

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Черкаський національний університет
імені Богдана Хмельницького

ISSN 2076-5835

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

INDEX  COPERNICUS
I N T E R N A T I O N A L

ICV 2017 = 70.92



**ВІСНИК
ЧЕРКАСЬКОГО
УНІВЕРСИТЕТУ**

Серія
БІОЛОГІЧНІ НАУКИ

**SHERKASY UNIVERSITY BULLETIN:
BIOLOGICAL SCIENCES SERIES**

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

№2. 2018

Черкаси – 2018

**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 № 2 від 25 жовтня 2018).

*Журнал індексується у наукометричній базі **IndexCopernicus (ICV 2017 = 70.92)** та реферується Українським реферативним журналом «Джерело» (засновники: Інститут проблем реєстрації інформації НАН України та Національна бібліотека України імені В. І. Вернадського), індексується Google Scholar.*

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); Бащенко М. І., академік НААН, д.с-г.н., проф.; Білоножка В. Я., д.с-г.н., проф.; Боєчко 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.; Макаренко М. В., д.б.н., проф.; 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 ім. Б. Хмельницького, кафедра анатомії, фізіології та фізичної реабілітації.

Тел. (0472) 45-44-23

<http://bio-ejournal.cdu.edu.ua/index>

nataliya-cherненко2005@ukr.net

ДО 75-РІЧЧЯ ВІД ДНЯ НАРОДЖЕННЯ ТА 55 РОКІВ НАУКОВОЇ ДІЯЛЬНОСТІ ДОКТОРА ХІМІЧНИХ НАУК, ПРОФЕСОРА, ЗАСЛУЖЕНОГО ДІЯЧА НАУКИ І ТЕХНІКИ УКРАЇНИ – БОРИСА ПИЛИПОВИЧА МІНАЄВА

У статті висвітлено основні періоди життя, наукової та педагогічної діяльності доктора хімічних наук, професора, завідувача кафедри хімії та наноматеріалознавства – Бориса Пилиповича Мінаєва. До основних напрямків наукових інтересів Мінаєва Б. П. відносяться ефекти спин-орбітальної взаємодії в молекулах та їх вплив на спектри, біохімію, люмінесценцію, магнітні та хімічні властивості молекул. Роботи вченого добре відомі у світі, опубліковані у провідних міжнародних наукових журналах і широко цитуються у світовій науковій літературі. На сьогоднішній день за даними всесвітньої агенції «Scopus» Мінаєв Б. П. має індекс Хірша $h = 36$.

Ключові слова: Мінаєв Борис Пилипович, квантова хімія, ефекти спин-орбітальної взаємодії, індекс Хірша.



Цього року завідувач кафедри хімії та наноматеріалознавства Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького професор Борис Пилипович Мінаєв відзначає своє 75-річчя та 55 років роботи на науковій ниві.

Б. П. Мінаєв народився 21 вересня 1943 року в м. Свердловськ (нині Єкатеринбург) в сім'ї службовців. У 1962 році закінчив середню школу №3 в місті Караганда і вступив до фізичного факультету Томського державного університету імені В. В. Куйбишева (ТДУ). Свої перші наукові дослідження, присвячені квантово-хімічним розрахункам нