненко2005@ukr.net)

© Черкаський національний  
університет, 2019

УДК: 612.13+612.213+612.223.11

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-3-19

Завгородня В. А.

## ВПЛИВ РІЗНИХ РІВНІВ CO<sub>2</sub> НА ГЕМОДИНАМІКУ: АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

*Проаналізована наукова література, щодо впливу гіпер- і гіпокапнії на центральну та периферичну гемодинаміку людини. Показані зміни опору резистивних судин та швидкості кровотоку при різних рівнях CO<sub>2</sub> в артеріальній крові. Відмічено, що на відміну від прямого судинорозширювального впливу на коронарний кровообіг, гіперкапнія викликає звуження судин у легеневому кровообігу. Також спостерігається реактивність варіабельність серцевого ритму, частоти серцевих скорочень і роботи серця при таких впливах.*

*За сучасними даними чиста зміна серцевої діяльності під час гіперкапнії залежить від балансу між прямим гальмуючим ефектом CO<sub>2</sub> та компенсаторними корективами, опосередкованими шляхами хеморефлексу. Охарактеризовані прояви та механізми дії карбон (IV) оксиду на серцево-судинну систему. Оскільки зменшення концентрації вуглекислого газу в крові приводить до збільшення спорідненості кисню до гемоглобіну, а отже до розвитку гіпоксії з усіма її наслідками, показано порівняно більшу важливість CO<sub>2</sub> для регулювання мозкового кровотоку ніж O<sub>2</sub>. Описані механізми активації оксиду азоту при гіперкапнічних станах та його участь у вазодилатації. Показані сфери застосування контролю рівня карбон (IV) оксиду та можливі порушення при коливаннях його концентрації.*

**Ключові слова:** гіперкапнія, гіпокапнія, CO<sub>2</sub>, гемодинаміка, респіраторний алкалоз, гіпервентиляція.

**Постановка проблеми.** Всупереч загальновідомій думці, що вуглекислий газ шкідливий для людини, на коливання його концентрації лише на 0,1% організм відразу реагує і, завдяки включенню десятків компенсаторних механізмів, повертає його до норми. Нормокапнія – це стан, при якому концентрація вуглекислого газу в артеріальній крові відповідає 35-45 мм рт. ст. [1, 2]. Оптимальний рівень карбон (IV) оксиду в крові, при якому кровопостачання життєво важливих органів здійснюється на 100% знаходиться в межах від 6% до 6,5% [3, 4], а за деякими джерелами становить 5,6% [5]. Концентрація CO<sub>2</sub> від 4,5% до 4% вважається зоною ризику, а 4-3,6% – зоною хвороб. Подальше його зниження від 3,6% до 3% говорить про можливість виникнення небезпечних для життя захворювань. З цього випливає, що рівень вуглекислого газу в артеріальній крові є найважливішим інформаційно-діагностичним показником, а розробка ефективних способів його нормалізації сприятиме ефективному підтриманню здоров'я [6]. Для збереження вмісту CO<sub>2</sub> в нормі існують наступні механізми: спазм бронхів і судин, збільшення продукції холестерину в печінці, як біологічного ізолятора, що ущільнює клітинні мембрани в легенях і судинах, зниження артеріального тиску (гіпотонія), яка призводить до зменшення виведення карбон (IV) оксиду [7].

Найбільш суттєві фізіологічні зміни в організмі виникають при гіперкапнічних впливах на організм. Гіперкапнія – це стан, при якому спостерігається надлишок вуглекислого газу в крові (концентрація його більша за 45 мм рт. ст.). Однією з причин виникнення гіперкапнії, вважають, є погана вентиляція в офісних приміщеннях [8, 9]. Гіпокапнія ж супроводжується зниженням напруження CO<sub>2</sub> в артеріальній крові ( $\leq 35$  мм рт. ст), що виникає внаслідок гіподинамії (гіпокінезії) – нестачі фізичних навантажень, стресів, при глибокому прискороеному диханні (гіпервентиляції), викликане підвищеною стимуляцією центральної нервової системи (гіпертермія, біль, страх, тривожність, гіпоксемія/гіпоксія, прийом ліків, або після інтенсивних занять

спортом). Проявляється симптомами марення, оніміння, поколювання, аритмії, сухість в роті [10, 11, 12, 13, 14].

Гіпервентиляційна гіпокапнія провокує респіраторний алкалоз, а наступні зміни іонів у крові можуть спричинити порушення провідності та збудливості міокарда, що призводить до аритмій та навіть серцевої недостатності. Крім того, гіпокапнія обмежує мозковий кровообіг, що може супроводжуватися ейфорією та втратою свідомості. Це небезпечний компонент високогірної хвороби [15]. З гіпервентиляцією, викликаною лихоманкою, можуть бути пов'язані фебрильні судоми, а гіпокапнія, що виникає внаслідок цього, ймовірно є причиною появи судом [16]. За співвідношенням хвилинної вентиляції до одиниці вироблення вуглекислого газу ( $VE/VCO_2$ ) під час фізичних навантажень можна виявити хворих із синдромом гіпервентиляції [17]. Значення  $etCO_2$  нижче 2,6 кПа (20 мм рт.ст.) використовують для швидкої діагностики внутрішньоанестетичних гострих реакцій гіперчутливості, що може полегшити раннє лікування, оскільки у дослідженнях Gouel-Chéron зі співавт. [18] низький  $etCO_2$  був єдиним фактором, здатним відрізнити легкий їх рівень від важкого.

Ретроспективні дослідження визначили, що гіпокапнія негативно впливає на пацієнтів відділення інтенсивної терапії, які перенесли зупинку серця, та супроводжується неврологічними і летальними наслідками. В той час, як гіперкапнія пов'язана зі швидшим виздоровленням у таких хворих [19]. Гіпервентиляція часто зустрічається у пацієнтів із персистуючою комою після тяжкої мозкової травми (загальний показник: 69%) [20]. В деяких дослідженнях [21] спостереження за ходом хірургічної операції по відеозапису призводило до підвищення частоти дихання і зниження  $etCO_2$  у жінок.

При цьому виникали суттєві зрушення і в гемодинаміці. Разом з тим існують дані, що гіперкапнія покращує перфузію та оксигенацію тканин. Тому клініцисти викликають легку до помірної гіперкапнії під час реперфузійних станів, таких як велика судинна хірургія, трансплантація органів та тканин, які проводять з низьким середнім артеріальним тиском для контролю кровотечі [22]. Отже, дослідження гіпервентиляції та гіперкапнії на організм людини досить численні та обумовлені її наявністю при життєдіяльності, а також застосуванням з метою діагностики, корекції і прогнозування функціонального стану, в медицині, психології.

**Мета статті:** проаналізувати наукову літературу, щодо впливу різних рівнів вуглекислого газу на центральну та периферичну гемодинаміку людини.

### **Виклад основного матеріалу**

Молекулярний карбон (IV) оксид легко проходить через гематоенцефалічний бар'єр та діє на центральні хеморецептори довгастого мозку. Відомо, що у довгастому мозку знаходиться ретротрапезоїдне ядро та рострально-медулярне рафе, які опосередковують адаптаційні зміни в диханні. Ядро складається з двостороннього скупчення глутаматергічних нейронів, що реагують на підвищення місцевого  $PCO_2$  за допомогою клітинно-автономних та паракринних (гліальних) механізмів і отримують додаткову сенсорну інформацію від каротидних тіл. Каротидні тіла безпосередньо та опосередковано стимулюють центр дихання, активуючи ретротрапезоїдне ядро (нормо-або гіперкапнічні умови). При респіраторному алкалозі (гіпоксії) нейрони цього ядра не активуються, а збуджуючий ефект від сонних тіл пригнічується. З іншого боку, пригнічення нейронів ретротрапезоїдного ядра швидко запускає компенсаторне збільшення активності каротидного тіла.

Таким чином, у свідомих ссавців дихання підлягає подвійній і взаємозалежній регуляції зворотного зв'язку хеморецепторами. Залежно від обставин, активність

каротидних тіл та ретротрапезоїдного ядра змінюється в однакових або протилежних напрямках, створюючи адитивний чи компенсаторний вплив на дихання. Ці взаємодії опосередковуються або через зміни в газах крові, або через нейрональні зв'язки стовбура мозку, але їх кінцева дія незмінно полягає в мінімізації артеріальних коливань. До складу цього ядра також входять астроцити, які впливають на вивільнення АТФ залежно від зміни  $\text{CO}_2/\text{H}^+$  для посилення активності хіміочутливих нейронів. Збільшення вуглекислого газу сприяє виділенню АТФ з клітини, це призводить до його руйнування в позаклітинному просторі та звільненню аденозину, що є потужним нейромоделюючим та служить для обмеження функцій хеморецепторів, таким чином пригнічуючи гіпервентиляцію. Вважають, що рострально-медулярне рафе, в якому переважають серотонінергічні нейрони, відіграє провідну роль у регуляції вуглекислого газу. Разом з тим  $\text{CO}_2$  впливає на периферичні хеморецептори дуги аорти. За оцінками, 80% вуглекислого газу сприймається центральними хеморецепторами, тоді як 20% – периферичними [23, 24, 25, 26]. Досліджено, що у молодих чоловіків гіпервентиляція, пов'язана з гіпертермією, спричиненою фізичними вправами, переважно не опосередковується каротидними хеморецепторами [27].

Введений в організм  $\text{CO}_2$  створює стан гіперкапнії, який супроводжується вазодилатацією, що є результатом його прямої дії на гладком'язові клітини артерій, збільшенням капілярного кровотоку і, як наслідок, посилення оксигенації тканин. Також карбон (IV) оксид стимулює секрецію факторів росту, таких як фактор росту ендотелію судин, що призводить до утворення нових кровоносних судин (неоваскуляризації) та реваскуляризації. Вважають, що ендотеліальні клітини є автономним серцево-судинним ендокринним органом, який виконує ряд важливих функцій [28]. Вони є антикоагуляційним бар'єром між кровотоком і периферичними тканинами, регулюють кровотік, місцеве запалення і проліферацію судинних клітин [29]. Ендотелій бере участь у фібринолізі та регуляції імунних реакцій, у вивільненні вазоактивних речовин і дезагрегантів. Клітини ендотелію мають власну ферментативну активність, впливають на клітини гладеньких м'язів, захищаючи від дії вазоконстрикторів, мають рецептори, які сприймають механічні (тиск крові, швидкість кровотоку) та хімічні (рівень гормонів, медіаторів, метаболітів,  $\text{PO}_2$ ) сигнали. Вивчення ролі ендотелію в патогенезі серцево-судинних захворювань привело до розуміння, що ендотелій регулює не тільки периферичний кровообіг, а й інші важливі функції [30, 31]. Втрата функції ендотелію передуює судинним захворюванням [32, 33]. Щоб уникнути цього, потрібно в першу чергу приділяти увагу харчуванню: тривале вживання висококалорійної та жирної їжі може викликати його дисфункцію, що є основним фактором розвитку метаболічного синдрому і патологічних наслідків, включаючи атеросклероз, діабет і гіпертонію. Навпаки, антиоксидантні молекули і поліфеноли, отримані з рослин, виявляють позитивний вплив на функцію ендотелію [29]. На стан ендотеліальних клітин судин також впливає космічне випромінювання: доведено, що рівень смертності від серцево-судинних захворювань у космонавтів 4-5 разів вищий [34]. Виявлено три групи моноцитів, які по різному впливають на функцію макро- і мікросудинних ендотеліоцитів [35].

Серед великої кількості біологічно активних речовин, що виробляються ендотелієм, найважливішим є оксид азоту – NO – це газоподібна сполука з вільним неспареним електроном на зовнішній  $\pi$ -орбіталі, яка за своєю хімічною природою належить до двохатомних нейтральних молекул. Завдяки своїм малим розмірам і відсутності заряду, ця молекула володіє високою проникністю через мембрани субклітинних структур і клітин. Молекули оксиду азоту здатні до вільної дифузії в різних біологічних середовищах, тривалість існування таких молекул достатньо значна [36]. Сьогодні це найдосліджувана молекула, залучена до регуляції серцево-

судинної системи. У 1998 році троє американців – Ферчготт, Ігнаро і Мюрад – були удостоєні премії Нобелівського комітету з фізіології «за відкриття, що стосуються оксиду азоту як сигнальної молекули в серцево-судинній системі». З'ясувалося, що NO є універсальним біологічним регулятором і міститься практично у всіх тканинах людського організму. Ефект впливу визначається концентрацією оксиду азоту. Невелика фізіологічна концентрація NO ( $<10^{-6}$  М) надає цито- і нейропротекторну дію (інгібування активності тромбоцитів, антипроліферативна, антиапоптічна, антиоксидантна, протизапальна). Високі концентрації оксиду азоту викликають цитотоксичний, антибактеріальний, противірусний, протигрибковий вплив та активують запальні процеси. В організмі людини NO синтезується з амінокислоти L-аргініну, яка окислюється атомом кисню в присутності NO-синтази (NOS). Він активує в клітинах гладеньких м'язів гуанілатциклазу, яка стимулює синтез гуанозин-3,5-циклічного монофосфату (ц-ГМФ), що обумовлює вазодилатацію. Вивільнення оксиду азоту відбувається шляхом прямого впливу CO<sub>2</sub> на ендотелій судин. Разом з тим стимулом для активації ендотеліальної NOS може бути мобілізація кальцію внаслідок підвищення концентрації H<sup>+</sup>. Відкриття чутливих до АТФ калієвих каналів (K<sub>АТФ</sub>-каналів) викликає гіперполяризацію клітин гладких м'язів судин. Гіперполяризація гальмує потрапляння Ca<sup>2+</sup> через залежні від напруги Ca<sup>2+</sup>-канали, що призводить до розширення судин [37, 38, 39].

Оксид азоту впливає на цереброваскулярну реактивність CO<sub>2</sub> [40]. Можна припустити, що коронарний судинозвужувальний ефект гіпокапнії може включати зниження активності NO та закриття K<sub>АТР</sub>- та K<sub>v</sub>-каналів [41]. Характерною особливістю NO є здатність швидко (менш ніж за 5 секунд) дифундувати через мембрану клітини, яка його синтезувала, в міжклітинний простір і легко проникати в клітини-мішені. Усередині клітини він активує одні ензими і пригнічує інші, таким чином, беручи участь в регуляції клітинних функцій. По суті, оксид азоту є локальним тканинним гормоном.

Цілий ряд наукових досліджень довели участь NO в багатьох фізіологічних процесах: підтримці серцево-судинного гомеостазу, впливі на тонус судин, проліферації клітин гладких м'язів, міграції та адгезії лейкоцитів і тромбоцитів [42, 43]. Встановлено, що eNOS захищає від патологічного ремоделювання судин, гіпертонії і атеросклерозу. Крім того, знижена експресія і порушення регуляції eNOS, які призводять до зменшення біодоступності оксиду азоту і збільшення продукції супероксиду замість нього, збільшують тяжкість серцево-судинних захворювань. При нормальному функціонуванні ендотелію NO пригнічує утворення комплексів окисленого холестерину з ліпопротеїдами низької щільності (ЛПНЩ), попереджає вазоконстрикторні ефекти тромбоксану A<sub>2</sub>, серотоніну, що виділяються тромбоцитами, знижує стабільність мРНК моноцитарного хемотаксичного фактора, перешкоджає адгезії та агрегації тромбоцитів (ц-ГМФ-залежний механізм), пригнічує експресію прозапальних генів (NF-κB) [44, 45, 46].

При тривалій дії різноманітних ушкоджуючих факторів (гіпоксія, інтоксикація, запалення, гемодинамічні перенавантаження) відбувається поступове виснаження та спотворення компенсаторної дилатуючої властивості ендотелію. Дисфункція судинного ендотелію спостерігається у осіб з підвищеним артеріальним тиском, яка проявляється у вигляді збільшення жорсткості судинної стінки. Припускають, що систематичні фізичні навантаження динамічного характеру сприяють підвищенню ендотелій-залежної релаксації судин [47, 48].

Вуглекислий газ у фізіологічних концентраціях впливає на тонус гладенької мускулатури, розширює дрібні артерії та капіляри, там де вони спазмовані, нормалізує тонус вен, знімає спазм і тонізує атонічні гладенькі м'язи всіх органів. Зменшує

в'язкість колоїдних розчинів, що сприяє покращенню обміну речовин, підвищення швидкості усіх біохімічних процесів [5].

Зменшення концентрації  $\text{CO}_2$  в крові приводить до збільшення спорідненості кисню до гемоглобіну, а отже до розвитку гіпоксії з усіма її наслідками. Пороговою вважають гіпоксію при диханні газовою сумішшю з 17-13% кисню, за якої насичення крові  $\text{O}_2$  знижується до 85% [48, 49, 50]. Суперечливість цих двох хемостилулів представляє складність у кількісній оцінці гемодинамічної реактивності, так як гіпоксія викликає мозкову вазодилатацію, тоді як гіпокапнія, спричинена диханням, викликає звуження судин. Однак, дослідження Willie чітко показує порівняно більшу важливість  $\text{CO}_2$  для регулювання мозкового кровотоку [51, 52].

Встановлено, що у кровоносному руслі  $\text{H}^+$  (рН: 7,2-6,6) та  $\text{CO}_2$  (5% та 10%) викликають артеріальну вазодилатацію. Тоді як введення 15%  $\text{CO}_2$  викликає звуження судин, а локалізоване застосування  $\text{H}^+$  призводить до дилатації артерій. Одночасне застосування  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}^+$  не призводить до прогнозованих адитивних ефектів. Зважаючи на їх потенціал до взаємодії, значення  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}^+$  може полягати в їх здатності змінювати дію інших вазодилаторів [53].

Церебральна судинна система чутлива до зміни як артеріального вуглекислого газу ( $\text{PaCO}_2$ ), так і кисню ( $\text{PaO}_2$ ), завдяки чому гіперкапнія/гіпоксія збільшує, а гіпокапнія/гіпероксія зменшує глобальний мозковий кровотік [54, 55]. Реакція швидкості мозкового кровотоку на зміну концентрації карбон (IV) оксиду обумовлена змінами опору церебральних резистивних судин, механізм яких вивчений не повністю. У здорових людей відповідь мозкового кровотоку на зміну  $\text{CO}_2$  (від гіпокапнії до гіперкапнії) представлена сигмоподібною або лінійною залежністю. Разом з тим, у дослідженнях Duffin зі співавт. досліджено, що судинному руслу притаманне сигмоїдальне зниження опору у відповідь на прогресуюче підвищення рівня вуглекислого газу [27, 56]. При гіпокапнії відзначено значне падіння швидкості кровотоку середньої мозкової артерії та префронтальної церебральної оксигенації [57]. Вазодилатація при введенні карбон (IV) оксиду можлива за рахунок накопичення протонів водню і активації  $\text{K}^+$ -каналів в судинних гладком'язових клітинах з подальшою судинною релаксацією. Вуглекислий газ також підвищує артеріальний тиск (при зворотньому диханні більше 2 хв), що може привести до збільшення перфузного тиску на фоні зриву авторегуляції і впливати на швидкість мозкового кровотоку.

Таким чином, було виявлено поріг  $\text{PetCO}_2$  (42 мм рт. ст.), до досягнення якого посилення мозкового кровотоку відображає істинну цереброваскулярну реактивність на вуглекислий газ, не залежну від зміни системного артеріального тиску, а після – може бути обумовлено не тільки вазодилатуючим ефектом карбон (IV) оксиду, але і збільшенням перфузійного тиску при рості системного АТ [58, 59]. Вважають, що підвищення тонуусу церебральних артерій під дією гіпокапнії є компенсаторним механізмом у відповідь на зменшення ЧСС і пульсового кровонаповнення. Вуглекислота гуморально і рефлексорно з хеморецепторів судинних зон надає стимулюючий вплив на ретикулярну формацію стовбура, а потім на кору головного мозку.

Встановлено [60], що фізичні вправи, які супроводжуються гіпервентиляцією, збільшують мозковий кровотік, що паралельно залежить від  $\text{PetCO}_2$ , більшою мірою у дорослих. У дітей при таких впливах мозковий кровотік змінюється менше, спостерігається менша гіпокапнія, що свідчить про вікові регуляторні механізми мозкового кровотоку під час фізичних навантажень. Разом з тим, підвищення  $\text{CO}_2$  до 0,7-1,2 % протягом 23 днів сприяє підвищенню швидкості мозкового кровотоку на 35% у порівнянні з фоном протягом перших 1-3 днів, після чого цей показник поступово знижується до попереднього рівня. Залежні від часу зміни судинної реактивності

можуть бути обумовлені або затримкою бікарбонату в позаклітинній рідині головного мозку, або прогресивним збільшенням вентиляції, або обох [61, 62].

У численних дослідженнях [63, 64] виявлено, що зміни діаметру внутрішньої сонної артерії позитивно пов'язані з реактивністю  $\text{PaCO}_2$  (~25%): спостерігається значна дилатація та звуження внутрішньої сонної артерії під час гіперкапнії та гіпокапнії відповідно. Індометацин, але не кеторолак або напроксен, помітно знижує дилаторну реакцію внутрішньої сонної артерії на гіперкапнію [65]. Разом з тим, поперечник хребетної артерії не реагує на зміну  $\text{CO}_2$  в артеріальній крові, але при вираженій гіпоксії спостерігається збільшення її діаметру на 9%. Встановлено, що під час гіперкапнії площа поперечного перерізу середньої мозкової артерії зростає приблизно на 8%, а також спостерігається збільшення діаметру нижньої порожнистої вени, що зменшує венозне повернення крові, в результаті чого спостерігається зниження серцевого викиду, та провокує дисфункцію правого шлуночка та його недостатність [66]. При гіпокапнії кровотік внутрішньої сонної артерії, хребтової артерії та середньої мозкової артерії зменшується. Разом з тим швидкість кровотоку у передній та задній мозкових артеріях відзначається меншою реактивністю ніж у хребетній та сонній. Відмічено, що тепловий стрес не змінив реакційну здатність  $\text{CO}_2$  середньої мозкової та хребтової артерії [67].

Досліджено, що тривала сильна гіперкапнія викликає стійку вазодилатацію піяльних артерій, що призводить до гіперперфузії. Слід зазначити, що церебральні судини під час гіперкапнії здатні до подальшого розширення під впливом додаткових мозкових судинорозширювальних засобів і навпаки, спостерігалось значне звуження судин при впливі вазоконстрикторів [68]. Відмічено [70], що середній показник кровотоку у сітківці, вимірний під час гіпокапнії, нормокапнії та гіперкапнії, становить  $8,1 \pm 4,8$ ;  $15,1 \pm 8,5$  і  $27,4 \pm 4,6$  мкл/хв на тканину відповідно, тобто середній приплив крові під час гіпокапнії значно нижчий, ніж при нормокапнії.

Sharkey зі співавт. вважають [69], що гострі зміни рівня вуглекислого газу мають домінуючу роль у визначенні реноваскулярного опору, ніж рівень кисню. Доведено, що гіперкапнічний ацидоз у собак ( $\text{PCO}_2$   $71 \pm 2$  мм рт. ст.) значно зменшує нирковий кровотік і швидкість клубочкової фільтрації при зниженні тиску ниркової перфузії. Оскільки цей ефект ацидозу може бути ліквідований денервацією нирок, можна припустити, що гіперкапнічний ацидоз призводить до стимуляції ниркового нерва.

Так, втрата  $\text{CO}_2$  при гіпервентиляції веде до зсуву кислотно-лужної рівноваги в бік газового алкалозу та викликає звуження коронарних і периферичних судин, судин мозку, кишечника, печінки, нирок і розширення судин скелетних м'язів. Відбувається перерозподіл регіонального кровообігу та спостерігається зниження коронарного і мозкового кровотоку. Доведено, що більша частина пацієнтів з гострим інсультом є гіпокапнічними [71, 72, 73, 74]. Встановлено, що коронарний кровотік лінійно корелює з  $\text{PaCO}_2$  у широкому діапазоні значень (10–90 мм рт. ст.).

Підвищення рівня  $\text{CO}_2$  супроводжується збільшенням коронарного кровотоку, що пов'язано з прямим розслабленням гладенької мускулатури коронарних артеріол та відбувається незалежно від  $\beta$ -адренергічних рецепторів. Так, гіперкапнія, як коронарний вазодилатор, здатна долати прямий судинозвужувальний ефект підвищеного  $\text{PO}_2$ , але міокардіальний аеробний обмін при цьому порушується [75]. У пацієнтів зі стенокардією показано, що гіпервентиляція викликає звуження коронарної артерії, зменшення коронарного кровотоку та прояв аномальних змін сегмента ST-T, ідентичних тим, що виникають при ішемії. Однак, введення 4,9%  $\text{CO}_2$  до вдихуваного повітря скасовує аномальні електрокардіографічні зміни, спричинені гіпервентиляцією, що свідчить про те, що гіпокапнія відіграє ключову роль у генезі цих змін [76]. Досліджено, що екстремальна гіпервентиляція ( $\text{PaCO}_2$  приблизно



10 мм рт.ст.) може викликати сильну коронарну вазоконстрикцію з відповідним виведенням кисню (до 90%), що зменшує міокардіальну оксигенацію, підвищує вироблення лактату та призводить до порушення роботи серця. Відмічено, що коронарні прекапілярні сфінктери в основному контролюються парціальним тиском кисню. Однак  $\text{CO}_2$  схоже, має диференціальний вплив на гладку мускулатуру, яка контролює діаметр судин артеріолярного опору [76].

У дослідженнях показано, що під впливом гіпервентиляції спостерігається зниження варіабельності серцевого ритму та підвищення варіабельності інтервалу QT на електрокардіограмі, збільшення ЧСС. Разом з тим уповільнене дихання з низьким відношенням вдиху-видиху, що супроводжується гіперкапнією, пов'язано з більшою потужністю у високочастотній складовій варіабельності серцевого ритму. За аналізом досліджень, цілком можливо, що рівень вуглекислого газу в артеріальній крові залежить від частоти дихання [77, 78, 79, 80, 81]. Збільшення концентрації  $\text{CO}_2$  сприяє гіпертрофії правого шлуночка та появу аритмій. Також продукує негативні інотропні та хронотропні ефекти (виникнення брадикардії), внаслідок зміни чутливості ядер блукаючого нерва впливом  $\text{CO}_2$ , що сповільнює серцеву діяльність. Негативний інотропний ефект зумовлений внутрішньоклітинним, а не позаклітинним ацидозом.  $\text{CO}_2$  може легко дифундувати по мембрані клітин міокарда і знижувати внутрішньоклітинний рН (через дисоціацію вуглекислоти на  $\text{H}^+$  та  $\text{HCO}_3^-$ ), тоді як клітинні мембрани відносно непроникні для позаклітинного  $\text{H}^+$ . Зниження скорочувальної здатності міокарда під час внутрішньоклітинного ацидозу обумовлюється властивістю  $\text{H}^+$  впливати на кілька етапів шляху зчеплення-скорочення, включаючи дифузію  $\text{Ca}^{2+}$  до міофіламентів та реакцію міофіламентів на  $\text{Ca}^{2+}$  [82]. Як відомо, низький кінцевий прилив  $\text{CO}_2$  ( $\text{etCO}_2$ ) пов'язаний із низьким серцевим викидом. На думку Del Pozzi, тривала гіпокапнія та церебральна ішемія призводять до симпатикотонії, тахікардії та статистично значного підвищення артеріального тиску [83].

У сукупності отримані на сьогодні результати показують, що чиста зміна серцевої діяльності під час гіперкапнії залежить від балансу між прямим гальмуючим ефектом  $\text{CO}_2$  та компенсаторними корективами, опосередкованими шляхами хеморефлексу.

На відміну від прямого судинорозширювального впливу на коронарний кровообіг, гіперкапнія викликає звуження судин у легеневому кровообігу. Дослідження ізольованих судинних препаратів гладкої мускулатури показують, що ця диференціальна реактивність коронарного та легеневого кровообігу може бути пов'язана, принаймні частково, протилежним, тканинно-специфічним впливом на канали  $\text{K}_v$ , тобто  $\text{K}^+$ -струм збільшується в гладеньких м'язах коронарних судин і зменшується в гладком'язових клітинах легневих судин. Разом з тим відмічено [84], що помірна гіпокапнія ( $\text{PetCO}_2=28\pm 5$  мм рт.ст.) призводить до зниження опору легневих судин та середнього тиску легеневої артерії на 33% та 25% відповідно та не має інших гемодинамічних чи респіраторних ефектів, що може бути використано при реабілітації дорослих після заміни мітрального клапана. Доведено [85], що при внутрішньовенній ін'єкції 0,4 мл/кг  $\text{CO}_2$  у поросят спостерігали збільшення вентиляційного мертвого простору, легеневого судинного опору та зниження серцевого викиду, яке тривало протягом 4-х годин спостереження. Середній артеріальний тиск та частота серцевих скорочень при таких впливах були незмінними. Ранньою ознакою емболізації було швидке падіння кінцевих припливних  $\text{CO}_2$  та  $\text{PaO}_2$  та підвищення  $\text{PaCO}_2$ .

При гіпервентиляції знижується внутрічерепний тиск за рахунок індукції церебральної вазоконстрикції з подальшим зменшенням об'єму церебральної крові, що застосовується клініцистами під час гострих черепно-мозкових травмах та при внутрішньочерепних крововиливах. Однак при гіперкапнії не спостерігається явних

змін середнього артеріального тиску або чутливості до барорефлексу. Разом з тим, швидкість кровотоку середньої мозкової артерії та фаза в дуже низькому частотному діапазоні знижуються під час найважчого рівня гіпер- та гіпокапнії ( $P < 0,05$ ) і пов'язані з підвищенням вентиляції ( $R = 0,42-0,52$  відповідно;  $P < 0.001$ ). Це може свідчити про те, що саме гіпервентиляція, а не  $\text{PaCO}_2$ , має важливий вплив на динамічну церебральну авторегуляцію.

Дія вуглекислого газу розширює периферичні артеріоли, внаслідок чого спостерігається перерозподіл крові на користь збільшення периферичного об'єму, при цьому точка рівноваги фільтрації в капілярах зміщується дистально, що призводить до переміщення рідини за межі судинного русла і втрати об'єму плазми. Відповідно, ефективний об'єм циркуляції зменшується, що стимулює симпатичну нервову систему, продукцію реніну і вазопресину. З ціллю збереження внутрісудинного об'єму, нирки реагують вазоконстрикцією і затримують натрій [86, 87, 88].

### Висновки

Таким чином, проведена значна кількість досліджень щодо впливу вуглекислого газу на гемодинаміку людини і тварин. Однак, на сьогодні існує низка суперечливих питань щодо механізму зміни опору церебральних резистивних та легеневих судин, відсутні дослідження індивідуальних змін гемодинаміки залежно від різного рівня  $\text{CO}_2$ .

Тому аналіз літератури вказує на необхідність подальших досліджень як методичних, так і теоретичних аспектів впливу карбон (IV) оксиду на центральну та периферичну гемодинаміку.

### Література

1. Дроговоз С. М., Штриголь С. Ю., Кононенко А. В., Зупанец М. В., Штробля А. Л. Механізм действия карбокситерапии. *Фармакологія та лікарська токсикологія*. 2016. № 6 (51). С.12-20. doi: <https://doi.org/10.24959/ubphj.18.192>.
2. Kavanagh B. Normocapnia vs hypercapnia. *Minerva Anesthesiologica*, 2002. № 68 (5). P. 346-350.
3. Семенов А. М. Особливості регуляції функціонального стану людини дихальною гімнастикою та масажем. *Науковий часопис НПУ імені М.П. Драгоманова*. 2016. № 2 (71). С. 303-306.
4. Мишустин Ю. Н. Выход из тупика. Ошибки медицины исправляет физиология. Самара: ОАО «Издательство «Самарский Дом печати», 2007. 80 с.
5. Lyzogub V. G., Savchenko A. V., Zapeka J. S., Baytser M. S. Роль вуглекислого газу в організмі людини. *Перший незалежний науковий вісник*. 2015. № 4. С. 29-32.
6. Шаов М. Т., Шаова З. А., Пшикова О. В. Изменение концентрации углекислого газа в крови человека под воздействием электроакустических сигналов нервных клеток. *Юг России: экология, развитие*. 2009. № 1. С.136-141. doi: <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2009-1-159-164>.
7. Дроговоз С. М., Штриголь С. Ю., Кононенко А. В., Зупанец М. В., Штриголь С. Ю., Зупанец М. В. Фармакологическое обоснование карбокситерапии ( $\text{CO}_2$ -терапии). *Фармакологія та лікарська токсикологія*. 2017. № 1 (52). С. 73-77.
8. Лобанов Д. В., Шенс Р. А. Анализ параметров микроклимата в помещениях умственного труда с применением ПЭВМ. *Жилищное хозяйство и коммунальная инфраструктура*. 2018. №1. С. 47-53.
9. Таурит В. Р., Кораблева Н. А. Численное исследование соответствия концентрации  $\text{CO}_2$  в зоне пребывания людей природному воздуху при оборудовании помещения вытесняющей вентиляцией нового поколения. *Вестник гражданских инженеров*. 2016. №2. С. 158-162.
10. Баймаканова Г. Е. Интерпретация показателей газов артериальной крови. *Атмосфера. Пульмонология і алергологія*. 2013. № 2. С.42-45.
11. Khat L., Gustavo A., Leibaschoff H. Clinical prospective study on the use of subcutaneous carboxytherapy in the treatment of diabetic foot ulcer. *Surgical technology international*. 2018. № 32. P. 1-10.
12. Понимасов О. Е. Экстернальные проявления гипоксии при подводном нырянии без дыхательного аппарата. *Инновационная наука: прошлое, настоящее, будущее*. 2016. №4. С. 145-147.
13. Sharma S., Hashmi M. F., Rawat D. Hypocapnia. Island: StatPearls, 2019. 150 p.
14. Sur M., Shah A. D. Alkalosis. Florida: StatPearls, 2019. 160 p.
15. Stroeve Y. I., Churilov L. P. Hyperventilation hypocapnia as the leonardo da vinci's syndrome. *Psychiatr Danub*. 2019. № 31(1). P. 75-78.

16. Sachan D., Goyal S. Association of hypocapnia in children with febrile seizures. *J Pediatr Neurosci.* 2018. № 13(4). P. 388-391. doi: 10.4103/JPN.JPN\_73\_18.
17. Brat K., Stastna N., Merta Z., Olson L. J., Johnson B. D., Cundrle I. Jr. Cardiopulmonary exercise testing for identification of patients with hyperventilation syndrome. *PLoS One.* 2019. № 14(4). P. e0215997. doi: 10.1371/journal.pone.0215997.
18. Gouel-Chéron A., de Chaisemartin L., Jönsson F., Nicaise-Roland P., Granger V., Sabahov A., Guinépain M. T., Chollet-Martin S., Bruhns P., Neukirch C., Longrois D., NASA study group. Lowend-tidal CO<sub>2</sub> as a real-time severity marker of intra-anaesthetic acute hypersensitivity reactions. *Br J Anaesth.* 2017. № 119 (5). P. 908-917. doi: 10.1093/bja/aex260.
19. Eastwood G. M., Young P. J., Bellomo R. The impact of oxygen and carbon dioxide management on outcome after cardiac arrest. *Curr Opin Crit Care* 2014. № 20(3). P. 266-72. doi: 10.1097/MCC.0000000000000084.
20. Esnault P., Roubin J., Cardinale M., D'Aranda E., Montcriol A., Cungi P. J., Goutorbe P., Joubert C., Dagain A., Meaudre E. Spontaneous hyperventilation in severe traumatic brain injury: incidence and association with poor neurological outcome. *Neurocrit Care.* 2019. № 30 (2). P. 405-413. doi: 10.1007/s12028-018-0639-0.
21. Harrison J. M., Gilchrist P. T., Corovic T. S., Bogetti C., Song Y., Bacon S. L., Ditto B. Respiratory and hemodynamic contributions to emotion-related pre-syncope vasovagal symptoms. *Biol Psychol.* 2017. № 127. P. 46-52. doi: 10.1016/j.biopsycho.2017.04.011.
22. Singh U. P. Evidence-based role of hypercapnia and exhalation phase in vagus nerve stimulation: insights into hypercapnic yoga breathing exercises. *Journal of yoga & physical therapy.* 2017. № 7 (3). P. 1000270-1000276. doi:10.4172/2157-7595.1000276.
23. Guyenet P. G., Stornetta R. L., Abbott S. B., Depuy S. D., Kanbar R. The retrotrapezoid nucleus and breathing. *Arterial Chemoreception.* 2012. № 758. P. 115-122. doi: 10.1007/978-94-007-4584-1\_16.
24. Guyenet P. G., Bayliss D. A., Stornetta R. L., Kanbar R., Shi Y., Holloway B. B., Souza G. M. P. R., Basting T. M., Abbott S. B. G., Wenker I. C. Interdependent feedback regulation of breathing by the carotid bodies and the retrotrapezoid nucleus. *J Physiol.* 2018. № 596 (15). P. 3029-3042. doi: 10.1113/JP274357.
25. Bhandare A., Huckstepp R., Dale N. Analyzing the brainstem circuits for respiratory chemosensitivity in freely moving mice. *bioRxiv.* 2019. № 492041. P. 1-15. doi:10.1101/492041.
26. Falquetto B., Oliveira L. M., Takakura A. C., Mulkey D. K., Moreira T. S. Inhibition of the hypercapnic ventilatory response by adenosine in the retrotrapezoid nucleus in awake rats. *Neuropharmacology.* 2018. № 138. P. 47-56. doi:10.1016/j.neuropharm.2018.05.029.
27. Fujii N., Kashihara M., Kenny G. P., Honda Y., Fujimoto T., Cao Y., Nishiyasu T. Carotid chemoreceptors have a limited role in mediating the hyperthermia-induced hyperventilation in exercising humans. *J Appl Physiol.* 2019. № 126 (2). P. 305-313. doi: 10.1152/jappphysiol.00562.2018.
28. Drogovoz S. M., Zelenkova H., Shtroblya A. L., Asadullayeva N. Y., Ulanova V. A. The potential of carboxytherapy in diseases of the urogenital system organs. *Clinical pharmacy.* 2018. № 22 (2). P. 4-9. doi: <https://doi.org/10.24959/cphj.18.1458>.
29. Wojtala M., Pirola L., Balcerczyk A. Modulation of the vascular endothelium functioning by dietary components, the role of epigenetics. *BioFactors.* 2017. № 43(1). P. 5-16. doi: <https://doi.org/10.1002/biof.1306>.
30. Xinchun Pi, Liang Xie, Patterson C. Emerging roles of vascular endothelium in metabolic homeostasis. *Circulation Research.* 2018. № 123. P. 477-494. doi: <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.118.313237>.
31. Сяксте Н. И., Дзинтаре М. Я., Калвиньш И. Я. Роль индукции NO в механизме действия цитопротектора олвазола – оригинального регулятора эндотелиальной функции. *Медицинські перспективи.* 2012. № 17(2). С. 4-13. doi: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/Мр\\_2012\\_17\\_2\\_3](http://nbuv.gov.ua/UJRN/Мр_2012_17_2_3).
32. Стражеско И. Д., Акашева Д. У., Дудинская Е. Н., Ткачева О. Н. Старение сосудов: основные признаки и механизмы. *Кардиоваскулярная терапия и профилактика.* 2012. № 11 (4). С. 93-100. doi: <https://doi.org/10.15829/1728-8800-2012-4-93-100>.
33. Rajendran P., Rengarajan T., Thangavel J., Nishigaki Y., Sakthisekaran D., Sethi G., Nishigaki I. The vascular endothelium and human diseases. *International Journal Biological Sciences.* 2013. № 9 (10). P. 1057-69. doi: 10.7150/ijbs.7502.
34. Cahill P. A., Redmond E. M. Vascular endothelium – gatekeeper of vessel health. *Atherosclerosis.* 2016. № 248. P. 97-109. doi: <https://doi.org/10.1016/j.atherosclerosis.2016.03.007>.
35. Delp M. D., Charvat J. M., Limoli C. L., Globus R. K., Ghosh P. Apollo lunar astronauts show higher cardiovascular disease mortality: possible deep space radiation effects on the vascular endothelium. *Scientific Reports.* 2016. № 6. P. 29901. doi: <https://doi.org/10.1038/srep29901>.
36. Collison J. L., Carlin L. M., Eichmann M., Geissmann F., Peakman M. Heterogeneity in the locomotory behavior of human monocyte subsets over human vascular endothelium in vitro. *Journal Immunology.* 2015. № 195 (3). P. 1162-1170. doi: <https://doi.org/10.4049/jimmunol.1401806>.

37. Дударь А. И. Открытие и исследования оксида азота в биологических системах: ретроспективный анализ. *Наука. Мысль: электронный периодический журнал*. 2015. № 6. С. 8-13.
38. Кузнецова В. Л., Соловьева А. Г. Оксид азота: свойства, биологическая роль, механизмы действия. *Современные проблемы науки и образования*. 2015. № 4. С. 11.
39. Maron B. A., Michel T. Subcellular localization of oxidants and redox modulation of endothelial nitric oxide synthase. *Circulation Journal*. 2012. № 76 (11). P. 2497-2512. doi: 10.1253 / circj.cj-12-1207.
40. Qian J., Fulton D. Post-translational regulation of endothelial nitric oxide synthase in vascular endothelium. *Front. Physiol*. 2013. № 4. 347. doi: <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00347>.
41. Jahshan S., Dayan L., Jacob G. Nitric oxide-sensitive guanylyl cyclase signaling affects CO<sub>2</sub>-dependent but not pressure-dependent regulation of cerebral blood flow. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 2017. № 312 (6). P. R948-R955. doi: 10.1152/ajpregu.00241.2016.
42. Dick G. M., Bratz I. N., Borbouse L., Payne G. A., Dincer U. D., Knudson J. D., Rogers P. A., Tune J. D. Voltage-dependent K<sup>+</sup> channels regulate the duration of reactive hyperemia in the canine coronary circulation. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*. 2011. № 294. P. H2371–81. doi: 10.1016 / j.yjmcc.2011.07.004.
43. Forstermann U., Munzel T. Endothelial nitric oxide synthase in vascular disease: from marvel to menace. *Circulation*. 2006. № 113 (13). P.1708-14. doi: 10.1161/CIRCULATIONAHA.105.602532.
44. Levett D. Z., Fernandez B. O., Riley H. L., Martin D. S., Mitchell K., Leckstrom C. A., Ince C., Whipp B. J., Mythen M. G., Montgomery H. E., Grocott M. P., Feelisch M. The role of nitrogen oxides in human adaptation to hypoxia. *Scientific Reports*. 2011. № 1. P. 109. doi: <https://doi.org/10.1038/srep00109>.
45. Kuhlencordt P. J., Chen J., Han F., Astern J., Huang P. L. Genetic deficiency of inducible nitric oxide synthase reduces atherosclerosis and lowers plasma lipid peroxides in apolipoprotein E-knockout mice. *Circulation*. 2001. № 103 (25). P. 3099-104. doi: 10.1161/01.cir.103.25.3099.
46. Ozaki K., Ohnishi Y., Iida A., Sekine A., Yamada R., Tsunoda T., Sato H., Sato H., Hori M., Nakamura Y., Tanaka T. Functional SNPs in the lymphotoxin-alpha gene that are associated with susceptibility to myocardial infarction. *Nat Genet*. 2002. № 32 (4). P. 650-4. doi: 10.1038 / ng1047.
47. Викулов А. Д., Дратцев Е. Ю., Мельников А. А., Алехин В. В. Сосудистый тонус и регулярные физические нагрузки. *Физиология человека*. 2009. Т. 35. № 5. С. 127-133.
48. Гришин О. В., Басалаева С. В., Уманцева Н. Д., Устюжанинова Н. В., Гришин В. Г., Митрофанов И. М. Увеличение скорости выделения CO<sub>2</sub> в покое при кратковременной гипоксии у здоровых людей. *Физиология человека*. 2011. Т. 37. № 5. С.77-83.
49. Буков Ю. А., Белоусова И. М. Использование дыхательного тренажера в учебном процессе по физическому воспитанию с целью коррекции вентиляционных типов у студентов подготовительной медицинской группы. *Ученые записки университета имени П.Ф. Лесгафта*. 2016. № 2 (132). С. 49-54.
50. Дрогозов С. М., Штрыголь С. Ю., Кононенко А. В., Зупанец М. В., Штрыголь С. Ю., Зупанец М. В. Фармакологическое обоснование карбокситерапии (CO<sub>2</sub>-терапии). *Фармакологія та лікарська токсикологія*. 2017. №1 (52). С. 73-77.
51. Lafave H. C., Zouboules S. M., James M. A., Purdy G. M., Rees J. L., Steinback C. D., Ondrus P., Brutsaert T. D., Nysten H. E., Nysten C. E., Hoiland R. L., Sherpa M. T., Day T. A. Steady-state cerebral blood flow regulation at altitude: interaction between oxygen and carbon dioxide. *EurJApplPhysiol*. 2019. № 119 (11-12). P. 2529-2544. doi: 10.1007/s00421-019-04206-6.
52. Willie C. K., MacLeod D. B., Smith K. J., Lewis N. C., Foster G. E., Ikeda K., Hoiland R. L., Ainslie P. N. The contribution of arterial blood gases in cerebral blood flow regulation and fuel utilization in man at high altitude. *J Cereb Blood Flow Metab*. 2015. № 35 (5). P. 873-81. doi:10.1038/jcbfm.2015.4.
53. Charter M. E., Lamb I. R., Murrant C. L. Arteriolar and capillary responses to CO<sub>2</sub> and H<sup>+</sup> in hamster skeletal muscle microvasculature: Implications for active hyperemia. *Microcirculation*. 2018. № 25 (7). P. e12494. doi: 10.1111/micc.12494.
54. Immink R. V., Pott F. C., Secher N. H., van Lieshout J. J. Hyperventilation, cerebral perfusion and syncope. *J Appl Physiol*. 2014. № 116 (7). P. 844-51. doi: 10.1152/jappphysiol.00637.2013.
55. Ainslie P. N., Celi L., Grattan K., Peebles K., Ogoh, S. Dynamic cerebral autoregulation and baroreflex sensitivity during mode stand severestep changes in arterial PCO<sub>2</sub>. *Brain Res*. 2008. № 1230. P. 115-24. doi: 10.1016/j.brainres.2008.07.048.
56. Duffin J., Sobczyk O., Crawley A., Poublanc J., Venkatraghavan L., Sam K., Mutch A., Mikulis D., Fisher J. The role of vascular resistance in BOLD responses to progressive hypercapnia. *HumBrainMapp*. 2017. № 38 (11). P. 5590-5602. doi: 10.1002/hbm.23751.
57. Friend A. T., Balanos G. M., Lucas S. J. E. Isolating the independent effects of hypoxia and hyperventilation-induced hypocapnia on cerebral haemodynamics and cognitive function. *Exp Physiol*. 2019. № 104 (10). P. 1482-1493. doi: 10.1113/EP087602.

58. Kulikov V. P., Tregub P. P., Osipov I. S., Trukhanov A. I. Hypercapnic hypoxia as a potential means to extend life expectancy and improve physiological activity in mice. *Biogerontology*. 2019. № 20 (5). P. 677-686. doi: 10.1007/s10522-019-09821-6.
59. Stocchetti N., Maas A. I., Chieragato A., Van Der Plas A. A. Hyperventilation in head injury. *Chest*. 2005. № 127 (5). P. 1812-1827. doi:10.1378/chest.127.5.1812.
60. Ellis L. A., Ainslie P. N., Armstrong V. A., Morris L. E., Simair R. G., Sletten N. R., Tallon C. M., McManus A. M. Anterior cerebral blood velocity and end-tidal CO<sub>2</sub> responses to exercise differ in children and adults. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*. 2017. № 312 (6). P. H1195-H1202. doi: 10.1152/ajpheart.00034.2017.
61. Cassaglia P. A., Griffiths R. I., Walker A. M. Sympathetic withdrawal augments cerebral blood flow during acute hypercapnia in sleeping lambs. *Sleep*. 2008. № 31 (12). P. 1729-1734. doi:10.1093/sleep/31.12.1729.
62. Miller K. B., Howey A. J., Harvey R. E., Eldridge M. W., Barnes J. N. Cerebrovascular reactivity and central arterial stiffness in habitually exercising healthy adults. *Front Physiol*. 2018. № 9. P. 1096. doi: 10.3389/fphys.2018.01096.
63. Willie C. K., Macleod D. B., Shaw A. D., Smith K. J., Tzeng Y. C., Eves N. D., Ikeda K., Graham J., Lewis N. C., Day T. A., Ainslie P. N. Regional brain blood flow in man during acute changes in arterial blood gases. *J Physiol*. 2012. № 590 (14). P. 3261-75. doi: 10.1113/jphysiol.2012.228551.
64. Sato K., Sadamoto T., Hirasawa A., Oue A., Subudhi A. W., Miyazawa T., Ogoh S. Differential blood flow responses to CO<sub>2</sub> in human internal and external carotid and vertebral arteries. *J Physiol*. 2012. № 590 (14). P. 3277-90. doi: 10.1113/jphysiol.2012.230425.
65. Hoiland R. L., Tymko M. M., Bain A. R., Wildfong K. W., Monteleone B., Ainslie P. N. Carbon dioxide-mediated vasomotion of extra-cranial cerebral arteries in humans: a role for prostaglandins? *J Physiol*. 2016. № 594 (12). P. 3463-81. doi: 10.1113/JP272012.
66. Terla V., Rajbhandari G. L., Kurian D., Pesola G. R. A case of right ventricular dysfunction with right ventricular failure secondary to obesity hypoventilation syndrome. *Am J Case Rep*. 2019. № 20. P. 1487-1491. doi: 10.12659/AJCR.918395.
67. Ogoh S., Sato K., Okazaki K., Miyamoto T., Hirasawa A., Shibasaki M. Hyperthermia modulates regional differences in cerebral blood flow to changes in CO<sub>2</sub>. *J Appl Physiol*. 2014. № 117 (1). P. 46-52. doi: 10.1152/jappphysiol.01078.2013.
68. Pourcyrus M., Chilakala S., Elabiad M. T., Parfenova H., Leffler C. W. Does prolonged severe hypercapnia interfere with normal cerebrovascular function in piglets? *Pediatr Res*. 2018. № 84 (2). P. 290-295. doi: 10.1038/s41390-018-0061-5.
69. Sharkey R. A., Mulloy E. M., O'Neill S. J. The acute effects of oxygen and carbon dioxide on renal vascular resistance in patients with an acute exacerbation of COPD. *Chest*. 1999. № 115 (6). P. 1588-92. doi: 10.1378/chest.115.6.1588.
70. Wang L., Grant C., Fortune B., Cioffi G. A. Retinal and choroidal vasoreactivity to altered PaCO<sub>2</sub> in rat measured with a modified microsphere technique. *Exp Eye Res*. 2008. № 86 (6). P. 908-13. doi: 10.1016/j.exer.2008.03.005.
71. Salinet A. S. M., Minhas J. S., Panerai R. B., Bor-Seng-Shu E., Robinson T. G. Do acute stroke patients develop hypocapnia? A systematic review and meta-analysis. *Journal of the Neurological Sciences*. 2019. № 402. P. 30-39. doi: 10.1016/j.jns.2019.04.038.
72. Curley G., Kavanagh B. P., Laffey J. G. Hypocapnia and the injured brain: more harm than benefit. *Critical Care Medicine*. 2010. № 38 (5). P. 1348-1359. doi:10.1097/CCM.0b013e3181d8cf2b.
73. Нагибович О. А., Уховский Д. М., Жекалов А. Н., Ткачук Н. А., Аржавкина Л. Г., Богданова Е. Г., Мурзина Е. В., Беликова Т. М. Механизмы гипоксии в Арктической зоне Российской Федерации. *Вестник российской военно-медицинской академии*. 2016. № 2 (54). С. 202-205.
74. Гришин О. В., Аверко Н. Н., Жилина И. Г., Гришин В. Г., Коваленко Ю. В. Психогенная одышка и гипокания у больных ишемической болезнью сердца до и после коронарного шунтирования. *Ангиология и сосудистая хирургия. Патология кровообращения и кардиохирургия*. 2012. № 1. С. 39-42.
75. Tateyama T., Asada M., Suzuki H., Hashimoto K., Okazaki K., Okutsu Y. Effect of 10% carbon dioxide on regional myocardial tissue oxygen tension and myocardial metabolism. *Masui*. 1994. № 43 (1). P. 59-63.
76. Lanza G. A., Careri G., Crea F. Mechanisms of coronary artery spasm. *Circulation*. 2011. № 124. P. 1774-82. doi: 10.1161/CIRCULATIONAHA.111.037283.
77. Sullivan G. M., Kent J. M., Kleber M., Martinez J. M., Yeragani V. K., Gorman J. M. Effects of hyperventilation on heart rate and QT variability in panic disorder pre-and post-treatment. *Psychiatry Research*. 2004. № 125 (1). P. 29-39. doi:10.1016/j.psychres.2003.10.002.
78. Van Diest I., Verstappen K., Aubert A. E., Widjaja D., Vansteenwegen D., Vlemincx E. Inhalation/exhalation ratio modulates the effect of slow breathing on heart rate variability and relaxation. *Applied psychophysiology and biofeedback*. 2014. № 39 (3-4). P. 171-180. doi: 10.1007/s10484-014-9253-x.

79. Коваленко С. О., Кудій Л. І. Аналіз варіативності реакцій серцевого ритму при змінах положення тіла. Вісник Черкаського університету. Серія біологічні науки. 2002. № 39. С. 70-74.
80. Коваленко С. О., Кудій Л. І., Каленіченко О. В. Варіабельність серцевого ритму у людей з різною частотою дихання. Фізіологічний журнал. 2004. № 50 (6). С. 43-47.
81. Kovalenko S. A., Kudii L. I. Heart rate variability in subjects with different respiratory rates. *Human Physiology*. 2006. № 32(6). P. 742-743.
82. Crystal G. J., Czinn E. A., Salem M. R. The mechanism of increased blood flow in the brain and spinal cord during hemodilution. *Anesth Analg*. 2014. № 118. P. 637-43. doi: 10.1213 / ANE.0000000000000078.
83. Del Pozzi A. T., Schwartz C. E., Tewari D., Medow M. S., Stewart J. M. Reduced cerebral blood flow with orthostasis precedes hypocapnic hyperpnea, sympathetic activation, and postural tachycardia syndrome. *Hypertension*. 2014. № 63 (6). P. 1302-8. doi: 10.1161/HYPERTENSIONAHA.113.02824.
84. Mahdi M., Joseph N. J., Hernandez D. P., Crystal G. J., Baraka A., Salem M. R. Induced hypocapnia is effective in treating pulmonary hypertension following mitral valve placement. *Middle East J Anaesthesiol*. 2011. № 21 (2). P. 259-67.
85. Jersenius U., Fors D., Rubertsson S., Arvidsson D. The effects of experimental venous carbon dioxide embolization on hemodynamic and respiratory variables. *Acta Anaesthesiol Scand*. 2006. № 50 (2). P. 156-62. doi: 10.1111 / j.1399-6576.2006.00933.x.
86. Baković D., Eterović D., Valic Z., Saratlija-Novaković Ž., Palada I., Obad A., Dujić, Ž. Increased pulmonary vascular resistance and reduced stroke volume in association with CO<sub>2</sub> retention and inferior vena cava dilatation. *Journal of applied physiology*. 2006. № 101 (3). P. 866-872. doi: 10.1152/jappphysiol.00759.2005.
87. Shoemaker J. K., O'Leary D. D., Hughson R. L. P<sub>ET</sub> CO<sub>2</sub> inversely affects MSNA response to orthostatic stress. *Heat and circulatory physiology*. 2001. № 281 (3). P. H1040-H1046. doi: 10.1152/ajpheart.2001.281.3.H1040.
88. Гаврисюк В. К. Хроническое легочное сердце: механизмы патогенеза и принципы терапии. *Укр. пульмонолог. журн.* 2006. № 4. С. 6-13.

### References

1. Drogovoz, S. M., Strigol, S. Yu., Kononenko, A. V., Zupanets, M. V., & Shtroblya, A. L. (2016). Mechanism of action of carboxytherapy. *Farmakologhiia ta likarska toksykologhiia [Pharmacology and drug toxicology]*, 6 (51), 12-20 (in Rus ). doi: <https://doi.org/10.24959/ubphj.18.192>.
2. Kavanagh, B. (2002). Normocapnia vs hypercapnia. *Minerva Anestesiologica*, 68(5), 346-350.
3. Semenov, A. M. (2016). Features of regulation of the functional state of the person by respiratory gymnastics and massage. *Naukovyi chasopys NPU imeni M.P. Drahomanova [Scientific journal of NPU named after M.P. Drahomanov]*, 2(71), 303-306. (in Ukr.).
4. Mishustin, Yu. N. (2007). Getting out of the deadlock. Medicine is corrected by physiology. Samara: OJSC Samara Printing House, 80 p. (in Rus.).
5. Lyzogub, V. G., Savchenko, A. V., Zapeka, J. S., & Baytser, M. S. (2015). The role of carbon dioxide in the human body. *Pershyi nezaleznyi naukovyi visnyk [The first independent scientific bulletin]*, 4, 29-32. (in Ukr.).
6. Shaov, M. T., Shaova, Z. A., & Pshikova, O. V. (2009). Changes in the concentration of carbon dioxide in human blood under the influence of electroacoustic signals of nerve cells. *Jug Rossii: jekologija, razvitie [South of Russia: ecology, development]*, 1, 136-141. (in Rus.). doi: <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2009-1-159-164>.
7. Drogovoz, S. M., Strigol, S. Yu., Kononenko, A. V., Zupanets, M. V., Strigol, C. Yu., Zupanets, & M. V. (2017). Pharmacological substantiation of carboxytherapy (CO<sub>2</sub>-therapy). *Farmakologija ta likars'ka toksikologija [Pharmacology and drug toxicology]*, 1(52), 73-77. (in Rus.).
8. Lobanov, D. V., & Sheps, R. A. (2018). Analysis of microclimate parameters in rooms of mental work with the use of computers. *Zhylyshchne khoziaistvo y kommunalnaia ynfrastruktura [Housing and Communal Infrastructure]*, 1, 47-53. (in Rus.).
9. Taurit V. R., & Korobleva N. A. (2016). Numerical study of conformity of the concentration of CO<sub>2</sub> in the zone of people's stay with natural air in the equipment of the room by displacement ventilation of the new generation. *Vestnik grazhdanskikh inzhenerov [Journal of Civil Engineers]*, 2, 158-162. (in Rus.).
10. Baimakanova, G. E. (2013). Interpretation of arterial blood gas indicators. *Atmosfera. Pulmunologhiia i alerholohiia [Atmosphere. Pulmonology and allergy]*, 2, 42-45. (in Rus.).
11. Khiat, L., Gustavo, A. & Leibaschoff, H. (2018). Clinical prospective study on the use of subcutaneous carboxytherapy in the treatment of diabetic foot ulcer. *Surgical technology international*, 32, 1-10.
12. Ponimasov, O. E. (2016). External manifestations of hypocapnia in underwater diving without a breathing apparatus. *Innovacionnaja nauka: proshloe, nastojashhee, budushhee, [Innovative Science: Past, Present, Future]*, 4, 145-147. (in Rus.).



13. Sharma, S., Hashmi, M. F. & Rawat, D. (2019). Hypocarbica. StatPearls, Island.
14. Sur, M., & Shah, A.D. (2019). Alkalosis. StatPearls, Florida.
15. Stroeve, Y. I., & Churilov, L. P. (2019). Hyperventilation hypocapnia as the leonardo da vinci's syndrome. *Psychiatr Danub*, 31(1), 75-78.
16. Sachan, D., & Goyal, S. (2018). Association of hypocapnia in children with febrile seizures. *J Pediatr Neurosci*, 13(4), 388-391. doi: 10.4103/JPN.JPN\_73\_18.
17. Brat, K., Stastna, N., Merta, Z., Olson, L. J., Johnson, B. D., & Cundrle, I. Jr. (2019). Cardiopulmonary exercise testing for identification of patients with hyperventilation syndrome. *PLoS One*, 14(4), e0215997. doi: 10.1371/journal.pone.0215997.
18. Gouel-Chéron, A., de Chaisemartin, L., Jönsson, F., Nicaise-Roland, P., Granger, V., Sabahov, A., Guinépain, M. T., Chollet-Martin, S., Bruhns, P., Neukirch, C., Longrois, D., & NASA study group. (2017). Lowend-tidal CO<sub>2</sub> as a real-time severity marker of rofintra-anaesthetic acute hypersensitivity reactions. *Br J Anaesth*, 119(5), 908-917. doi: 10.1093/bja/aex260.
19. Eastwood, G. M., Young, P. J., & Bellomo, R. (2014). The impact of oxygen and carbon dioxide management on outcome after cardiac arrest. *Curr Opin Crit Care*, 20(3), 266-72. doi: 10.1097/MCC.0000000000000084.
20. Esnault, P., Roubin, J., Cardinale, M., D'Aranda, E., Montcriol, A., Cungi, P. J., Goutorbe, P., Joubert, C., Dagain, A., & Meaudre, E. (2019). Spontaneous hyperventilation in severe traumatic brain injury: incidence and association with poor neurological outcome. *Neurocrit Care*, 30(2), 405-413. doi: 10.1007/s12028-018-0639-0.
21. Harrison, J. M., Gilchrist, P. T., Corovic, T. S., Bogetti, C., Song, Y., Bacon, S. L., & Ditto, B. (2017). Respiratory and hemodynamic contributions to emotion-related pre-syncopal vasovagal symptoms. *Biol Psychol*, 127, 46-52. doi: 10.1016/j.biopsycho.2017.04.011.
22. Singh, U. P. (2017). Evidence-based role of hypercapnia and exhalation phase in vagus nerve stimulation: insights into hypercapnic yoga breathing exercises. *Journal of yoga & physical therapy*, 7(3), 1000270-1000276. doi:10.4172/2157-7595.1000276.
23. Guyenet, P. G., Stornetta, R. L., Abbott, S. B., Depuy, S. D., & Kanbar, R. (2012). The retrotrapezoid nucleus and breathing. *Arterial Chemoreception*, 758, 115-122. doi: 10.1007/978-94-007-4584-1\_16.
24. Guyenet, P. G., Bayliss, D. A., Stornetta, R. L., Kanbar, R., Shi, Y., Holloway, B. B., Souza, G. M. P. R., Basting, T. M., Abbott, S. B. G., & Wenker, I. C. (2018). Interdependent feedback regulation of breathing by the carotid bodies and the retrotrapezoid nucleus. *J Physiol*, 596(15), 3029-3042. doi: 10.1113/JP274357.
25. Bhandare, A., Huckstepp, R. & Dale, N. (2019). Analyzing the brainstem circuits for respiratory chemosensitivity in freely moving mice. *bioRxiv*, 492041, 1-15. doi:10.1101/492041.
26. Falquetto, B., Oliveira, L. M., Takakura, A. C., Mulkey, D. K., & Moreira, T. S. (2018). Inhibition of the hypercapnic ventilatory response by adenosine in the retrotrapezoid nucleus in awake rats. *Neuropharmacology*, 138, 47-56. doi:10.1016/j.neuropharm.2018.05.029.
27. Fujii, N., Kashiwara, M., Kenny, G. P., Honda, Y., Fujimoto, T., Cao, Y., & Nishiyasu, T. (2019). Carotid chemoreceptors have a limited role in mediating the hyperthermia-induced hyperventilation in exercising humans. *J Appl Physiol*, 126(2), 305-313. doi: 10.1152/jappphysiol.00562.2018.
28. Drogovoz, S. M., Zelenkova, H., Shtrobly, A. L., Asadullayeva, N. Y., & Ulanova V. A. (2018). The potential of carboxytherapy in diseases of the urogenital system organs. *Clinical pharmacy*, 22(2), 4-9. doi: <https://doi.org/10.24959/cphj.18.1458>.
29. Wojtala, M., Pirola, L., & Balcerczyk A. (2017). Modulation of the vascular endothelium functioning by dietary components, the role of epigenetics. *BioFactors*, 43(1), 5-16. doi: <https://doi.org/10.1002/biof.1306>.
30. Xinchun, Pi, Liang, Xie, & Patterson, C. (2018). Emerging roles of vascular endothelium in metabolic homeostasis. *Circulation Research*, 123, 477-494. doi: <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.118.313237>.
31. Siakste, N. I., Dzintare, M. Y., & Calvinsh, I. Ya. (2012). The role of NO induction in the mechanism of action of the cytoprotector olvasol, the original regulator of endothelial function. *Medichni perspektivi [Medical Perspectives]*, 17(2), 4-13. (in Rus.). doi: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/Mp\\_2012\\_17\\_2\\_3](http://nbuv.gov.ua/UJRN/Mp_2012_17_2_3).
32. Strazhesko, I. D., Akasheva, D. U., Dudinskaya, E. N., & Tkacheva, O. N. (2012). Aging of vessels: the main features and mechanisms. *Kardiovaskuljarnaja terapija i profilaktika [Cardiovascular Therapy and Prevention]*, 11 (4), 93-100. (in Rus.). doi: <https://doi.org/10.15829/1728-8800-2012-4-93-100>.
33. Rajendran, P., Rengarajan, T., Thangavel, J., Nishigaki, Y., Sakthisekaran, D., Sethi, G., & Nishigaki, I. (2013). The vascular endothelium and human diseases. *International Journal Biological Sciences*, 9(10), 1057-69. doi: 10.7150/ijbs.7502.
34. Cahill, P. A., & Redmond, E. M. (2016). Vascular endothelium – gatekeeper of vessel health. *Atherosclerosis*, 248, 97-109. doi: <https://doi.org/10.1016/j.atherosclerosis.2016.03.007>.
35. Delp, M. D., Charvat, J. M., Limoli, C. L., Globus, R. K., & Ghosh P. (2016). Apollo lunar astronauts show higher cardiovascular disease mortality: possible deep space radiation effects on the vascular endothelium. *Scientific Reports*, 6, 29901. doi: <https://doi.org/10.1038/srep29901>.

36. Collison, J. L., Carlin, L. M., Eichmann, M., Geissmann, F., & Peakman, M. (2015). Heterogeneity in the locomotory behavior of human monocyte subsets over human vascular endothelium in vitro. *Journal Immunology*, 195(3), 1162-1170. doi: <https://doi.org/10.4049/jimmunol.1401806>.
37. Dudar, A. I. (2015). Discoveries and studies of nitric oxide in biological systems: a retrospective analysis. *Nauka. Mysl': jelektronnyj periodicheskij zhurnal, [Science. Thought: an electronic periodical]*, 6, 8-13. (in Rus.).
38. Kuznetsova, V. L., & Solovieva, A. G. (2015). Nitric oxide: properties, biological role, mechanisms of action. *Sovremennye problemy nauki i obrazovanija [Modern problems of science and education]*, 4, 11. (in Rus.).
39. Maron, B. A., & Michel, T. (2012). Subcellular localization of oxidants and redox modulation of endothelial nitric oxide synthase. *Circulation Journal*, 76(11), 2497-2512. doi: 10.1253 / circj.cj-12-1207
40. Qian, J., & Fulton, D. (2013). Post-translational regulation of endothelial nitric oxide synthase in vascular endothelium. *Front. Physiol*, 4, 347. doi: <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00347>.
41. Jahshan, S., Dayan, L., & Jacob, G. (2017). Nitric oxide-sensitive guanylyl cyclase signaling affects CO<sub>2</sub>-dependent but not pressure-dependent regulation of cerebral blood flow. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 312(6), R948-R955. doi: 10.1152/ajpregu.00241.2016.
42. Dick, G. M., Bratz, I. N., Borbouse, L., Payne, G. A., Dincer, U. D., Knudson, J. D., Rogers, P. A., & Tune, J. D. (2011). Voltage-dependent K<sup>+</sup> channels regulate the duration of reactive hyperemia in the canine coronary circulation. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*, 294, H2371-81. doi: 10.1016 / j.yjmcc.2011.07.004.
43. Forstermann, U., & Munzel, T. (2006). Endothelial nitric oxide synthase in vascular disease: from marvel to menace. *Circulation*, 113(13), 1708-14. doi: 10.1161/CIRCULATIONAHA.105.602532.
44. Levett, D. Z., Fernandez, B. O., Riley, H. L., Martin, D. S., Mitchell, K., Leckstrom, C. A., Ince, C., Whipp, B. J., Mythen, M. G., Montgomery, H. E., Grocott, M. P., & Feelisch, M. (2011). The role of nitrogen oxides in human adaptation to hypoxia. *Scientific Reports*, 1, 109. doi: <https://doi.org/10.1038/srep00109>.
45. Kuhlencordt, P. J., Chen, J., Han, F., Astern, J., & Huang, P. L. (2001). Genetic deficiency of inducible nitric oxide synthase reduces atherosclerosis and lowers plasma lipid peroxides in apolipoprotein E-knockout mice. *Circulation*, 103(25), 3099-104. doi: 10.1161/01.cir.103.25.3099.
46. Ozaki, K., Ohnishi, Y., Iida, A., Sekine, A., Yamada, R., Tsunoda, T., Sato, H., Sato, H., Hori, M., Nakamura, Y., & Tanaka, T. (2002). Functional SNPs in the lymphotoxin-alpha gene that are associated with susceptibility to myocardial infarction. *Nat Genet*, 32(4), 650-4. doi: 10.1038 / ng1047.
47. Vikulov, A. D., Drattsev, E. Y., Melnikov, A. A., & Alekhin, V. V. (2009). Vascular tone and regular exercise. *Fiziologija cheloveka [Human Physiology]*, 35(5), 127-133. (in Rus.).
48. Grishin, O. V., Basalaeva, S. V., Umanceva, N. D., Ustjuzhaninova N. V., Grishin, V. G., & Mitrofanov, I. M. (2011). Uvelichenieskorosti vydelenija CO<sub>2</sub> v pokoe pri kratkovremennoj gipoksii u zdorovyh ljudej [An increase in the rate of release of CO<sub>2</sub> at rest with short-term hypoxia in healthy people]. *Fiziologija cheloveka*, 37(5), 77-83. (in Rus.).
49. Bukov, Ju. A., & Belousova, I. M. (2016). Ispol'zovanie dyhatel'nogo trenazhera v uchebnom processe po fizicheskomu vospitaniju s cel'ju korekcii ventiljacionnyh tipov u studentov podgotovitel'noj medicinskoj grupy [The use of a breathing simulator in the educational process for physical education in order to correct ventilation types in students of the preparatory medical group]. *Uchenye zapiski universiteta imeni P.F. Lesgafy*, 2(132), 49-54. doi:10.5930/issn.1994-4683.2016.02.132.p49-54. (in Rus.).
50. Drogovoz, S. M., Strigol, S. Yu., Kononenko, A. V., Zupanets, M. V., Strigol, C. Yu., Zupanets, M. V. (2017). Pharmacological substantiation of carboxytherapy (CO<sub>2</sub>-therapy). *Farmakologija ta likars'ka toksikologija [Pharmacology and drug toxicology]*, 1(52), 73-77. (in Rus.).
51. Lafave, H. C., Zouboules, S. M., James, M. A., Purdy, G. M., Rees, J. L., Steinback, C. D., Ondrus, P., Brutsaert, T. D., Nysten, H. E., Nysten, C. E., Hoiland, R. L., Sherpa, M. T., & Day, T. A. (2019). Steady-state cerebral blood flow regulation at altitude: interaction between oxygen and carbon dioxide. *Eur.JApplPhysiol*, 119(11-12), 2529-2544. doi: 10.1007/s00421-019-04206-6.
52. Willie, C. K., MacLeod, D. B., Smith, K. J., Lewis, N. C., Foster, G. E., Ikeda, K., Hoiland, R. L., & Ainslie, P. N. (2015). The contribution of arterial blood gases in cerebral blood flow regulation and fuel utilization in man at high altitude. *J Cereb Blood Flow Metab*, 35(5), 873-81. doi:10.1038/jcbfm.2015.4.
53. Charter, M. E., Lamb, I. R., & Murrant, C. L. (2018). Arteriolar and capillary responses to CO<sub>2</sub> and H<sup>+</sup> in hamster skeletal muscle microvasculature: Implications for active hyperemia. *Microcirculation*, 25(7), e12494. doi: 10.1111/micc.12494.
54. Immink, R. V., Pott, F. C., Secher, N. H., & van Lieshout, J. J. (2014). Hyperventilation, cerebral perfusion and syncope. *J Appl Physiol*, 116(7), 844-51. doi: 10.1152/jappphysiol.00637.2013.
55. Ainslie, P. N., Celi, L., Grattan, K., Peebles, K., & Ogoh, S. (2008). Dynamic cerebral autoregulation and baroreflex sensitivity during mode stand severestep changes in arterial PCO<sub>2</sub>. *Brain Res*, 1230, 115-24. doi: 10.1016/j.brainres.2008.07.048.



56. Duffin, J., Sobczyk, O., Crawley, A., Poublanc, J., Venkatraghavan, L., Sam, K., Mutch, A., Mikulis, D., & Fisher, J. (2017). The role of vascular resistance in BOLD responses to progressive hypercapnia. *HumBrainMapp*, 38(11), 5590-5602. doi: 10.1002/hbm.23751.
57. Friend, A. T., Balanos, G. M., Lucas, S. J. E. (2019). Isolating the independent effects of hypoxia and hyperventilation-induced hypocapnia on cerebral haemodynamics and cognitive function. *Exp Physiol*, 104(10), 1482-1493. doi: 10.1113/EP087602.
58. Kulikov, V. P., Tregub, P. P., Osipov, I. S., & Trukhanov, A. I. (2019). Hypercapnic hypoxia as a potential means to extend life expectancy and improve physiological activity in mice. *Biogerontology*, 20(5), 677-686. doi: 10.1007/s10522-019-09821-6.
59. Stocchetti, N., Maas, A. I., Chieregato, A., & Van Der Plas, A. A. (2005). Hyperventilation in head injury. *Chest*, 127(5), 1812-1827. doi:10.1378/chest.127.5.1812.
60. Ellis, L. A., Ainslie, P. N., Armstrong, V. A., Morris, L. E., Simair, R. G., Sletten, N. R., Tallon, C. M., & McManus, A. M. (2017). Anterior cerebral blood velocity and end-tidal CO<sub>2</sub> responses to exercise differ in children and adults. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*, 312(6), H1195-H1202. doi: 10.1152/ajpheart.00034.2017.
61. Cassaglia, P. A., Griffiths, R. I., & Walker, A. M. (2008). Sympathetic withdrawal augments cerebral blood flow during acute hypercapnia in sleeping lambs. *Sleep*, 31(12), 1729-1734. doi:10.1093/sleep/31.12.1729.
62. Miller, K. B., Howery, A. J., Harvey, R. E., Eldridge, M. W., & Barnes, J. N. (2018). Cerebrovascular reactivity and central arterial stiffness in habitually exercising healthy adults. *FrontPhysiol*, 9, 1096. doi:10.3389/fphys.2018.01096.
63. Willie, C. K., Macleod, D. B., Shaw, A. D., Smith, K. J., Tzeng, Y. C., Eves, N. D., Ikeda, K., Graham, J., Lewis, N. C., Day, T. A., & Ainslie, P. N. (2012). Regional brain blood flow in man during acute changes in arterial blood gases. *JPhysiol*, 590(14), 3261-75. doi: 10.1113/jphysiol.2012.228551.
64. Sato, K., Sadamoto, T., Hirasawa, A., Oue, A., Subudhi, A. W., Miyazawa, T., & Ogoh, S. (2012). Differential blood flow responses to CO<sub>2</sub> in human internal and external carotid and vertebral arteries. *J Physiol*, 590(14), 3277-90. doi: 10.1113/jphysiol.2012.230425.
65. Hoiland, R. L., Tymko, M. M., Bain, A. R., Wildfong, K. W., Monteleone, B., & Ainslie, P. N. (2016). Carbon dioxide-mediated vasomotion of extra-cranial cerebral arteries in humans: a role for prostaglandins? *J Physiol*, 594(12), 3463-81. doi: 10.1113/JP272012.
66. Terla, V., Rajbhandari, G. L., Kurian, D., & Pesola, G. R. (2019). A case of right ventricular dysfunction with right ventricular failure secondary to obesity hypoventilation syndrome. *Am J Case Rep*, 20, 1487-1491. doi: 10.12659/AJCR.918395.
67. Ogoh, S., Sato, K., Okazaki, K., Miyamoto, T., Hirasawa, A., & Shibasaki, M. (2014). Hyperthermia modulates regional differences in cerebral blood flow to changes in CO<sub>2</sub>. *J Appl Physiol*, 117(1), 46-52. doi: 10.1152/japplphysiol.01078.2013.
68. Pourcyrous, M., Chilakala, S., Elabadi, M. T., Parfenova, H., & Leffler, C. W. (2018). Does prolonged severe hypercapnia interfere with normal cerebrovascular function in piglets? *Pediatr Res*, 84(2), 290-295. doi: 10.1038/s41390-018-0061-5.
69. Sharkey, R. A., Mulloy, E. M., & O'Neill, S. J. (1999). The acute effects of oxygen and carbon dioxide on renal vascular resistance in patients with an acute exacerbation of COPD. *Chest*, 115(6), 1588-92. doi: 10.1378/chest.115.6.1588.
70. Wang, L., Grant, C., Fortune, B., & Cioffi, G. A. (2008). Retinal and choroidal vasoreactivity to altered PaCO<sub>2</sub> in rat measured with a modified microsphere technique. *Exp Eye Res*, 86(6), 908-13. doi: 10.1016/j.exer.2008.03.005.
71. Salinet, A. S. M., Minhas, J. S., Panerai, R. B., Bor-Seng-Shu, E., & Robinson, T. G. (2019). Do acute stroke patients develop hypocapnia? A systematic review and meta-analysis. *Journal of the Neurological Sciences*, 402, 30-39. doi:10.1016/j.jns.2019.04.038.
72. Curley, G., Kavanagh, B. P., & Laffey, J. G. (2010). Hypocapnia and the injured brain: more harm than benefit. *Critical Care Medicine*, 38(5), 1348-1359. doi:10.1097/CCM.0b013e3181d8cf2b.
73. Nagibovich, O. A., Ukhovskiy, D. M., Zhekalov, A. N., Tkachuk, N. A., Arzhavkina, L. G., Bogdanova, E. G., Murzina, E. V., Belikova, T. M. (2016). Mechanisms of hypoxia in the Arctic zone of the Russian Federation. *Vestnik rossijskoj voenno-medicinskoj akademii [Bulletin of the Russian Military Medical Academy]*, 2(54), 202-205. (in Rus.).
74. Grishin, O. V., Averko, N. N., Zhilina, I. G., Grishin, V. G., & Kovalenko, Yu. (2012). Psychogenic shortness of breath and hypocapnia in patients with ischemic heart disease before and after coronary artery bypass surgery. *Angiologija i sosudistaja hirurgija. Patologija krovoobrashhenija i kardiokirurgija [Angiology and vascular surgery. Circulatory pathology and cardiac surgery]*, 1, 39-42. (in Rus.).
75. Tateyama, T., Asada, M., Suzuki, H., Hashimoto, K., Okazaki, K., & Okutsu, Y. (1994). Effect of 10% carbon dioxide on regional myocardial tissue oxygen tension and myocardial metabolism. *Masui*, 43(1), 59-63.

76. Lanza, G. A., Careri, G., & Crea, F. (2011). Mechanisms of coronary artery spasm. *Circulation*, 124, 1774–82. doi: 10.1161/CIRCULATIONAHA.111.037283.
77. Sullivan, G. M., Kent, J. M., Kleber, M., Martinez, J. M., Yeragani, V. K., & Gorman, J. M. (2004). Effects of hyperventilation on heart rate and QT variability in panic disorder pre-and post-treatment. *Psychiatry Research*, 125(1), 29-39. doi:10.1016/j.psychres.2003.10.002.
78. Van Diest, I., Verstappen, K., Aubert, A. E., Widjaja, D., Vansteenwegen, D., & Vlemincx, E. (2014). Inhalation/exhalation ratio modulates the effect of slow breathing on heart rate variability and relaxation. *Applied psychophysiology and biofeedback*, 39(3-4), 171-180. doi:10.1007/s10484-014-9253-x.
79. Kovalenko, S. O., & Kudiy, L. I. (2002). Analysis of the variability of cardiac rhythm reactions in changes of body position. *Visnyk Cherkaskoho universytetu. Serii biologichni nauky [Visnyk of Cherkasy University. Series of biological sciences]*, 39, 70-74. (in Ukr.).
80. Kovalenko, S. O., Kudiy, L. I., & Kalenichenko, O. V. (2004). Heart rhythm variability in individuals with different respiration frequency. *Fiziologichniy zhurnal [Physiological journal]*, 50(6), 43-47. (in Ukr.).
81. Kovalenko, S. A., & Kudiy, L. I. (2006). Heart rate variability in subjects with different respiratory rates. *Human Physiology*, 32(6), 742-743.
82. Crystal, G. J., Czinn, E. A., & Salem, M. R. (2014). The mechanism of increased blood flow in the brain and spinal cord during hemodilution. *Anesth Analg*, 118, 637–43. doi: 10.1213 / ANE.0000000000000078.
83. Del Pozzi, A. T., Schwartz, C. E., Tewari, D., Medow, M. S., & Stewart, J. M. (2014). Reduced cerebral blood flow with orthostasis precedes hypocapnic hyperpnea, sympathetic activation, and postural tachycardia syndrome. *Hypertension*, 63(6), 1302-8. doi: 10.1161/HYPERTENSIONAHA.113.02824.
84. Mahdi, M., Joseph, N. J., Hernandez, D. P., Crystal, G. J., Baraka, A., & Salem, M. R. (2011). *In duced hypocapnia is effective in treating pulmonary hypertension following mitralvalvere placement*. Middle East J Anaesthesiol, 21(2), 259-67.
85. Jersenius, U., Fors, D., Rubertsson, S., & Arvidsson, D. (2006). The effects of experimental venous carbon dioxide embolization on hemodynamic and respiratory variables. *Acta Anaesthesiol Scand*, 50(2), 156-62. doi: 10.1111 / j.1399-6576.2006.00933.x.
86. Baković, D., Eterović, D., Valic, Z., Saratlija-Novaković, Ž., Palada, I., Obad, A., & Dujić, Ž. (2006). Increased pulmonary vascular resistance and reduced stroke volume in association with CO<sub>2</sub> retention and inferior vena cava dilatation. *Journal of applied physiology*, 101(3), 866-872. doi:10.1152/jappphysiol.00759.2005.
87. Shoemaker, J. K., O'Leary, D. D., & Hughson R. L. (2001). P<sub>ET</sub> CO<sub>2</sub> inversely affects MSNA response to orthostatic stress. *Heat and circulatory physiology*, 281(3), H1040-H1046. doi: 10.1152/ajpheart.2001.281.3.H1040.
88. Gavrisyuk, V. K. (2006). Chronic pulmonary heart: mechanisms of pathogenesis and principles of therapy. *Ukr. pul'monol. Zhurn [Pulmonol. Journal]*. 4, 6-13. (in Rus.).

**Summary. V.A. Zavorodnia The influence of different CO<sub>2</sub> levels on hemodynamics: analytical review of literature.**

**Introduction.** As the body responds instantly to changes in CO<sub>2</sub> concentration by 0.1% and attracts dozens of compensatory mechanisms to bring it back to normal, the question of studying the mechanisms of carbon (IV) oxide effects on different parts of the cardiovascular system remains relevant.

**Purpose.** To analyze scientific literature on the effect of different levels of carbon dioxide on the central and peripheral hemodynamics of humans.

**Methods.** The analysis of scientific literature.

**Results.** The scientific literature concerning the influence of hyper- and hypocapnia on the central and peripheral hemodynamics of a person is analyzed. Changes in resistance of resistance vessels and blood flow velocity at different levels of CO<sub>2</sub> in arterial blood are shown. It is noted that in contrast to direct vasodilator effects on coronary circulation, hypercapnia causes vasoconstriction in the pulmonary circulation. There is also a reactivity of heart rate variability, heart rate and cardiac output under such influences. According to modern data, a pure change in cardiac activity during hypercapnia depends on the balance between the direct inhibitory effect of CO<sub>2</sub> and the compensatory adjustments mediated by the pathways of the chemoreflex. The manifestations and mechanisms of action of carbon (IV) oxide on the cardiovascular system are characterized. Because the decrease in the concentration of carbon dioxide in the blood leads to an increase in the affinity of oxygen to hemoglobin, and therefore to the development of hypoxia with all its consequences, shows a relatively greater importance of CO<sub>2</sub> for the regulation of cerebral blood flow than O<sub>2</sub>. The mechanisms of

*activation of nitric oxide in hypercapnic states and its participation in vasodilation are described. Areas of application of carbon (IV) oxide level control and possible disturbances in its concentration fluctuations are shown.*

**Conclusion.** *The literature analysis shows the necessity of further investigation of both methodical and theoretical aspects of the influence of different levels of CO<sub>2</sub> on human haemodynamics parameters.*

**Key words:** *hypercapnia, CO<sub>2</sub>, hemodynamics, respiratory alkalosis, hyperventilation, гипосарпія.*

**Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького**

Одержано редакцією 10.07.2019  
Прийнято до публікації 12.12.2019

УДК 502.211:[582:633.1:633.25(100)+(477)]  
DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-20-29

Карпенко В. П., Кравець І. С.,  
Адаменко Д. М., Сухомуд О. Г.

## АГРОЕКОЛОГІЧНІ ПЕРСПЕКТИВИ ВИКОРИСТАННЯ БАГАТОРІЧНИХ ЗЛАКІВ У СВІТІ ТА УКРАЇНІ

*Наведено аналітичний огляд вітчизняних і зарубіжних літературних джерел стосовно агроекологічних перспектив селекції та використання багаторічних злаків у сільськогосподарському виробництві, як альтернативи традиційним злаковим культурам. У результаті проведеного аналізу встановлено, що в умовах глобальної зміни клімату багаторічні злаки мають низку переваг, оскільки сприяють відновленню природної родючості ґрунтів, а їх технологія вирощування забезпечує зниження енергозатрат та пестицидного навантаження на навколишнє середовище. Потенціал використання багаторічних злаків як тих, що наявні нині, так і тих, що знаходяться в селекційному процесі, повністю не розкритий, але вже на даному етапі можна чітко виділити напрямки їх використання – харчовий та кормовий.*

**Ключові слова:** багаторічні злаки, пшенично-пирійні гібриди, Kernza®, Сова, харчові цілі, лютеїн, кормове призначення, стійкість до хвороб.

**Постановка проблеми.** Сучасні сільськогосподарські технології та ринки зосереджені в основному на обмеженій кількості однорічних злакових культур. Головна увага в технологіях їх вирощування зосереджена з нівелюванням збільшенні врожаю до соціальних, екологічних та ринкових наслідків. Проте нині продовольча безпека та сільське господарство переходять у епоху, яка характеризується дефіцитними та виснаженими ресурсами, зміною клімату, нестабільністю цін. Щоб пристосуватися до цих умов, сільськогосподарські технології, наука та ринки повинні бути змінені таким чином, щоб забезпечити достатню кількість продуктів харчування для зростаючого населення і одночасно відповідати економічним, соціальним та екологічним викликам двадцять першого століття.

Нинішні технології, які використовуються для вирощування сільськогосподарських культур, вимагають надмірного споживання води, значної кількості синтетичних пестицидів та мінеральних добрив та характеризуються підвищеним рівнем виділення CO<sup>2</sup> наслідок порушення проходження біологічних процесів. Натомість багаторічні злакові культури здатні покращувати структуру ґрунту, є більш стійкими та адаптованими до збудників хвороб, шкідників та кліматичних змін, пом'якшують антропогенні наслідки та сприяють розвитку біорізноманіття і функціонування екосистеми.

Багаторічні злакові культури є альтернативою для зміни парадигми в сільському господарстві, оскільки мають значний потенціал для включення їх до виробничих систем.

**Аналіз останніх публікацій.** Згідно з підсумковим документом Саміту ООН «Перетворення нашого світу: порядок денний у сфері сталого розвитку до 2030 року» від 25 вересня 2015 року було затверджено 17 Цілей Сталого Розвитку та 169 завдань. Серед виділених глобальних цілей зазначені: подолання голоду та розвиток сільського господарства, пом'якшення наслідків змін клімату, доступна та чиста енергія [1]. Україна також приєдналася до глобального процесу забезпечення сталого розвитку [2].

На сучасному етапі розвитку, та враховуючи світові тенденції України, для вирішення даних завдань необхідним є технологічне переоснащення, модернізація галузей аграрного виробництва з підвищенням їх енергоефективності, забезпечення

дотримання екологічних норм, міжнародних стандартів з якості продовольства та харчової сировини, а також – гарантування продовольчої безпеки держави [3].

За даними Індексу глобальної харчової безпеки (GFSI) 2018 року, Україна посіла лише 63-тю позицію серед 113 країн, поступившись не тільки всім країнам Європи, але й тим країнам, куди Україна активно експортує продовольство, зокрема Єгипту, Тунісу, Марокко [4]. Хоча за 2018 рік серед 42 країн Європи найбільші площі сільськогосподарських угідь в Україні – 35,9 млн.га [5], з них понад 14 млн. га зайняті під традиційними зерновими культурами [6].

Нині у світі ведуться дослідження [7–12] зі створення та вивчення технологій вирощування і використанню багаторічних культур: пшениці, жита, соняшнику, рису, сорго, які можуть стати економічною та екологічною альтернативою в сільському господарстві.

**Мета дослідження** – теоретично обґрунтувати агроекологічні перспективи вирощування та використання багаторічних пшениць з урахуванням їх еколого-біологічних особливостей, як альтернативи традиційним зерновим культурам в Україні.

### **Матеріал та методи**

Використано загальноприйнятні наукові методи: аналіз, синтез, індукція і дедукція, абстрагування й узагальнення. Матеріалом слугували літературні джерела з вибраного напрямку досліджень.

### **Результати та обговорення**

Перші дослідження зі створення багаторічних і зерново-кормових пшениць, пшенично-пирійних, пшенично-елімуських та житньо-пирійних гібридів були розпочаті ще у 30 роках ХХ ст. М. В. Циціним, а в 1978 р. на основі цих досліджень було опубліковано працю “Багаторічна пшениця” [13].

М. В. Цицін першим втілював ідею створення багаторічної пшениці шляхом схрещування звичайної м'якої пшениці із диким злаком – пирієм сизим. Виведені сорти мали здатність відростати після скошування впродовж двох-трьох років, потім врожай різко знижувався і їх використання ставало економічно недоцільним [14].

Найбільш вивченою була багаторічна пшениця сорту М34085, вона мала стабільність, не розщеплювалась, за циклом розвитку одночасно відносилась до ярих і озимих форм, за характером цвітіння – як до самозапильних рослин, так і перехреснозапильних. Цей сорт, крім багаторічності, був стійким до вилягання, посухи, засоленості ґрунтів, грибкових захворювань.

При проведенні випробувань в умовах Південного Казахстану і в порівнянні з озимою і ярою пшеницями, урожайність яких складала відповідно 0,8 та 0,75 т/га, урожайність багаторічної пшениці була суттєво вищою. Було отримано два врожаї: перший 1,44 т/га, другий – 0,32 т/га, тобто в сумі за вегетацію 1,73 т/га. Борошномельні та харчові властивості також були придатними для подальшого використання: вихід борошна – 78%, вміст сирої клейковини – 57,8%, об'єм хліба із 100 мг – 407 мл, пористість хліба – 67 балів. Але в подальшому дослідницька робота з багаторічною пшеницею була згорнута і вона не набула масового поширення [13].

У США перші дослідження з вивчення багаторічних зернових рослин для отримання зерна проводилися У. Джексоном в Інституті органічного виробництва Родейла в Пенсильванії (США) [15]. У 1983 році було вивчено майже 100 багаторічних трав для визначення їх придатності для виробництва зерна. Починаючи з 2003 року, ці дослідження були перенесені до Інституті Землі в штаті Канзас (США) [16],

результатом цієї кропіткої роботи став гібрид Kernza®, який має хороші перспективи для використання на продовольчі цілі і зелену масу.

У 2018 році на основі американського селекційного матеріалу вченими Омського ДАУ, було створено новий багаторічний злак – Сова, в якому переважають характеристики пирію [17].

Сучасні представники пшенично-пирійних гібридів отримані внаслідок складних міжсорткових і міжгібридних схрещувань за участі великої кількості сучасних сортів м'якої озимої і твердої пшениць з трьома видами пирію, однією із важливих ознак яких є багаторічність (здатність до перезимівлі впродовж 2–3 років). У процесі досліджень встановлено, що всі пшенично-пирійні гібриди можна розділити на три групи:

1. Рослини, що мають стабільне відростання на наступний рік після збирання зерна (на другий рік вегетації 30–60 рослин на м<sup>2</sup>);

2. Рослини, що не відростають на наступний рік після збирання зерна, тобто вони є практично однорічними, але з відростанням зеленої маси після збирання зерна або відростанням зеленої маси, яку можна скошувати 3–4 рази впродовж вегетаційного періоду;

3. Рослини, що займають проміжне місце між першою і другою групою: у них кількість рослин, що перезимували на другий рік залежить від характеру зимових умов і тривалості стадії яровизації проростків, ця група є найбільш чисельною за кількістю зразків [18].

Багаторічні злакові культури мають низку переваг над традиційними: протистоять ерозії ґрунтів, сприяють надходженню у ґрунт великої кількості органічної речовини, забезпечують зменшення норми використання добрив і пестицидів.

Фенологія багаторічних зернових культур значно відрізняється від однорічних і залежить від віку рослин, початку відновлення вегетації весною та закінчення її восени, що збільшує можливість їх використання на корм [19].

Щоб зрозуміти агрономічний потенціал багаторічних злаків їх потрібно вивчати впродовж декількох років, оскільки виробництво зерна і зеленої маси суттєво змінюється від віку рослин. Багаторічні злаки, за поверненням вкладених інвестицій у їх вирощування, можна прирівняти до деревних багаторічних рослин. Це пояснюється низькими репродуктивними властивостями в перший рік вирощування та утворенням рослинами в першу чергу потужної кореневої маси. В наступні роки багаторічні зернові культури мають раннє відростання, що дає можливість в межах однієї вегетації отримати два врожаї зеленої маси і один урожай зерна.

Поряд з цим, вони мають нижчий показник врожаю, менший урожай з рослини та масу зерна. Дослідження в умовах штату Мічиган показали, що багаторічна пшениця давала 50% урожаю в порівнянні до однорічної, а багаторічне жито – 73% до свого однорічного аналогу. При цьому становлено, що врожайність багаторічних зернових залишалася стабільною, незважаючи на суттєві відмінності у температурі повітря та кількості опадів впродовж років досліджень [19].

На сході штату Вашингтон [20] при дослідженні 31 багаторічного генотипу пшениці врожай зерна п'ятого року вирощування складав 93% від однорічної пшениці з найбільшою врожайністю.

Австралійські дослідники [21] на основі 2 річних досліджень, що проводилися на майже 90 багаторічних похідних пшениці, встановили, що врожайність зерна сильно коливалася залежно від погодних умов.

Вирощування багаторічних зернових культур вважається економічно доцільним вже за 40–60% річного врожаю однорічних зернових культур та урожайності зеленої маси до 600–800 ц/га.

Багаторічні злаки стають світовим трендом в отриманні хліба для здорового харчування [14]. Сучасні форми мають багато позитивних якостей, які виділяють їх серед багатьох видів сортів пшениці озимої. Їх зерно має високі хлібопекарські якості, які значно кращі за показниками загальної хлібопекарської оцінки сучасних сортів м'якої пшениці озимої. Цей показник в середньому складає 4,6 бали, з вмістом клейковини першої групи якості 36 % та білку в зерні – 15,73 % (максимальні показники: клейковина – більше 40%, білок – 19%), при цьому у традиційних сортів м'якої озимої пшениці ці показники складають близько 3,6 балів, за вмісту клейковини другої групи якості 30,8% та білку в зерні 12,48 %. При цьому врожайність зерна в середньому за 5 років в межах 25 – 50 ц/га. Ці дані свідчать про те, що сучасні пшенично-пирійні гібриди можна використовувати в якості покращувачів слабких пшениць і тритикале [18].

Борошно із зерна пшенично-елімуєвих гібридів та багаторічних пшениць має фізико-хімічні показники якості, які характерні для борошна хлібопекарського вищого сорту та загального призначення, за технологічною оцінкою по пробній лабораторній випічці відповідає ГОСТ 27669-88 і тому може бути альтернативою борошну із зерна озимих пшениць. Клейковина, антиоксиданти у зерні багатьох багаторічних пшениць розміщені в оболонці зернівки, що робить їх мало доступними, тому для виготовлення хліба рекомендується борошно грубого помолу, тобто разом з оболонкою. Таке борошно для випікання хліба краще використовувати в сумішах і для виготовлення тіста застосовувати закваски. Хліб із такого борошна за органолептичними показниками, смаком і запахом більше схожий до хліба із житнього обдирного борошна або його суміші із пшеничним [14, 22].

У США зерно Kernza® вже більше десяти років використовується для виготовлення різних продуктів. Для виготовлення хліба із зерна Kernza® роблять борошно грубого помолу і випікають в суміші із борошном з традиційної пшениці або іншими зерновими. Такий хліб має злегка горіховий смак із медовими нотками. З борошна Kernza® печуть млинці, солоні вафлі, крекери, кекси, виготовляють макаронні вироби (з вмістом Kernza® 51%) [23].

Із зерна Kernza® виготовляють здорові сніданки Kernza® Krunh –пластівці із ледь солодким натуральним медовим смаком зерен. Зерно, вирощене в різних регіонах США, має різним смак, який залежить від ґрунту, тому пластівці фарбують натуральними харчовими барвниками для позначення регіону вирощування: Тихоокеанський північний-захід – зелений, Канзас – червоний, Мінесота – жовтий [24].

Зерно Kernza® придатне також для виготовлення пива (торгова марка Long Root Ale), яке має горіхово-житній гострий смак [25, 26].

У зерні пшенично-пирійних гібридів міститься один із надзвичайно необхідних для людського організму антиоксидантів – лютеїн. Тому зерно можна використовувати для виробництва різноманітних медичних дієтичних добавок [18].

В людському організмі лютеїн є одним із основних компонентів макулярного пігменту макули, яка розміщена в центральній частині ока і відповідає за центральний зір та найвищу гостроту зору, працює як блакитний світлофільтр, захищаючи очі від шкідливого впливу ультрафіолету. Лютеїн не синтезується в організмі людини, тому має надходити з їжею або медикаментами. При щоденному споживанні 6 мг лютеїну небезпека розвитку вікової манулярної дегенерації, яка характеризується втратою центрального зору і сліпоту, знижується на 43% [27-29].

Лютеїн краще всього акумулюється в тих частинах тіла, які найбільше піддаються шкідливому впливу вільних радикалів, тому нині лютеїну, як і іншим каротиноїдам, надається велике значення в профілактиці захворювань ока, серця, молочних залоз, зміцнення імунної системи і зниження ризику виникнення раку [30].

Багаторічні пшениці відносяться до групи культур подвійного використання – як зернова культура і кормова, що є важливим для фермерів, які мають у своєму господарстві тваринницьку складову. Можливість робити три укоси або випаси за сезон дозволяє підвищити прибутковість вирощування культури [31].

Вивчення подвійного використання багаторічних злаків розпочалося з польового експерименту дослідників Мічиганського державного університету з проведенням весняного укосу [32]. Після перезимівлі багаторічні рослини відростали раніше і швидше, ніж однорічна пшениця навесні. Тому в цей період став можливий випас худоби без шкоди для майбутнього урожаю зерна [33].

Рослини багаторічних злаків вирізняються високою кущистістю – в середньому до 15 і більше стебел, досягання в них починається з колоса і поширюється в низ, при цьому коли зерно досягає воскової стиглості листки і стебла ще зелені. Завдяки такій особливості ці гібриди після збирання зерна можна використовувати як кормову культуру на укіс зеленої маси або для випасання худоби [18].

На темпи відростання і продуктивність зеленої маси після збирання урожаю зерна впливає тип ґрунту, температура повітря та наявність опадів, що позначається також і на наступному весняному відростанні [32 – 34].

За вегетаційний період можна отримати до 500 ц/га зеленої маси, роблячи впродовж вегетативного сезону три укоси. Урожайність зеленої маси сучасних пшенично-пирійних гібридів може досягати 600–800 ц/га у середньому за 5 років вирощування. При цьому вихід сіна у вагових одиницях зеленої маси перевищує цей показник у озимого жита або вико-вівсяної суміші у півтора рази [18].

Крім того, весняне збирання багаторічних пшениць на корм сприяє збільшенню врожаю зерна у рік укосу за наступного розростання кореневої біомаси рослин [35]. Аналогічні закономірності із впливу на урожайність зерна та біомасу коренів спостерігали і при весняному випасі худоби [36].

У разі відсутності в господарстві тваринницької складової і відповідно потреби в зеленій масі, як кормах, є можливість її альтернативного використання. Зелена маса або солома багаторічних зернових містить целюлозу та інші полісахариди, за рахунок цього вона є придатною для використання, як відтворювана рослинна сировина, для виробництва біогазу [37 – 39].

Зерно багаторічних пшениць також є цінною кормовою сировиною при виготовленні кормів для птиці – за рахунок вмісту пігменту лютеїну [18]. У птахівництві для надання жовтку бажаного забарвлення використовують ксантофіли (лютеїн – для жовтого і зеаксантин – для оранжево-жовтого). Нині в якості основних природних джерел цих речовин використовують люцернове борошно з високим вмістом лютеїну, та кукурудзяне – зеаксантину.

Враховуючи, що рівень даних пігментів у природних кормах не завжди постійний і може змінюватися у результаті окислення при тривалому зберіганні, все частіше віддається перевага використанню синтетичних каротиноїдів [40]. Для урізноманітнення і підвищення якості природних джерел лютеїну можна замінювати люцернове борошно на борошно пшенично-пирійних гібридів.

Сучасна тенденція розвитку сільського господарства направлена на органічне землеробство, тобто виробництво біологічно чистої продукції, без використання хімічних заходів захисту. У зв'язку з глобальним потеплінням з'являються нові хвороби і шкідники, енергозберігаючі технології із залишенням стерні на полі також сприяють збереженню інфекційного фону, тому щоб отримати високий урожай посіви потрібно регулярно обробляти пестицидами. За відсутності такого захисту втрати врожаю можуть сягати 30 – 50 %, а в зерні накопичуються токсичні речовини [14].



В усіх гібридних лініях, які стали основою для виведення багаторічних злакових культур, було виявлено стійкість до хвороб. Це стало ще однією із переваг багаторічних злаків над однорічними [41]. Новостворені багаторічні злаки вирізняються високою стійкістю до таких хвороб як фузаріоз, іржа, борошниста роса, кореневі гнилі [18, 42]. Що дозволяє вирощувати екологічно чисту продукцію без застосування пестицидів.

### Висновки

Багаторічні злакові культури, як альтернатива традиційним зерновим культурам, широко вивчаються у всьому світі вже тривалий період, результатом цих досліджень є гібриди Kernza® і Сова.

На основі літературних даних можна чітко виділити перспективи цих нових злакових культур та окреслити перспективи їх подальших досліджень і використання в Україні, серед них:

- вивчення фенології багаторічних злаків у конкретних ґрунтово-кліматичних умовах країни, з метою з'ясування можливих регіонів вирощування, з урахуванням особливостей їх біології та доцільності заміни ними однорічних зернових культур;

- з'ясування перспектив використання зерна багаторічних злаків: в харчовій промисловості – для виготовлення хліба, кондитерських виробів, пластівців, макаронних виробів, пива, спиртних напоїв; в медичній промисловості – для виготовлення біологічно-активних добавок із підвищеним вмістом лютеїну, як каротиноїда важливого в профілактиці захворювань ока, серця, молочних залоз, зміцненні імунної системи і зниження ризику виникнення раку;

- дослідження багаторічних злаків в якості кормової культури: вивчення поживної цінності корму, скошувань у різні періоди вегетації та їх впливу на урожайність зерна і відростання зеленої маси; включення зерна, як високобілкового компоненту, у кормовий раціон худоби та птиці;

- дослідження можливості включення багаторічних злаків у вигляді зеленої маси або сіна до списку відновлюваної рослинної сировини для виробництва біогазу;

- вивчення перспектив отримання органічної продукції, за рахунок використання потенціалу ґрунту, особливостей кореневої системи багаторічних злакових рослин, стійкості до збудників хвороб і шкідників, посухи та мінусових температур, тощо.

### Література

1. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. Education for Sustainable Development Goals: learning objectives. <https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000247444> (дата звернення 01.10.2019).
2. Міністерство економічного розвитку і торгівлі України. Цілі Сталого Розвитку: Україна. Національна доповідь 2017. <http://www.me.gov.ua/> (дата звернення 01.10.2019).
3. Аграрний і сільський розвиток для зростання та оновлення української економіки: наукова доповідь / за ред.: О.М. Бородіної, О.В. Шубравської. Київ : НАН України, 2018. 152 с.
4. The Economist Intelligence Unit. EIU Global Food Security Index – 2018. <https://foodsecurityindex.eiu.com/> (дата звернення 01.10.2019).
5. Agricultural Onesoil Map. Wheat data for the year 2018 Ukraine, all regions. <https://map.onesoil.ai/2018/ua#2/44.35/-43.66> (дата звернення 01.10.2019).
6. Державна служба статистики України. Посівні площі культур сільськогосподарських під урожай 2018 року. [www.ukrstat.gov.ua](http://www.ukrstat.gov.ua) > operativ > operativ 2018. (дата звернення 01.10.2019).
7. Bell L.W., Wade L.J., Ewing M.A. Perennial wheat: a review of environmental and agronomic prospects for development in Australia. *Crop Pasture Science*. 2010. Vol. 61, No. 9. P. 679–690.
8. Sipos T., Halasz, E. The role of perennial rye (*Secale cereale* x *S. montanum*) in sustainable agriculture. *Cereal Research Communications*. 2007. Vol. 35, No. 2. P. 1073–1075.
9. Pearlstein S.I., Felger R.S., Glenn E.P., Harrington J., Al-Ghanem, K.A. Nelson, S.G. Nipa (*Distichlis palmeri*): A perennial grain crop for saltwater irrigation. *Journal of Arid Environments*. 2012. Vol. 82. P.60–70.
10. Kantar M.B., Betts K., Michno J.M., Luby J.J., Morrell P.I., Hulke B.S., Stupar, R.M., Wyse D.L. Evaluating an interspecific *Helianthus annuus* x *Helianthus tuberosus* population for use in a perennial sunflower breeding program. *Field Crops Research*. 2014. Vol. 155. P. 254–264.

11. Shim J. Perennial rice: improving rice productivity for a sustainable upland ecosystem. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*. 2012. Vol. 44. P.191–201.
12. Hu F.Y., Tao D.Y., Sacks E., Fu B.Y., Xu P., Li J., Yang Y., McNally K., Khush G.S., Paterson, A.H., Li Z. K. Convergent evolution of perenniality in rice and sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2003. Vol. 100, No. 7. P. 4050–4054.
13. Цицин Н.В. Многолетняя пшеница. Москва: Наука, 1978. 288 с.
14. Медведева А. Миру нужен здоровый хлеб – российские ученые вывели фиолетовую пшеницу и уникальный сорт СОВА. *Agroxxi. Agro-industrial Portal*. <https://www.agroxxi.ru/> (дата звернення 05.10.2019).
15. Jackson W. New roots for agriculture. University of Nebraska Press. 1980. 150 p.
16. Cox T.S, Van Tassel D.L., Cox C.M., DeHaan L.R. Progress in breeding perennial grains. *Crop and Pasture Science*. 2010. Vol. 61, No. 7. P. 513–521.
17. Hayes R.C., Wang S., Newell M.T., Turner K., Larsen J., Gazza L., Anderson J.A., Bell L.W., Cattani D.J., Frels K., Galassi E., Morgounov A.I., Revell C.K., Thapa D.B., Sacks E.J., Sameri M., Wade L.J., Westerbergh A., Shamanin V., Amanov A., Li G.D. The Performance of Early-Generation Perennial Winter Cereals at 21 Sites across Four Continents. *Sustainability*. 2018. Vol.10, No. 4. P. 1124.
18. Упельник В. П., Белов В. И., Иванова Л. П., Долгова С. П., Демидов А. С. Наследие академика Н.В. Цицина – современное состояние и перспективы использования коллекции промежуточных пшенично-пырейных гибридов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012. Том 16, № 3. С. 667–674.
19. Jaikumar N.S., Snapp S.S., Murphy K., Jones S.S. Agronomic assessment of perennial wheat and perennial rye as cereal crops. *Agronomy Journal*. 2012. V. 104, No. 6. P. 1716–1726.
20. Murphy K.M., S.R. Lyon K.A. Balow S.S. Jones. Post-sexual cycle regrowth and grain yield in *Thinopyrum elongatum* x *Triticum aestivum* amphiploids. *Plant Breed*. 2010. Vol. 129, No. 5. P. 480–483.
21. Hayes R.C., Newell M.T., DeHaan L.R., Murphy K.M., Crane S., Norton M.R., Wade L.J., Newberry M., Fahim M., Jones S.S., Cox T.S., Larkin, P.J. Perennial cereal crops: an initial evaluation of wheat derivatives. *Field Crops Research*. 2012. Vol. 133. P. 68–89.
22. Барильник К. Г., Кузнецова Л.И., Лаврентьева Н.С., Савкина А.А. и др. Сравнительная характеристика хлебопекарных свойств пшеничной и пшенично-пырейного гибрида. Материалы VI междунар. науч.-техн. конф. (г. Алматы, 1 марта 2016 г.) Алматы, 2016. С.19–23.
23. The Land Institute. A new grain – Kernza – finds its way into products. <https://landinstitute.org/media-coverage/new-grain-kernza-finds-way-products/> (дата звернення 02.10.2019).
24. The Future Market. Kernza Krunch — the future market. <http://thefuturemarket.com/kernza-krunch> (дата звернення 03.10.2019).
25. Bland A. After a long day of fighting climate change, this grain is ready for a beer. NPR. Food for Thought. Retrieved from <https://www.lexiconoffood.com/link/after-long-day-fighting-climate-change-grain-ready-beer> (дата звернення 03.10.2019).
26. Patagonia Provisions. A short story about Long Root Wit. Retrieved from <https://www.patagoniaprovisions.com/pages/long-root-wit> (дата звернення 03.10.2019).
27. Саксонова Е.О. Лютеин и зеаксантин – основные компоненты антиоксидантной системы защиты глаза. *Русский медицинский журнал*. 2005. Т.13, №2. С. 124–129.
28. Завгородняя Н.Г. Михальчик С.В. Применение коротких каротиноидов для профилактики и лечения диабетической ретинопатии. „Філатовські читання”, присвяченої 80-річчю тканинної терапії за методом академіка В.П. Філатова: матеріали наук.-практ конф. (Одеса, 23-24 травня 2013 р.). Одеса, 2013. С. 275–276.
29. Гарник Т. П., Анохіна С.В. Роль каротиноїдів у забезпеченні здоров'я органа зору. *Фітотерапія*. 2016. № 2. С. 39–42
30. Григоренко О.М. Роль вітамінів у харчуванні людини. *Харчова наука і технологія*. 2010. № 3. С. 33–36.
31. Ryan M.R., Crews T.E., Culman S.W., DeHaan L.R., Hayes R.C., Jungers J.M., Bakker M.G. Managing for Multifunctionality in Perennial Grain Crops. *Bioscience*. 2018. Vol. 68, No. 4. P. 294–304.
32. Tinsley S. G. An evaluation of perennial wheat and intermediate wheatgrass as dual-purpose, forage-grain crops under organic management (Master's thesis). Michigan State University, Department of Plant, Soil and Micro-bial Sciences, East Lansing, MI. 2012. 125 p.
33. Larkin P.J., Newell M.T., Hayes R.C., Aktar J., Norton M.R., Moroni S.J., Wade L.J. Progress in developing perennial wheats for grain and grazing. *Crop and Pasture Science*. 2014. Vol. 65, No. 11. P. 1147-1164.
34. Newell M.T, Hayes R.C. An initial investigation of forage production and feed quality of perennial wheat derivatives. *Crop and Pasture Science*. 2017. Vol. 68, No. 12. P. 1141–1148.
35. Pugliese J. Y., Culman S.W., Sprunger C.D. Harvesting forage of the perennial grain crop kernza (*Thinopyrum intermedium*) increases root biomass and soil nitrogen cycling. *Plant and soil*. 2019. Vol. 437, No.1–2. P. 241–254.

36. Lopez-Marisco L., Altesor A., Oyarzabal M., Baldassini P., Paruelo J.M. Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and soil*. 2015. Vol. 392. P. 155–162.
37. Гелегуха Г.Г., Железна Т.А. Перспективи використання відходів сільського господарства для виробництва енергії в Україні. Аналітична записка № 7 Біоенергетичної асоціації України. [www.uabio.org/activity/uabio-analytics](http://www.uabio.org/activity/uabio-analytics) (дата звернення 04.10.2019).
38. Abbasi T., Tauseet S., Abbasi S. *Biogas Energy*. New York: Springer, 2012. 169 p.
39. Biteco-energy. Вихід біогазу з різних видів субстратів <http://www.biteco-energy.com/vygod-biogaza-iz-razlichnogo-syruya-2/> (дата звернення 03.10.2019)
40. Вершняк Т. Поліпшення якості курячих яєць. *Агробізнес сьогодні*. <http://agro-business.com.ua> (дата звернення 03.10.2019).
41. Turner M.K., DeHaan, L.R., Jin Y., Anderson J. A. Wheatgrass–wheat partial amphiploids as a novel source of stem rust and fusarium head blight resistance. *Crop Science*. 2013. Vol. 53, No. 5. P. 1994–2005.
42. Culman S.W., DuPont S.T., Glover J.D., Buckley D.H., Fick G.W., Ferris H., Crews T.E. Long-term impacts of high-input annual cropping and unfertilized perennial grass production on soil properties and belowground food webs in Kansas, USA. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2010. Vol.137, No. 1–2. P.13–24.

### References

1. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. (2017). *Education for Sustainable Development Goals: learning objectives*. Retrieved from <https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000247444>
2. Ministry of Economic Development and Trade of Ukraine. (2017). *Sustainable Development Goals: Ukraine. National report 2017*. Retrieved from <http://www.me.gov.ua/> (in Ukr).
3. Borodina, O.M. (Eds.), & Shubravska, O.V. (Eds.). (2018). *Agrarian and Rural Development for Growth and Renewal of the Ukrainian Economy: Scientific Report*. Kyiv: NAS of Ukraine, 152. (in Ukr).
4. The Economist Intelligence Unit. (2019). *EIU Global Food Security Index – 2018*. Retrieved from <https://foodsecurityindex.eiu.com/>
5. *Agricultural Onesoil Map*. (2019). Wheat data for the year 2018 Ukraine, all regions. Retrieved from <https://map.onesoil.ai/2018/ua#2/44.35/-43.66> (in Bel).
6. *State Statistics Service of Ukraine*. (2019). Cultivation Lands of Agricultural Crops for Harvest in 2018. Retrieved from [www.ukrstat.gov.ua](http://www.ukrstat.gov.ua) › *operativ* › *operativ 2018*. (in Ukr).
7. Bell, L.W., Wade, L.J., & Ewing, M.A. (2010). Perennial wheat: a review of environmental and agronomic prospects for development in Australia. *Crop Pasture Science*, 61(9), 679–690. doi: 10.1071/CP10064
8. Sipos, T., & Halasz, E. (2007). The role of perennial rye (*Secale cereale* x *S. montanum*) in sustainable agriculture. *Cereal Research Communications*, 35 (2), 1073–1075. doi: 10.1556/CRC.35.2007.2.227
9. Pearlstein, S.I., Felger, R.S., Glenn, E.P., Harrington, J., Al-Ghanem, K.A., & Nelson, S.G. (2012). Nipa (*Distichlis palmeri*): A perennial grain crop for saltwater irrigation. *Journal of Arid Environments*, 82, 60–70. doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.02.009
10. Kantar, M.B., Betts, K., Michno, J.M., Luby, J.J., Morrell, P.I., Hulke, B.S., ... Wyse, D.L. (2014). Evaluating an interspecific *Helianthus annuus* x *Helianthus tuberosus* population for use in a perennial sunflower breeding program. *Field Crops Research*, 155, 254–264. doi: 10.1016/j.fcr.2013.04.018
11. Shim, J. (2012). Perennial rice: improving rice productivity for a sustainable upland ecosystem. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, 44 (2), 191–201.
12. Hu, F.Y., Tao, D.Y., Sacks, E., Fu, B.Y., Xu, P., Li, J., ...Li, Z. K. (2003). Convergent evolution of perenniality in rice and sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 100 (7), 4050–4054. doi: 10.1073/pnas.0630531100
13. Tsitsin, N. V. (1978). *The perennial wheat*. Moscow.: Science. 288 (in Rus).
14. Medvedeva, A. (2019, May 14). The world needs healthy bread – Russian scientists have developed purple wheat and the unique SOVA variety. *Agroxxi. Agro-industrial Portal*. Retrieved from <https://www.agroxxi.ru/> (in Rus).
15. Jackson, W. (1980). *New roots for agriculture*. University of Nebraska Press. 150.
16. Cox, T.S, Van Tassel, D.L., Cox, C.M., & DeHaan, L.R. (2010). Progress in breeding perennial grains. *Crop and Pasture Science*, 61(7), 513–521. doi:10.1071/CP09201
17. Hayes, R.C., Wang, S., Newell, M.T., Turner, K., Larsen, J., Gazza, L., ... Li, G.D. (2018). The Performance of Early-Generation Perennial Winter Cereals at 21 Sites across Four Continents. *Sustainability*, 10(4), 1124. doi.:10.3390/su10041124.
18. Upelniak, V.P., Belov, V.I., Ivanova, L.P., Dolgova, S.P., & Demidov, A.S. (2012). The legacy of academician N.V. Tsitsin – the current state and prospects of using the collection of intermediate wheatgrass hybrids. *Vavilovskiy zhurnal henetyky y selektsyy (Vavilovskiy Journal of Genetics and Selection)*, 16(3), 667–674. (in Rus).
19. Jaikumar, N.S., Snapp, S.S., Murphy, K., & Jones, S.S. (2012). Agronomic assessment of perennial wheat and perennial rye as cereal crops. *Agronomy Journal*, 104(6), 1716–1726. doi: 10.2134/agronj2012.0291.

20. Murphy, K.M., Lyon, S.R., Balow, K.A., & Jones, S.S. (2010). Post-sexual cycle regrowth and grain yield in *Thinopyrum elongatum* x *Triticum aestivum* amphiploids. *Plant Breed*, 129(5), 480–483. doi: 10.1111/j.1439-0523.2009.01712.x
21. Hayes, R.C., Newell, M.T., DeHaan, L.R., Murphy, K.M., Crane, S., Norton, M.R., ... Larkin, P.J. (2012). Perennial cereal crops: An initial evaluation of wheat derivatives. *Field Crops Research*, 133, 68–89. doi: 10.1016/j.fcr.2012.03.014
22. Baryluk, K. G., Kuznetsova, L. I., Lavrenteva, N. S., Savkina, O. A., & Chikida N. N. (2016, March). *Comparative characteristic of bakery properties of wheat and wheat-couch grass hybrid*. Poster session presented at the VI International Scientific and Technical Conference "Kazakhstan-Refrigeration Equipment 2016". Almaty, 19–23. (in Rus).
23. The Land Institute. (2017). *A new grain – Kernza – finds its way into products*. Retrieved from <https://landinstitute.org/media-coverage/new-grain-kernza-finds-way-products/>
24. The Future Market. (2019) *Kernza Krunch — the future market*. Retrieved from <http://thefuturemarket.com/kernza-krunch>
25. Bland, A. (2016, October 26). After a long day of fighting climate change, this grain is ready for a beer. NPR. Food for Thought. Retrieved from <https://www.lexiconoffood.com/link/after-long-day-fighting-climate-change-grain-ready-beer>
26. Patagonia Provisions. (2019). *A short story about Long Root Wit*. Retrieved from <https://www.patagoniaprovisions.com/pages/long-root-wit>
27. Saksonova, E.O. (2005). Lutein and zeaxanthin – the main components of the antioxidant eye protection system. *Russian Medical Journal*, 13(2), 124–129. (in Rus).
28. Zavgorodnaya, N.G., & Muxalchuk, S.V. (2013, May). The use of short carotenoids for the prevention and treatment of diabetic retinopathy. "Filatovski chytannia", dedicated to the 80th anniversary of tissue therapy by the method of Academician V.P. Filatov, Odessa, 275–276. (in Ukr).
29. Garnuk, T.P., & Anokhina, S.V. (2016). The role of carotenoids in the health of the visual organ (Literature Review). *Phytotherapy*, 2, 39–42. (in Ukr).
30. Grigorenko, O. M. (2010). The role of vitamins in human nutrition. *Food Science and Technology*, 3, 33–36. (in Ukr).
31. Ryan, M.R., Crews, T.E., Culman, S.W., DeHaan, L.R., Hayes, R.C., Jungers, J.M., & Bakker, M.G. (2018). Managing for Multifunctionality in Perennial Grain Crops. *Bioscience*, 68(4), 294–304. doi:10.1093/biosci/biy014
32. Tinsley, S. G. (2012). *An evaluation of perennial wheat and intermediate wheatgrass as dual-purpose, forage-grain crops under organic management* (Master's thesis). Michigan State University, Michigan, USA.
33. Larkin, P.J., Newell, M.T., Hayes, R.C., Aktar, J., Norton, M.R., Moroni, S.J., & Wade, L.J. (2014). Progress in developing perennial wheats for grain and grazing. *Crop and Pasture Science* 65(11), 1147–1164. doi:10.1071/CP13330
34. Newell, M.T., & Hayes R.C. (2017). An initial investigation of forage production and feed quality of perennial wheat derivatives. *Crop and Pasture Science*, 68(12), 1141–1148. doi:10.1071/CP16405
35. Pugliese, J.Y., Culman, S.W., & Sprunger, C. D. (2019). Harvesting forage of the perennial grain crop kernza (*Thinopyrum intermedium*) increases root biomass and soil nitrogen cycling. *Plant and Soil*, 437(1–2), 241–254. doi: 10.1007/s11104-019-03974-6
36. Lopez-Marisco, L., Altesor, A., Oyarzabal, M., Baldassini, P., & Paruelo, J.M. (2015). Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and Soil*, 392, 155–162. doi: 10.1371/journal.pone.0215223
37. Geletuha, G.G., & Zheleznova, T.A. (2014). *Prospects for the use of agricultural waste for energy production in Ukraine*. Analytical note Nr. 7 of the Bioenergy Association of Ukraine. Retrieved from [www.uabio.org/activity/uabio-analytics](http://www.uabio.org/activity/uabio-analytics)
38. Abbasi, T., Tauseet, S., & Abbasi, S. (2012). *Biogas Energy*. New York: Springer, 169
39. Biteco-energy. (2013). *Biogas output from different types of substrates*. Retrieved from <http://www.biteco-energy.com/vyhod-biogaza-iz-razlichnogo-syrya-2/>
40. Vershnyak, T. (2011, March 22) Improving the quality of chicken eggs. *Agribusiness Today*. Retrieved from <http://agro-business.com.ua>
41. Turner, M.K., DeHaan, L.R., Jin, Y., & Anderson, J. A. (2013). Wheatgrass–wheat partial amphiploids as a novel source of stem rust and fusarium head blight resistance. *Crop Science*, 53(5), 1994–2005. doi: 10.2135/cropsci2012.10.0584
42. Culman, S.W., DuPont, S.T., Glover, J.D., Buckley, D.H., Fick, G.W., Ferris, H., & Crews, T.E. (2010). Long-term impacts of high-input annual cropping and unfertilized perennial grass production on soil properties and belowground food webs in Kansas, USA. *Agric. Ecosyst. Environ*, 137(1–2), 13–24. doi:10.1016/j.agee.2009.11.008

**Summary.** *V. P. Karpenko, I. S. Kravets, D. M. Adamenko, O. H. Sukhomud* **Agro-ecological prospects of the perennial grain crops use in Ukraine and abroad.**

**Introduction.** *Food security and agriculture are turning into an era characterized by scarce and depleted resources, climate change, and price volatility. Modern agrarian technologies require excessive consumption of water, synthetic pesticides, mineral fertilizers, produce increased CO<sup>2</sup> emissions, disrupting natural biological processes.*

*In contrast, perennial grain crops, unlike annual ones, can improve soil structure, are resistant and adapted to pathogens, pests and climate change, mitigate anthropogenic consequences and have significant potential as a food and feed crop. Perennial grain crops are an alternative to the paradigm shift in agriculture because they have considerable potential for integrating into production systems.*

**Topicality of the theme.** *Climate change has led to problems related to the stability of agriculture, raising concerns about the future of global food security. Therefore, the global goals of transforming the world include: hunger extermination and development of agriculture, climate change mitigation, affordable and clean energy. In 2018, 42 of Europe's largest agricultural areas can be found in Ukraine - 35.9 million hectares of which over 14 million hectares are occupied by traditional crops, but according to the Global Food Security Index (GFSI) in 2018, Ukraine is ranked only 63<sup>rd</sup> among 113 countries.*

*Nowadays, research on the creation and study of technologies for growing and using perennial crops is being conducted in the world: wheat, rye, sunflower, rice, sorghum, which can become an economic and environmental alternative in agriculture.*

**The purpose of the study is** *to theoretically substantiate the agro-ecological prospects of growing and using perennial wheat, taking into account their ecological and biological characteristics, as an alternative to traditional grain crops in Ukraine.*

**Material and methods.** *Common scientific methods are used: analysis, synthesis, induction and deduction, abstraction and generalization. Literary sources from the chosen field of research served as the material.*

**Results.** *Perennial cereals, as an alternative to traditional cereals, have been widely studied throughout the world for a long time. The result of these studies is the creation of hybrids of perennial grain crops Kernza® and Owl. Potential for the use of perennial grain crops, both present and in the selection process, is not fully disclosed, but at this stage it is possible to clearly identify the directions of their use: obtaining organic products, through the use of soil potential, features of the root system of perennial grain crops, resistance to pathogens and pests, droughts and freezing temperatures; in the food industry for the production of bread, confectionery, flakes, pasta, beer, alcoholic drinks; in the medical industry for the manufacture of biologically active additives with high lutein content, as a carotenoid important in the prevention of the eye, heart, mammary glands diseases, strengthening the immune system and reducing the risk of cancer; in fodder production the inclusion of grain as a high-protein component in the feed ration of livestock and poultry, for the production of green mass, hay, for grazing; inclusion of perennial grain crops in the form of green mass or hay in the list of renewable plant raw materials for biogas production.*

**Conclusions.** *At the present stage of development, perennial grain crops can become a source of organic production due to the features of the root system of plants, resistance to pathogens and pests, drought and sub-zero temperatures.*

*They are an alternative to traditional grain crops and have prospects for use in various industries, such as food, medical, feed and biogas.*

**Keywords:** *perennial cereals, wheat-wheat hybrids, Kernza®, Sova, whole kitchens, lutein, forage, speed to disease.*

**Уманський національний університет садівництва**

Одержано редакцією 16.09.2019  
Прийнято до публікації 12.12.2019

УДК 612.821

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-30-36

Коваленко С. О., Артеменко Б. О.,  
Харченко Т. Г.

## ВІКОВІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПРОСТОРОВО-ЧАСОВОЇ ОРІЄНТАЦІЇ У ОСІБ З РІЗНИМ РІВНЕМ ФІЗИЧНОЇ АКТИВНОСТІ

*У статті представлені результати дослідження особливостей формування просторово-часової орієнтації у осіб різного віку та рівня фізичної активності. Встановлено, що з віком просторово-часова орієнтація покращується не залежно від рівня рухової активності. Доведено, що в онтогенезі формування властивості просторово-часової орієнтації у осіб різного віку та рівня рухової активності поступово підвищуються і досягають свого найвищого рівня у 20 років. У волейболістів виявлено, більш високий рівень формування орієнтації у просторі та часі, ніж у не спортсменів. Встановлено, що волейболісти мали більш точні результати у тестових завданнях, які характеризували здібність до просторово-часової орієнтації із статистично значимими різницями у показниках починаючи із 16 років і старше. Розвиток властивостей орієнтації у просторі та часі у спортсменів-волейболістів, на відміну від не спортсменів, проходить більш інтенсивно та має випереджаючий характер. У юнаків-спортсменів досліджувані властивості раніше досягають рівня показників людей зрілого віку і утримуються на високому рівні. Більш динамічний та випереджаючий характер, вищий рівень розвитку у спортсменів властивостей орієнтації у просторі та часі по відношенню до не спортсменів вказує на високу пластичність цієї властивості та можливу часткову їх корекцію засобами фізичної культури.*

**Ключові слова:** онтогенез, просторово-часова орієнтація, координаційні здібності, рівень рухової активності.

**Постановка проблеми.** В спорті вищих досягнень одним із перспективним напрямом удосконалення процесу підготовки є орієнтація на індивідуальні особливості та характеристики спортсмена. Деякі дослідники до таких характеристик відносять: показники фізичного розвитку та фізичної підготовленості [1, 2, 3], технічної, тактичної підготовленості [4, 5], нейродинамічні, психічні, біоенергетичні властивості людини [6, 7, 8, 9] та морфофункціональні ознаки [5]. Проте, механізми досягнення максимальних спортивних результатів залишаються розкритими не повністю та потребують подальшого дослідження. Припускаємо, що новітні знання про вікові закономірності та особливості формування орієнтації у просторі та часі у осіб з різним рівнем фізичної активності можуть бути корисним в оптимізації підготовленості спортсменів високого класу.

**Аналіз останніх публікацій.** Зрозуміло, що особливості гри у волейбол вимагають відповідної підготовки, яка відрізняється від використовуваної у інших видах спорту. Техніко-тактичні дії незмірно більшою мірою пов'язані не зі стійкими руховими навичками, а з обсягом рухової пам'яті [5, 10], що дозволяє мобілізувати моторні структури для виконання в конкретній часто несподіваній і непередбачуваній ситуації ефективних ігрових дій, які виконуються в обмеженому просторі та часі [5, 11]. Тому, цілком природною є загострена увага до таких властивостей нервової системи волейболістів, як орієнтація у просторі та часі, спритність і координація. Саме їх рівень багато в чому забезпечує швидкі та ефективні дії високої координаційної складності у варіативних і несподіваних умовах [2, 3, 4, 5, 12].

Крім того, оскільки волейбол це командний вид спорту в якому на майданчику одночасно присутні і взаємодіють 6 гравців виникає питання їх психофізіологічної

сумісності під час виконання тих чи інших тактико-технічних завдань. В деяких роботах наголошується, що особливу увагу, враховуючи комплексну реалізацію фізичних, техніко-тактичних та ігрових можливостей гравця під час тренувальної і змагальної діяльності, слід звернути на генетично-детерміновані індивідуальні нейродинамічні властивості вищих відділів центральної нервової системи, до яких відносяться функціональна рухливість (ФРНП), сила (СНП) та врівноваженість (ВНП) нервових процесів [8, 13, 14, 15, 16].

Також доведено, що в ігрових видах спорту, на прикладі футболу та інших видів, досягнення високих результатів пов'язано з граничними за інтенсивністю і тривалістю тренувальними та змагальними навантаженнями, під час яких підвищуються вимоги до усіх ланок спеціальної рухової підготовленості гравців [6, 7, 8, 13]. Зокрема, для ігрових видів спорту особливу цінність мають координаційні здібності, які дозволяють спортсмену точно орієнтуватися у просторі та часі [3, 5, 17].

Оскільки реалізація рухових можливостей, техніко-тактичної підготовленості координаційних здібностей багато в чому знаходиться в залежності і визначається рівнем високо-генетично детермінованих індивідуальних типологічних властивостей вищих відділів центральної нервової системи [18, 19, 20, 21], то виникає питання як саме проходить процес формування здібності до просторово-часової орієнтації у осіб різного віку та різного рівня фізичної активності.

**Мета:** з'ясувати особливості формування психофізіологічних характеристик просторово-часової орієнтації у волейболістів та не спортсменів різного віку.

#### Матеріали і методи

Визначення властивості орієнтування у часі відбувалося за комп'ютерною програмою «Інтест» [22]. Обстежуваному після звукового сигналу на комп'ютері потрібно було подумки відрахувати індивідуальну хвилину в секундах. Після чого натиснути кнопку «Enter», що означало закінчення тесту. На екран виводився результат у секундах, який характеризував властивість сприйняття часу у обстежуваного.

Для визначення властивості орієнтування у просторі ми використали ряд тестових завдань, зокрема: стрибок в довжину на точність та, ходьба прямою із заплученими очима [23]. Крім того, обстежувані за комп'ютерною програмою «Інтест» виконували тестове завдання «Сприйняття простору» [22]. Необхідно було на екрані комп'ютера накреслити кнопкою «Пробіл» - натиснути її і не відпускати до досягнення відрізка 10 см. За умови досягнення лінії на екрані розміру в 10 сантиметрів обстежуваний мав відпустити кнопку «Пробіл». Похибку сприймання простору визначали в сантиметрах [22].

Дослідження проводили на базі ВК «Імпексагро-Спорт» м. Черкаси, ВК «Фаворит» м. Лубни, СК «Сумихімпром» м. Суми, ВК «СумДу» м. Суми, дитячо-юнацьких спортивних шкіл міст Суми, Полтава і Золотоноша для осіб, що систематично займалися спортом, та у ДПТНЗ Черкаський навчальний центр, Золотоніський коледж ветеринарної медицини Білоцерківського національного аграрного університету, загальноосвітніх шкіл №1 та №3 м. Золотоноша, для осіб що не займаються систематично спортом. Загалом у дослідженні взяло участь 206 осіб різного віку, які були розділені на 4 вікові групи: підлітки 14-15, юнаки 16-17, 18-19 та особи 20 років і старші.

Результати дослідження оброблено за допомогою комп'ютерного блоку програм Microsoft Excel. З метою аналізу отриманих результатів досліджень були використані статистичні показники: середнє арифметичне значення ( $\bar{X}$ ), стандартне відхилення (SD).

Значимість відмінностей показників вибірок визначалася за параметричним критерієм t-Стьюдента. Якщо розрахункове значення було більше граничного, то різниця між вибірками статистично значима ( $p < 0,05$ ).

### Результати та їх обговорення

В ході дослідження встановлено особливості формування просторово-часової орієнтації для волейболістів різного віку та осіб з різним рівнем фізичної активності. Увагу привертає той факт, що не залежно від віку та рівня рухової активності виявлено покращання результатів тестових завдань, які характеризували орієнтацію у просторі та часі. Проте, для спортсменів вікова динаміка формування властивості орієнтації у часі та просторі мала випереджаючий характер. Так, вже у віці 16-17 років волейболісти демонструють статистично значуще кращі результати у тестових завданнях орієнтації у просторі та часі порівняно із не спортсменами аналогічних вікових груп ( $p < 0,05$ ).

Отже, встановлено, що в онтогенезі формування властивості просторово-часової орієнтації у осіб різного віку та рівня рухової активності поступово розвиваються і досягають свого найвищого рівня у 20 років. Розвиток властивостей орієнтації у просторі та часі у спортсменів-волейболістів, на відміну від не спортсменів, проходить більш інтенсивно та має випереджаючий характер. У юнаків-спортсменів досліджувані властивості раніше досягають рівня показників людей зрілого віку і утримуються на високому рівні.

Необхідно відмітити для спортсменів та не спортсменів схожу динаміку формування властивостей орієнтації у просторі та часі, що може свідчити про високу генетичну детермінованість їх формування [19]. Але, більш динамічний та випереджаючий характер, вищий рівень розвитку у спортсменів властивостей орієнтації у просторі та часі по відношенню до не спортсменів може вказувати на високу пластичність цієї властивості та можливу часткову їх корекцію засобами фізичної культури. Не менш цікавим видається факт того, що в онтогенезі, а отже і кваліфікації у волейболістів виявлено підвищення точності виконання завдань гравцями високої кваліфікації (табл.1).

**Таблиця 1**

Показники формування просторово-часової орієнтації ( $X \pm SD$ ) у волейболістів різного віку та не спортсменів

Вік, роки	Групи Обстежуваних	Досліджувані показники			
		Орієнтування у просторі, см.			Орієнтування у часі, с
		Ходьба із заплющеними очима	Стрибок у довжину на точність	Сприйняття простору	Сприйняття часу
14-15	Волейболісти (25)	13,52±1,2	106,8±1,4	11,4±0,4	62,6±1,2
	Не спортсмени (28)	16,0±1,4	109,2±4,4	12,4±0,7	63,6±2,4
16-17	<b>Волейболісти (25)</b>	<b>12,4±0,8*</b>	105,6±2,4	<b>9,8±0,4*</b>	<b>59,5±1,3*</b>
	Не спортсмени (30)	15,2±1,2	109,7±2,1	11,9±0,5	62,1±1,4
18-19	Волейболісти (21)	<b>6,1±0,6*</b>	<b>97,5±1,4*</b>	<b>9,9±0,3*</b>	<b>58,7±0,8*</b>
	Не спортсмени (30)	20,6±2,8	105,1±2,2	11,3±0,5	62,8±1,1
20 і старші	Волейболісти (19)	<b>6,5±0,4*</b>	<b>99,4±1,5*</b>	<b>10,1±0,2*</b>	<b>58,8±1,0*</b>
	Не спортсмени (28)	17,9±1,9	91,9±2,7	12,4±0,5	65,1±1,7

Примітка: \* – статистично вірогідні різниці показників між волейболістами та не спортсменами у досліджуваних вікових групах ( $p < 0,05$ )

Так як віковий період обстежуваних спортсменів 20 років і старше представляли майстри спорту України з волейболу то можемо припустити, що для досягнення



високих спортивних результатів, майстрів спорту і успішне вирішення поставлених завдань на майданчику у професійних командах є наявність у гравців високого рівня координації та просторово-часової орієнтації .

Результати дослідження орієнтування у просторі та часі для всіх вікових груп волейболістів свідчать, що у процесі тренувань таких гравців має місце постійне навантаження на ЦНС спортсмена під час здійснення його вибору ігрової позиції на майданчику в різних ігрових ситуаціях. Це призводить до того, що в результаті постійних тренувань у волейболістів вже у 14 років формується здатність до адекватного сприйняття ігрових ситуацій: м'яч – майданчик – гравець. Під час гри у волейболі м'яч після нападаючих ударів та подач приземляється в декількох сантиметрах від лінії і гравцеві потрібно чітко визначати де буде м'яч на майданчику чи за його межами. Все це потрібно виконати за доли секунди доки м'яч у повітрі. Тому у волейболістів ми виявили кращі результати у виконанні тестів на стрибок в довжину на точність, ходьба прямою із заплющеними очима та сприйняття у часі та просторі у порівнянні з однолітками не спортсменами. Імовірно, швидкість аналізу ситуації, інтенсивності розподілу і переключення уваги, миттєвої і короткострокової пам'яті, вирішення завдань до складних сенсомоторних реакцій (реакції вибору, реакції на рухомий об'єкт), швидкості перероблення інформації, оперативного мислення, антиципації, рухової пам'яті, моторного поля, варіативності рухових дій сприяють підвищенню результативності виконання пропонованих тестів та досить тісно, ходьба прямою із заплющеними очима пов'язані з віком спортсменів та рівнем їх майстерності. Звідси і значущо кращі результати у тестових завданнях, що характеризують властивість до орієнтування у просторі та часі спортсменів старшого віку та вищої спортивної майстерності. В одному з них рівень ігрової координації тестується за відчуттям часу, а інші є показником, що відображає здатність обстежуваного управляти руховими діями в обмеженому просторі. Обидва тести відрізняються високою координаційною складністю.

### Висновки

1. Встановлено, що в онтогенезі формування властивості просторово-часової орієнтації у осіб різного віку та рівня рухової активності поступово розвиваються і досягають свого найвищого рівня у 20 років.

2. Розвиток властивостей орієнтації у просторі та часі у спортсменів-волейболістів, на відміну від не спортсменів, проходить більш інтенсивно та має випереджаючий характер. Волейболісти починаючи із 16 років і старше мали кращі результати орієнтування у просторі та часі із статистично вірогідними відмінностями у досліджуваних показниках порівняно із не спортсменами ( $p < 0,05$ ). У юнаків-спортсменів досліджувані властивості раніше досягають рівня показників людей зрілого віку і утримуються на високому рівні.

3. Встановлені спільні для спортсменів та не спортсменів закономірності розвитку властивостей орієнтації у просторі та часі свідчать про високу генетичну детермінованість їх формування.

4. Більш динамічний та випереджаючий характер, вищий рівень розвитку у спортсменів властивостей орієнтації у просторі та часі по відношенню до не спортсменів вказує на високу пластичність цієї властивості та можливу часткову їх корекцію засобами фізичної культури.

5. Виявлені закономірності і особливості динаміки властивостей орієнтації у просторі та часі в онтогенезі свідчать про доцільність їх врахування для розробки науково обґрунтованої системи відбору, підготовки, контролю і профілактики виникнення несприятливих зрушень та їх корекції, а також оптимізації спортивної діяльності.

**Перспективи подальших досліджень.** Перспектива подальших досліджень стосується виявлення індивідуальних особливостей формування просторово-часової орієнтації волейболістів з різними типологічними властивостями центральної нервової системи.

### Література

1. Артеменко Б.О. Вплив морфофункціонального розвитку та нейродинамічних і психофізіологічних функцій на якість ігрової діяльності волейболістів різного амплуа. *Наука і освіта*. 2014. № 8. С. 7-10.
2. Бойченко Н.В. Розвиток та вдосконалення координаційних здібностей в дзюдо. *Проблеми і перспективи розвитку спортивних игр и единоборств в высших учебных заведениях*. 2019. №1. С. 12-16.
3. Бурцев А.В. Формирование пространственно-временной ориентировки при выполнении технических приемов на основе экстраполяции двигательных действий волейболистов : дис. ... канд. пед. наук : 13.00.04. Набережные Челны, 2011. 237 с.
4. Артеменко Б.О. Вплив координаційних здібностей гравців на виконання технічних прийомів волейболу. *Вісник Прикарпатського університету*. 2013. №17. С. 180-184.
5. Платонов В.Н. Двигательные качества и физическая подготовка спортсменов. Київ : Олімпійська література, 2017. С. 185-187.
6. Оцінювання психофізіологічних станів у спорті : монографія / Георгій Коробейніков, Євген Приступа, Леся Коробейнікова, Юрій Бріскін. Львів : ЛДУФК, 2013. 312 с.
7. Коробейнікова Л. Г. Психофізіологічні стани організму людини в період тренувань та змагань з олімпійських видів боротьби : дис. ... д-ра. біол. наук : 03.00.13. Київ, 2014. 384 с.
8. Лизогуб В. С. Сучасні підходи до реалізації відбору футболістів високої кваліфікації за показниками нейродинамічних властивостей вищих відділів центральної нервової системи. *Слобожанський науково-спортивний вісник*. 2017. №2. С. 81-85. doi.org/10.15391/sns.v.2017-2.008
9. Лизогуб В.С. Інноваційний підхід визначення та оцінки спеціальної підготовленості футболістів високої кваліфікації. *Science and Education*. 2017. №8. С. 15-22. doi.org/10.24195/2414-4665-2017-8-2
10. Нікітенко О.В. Розвиток спритності та координації спортсменів, які спеціалізуються у боротьбі та бойових мистецтвах (на матеріалах рукопашного бою) : дис... канд. наук з фізичного виховання і спорту : 24.00.01. Київ, 2019. 203.
11. Wilmore J.H., Costil D.L. Physiology of sport and exercise. *Medicine & Science in Sports & Exercise*. 1995. №27. С. 792-793. doi.org/10.1249/00005768-199505000-00024
12. Лях В.И. Координационные способности: диагностика и развитие. М : Дивизион, 2006. 290 с.
13. Макаренко М.В. Зв'язок успішності психомоторної діяльності з викликаною активністю мозку людей з різними індивідуально-типологічними властивостями вищих відділів центральної нервової системи. *Фізіологічний журнал*. 2014. №3. С. 65-66.
14. Міщенко В.С. Психофізіологічний стан висококваліфікованих спортсменів з різним рівнем нейродинамічних функцій. *Вісник Черкаського університету*. 2017. №2. С. 45-53.
15. Moran A. Cognitive psychology in sport: pro-gress and prospects. *Psychology of Sport and Exercise*. 2009. №4. P. 420-426. doi.org/10.1016/j.psychsport.2009.02.010
16. Sato N. Cardiovascular reactivity to mental stress: relationship with menstrual cycle and gender, *J. Physiol. Anthropology Appl. Human. Sci.* 2004. № 6. P. 215–223. doi.org/10.2114/jpa.23.215
17. Ровний А.С., Лизогуб В.С. Психосенсорні механізми управління рухами спортсменів : монографія. Харків : ХНАДУ, 2016. 359 с.
18. Макаренко М.В., Лизогуб В.С. Онтогенез психофізіологічних функцій людини. Черкаси : Вертикаль, 2011. 256 с.
19. Сергиенко Л.П. Основы спортивной генетики. М : Высшая Школа, 2004. 631 с.
20. Bray M.S. The human gene map for performance and healthrelated fitness phenotypes: the 2006-2007 update. *Medicine & Science in Sports & Exercise*. 2009. № 1. P. 35-73. doi.org/10.1249/mss.0b013e3181844179
21. Hoff J. Training and testing physical capacities for elite soccer players. *Journal of Sports Sciences*. 2005. №6. P. 573-582. doi.org/10.1080/02640410400021252
22. Козак Л.М. Автоматизированная система определения характеристик интеллектуальной и эмоциональной составляющих психического здоровья человека. *Український журнал медтехніки і технології*. 1995. №3. С. 59-66.
23. Бойчук Р.І. Обґрунтування засобів і методів розвитку координаційних здібностей юних волейболістів на етапі початкової підготовки. *Молода спортивна наука України*. 2013. № 1. С. 17-23.

## References

1. Artemenko, B.O. (2014). Influence of morphofunctional development and neurodynamic and psychophysiological functions on the quality of playing activity of volleyball players of different role. *Nauka i osvita. (Science and education)*. 8. 7-10 (in Ukr.)
2. Boychenko, N.V. (2019). Development and improvement of coordination skills in judo. Problemy i perspektyvy rozvytku sportyvnykh ihor i yedynoborstv u vyshchyykh zakladakh navchannia. (*Problems and prospects for the development of sports games and martial arts in higher education*). 1. 12-16 (in Ukr.)
3. Burtsev, A.V. Formation of spatio-temporal orientation at performance of technical receptions on the basis of extrapolation of motive actions of volleyball players. Sc cand dis. Naberezhnye Chelny, 237 (in Rus.).
4. Artemenko, B.O. (2013) The influence of players' coordination skills on the performance of volleyball techniques. *Visnyk Prykarpatskoho universytetu. (Bulletin of the Carpathian University)*. 17. 180-184. (in Ukr.)
5. Platonov, V.N. (2017). Motor qualities and physical training of athletes. Olympic literature. Kiev 185-187 (in Ukr.)
6. Korobeynikov, G.V. (2013). Estimation of psychophysiological states in sports. Lviv : LDUFK. 312 (in Ukr.)
7. Korobeynikova, L.G. Psychophysiological states of the human body during training and competitions in the Olympic types of struggle. Sc d dis. Kiev, 384 (in Ukr.)
8. Lyzohub, V.S. (2017). Modern approaches to the implementation of the selection of high-skilled football players according to the indicators of neurodynamic properties of the higher parts of the central nervous system. *Slobozhanskyi Naukovo-Sportyvnyi Visnyk. (Slobozhansky Scientific and Sport Herald)*. 2. 81–85. doi.org/10.15391/sns.v.2017-2.008
9. Lyzohub, V.S. (2017). An innovative approach to identifying and evaluating the qualifications of highly skilled football players. *Science and Education. (Science and Education)*. 8. 15-22. (in Ukr.). doi.org/10.24195/2414-4665-2017-8-2
10. Nikitenko, O.V. (2019). Developing the agility and coordination of athletes specializing in wrestling and martial arts (hand-to-hand combat): Sc cand dis. Kyiv. 203. (In Ukr.)
11. Wilmore, J.H. (1995). Physiology of sport and exercise. *Medicine & Science in Sports & Exercise. (Medicine & Science in Sports & Exercise.)*. 27. P. 792-793. doi.org/10.1249/00005768-199505000-00024
12. Liah, V.I. (2006). Coordination abilities: diagnosis and development. M : Division, 290 p. (In Rus).
13. Makarenko, M.V. (2014). Linking the success of psychomotor activity with the activity of the brain activity of people with different individually-typological properties of higher departments of the central nervous system. *Fiziologichnyi zhurnal. (Physiological journal)*. 3. 65-66. (In Ukr.).
14. Mishchenko, V.S. (2017). Psychophysiological state of highly skilled athletes with different level of neurodynamic functions. *Visnyk Cherkaskoho universytetu. (Bulletin of Cherkasy University)*. 2. 45-53. (in Ukr.).
15. Moran, A. (2009). Cognitive psychology in sport: pro-gress and prospects. *Psychology of Sport and Exercise. (Psychology of Sport and Exercise)*. 4. 420-426 (in Uk.). doi.org/10.1016/j.psychsport.2009.02.010
16. Sat,o N. (2004). Cardiovascular reactivity to mental stress: relationship with menstrual cycle and gender. *J. Physiol. Anthropology Appl. Human. Sci. (J. Physiol. Anthropology Appl. Human. Sci.)* 6. 215–223. (In Uk.). doi.org/10.2114/jpa.23.215
17. Rovnii, A.S. (2016) Psychosensory mechanisms for controlling the movements of athletes. Kharkiv: KhNADU. 359 (in Ukr.)
18. Makarenko, M.V. (2011). Ontogenesis of psychophysiological functions of a person. Cherkassy: Vertical. 180-181 (In Ukr.)
19. Sergienko, L.P. (2004). Fundamentals of sports genetics. Moscow: Higher School. 631 (In Rus).
20. Bra,y M.S. (2009). The human gene map for performance and healthrelated fitness phenotypes: the 2006-2007 update. *Medicine &Science in Sports & Exercise. (Medicine &Science in Sports & Exercise.)* 1. 35-73 (In Uk.). doi.org/10.1249/mss.0b013e3181844179
21. Hoff, J. (2005). Training and testing physical capacities for elite soccer players. *Journal of Sports Sciences (Journal of Sports Sciences.)*. 6. 573-582. (In Uk.). doi.org/10.1080/02640410400021252
22. Kozak, L.M. (1995). Automated system for determining the characteristics of intellectual and emotional components of human mental health. *Ukrainskyi zhurnal medtekhniky i tekhnolohii. (Ukrainian Journal of Medical Technology and Technology.)*. 3. 59-66. (In Ukr.).
23. Boychu,k R.I. (2013). Justification of the means and methods of development of coordination skills of young volleyball players at the stage of initial preparation. *Moloda sportyvna nauka Ukrainy. (Young sports science of Ukraine.)*. 1 17-23. (In Ukr.).

**Summary.** *S.O. Kovalenk, B.O. Artemenko, T.G. Kharchenko Age peculiarities of spatial-time orientation formation of persons with different level of physical activity.*

**Introduction.** *It is known that the implementation of motor capabilities, technical and tactical preparedness of coordination abilities is largely dependent on and determined by the level of highly genetically determined individual typological properties of the higher departments of the central nervous system, the question arises as to how the process of forming the ability to spatially-temporally passes persons of different ages and different levels of physical activity.*

**Purpose.** *To find out the peculiarities of the formation of space-time orientation in volleyball players and non-athletes of all ages.*

**Methods.** *Computer testing of the formation of space-time orientation was carried out using the device "Intest" and motor tests to determine the level of coordination capabilities.*

**Results.** *It has been found that with age the ability to space-time orientation improves regardless of the level of motor activity. But on the example of volleyball players it is revealed that constant volleyball activities contribute to faster formation of the ability to orient in space and time. Volleyball players were found to have more accurate results in test tasks that characterized the ability to space-time orientation with statistically significant differences in scores from 16 years and older.*

**Originality.** *The peculiarities of formation of space-time orientation of volleyball players and non-athletes of different age were revealed.*

**Conclusion.** *It is established that the formation of space-time orientation in persons of different ages and different levels of physical activity occurs with a positive dynamics to improve the results with age for all the studied categories of persons. Volleyball players from the age of 16 and above had better results that reflect the ability to orient themselves in space and time with statistically significant differences in the studied parameters compared to non-athletes ( $p < 0.05$ ). That testifies to the influence on the process of formation of the system of space-time orientation of the person of constant volleyball. For persons who did not have a systematic training in certain sports, such dynamics with the age of the internal system of spatial and temporal orientation was not found.*

**Keywords:** *volleyball, ontogeny, space-time orientation, coordination abilities, motor activity level.*

**Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького**

Одержано редакцією  
Прийнято до публікації

25.05.2019  
12.12.2019

УДК: 612.172.2

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-37-45

Мінаєв Б. П., Коваленко С. О.,  
Кудій Л. І., Рибалко А. В.

## ХВИЛЬОВА СТРУКТУРА ГЕМОДИНАМІЧНИХ ПОКАЗНИКІВ В ОСІБ ІЗ РІЗНИМ ВИХІДНИМ РІВНЕМ СЕРЦЕВОГО ВИКИДУ ТА КРОВОНАПОВНЕННЯ ОРГАНІВ ГРУДНОЇ КЛІТКИ

*У статті представлено результати досліджень особливостей хвильової структури тривалості кардіоінтервалів і ударного об'єму крові в молодих чоловіків із різним вихідним рівнем серцевого викиду та кровонаповнення органів грудної клітки. В стані спокою та в основному при фізичному навантаженні між особами з різним вихідним рівнем серцевого викиду встановлено особливості коливань гемодинаміки, котрі носять як компенсаторний характер для підтримання сталості серцевого викиду у гіпокінетиків, так і обумовлені різним рівнем кровонаповнення органів грудної клітки у представників даних типологічних груп. Виявлено, що хвильова структура регуляторних ритмів гемодинаміки та її зміни при дозованих навантаженнях суттєво залежать від вихідного рівня кровонаповнення органів грудної клітки.*

**Ключові слова:** *серцевий викид, кровонаповнення органів грудної клітки, тривалість кардіоінтервалів, гемодинаміка.*

**Постановка проблеми.** Періодичні коливання активності всіх систем організму, які забезпечують відносну сталість життєво важливих констант, є одним із основних загальних принципів біології [1]. Особливості хвиль тривалості кардіоінтервалів (т-R-R) та ударного об'єму крові (УОК) розглядають як відображення динаміки регуляторних процесів в організмі [2-4]. Суттєві розбіжності у здорових молодих чоловіків у значеннях серцевого індексу та кровонаповнення органів грудної клітки, ймовірно, обумовлюють особливості регуляції серцево-судинної системи.

**Аналіз останніх публікацій.** Згідно з літературними джерелами значні відмінності спостерігаються як за величиною загальної потужності, так й за значеннями потужності регуляторних коливань гемодинамічних показників у різних частотних діапазонах, а також за параметрами дихальної синусової аритмії між окремими здоровими людьми [5-6].

Встановлено, що прояв варіабельності серцевого ритму в осіб із різною типологією за частотою дихання при різноманітних навантаженнях відрізняється [7-9]. Мало відомостей про особливості коливань т-R-R і, тим більше УОК, в осіб із різним рівнем гемодинаміки. Виключенням можна вважати достатньо досліджене наукове положення про більший прояв коливань УОК в осіб із вищим рівнем об'єму циркулюючої крові [10].

**Метою** даної роботи було з'ясування особливостей хвильової структури коливань т-R-R та УОК в осіб із різним вихідним рівнем серцевого викиду та кровонаповнення органів грудної клітки.

### Матеріал та методи

У дослідженні взяли участь 124 молодих (18-23 років) чоловіки, які не займалися спортивною діяльністю. Всі особи брали участь у дослідженнях добровільно, за даними медичного обстеження були практично здоровими, не мали гострих та хронічних захворювань. Перед виконанням завдань вони інформувались відносно мети та задач вимірювань, послідовності та змісту тестових навантажень.

Вимірювання гемодинамічних показників здійснювали зранку з 8-00 до 10-30 годин за таких умов: у стані спокою в положенні лежачи (після 15-хвилинного відпочинку); під час проби з регламентованим диханням (6 циклів за хвилину); при активній ортопробі (аналізували стаціонарну ділянку 5-хвилинного запису); при розумовому навантаженні, яке моделювали за допомогою 10-хвилинного тесту для визначення працездатності головного мозку в режимі зворотного зв'язку за методикою М. В. Макаренка з використанням системи "Діагност-1"; під час виконання фізичного навантаження потужністю 1 Вт на кг маси тіла, яке виконувалось впродовж 5 хвилин на велоергометрі ТХ-1 (HKS, Germany).

Дослідження показників центральної гемодинаміки проводили за допомогою електрокардіографії та імпедансної реоплетизмографії. Сигнали диференційованої електрокардіограми, реограми та базового опору отримували від біопідсилювача РА-5-01 (Київський науково-дослідний інститут радіовиміральної апаратури).

Часові ряди аналізували за 5-хвилинними реалізаціями послідовних УОК та т- R- R у програмі «Caspico» (а.с. України №11262). Для тривалості кардіоінтервалів розрізняли три головних спектральних компоненти: HF (0,15-0,4 Гц), LF (0,04-0,15 Гц), VLF (0-0,04 Гц), а також загальну потужність спектру (TP), потужність височастотних коливань у нормалізованих одиницях (HFnorm). Для УОК (SV) такими показниками були відповідно HF<sup>SV</sup>, LF<sup>SV</sup>, VLF<sup>SV</sup>, TP<sup>SV</sup> та HFnorm<sup>SV</sup>.

В подальшому розраховували величину серцевого індексу (CI), використовуючи формулу W.G. Kubicek (1970) для визначення УОК, та формулу Дю Буа для розрахунку площі поверхні тіла. Рівень кровонаповнення органів грудної клітки (КН) вивчали за способом Н. Р. Палеева та І. М. Каєвіцера (1981). За значеннями цих показників, які представлені у таблицях 1-3, виділяли три групи обстежуваних осіб.

Для характеристики центральних тенденцій вибірки в зв'язку з ненормальним розподілом значень досліджуваних параметрів використовували значення медіани, а для її варіативності – значення верхнього та нижнього квантилів.

Групові відмінності між вибірками визначали за U-критерієм Mann-Whitney.

### Результати та обговорення

Аналіз отриманих результатів показав, що в спокої в положенні лежачи (табл. 1), наявні значущі відмінності між рівнями LF та HF у гіпо- та нормокінетиків, які обумовлені, на нашу думку, більшою загальною дисперсією тривалості кардіоінтервалів у I групі. В той же час для коливань УОК вірогідні відмінності спостерігались між гіпер- та еукінетиками у частотному діапазоні 0,04-0,15 Гц (відповідно 5,6 [2,6; 9,0] мл<sup>2</sup> та 4,4 [3,3; 9,2] мл<sup>2</sup>), між гіпер- та гіпокінетиками – за показником HFnorm<sup>SV</sup>.

Подібні особливості, ймовірно, пояснюються більшою, порівняно з іншими групами, потребою у підтриманні сталого рівня УОК у гіпокінетиків при дихальних рухах та функціонуванні барорефлексу. Компенсаторно при цьому збільшується і амплітуда коливань т-R-R у відповідних частотних діапазонах.

Вищий рівень коливань УОК у гіперкінетиків пояснюються як більшими середніми значеннями цього показника, так і більшим рівнем КН, що значно підсилює дихальні коливання серцевого викиду.

Отже, існують особливості коливань гемодинаміки в стані спокою між особами із різним рівнем серцевого викиду, котрі носять як компенсаторний характер для підтримання сталості серцевого викиду у гіпокінетиків, так і обумовлені різним рівнем КН у представників різних типологічних груп.

Таблиця 1

Показники коливань гемодинаміки в осіб з різним рівнем серцевого викиду в спокої

Показники	Серцевий індекс (мл/хв*м <sup>2</sup> )		
	<2300 Гіпокінетики (I)	2300-2800 Еукінетики (II)	>2800 Гіперкінетики (III)
т-R-R			
LF мс <sup>2</sup>	944 [645; 1480]	634* [366; 1241]	720 [512; 1200]
HF мс <sup>2</sup>	1465 [687; 2560]	923* [589; 1477]	1219 [589; 1846]
HFnorm	61,7 [49,6; 69,1]	61,0 [51,9; 69,0]	63,0 [49,5; 70,3]
TP мс <sup>2</sup>	3445 [2184; 5219]	2584 [1584; 4610]	2636 [1985; 3762]
УОК (SV)			
LF <sup>sv</sup> (мл <sup>2</sup> )	5,1 [3,3; 12,3]	4,4 [3,3; 9,2]	5,6 <sup>▲</sup> [2,6; 9,0]
HF <sup>sv</sup> (мл <sup>2</sup> )	25,1 [13,9; 51,4]	25,4 [15,8; 50,7]	36,0 [16,3; 64,7]
HFnorm <sup>sv</sup>	82,0 [66,5; 89,1]	82,6 [72,6; 92,3]	88,3* [74,7; 92,4]
TP <sup>sv</sup> (мл <sup>2</sup> )	36,4 [23,8; 67,9]	41,7 [26,9; 69,9]	49,8 [31,2; 81,9]

Примітка: \* - p&lt;0,05 у порівнянні з групою I; ▲ - p&lt;0,05 між групами II та III.

При регламентованому диханні з частотою 6 циклів за хвилину виявлені нами особливості коливань гемодинаміки різних груп за рівнем серцевого викиду зберігаються і навіть підсилюються. Потужність коливань т-R-R у частотному діапазоні 0,04-0,15 Гц була значуще вищою у гіпокінетиків, ніж у гіперкінетиків (відповідно 8513 [5559; 13672] мс<sup>2</sup> та 5558 [4059; 7485] мс<sup>2</sup>).

Звертає на себе увагу значно більший розкид цього показника у I-й групі. Так, CV потужності коливань т-R-R при такому впливі у гіпокінетиків був значуще вищим (17,9±2,3%) у порівнянні з еу- (12,2±1,5%) і, тим більше, гіперкінетиками (8,6±1,2%). Це підтверджує припущення про компенсаторний характер збільшення дихальних осциляцій т-R-R в осіб з низьким рівнем серцевого викиду за умов спокою.

В той же час потужність коливань УОК у дихальному діапазоні, котрий при регламентованому диханні знаходився на частоті 0,1 Гц, найбільшою була у гіперкінетиків (58,1 [37,4; 79,3] мл<sup>2</sup>), вірогідно нижчою у представників II-ї групи (33,3 [20,3; 58,7] мл<sup>2</sup>), а у гіпокінетиків її рівень (44,5 [31,9; 63,6] мл<sup>2</sup>) значуще не відрізнявся від інших груп. Це може обумовлюватись рівнем КН у представників різних груп.

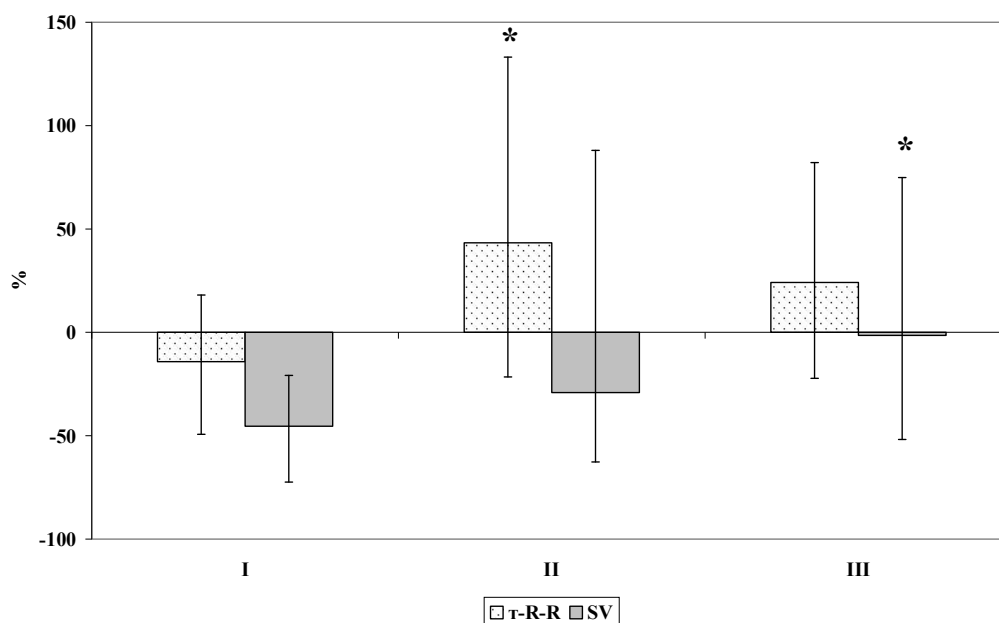
При ортопробі міжгрупові відмінності у коливаннях т-R-R, що характерні для спокою в положенні лежачи, зникають. Водночас потужність коливань УОК у гіперкінетиків стає значуще вищою, ніж у гіпокінетиків у частотних діапазонах 0,04-0,15 Гц (відповідно 5,1 [2,8; 8,5] мл<sup>2</sup> та 2,7 [2,0; 4,9] мл<sup>2</sup>), 0,15-0,4 Гц (відповідно 12,5 [9,2; 16,9] мл<sup>2</sup> та 6,4 [4,0; 10,1] мл<sup>2</sup>), 0-0,4 Гц (відповідно 23,2 [17,3; 27,6] мл<sup>2</sup> та 13,9 [10,9; 20,3] мл<sup>2</sup>).

Такі особливості хвильової структури гемодинамічних показників досягаються за рахунок різноспрямованої реакції на зміну положення тіла у досліджуваних групах (рис. 1). Потужність коливань т-R-R у діапазоні низьких частот серцевого ритму у гіпокінетиків знижувалась на 14,2 [-49,3; 18,1]%, що вірогідно відрізнялось від збільшення цього показника в еукінетиків на 43,3 [-21,6; 133,1]%. Разом з цим зниження LF<sup>sv</sup> у I-й групі також було найбільшим за амплітудою – (-45,4 [-72,4; -20,8]%) та значуще різнилось від її реактивності у гіперкінетиків (-1,5 [-51,8; 74,9]%).

Цілком можливо, у гіпокінетиків компенсаторні можливості підтримання рівня

серцевого викиду при ортопробі менші, ніж в осіб із вищим вихідним рівнем серцевого викиду. Останнє і приводить до більшого пригнічення коливань гемодинамічних показників за цих умов.

При розумовому навантаженні спостерігаються значущі відмінності за рівнем показнику  $HF_{norm}$  між гіперкінетиками (42,6 [29,1; 51,9]%) та еукінетиками (33,7 [22,5; 49,3]%). Такі особливості свідчать про більшу симпатичну активацію в осіб із меншим рівнем серцевого викиду у спокої в положенні лежачи.



**Рис. 1.** Зміни потужності коливань т-R-R та УОК у діапазоні частот 0,04-0,15 Гц на ортопробу в осіб із різним вихідним рівнем серцевого викиду. I – гіпо-, II – еу-, III – гіперкінетики.

Примітка: \* -  $p < 0,05$  у порівнянні з I-ю групою.

Втім, найбільші особливості у вагосимпатичній рівновазі між групами осіб із різною типологією спостерігаються при дозованому фізичному навантаженні (табл. 2).  $HF_{norm}$  у гіпокінетиків була вірогідно меншою, ніж у представників інших груп, LF – більша, ніж у еукінетиків, а HF – нижча за її рівень у III-й групі. Це є свідченням більшої симпатичної активації у них.

**Таблиця 2**

Показники коливань т-R-R при фізичному навантаженні в осіб із різним вихідним рівнем серцевого викиду

Показники	Серцевий індекс (мл/хв*м <sup>2</sup> )		
	<2300 Гіпокінетики (I)	2300-2800 Еукінетики (II)	>2800 Гіперкінетики (III)
	т-R-R		
LF (мс <sup>2</sup> )	271 [151; 493]	173* [113; 303]	225 [128; 389]
HF (мс <sup>2</sup> )	116 [41; 350]	141 [72; 212]	205 <sup>▲</sup> [112; 374]
HF <sub>norm</sub>	29,9 [24,1; 39,8]	42,4* [26,6; 57,3]	47,6 <sup>▲</sup> [33,3; 60,0]
TP (мс <sup>2</sup> )	690 [374; 1216]	535 [376; 773]	660 [476; 1003]

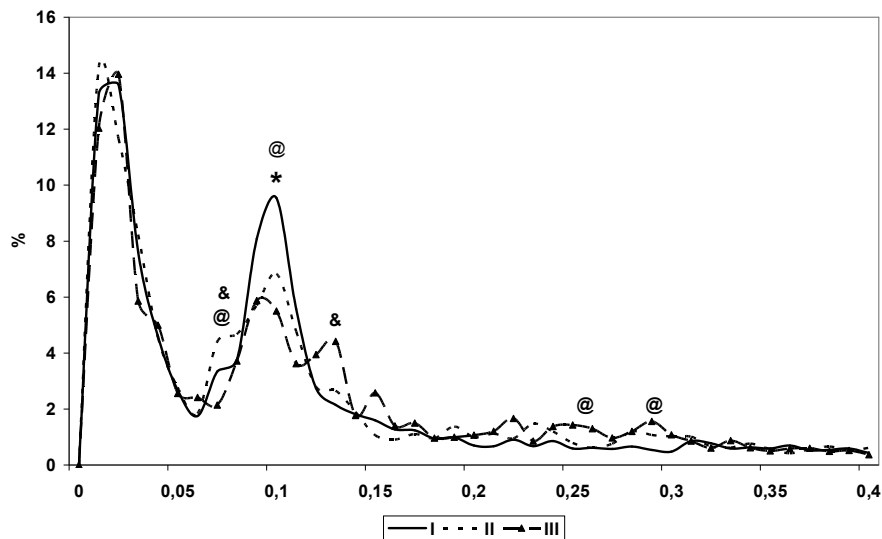
Примітка: \* -  $p < 0,05$  у порівнянні з групою I; <sup>▲</sup> -  $p < 0,05$  між групами II та III.



Аналіз нормалізованих медіанних спектрограм коливань т-R-R при дозованому фізичному навантаженні в осіб різних типологічних груп за вихідним рівнем серцевого викиду показав наступне (рис. 2).

У гіпокінетиків спостерігається вірогідно більша, у порівнянні з іншими групами, нормалізована потужність коливань т-R-R на частоті 0,1 Гц. Разом з цим гіпокінетики мають значуще більшу потужність коливань на частоті 0,07 Гц та меншу – на частотах дихального діапазону (0,25, 0,26, 0,29 Гц), ніж гіперкінетики. У еукінетиків виявлена вища потужність коливань т-R-R на частоті 0,07 Гц та нижча на частоті 0,13 Гц, ніж у гіперкінетиків.

Отже, при збільшенні рівня енергетичного метаболізму представники типологічних груп із вищим вихідним рівнем серцевого викиду мають менший рівень симпатичної активації, ніж гіпокінетики.



**Рис. 2.** Нормалізовані медіанні спектрограми т-R-R при дозованому фізичному навантаженні в осіб з різним рівнем серцевого викиду у спокої.

Примітка: \* -  $p < 0,05$  між I-ю та II-ю групами; @ -  $p < 0,05$  між I-ю та III-ю групами; & -  $p < 0,05$  між II-ю та III-ю групами.

Фоновий рівень КН також суттєво впливав на особливості коливань гемодинамічних показників здорових молодих чоловіків у різних умовах. Так, у спокої в положенні лежачи, особи із середнім рівнем КН мали вірогідно меншу потужність коливань т-R-R, ніж чоловіки із низьким значенням цього показника (табл. 3). В той же час за параметрами коливань УОК спостерігались найсуттєвіші міжгрупові відмінності.

У представників II-ї групи значуще більшою, у порівнянні з I-ю групою, була потужність та нормалізована потужність коливань УОК у частотному діапазоні 0,04-0,15 Гц. Разом з цим, у осіб III-ї групи вищою, ніж у чоловіків інших груп, була  $TP^{SV}$  та  $HF^{SV}$ .  $LF^{SV}$  у них більша тільки у порівнянні із II-ю групою, а  $HF_{norm}^{SV}$  – із I-ю групою.

Такі особливості цілком узгоджуються із загальноприйнятим положенням про більшу амплітуду дихальних коливань УОК при вищому рівні об'єму циркулюючої крові [10]. Втім, особи із низьким рівнем КН, цілком можливо, мають більшу різноманітність пристосувальних змін коливань УОК у діапазоні низьких частот серцевого ритму, ніж чоловіки із середнім та високим рівнями цього показника. Ймовірно, відносно більші значення HF у них носять компенсаторний характер для забезпечення постійного рівня серцевого викиду при дихальних рухах.

Останнє припущення підтверджується і при аналізі змін коливань т-R-R під впливом регламентованого дихання з частотою 6 циклів за хвилину. При цьому в осіб III-ї

групи TP була значуще нижчою, ніж у I-й групі (відповідно 10586 [7482; 16436]  $\text{мс}^2$  та 7391 [5448; 10633]  $\text{мс}^2$ ,  $p < 0,05$ ). Міжгрупові відмінності за параметрами коливань УОК, що характерні для стану спокою в положенні лежачи, збереглися і за умов такого впливу.

Таблиця 3

Показники коливань гемодинаміки в осіб  
з різним вихідним рівнем кровонаповнення органів грудної клітки

Показники	Рівень кровонаповнення органів грудної клітки		
	<21 у.о. (I)	21-27 у.о. (II)	>27 у.о. (III)
t-R-R			
LF ( $\text{мс}^2$ )	780 [617; 1187]	718 [381; 1165]	802 [405; 1389]
HF ( $\text{мс}^2$ )	1324 [984; 2014]	970* [566; 1943]	1346 [578; 1926]
HFnorm	60,7 [48,5; 69,9]	60,2 [50,1; 71,9]	66,2 [53,0; 69,9]
TP ( $\text{мс}^2$ )	3041 [2307; 4706]	2643 [1716; 4368]	2817 [1841; 5369]
УОК (SV)			
LF <sup>SV</sup> ( $\text{мл}^2$ )	4,2 [2,4; 7,9]	4,4 [3,2; 7,5]	5,9 <sup>▲</sup> [3,5; 12,3]
HF <sup>SV</sup> ( $\text{мл}^2$ )	17,4 [9,1; 40,3]	25,4* [16,3; 44,1]	52,4* <sup>▲</sup> [20,9; 111,1]
HFnorm <sup>SV</sup>	77,4 [67,5; 88,9]	87,3* [76,4; 91,9]	86,7* [79,0; 92,8]
TP <sup>SV</sup> ( $\text{мл}^2$ )	29,0 [19,5; 52,6]	37,0 [21,6; 57,9]	73,3* <sup>▲</sup> [35,9; 128,2]

Примітка: \* -  $p < 0,05$  у порівнянні з групою I; ▲ -  $p < 0,05$  між групами II та III.

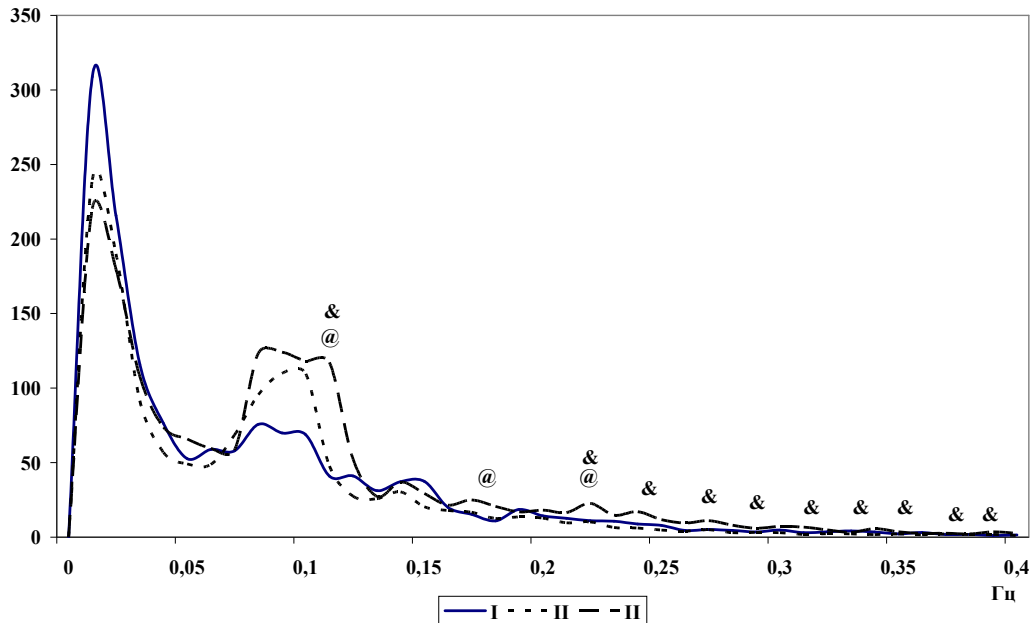
При ортопробі з'явилися значущі різниці між III-ю та II-ю групами за показниками LF (відповідно 1120 [665; 1451]  $\text{мс}^2$  та 863 [411; 1241]  $\text{мс}^2$ ) та HF (відповідно 414 [236; 699]  $\text{мс}^2$  та 199 [109; 434]  $\text{мс}^2$ ). Це обумовлюється, ймовірно, більшою амплітудою змін LF у осіб із високим КН (73 [-13,4; 140,4]%) у порівнянні з чоловіками із низьким (-22 [-50,8; 31,4]%) та середнім (1,2 [-27; 100,4]%) рівнями КН. Крім цього, відносні зміни HF на зміну положення тіла у II-й групі були найбільшими.

У вертикальному положенні тіла також спостерігається значуще нижча HF<sub>norm</sub> у II-й групі (18,7 [11,9; 32,3]%), ніж у I-й (26,9 [23,5; 34,4]%) та III-й (33,0 [16,4; 38,3]%) групах, що є свідченням більшого зрушення вагосимпатичної рівноваги у них.

Для детального аналізу хвильової структури коливань t-R-R провели побудову медіанних спектрограм (рис. 3). Виявлено, що на частоті 0,11 Гц більша потужність коливань у представників III-ї групи, ніж у осіб I-ї та II-ї. У I-й групі медіанна потужність коливань t-R-R на частотах 0,18 Гц та 0,22 Гц була меншою, ніж у III-й групі. Саме тоді особи із середнім рівнем КН мали нижчу потужність коливань у порівнянні із чоловіками із високим рівнем КН у діапазоні частот від 0,22 Гц до 0,4 Гц.

Отже, можна стверджувати, що особи із середнім рівнем КН при ортопробі мають відносно нижчий рівень парасимпатичного тону. В той же час у чоловіків із низьким рівнем КН встановлено менший рівень симпатичної активації.

Загальна потужність коливань УОК у вертикальному положенні тіла була значуще найнижчою в осіб I-ї групи (12,3 [9,1; 17,2]  $\text{мл}^2$ ) у порівнянні із II-ю (18,0 [12,4; 25,9]  $\text{мл}^2$ ) та III-ю (20,0 [13,9; 29,3]  $\text{мл}^2$ ) групами. Подібна закономірність характерна і для LF<sup>SV</sup> та HF<sup>SV</sup>.



**Рис. 3.** Нормалізовані медіанні спектрограми т-R-R при ортопробі в осіб з різним рівнем КН у спокої.

Примітка: \* -  $p < 0,05$  між I-ю та II-ю групами; @ -  $p < 0,05$  між I-ю та III-ю групами; & -  $p < 0,05$  між II-ю та III-ю групами.

При виконанні розумового навантаження відмінностей за потужністю коливань т-R-R у осіб із різним вихідним рівнем КН не виявлено. Однак зберігаються значущі різниці  $HF_{norm}$  між I-ю (42 [30,2; 61,5] %) та II-ю (33,7 [22,6; 50]%) групами. За медіанними спектрограмами типологічних груп у діапазоні низьких частот серцевого ритму показано наступне.

На частоті 0,09 Гц медіана потужності коливань т-R-R у представників II-ї групи значуще вища, ніж у I-ї та III-ї. На частоті 0,12 Гц також спостерігаються вірогідні відмінності цього показника між I-ю та II-ю групами.

Тому можна зробити висновок, що в осіб із низьким рівнем КН спостерігається найменша активація симпатичної ланки ВНС при розумовому навантаженні.

Для коливань УОК за таких умов характерна значуще більша їх потужність у частотному діапазоні 0,04-0,15 Гц у осіб III-ї групи (6,3 [3,0; 13,0]  $ml^2$ ), ніж у I-ї (3,9 [1,9; 5,7]  $ml^2$ ) та II-ї (4,6 [2,4; 6,4]  $ml^2$ ) групах.

При дозованому фізичному навантаженні всі відмінності між групами за показниками коливань т-R-R нівелюються. Разом з цим, як загальна потужність коливань УОК, так і її значення в окремих стандартних діапазонах в осіб із високим рівнем КН достовірно вищі, ніж у інших групах.

Таким чином, хвильова структура регуляторних ритмів гемодинаміки та її зміни при навантаженнях суттєво залежать від вихідного рівня серцевого викиду та кровонаповнення грудної клітки.

### Висновки

У стані спокою та в основному при фізичному навантаженні між особами із різним вихідним рівнем серцевого викиду встановлено особливості коливань гемодинаміки, котрі носять як компенсаторний характер для підтримання сталості серцевого викиду у гіпокінетиків, так і обумовлені рівнем кровонаповнення органів грудної клітки у представників даних типологічних груп.

Хвильова структура регуляторних ритмів гемодинаміки та її зміни при дозованих навантаженнях суттєво залежать від вихідного рівня кровонаповнення органів грудної клітки, що проявлялося відносно меншим напруженням механізмів регуляції у осіб крайніх груп.

Врахування індивідуально-типологічних особливостей людини може підвищити діагностичну цінність методів аналізу та оцінки хвильової структури гемодинамічних показників, а також визначити нові напрямки у профілактичній медицині та медичному страхуванні.

### Література

1. Бауэр Э. С. Теоретическая биология. СПб.: Росток, 2002. 352 с.
2. Флейшман А. Н. Медленные колебания гемодинамики. Теория, практическое применение в клинической медицине и профилактике. Новосибирск : Наука. Сиб. предприятие РАН, 1999. 264 с.
3. Malliani A. The pattern of sympathovagal balance explored in the frequency domain. *News Physiol Sci*. 1999. Vol. 14, P. 111-117. doi: 10.1152/physiologyonline.1999.14.3.111
4. Eckberg D. L. Sympathovagal balance: a critical appraisal. *Circulation*. 1997. Vol. 96, P. 3224-3232. doi: 10.1161/01.cir.96.9.3224
5. Михайлов В. М. Вариабельность ритма сердца: опыт практического применения метода. Иваново: Ивановская государственная медицинская академия, 2003. 290 с.
6. Ben Lamine S., Calabrese P., Perrault H. [et al.] Individual differences in respiratory sinus arrhythmia. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*. 2004. Vol. 286 (6), P. 2305-2312. doi: 10.1152/ajpheart.00655.2003
7. Коваленко С. О., Кудій Л. І. Аналіз варіативності реакцій серцевого ритму при змінах положення тіла. *Вісник Черкаського університету. Серія біологічні науки*. Черкаси, 2002. Вип. 39. С. 70-74.
8. Коваленко С. О., Кудій Л. І., Каленіченко О. В. Вариабельність серцевого ритму у людей з різною частотою дихання. *Фізіологічний журнал*. 2004. Т. 50, №6. С. 43-47.
9. Коваленко С. А., Кудій Л. І. Особенности вариабельности сердечного ритма у лиц с различной частотой дыхания. *Физиология человека*. 2006. Т. 32, №6. С. 742-743.
10. Wiesenack C. Prasser C. Rödиг G. [et al.] Stroke volume variation as an indicator of fluid responsiveness using pulse contour analysis in mechanically ventilated patients. *Anesth Analg*. 2003. Vol. 96, №5. P. 1254-1257. doi:10.1213/01.ane.0000053237.29264.01

### References

1. Bauer E. S. Theoretical biology. (2002). St. Petersburg : Piter. 352 (in Rus.).
2. Fleischmann A. N. (1999). Slow hemodynamic fluctuations. Theory, practical use in clinical medicine and prevention. Novosibirsk : Science. 264 (in Rus.).
3. Malliani A. (1999). The pattern of sympathovagal balance explored in the frequency domain. *News Physiol Sci*. 14, 111-117. doi:10.1152/physiologyonline.1999.14.3.111
4. Eckberg D. L. (1997). Sympathovagal balance: a critical appraisal. *Circulation*. 96, 3224-3232. doi: 10.1161/01.cir.96.9.3224
5. Mikhailov V. M. (2003). Heart rate variability: the experience of the practical use of method. Ivanovo. 290 (in Rus.).
6. Ben Lamine S., Calabrese P., Perrault H. [et al.] (2004). Individual differences in respiratory sinus arrhythmia. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*. 286 (6), 2305-2312. doi: 10.1152/ajpheart.00655.2003
7. Kovalenko S.O., Kudii L.I. (2002). Analysis of deviation reactions of heart rhythm at the changes of position of body. *Visnyk Cherkaskoho universitetu. Seriya biolohichni nauky [Bulletin of Cherkasy University. Biological Sciences Series]*. 39, 70-74 (in Ukr.).
8. Kovalenko S. O., Kudii, L. I., Kalenichenko O. V. (2004). Heart rhythm variability in individuals with different respiration frequency. *Fiziolohichniy zhurnal [Physiological journal]*. 50 (6), 43-47 (in Ukr.).
9. Kovalenko S. A. & Kudii, L. I. (2006). Heart rate variability in subjects with different respiratory rates. *Physiologiia cheloveka [Human Physiology]*. 32(6), 742-743 (in Rus.).
10. Wiesenack C. Prasser C. Rödиг G. [et al.] (2003). Stroke volume variation as an indicator of fluid responsiveness using pulse contour analysis in mechanically ventilated patients. *Anesth Analg*. 96 (5), 1254-1257. doi:10.1213/01.ane.0000053237.29264.01

**Summary.** B. P. Minaev, S. A. Kovalenko, L. I. Kudii, A. V. Rybalko *Wave structure of hemodynamic parameters in people with the different baseline level of cardiac output and the blood supply of the thoracic organs.*

**Introduction.** Wave features of the duration of cardiointervals (t-R-R) and stroke volume of blood are considered as a reflection of the dynamics of regulatory processes in the body. Significant differences in healthy young men in values of cardiac index and blood supply of the thoracic organs condition on the peculiarities of regulation of the cardiovascular system.

**Purpose.** To find out the peculiarities of the wave structure of oscillations (t-R-R) and stroke volume of blood (SV) in individuals with different baseline cardiac output and blood supply.

**Methods.** The resulting time series were analyzed by 5-min implementations of sequential SV and t-R-R in «Caspico» program. For the duration of the cardiointervals, three main spectral components were distinguished: HF (0.15-0.4 Hz), LF (0.04-0.15 Hz), VLF (0-0.04 Hz), and total spectrum power (TP), the power of high-frequency oscillations in normalized units (HFnorm). For SV, such indicators were  $HF^{sv}$ ,  $LF^{sv}$ ,  $VLF^{sv}$ ,  $TP^{sv}$  and  $HF_{norm}^{sv}$ , respectively.

**Results.** At rest, the highest t-R-R oscillation power in the LF and HF ranges was established in hypokinetics, the SV oscillation power in the 0.04-0.15 Hz frequency band was significantly higher in hyperkinetics compared to eukinetics, in  $HF_{norm}^{sv}$  - it was probably higher in hyperkinetics than hypokinetics.

When functional tests were performed, the greatest differences between groups of individuals with different typology by cardiac output were observed at dosed physical activity: HFnorm in hypokinetics was authentically smaller than in the representatives of other groups, LF was larger than in eukinetics, and HF was lower than in hyperkinetics.

The initial level of blood supply of the thorax also authentically influenced the peculiarities of oscillations of the hemodynamic indicators of healthy young men under different conditions. At rest in the supine position, individuals with low levels of blood supply of thoracic organs had authentically a higher power of high-frequency oscillations t-R-R than men with an average value of this index, and relatively larger intergroup differences were observed in the parameters of SV oscillations.

According to the indicators of the wave structure of t-R-R and SV with active orthopedic testing and with mental load, the lowest activation of the sympathetic nervous system was observed in the group of men with low initial level of blood supply of the thoracic organs. .

**Originality.** The peculiarities of the regulatory rhythms of hemodynamics are revealed in persons with different typology by the level of cardiac output and blood supply of the thoracic organs. Significant differences in the power of oscillations of cardio-interval duration and stroke volume are shown in persons of different types of hemodynamics at rest and at the dosed physical activities.

**Conclusions.** At rest and mainly at physical activity, the features of hemodynamics oscillations have been found between persons with different initial levels of cardiac output, which are of compensatory nature for maintaining cardiac output for hypokinetics, and are caused by different levels of blood supply in the thoracic organs.

The wave structure of the regulatory rhythms of hemodynamics and its changes at loads significantly depend on the initial level of blood supply of the thorax, which is shown by the relatively less tension of the mechanisms of regulation in persons of the extreme groups.

Taking into account individual-typological characteristics of a person can increase the diagnostic value of methods of analysis and evaluation of the wave structure of hemodynamic parameters, as well as identify new directions in preventive medicine and health insurance.

**Key words:** cardiac output, blood supply of thoracic organs, duration of cardiointervals, hemodynamics.

**Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького**

Одержано редакцією  
Прийнято до публікації

28.09.2019  
12.12.2019

УДК 598.115.33 (477.46)

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-46-50

Лавріненко К. В.<sup>1</sup>, Зіненко О. І.<sup>2</sup>, Гаврилюк М. Н.<sup>1</sup>

## ЗНАХІДКИ ГАДЮКИ СТЕПОВОЇ В ЧЕРКАСЬКІЙ ОБЛАСТІ

Гадюку степову (*Vipera renardi* (Cristoph, 1861)) занесено до Червоної книги України та міжнародних природоохоронних списків. Протягом останніх десятиліть в Україні вид скоротив свою чисельність, ареал змістився на південь. На території Черкаської області в останні 90 років достовірні знахідки виду не відомі. У Золотоніському районі поблизу с. Хвильово-Сорочин одну особину степової гадюки нами виявлено 05.07.2015 та чотири – 23.04.2019. В усіх випадках плазуни трималися добре прогрітих ділянок з трав'янистою рослинністю, що межували із вирубками або узліссями. Встановлено, що гадюки мешкають у біотопах, нехарактерних для виду в степовій зоні. Дана знахідка підтверджує існування невеликих ізольованих популяцій степової гадюки у лівобережній частині лісостепу України та підкреслює важливість річкових долин для збереження виду в лісостепу.

**Ключові слова:** гадюка степова, Черкаська область, лісостеп, ареал, біотоп.

**Постановка проблеми.** Гадюка степова (*Vipera renardi* (Cristoph, 1861)) – вид, що занесено до Червоної книги України; в Європі, згідно Червоного списку МСОП, має статус вразливого (Vulnerable); включено до додатку 2 Бернської конвенції як *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) [1, 2, 3]. Протягом останніх десятиліть степова гадюка скоротила свою чисельність, головним чином через втрату придатних місць перебування – степів. В Україні, окрім Присивашшя, Степового Криму та Приазов'я вид перебуває в загрозовому стані, спеціальних зусиль щодо моніторингу не докладається, тому інформація про будь-які нові реєстрації та існуючі популяції має велику цінність.

**Аналіз останніх публікацій.** В Україні гадюка степова заселяє степ та південну частину Лісостепу (на Лівобережжі ареал вздовж Дніпра доходить до Київської області), основним резерватом виду є Крим та південна частина Херсонської області [1]. Внаслідок скорочення чисельності та дії інших негативних чинників північна межа ареалу в Східній Європі змістилась на південь, ареал в лісостеповій зоні фрагментований, відома ціла низка випадків локального вимирання популяцій [4, 5]. Одночасно змінилась західна межа поширення і вид майже зник на Правобережжі України [1, 6] що, можливо, пов'язано також зі змінами клімату.

В північних районах Лівобережжя, де вид зберігся, значна частина популяцій вимерла впродовж 70-80 років двадцятого сторіччя [5], а ті що залишились, перебувають під дією численних негативних факторів [1]. В Україні у 27 (30%) квадратах УТМ де вид відмічений, існують лише історичні дані (вид спостерігався останній раз більш ніж 25 років тому) [7].

Одночасно зі зникненням цілої низки популяцій, відчутна тенденція до збереження степової гадюки у не степових біотопах, де за часів збереження степів відносна кількість популяцій цих плазунів була невеликою. Степові гадюки можуть жити і досягають доволі значної чисельності на узліссях, що межують з заповідними лучними степами (Ямський степ, заповідник Білогір'я, Російська Федерація), у заплавному лісі (Лисогірка, Балаклеєвський район Харківської області), на заростаючих присадибних ділянках (м. Красноград, Харківська область), на боровій терасі серед соснового лісу в Бориспільському районі Київської області (О. І. Зіненко, власні спостереження).

Статус виду на території Черкаської області чітко не визначено. В сучасних узагальнюючих роботах щодо степової гадюки в Україні для регіону наших досліджень

вид не згадується [1], але вид наводився для Золотоніського району на початку двадцятого сторіччя [8, 9]. Євтушевський М. Н. [10] пише, що в Черкаській області це дуже рідкісна змія, зустрічі відмічено на великому пустирі і в саду, що межує з лісом. Однак більш точних відомостей про дати та місце зустрічі виду автор не наводить. Сучасні дані про зустрічі степової гадюки на території Черкаської області не були відомі.

**Мета дослідження** – проаналізувати сучасне поширення степової гадюки в лівобережній частині Черкаської області в контексті ареалу в межах України.

### Матеріал та методи

Польовий матеріал збирали на території Черкаської області упродовж 2014-2019 рр. протягом квітня – липня. Змій визначали за особливостями забарвлення (двосмугий тип малюнку – фоновий малюнок спини складається з темного фону боків та світлого – середини спини, по якому проходить зигзагоподібна темна смуга), загостреній голові з різким краєм зверху, одній апікальній лусці на кінці морди зверху, загальним габітусом [11].

### Результати та їх обговорення

Перша достовірна зустріч гадюки степової в околицях с. Хвильово-Сорочин (Золотоніський район, Черкаська область) зареєстрована 05.07.2015: одну особину відмічено у точці з координатами 49.634 N; 32.068 E. Довжина особини становила приблизно 60 см, вона була сфотографована. Гадюка трималась на добре прогрітій сонцем ділянці. Біотоп: ділянка з осоково-злаковою трав'янистою рослинністю; південніше цієї точки – насадження сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) та заростаюча вирубка із переважанням ліщини звичайної (*Corylus avellana*), вільхи чорної (*Alnus incana*) та осики (*Populus tremula*); північніше місця знахідки розташоване непрацююче відгалудження залізничної колії, також – невелика лісосмуга із сосни звичайної, за якою слідує незначний спуск, що веде до двох ставків, значною мірою евтрофікованих. Ландшафтно місце спостереження є піщаною терасою на лівобережжі р. Дніпро.

Друга достовірна реєстрація виду відбулась 23.04.2019. Всього відмічено 4 особини, всі вони були сфотографовані. Три з них мали довжину до 50 см і спочатку трималися разом серед сухого листя на досить добре прогрітій сонцем ділянці. Проте через кілька хвилин одна особина зникла з поля зору, перемістившись у зарості рясту бульбистого (*Corydalis solida*). Дві особини (самець і самка) залишалися на місці та проявляли ознаки шлюбної поведінки – самець залицявся до самки. Приблизно в 20 м від виявлених трьох особин відмічено четверту довжиною усього близько 30 см, яка швидко сховалась у заростях рясту.

Координати точки реєстрації: 49.621 N; 32.063 E. Біотоп: молодий березняк з домішками ліщини звичайної, вільхи чорної та осики, в трав'янистому ярусі на момент реєстрації – квітучий ряст бульбистий; північніше точки реєстрації – заростаюча вирубка, південніше – осоково-злакові луки, уздовж яких пролягає неглибока (~1 м) меліоративна канава, на схід – дачні ділянки. На тому самому місці була знайдена линна шкіра, що разом з поведінкою самця (пошук самки, залицяння) вказує на початок періоду парування.

Поблизу точок реєстрації часто відмічаються інші представники класу рептилій: вуж звичайний (*Natrix natrix*), ящірка прудка (*Lacerta agilis*), також регулярно – веретільниця ламка (*Anguis fragilis*), зрідка – мідянка (*Coronella austriaca*). Також відмічено ще три випадки реєстрації поодиноких особин гадюк, не визначених до виду (*Vipera* sp.) (одна – неподалік від першого місця реєстрації та ще дві – в межах дачних ділянок).

У регіоні досліджень також відома ще одна зустріч степової гадюки – 23.06.2014 біля с. Вільхи (Золотоніський район Черкаської області) В. Є. Олексенко відзняв відео пари цих плазунів (опубліковано у мережі Фейсбук на сторінці Victor Olexenko 26.02.2018) [12].

Характерно, що виявлена нами популяція степової гадюки заселяє малотипові для виду біотопи, адже найбільшої щільності населення в Україні вид досягає в полиново-кострицевих і полиново-злакових напівпустельних степах [13]. Така зміна стацій у бік більш закритих, заліснених та зволжених може бути наслідком кількох процесів. Це, по-перше, першочергова втрата типових місць перебування – степів, лук, що були перетворені на сільськогосподарські угіддя. Степова гадюка, таким чином, збереглася там, де антропогенний тиск менший і місця перебування не були трансформовані, хоча і умови їх є субоптимальними для виду. По-друге, загальна тенденція до зростання середніх температур внаслідок глобальних змін клімату також призводить до змін стацій і види можуть розширювати перелік місць перебування, включаючи до них більш зволожені і затінені біотопи.

Дана знахідка степової гадюки є першою достовірною знахідкою виду на території Черкаської області протягом останніх 90 років. На наш погляд, дана популяція є сталою, тобто існує десятки років. Аналогічні ізольовані популяції степових гадюк існують в інших місцях на лівобережжі лісостепової зони України – у Дніпровсько-Орільському заповіднику на боровій терасі р. Оріль (Дніпропетровська область) [14], в Ізюмській луці на боровій терасі та в заплаві р. Сіверський Дінець (Харківська область) [15] та в районі Ржищівського полігону також на лівобережній боровій терасі р. Дніпро (Київська область) [16].

Виявлення степової гадюки на території Черкаської області дозволяє передбачати існування на лівобережжі лісостепової зони України більшої кількості невеликих популяцій виду, які на сьогодні залишаються невідомими дослідникам.

### Висновки

1. Нами вперше наведено достовірні сучасні дані про зустрічі степової гадюки на території Черкаської області.

2. Виявлене угруповання є однією з ізольованих популяцій, які існують на лівобережжі лісостепової частини України протягом десятків років та займають нетипові для степової гадюки біотопи узлісся, вирубки, луки.

3. Отримані дані підтверджують думку про успішне існування окремих ізольованих популяцій степової гадюки на лівобережжі лісостепу, за межами основного ареалу виду в степовій зоні. Такі популяції заслуговують охорони, а вид у цілому має бути об'єктом моніторингу.

### Література

1. Котенко Т. И., Зиненко А. И., Гаврилюк С. В., Селюнина З. В. Степная гадюка *Vipera r. renardi* (Christoph, 1861) острова Орлов (Тендровский залив). *Природничий альманах*. 2012. Вип. 18. С. 39-50.
2. Cox, N. A. & Temple, H. J. European Red List of Reptiles. Luxembourg, Office for Official Publications of the European Communities, 2009. 33с.
3. Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі (Берн, 1979 рік). К. : Мінекобезпеки України, 1998. 76 с.
4. Зиненко А. И., Бакиев А. Г. Об изменении северной границы ареала степной гадюки, *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae), в европейской части России. *Вестн. зоологии*. 2007. Т. 41, № 5. С. 478 - 481.
5. Тупиков А. И., Зиненко А. И. Распространение степной гадюки *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Харьковской области. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*. 2015. 23 (2). С. 172-176. DOI:10.15421/011524
6. Байбуз А. Л., Кукушкин О. В., Зиненко А. И. К вопросу о таксономическом статусе степной гадюки Правобережной Украины. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія*. 2011. Вип. 19, Т. 2. С. 3-12.



7. Mizsei E., Zinenko O., Sillero N., Ferri V., Roussos S. A., Szabolcs M. The distribution of meadow and steppe vipers (*Vipera graeca*, *V. renardi* and *V. ursinii*): a revision of the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe. *Basic and Applied Herpetology*. 2018. 32. 77-83. <https://doi.org/10.11160/bah.94>
8. Кизерицкий В. Из записной книжки натуралиста. *Бюллетень Харьковского Об-ва Любителей Природы*. 1913, № 2. С. 30.
9. Сухов Г. Ф. Матеріали до вивчення герпетофауни Полтавщини. *Зб. Полтав. держ. музею*. 1928. Т. 1. С. 251-256.
11. Евтушевский Н. Н. Фауна Черкасщины (Методические рекомендации по охране, изучению и хозяйственному использованию). Черкассы, 1987. 84 с.
12. Nilson G., Andren C. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex. *Acta Zoologica Acad. Scientiarum Hungaricae*. Budapest, 2001. 47 (2-3). P. 87-267.
13. Viktor Oleksenko Пара гадюк гріються на вранішньому сонці (URL: <https://www.facebook.com/groups/tvarynnyy.svit.ukrayiny/permalink/778879825646943/>) (дата звернення: 15.07.2019).
14. Котенко Т. І., Кукушкін О. В. Гадюка степова, *Vipera renardi* (Christ.), – вид Червоної книги України. *Знахідки тварин Червоної книги України*. К., 2008. С. 101-132.
15. Булахов В. Л., Гаско В. Я., Пахомов О. Є. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Земноводні та плазуни. Дніпропетровськ : Дніпропетр. нац. ун-т, Укр. герпетол. тов-во, 2007. 420 с.
16. Ведмедеря В. И., Зиненко А. И., Гончаренко Л. А. Каталог коллекций Музея природы Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина. Змеи (Reptilia: Serpentes). Харьков, 2007. 82 с.
17. Доценко И. Б. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи. Киев, 2003. 85 с.

### References

1. Kotenko, T. I., Zinenko, O. I., Havryliuk, S. V., Seliunyna, Z. V. (2012). Steppe viper *Vipera r. renardi* (Christoph, 1861) of the island Orlov (Gulf of Tendra). *Pryrodnychiy almanakh (Natural almanac)*. 18, 39-50. [in Rus.]
2. Cox, N. A. & Temple, H. J. (2009). European Red List of Reptiles. Luxembourg, Office for Official Publications of the European Communities, 33.
3. Konventsiiia pro okhoronu dykoi flory i fauny ta pryrodnykh seredovyshch isnuvannia v Yevropi, Bern, 1979 (1998). (*Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, Bern, 1979*). Kyiv : Minekobebezpeky Ukrainy. 1-76. [in Ukr.]
4. Zinenko, O. I., Bakyev, A. H. (2007). About Change of the Northern Boundary of Distribution of the Steppe Viper, *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae), in European Russia. *Vestnik zoologii (Bulletin of Zoology)*. 41 (5), 478. [in Rus.]
5. Tupikov, A. I., Zinenko, O. I. (2015). Distribution of the steppe viper *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) in Kharkiv region. *Visnyk Dnipropetrovskoho universytetu. Biologiia, Ekolohii (Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.)*, 23 (2), 172-176. [in Rus.] DOI: 10.15421/011524
6. Baybuz, A. L., Kukushkin, O. V., Zinenko, O. I. (2011). On the issue of taxonomical status of steppe viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861) in Right-bank Ukraine. *Visnyk Dnipropetrovskoho universytetu. Biologiia. Ekolohiia (Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology)*. 19 (2), 3-12. [in Rus.]
7. Mizsei, E., Zinenko, O., Sillero, N., Ferri, V., Roussos, S. A., Szabolcs, M. (2018) The distribution of meadow and steppe vipers (*Vipera graeca*, *V. renardi* and *V. ursinii*): a revision of the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe. *Basic and Applied Herpetology*, 32, 77-83. <https://doi.org/10.11160/bah.94>
8. Kyzerytskyi, V. (1913). From a note-book of a naturalist. *Bulletin de la Societe des amis de la nature de Kharkow*. 2, 30. [in Rus.]
9. Sukhov, H. F. (1928). Materials about herpetofauna of Poltava region. *Zbirnyk Poltavskoho derzhavnoho muzeiu (Bulletin of the Poltava State Museum)*. 1, 251-256. [in Rus.]
10. Yevtushevskiy, N. N. (1987). *Fauna Cherkasshchyny – Metodycheskye rekomendatsyy po okhrane, yzucheniyu y khoziaistvennomu yspolzovaniyu (Fauna of Cherkasy Oblast – Guidelines for protection, research and economic use)*. Cherkassy. 1-84. [in Rus.]
11. Nilson, G., Andren, C. (2001). The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex. *Acta Zoologica Acad. Scientiarum Hungaricae*. Budapest, 47 (2-3), 87-267.
12. Viktor Oleksenko A pair of vipers warm in the morning sun (URL: <https://www.facebook.com/groups/tvarynnyy.svit.ukrayiny/permalink/778879825646943/>) (date: 15.07.2019). [in Ukr.]
13. Kotenko, T. I., Kukushkin, O. V. (2008). Steppe viper, *Vipera renardi* (Christ.) is the species of the Red

- Book of Ukraine. *Znakhidky tvaryn Chervonoj knyhy Ukrainy (Registration of Animals under Red Book of Ukraine)*. Kyiv, 101-132. [in Rus.]
14. Bulakhov, V. L., Gasso, V. Ya., Pakhomov, O. E. (2007). *Biologichne riznomanittia Ukrainy. Dnipropetrovska oblast. Zemnovodni ta plazuny (Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk oblast. Amphibians and Reptiles)*. Dnipropetrovsk : Dnipropetrovsk National University, Societas Herpetologica Ukrainense. 1-420. [in Ukr.]
  15. Vedmederja, V. I., Zinenko, O. I., Goncharenko, L. A. (2007). *Kataloh kolektsiyi Muzeia pryrody Kharkovskoho natsyonalnoho unyversyteta ymeny V. N. Karazyna. Zmey (Reptilia: Serpentes) (Catalogue of collections of the Museum of Nature at V. N. Karazin's Kharkiv National University. Snakes (Reptilia: Serpentes))*. Kharkiv. 1-82. [in Rus.]
  16. Dotsenko, I. B. (2003). *Kataloh kolektsiyi Zoolohycheskoho muzeia NNPM NAN Ukrainy. Zmey (Catalogue of collections of Zoological Museum of NNHM NAS Ukraine. Snakes)*. Kyiv. 1-85. [in Rus.]

**Summary. K. V. Lavrinenko, O. I. Zinenko, M. N. Gavrilyuk Finding of the Steppe Viper in Cherkasy Oblast, Ukraine**

**Introduction.** *The Steppe Viper (Vipera renardi (Cristoph, 1861)) is listed in the Red Data Book of Ukraine and protected in Ukraine according to Berne Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. The population of the species in Ukraine had decreased during the last decades, its northern range border had shifted to the south. The Steppe Viper has been didn't find was not recorded in Cherkasy Oblast during the last 90 years.*

**Purpose.** *The aim of the present study was to present data on current distribution of the Steppe Viper on the left bank of the Dnieper in Cherkasy Oblast and to put it into context of distribution of this species in Ukraine.*

**Methods.** *Materials has been collected during 2014-2019 in Cherkasy Oblast, Ukraine, in the forest-steppe zone.*

**Results.** *Steppe viper has been found in two localities: in Zolotonosha Rajon near vil. Khylyovo-Sorochyn one Steppe Viper was observed 05.07.2015 and four specimens were seen 23.04.2019. In addition, two snakes were found and reported on Facebook by user Viktor Oleksenko. Snakes were observed 23.06.2014 near vil. Vilky (Zolotonosha Rajon, Cherkasy Oblast). In all cases snakes were observed on open places with herbaceous plants near glades or at the edge of a mixed pine-oak forest, situated on the Dnieper left bank sandy terrace at the place of its' confluence with Zolotonoshka river. These habitats are not typical for this species in Southern Ukraine, within Steppe zone. Similar isolated populations of the Steppe Viper are existing in other regions of Ukrainian Forest Steppe: Dnipropetrovsk, Kharkiv and Kyiv.*

**Conclusion.** *Our research confirms presence of small isolated populations of the Steppe Viper in the Ukrainian Forest Steppe, on the Dnieper's left bank. Habitats along the large river valleys have an important role for conservation this species in Forest steppe.*

**Keywords:** *Steppe Viper, Vipera renardi, Cherkasy Oblast, Ukraine, Forest steppe, Range, Habitat.*

<sup>1</sup>Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

<sup>2</sup>Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна

Одержано редакцією

18. 07. 2019

Прийнято до публікації

12.12.2019

УДК 581.5 + 581.524

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-51-62

Осипенко В. В., Ларіонов М. С.

**АДАПТАЦІЯ ІНВАЗІЙНОГО ВИДУ  
*SOLIDAGO CANADENSIS* L.  
В УРБОЕКОСИСТЕМІ М. ЧЕРКАСИ**

В статті розглядається інвазія золотушника канадського (*Solidago canadensis* L.) до урбоекосистеми м. Черкаси (Лісостеп України). В ході дослідження, проведеного у вегетаційні періоди 2016-2017 рр., відмічено присутність *S. canadensis* L. в 9-ти районах досліджень. В усіх районах відмічали збіднення видового складу спонтанних угруповань у зв'язку з інвазією *S. canadensis* L., який на 74% облікових майданчиків був домінантом.

В роботі наведено прогноз подальшої поведінки *S. canadensis* L. в рослинних угрупованнях, складений на основі даних проективного покриття золотушника канадського і супутніх видів, видовому складі рослинних угруповань досліджуваних районів. Виділено пріоритетні райони для боротьби з *S. canadensis* L. (з найбільшою ймовірністю розширення інвазії).

**Ключові слова:** урбоекосистема, синекологія, *Solidago canadensis* L., інвазія, прогнозування.

**Постановка проблеми. Аналіз останніх публікацій.** Мегаекосистема Лісостепу має велике різноманіття біотопів, придатних для освоєння адвентивними видами, що дає змогу адвентивній фракції флори закріплюватися і поширюватися у фітоценозах. Кількість чужорідних видів в Лісостепу складає 400 видів (за іншими даними – 371), це складає не менше половини спонтанної флори [1].

Загалом по Україні адвентивна фракція флори складає 14% від спонтанної флори (більше 800 видів) [2]. Лісостепова зона займає 34% території України, вона давно освоєна та має високу густоту населення, більша частина землі виділена під сільськогосподарські потреби, розораність території становить 82%, екологічний стан погіршений [1].

Останнім часом в Лісостеповій зоні України з'являються та активно поширюються нові види адвентивних бур'янів, серед яких варто виділити золотушник канадський (*Solidago canadensis* L.), оскільки площі, зайняті цією рослиною у природних фітоценозах значно розширилися за достатньо короткий час.

Так, згідно з даними Ременюка С. О. за період 2010 – 2014 рр. у Правобережному Лісостепу площа інвазії *S. canadensis* L. значно збільшилася: в середньому по Правобережному Лісостепу приріст склав 46.51% (з 860 га до 1260 га). Найшвидше площа інвазії збільшується в Київській області, приріст складає 79.17% (з 240 га до 430 га), в Черкаській області приріст складає 50% (з 20 га до 30 га) [3].

Швидке розширення площі інвазії *S. canadensis* L. відзначається дослідниками з багатьох країн.

В Республіці Білорусь він був зареєстрований в 50-х роках ХХ ст. Кадастровим дослідженням, проведеним на початку ХХІ ст., було виявлено більше 200 місцезростань загальною площею 35.3 га [4; 5]. В 2013 р. тільки на території Мінська було виявлено 198 місцезростань загальною площею близько 223.4 га [6; 7]. Подібне відбувається в Литві. В ході дослідження в період 2012 – 2015 рр. було визначено загальну площу, охоплену інвазією *S. canadensis* L., – 1702 га, а також *S. gigantea* Ait. – 401.5 га [8].

Великою проблемою *S. canadensis* L. є також в Китаї, куди він був завезений в 1913 р., а в наші дні площа його інвазії розширилась на 24 провінції [4]. Велика

швидкість розширення площ інвазії *S. canadensis* L. вказує на необхідність моніторингу його поширення і проведення стримуючих заходів.

Крім публікацій, що описують розширення площі інвазії *S. canadensis* L., існують такі, які описують особливості його впливу на видове різноманіття фітоценозів і на біорізноманіття в цілому.

Гусєв А. П. вказує на наявність різко негативного впливу *S. canadensis* L. як на видове різноманіття аборигенних видів, так і на процес відновлювальної сукцесії [9].

Румунські дослідники вивчали вплив *S. canadensis* L. на рослинні угруповання і комах-запилювачів на покинутих полях різного віку (1 – 20 років після останньої оранки). Вони виявили, що інвазія *S. canadensis* L. зменшує різноманіття місцевих видів на всіх полях, а найбільший вплив на видове різноманіття існує в старих рослинних угрупованнях. Також, згідно з їх даними, інвазія *S. canadensis* L. зменшує відвідування аборигенних видів рослин запилювачами (бджолами і метеликами) [10].

Згідно з даними польських дослідників *S. canadensis* L. чинить позитивний вплив на кількість павукоподібних в сільськогосподарських угіддях. На ділянках без *S. canadensis* L. нараховувалося 2.2 павука на 1 м<sup>2</sup>, на ділянках з *S. canadensis* L. середня кількість павуків становила 124.6 на 1 м<sup>2</sup> [11].

Ряд китайських вчених стверджують, дослідивши 291 пару ділянок (з *S. canadensis* L. і без нього), що негативний вплив *S. canadensis* L. на 60% ділянок не підтверджується [12]. Інші китайські дослідники вказують на наявність сильного негативного впливу *S. canadensis* L. на видове багатство місцевих рослинних угруповань і пояснюють його вираженою алелопатичною активністю *S. canadensis* L. [13; 14]. Згідно даним американських дослідників трансформуючий вплив *S. canadensis* L. на рослинні угруповання не можна пояснити тільки алелопатичними ефектами. [15].

Як видно з вище вказаного, результати досліджень, направлених на вивчення впливу *S. canadensis* L. на видове різноманіття фітоценозів і біорізноманіття в цілому, містять багато протиріч. Вони відрізняються, залежно від місця їх проведення. Це доводить, що поведінка *S. canadensis* L. в рослинних угрупованнях сильно залежить від багатьох факторів (грунту, клімату, видового складу місцевих рослинних угруповань), а також відсутність чіткого розуміння механізмів його впливу на фітоценози, що вказує на необхідність подальшого вивчення впливу цього виду на рослинні угруповання для встановлення цього механізму.

**Метою** нашого дослідження було виявлення місцезростань *S. canadensis* L. в урбоекосистемі м. Черкаси, вивчення синекологічних показників *S. canadensis* L. і супутніх видів, а також його впливу на флористичний склад фітоценозів; прогнозування можливості подальшого збільшення площі інвазії і виділення пріоритетних районів для проведення заходів боротьби з ним.

### **Матеріали та методи**

Черкаси розташовані в Лісостеповій зоні України в координатах 49°26'35" с. ш. 32°03'35" в. д., висота над рівнем моря в Черкасах складає 110 м. З північного-заходу Черкаси оточує лісовий масив природного походження Черкаський бір площею 28.5 тис. га. Місто розташоване на правому березі Кременчуцького водосховища, що чинить значний вплив на місцевий клімат. Клімат в Черкасах помірно-континентальний. Середньорічна температура в місті становить +7.7°C, середня

температура січня  $-5.9^{\circ}\text{C}$ , середня температура липня  $+19.8^{\circ}\text{C}$ , абсолютний мінімум  $-35.3^{\circ}\text{C}$  (1935 р.), абсолютний максимум  $+38^{\circ}\text{C}$  (7 липня 2012 р.).

Середньорічна кількість опадів в м. Черкаси складає 517 мм, мінімальна – 303 мм (1975 р.), максимальна – 948 мм (1952 р.). Середньорічна відносна вологість повітря складає 76%. В Черкасах переважають північно-західні вітри, середня швидкість вітру в січні – 4.5 м/с, в липні – 3.1 м/с [16; 17; 18].

Золотушник канадський (*Solidago canadensis* L.) – це багаторічна трав'яниста кореневищна рослина. Від кореневища відходять наземні пагони висотою 0.8 – 1.4 м, іноді до 2 м, рослина може створювати густі зарості до 300 пагонів на  $1\text{ м}^2$ . Листки чергові, лінійно-ланцетні, на верхівці загострені, довжиною 5 – 12 см. Квітки дрібні, жовті, зібрані в дрібні кошики 3 – 6 мм в діаметрі; кошики, в свою чергу, зібрані в пірамідальну волоть завдовжки 5 – 20 см. Цвіте в липні – вересні. Плід – вузькоциліндрична сім'янка з численними буроватими волосками (типовий анемохор) [9; 19].

В природних умовах в здичавілому вигляді росте переважно в населених пунктах і вздовж доріг, але швидко поширюється, тому зараз зустрічається повсюдно, в тому числі на значній відстані від населених пунктів. Потрапляючи на певну територію, він швидко розростається, витісняючи аборигенні види, є видо-трансформером [3; 9].

Пошук місцезростань *S. canadensis* L. проводили маршрутним методом. Райони зростання даного виду позначали на карті.

В місцезростаннях золотушника у випадковому порядку закладали облікові майданчики площею  $1\text{ м}^2$ , на яких проводили визначення всіх видів рослин і окомірне визначення їх проективного покриття, підраховували кількість особин кожного виду, отримані дані обробляли статистично.

Серед статистичних характеристик використовували коефіцієнт трапляння ( $R\%$ ), коефіцієнт розсіювання ( $K_p$ ), коефіцієнт строкатості складення ( $K_{CC}$ ), коефіцієнт Жаккара ( $K_{ж}$ ) і кластерний аналіз за методом найближчого сусіда.

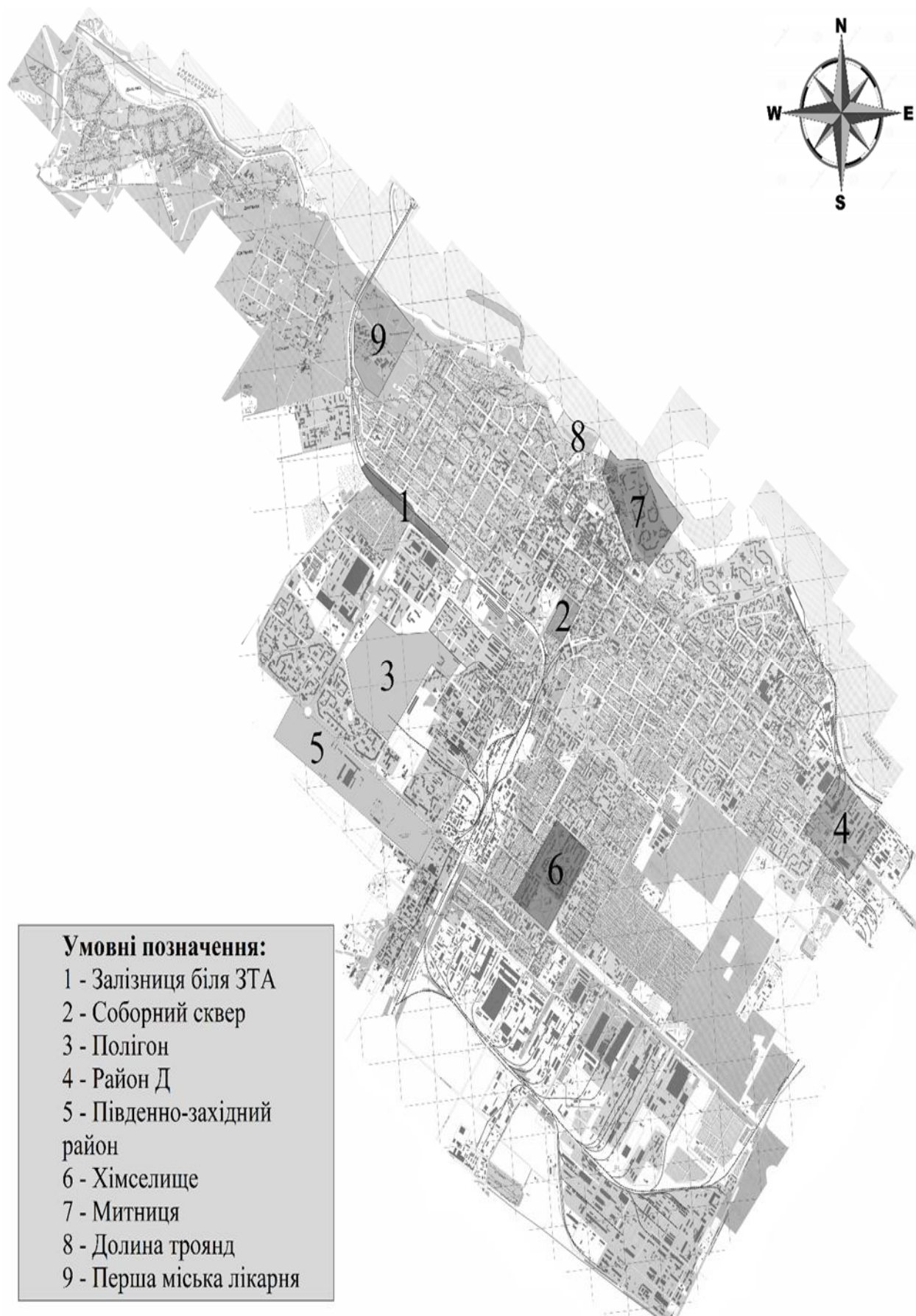
При обробці матеріалів польових досліджень використані стандартні геоботанічні методики [20; 21]. Назви рослин наведено за С.К. Черепановим (1995).

### Результати та обговорення

Сумарно було закладено 50 облікових майданчиків у вегетаційні періоди 2016-2017 рр. На основі отриманих даних умовно виділено на території міста 9 районів поширення золотушника канадського, яким були дані наступні назви: Залізниця біля ЗТА, Полігон, Південно-західний район, Перша міська лікарня, Соборний Сквер, Район Д, Хімселище, Митниця і Долина троянд (Рис. 1).

Встановлено, що на 74% облікових майданчиків з. канадський був домінантом, а на 26% – субдомінантом, що свідчить про високу конкурентоспроможність цієї рослини, а також про його здатність адаптуватися до різних умов в урбоєкосистемі. При обстеженні території міста на наявність з. канадського було помічено, що він повністю відсутній на піщаних ділянках, які розташовані ближче до р. Дніпро в районі Митниці, хоча був присутній в значній кількості на ділянках з суглинистими і чорноземними ґрунтами в тому ж районі. Отже, з. канадський для росту потребує наявності достатньо родючих ґрунтів [22].

На облікових майданчиках разом із з. канадським виявлено 56 супутніх видів рослин, для яких розраховано коефіцієнт трапляння (Табл. 1).



**Рис. 1.** Карта Черкас з відміченими районами розповсюдження *S. canadensis* L.

Таблиця 1

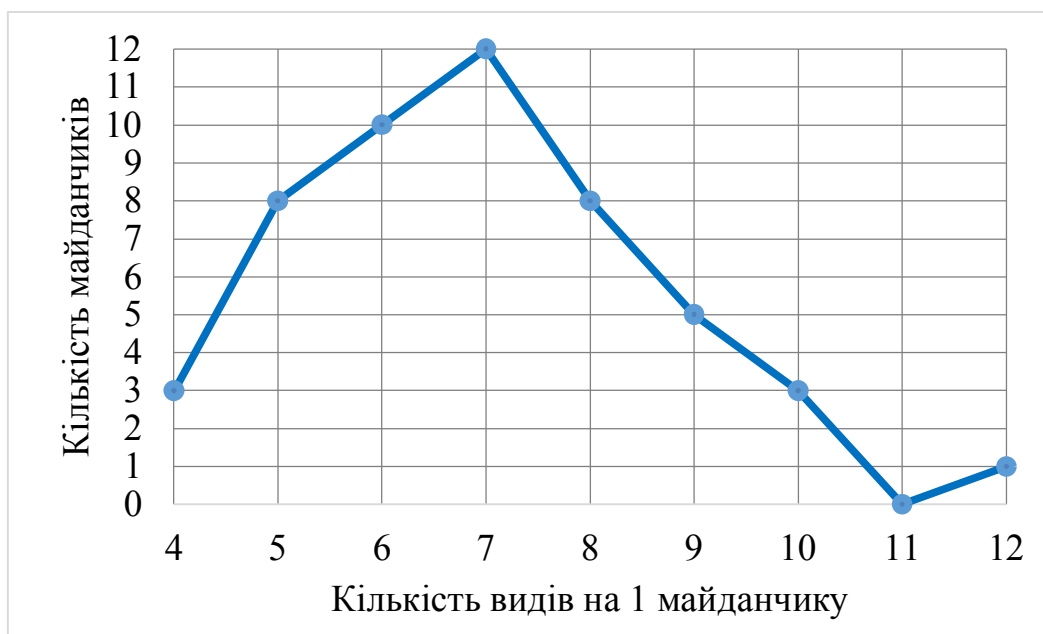
Коефіцієнт трапляння супутніх із *S. canadensis* L. видів

Вид рослини	R %	Вид рослини	R %
<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	76	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	6
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	64	<i>Potentilla argentea</i> L.	
<i>Achillea submillefolium</i> Klok. et Krytzka	50	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	4
<i>Stenactis annua</i> (L.) Cass. ex Less.	36	<i>Arctium lappa</i> L.	
<i>Acer negundo</i> L.	30	<i>Chelidonium majus</i> L.	
<i>Sonchus arvensis</i> L.	26	<i>Fragaria vesca</i> L.	
<i>Poa trivialis</i> L.	20	<i>Galium mollugo</i> L.	
<i>Trifolium pratense</i> L.	18	<i>Hieracium pilosella</i> L.	
<i>Artemisia absinthium</i> L.	16	<i>Hypericum perforatum</i> L.	
<i>Trifolium arvense</i> L.		<i>Rubus idaeus</i> L.	
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	14	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	2
<i>Humulus lupulus</i> L.	12	<i>Asclepias syriaca</i> L.	
<i>Polygonum aviculare</i> L.		<i>Cichorium intybus</i> L.	
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	10	<i>Daucus carota</i> L.	
<i>Oenothera biennis</i> L.		<i>Erigeron canadensis</i> L.	
<i>Oxalis stricta</i> L.		<i>Eryngium campestre</i> L.	
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> Planch.		<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. & Kit.	
<i>Setaria glauca</i> (L.) P.Beauv.		<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier	
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.		<i>Plantago major</i> L.	
<i>Consolida regalis</i> Gray.	8	<i>Quercus robur</i> L.	
<i>Echium vulgare</i> L.		<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	
<i>Equisetum arvense</i> L.		<i>Rubus caesius</i> L.	
<i>Festuca pratensis</i> Huds.		<i>Salix alba</i> L.	
<i>Melilotus albus</i> Medik.		<i>Trifolium fragiferum</i> L.	
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	6	<i>Trifolium repens</i> L.	
<i>Galium verum</i> L.		<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	
<i>Glechoma hederacea</i> L.		<i>Vicia cracca</i> L.	
<i>Lamium purpureum</i> L.		<i>Prunus armeniaca</i> L.	

Серед них найбільший коефіцієнт трапляння мали наступні види: *Elymus repens* (L.) Gould (76%), *Ambrosia artemisiifolia* L. (64%), *Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka (50%), *Stenactis annua* (L.) Cass. ex Less. (36%), *Acer negundo* L. (30%), *Sonchus arvensis* L. (26%), *Poa trivialis* L. (20%), *Trifolium pratense* L. (18%), *Artemisia absinthium* L. (16%), *Trifolium arvense* L. (16%), *Artemisia vulgaris* L. (14%). Можливо, ці види можуть успішно конкурувати із з. канадським або вони пристосувалися до умов, які він створює у фітоценозах, виступаючи едифікатором. Однак, *Ambrosia artemisiifolia* L. і *Acer negundo* L. самі є адвентивними та інвазійними видами.

В ході обробки отриманих даних було розраховано середню кількість видів на обліковому майданчику площею 1 м<sup>2</sup> – 6.68±0.23 видів, амплітуда варіювання кількості видів склала 4 – 12. Також побудовано варіаційну криву кількості видів на обліковому майданчику (Рис. 2).





**Рис. 2.** Варіаційна крива кількості видів на обліковому майданчику

Середній  $K_p$  по районах складає  $2.37 \pm 0.25$ , а середнє  $K_{CC}$  –  $46.22 \pm 4.72\%$ . Це вказує на достатню однорідність видового складу рослинних угруповань виділених районів і можливість порівняння їх цілком, а не окремими частинами.

Видовий склад кожного району порівнювали з іншими за допомогою коефіцієнта Жаккара ( $K_J$ ). Середній  $K_J$  по генеральній сукупності складає  $23.00 \pm 1.74\%$ . При відкиданні малих значень  $K_J$ , що вказують на низьку подібність районів, отримали вибірку, яка містить найбільші значення  $K_J$  і розрахували для неї середнє значення  $K_J$ , а також коефіцієнт варіації ( $C_v\%$ ) (Табл. 2) [23].

**Таблиця 2**

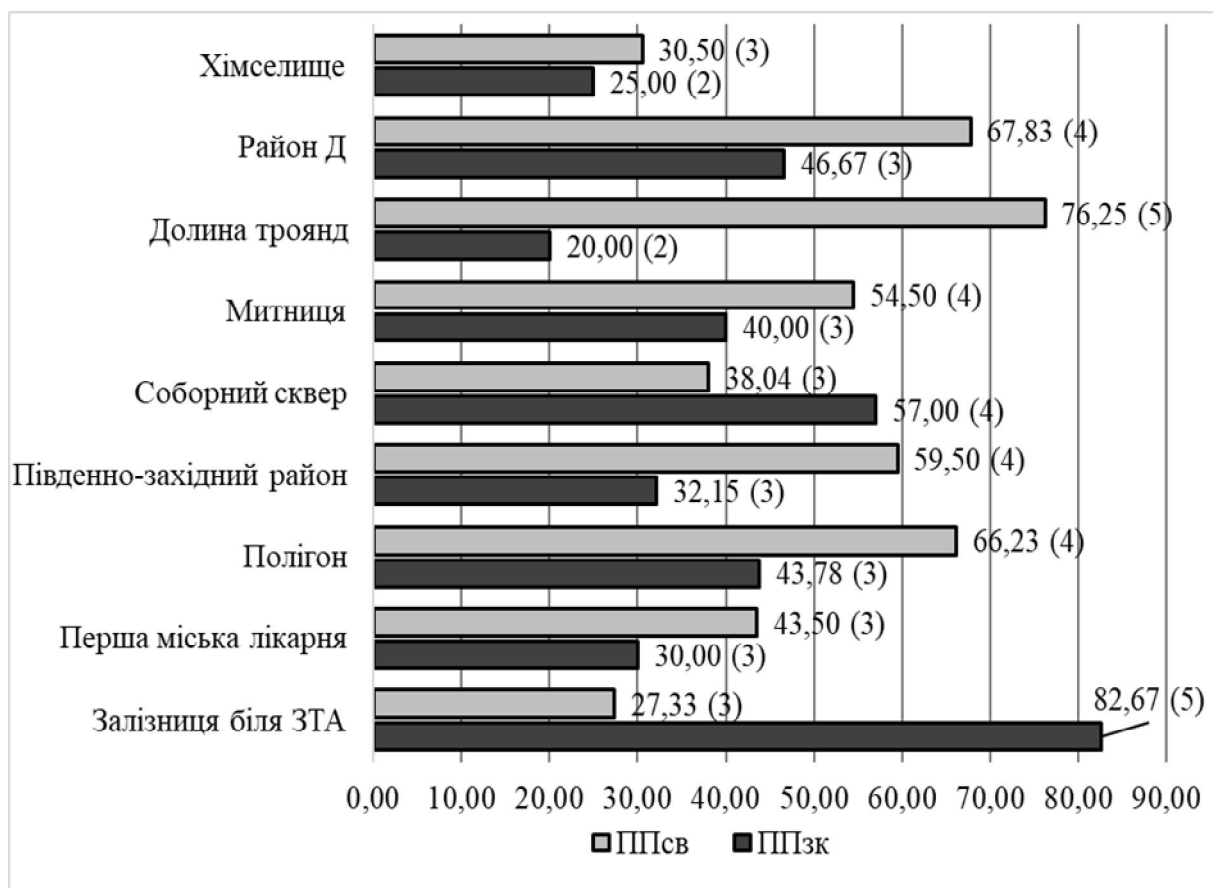
Найбільші значення  $K_J$

Райони досліджень	Значення $K_J$
Залізниця біля ЗТА і Полігон	$30.23 \pm 6.57$
Полігон і Південно-західний район	$33.33 \pm 6.57$
Район Д і Митниця	$43.75 \pm 6.57$
Район Д і Соборний сквер	$38.89 \pm 6.57$
Район Д і Південно-західний район	$30.00 \pm 6.57$
Район Д і Долина троянд	$35.71 \pm 6.57$
Митниця і Соборний сквер	$50.00 \pm 6.57$
Митниця і Південно-західний район	$29.17 \pm 6.57$
Митниця і Долина троянд	$33.33 \pm 6.57$
Соборний сквер і Південно-західний район	$37.50 \pm 6.57$
Соборний сквер і Долина троянд	$30.00 \pm 6.57$
<b>Середнє значення <math>K_J</math></b>	$35.63 \pm 1.98$
<b><math>C_v\%</math></b>	18.43



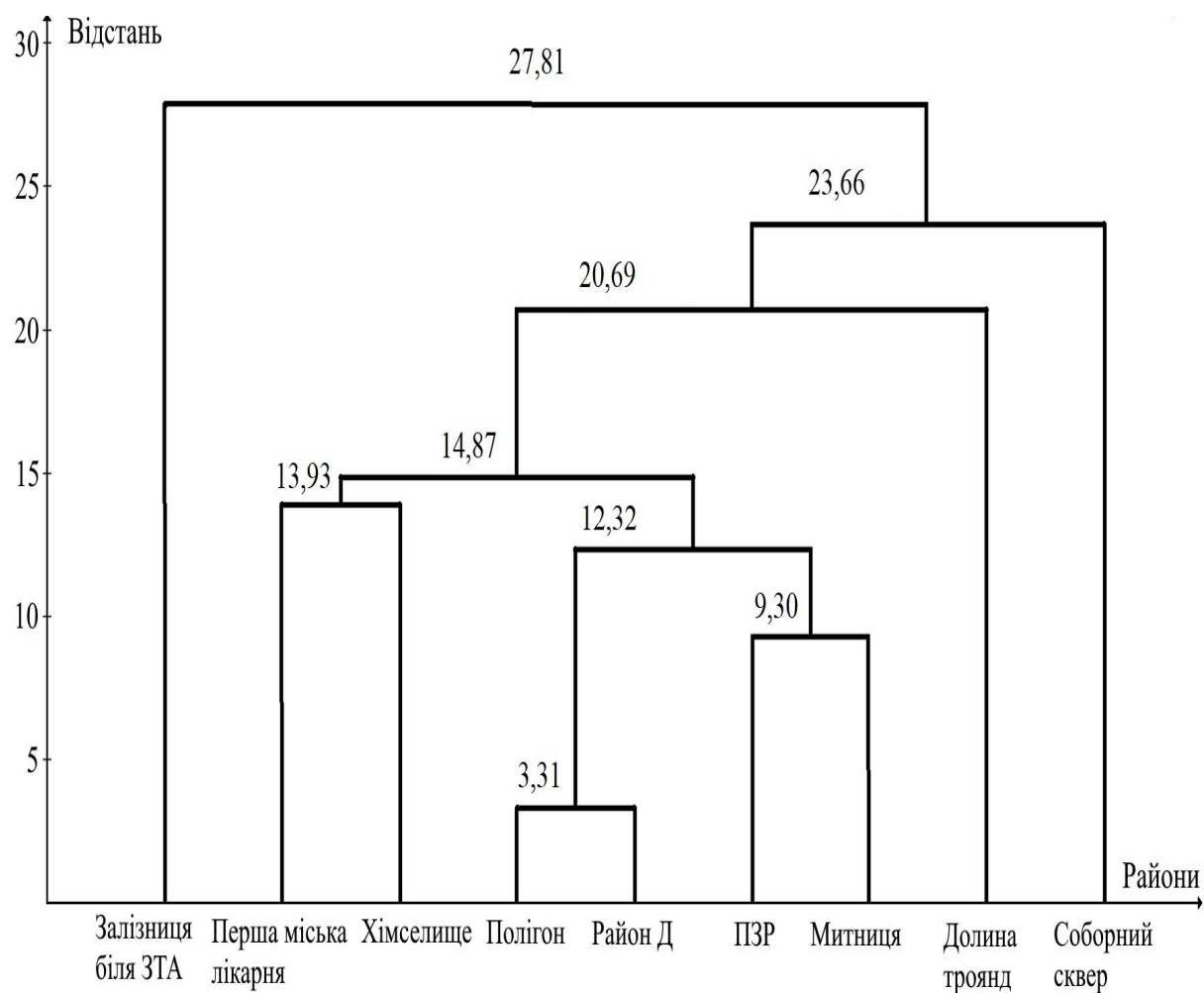
Найбільші показники  $K_{ж}$  були отримані при порівняння таких районів: Митниця і Соборний сквер – 50.00%, Район Д і Митниця – 43.75%, Район Д і Соборний сквер – 38.89%, Соборний сквер і Південно-західний район – 37.50%, Район Д і Долина троянд – 35.71%, Полігон і Південно-західний район – 33.33%, Митниця і Долина троянд – 33.33%, Залізниця біля ЗТА і Полігон – 30.23%, Соборний сквер і Долина троянд – 30.00%, Район Д і Південно-західний район – 30.00%, Митниця і Південно-західний район – 29.17 %. Отже, видовий склад рудеральних угруповань цих районів є найбільш подібним, що в свою чергу свідчить про схожі екологічні умови. Розраховані значення  $K_{ж}$  дають змогу прогнозувати в майбутньому (при відсутності дій, спрямованих на боротьбу із *S. canadensis* L.), розширення площі інвазії *S. canadensis* L. і збільшення його проективного покриття (ПП) в районі Полігону (ПП – 43.78%) до його рівня в районі Залізниці біля ЗТА (ПП – 82.67%), а також аналогічне збільшення ПП в районах: Митниця (ПП – 40.00%), Південно-західний район (ПП – 32.15%), Район Д (ПП – 46.67%), Долина троянд (ПП – 20.00) до його рівня в районі Соборного скверу (ПП – 57.00%).

Розраховано середнє проективне покриття з канадського (ППзк) (в його місцезростаннях) для кожного району, а також розраховано середнє сумарне проективне покриття супутніх видів по районах (ППсв) (Рис. 3).



**Рис. 3.** ППзк і ППсв по районах у відсотках і в балах (за шкалою Браун-Бланке)

За цими двома параметрами проведено кластерний аналіз дев'яти досліджуваних районів за методом найближчого сусіда, який ілюструє побудована дендрограма (Рис.4).



**Рис. 4.** Дендрограма кластерного аналізу районів за параметрами ППЗк и ППСв

**Таблиця 3**

Вихідні дані для кластерного аналізу

Район	ППЗк	ППСв
Залізниця біля ЗТА	82.67	27.33
Перша міська лікарня	30.00	43.50
Полігон	43.78	66.23
Південно-західний район	32.15	59.50
Соборний сквер	57.00	38.04
Митниця	40.00	54.50
Долина троянд	20.00	76.25
Район Д	46.67	67.83
Хімселище	25.00	30.50

Наведена дендрограма вказує на подібність шести районів досліджень (Першої міської лікарні, Хімселища, Полігону, Району Д, Південно-західного району і Митниці), які об'єднуються в один кластер на відстані 14.87, а також на значну

відмінність від них трьох районів (Залізниця біля ЗТА, Долини троянд і Соборного скверу), які об'єднуються з отриманим кластером на відстані 27.81, 23.66 и 20.69 відповідно. Аналіз вихідних даних і дендрограми, побудованої на їх основі, дає змогу розділити досліджувані райони за рівнем засміченості *S. canadensis* L. і трансформації (ЗіТ) природних фітоценозів на 3 групи: 1) високий рівень ЗіТ (Залізниця біля ЗТА, Соборний сквер); 2) середній рівень ЗіТ (Перша міська лікарня, Хімселище, Полігон, Район Д, Південно-західний район, Митниця); 3) низький рівень ЗіТ (Долина троянд).

Крім того, викликає занепокоєння інвазія з канадського в рослинний покрив Парку хіміків. Отримані показники дають змогу прогнозувати розширення площі інвазії в майбутньому [24].

### Висновки

В результаті дослідження виявлено значний рівень присутності адвентивного виду а *S. canadensis* L. в угрупованнях урбоекосистеми м Черкаси. Найбільший рівень засміченості *S. canadensis* L. спостерігається в районі Залізниця біля ЗТА – північних «воріт» міста (середнє проєктивне покриття та 82.62%).

Варіаційний ряд кількості видів на обліковому майданчику, середнє проєктивне покриття по районах, домінування на 74% облікових майданчиків вказує на високу конкурентоспроможність і сильний негативний вплив *S. canadensis* L. на фітоценози, що призводить до збіднення їх видового складу (4-12 видів на обліковому майданчику).

За допомогою кластерного аналізу проведено розділення 9-ти районів на 3 групи по рівню трансформації і засміченості фітоценозів *S. canadensis* L. (високий, середній і низький рівні). Найбільшій уваги і активного застосування відповідних методів боротьби потребують райони, що належать до групи з високим рівнем (Залізниця біля ЗТА, Соборний сквер). Райони групи з середнім рівнем також потребують моніторингу і застосування методів боротьби з агресивним адвентом.

При відсутності дієвих заходів, спрямованих на боротьбу з *S. canadensis* L., рівень засмічення ним угруповань в районах: Митниця, Район Д, Долина троянд може досягнути такого в районі Соборного скверу (ПП – 57.00%), у зв'язку з високим рівнем подібності цих районів за коефіцієнтом Жаккара. При несприятливому розвитку подій рівень засміченості *S. canadensis* L. в районі Полігону (відсутність догляду за рослинним покривом і наявність основних магістралей для транзитного вантажного потоку) може досягти рівня такого ж, як в районі Залізниця біля ЗТА (ПП – 82.67%). Для запобігання цьому рекомендуємо проводити багаторічний моніторинг рівня засміченості цим видом в вищезазначених районах і застосовувати відповідні заходи боротьби.

Комбінація з двох методів: кластерного аналізу і коефіцієнта Жаккара дозволила зрозуміти, що в районі Долини троянд, незважаючи на низький рівень засміченості, на даний момент існує значний ризик розширення площі інвазії і збільшення проєктивного покриття до рівня в Соборному сквері. Таким чином, використання цих двох методів збільшує точність дослідження. З районів групи з середнім рівнем ЗіТ найбільшій уваги заслуговує Полігон, у зв'язку з високою схожістю з Залізницею біля ЗТА за  $K_{ж}$ . Найменшій уваги серед районів групи з середнім рівнем ЗіТ потребують: Перша міська лікарня і Хімселище, (низька схожість за  $K_{ж}$  з районами групи з високим рівнем ЗіТ).

У зв'язку із значним проникненням золотушника канадського в рослинні угруповання урбоекосистеми м. Черкаси пропонуємо використовувати і покращувати наявні методи боротьби з *S. canadensis* L. (викошування, прополювання, перекопування, гербіциди) і розробляти нові. Слід зазначити, що необхідним компонентом боротьби з золотушником має стати поширення інформації серед населення, оскільки основним джерелом поширення *S. canadensis* L. є присадибні ділянки. Вважаємо за необхідне звернути увагу екологічно свідомої частини черкасців

на реально існуючу загрозу біорізноманіттю міського рослинного покриву, як прояву його подальшої синантропізації. Дана тема потребує подальшого розгляду і вивчення.

Дослідження виконано на кафедрі біології, екології та агротехнології Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького як складова частина наукової теми «Екологічні основи раціонального природокористування і збереження біорізноманіття в контексті сталого розвитку» (номер держреєстрації 0116U003852).

### Література

1. Бурда Р.І., Пашкевич Н.А., Бойко Г.В., Фіцайло Т.В. Чужорідні види охоронних флор Лісостепу України. К.: Наукова думка, 2015. 116 с.
2. Бурда Р.І. Вивчення і контроль чужорідних видів рослин: час консолідації зусиль // Зб. матеріалів Другої Всеукраїнської конференції «Синантропізація рослинного покриву України». Тези наукових доповідей. Київ. Переяслав-Хмельницький, 2012. С. 17 – 18.
3. Ременюк С.О. Токарчук М.М. Золотушник канадський (*Solidago canadensis* L.) – жовта загроза Правобережному лісостепу України // Цукрові буряки. 2015. № 4. С. 15 – 16.
4. Лунева Н.Н., Ларина С.Ю. Золотарник канадский - следующий? Защита и карантин растений. 2015. № 1. С. 17-19.
5. Национальная система мониторинга окружающей среды Республики Беларусь: результаты наблюдений, 2011 / Под общ. ред. С. И. Кузьмина, И.В.Комоско. Минск: «Бел НИЦ «Экология», 2012. С. 201–205.
6. Чумаков Л.С., Невердасова М.А. Экологическая оценка травянистых фитоценозов и золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) Под пологом городских хвойных насаждений // Экологический вестник. 2016. No 1 (35). С. 46 – 56.
7. Чумаков Л.С., Масловский О.М., Шевкунова А.В., Сысой И.П., Чуйко Е.В. Эколого-биотопическая характеристика золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) в г. Минске // Экологический вестник. 2014. No 4 (30). С. 110 – 117.
8. Karpavičienė B., Radušienė J., Viltrakytė J. Distribution of two invasive goldenrod species *Solidago canadensis* and *S. gigantea* In Lithuania // Botanica Lithuanica, 2015. Vol. 21 (2). P. 125 – 132.
9. Гусев А.П. Вторжение золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) в антропогенные ландшафты Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 28 – 35.
10. Fenesi A, Vágási C. I., Beldean M. et al *Solidago canadensis* impacts on native plant and pollinator communities in different-aged old fields // Basic Appl. Ecol., 2015. Vol. 16. P. 335–346.
11. Dudek, K., Michlewicz, M., Dudek, M. et al. Invasive Canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) as a preferred foraging habitat for spiders // Arthropod-Plant Interactions, 2016. Vol. 10. P. 377 – 381.
12. Li-Jia Dong, Hong-Wei, Wei-Ming He What determines positive, neutral, and negative impacts of *Solidago canadensis* invasion on native plant species richness? // Scientific Reports, 2015. Vol. 5. Article number: 16804. doi:10.1038/srep16804.
13. Chen X., Mei L., Tang J. Allelopathic effects of invasive *Solidago canadensis* on germination and root growth of native Chinese plants // Proc. of the 4th World Congress on Allelopathy / Eds. J.D.I. Harper, M. An, H. Wu and J.H. Kent. Wagga Wagga: Charles Sturt University, 2005. P. 43 – 49.
14. Yongge Yuan, Bing Wang, Shanshan Zhang, Jianjun Tang, Cong Tu, Shuijin Hu, Jean W. H. Yong, Xin Chen Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in its introduced range // Journal of Plant Ecology, 2013. Vol. 6. P. 253–263.
15. Pisula N. Meiners S.J. Allelopathic Effects of Coldenrod Species on Turnover in Successional Communities // American Midland Naturalist. 2010. Vol. 163. P. 161 – 172.
16. Новікова В.І. Географія Черкаської області. Черкаси: Вибір, 2000. 79 с.
17. Український гідрометеорологічний центр: <http://meteo.gov.ua> (дата звернення 06.08.2018).
18. Черкащина. Універсальна енциклопедія. Документально-публіцистичне наукове фотоілюстративне історичне видання / Автор-упорядник Жадько В. К.: ВПК «Експрес-Поліграф», 2010. 1104 с.
19. Гречаный И.А. Полный справочник лекарственных трав и целительных сборов. Харьков: ООО Книжный клуб «Клуб семейного досуга», 2013. 544с.
20. Бурда Р.І., Ігнатюк О.А. Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі: Монографія. К.: НЦЕБМ НАН України, ЗАТ «Віпол», 2011. 112 с.
21. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломеш. М.: Логос, 2002. 264 с.
22. Ларіонов М.С., Осипенко В.В. Засміченість території м. Черкаси золотарником канадським (*Solidago canadensis* L.) // В зб. матеріалів XIX Всеукраїнської конференції молодих учених «Актуальні проблеми природничих і гуманітарних наук у дослідженнях молодих учених». Черкаси: вид. відділ ЧНУ ім. Б. Хмельницького, 2017. С. 64 – 66.

23. Ларіонов М.С., Осипенко В.В. *Solidago canadensis* L. в урбоекосистемі м. Черкаси / В зб. матеріалів I Міжнародної наук.-практ. конф. «Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища». К.: ДУ «Інститут еволюційної екології НАН України», 2017. С. 85 – 89.
24. Ігнатенко І.А., Осипенко В.В. Синекологічні показники угруповань з участю *Solidago canadensis* L. на території м. Черкаси // матеріали доп. Всеукраїнської наук. конф.: «Збереження біорізноманіття в контексті сталого розвитку». Черкаси: ФОП Белінська О. Б., 2015. С. 72 – 75.
25. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992с.

### References

1. Burda, R.I., Pashkevich, N.A., Boiko, G.V., & Fitsailo, T.V. (2015). Foreign species of the protected flora of the Forest-Steppe of Ukraine. Kyiv: Naukova dumka. 116. (in Ukr).
2. Burda, R.I. (2012). Study and control of foreign plant species: a time of effort consolidation (Proc. of the 2-nd All-Ukrainian Conf. on Synantropization of the Vegetation Cover of Ukraine») Kyiv, Pereiaslav-Khmelnytskyi, 17 – 18. (in Ukr).
3. Remeniuk S.O., & Tokarchuk M.M. (2015). Canadian Goldenrod (*Solidago sanadensis* L.) - a yellow threat to the Right-bank Forest Steppe of Ukraine. *Tsukrovi buriaky (Sugar beets)*, 4, 15 – 16. (in Ukr).
4. Luneva N.N., Larina S.Yu. (2015). Will Canadian Goldenrod be next? *Zashchita i karantin rastenii (Protection and Quarantine of Plants)*, 1, 17 – 19. (in Rus).
5. Kuzmin. S. I., & Komosko. I. V. (Eds.). (2012). National Environmental Monitoring System of the Republic of Belarus: Observations, 2011. Minsk: Bel NIC «Ekologiya», 201 – 205. (in Rus).
6. Chumakov L.S., Neverdasova M.A. (2017). Ecological assessment of herbaceous phytocenoses and Canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) under the canopy of urban coniferous stands. *Ekolohicheskii vestnik (Ecological Bulletin)*, 1 (35), 46 – 56. (in Rus).
7. Cumakov, L.S., Maslovskii, O.M., Shevkunova, A.V., Sysoi, I.P., & Chuiko, Ye.V. (2014). Ecological and biotopic characteristics of Canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) in Minsk. *Ekolohicheskii vestnik (Ecological Bulletin)*, 4 (30), 110 – 117. (in Rus).
8. Karpavičienė, B., Radušienė, J., & Viltrakytė, J. (2015). Distribution of two invasive goldenrod species *Solidago canadensis* and *S. gigantea* in Lithuania. *Botanica Lithuanica*, 21 (2), 125 – 132. doi: 10.1515/botlit-2015-0015.
9. Husev, A.P. (2017). Invasion of Canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) into Belarusian anthropogenic landscapes. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii (Russian Journal of Biological Invasions)*, 4, 28 – 35. (in Rus).
10. Fenesi, A, Vagasi, C. I., & Beldean, M. (2015) *Solidago canadensis* impacts on native plant and pollinator communities in different-aged old fields. *Basic Appl. Ecol.*, 16. 335–346.
11. Dudek, K., Michlewicz, M., & Dudek, M. (2010). Invasive Canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) as a preferred foraging habitat for spiders. *Arthropod-Plant Interactions*, 10, 377 – 381. doi: 10.1007/s11829-016-9455-7.
12. Li-Jia Dong, Hong-Wei, & Wei-Ming He. (2015). What determines positive, neutral, and negative impacts of *Solidago canadensis* invasion on native plant species richness? *Scientific Reports*, 5. Article number: 16804. doi:10.1038/srep16804.
13. Chen, X., Mei, L., & Tang, J. (2005). Allelopathic effects of invasive *Solidago canadensis* on germination and root growth of native Chinese plants (Proc. of the 4th World Congress on Allelopathy / Eds. J.D.I. Harper, M. An, H. Wu & J.H. Kent). Wagga Wagga: Charles Sturt University, 43 – 49.
14. Yongge Yuan, Bing Wang, Shanshan Zhang, Jianjun Tang, Cong Tu, Shuijin Hu, Jean W. H. Yong, & Xin Chen. (2013) Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in its introduced range. *Journal of Plant Ecology*, 6, 253–263. doi: 10.1093/jpe/rts033.
15. Pisula, N. & Meiners, S.J. (2010). Allelopathic Effects of Coldenrod Species on Turnover in Successional Communities. *American Midland Naturalist*, 163, 161 – 172. doi: 10.1674/0003-0031-163.1.161.
16. Novikova V.I. (2000). Geography of Cherkasy region. Cherkasy: Vibir. 79. (in Ukr).
17. Ukrainian Hydrometeorological Center, viewed 30 September 2019, <<http://meteo.gov.ua>>.
18. Zhadko V.K. (Ed.) (2010). Cherkasy region. Universal Encyclopedia. Cherkasy: VPK «Express-Polygraph». 1104. (in Ukr).
19. Hrechanyi, I.A. (2013). A complete catalog of herbs and healing gathering. Kharkov: Book club Ltd. «Klub siemieinogo dosuha». 544. (in Rus).
20. Burda, R.I., & Ihnatiuk, O.A. (2011) Methods of study of adaptive strategy of foreign plant species in urban environment (Monograph) Kyiv, NCEBM NAS of Ukraine: JSC «Vipol». 112. (in Ukr).
21. Mirkin, B.M. Naumova, L.H., & Solomesh, A.I. (2002). Modern vegetation science. Moskow: Logos. 264. (in Rus).
22. Larionov, M.S., & Osipenko, V.V. (2017). Contamination of the territory of Cherkasy by Canadian Goldenrod (*Solidago canadensis* L.) (Proc. of the 19-th All-Ukrainian Conf. of Young Scientists on Actual

- Problems of Natural Sciences and Humanities in the Research of Young Scientists). Cherkasy: CNU named after B. Khmelnytskyi, 64 – 66. (in Ukr).
23. Larionov, M.S., & Osipenko, V.V. (2017). *Solidago canadensis* L. in the urban ecosystem of Cherkasy. (Proc. of the 1-st Int. Scientific and Practical Conf. on Problems of ecology and evolution of ecosystems in the transformed environment). Kyiv: SI: Institute of Evolutionary Ecology NAS of Ukraine, 85 – 89. (in Ukr).
  24. Ihnatenko, I.A., & Osipenko, V.V. (2015). Synecological indicators of phytocenoses with *Solidago canadensis* L. on the territory of Cherkasy (Proc. of the All-Ukrainian Conf. on Saiving of biodiversity in the context of sustainable development). Cherkasy: SP Belinska O.B., 72 – 75. (in Ukr).
  25. Cherepanov S.K. (1995). Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR). St. Petersburg: Mir i siemia. 992 (in Rus).

**Summary. V.V Osipenko., M.S. Larionov Adaptation of invasive species of *Solidago canadensis* L. in the urban ecosystem of Cherkasy.**

**Introduction.** There is a great deal of researches on the effects of *S. canadensis* L. on species of phytocenoses and biodiversity in general, however the results of such researches have many contradictions. They differ depending on their research locations. This proves that the behavior of *S. canadensis* L. in phytocenoses is highly dependent on many factors (soil, climate, species composition of local phytocenoses) as well as the lack of a clear understanding of the mechanisms of its impact on phytocenoses, indicating the need to further study the impact of this species on phytocenoses to understand this mechanism.

**Purpose.** The detection of *S. canadensis* L. localities in the Cherkasy urban ecosystem, study of synecological parameters of *S. canadensis* L. and accompanying species, as well as its influence on the floristic composition of phytocenoses; predicting the possibility of further increasing the invasion area and identifying priority areas for measures to control it.

**Methods.** Locations were searched using the route method. The accounting was carried out at accounting sites of 1 m<sup>2</sup>, using standard geobotanical techniques. Statistical processing of the results was performed using dispersion coefficient, diversity composition coefficient, occurrence coefficient, Jaccard similarity coefficient and cluster analysis by nearest neighbor method.

**Results.** In the course of the research conducted during the vegetation period 2016-2017, a significant level of presence of the *S. canadensis* L. was noted in 9 districts in Cherkasy: average projective coverage of 20,00% - 82,67%. *S. canadensis* L. dominates on 74% of the accounting sites. In all districts depletion of the species composition of spontaneous plant communities due to the invasion of the *S. canadensis* L. was found: the average number of species per 1 m<sup>2</sup> was 6.68 ± 0.23 species. The occurrence coefficients of the accompanying species are calculated, the species occurring in phytocenoses with *S. canadensis* L. are most often identified: *Elymus repens* (L.) Gould (76%) *Ambrosia artemisiifolia* L. (64%) *Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka (50%) *Stenactis annua* (L.) Cass. ex Less. (36%) *Acer negundo* L. (30%) *Sonchus arvensis* L. (26%) *Poa trivialis* L. (20%) *Trifolium pratense* L. (18%) *Artemisia absinthium* L. (16%) *Trifolium arvense* L. (16%), *Artemisia vulgaris* L. (14%). In comparing the species composition of the phytocenoses of the 9 districts by Jaccard similarity coefficient and the cluster analysis of the average projective coverage of the *S. canadensis* L. and accompanying species, priority areas were identified to control the invasion of the *S. canadensis* L. Combining cluster analysis with Jaccard similarity coefficient increases the accuracy of the results (because the species composition of the phytocenoses in addition to their quantitative indicators is taken into account). Similar invasion behavior is predicted in areas with similar species composition of phytocenoses.

**Conclusion.** *S. canadensis* L. was detected in 9 Cherkasy districts. Negative influence of the *S. canadensis* L. on the species composition of phytocenoses has been proved. The species that were found most often with the *S. canadensis* L. have adapted to the conditions it creates. The combination of Jaccard similarity coefficient and cluster analysis yields more accurate results than cluster analysis alone.

**Keywords:** urbanecosystem, synecology, *Solidago canadensis* L., invasion, prognostication.

**Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького**

Одержано редакцією

14. 10. 2019

Прийнято до публікації

12.12.2019

УДК 633.34/.35:363.085.52

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-63-73

Приходько В. О.<sup>1</sup>, Полторецький С. П.<sup>1</sup>,  
Білоножко В. Я.<sup>2</sup>

## ЕКОЛОГО-БІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ПІДБОРУ КОМПОНЕНТІВ ДЛЯ ЗМІШАНИХ ПОСІВІВ КОРМОВИХ КУЛЬТУР

*Наведено аналітичний огляд вітчизняних і зарубіжних літературних джерел, щодо еколого-біологічних особливостей підбору компонентів змішаних посівів кукурудзи з високобілковими культурами для формування найвищої врожаності високоякісних кормів. В результаті проведеного аналізу встановлено, що науковці не мають єдиної думки стосовно оптимального видового складу сумішок при вирощуванні на корм.*

*Проте, змішані посіви кукурудзи з високобілковими компонентами, порівняно з одновидовими здатні забезпечити вищу врожайність зеленої маси та збір перетравного протеїну. При цьому сумісна сівба сприяє покращенню ростових процесів усіх культур за рахунок оптимізації водного і поживного режимів ґрунту, світлових і температурних умов та процесів фотосинтезу надземною масою рослин.*

**Ключові слова:** кукурудза, високобілкові культури, одновидовий і змішаний посів, урожайність, якість корму, перетравний протеїн, кормова одиниця.

**Постановка проблеми.** Основним завданням галузі рослинництва і супутньої їй кормовиробництва є виробництво кормів в необхідній кількості для безперебійного забезпечення тваринництва високоякісними, дешевими, а головне збалансованими за протеїном кормами.

Нажаль, за останні кілька років поголів'я великої рогатої худоби скоротилося у 2,7 рази. Дефіцит перетравного протеїну в раціонах тварин становить 25%, що призводить до перевитрати кормів у 1,3–1,4 рази та недобору продукції на 30–34% і в свою чергу до здорожчання продукції у 2,5 рази.

Вирішити ці проблеми можна використовуючи змішані посіви кукурудзи з високобілковими компонентами.

**Актуальність теми.** Кукурудза є однією з найпоширеніших кормових культур, в її зеленій масі та силосі міститься багато вуглеводів, але мало протеїну (60–75 грамів на одну кормову одиницю), що нижче за зоотехнічні норми (100–110 г).

Збагатити кукурудзяну зелену масу та силос на білкові сполуки можна використовуючи один з найдешевших способів – використовуючи її змішані посіви з високобілковими культурами.

Цінність змішаних посівів полягає в тому, що вони дозволяють покращити якість кормів, збільшити площу асиміляції посівів, зменшити втрати сонячної енергії, продуктивніше використовувати вологу та поживні речовини.

Проте, недостатня обізнаність з особливостями формування врожаю залежно від підбору високобілкових компонентів та способів сівби призводять до стримування розширення площ під змішаними посівами кукурудзи під час вирощування на силос.

Тому, дослідження в цьому напрямку є актуальними, оскільки дають можливість розробити й обґрунтувати заходи що до покращення якості та підвищення продуктивності змішаних посівів кукурудзи з високобілковими компонентами.

**Мета дослідження** – теоретично обґрунтувати і визначити оптимальний видовий склад сумішок кукурудзи з високобілковими культурами на корм в конкретних ґрунтово-кліматичних умовах.

### **Матеріал та методи**

Під час виконання досліджень застосовували загальнонаукові методи, зокрема, такі: гіпотеза, спостереження, аналіз, синтез, індукція і дедукція, абстрагування й узагальнення. Матеріалом були власні спостереження та літературні джерела з вибраного напрямку досліджень.

### **Результати та обговорення**

Під час вирощування кукурудзи на корм у сумісних посівах з метою одержання великих урожаїв зеленої маси з підвищеним умістом протеїну важливо правильно підібрати компоненти [1].

Для сумісного вирощування з кукурудзою на силос підбирають такі види бобових культур, які на час молочно-воскової і воскової стиглості зерна кукурудзи вступають у фазу повного наливання бобів, їх листки ще залишаються зеленими, а стебла соковитими [2]. Серед багатьох можливих комбінацій вирощування кукурудзи із зернобобовими культурами найбільшої уваги заслуговують її змішані посіви з соєю. Ця культура, як і кукурудза, належить до рослин короткого світлового дня і пізнього строку сівби, а за сумісної сівби їхні сходи з'являються одночасно. Також, обидві культури мають близькі періоди повільного й інтенсивного росту, а за правильного сортового добору компонентів на час викидання волотей рослинами кукурудзи, соя вступає у фазу масового цвітіння, а на період молочно-воскової і воскової стиглості зерна кукурудзи – у фазу початку пожовтіння бобів нижнього ярусу.

Добрими компонентами для вирощування в змішаних посівах з кукурудзою вважається й боби кормові. Врожай зеленої маси таких посівів майже рівний за продуктивністю посівам основних силосних культур, але корм з нього характеризується вищим умістом білку [3, 4].

В дослідях, виконаних в умовах Правобережного Лісостепу, на Поліссі та в західних районах України добре також зарекомендували себе посіви кукурудзи з люпином білим [5].

Під час вирощування гороху і чини, як культур раннього строку сівби, у сумісних посівах з кукурудзою їхні сходи з'являються на 2–6 доби раніше. За темпами росту і розвитку високобілкові рослини випереджають кукурудзу, що спричиняє значне її пригнічення [6]. Встановлено [7, 8], що негативний вплив гороху і чини на ріст і розвиток рослин кукурудзи спостерігався вже через місяць після появи сходів, хоча в ґрунті на цей період були достатні запаси вологи й елементів живлення. Основним недоліком гороху і чини як компонентів кукурудзи є те, що їхні стебла вилягають утруднюючи механізований догляд і збирання. Крім цього, при використанні їх як компонентів у змішаних посівах на час викидання волотей у кукурудзи, горох і чина вже формують боби, а їхні листки починають обсіпатися [9].

За даними академіка А. О. Бабича [10], встановлено, що за збором перетравного протеїну в західних районах України змішані посіви кукурудзи з соєю перевищували одновидові посіви кукурудзи на 2,12 ц/га, або на 50 %, в Поліських – на 1,99, або на 45 %, в Лісостепу – на 1,71, або 44 %, у Степу без зрошення – на 1,13, або на 32 %, а за умов зрошення – на 1,95 ц/га, або на 45 %.

У дослідях О. І. Зінченка і А. О. Січкара [11], виконаних в умовах Уманської сільськогосподарської академії найвищі результати за врожайністю зеленої маси і збором поживних речовин забезпечили змішані посіви кукурудзи з соєю і кукурудзи з буркуном однорічним.

У Лісостепу змішані посіви кукурудзи з квасолею виткою забезпечують більший урожай зеленої маси порівняно з одновидовими її посівами [12]. Крім цього, вони також добре збираються силосозбиральною технікою.



На Кіровоградщині дослідження з сумісними посівами розпочали ще в 40-вих роках минулого сторіччя [13]. В той час висівалися сумісні посіви кукурудзи з суданською травою, які на 4,06 і 3,97 т/га були більш продуктивні, порівняно з одновидовими посівами кукурудзи і суданської трави, а за збором кормових одиниць більше на 1,30 і 1,27 т/га відповідно.

Характерним у взаємовпливі кукурудзи і високобілкових культур є гостра конкуренція за чинники життя, що з різною інтенсивністю проявляється під час вегетації культур у сумішці [14].

Так, горох, боби кормові і люпин пригнічують кукурудзу на початкових етапах росту і розвитку змішаних посівів, оскільки бобові є більш скоростиглими та холодостійкими культурами порівняно зі злаком. Буркун на початку вегетації характеризується повільним ростом, а кукурудза в цей період інтенсивно росте й укорінюється. Після того, як буркун сформує сильно розвинену кореневу систему, він починає швидко рости не пригнічуючи при цьому добре розвинені рослини кукурудзи. Якщо ж взяти для змішаного вирощування з кукурудзою таку культуру як соя, то їхній розвиток буде приблизно однаковим, а взаємний негативний вплив незначним [15].

Під час росту і розвитку між компонентами сумішки виникає міжвидова конкуренція, що проявляється через особливості морфоструктури і виділення кореневих систем та надземних органів. Біологічні виділення рослин одних видів або навіть сортів можуть бути шкідливими чи корисними для рослин інших видів і сортів. Так, кореневі виділення кукурудзи засвоюються бактеріями на коренях бобових, а кореневі виділення бобових впливають на склад білків і хлорофілу, та окисно-відновні процеси в рослинах кукурудзи [16].

Що до впливів надземних органів рослин, то одні автори вважають, що лімітуючим чинником під час вирощування змішаних посівів є умови освітлення а інші – вологозабезпеченість і поживний режим [17]. Безперечно, визначна роль окремого чинника в житті рослини залежить від ґрунтово-кліматичних умов зони вирощування. Так, за посушливих умов Степу, першочерговим чинником є волога.

Твердження дослідників, що до значення водного режиму в змішаних посівах досить різняться як за особливостями зони вирощування, так і видового складу сумішок. За результатами досліджень О. І. Зінченка [18] і М. Ф. Лупашку [19] встановлено, що в посушливі періоди у сумісних посівах спостерігається краще зволоження верхніх горизонтів ґрунту. Причиною цього є виділення вологи коренями рослин, що проникають у нижчі і більш насичені нею горизонти. Волога, що виділяється корінням однієї рослини впродовж тривалого періоду може бути джерелом водопостачання для інших рослин сумісного посіву [18–20]. Так, було встановлено [21], що у змішаних посівах злакових і бобових культур витрата вологи на утворення одиниці на 3–5 % менша, порівняно з одновидовими посівами цих же культур.

В той же час Е. І. Гуляев [22] і А. І. Лівенський [23] вказують на погіршення водного режиму в змішаних посівах. Нестача вологи однаково негативно впливає як на злакові, так і на бобові компоненти сумішок, проте врожай бобових за таких умов зменшується більше. В свою чергу, з підвищенням вологості ґрунту вегетаційний період сумішок подовжується, а за її зниженням – майже на три тижні скорочується [24].

Значна кількість дослідників зазначають, що сумішки кукурудзи з бобовими компонентами, порівняно до її одновидових посівів інтенсивно використовують вологу з ґрунту і в роки з достатньою сумою опадів обидва компоненти змішаного посіву нормально ростуть, розвиваються та формують високі врожаї вегетативної маси. Однак, за умов недостатньої забезпеченості вологою, ці компоненти сумішки взаємно конкурують пригнічуючи один одного [25, 26].

Кукурудза і соя – досить вимогливі також і до забезпечення ґрунту елементами живлення. Так, за їхнього дефіциту кукурудза не тільки знижує врожайність, але й скорочує тривалість вегетації. Соя також досить вимоглива до елементів живлення і виносить їх із ґрунту більше, порівняно з іншими польовими культурами. Тому, для отримання великих урожаїв кукурудзи з соєю необхідно в достатній кількості забезпечувати ґрунт органічними і мінеральними добривами [27].

Д. М. Прянишников [28], вивчаючи живлення рослин у сумісних посівах, вказував, що бобові при сумісній сівбі разом із злаками не тільки самі засвоюють фосфор із важкорозчинних сполук, але й забезпечують ним ґрунтовий розчин, що поліпшує фосфорне живлення злаків. А. О. Бабича, в свою чергу відзначав [29], що бобові культури майже повністю забезпечують себе азотом за рахунок його фіксації з повітря бульбочковими бактеріями, а в сумісних посівах вони поліпшують й азотне живлення злакових. Так, кукурудза, яку вирощували в сумісних посівах із соєю та бобами кормовими, засвоювала азоту на 14–21 % більше, порівняно з її одновидовим посівом.

Окремі дослідники [30] доводять, що високобілкові культури в симбіозі з бульбочковими бактеріями здатні засвоювати молекулярний азот повітря, за рахунок чого майже повністю забезпечують себе азотом. Проте, для утворення бульбочок на початковому етапі процесу азотфіксації необхідно, щоб у ґрунті була хоча б невелика кількість легко засвоюваного мінерального азоту.

Численні спостереження за змішаними посівами показали [23, 31, 32], що в сумішці кукурудзи з соєю, в порівнянні з її одновидовим посівом, уміст нітратного азоту в орному шарі підвищується на 4,6 мг, а рухомих фосфатів – на 5,5 мг/100 г ґрунту. Саме цим можна пояснити поліпшення умов росту кукурудзи у змішаних посівах. Крім цього, високобілкові компоненти за допомогою бульбочкових бактерій збагачують ґрунт на нітратний азот. При змиканні коренів кукурудзи і сої між рослинами проходить обмін кореневими виділеннями, завдяки чому кукурудза містить на 1,5 % більше сирого протеїну, порівняно з її одновидовими посівами.

К. А. Тімірязєв [33], з приводу асиміляції рослинами сонячної енергії писав, що „... кожен промінь сонця, не вловлений зеленою поверхнею поля, луків або лісу – багатство, втрачене назавжди, ... за розтрату якого більш досвідчений нащадок коли-небудь осудить свого предка”. Так, у цьому відношенні вчений вказував на перевагу сумісних і ущільнених посівів, що більш раціонально використовують умови зовнішнього середовища. За сумісного вирощування стебла та листки злакових і бобових культур розміщуються в різних ярусах, що сприяє оптимальному поглинанню сонячної енергії [34].

Кукурудза, буркун, боби кормові, соя, люпин білий і горох кормовий є світлолюбивими культурами. За умов недостатньої інтенсивності освітлення у цих рослин зазвичай спостерігається етіоляція. Світло ж гальмує цей процес, причому тим сильніше, чим вища його інтенсивність.

Вітчизняні й зарубіжні дослідники [35] зазначають, що продуктивність рослин істотно залежить від рівномірності освітлення фотосинтезуючої поверхні. Найбільший врожай соя формує при інтенсивності освітлення травостою не менше 1650 люксів. Найкраще освітлюються рослини при змиканні листків у міжряддях на висоті 30–40 см від поверхні ґрунту. Якщо ж змикання проходить вище – нижні листки затіняються і в наслідок світлового голодування відбувається передчасне опадання листків, що негативно впливає й на загальне продуктивність посіву.

В змішаних посівах кукурудзи з високобілковими культурами густина рослин збільшується, що на 15–20 %, порівняно з одновидовими її посівами, забезпечує краще використання сонячної енергії. Зокрема за чергування високорослих рослин кукурудзи

з низькорослою соєю узлаку поліпшується освітленість листків верхнього і середнього ярусів. До рослин сої, які в агрофітоценозі розміщені у нижньому ярусі, в ранішні години надходить 85 % сонячної інсоляції, у денні – 87, а у вечірні – 70 %. Разом з тим рослини кукурудзи в посівах з чергуванням рядків компонентів упродовж дня краще і більш рівномірно освітлюються, порівняно з одновидовим посівом [36].

Зі збільшенням листової поверхні коефіцієнт засвоєння ФАР швидко зростає, але до певної межі. Так, при збільшенні листової поверхні з 10 до 30 тис. м<sup>2</sup>/га коефіцієнт використання ФАР збільшується з 0,28 до 0,67 %, а при 50 тис. м<sup>2</sup>/га – він підвищується лише до 0,72 %. Пояснюється це тим, що незалежно від розміру фотосинтезуючої поверхні кількість радіації, що надходить на одиницю площі змішаних посівів залишається постійною. В подальшому наступить період, коли верхній ярус листків закрий нижні і рослина буде зазнавати світлового голодування. Внаслідок цього нижні листки почнуть жовтіти і відмирати [37].

Аналогічна закономірність прослідковується й стосовно чистої продуктивності фотосинтезу. Причиною цього є недостатня кількість сонячної радіації. Після цієї межі весь продукт фотосинтезу в основному витрачається на ріст самих листків. Для збільшення врожаю зеленої маси змішані посіви кукурудзи з високобілковими компонентами успішно використовують цю особливість [38].

Розподілення сонячної радіації в посівах залежить від норми висіву і способу сівби, морфоструктури і габітусу рослин, площі листової поверхні і її розміщення за ярусами. Так, саме завдяки врахуванню особливостей ярусного розміщення листків високобілкових і злакових компонентів покращується використання сонячної енергії сумісним посівом. Тому, сумішки кормових культур мають більшу листову поверхню й вищу ефективність фотосинтезу, порівняно з одновидовими посівами [39, 40].

Одним з найважливіших кліматичних чинників є вологозабезпеченість. Валова потреба кормових культур у волозі в різних регіонах неоднакова. Пояснюється це тим, що залежить вона від дефіциту вологості повітря упродовж вегетаційного періоду. Тому, на ріст рослин в одновидових, і особливо, змішаних посівах значно впливає сума опадів. Так, у посушливі роки кукурудза в змішаних посівах значно відстає в рості і спостерігається сильна її конкуренція з бобовими компонентами за використання ґрунтової вологи [41, 42].

Фізичне випаровування вологи з поверхні ґрунту в посівах упродовж вегетаційного періоду зумовлюється видом і врожайністю культури, рівнем агротехніки, системою удобрення, ґрунтово-кліматичними умовами тощо. При цьому сумарне випаровування, тобто фізичне випаровування з поверхні поля в сумі з транспірацією рослин, характеризує біологічне водоспоживання посівів [43].

Відносно транспірації рослин точки зору дослідників досить різняться. Так, інтенсивність транспірації рослин на сухому ґрунті значно менша, порівняно з оптимальними умовами вологозабезпечення. В свою чергу А. М. Алпатьєв вважав [44], що на сухих ґрунтах рослини випаровують вологу в розрахунку на одиницю площі листків не менше, ніж на вологих. При цьому, рівень випаровування залежить від дефіциту вологості повітря й екологічнобіологічних особливостей культури.

За даними Л. І. Євдокимової [45], не всі листки в рослинному покриві однаково інтенсивно випаровують вологу. Так, залежно від фаз розвитку максимальний рівень транспірації може зміщуватися з одного ярусу листків до іншого. Кількість води, що випаровується рослинами, в основному визначається кліматичними умовами, і значно менше залежить від інтенсивності росту. Порівняно з іншими культурами кукурудза, за невисокого коефіцієнту транспірації, характеризується значними загальними витратами води. Зумовлюється це тим, що за достатнього вологозабезпечення цей злак утворює значно більше сухої речовини порівняно з іншими культурами. Натомість коефіцієнти

водоспоживання кукурудзи дуже нестійкі як за зонами, так і роками вегетації. Наведені особливості водоспоживання культур вказують на те, що формування її врожаю знаходиться в складній залежності від метеорологічних умов і агротехнічних заходів вирощування [46].

Змішані посіви забезпечують більш сталі врожаї, що менше залежать від природних умов. У сумішках чи ущільнених посівах культури менш чутливі до окремих несприятливих чинників зовнішнього середовища [19, 47].

Проблемою вивчення особливостей продуктивності і якості змішаних посівів залежно від підбору компонентів в Україні займаються досить давно. Так, відповідні дослідження проводяться ще з 20-х років минулого століття в умовах Сумської і Чернігівської дослідних станцій. Низка досліджень з вивчення сумісних і підсівних культур були виконані в умовах Вінницької, Київської, Рівненської та інших областей [48]. Одержані за різних умов результати вказують на те, що при вирощуванні кукурудзи із зернобобовими культурами значно збільшується виробництво перетравного протеїну. При цьому, ефективність змішаних посівів насамперед залежить від ґрунтово-кліматичних умов зони вирощування. У переважній більшості дослідів урожайність змішаних посівів кукурудзи була вищою порівняно з її одновидовими посівами, а кількість перетравного протеїну збільшилася на 77–238 кг/га. При цьому, на одну кормову одиницю одержано 68–103 г перетравного протеїну, порівняно з 52–60 г в одновидових посівах.

За результатами досліджень І. В. Гноєвого [49], при використанні змішаних посівів кукурудзи з соєю отримали високоякісний силос, який порівняно з кукурудзяним містить більше: сирого протеїну і жиру – в 1,4 раза, а перетравного протеїну – на 56 %, що має важливе значення для якісного балансування раціонів кормів.

За даними Н. О. Бехтина [50], врожайність зеленої маси сумішки становила – 52,5 т/га, в т. ч. сої – 6,12 т/га, а кукурудзи – 46,4 т/га. Такі результати досліджень підтверджуються спостереженнями, виконаними в умовах дослідного поля Ульяновського СГП [51], де змішані посіви сої і кукурудзи за врожайністю зеленої маси і сухої речовини на 35–50 % переважали одновидові посіви сої і кукурудзи.

Результати досліджень різних науковців свідчать, що максимальний урожай зеленої маси отримано при нормі висіву 75 % від прийнятої в одновидовому посіві, що за чергування чотирьох рядків кукурудзи і двох сої з міжряддям 70 см склало – 50,6 т/га, з питомою вагою сої – 28 %. При цьому, змішані посіви кукурудзи з бобами кормовими забезпечують урожайність силосної маси – 52,0 т/га, з виходом кормових одиниць і перетравного протеїну відповідно 9,2 і 1,2 т/га відповідно. Аналогічні показники одновидового посіву кукурудзи відповідно становили – 45,0, 8,1 і 0,9 т/га. Також було встановлено, що змішані посіви кукурудзи з буркуном підвищують вміст перетравного протеїну до 146,3 г на одну кормову одиницю [52, 53].

### **Висновки**

Змішані посіви кукурудзи з високобілковими компонентами, порівняно з одновидовими здатні забезпечити вищу врожайність зеленої маси та збір перетравного протеїну. При цьому сумісна сівба сприяє покращенню ростових процесів усіх культур за рахунок оптимізації водного і поживного режимів ґрунту, світлових і температурних умов та процесів фотосинтезу надземною масою рослин.

### **Література**

1. Бондарев В. А. Приемы повышения качества кормов. Кормопроизводство, 1996. № 1. С. 33–34.
2. Аллабардин И. Л. Повышение качества кукурузного силоса. Кормопроизводство, 1997. № 3. С. 30–31.

3. Скалій І. М. Особливості формування продуктивності зеленої маси рослин кукурудзи та сої в сумісних посівах залежно від густоти стояння. *Наук. вісн. НАУ*, 2005. Вип. 84. С. 189–193.
4. Коломієць Л. В., Маткевич В. Т. Технологія вирощування сорго в чистих, змішаних та ущільнених посівах. *Вісник Степу. Кіровоград*, 2005. С. 17–18.
5. Маткевич В. Т., Смалус В. М., Коломієць Л. В. Змішані посіви кормових культур. *Вісник Степу. Кіровоград*, 2002. С. 79–89.
6. Щигорцова Е. А. Зернобобовые культуры – источник потребления белка. *Тваринництво України*, 2008. № 2. С. 27–29.
7. Ренштейн Л. К. Из злаково-бобовых сумішок. *Тваринництво України*, 2008. № 5. С. 40–41.
8. Троц В. Б. кукурудза на силос в совмесных посевах с высокобелковыми культурами. *Кормопроизводство*, 2008. № 7. С. 18–21.
9. Рейнштейн Л. Н. Совмесные посева сорговых культур с соей на зелёный корм. *Кукурудза і сорго*, 2008. № 4. С. 16–19.
10. Кононенко А. И. Повышение продуктивности травосмесей и кормопроизводство. *Кормопроизводство*, 1990. Вып. 30. С. 21–35.
11. Зінченко О. І., Січкач А. О. Кормовий клин південного Лісостепу України (деякі аспекти теорії і практики). *Вісник аграр. науки*, 1999. Спецвипуск (вересень). С. 42–45.
12. Vorst H. L., Park G. V. Experiments with growing corn and soy bean in combination. *Ohio Agr. Exp. Sta. Bull*, 1992. 513 p.
13. Устинчик О. К. Короткі підсумки роботи станції за 50 років. Зб.: «50 років Кіровоградської державної сільськогосподарської дослідної станції». К., 1963. С. 3–11.
14. Бабич А. А., Мережко Н. М., Медведь С. П. Особенности возделывания кукурузы и сои в совместных посевах. Проблема кормового белка: Тез. докл. респ. конф. Винница, 1989. С. 13–14.
15. Січкач А. О. Особливості фітоклімату в змішаних посівах. Зб. наук. пр. Уманського ДАУ присвячений 100-річчю з дня народження С.С. Рубіна. Умань, 2000. С. 229–233.
16. Lane M. Conflict over composition. *Soybean Digest*, 1961. V. 51. P. 18–19.
17. Скалій І. М. Особливості формування зеленої маси рослин кукурудзи та сої в сумісних посівах залежно від густоти стояння. Тези наук. конф. Уманського ДАУ, 2005. С. 58–60.
18. Зинченко А. И. Приемы интенсивного кормопроизводства: монография. Умань, 1977. 171 с.
19. Лупашку М. Ф. Экология и интенсификация полевого кормопроизводства: монография. Кишинев: Картя Молдовеняске, 1989. 427 с.
20. Жабыкин И. П. Влияние смешанных посевов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных растений: автореф. дис... д–ра с.–х. наук: 06.01.09. УСХА. К., 1953. С. 8–15.
21. Egli D. V. Seed water relations and the regulation of the duration of seed growth in soybean. *G. exper. Bot*, 1990. V. 41. P. 243–248.
22. Гуляев Е. И. Совмесные посева кукурузы с бобовыми культурами. *Кукуруза*, 1963. № 5. С. 35–37
23. Лівенський А. І. Взаємовідношення рослин кукурудзи і сої при сумісному їх вирощуванні. *Вісн. с.–г. науки*, 1967. № 3. С. 62–67.
24. Федин П. Е. Отношение зернобобовых культур к влажности почвы. *Науч. тр. ВНИИ зернобобовых культур*, 1972. Т. 4. С. 127–136.
25. Coor R. Fertilizing soybeans: knowing when where and how means profit. *Solutions*, 1989. V. 33 P. 35–37.
26. Медведь С. П. Смешанные посева кукурузы и сои. *Кукуруза*, 1992. № 3. С. 19–20.
27. Пенчуков В. М., Дебелый Г. А., Дербенский В. И. Одновидовые и смешанные посева зернобобовых культур. *Кормопроизводство*. 1995. №2. С. 23–28.
28. Прянишников Д. М. Об удобренни полей и севооборотах. *Изб. статьи. М.*, 1962. 253 с.
29. Бабич А. А. Пути увеличения растительного белка в кормах степной зоны Украины. *Растениеводство, селекция и лесоводство. М.: Колос*, 1968. С. 47–52.
30. Дроздов А. В. Повышение сбора белка за счет симбиотического азота. *Кормопроизводство*, 1999. № 1. С. 29.
31. Grookston R. K., Hill D. S. Grain yields and land equivalent ratios from inter cropping corn and soybeans in Minnesota. *Agron*, 1979. V. 71. P. 41–44.
32. Singh C. M. Nitrogen acculation in maize inter cropped with grain legumes under varyind levels of nitrogen. *Food Farms Agr*, 1979. V. 10. P. 314–315.
33. Тимирязев К. А. Избранные сочинения. М., 1948. 630 с.
34. Росс Ю. К. Структура, организация посевов и ценоз с точки зрения наилучшего использования лучистой энергии солнца. Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. М.: Колос, 1970. С. 38–50.
35. Saka N., Itos G., Syumiya A. Varietal difference of soybean in the influence of growth and yield under the all light illumination. *Res. Bull. Aichi Ken Agr. Res Center Naragute, Aichi*, 1987. V. 19. P. 86–93.
36. Бабич А. О. Сучасне виробництво і використання сої: монографія. К.: Урожай, 1993. 428 с.

37. Ничипорович А. А., Власов М. П. О формировании и продуктивности работы фотосинтетического аппарата разных культурных растений в течение вегетационного периода. Физиология растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 1 Т. 8. С. 19–27.
38. Осадчук Ю. В., Щербаков В. Я., Несенко П. П. Полосовые посевы сои и кукурузы на зерно в южной Степи Украины. Вестник аграрной науки, 1995. № 11. С. 35–40.
39. Рахметов Д. Б. Нові високобілкові кормові культури для Лісостепу України. Вісник аграрної науки, 1994. № 9. С. 51–57.
40. Токбаев М. Н., Журуков Б. Х. Симбиотическая и фотосинтетическая деятельность вики посевной в чистом виде и в смеси с горчицей. Зерновое хозяйство, 1998. № 5. С. 15–16.
41. Коковіхін С. В. Водоспоживання кукурудзи в умовах південного Степу на ділянках гібридизації. Вісник аграрної науки, 1999. № 9. С. 78–79.
42. Яценко С. Я., Исаев А. П. Зернобобовые культуры в кормовых смесях. Кормопроизводство, 1999. № 2. С. 22–24.
43. Задонцев А. И., Пикуш Г. Р. Кукуруза и вода. Кукуруза, 1963. № 9. С. 37–39.
44. Алпатьев А. М. Вопросы водопотребления культурных растений: Биологические основы орошаемого земледелия. М., 1957. С. 361–369.
45. Евдокимова Л. И. Особенности расхода воды на транспирацию в зависимости от водообеспеченности растения. Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М.: Колос, 1963. С. 177–181.
46. Коковіхін С. В. Водоспоживання кукурудзи в умовах південного Степу на ділянках гібридизації. Вісник аграрної науки, 1999. № 9. С. 78–79.
47. Котоврасов И. П., Клименко П. Д. Приемы интенсификации полевого кормопроизводства в центральной Лесостепи Украины. Производство кормов на поливных землях. М., 1981. вып. 26. С. 42–47.
48. Новак В. Г. Продуктивность и агротехническая роль некоторых видов повторных посевов в условиях южной части центральной Лесостепи УССР. Автореф. дис. канд. с.-х. наук. Кишинев, 1971. 18 с.
49. Гноєвий І. В. Кукурудзяно-соевий силос. Пропозиція, 2006. № 4. С. 36–38.
50. Бехтин Н. О Возможности механизированной уборки смешанных посевов кукурузы с соей на силос. Корма и кормление с.-х. животных, 1990. № 4. С. 9.
51. Дырда Я. Ф. Совершенствовать технологию. Кормовые культуры, 1989. № 2. С. 28.
52. Хомич М. Кормові боби у змішаних посівах. Тваринництво України, 1992. № 4. С. 20–21.
53. Худенко М. Н., Царев А. П., Трунова В. Н. и др.. На зеленый корм в чистых и смешанных посевах. Кукуруза и сорго, 1996. № 5. С. 16–17.

### References

1. Bondarev, V. A. (1996). Receptions to improve the quality of feed. *Kormoproizvodstvo [Feed production]*, № 1. 33–34 (in Rus.).
2. Allabardin, I. L. (1997). Improving the quality of corn silage. *Kormoproizvodstvo [Feed production]*, № 3. 30–31 (in Rus.).
3. Skaliy, I. M. (2005). Features of formation of productivity of green mass of plants of corn and soybeans in compatible crops depending on the density of standing. *Naukovyi visnyk NAU [Scientific herald of NAU]*, № 84. 189–193 (in Ukr.).
4. Kolomiets, L.V., Matkevich, V.T. (2005). Technology of sorghum cultivation in clean, mixed and densified crops. *Visnyk Stepu [Herald Steppe]*. Kirovograd. 17–18 (in Ukr.).
5. Matkevich, V.T., Smalus, V.M., Kolomiets, L.V. (2002). Mixed crops of fodder crops. *Visnyk Stepu [Herald Steppe]*. Kirovograd. 79–89 (in Ukr.).
6. Shchigortsova, E. A. (2008). Grain-crops – a source of protein consumption. *Tvarynnytstvo Ukrainy [Livestock of Ukraine]*, № 2. 27–29 (in Ukr.).
7. Renshtein, L.K. (2008). From cereal-bean mixes. *Tvarynnytstvo Ukrainy [Livestock of Ukraine]*, № 5. 40–41 (in Ukr.).
8. Trots, V. B. (2008). Corn for silage in combination with high-protein crops. *Kormoproizvodstvo [Feed production]*, № 7. 18–21 (in Rus.).
9. Reinstein, L.N. (2008). Combined crops of sorghum crops with soybeans for green fodder. *Kukurudza i sorho [Corn and sorghum]*, № 4. 16–19 (in Rus.).
10. Kononenko, A. I. (1990). Increasing the productivity of grass mixtures and fodder production. *Kormoproizvodstvo [Feed production]*, Vol. 30. 21–35 (in Rus.).
11. Zinchenko, O.I., Sichkar, A.O. (1999). Stern wedge of the southern forest-steppe of Ukraine (some aspects of theory and practice). *Visnyk ahrarnoi nauky [Bulletin of Agrarian Science]*. Special Issue (September). 42–45 (in Ukr.).

12. Borst H. L., Park G. B. (1992). Experiments with growing corn and soy bean in combination. [*Ohio Agr. Exp. Sta]. Bull*, 513. (in Engl.).
13. Ustynchik, O.K. (1963). Brief summary of the work of the station for 50 years. *Zbirnyk: «50 rokiv Kirovohradskoi derzhavnoi silskohospodarskoi doslidnoi stantsii»*[Collection «50 years of the Kirovograd State Agricultural Research Station»]. Kyiv. 3–11 (in Ukr.).
14. Babich, A. A., Merezhko, N. M., Medved, S. P. (1989). Features of the cultivation of corn and soybeans in joint crops. The problem of feed protein: *Tezisy dokladov respublikanskoj konferentsii* [Abstracts of the Republican conference]. Vinnitsa. 13–14 (in Rus.).
15. Sichkar, A.O. (2000). Features of phytoclimate in mixed crops. *Zbirnyk naukovykh prats Umanskoho DAU prysviachenyi 100-richchii z dnia narodzhennia S.S. Rubina*[The collection of scientific works of Uman DAU dedicated to the 100th anniversary of the birth of S. S. Rubyn]. Uman. 229–233 (in Ukr.).
16. Lane, M. (1961). Konflikt over composition. [*Soybean Digest*], V. 51, pp. 18–19 (in Engl.).
17. Skaliy, I. M. (2005). Peculiarities of formation of green mass of corn and soybean plants in compatible crops depending on the density of standing. *Tezy naukovoi konferentsii Umanskoho DAU* [Abstracts of the scientific conference of the UmanDAU]. 58–60 (in Ukr.).
18. Zinchenko, A. I. (1977). Methods of intensive fodder production. Monograph. *Uman*, 171. (in Ukr.).
19. Lupashku, M. F. (1989). Ecology and intensification of field feed production. Monograph. *Chisinau: Kartya Moldomenyaske*, 427. (in Rus.).
20. Zhabykin, I. P. (1953). Influence of mixed crops on growth, development and productivity of agricultural plants: dissertation of the doctor of agricultural sciences: 06.01.09. *USHA*. Kiev. 8–15 (in Rus.).
21. Egli, D. B. (1990). Seed water relations and the regulation of the duration of seed growth in soybean. *G. exper. Bot*, V. 41. 243–248 (in Engl.).
22. Gulyaev, E. I. (1963). Joint maize crops with legumes. *Kukuruzha*[*Corn*], № 5, pp. 35–37 (in Rus.).
23. Livensky, A.I. (1967). Relationship of Corn plants and Soybeans with their Consistent Growth. *Visnyk silskohospodarskoi nauky*[*Bulletin of Agricultural Science*], № 3. 62–67 (in Ukr.).
24. Fedin, P.Ye. (1972). The ratio of leguminous crops to soil moisture. *Nauchnyie trudy VNI zernobobovyih kultur*[*Scientific works of the All-Union Research Institute of Leguminous Crops*], V. 4. 127–136 (in Rus.).
25. Coor, R. (1989). Fertilizing soybeans: knowing when where and how means profit. *Kukuruzha*[*Solutions*], V. 33. 35–37 (in Engl.).
26. Bear, S.P. (1992). Mixed crops of corn and soybeans. *Kukuruzha*[*Corn*], № 3. 19–20 (in Rus.).
27. Penchukov, V. M., Debely, G. A., Derbensky, V. I. (1995). Single-species and mixed crops of leguminous crops. *Kormoproizvodstvo* [Feed production], № 2. 23–28 (in Rus.).
28. Pryanishnikov, D. M. (1962). On fertilizer fields and crop rotations. *Izbrannyie stati* [Ex. articles]. Moscow, 253 p. (in Rus.).
29. Babich, A. A. (1968). Ways to increase vegetable protein in the fodder of the steppe zone of Ukraine. *Rasteniievodstvo, selektsiya i lesovodstvo*[*Crop production, selection and forestry*]. Moscow: Kolos. 47–52 (in Rus.).
30. Drozdov, A.V. (1999). Enhancing protein collection due to symbiotic nitrogen. *Kormoproizvodstvo* [Feed production], № 1. 29 (in Rus.).
31. Grookston, R. K., Hill, D. S. (1979). Grain yields and land equivalent ratios from inter cropping corn and soybeans in Minnesota. [*Agron*], V. 71. 41–44 (in Engl.).
32. Singh, C. M. (1979). Nitrogen acculation in maize inter cropped with grain legumes under varyind levels of nitrogen. [*Food Farms Agr*], V. 10. 314–315 (in Engl.).
33. Timiryazev, K. A. (1948). Selected Works. *Moscow*, 630. (in Rus.).
34. Ross, Yu.K. (1970). Structure, organization of crops and cenosis in terms of the best use of the radiant energy of the sun. *Vazhneyshie problemy fotosinteza v rasteniievodstve*[*The most important problems of photosynthesis in plant growing*]. Moscow: Kolos. 38–50 (in Rus.).
35. Saka, N., Itos, G., Syumiya, A. (1987). Varietal difference of soybean in the influence of growth and yield under the all light illumination. [*Res. Bull. Aichi Ken Agr. Res Center Naragute, Aichi*], V. 19. 86–93 (in Engl.).
36. Babich, A.O. (1993). Modern production and use of soy: monograph. *Kiev: Harvest*, 428. (in Ukr.).
37. Nichiporovich, A. A., Vlasov, M. P. (1961). About the formation and productivity of the photosynthetic apparatus of different cultivated plants during the vegetative period. *Fiziologiya rasteniy*[*Plant Physiology*]. Moscow: Publishing House of Academy of Sciences of the USSR. Vol. 1. T. 8. 19–27 (in Rus.).
38. Osadchuk, Yu.V., Shcherbakov, V.Ya., Nesenko, P.P. (1995). Striped soybean and maize for grain in the southern Steppe of Ukraine. *Vestnik agrarnoy nauki*[*Bulletin of Agrarian Science*], № 11. 35–40 (in Rus.).
39. Rakhmetov, D. B. (1994). New high-protein feed crops for the forest-steppe of Ukraine. *Vestnik agrarnoy nauki*[*Bulletin of Agrarian Science*], № 9. 51–57 (in Rus.).
40. Tokbayev, M. N., Zhurukov, B. Kh. (1998). Symbiotic and photosynthetic activity of vets in sowing in pure form and in a mixture with mustard. *Zernovoe hozaystvo* [Grain farm], № 5. 15–16 (in Rus.).
41. Kokokhin, S. V. (1999). Water consumption of corn in the conditions of southern Steppe at hybridization

- sites. *Vestnik agrarnoy nauki*[*Journal of Agrarian Science*], № 9. 78–79 (in Ukr.).
42. Yatsenko, S. Ya., Isaev, A. P.(1999). Peatbrook cultures in feed mixtures. *Kormoproizvodstvo*[*Fodder production*], № 2, pp. 22–24 (in Ukr.).
  43. Zadontsev, A.I., Pikush, G.R. (1963). Corn and water. *Kukuruzna*[*Corn*], № 9. 37–39 (in Rus.).
  44. Alpatyev, A. M. (1957). Issues of water consumption of cultivated plants. *Biologicheskoe osnovy oroshaemogo zemledeliya*[*Biological basis of irrigated agriculture*]. Moscow. 361–369 (in Rus.).
  45. Evdokimova, L.I. (1963). Features of water consumption for transpiration depending on water availability of a plant. *Vodnyiy rezhim rasteniy v svyazi s obmenom veschestv i produktivnostyu* [*Water regime of plants due to metabolism and productivity*]. Moscow: Kolos. 177–181 (in Rus.).
  46. Kokovihin, S.V. (1999). The water-retaining of the maculae in the minds of the holy Steppe on the grounds of the gibrizatsi. *Visnyk ahrarnoi nauky*[*Bulletin of Agricultural Science*], № 9. 78–79 (in Ukr.).
  47. Kotovrasov, I. P., Klymenko, P. D. (1981). Receptions for the intensification of field feed production in the central forest-steppe of Ukraine. *Proizvodstvo kormov na polivnyih zemlyah*[*Production of feed on irrigated land*]. Moscow, Issue 26. 42–47 (in Rus.).
  48. Novak, V. G. (1971). Productivity and agrotechnical role of some types of repeated sowing in the conditions of the southern part of the central forest-steppe of the Ukrainian SSR. Abstract of the dissertation of the candidate of agricultural sciences: 06.01.09. *Chisinau*, 18. (in Rus.).
  49. Gnoyev, I. V.(2006). Corn Soybean Silage. *Propozytsiia*[*Proposition*], № 4. 36–38 (in Ukr.).
  50. Bekhtin, N. O. (1990). The possibilities of mechanized harvesting of mixed corn crops with soybeans for silage. *Korma i kormlenie sel'skohozyaystvennyih zhyvotnyih* [*Feed and feeding of farm animals*], №4. 9 (in Rus.).
  51. Dyrda, Ya. F. (1989). Improve technology. *Kormovyye kultury*[*Feed crops*], № 2. 28 (in Rus.).
  52. Khomych, M. (1992). Korn beans in mixed crops. *Tvarynystvo Ukrainy*[*Animal husbandry of Ukraine*], № 4. 20–21 (in Ukr.).
  53. Khudenko, M.N., Tsarev, A.P., Trunova, V.N., et. all. (1996). For green fodder in clean and mixed crops. *Kukuruzna i sorgo* [*Corn and sorghum*], № 5. 16–17 (in Rus.).

**Summary V. O. Prykhodko, S. P. Poltoretskyi, V. Y. Bilonozhko Ecological and biological basis of selection of components for mixed crop sowing.**

**Introduction.** The main task of the plant growing field and its accompanying fodder production is the production of fodders in the required amount for the uninterrupted provision of livestock production by high qualitative, cheap fodders and, above all, balanced by protein. Unfortunately, the stock of cattle has decreased by 2.7 times in the past few years. Deficit of digestible protein in animal rations is 25%, which leads to fodder over-consumption by 1.3-1.4 times and products shortage by 30-34%, and, in turn, to the increase in products price by 2.5. One can solve these problems by using mixed sowings of corn with high-protein components.

Corn is one of the most common fodder crops, there is a lot of carbohydrates in its herbage and silage, but low protein (60-75 grams per fodder unit), which is lower than zootechnical standards (100-110 g). It can be used one of the cheapest methods to enrich corn herbage and silage for protein compounds by using its mixed sowings with high-protein crops. The value of the mixed sowings is that they allow improving fodder quality, increasing the area of sowings assimilation, reducing the loss of solar energy, using moisture and nutrients in a more productive way.

However, the lack of knowing the peculiarities of yield formation, depending on the selection of high-protein components and methods of sowing, leads to the deterrence of the expansion of areas under mixed sowings of corn while growing for silage. Therefore, researches in this area are topical, since they provide the opportunity to develop and substantiate measures to improve the quality and increase the productivity of mixed sowings of corn with high-protein components.

**Purpose.** The purpose of the study is to substantiate theoretically and determine the optimal variety composition of corn mixes with high-protein crops for fodder in specific soil-and-climatic conditions.

**Material and methods.** General scientific methods, in particular, such as: hypothesis, observation, analysis, synthesis, induction and deduction, abstraction and generalization were used during performing the study. Own observations and literary sources on the chosen sphere of the research were the material basis.

**Results and discussion.** It is important to select the components properly when growing corn for fodder in the compatible sowings for the purpose to obtain high yields of herbage with increased protein content. The following legumes for simultaneous growing with corn for silage are selected



which enter the phase of full beans development at the time of milk-waxy and waxy ripeness of corn grains, their leaves still remain green, and the stems are succulent. Its mixed sowings with soybean deserve the greatest attention among numerous possible combinations of corn growth together with grain legumes. This crop, like corn, belongs to the plants of short light day and late term of sowing, and their seedlings appear at the same time under the compatible sowing.

Also, both crops have close periods of slow and intensive growth, and under correct selection of the components at the time of panicle heading by corn plants, soybeans enter into the phase of mass flowering, and into the phase of the beginning of beans yellowing of the lower layer during the period of milk-waxy and waxy ripeness of corn grains. In addition, quite good results on the formation of a large number of qualitative fodders can be obtained under the compatible sowing of cereal crops (corn, Sudan grass and others) with legumes such as fodder beans, melilot, white lupine and fodder peas. Furthermore, choosing of the varieties adapted to the specific soil-and-climatic conditions, the optimal ratio by the mass of seeding standards of the mixtures and the sufficient level of mineral nutrition have important significance.

**Conclusions.** Mixed sowings of corn with high-protein components can provide higher yields of herbage and gathering of digestible protein in comparison with a single-crop sowing. At the same time, compatible sowing contributes to the improvement of the growth processes of all crops by optimizing the water and nutrient regimes of the soil, light and temperature conditions and photosynthesis processes by the above-ground mass of the plants.

**Keywords:** corn, high-protein crops, single-crop and mixed sowing, yield, fodder quality, digestible protein, fodder unit.

<sup>1</sup>Уманський національний університет садівництва

<sup>2</sup>Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією

30.09.2019

Прийнято до публікації

12.12.2019

UDK 581.143.6

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-74-80

Sergeeva L. E., Bronnikova L. I.

## CADMIUM IONS IN CELL SELECTION FOR OBTAINING WHEAT CELL FORMS TOLERANT TO WATER STRESS

**Introduction.** *Water deficit significantly decrease the plant development and crop production. Genetic effects that increased the genotype tolerance abilities are the aims of various investigations. Cell selection is the appropriate biotechnology for obtaining plant forms that challenged abiotic stresses. It is known that  $Cd^{2+}$  cations significantly destroy various plant compartments and tissues. There was detected that  $Cd^{2+}$  injures the water status of the organism.*

**Purpose.** *The aim of the investigation was the promotion of cell selection with  $Cd^{2+}$  cations for obtaining wheat cell lines tolerant to water stress.*

**Methods.** *Selective systems with lethal doses of cadmium ions ( $Cd^{2+}$ ) for obtaining wheat cell forms tolerant to water stress are proposed and elaborated. The minimum  $Cd^{2+}$  concentration that eliminates wild type cell population was established as lethal doses.*

*The water stress was conducted by the addition of manitol. Manitol is usually used for simulation water deficit in vitro.*

*Callus and suspension cultures were initiated from immature embryos of winter wheat, (*Triticum aestivum* L.), cv. Favoritka. Cell suspension (wild type) was placed on agar cultural B5 medium with the addition of lethal doses of cadmium ions ("plating procedure"). Such doses were deduced during preliminary tests. Only Cd-resistant cell survive under lethal ion stress pressure.*

*In  $Cd^{2+}$  resistant cell lines relative fresh weight and free proline levels were estimated.*

**Result.** *Resistant cells formed primary minicolonies. Such colonies are considered to be wheat resistant cell lines (Cd-RCL). Cd-RCL grew at  $Cd^{2+}$  ions presence during 3 passages. Then callus was cut and transferred to fresh media: basal medium (normal conditions) and selective media (stress conditions). There were established two variants of selective systems: medium with the addition of  $Cd^{2+}$  cations, (stress I); cultural medium with the addition of manitol (stress II). Cd-RCL maintained their viability under any stress pressure. Genetic basis of Cd-RCL combined stress resistance was confirmed via media rotations. The changes were: normal conditions → stresses I, II; stresses I, II → normal conditions; stress I → stress II or other way roads. The type of cultural medium and the number of passages were always free. As proliferation marker calli relative fresh mass growth (RFW,  $\Delta m$ ) was used. It was always positive. This parameter measured under normal conditions exceeded (40-45%) biomass RFW estimated under manitol pressure. But normal data were lower (more than three times) than data measured during calli cultivation at  $Cd^{2+}$  presence. It is assumed that such events are the exhibitions of combined resistance.*

*The levels of free proline (pro) were estimated in Cd-RCL. Under normal conditions wheat cell cultures accumulated pro in various amounts. In wild type callus the proline level was the highest. In Cd-RCL cultivated at manitol presence pro contents increased. We suppose that elevated pro levels in Cd-RCL under water stress were due to activity of system of its synthesis. The wild type cell cultures eliminated at the end of any passage. Proline levels were lower than level of determination.*

**Conclusion.** *Cell lines of winter wheat with combined stress resistance were obtained via cell selection with  $Cd^{2+}$  cations.  $Cd^{2+}$ -resistant cell lines tolerated both lethal ion and water stresses. Under water stress pressure callus RFW of  $Cd^{2+}$ -resistant cell lines was lower and under  $Cd^{2+}$  affect was higher than normal parameters. The growth under water was cooperated with free proline accumulation. Cell selection with heavy metal ions is the perspective approach for obtaining cell variants with higher tolerance to osmotic stresses.*

**Key words:** *winter wheat, cell selection,  $Cd^{2+}$  ions, water stress tolerant cell lines, proline*

**The problem setting.** *Drought is hard limiting factor of crop production that adversely impacts the agricultural production all over the world. Water deficit, declining*

drinking water quality are problems which are becoming more actual. Multiple events promote the development of various scientific strategies for obtaining tolerant plant forms. The success of the investigation always relies on selection producer.

Heavy metal ions (HMI) belong to group of the most toxic pollutants because their stress pressure can form vast alterations in different tissues of plant organism. Usually HMI act together with abiotic stresses and their joint stress pressure is more hazardous. From another hand the resistance to HMI may be associated with analogous reaction to abiotic stresses.

Plant cells developed various highly regulated metabolic networks that involved in their water stress tolerance. Water homeostasis is concerned with several proteins. Dehydrins, large group of proteins are among them. LEA (*late embryogenesis abundant proteins*) as a dehydrin version gain special interest [1-3]. LEA is detected in nuclei, cytoplasm, mitochondria. It assumed that LEA like chaperons can hinder molecules denaturation during drying. The histidine presence promotes the binding of heavy metal ions (HMI) [4]. At the same time some cations essentially repress LEA [5].

There are a lot of HMI harmful at trace concentrations. Cadmium ( $\text{Cd}^{2+}$ ) ions are extremely toxic because their effect expanded towards various plant compartments and tissues. Monitoring of the publications shows that  $\text{Cd}^{2+}$  is studied actively on both cellular and plant levels [6-8]. Considerable interest over decades is based on the elevation of  $\text{Cd}^{2+}$  environmental injury from industrial, agricultural and municipal sources.

Plant cell culture protocols have potential opportunity for selecting cells tolerant to number simulating situations/compositions of cultural media. Various biotic and abiotic stresses are established *in vitro*. E. Lestari, (2006), as appropriate approach suggested the screening within somaclonal variations [9]. (When plants are regenerated from cell cultures they are not always identical to primary form from which cultures were initiated. This event is called somaclonal variation that is the result of calli cultivation). Somaclonal variation would give advantages if it is increases genetic variation particularly the feature which is not obtained at the parent form. To enhance genetic changes both physical and chemical treatments there were applied. E. Lestari noted that PEG and manitol were chemicals useful for drought tolerance, fusaric acid or filtrate were suitable for fusarium wilt,  $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$  was used for  $\text{Al}^{3+}$  tolerance.

New plant forms that challenge water stress were obtained via cell selection. Some of them combined tolerance to osmotic stresses (salinity, water deficit).

Common idea is declared that breeding for resistance to osmotic stresses cannot be divorced from breeding for various other traits of mineral metabolism. Since it is known that  $\text{Cd}^{2+}$  destroys the water status of the organism we decided to use such feature for obtaining new plant forms with higher tolerance to water stress [10]. We have established the feasibility of selection at the cellular level. We obtained tobacco cell lines with combined resistance to  $\text{Cd}^{2+}$  ions and water stress. Regenerated plants and R1 seed progeny demonstrated tolerance to water stress *in vitro* and *in vivo*.

Cereals in many countries suffer from water deficit. Irrigation is recognized to be a main task in arid and semi-arid areas. At the same time in those regions agriculture faces a danger from secondary salinization. Plant breeding aims are the creation screening techniques for selecting drought-tolerant forms. Various physiological and biochemical reactions are choosing as a marker of selection. On cellular level stress tolerance is defined as biomass growth under stress pressure [11-13].

**The aim** was to expand our approach for obtaining wheat cell lines tolerant to osmotic stress via cell selection with  $\text{Cd}^{2+}$  cations.

### The research methodology and organization

Callus was induced from immature embryos of (14 days after artificial pollination) winter wheat, (*Triticum aestivum L.*), cv. Favoritka. Seeds surface were disinfected in 96% ethanol for 10 minutes, 30% (v/v) commercial bleach Belizna for 30 minutes and rinsed three times with sterile water.

For callus induction and proliferation nutritional medium with B5 Gamborg (1968) inorganic salts and organic compounds was used [14]. The medium supported 30.0 g/l sucrose and (mg/l) 1.0 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) and 0.2 kinetin. Callus induction occurred in 5-7 days. Calli were sub cultivated 3 – 5 passages (passage duration 30 – 35 days). Those cultures (control, wild type) were bases for cell selection.

Suspension cultures were established by replacement calli to liquid shake medium of the same contents for pellet disaggregation. Wheat suspensions were grown in 300 ml flasks containing 100 ml culture per flask. The ratio cell biomass/medium (w/v) was 1:2. The viability level of cell population was estimated according to [15]. The suspension density for plating manipulation was counted: 10mg of individual cell sediment per 100ml of liquid medium.

Medium for cell selection was elaborated by the addition to B5 medium the lethal for wild type cell cultures doses of cadmium cations. It was the minimal  $Cd^{2+}$  dose that stopped the cells growth. Under normal conditions such calli never again restored their development. There was the elimination of wild cells population. Such  $Cd^{2+}$  doses were deduced prior the applying “plating” procedure.

Medium with lower osmotic potential for evaluation the water stress tolerance level of selected cultures was made by the addition lethal doses of manitol to B5 medium. So both selection and investigations were conducted under lethal stress pressure.

The “plating” procedure means cell suspension uniform arrangement between two layers of selective (Cd-containing) solid media. 0.5 ml of wheat cell suspension was displayed at Petri dishes at 16-hr photoperiod at 25°C. Dishes were monitored for appearance of primary microcolonies. These colonies are considered to be ion-resistant cell lines. Ion-resistant colonies were cultivated for obtaining sufficient calli biomass during 3 – 4 passages; the duration of average passage was 30-35 days. Further cultivations were performed under changed conditions: normal nutrition, B5 medium; stressed environment, B5 medium with the addition of toxic matters –  $Cd^{2+}$  cations, (stress I), manitol, (stress II). Besides, the medium rotations were arbitrary.

As proliferation marker calli relative fresh mass growth (RFW,  $\Delta m$ ) was used.  $\Delta m$  means:  $(m_f - m_i)/m_i$ , where  $m_i$  – initial biomass weight at the start of the passage;  $m_f$  – final biomass weight at the end of the passage [10, 15]. Data of biomass production are statistically analyzed. Data shown are the average of 3 replicates  $\pm$  SE. Free proline levels in wheat cell cultures were estimated according [16].

### The results and their discussion

A number approaches for obtaining tolerant to water stress cell variants are developed. We propose simple one that does not require long chain selection protocol. The chromosomal instability of cultures *in vitro* even under normal conditions promotes the increasing the variability within the material being screened. The selective pressure and especially its level minimized the cell population. Under lethal stress pressure only peculiar forms survive. Our method provides the selection of genetically changed cell variants.

On selective media resistant single colonies were obtained. (The frequency of appearance was  $10^{-6}$ ). These colonies later formed Cd-resistant cell lines (Cd-RCL). During 3 – 4 passages calli were cultivated under normal or stress I (+  $Cd^{2+}$  cations) conditions. The variants viability is regularly controlled. The positive relative fresh mass growth (RFW)

indicated the common effectiveness of development. When cell biomass exceeded 1.0g callus was cultivated on medium with manitol addition (stress II). RFW of wheat cultures estimated under normal conditions varied in Cd-resistant cell lines №3, №5 (table). Both cultures differed from control but differences were not essential. We assume that this event is the result of distinctive metabolism feature of any genotype.

Wheat Cd-RCL tolerated lethal water stress. Data exhibited that normal calli RFW exceeded this parameter measured under stress pressure. Does this event a result of a stress inhibition? P. Hasegawa et al. (2000), explained analogous features of salt-adapted cells as a realization of protective mechanisms. Cells with little inner volume could accumulate enough amounts of compatible solutions for maintenance their osmotic status under salinity [17]. Cd-resistant cell lines challenged lethal water stress. So we can assume that its low RFW was the exhibition of their peculiar characteristics.

The biomass RFW, measured during cultivation on media with addition of Cd<sup>2+</sup> exceeded normal amounts in both Cd-RCL №3 and Cd-RCL №5 more than three times. This event we observed during investigation tobacco Cd-resistant cell lines [10]. Our assumption is partly explained by free proline analysis (table).

Free proline (*pro*) level highly increases in plants in response to various biotic and abiotic stresses including salinity, water deficit, high/low temperatures, heavy metal ions, plant pathogens attack [17, 18]. Most explanations that support *pro* contribution to stress tolerance rely on *pro* ability to promote osmotic adjustment, stabilization of sub cellular structures. *Pro* can take part in recovery processes as additional source of nitrogen and carbon [17, 18].

We measured *pro* contents in wheat calli cultivated under contrast conditions (table).

**Table 1**  
Relative fresh mass growth (RFW) and free proline levels in wheat calli cultures

Wheat cell cultures	B5		B5 + manitol	
	RFW	Proline, mg/g FW	RFW	Proline, mg/g FW
Favoritka, Cd-RCL №3	1.75 ± 0.23	0.26 ± 0.04	0.79 ± 0.09	0.66 ± 0.03
Favoritka, Cd-RCL №5	2.27 ± 0.18	0.35 ± 0.07	0.92 ± 0.13	0.75 ± 0.09
Favoritka, callus, wild type	1.96 ± 0.14	0.41 ± 0.03	Elimination	Elimination

Under normal conditions wheat cell cultures accumulated *pro* in various amounts. In wild type callus the proline level was the highest. *Pro* content measured in both Cd-RCL was coordinated with appropriate RFW. In plants under normal conditions the *pro* level is controlled by systems of synthesis/degradation/transport. On cellular level *pro* transfer is realized within distinct cell. A key enzyme of *pro* biosynthesis is delta-pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS). The process is carried out in cytoplasm. Under normal conditions *pro* is produced from either glutamate or ornithine. *Pro* oxidation is carried out in the mitochondria. The degradation is catalyzed by proline dehydrogenase (ProDH). Table data reflected normal relations between two systems of *pro* metabolism.

In Cd-RCL cultivated at manitol presence *pro* levels increased. There are experimental data about the reciprocal manifestation of P5CS and ProDH genes under abiotic stress condition [19]. Analysis of transcription during abiotic stress and subsequent recovery periods showed that levels of P5CS transcripts are elevated during stress and gradually decrease during recovery. While levels of ProDH are gradually reduced within several hours of abiotic

stress and immediately increased after release from stress. We suppose that elevated *pro* levels in Cd-RCL under water stress were due to activity of system of its synthesis. The role of increased *pro* contents in promoting plants more tolerant to osmotic stresses is under discussion. We fixed the stable proliferation of selected wheat cultures under any type of stress conditions. Positive RFW was accompanied by higher free proline contents. Both those figures reveal the viability of experimental cultures. The wild type cell cultures eliminated at the end of any passage. Proline levels were lower than level of determination.

The mechanisms which provide higher osmotic tolerance to cultured *in vitro* cells and molecular processes by which cells maintain viability under stress pressure are not completely understood. Somaclons that appears within cell population are apparently caused by gene amplification, the alteration of a basic couple, transposing migration, methylation transform, chromosome instability, translocation, ploidy change, restricting or restructuring [9]. The direct selection towards obtaining plant forms with good tolerance to osmotic stresses does not satisfy investigators. Experimentally obtained cell cultures manifested higher levels to salinity or water stress. At the same time regenerants from those variants have no preferences during cultivation under stress conditions *in vitro* and *in vivo*. The success of such approach in breeding tolerant forms requires the availability of: a) vast cell variability; b) adequate selective agent in its concentration; c) easy but trustworthy regeneration method of tolerant cell lines and d) the inheritance of desired character. Addition of appropriate selective agent to culture media is advantageous.

The selective system with Cd<sup>2+</sup> is a new approach for obtaining plant cell lines tolerant to water stress. Tobacco cell lines, regenerated plants and R1 seed progeny demonstrated tolerance to water stress *in vitro* and *in vivo* [10]. Today we have no achievements in plant regeneration from Cd-resistant wheat cell lines. However, if the aims of research for water stress tolerance in plant cell cultures are to create tolerant crops then the availability of genomes containing the information for integrated cellular reaction to stress, must represent a valuable genetic basis. We suppose the cell selection with heavy metal ions makes contribution to agricultural plant breeding. The knowledge of plant stress tolerance will enrich.

### Conclusion

Cell lines of winter wheat with combined stress resistance were obtained via cell selection with Cd<sup>2+</sup> cations. Cd<sup>2+</sup>-resistant cell lines tolerated both lethal ion and water stresses. Under water stress pressure callus RFW of Cd<sup>2+</sup>-resistant cell lines was lower and under Cd<sup>2+</sup> affect was higher than normal parameters. The growth under water was cooperated with free proline accumulation.

### References (in language original)

1. Qing G., Zhai X.-G., Han, Z.-X. Cloning and sequence analysis of new gene coding drought tolerance, LEA3 from Tibet hull-less barley. *Zuowu xuebao=Acta Agr. Sin.* 33. 2007. 292-296 p.
2. Tioleter D., Jaquinod M., Mangavel C., Passirani C., Saulner P., Manon, S., Teyssier E., Payet N., Avelange-Macherel M.-H., Macherel D. Structure and function of a mitochondrial late embryogenesis abundant protein by desiccation *Plant Cell.* 19. 2007. 580-1587 p.
3. Verslues P.E. & Bray E.A. *LWR1* and *LWR2* are required for osmoregulation and osmotic adjustment in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 136. 2004. 2831-2842 p.
4. Hu X.-y., Tan X.-f., Tian X.-m. Cloning kDNA, sequences and presumed physiological role of dehydrin-like protein from *Camellia oleifera*. *Xibei zhiwu xuebao= Acta Bot. Boreali-occid. Sin.* 2008. 28. №8. 1541-1548 p.
5. Серегин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического воздействия кадмия и свинца на высшие растения. *Физиология растений.* 2001. 48. №4. 606-630 с.
6. Krotz R.M., Evangelou B.P. & Wagner G.J. Relationship between cadmium, zinc, Cd-peptide, and organic acid in tobacco suspension cells. *Plant Phys.* 1989. 91. 780-787 p.
7. Cataldo D.A., Garland T.R. & Wildung R.E. Cadmium uptake kinetics in intact soybean plants *Ibid.* 1983. 73. 844-849 p.

8. Хоменко І.М., Косик О.І., Таран Н.Ю. Вплив кадмію і наночастинок есенціальних металів на параметри антиоксидантного метаболізму рослин салату. *Фізіологія рослин і генетики*, 2018, т.5, №5. 402-409 с. doi: <https://doi.org/10.15407/frg2018.05.402>
9. Lestari E.G. *In vitro* selection and somaclonal variation for biotic and abiotic stress tolerance. *Biodiversitas*. 2006. 7. №3. 297-301 p.
10. Сергеева Л.Е. Клеточная селекция с ионами тяжёлых металлов для получения генотипов растений с комплексной устойчивостью к абиотическим стрессам. 2013. Киев. Логос. - 211с.
11. James R.A., Rivelli A.R., Munns R. & von Caemmerer S. Factors affecting CO<sub>2</sub> assimilation, leaf injury and growth in salt stress durum wheat. *Funct. Plant Biol.* 2002. 29. 1393-1403 p.
12. Rivelli A.R., James R.A., Munns R. & Condon, A.G. Effect of salinity on water relations and growth of wheat genotypes with contrast sodium uptake *Ibid.* 2002. 29. 1065-1074 p.
13. Munns R. & James R.A. Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant and Soil*. 2003. 253. No 1. P.201-218.
14. Gamborg, J.L., Miller, R.A. & Ojima K. Nutrient requirement of suspension cultures of soybean roots. *Exp. Cell Res.* 1968. 509. 151-158p.
15. Conner A.J. & Meredith C.P. Large scale selection of aluminum-resistant mutants from plant cell culture: expression and inheritance in seedlings. *Theor. Appl. Genet.* 1985. 71. 159-165 p.
16. Bates L.S., Walden R.P. & Tear G.D. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil*. 1973. 39. 205-210 p.
17. Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K. & Bohnert, H.J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 2000. 51. 463-499 p.
18. Szabados L. & Savouire A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci.* 2010. 15. P.89-97. doi: 10.1016/j.tplants.2009.11.009.
19. Stein H., Honig A., Miller G., Erster O., Eilenberg H., Csonka L.N., Szabados L., Koncz, C. & Zilberstein, A. Elevation of free proline and proline-rich protein levels by simultaneous manipulation of proline biosynthesis and degradation. *Plant Sci.* 2011. 181. P.140-150. doi: 10.1016/j.plantsci.2011.04.013.

### References

1. Qing, G., Zhai X.-G. & Han, Z.-X. (2007). Cloning and sequence analysis of new gene coding drought tolerance, LEA3 from Tibet hull-less barley. *Zuowu xuebao=Acta Agr. Sin.* 33, 292-296.
2. Tioleter, D., Jaquinod, M., Mangavel, C., Passirani, C., Saulner, P., Manon, S., Teyssier, E., Payet, N., Avelange-Macherel, M.-H., Macherel, D. (2007). Structure and function of a mitochondrial late embryogenesis abundant protein by desiccation *Plant Cell*. 19, 1580-1587.
3. Verslues P.E. & Bray, E.A. (2004). *LWR1* and *LWR2* are required for osmoregulation and osmotic adjustment in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 136, 2831-2842.
4. Hu, X.-y., Tan, X.-f. & Tian, X.-m. (2008). Cloning kDNA, sequences and presumed physiological role of dehydrin-like protein from *Camellia oleifera*. *Xibei zhiwu xuebao= Acta Bot. Boreali-occid. Sin.* 28. №8. 1541-1548.
5. Seregin, I.V., & Ivanov V.B. (2001). Physiological aspects of toxic effect of cadmium and lead on higher plants. *Fiziologia rastenii*. 48. №4. 606-630. (in Russ)
6. Krotz, R.M., Evangelou, B.P. & Wagner, G.J. (1989). Relationship between cadmium, zinc, Cd-peptide, and organic acid in tobacco suspension cells. *Plant Phys.* 91, 780-787.
7. Cataldo, D.A., T.R. & Wildung, R.E. (1983). Cadmium uptake kinetics in intact soybean plants *Ibid.* 73, 844-849.
8. Khomenko, I.M., Kosyk, O.I., Taran, N.Yu. (2018). Cadmium and essential metal nanoparticles influence on the antioxidant metabolism parameters of lettuce plants. *Plant Phys. and Genetics*. 50. №5. 402-409. doi: <https://doi.org/10.15407/frg2018.05.402>
9. Lestari, E.G. (2006). *In vitro* selection and somaclonal variation for biotic and abiotic stress tolerance. *Biodiversitas*. 7. №3. 297-301.
10. Sergeeva, L.E. (2013). Cell selection with heavy metal ions for obtaining plant genotypes with combined resistance to abiotic stresses. Kiev. 211 (in Russ.).
11. James, R.A., Rivelli, A.R., Munns, R. and von Caemmerer, S. (2002). Factors affecting CO<sub>2</sub> assimilation, leaf injury and growth in salt stress durum wheat. *Funct. Plant Biol.* 29. 1393-1403.
12. Rivelli, A.R., James, R.A., Munns, R., Condon, A.G. (2002). Effect of salinity on water relations and growth of wheat genotypes with contrast sodium uptake *Ibid.* 29. 1065-1074.
13. Munns, R., James, R.A. (2003). Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant and Soil*. 253. No 1. 201-218.
14. Gamborg, J.L., Miller R.A. Ojima, K. (1968). Nutrient requirement of suspension cultures of soybean roots. *Exp. Cell Res.* 509. 151-158.

15. Conner, A.J., Meredith, C.P. (1985). Large scale selection of aluminum-resistant mutants from plant cell culture: expression and inheritance in seedlings. *Theor. Appl. Genet.* 71. 159-165.
16. Bates, L.S., Walden, R.P., Tear, G.D. (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil.* 39. 205-210.
17. Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.K., Bohnert, H.J. (2000). Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51. 463-499.
18. Szabados, L., Savoure, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci.* 15. 89-97. doi: 10.1016/j.tplants.2009.11.009.
19. Stein, H., Honig, A., Miller, G., Erster, O., Eilenberg, H., Csonka, L.N., Szabados, L., Koncz, C., Zilberstein, A. (2011). Elevation of free proline and proline-rich protein levels by simultaneous manipulation of proline biosynthesis and degradation. *Plant Sci.* 181. 140-150. doi: 10.1016/j.plantsci.2011.04.013.

**Анотація.** Л.Є. Сергєєва, Л.І. Броннікова Клітинна селекція із іонами кадмію для отримання клітинних форм пшениці, стійких до водного стресу.

**Проблематика.** Водний стрес суттєво погіршує розвиток рослин і знижує урожайність. Генетичні зміни, котрі спрямовані на підвищення толерантності генотипів, є метою чисельних досліджень. Клітинна селекція є перспективною біотехнологією отримання форм рослин із підвищеним рівнем стійкості до абіотичних стресів. Відомо, що катіони кадмію здійснюють широку шкодо чинну дію на тканини та компартменти рослин; у тому числі порушують водний статус.

**Метою** дослідження було створення селективної системи із катіонами  $Cd^{2+}$  для отримання стійких до водного стресу клітинних ліній пшениці

**Методи дослідження.** Створено селективну систему із іонами  $Cd^{2+}$ . Іони застосовували у летальних для клітинних культур дикого типу дозах. Летальною вважалась концентрація, яка викликала елімінацію клітинної популяції дикого типу. Вижили окремі клітини, які утворювали мікроколонії, а в подальшому –  $Cd$ -стійкі клітинні лінії. Відбір стійких варіантів здійснювався в масиві суспензійної клітинної культури дикого типу.

Із незрілих зародків пшениці сорту Фаворитка отримано калусну та суспензійну культуру клітин (культура дикого типу).

Генетично змінені клітинні варіанти виділяли методом «плейтингу», що полягає у рівномірному розподілі суспензії між шарами селективного середовища.

Дослідження осмотостійкості  $Cd$ -стійких клітинних ліній здійснювали за умов прямої дії маніту. Маніт є речовиною, яку застосовують для моделювання водного стресу *in vitro*. Концентрація маніту також була летальною.

У стійких клітинних ліній, культивованих за умов водного стресу вимірювали вміст вільного проліну.

**Основні результати дослідження.** На селективних середовищах із катіонами кадмію отримано стійкі клітинні лінії пшениці. Дані варіанти відзначались комплексною стійкістю, а саме проявляли толерантність до летальної концентрації маніту. При культивуванні за умов водного стресу в калусі стійких варіантів зростає рівень вільного проліну.

**Висновки.** Методом клітинної селекції з іонами  $Cd^{2+}$  отримано клітинні лінії пшениці із комплексною стійкістю до токсичного іону селекції та водного стресу. За прямої дії водного стресу у клітинах зростає рівень вільного проліну.

**Ключові слова:** пшениця озима, клітинна селекція, іони  $Cd^{2+}$ , клітинні лінії, стійкі до водного стресу

**Інститут фізіології рослин і генетики НАН України**

Одержано редакцією

27. 10. 2019

Прийнято до публікації

12.12.2019



УДК 612.821

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-81-89

Шпанюк В. В., Лизогуб В. С., Пустовалов В. О.,  
Хоменко С. М., Кожемяко Т. В., Боєчко Ф. Ф.

## ФІЗИЧНА ПРАЦЕЗДАТНІСТЬ ТА ЇЇ ЗВ'ЯЗОК З ІНДИВІДУАЛЬНО-ТИПОЛОГІЧНИМИ ВЛАСТИВОСТЯМИ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

*У статті представлені результати дослідження з допомогою «Катапульты» фізичної працездатності та індивідуально-типологічних властивостей центральної нервової системи футболістів, які отримані на приладі «Діагност-ІМ». Для футболістів виявили зв'язок функціональної рухливості нервових процесів (ФРНП) та фізичної працездатності (об'єм виконаної ігрової роботи). Коефіцієнт рангової кореляції  $R_{xy}$  між показниками ФРНП та рівнем фізичної працездатності у футболістів дорівнював 0,32 ( $p < 0,026$ ). Встановлено, що футболісти з вище за середній та середнім рівнем ФРНП характеризувались високою фізичною працездатністю, ніж особи з нижче за середній рівень досліджуваної типологічної властивості центральної нервової системи ( $p < 0,033$ ). Результати фізичної працездатності футболістів за біоенергетичними характеристиками показали, що футболісти з вище за середній рівень ФРНП під час гри демонстрували вищий рівень анаеробної працездатності, ніж особи з нижче за середній рівень досліджуваної типологічної властивості ( $p < 0,036$ ). Футболісти з нижче за середній рівень типологічної властивості характеризувалися більшою високою аеробною працездатністю ( $p < 0,045$ ). Отже, індивідуально-типологічні властивості центральної нервової системи, ФРНП у процесі ігрової діяльності визначають стратегію енергозабезпечення та фізичної працездатності футболістів. Критеріальними характеристиками ефективного реалізації фізичної працездатності футболістів в умовах ігрової діяльності є високий рівень ФРНП і її зв'язок з анаеробно-аеробними та лактатними механізмами енергозабезпечення.*

**Ключові слова:** фізична працездатність, аеробна/анаеробна біоенергетика, функціональна рухливість нервових процесів.

**Постановка проблеми. Аналіз останніх публікацій.** Для вирішення завдань спеціальної підготовки футболістів, підвищення її ефективності, оптимізації методів тренування необхідні знання про стан функціональної підготовленості та фізичної працездатності організму [1; 2]. Результати дослідження останніх років свідчать про те, що велике значення для забезпечення результативної ігрової діяльності відіграє фізична працездатність футболістів [3; 4]. Як зазначають ряд авторів [5; 6] фізична працездатність знаходиться у залежності від морфофункціональних характеристик організму, потужності, ємності та ефективності механізмів енергозабезпечення [7], сили, витривалості та м'язової координації [8]. Рівень розвитку окремих компонентів фізичної працездатності залежить від характеру рухової активності, виду спорту, кваліфікації спортсмена та спадковості [9; 10]. Відомо і те, що фізична працездатність визначається індивідуально-типологічними властивостями нервової системи [3; 6].

У якості критеріїв диференційованого підходу до удосконалення фізичної працездатності виступають різниці фізичної, технічної, або функціональної підготовленості футболістів, ігрового амплуа, типи будови тіла, біологічний вік, особистісні особливості, біоенергетичні характеристики [5; 11]. Значний інтерес становить пошук критеріїв, що відрізняються стійкою біологічною природою та генетично детермінованих маркерів, які є найбільш інформативними щодо управління та прогнозування індивідуальної фізичної працездатності [12; 13]. Ми припускаємо, що таким критеріям відповідають індивідуально-типологічні властивості нервової системи: функціональна рухливість, сила та врівноваженість нервових процесів.

Аналіз літератури показав, що у більшості наукових робіт відсутня ґрунтовна інформація про характер і особливості динаміки фізичної працездатності та стану біоенергетичних характеристик у залежності від типологічних особливостей футболістів. Відсутні дослідження, в яких би в якості критерію диференціювання виступали індивідуально-типологічні властивості нервової системи. Не з'ясовані можливості їх використання для моніторингу фізичної працездатності, спеціальної підготовленості та резервних можливостей футболістів.

Не з'ясованими залишаються цілий ряд питань, стосовно фізичної працездатності футболістів високої кваліфікації та її зв'язок з індивідуальними типологічними характеристиками центральної нервової системи у процесі ігрової діяльності. Вивчення цих питань довгий час проводилось у стаціонарних та лабораторних умовах і не підлягало вивченню під час ігрової діяльності так як існували технічні та апаратні обмеження. З появою систем супутникової навігації, телеметричних методів дистанційного моніторингу таких як «Катапульта», «Polar» та інших, стало можливим дослідити рівень фізичної працездатності у процесі ігрової діяльності та виявити особливості аеробного та анаеробного механізмів енергозабезпечення. Невідомі і механізми енергетичного забезпечення фізичної працездатності футболістів у процесі гри.

В цілому аналіз наукових робіт по проблемі свідчить про існування об'єктивного протиріччя між необхідністю здійснення диференційованого підходу до організації тренувального процесу футболістів та недостатнім науковим обґрунтуванням цього питання з урахуванням особливостей індивідуально-типологічних властивостей нервової системи футболістів. Відзначається, що знання про зв'язок фізичної працездатності футболістів з типологічними властивостями основних нервових процесів має не лише теоретичний, а й практичний інтерес. Вирішення цих завдань, дозволить більш ефективно впливати на фізичну та функціональну підготовленість футболістів, поглибити розуміння особливостей формування індивідуально-типологічних властивостей нервової системи, а з іншого – прогнозувати і оптимізувати успішність спортивної підготовки футболістів.

**Мета** роботи – встановити зв'язок фізичної працездатності та аеробних і анаеробних механізмів енергетичного забезпечення футболістів високої кваліфікації з індивідуально-типологічними властивостями центральної нервової системи.

### **Матеріал та методи**

Досліджували фізичну працездатність та індивідуально-типологічні властивості центральної нервової системи 39 футболістів команди прем'єр-ліги. Фізичну працездатність футболістів досліджували під час проведення календарних ігор у чемпіонаті країни, прем'єр-ліга з футболу 2018-2019 рр. За допомогою системи «Катапульта, GPSports Console version 1.7.0» та дотного програмного забезпечення визначали фізичну працездатність за показниками об'єму виконаної роботи та довжиною дистанції у метрах, яку футболісти пробігали за гру та участь аеробних, аеробно-анаеробних, лактатних і алактатних механізмів енергозабезпечення.

Функціональну рухливість нервових процесів (ФРНП) футболістів вивчали за методикою Макаренка М.В. та на приладі «Діагност-1М» [14]. Експерименти проводили на комп'ютерній системі IBM PC AT 386. Обстежуваному необхідно було максимально швидко диференціювати 120 збудливих і гальмівних подразників, які адресовані до лівої та правої руки. Оцінку ФРНП проводили по результатам швидкості переробки інформації. Чим менше у обстежуваного був час для переробки 120 подразників - тим вище рівень ФРНП. Експериментальний матеріал обробляли методом варіаційної статистики за програмами Statgraphics, Microsoft Excel.

### Результати та обговорення

У результаті досліджень виявили, що показники фізичної підготовленості футболістів мають достовірний зв'язок з ФРНП. Так, коефіцієнт рангової кореляції  $R_{xy}$  між показниками ФРНП та рівнем фізичної працездатності (середній об'єм бігової роботи у метрах за ігри першого кола) футболістів високої кваліфікації становив 0,32 ( $p < 0,026$ ). Це вказує на те, що чим вища ФРНП у обстежуваного, тим вищий рівень фізичної працездатності і, навпаки, футболісти з низькими показниками досліджуваної типологічної властивості нервових процесів характеризувалися меншим об'ємом роботи, яку футболісти виконували під час гри.

Для перевірки зв'язків між результатами дослідження ФРНП висококваліфікованих футболістів ми встановили середній рівень ФРНП для обстежуваних високої кваліфікації футболістів, який становив  $62,6 \pm 0,56$  с. Самий високий показник ФРНП дорівнював 58 с, а низький – 68 с. Методом сигмальних відхилень розподілили на три групи: з нижче за середній ( $< M - 0,5\sigma$ ), середній ( $M - 0,5\sigma - M + 0,5\sigma$ ) та вище за середній ( $> M + 0,5\sigma$ ) рівень ФРНП (табл. 1). Результати розподілу за рівнем ФРНП свідчать, що більше за всіх футболістів виявилось з середнім рівнем рухливості (61–64 с). Серед висококваліфікованих футболістів таких осіб було 42,0%. Кількість спортсменів з нижче (65–68 с), та вище за середній (58–60 с) показник ФРНП було значно менше і не перевищувало 30%. Серед висококваліфікованих футболістів 30,2% обстежуваних віднесені до групи з вище за середній показник ФРНП і виконували завдання по переробці 120 сигналів за 58–60 с. В той час як 27,8% осіб виконували тестове завдання з диференціювання 120 сигналів за 65–68 с віднесені до групи з нижче за середню градацію ФРНП.

У групах футболістів з різними градаціями ФРНП окремо і для команди в цілому з допомогою «Катапульти» визначали та аналізували показники фізичної працездатності та проводили розрахунки участі аеробних, аеробно-анаеробних, анаеробних гліколітичних і алактатних механізмів енергозабезпечення.

В таблиці 1 представлені результати фізичної працездатності футболістів з різним рівнем ФРНП під час ігрової діяльності.

**Таблиця 1.**

Фізична працездатність (довжина дистанції,  $x \pm SD$ , м) за гру  
та у різних режимах енергозабезпечення

Рівні ФРНП	За гру	Біоенергетичні режими			
		Аеробний	Аеробно-анаеробний	Лактатний	Алактатний
Середній для команди	8944 $\pm 126,5$	4322 $\pm 89,5$	3246 $\pm 74,6$	930 $\pm 15,7$	446 $\pm 10,7$
Вище за середній	9338 $\pm 143,1^*$	4321 $\pm 56,7$	3456 * $\pm 87,4$	986 * $\pm 22,4$	575 * $\pm 12,7$
Середній	9018 $\pm 128,3^*$	4248 $\pm 95,6$	3375 # $\pm 67,3$	948 # $\pm 18,5$	447 # $\pm 9,4$
Нижче за середній	8448 $\pm 134,3$	4367 $\pm 68,6$	2909 $\pm 64,5$	854 $\pm 13,4$	318 $\pm 11,6$

Примітка - \* статистично вірогідні різниці між групами обстежуваних з високим, середнім та низьким рівнем ФРНП на рівні  $p < 0,05$ .

З таблиці 1 видно, що фізична працездатність футболістів високої кваліфікації за гру становить в середньому –  $8944,3 \pm 126,5$  м і знаходиться в залежності від рівня ФРНП. Високу спеціальну працездатність футболісти демонстрували в аеробному режимі енергозабезпечення. У цьому режимі футболісти за 90 хв. гри пробігали в середньому –  $4322,4 \pm 89,5$  м. У змішаному аеробно-анаеробному режимі енергозабезпечення фізична працездатність футболістів команди була дещо менша, ніж у аеробному режимі і дорівнювала –  $3246,3 \pm 34,6$  м. Низька фізична працездатність виявилась у футболістів у алактатному режимі енергозабезпечення і становила всього –  $446,3 \pm 10,7$  м за гру. Проміжне положення займали значення спеціальної працездатності футболістів у анаеробному гліколітичному режимі енергозабезпечення. У цьому режимі футболісти за гру пробігали дистанцію –  $930 \pm 15,7$  м.

Цікавими, як нам представляється, є результати стану фізичної працездатності під час ігрової діяльності футболістів високої кваліфікації у зв'язку з рівнем ФРНП. (табл. 1). Представлені результати характеризують якісний аспект зв'язку між фізичною працездатністю у аеробному та анаеробному режимі енергетичного забезпечення футболістів з властивостями основних нервових процесів. Більш високому рівню ФРНП відповідають вищі значення фізичної працездатності. І, навпаки, спортсмени з низьким рівнем ФРНП характеризувалися низькою фізичною працездатністю. Так, футболісти з високим рівнем ФРНП (58-60 с) за гру в середньому виконували об'єм бігової роботи –  $9338 \pm 143,1$  м, що статистично більше, ніж у осіб з низьким рівнем досліджуваної типологічної властивості –  $8448 \pm 134,3$  м ( $p < 0,043$ ). Футболісти з середнім рівнем ФРНП займали проміжне становище. В середньому за гру вони пробігали дистанцію –  $9018 \pm 128,3$  м, що також було статично вище, ніж у осіб з низькими градаціями досліджуваної типологічної властивості ( $p < 0,048$ ). Футболісти з високим рівнем ФРНП характеризувались статистично вищою спеціальною працездатністю у змішаному аеробно-анаеробному, анаеробно гліколітичному та алактатному режимі енергозабезпечення.

Футболісти з високою ФРНП пробігали за гру у змішаному режимі енергозабезпечення –  $3456 \pm 87,4$  м, в анаеробному гліколітичному –  $986 \pm 22,4$  м та у алактатному режимі –  $575 \pm 12,7$  м, що достовірно вище, ніж у осіб з низькою ФРНП. Отже, фізична працездатність футболістів в аеробних, аеробно-анаеробних, анаеробних гліколітичних і алактатних режимах енергозабезпечення знаходиться в залежності від рівня ФРНП. Футболісти з високим та середнім рівнем ФРНП характеризувались високою фізичною працездатністю, ніж особи з низькою досліджуваною типологічною властивістю центральної нервової системи. Футболісти з високим рівнем ФРНП під час гри демонстрували більш високий рівень анаеробної працездатності, ніж особи з низьким рівнем досліджуваної типологічної властивості. Футболісти з низьким рівнем типологічної властивості демонстрували більш високий рівень аеробної працездатності ( $p < 0,05$ ).

Оскільки футболісти з високою та середньою ФРНП характеризувались і більш високим рівнем фізичної працездатності, ніж особи з низькою градацією типологічної властивості центральної нервової системи то робити висновок про особливості та участь аеробних, аеробно-анаеробних, анаеробних гліколітичних і алактатних джерел енергозабезпечення буде не зовсім коректно. Гіпотетично ми отримаємо переваги за всіма енергетичними режимами у обстежуваних у яких загальна фізична працездатність була вища. Наведені результати табл. 1 підтверджують справедливість такого узагальнення. У осіб з високою ФРНП показники, як загальної фізичної працездатності так і у окремих режимах енергозабезпечення були вищими, ніж у обстежуваних з низькою досліджуваною типологічною властивістю.

Для того, щоб уточнити справедливість та правильність висновків, а також уникнути помилки ми провели розрахунки відносної величини загальної фізичної

працездатності футболістів і участь аеробних, аеробно-анаеробних, анаеробних гліколітичних і алактатних джерел енергозабезпечення відповідно до градацій ФРНП. Ми отримали можливість аналізувати і порівнювати та робити висновки про особливості участі різних енергетичних джерел у забезпеченні фізичної працездатності відповідно до рівня ФРНП футболістів (таблиця 2).

Таблиця 2

Відносні значення (%) фізичної працездатності футболістів з різним рівнем функціональної рухливості нервових процесів за гру та у різних режимах енергозабезпечення

Рівні ФРНП	Біоенергетичні режими			
	Аеробний	Аеробно-анаеробний	Лактатний	Алактатний
Середній для команди	48,4	36,4	12,3	2,9
Вище за середній	43,3	37,0	15,6	4,1
Середній	47,2	37,5	12,5	2,8
Нижче за середній	53,7	34,5	10,2	2,6

Результати, які представлені у таблиці 2 показали особливості участі різних енергетичних джерел у забезпеченні фізичної працездатності футболістів з різними типологічними властивостями центральної нервової системи. Так, серед обстежуваних футболістів з різним рівнем ФРНП високий рівень ігрової діяльності на 43,3-53,7% підтримувався аеробними і тільки 4,1-2,6% анаеробними, алактатними механізмами енергозабезпечення. Менше ніж 37% ігрової діяльності футболісти здійснювали у змішаному аеробно-анаеробному і 15% у анаеробному гліколітичному режимі енергозабезпечення. Особи з низькою ФРНП фізичну працездатність під час гри підтримували, в основному, у аеробному режимі енергозабезпечення (53,7%), тоді як спортсмени з високим рівнем типологічної властивості поступалися їм у цьому (43,3%). Високий рівень фізичної працездатності для футболістів з високим рівнем ФРНП підтримувався шляхом більшого залучення анаеробних гліколітичних (15,6%) і алактатних (4,1%) механізмів енергозабезпечення, тоді як у обстежуваних атлетів з низькою градацією досліджуваної типологічної властивості нервової системи участь цих енергетичних джерел була нижчою, відповідно 10,2% і 2,6%. У групі футболістів з середнім рівнем функціональної рухливості нервових процесів участь різних джерел енергетичного забезпечення займала проміжне положення.

Таким чином, наведені результати кореляційного та порівняльного аналізу показали, що фізична працездатність футболістів високої кваліфікації знаходиться у залежності від індивідуально-типологічних властивостей центральної нервової системи. Індивідуально-типологічні властивості центральної нервової системи, ФРНП визначають участь різних джерел енергозабезпечення у фізичній працездатності футболістів. Встановлено, що у групах футболістів з високим та середнім рівнем ФРНП характеризувалась високою фізичною працездатністю, ніж особи з низькою

досліджуваною типологічною властивістю центральної нервової системи. Результати фізичної працездатності футболістів за біоенергетичними характеристиками показали, що футболісти з високим рівнем ФРНП під час гри демонстрували більш високий рівень анаеробної працездатності, ніж особи з низьким рівнем досліджуваної типологічної властивості. Футболісти з низьким рівнем типологічної властивості демонстрували більш високий рівень аеробної працездатності.

Проведені дослідження показали, що у висококваліфікованих футболістів існує зв'язок фізичної працездатності та аеробних і анаеробних механізмів енергетичного забезпечення з індивідуально-типологічними властивостями центральної нервової системи. За наявності необхідних фізичних, антропометричних, функціональних та інших даних, особи з високою ФРНП досягали кращих результатів фізичної працездатності, ніж ті, у яких показники індивідуально-типологічних властивостей центральної нервової системи були нижчими.

Основним узагальненням результатів нашої роботи є те, що одержані нами показники стану біоенергетичних та нейродинамічних характеристик нервової системи обстежуваних футболістів знаходяться у відповідній залежності від біологічних детермінант, що відображається у біоенергетичних та нейродинамічних властивостях футболістів [9; 12]. Наявність зв'язку між індивідуально-типологічними властивостями вищих відділів центральної нервової системи з фізичною працездатністю та характеристиками біоенергетичного метаболізму лягли в основу сформульованої нами уяви про динамічну багатоконтурну нейродинамічну систему з багаторівневою ієрархічною організацією механізмів регуляції метаболічних процесів та рухових властивостей [15].

З результатів нашого дослідження можна зробити узагальнення, що типологічні властивості основних нервових процесів (ФРНП) проявляють генетичний вплив на фізичну працездатність та біоенергетичний потенціал футболістів, що створює необхідні умови для ефективної ігрової діяльності. З урахуванням наших даних і теоретичного аналізу наукових джерел [16; 17] існують вагомі підстави вважати, що у футболістів з вище за середній та середнім рівнем ФРНП характеризувались високою загальною та анаеробною фізичною працездатністю, ніж особи з нижче за середній рівень досліджуваної типологічної властивості центральної нервової системи ( $p < 0,033$ ), що забезпечує їм досягнення високих результатів у ігровій діяльності та у порівнянні з представниками з низькими типологічними властивостями центральної нервової системи. В той час, як футболісти з нижче за середній рівень досліджуваної типологічної властивості характеризувались більш високою аеробною працездатністю ( $p < 0,045$ ), ніж особи з вище за середній рівень досліджуваної типологічної властивості.

Власне, удосконалення координаційних механізмів у структурах мозку, центрального та периферійного апарату, зміна лабільності, координації та засвоєння ритму відкриває можливості для підвищення ФРНП засобами фізичної культури та спорту. Враховуючи те, що типологічні властивості нервової системи є генетично детермінованими, слід звернути увагу і на той факт, що високий рівень досліджуваних властивостей основних нервових процесів у висококваліфікованих спортсменів може бути результатом природного добору.

Імовірно, що у процесі багаторічного спортивного удосконалення відбувається відбір футболістів з високими показниками ФРНП і вибраккування тих, у кого ці властивості були низькими. Тому у групах висококваліфікованих футболістів представників з високим рівнем розвитку типологічних властивостей нервової системи були значно більше виражені характеристики аеробної та анаеробної працездатності.

Отже, індивідуально-типологічні властивості ВНД функціональна рухливість складають нейродинамічну основу фізичної працездатності та її енергетичного

забезпечення футболістів. Фізична працездатність та її аеробне та анаеробне забезпечення у футболістів знаходяться у залежності від рівня розвитку високо генетично-детермінованих властивостей основних нервових процесів.

Отримані результати можуть бути новою методологією відбору у спортивні секції та спеціалізації у футболі та використані для оптимізації тренувального процесу і профілактики виникнення несприятливих зрушень в організмі.

### Висновки

1. Вивчені особливості аеробної та анаеробної фізичної працездатності футболістів з різним рівнем функціональної рухливості нервових процесів (ФРНП). Для футболістів високої кваліфікації виявили зв'язок функціональної рухливості нервових процесів та фізичної працездатності (об'єм виконаної бігової роботи). Коефіцієнт рангової кореляції  $R_{xy}$  між показниками ФРНП та рівнем загальної фізичної працездатності футболістів високої кваліфікації дорівнював 0,32 ( $p < 0,026$ ).

2. Встановлено, що футболісти з вище за середній та середнім рівнем ФРНП характеризувалися більш високим рівнем фізичної активності, ніж особи з нижче за середній рівень досліджуваної типологічної властивості.

3. Результати фізичної працездатності футболістів за біоенергетичними характеристиками виявили, що футболісти з вище за середній рівень ФРНП демонстрували під час гри більш високий рівень анаеробної працездатності, ніж особи з нижче за середній рівень досліджуваної типологічної властивості.

4. Футболісти з нижче за середній рівень типологічної властивості демонстрували більш високий рівень аеробної працездатності ( $p < 0,05$ ).

### Література

1. Лисенчук Г.А. Управление подготовкой футболистов : монография / Г.А. Лисенчук. – К.: Олимп. лит. – 2003. – 217 с.
2. Николаенко В.В. Многолетняя подготовка юних футболистов. Путь к успеху: учеб-метод. пособ. / В.В. Николаенко, В.Н. Шамардин. – К.: Саммит книга, 2015. – 360 с.
3. Селуянов В.Н. Футбол: проблемы физической и технической подготовки / В.Н. Селуянов, С.К. Сарсания, В.А. Заворова. – М.: „Интеллект”, 2012. – 157 с.
4. Шамардин, В.Н. Медико-биологические основы спортивной тренировки футболистов / В.Н. Шамардин. – Днепропетровск, 1998. – 133 с.
5. Козина Ж.Л. Система индивидуализации подготовки спортсменов в игровых видах спорта: Монография / Козина Ж.Л. Lambert Academic Publishing Russia. – 2011. – 532 с.
6. Лизогуб В.С. Інноваційний підхід визначення та оцінки спеціальної підготовленості футболістів високої кваліфікації. Science and Education. 2017. (№8). – С. 15-22. doi: <https://doi.org/10.24195/2414-4665-2017-8-2>
7. Міщенко В.С. Психофізіологічний стан висококваліфікованих спортсменів з різним рівнем нейродинамічних функцій. Вісник Черкаського університету. 2017. (№2). – С. 45-53.
8. Платонов В.Н. Двигательные качества и физическая подготовка спортсменов. Київ: Олімпійська література, 2017. – 656 с.
9. Іванюра І.О. Адаптаційні можливості функціональних систем учнів середнього шкільного віку при тривалих фізичних навантаженнях: Автореф. дис... докт. Біол. наук. 03.00.13 / Київський національний ун-т ім. Т. Шевченка. – К., 2001 – 36 с.
10. Шамардін В.М. Технологія управління системою багаторічної підготовки футбольних команд вищої кваліфікації спорту: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора наук з фіз. виховання і спорту: спец. 24.00.01 „Олімпійський та професійний спорт” / В.М. Шамардін. – Львів, 2013. – 35 с.
11. Максименко І.Г. Теоретико-методичні основи багаторічної підготовки юних спортсменів у ігрових видах спорту: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. наук з фіз. вих. і спорту : спец. 24.00.01 – „Олімпійський і професійний спорт” / І.Г. Максименко. – Київ, 2011. – 43 с.

12. Лизогуб В. С. Сучасні підходи до реалізації відбору футболістів високої кваліфікації за показниками нейродинамічних властивостей вищих відділів центральної нервової системи. Слобожанський науково-спортивний вісник. 2017. (№2). – С. 81-85. doi:10.15391/snsv.2017-2.008
13. Макаренко М.В. Зв'язок успішності психомоторної діяльності з викликаною активністю мозку людей з різними індивідуально-типологічними властивостями вищих відділів центральної нервової системи. Фізіологічний журнал. 2014. (№3). – С. 65-66.
14. Пат. 96496 Державна служба інтелектуальної власності України, МПК А 61В5/16. Спосіб психофізіологічної оцінки функціонального стану слухового аналізатора / Макаренко М.В., Лизогуб В.С., Галка М.С., Юхименко Л.І., Хоменко С.М. – № а 2010 02225; заявл. 01.03.2010; опубл. 10.11.2011, Бюл. № 21.
15. Коробейнікова Л. Г. Психофізіологічні стани організму людини в період тренувань та змагань з олімпійських видів боротьби: дис. ... д-ра. біол. наук : 03.00.13. Київ, 2014. – 384 с.
16. Оцінювання психофізіологічних станів у спорті: монографія / Георгій Коробейніков, Євген Приступа, Леся Коробейнікова, Юрій Бріскін. Львів : ЛДУФК, 2013. – 312 с.
17. Ровний А.С., Лизогуб В.С. Психосенсорні механізми управління рухами спортсменів: монографія. Харків: ХНАДУ, 2016. – 359 с.

### References

1. Lysenchuk, G.A. (2003). Management of football players training. 217. *Kiev*. (in Rus.)
2. Nikolaenko, V.V., Shamardin, V.N. (2015). Many years of training for young football players. The road to success. *Kiev*, 360. (in Rus.)
3. Seluyanov, V.N. (2012). Football: problems of physical and technical training. *Moscow*, 157. (in Rus.)
4. Shamardin, V.N. (1998). Biomedical basis of sports training for football players. *Dnepropetrovsk*, 133. (in Rus.)
5. Kozina, Zh.L. (2011). The system of individualization of training athletes in playing sports. *Lambert Academic Publishing Russia*, 532. (in Rus.)
6. Lyzohub, V.S. (2017). An innovative approach to identifying and evaluating the qualifications of highly skilled football players. *Science and Education. (Science and Education)*, №8, 15-22. (In Ukr.). doi: <https://doi.org/10.24195/2414-4665-2017-8-2>
7. Mishchenko, V.S. (2017). Psychophysiological state of highly skilled athletes with different level of neurodynamic functions. *Visnyk Cherkaskoho universytetu (Bulletin of Cherkasy University)*, №2, 45-53. (in Ukr.)
8. Platonov, V.N. (2017). Motor qualities and physical training of athletes. *Olympic literature, Kiev*, 656. (in Ukr.)
9. Ivaniura, I.O. (2001). *Adventures adaptation capabilities of functional systems of middle school students in long physical loads. Sc d dis. Kiev*. (in Ukr.)
10. Shamardin, V.N. (2013). Management technology of the long-term training system of higher qualification football sports teams. *Sc d dis. Lviv*. (in Ukr.)
11. Makymenko, I.G. (2011). *Theoretical and methodological foundations of long-term training of young athletes in playing sports. Sc d dis. Kiev*. (in Ukr.)
12. Lyzohub V.S. (2017). Modern approaches to the implementation of the selection of high-skilled football players according to the indicators of neurodynamic properties of the higher parts of the central nervous system. *Slobozhanskyi Naukovo-Sportyvnyi Visnyk. (Slobozhansky Scientific and Sport Herald)*, №2, 81–85. (In Ukr.). doi:10.15391/snsv.2017-2.008
13. Makarenko, M.V. (2014). Linking the success of psychomotor activity with the activity of the brain activity of people with different individually-typological properties of higher departments of the central nervous system. *Fiziologichnyi zhurnal (Physiological journal)*, №3, 65-66. (In Ukr.)
14. Makarenko, M. V., Lizohub, V. S., Galka, M. S., Yuhimenko, L. I. & Khomenko, S. M. Patent. 96496 State Service for Intellectual Property of Ukraine, MPC A 61B5/16. Method of psychophysiological evaluation of the functional state of the auditory analyzer. - № 2010 02225; stated. 01.03.2010; published Nov 10, 2011, Bul. No. 21
15. Korobeinikova, L. (2014). *Psychophysiological states of the human body during training and competitions in the Olympic types of wrestling. Sc d dis. Kiev*. (in Ukr.)
16. Korobeynikov, G., Prystupa, Ye., Korobeynikova, L., Briskin, Yu. (2013). Assessment of psychophysiological states in sports. *Lviv: LDUFK*, 312. (in Ukr.)
17. Rovnii, A.S., Lyzohub, V.S. (2016). Psychosensory mechanisms for controlling the movements of athletes. *Kharkiv*, 359. (in Ukr.)



**Summary.** *V.V. Shpaniuk, V.S. Lyzohub, V.O. Pustovalov, S.M. Khomenko, T.V. Kozhemiako, F.F. Boechko Physical performance and its relation to the individual-typological properties of the central nervous system.*

**Introduction.** *The article presents the results of the research of physical performance and individual-typological properties of the central nervous system of football players.*

**Purpose.** *The purpose of this work was to find out the influence of individual-typological properties of the central nervous system to the physical performance of the football players.*

**Methods.** *The results of the physical performance were received by the device "Catapult", while the individual-typological properties of the central nervous system were obtained on the device 'Diagnost-1M'.*

**Results.** *For the high-skill players the relationship between functional mobility of the nervous processes (FMNP) and physical performance (the amount of the completed game work) was found. The coefficient of rank correlation  $R_{xy}$  between FMNP indicators and the level of physical performance in the football players was 0.32 ( $p < 0.026$ ). It was found that football players with above average and average level of FMNP were characterized by higher physical performance than individuals with below average level of the studied typological property of the central nervous system ( $p < 0,033$ ). The results of the physical performance of the players according to the bioenergy characteristics showed that the participants with above average FMNP level demonstrated higher level of general and anaerobic performance during the game than people with below average level of the studied typological property ( $p < 0,036$ ). Football players with lower than average typological characteristics were characterized by higher aerobic performance ( $p < 0.045$ ).*

**Conclusion.** *Thus, the individual typological properties of the central nervous system and FMNP determine the adaptation strategy of the energy supply and physical performance of the football players during the process of playing activities. The level of FMNP and its relationship with the anaerobic-aerobic and lactate mechanisms of energy supply are valuation characteristics of the physical performance of the football players in the conditions of the playing activity.*

**Keywords:** *physical performance, aerobic/anaerobic bioenergetics, functional mobility of nervous processes.*

**Черкаський національний університет ім. Б.Хмельницького**

Одержано редакцією

20. 06. 2019

Прийнято до публікації

12.12.2019

### Відомості про авторів

**Адаменко Дмитро Михайлович** – кандидат сільсько-господарських наук, доцент кафедри захисту і карантину рослин Уманського національного університету садівництва.

**Артеменко Богдан Олександрович** – аспірант НДІ фізіології людини імені Михайла Босого Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Білоножко Володимир Якович** – доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри екології та агробіології Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Боєчко Федір Федорович** – доктор біологічних наук, член-кор. НАПН України професор Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Броннікова Лариса Іванівна** – молодший науковий співробітник відділу генетичної інженерії Інституту фізіології рослин і генетики НАН України.

**Гаврилюк Максим Никандрович** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри екології та агробіології Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Завгородня Вікторія Анатоліївна** – аспірантка кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Зіненко Олександр Іванович** – кандидат біологічних наук Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна, провідний науковий співробітник Музею природи.

**Карпенко Віктор Петрович** – доктор сільсько-господарських наук, професор, проректор з наукової та інноваційної діяльності Уманського національного університету садівництва.

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

**Кожемяко Тетяна Володимирівна** – кандидат біологічних наук, викладач Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Кравець Ірина Станіславівна** – кандидат сільсько-господарських наук, доцент кафедри захисту і карантину рослин Уманського національного університету садівництва.

**Кудій Людмила Іванівна** – кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Лавріненко Катерина Валеріївна** – магістрантка Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Ларіонов Микола Сергійович** – магістрант Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Лизогуб Володимир Сергійович** – доктор біологічних наук, професор, директор науково-дослідного інституту фізіології імені Михайла Босого, професор кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Мінаєв Борис Пилипович** – заслужений діяч науки і техніки України, доктор хімічних наук, професор, завідувач кафедри хімії та наноматеріалознавства Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Осипенко Вікторія Вікторівна** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології, екології та агротехнології Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Полторецький Сергій Петрович** – доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри рослинництва імені О. І. Зінченка Уманського національного університету садівництва.

**Приходько Віталій Олександрович** – викладач кафедри рослинництва імені О. І. Зінченка Уманського національного університету садівництва.

**Пустовалов Віталій Олександрович** – кандидат біологічних наук, доцент Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Рибалко Алевтина Володимирівна** – кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Сергєєва Лариса Євгенівна** – кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник відділу генетичної інженерії Інституту фізіології рослин і генетики НАН України.

**Сухомуд Оксана Григорівна** – кандидат сільсько-господарських наук, доцент Уманського національного університету садівництва.

**Харченко Тамара Григорівна** – старший викладач кафедри "Логопедія" Сумського державного педагогічного університету імені А.С. Макаренка.

**Хоменко Сергій Миколаєвич** – кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

**Шпанюк Віталій Васильович** – аспірант кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького.

## ЗМІСТ

### **Завгородня В.А.**

Вплив різних рівнів CO<sub>2</sub> на гемодинаміку:  
аналітичний огляд літератури ..... 3

### **Карпенко В.П., Кравець І.С., Адаменко Д.М., Сухомуд О.Г.**

Агроекологічні перспективи використання багаторічних злаків у світі та Україні ..... 20

### **Коваленко С.О., Артеменко Б.О., Харченко Т.Г.**

Вікові особливості формування просторово-часової орієнтації  
у осіб з різним рівнем фізичної активності ..... 30

### **Мінаєв Б.П., Коваленко С.О., Кудій Л.І., Рибалко А.В.**

Хвильова структура гемодинамічних показників в осіб із різним вихідним рівнем  
серцевого викиду та кровонаповнення органів грудної клітки ..... 37

### **Лаврінченко К.В., Зіненко О.І., Гаврилюк М.Н.**

Знахідки гадюки степової в Черкаській області ..... 46

### **Осипенко В.В., Ларіонов М.С.**

Адаптація інвазійного виду *Solidago canadensis* L. в урбоекосистемі м. Черкаси ..... 51

### **Приходько В.О., Полторецький С.П., Білоножка В.Я.**

Еколого-біологічні основи підбору компонентів для змішаних посівів кормових  
культур ..... 63

### **Sergeeva L.E., Bronnikova L.I.**

Cadmium ions in cell selection for obtaining wheat cell forms  
tolerant to water stress ..... 74

### **Шпанюк В.В., Лизогуб В.С., Пустовалов В.О.,**

### **Хоменко С.М., Кожемяко Т.В., Боєчко Ф.Ф.**

Фізична працездатність та її зв'язок з індивідуально-типологічними властивостями  
центральної нервової системи ..... 81

**Відомості про авторів** ..... 90

## CONTENT

<b>Zavhorodnia V.A.</b> The influence of different CO <sub>2</sub> levels on hemodynamics: analytical review of literature .....	3
<b>Karpenko V.P., Kravets I.S., Adamenko D.M., Sukhomud O.H.</b> Agro-ecological prospects of the perennial grain crops use in Ukraine and abroad.....	20
<b>Kovalenko S.O. Artemenko B., Kharchenko T. G.</b> Age peculiarities of spatial-time orientation formation of persons with different level of physical activity.....	30
<b>Minaiv B. P., Kovalenko S. A., Kudii L. I., Rybalko A. V.</b> Wave structure of hemodynamic parameters in people with the different baseline level of cardiac output and the blood supply of the thoracic organs .....	37
<b>Lavrinenko K.V., Zinenko O.I., Gavrilyuk M.N.</b> Finding of the Steppe Viper in Cherkasy Oblast, Ukraine .....	46
<b>Osipenko V.V., Larionov M.S.</b> Adaptation of invasive species of <i>Solidago canadensis</i> L. in the urban ecosystem of Cherkasy.....	51
<b>Prykhodko V.O., Poltoretskyi S.P., Bilonozhko V.Y.</b> Ecological and biological basis of selection of components for mixed cropsowing.....	63
<b>Sergeeva L.E., Bronnikova L.I.</b> Cadmium ions in cell selection for obtaining wheat cell forms tolerant to water stress.....	74
<b>Shpaniuk V.V., Lyzohub V.S., Pustovalov V.O., Khomenko S.M., Kozhemiako T.V., Boechko F.F.</b> Physical performance and its relation to the individual-typological properties of the central nervous system .....	81
<b>Information about authors .....</b>	90

## АВТОРАМ ПРО ЖУРНАЛ

Для публікації в журналі «Вісник Черкаського університету. Серія. Біологічні науки» приймаються оригінальні статті, що висвітлюють актуальні проблеми сучасної біологічної науки, а також огляди (на замовлення редакції). Поданий до журналу рукопис обов'язково рецензується провідними спеціалістами у відповідній галузі. У разі необхідності рукопис направляється авторам на доопрацювання. Рукопис, що отримав недостатньо високу оцінку рецензентів, відхиляється як невідповідний профілю та вимогам до рівня публікацій журналу.

### Загальні вимоги до рукописів

Обсяг експериментальної роботи зі списком цитованої літератури, таблицями та рисунками з підписами має не перевищувати 15 сторінок (30 тис. знаків), огляду – 20 сторінок (40 тис. знаків), надрукованих на принтері. Список цитованих джерел (у порядку згадування) для експериментальних робіт повинен не перевищувати 20 джерел, для оглядів – 60.

### Окремі вимоги до оформлення рукописів

Створені чи збережені у текстовому редакторі Word (2003 та раніше) чи у форматі \*.rtf

Поля з усіх боків 2,5 см

У верхньому лівому куті подається УДК (кегель 12, Times New Roman)

Далі – справа ініціали та прізвища авторів (кегель 12)

Далі – назва роботи (кегель 14)

Далі – текст роботи (кегель 12, інтервал одинарний)

Література та References – списки (кегель 10)

Абзац – 1,25

Посилання на літературу подаються у квадратних дужках (список літератури формується по мірі цитування у тексті)

Анотації та ключові слова – кегель 11, курсив

### Основні вимоги до Summary

Закордонні партнери і міжнародні бази даних висувають дуже високі вимоги до написання анотацій (*Summary*) не тільки в українських журналах, а й у закордонних виданнях.

Із резюме до статті повинна бути зрозуміла її суть, актуальність і наукова новизна. Інформаційна відкритість анотації полегшить багатьом авторам включення їхніх статей в індекс-бази даних і підвищить рівень цитування автора.

**Структура і зміст авторського резюме (не менше 250 слів або 1 сторінка інтервалом 1 pt)**

ПІБ. Назва статті

Проблема - *Introduction*

Мета - *Purpose*

Методи дослідження - *Methods*

Основні результати дослідження - *Results*

Наукова новизна результатів дослідження - *Originality*.

Висновки та конкретні пропозиції автора - *Conclusion*

### Основні вимоги до оформлення списків використаної літератури.

Список використаної літератури (для англійських статей: References (in language original). Це джерела мовою оригіналу, оформлені відповідно до українського стандарту бібліографічного опису (ДСТУ 8302:2015).

**References** – ті самі джерела, але англійською мовою, оформлені за міжнародним бібліографічним стандартом **APA-2010** [[http://library.nmu.edu/guides/userguides/style\\_apa.htm](http://library.nmu.edu/guides/userguides/style_apa.htm)].

Обов'язково зазначаєте індекс doi для статей, на які посилаєтесь і які, звичайно, мають цей індекс. Назви періодичних україно- та російськомовних видань (журналів, збірників та ін.) подаються транслітерацією (див. правила української транслітерації: <http://zakon2.rada.gov.ua/laws/show/55-2010-%D0%BF>), а в дужках – англійською мовою. Наприклад: *Ekonomičnij Casopis-XXI [Economic Analis-XXI]*. Небажано в посиланнях робити довільні скорочення назв джерел. Це часто призводить до втрати зв'язки, так як назва може бути не ідентифіковано.

**ВІСНИК  
ЧЕРКАСЬКОГО  
УНІВЕРСИТЕТУ**

Серія біологічні науки  
№ 2. 2019

Відповідальний за випуск  
*Лизогуб В. С.*

Відповідальний секретар:  
*Черненко Н. П.*

Комп'ютерне верстання  
*Любченко Л. Г.*

Підписано до друку 20.12.2019.  
Формат 84x108/16. Папір офсет. Друк офсет. Гарнітура Times New Roman.  
Умовн. друк. арк. 8,2. Обл. вид. арк. 8,5.  
Замовлення № 316. Тираж 300 прим.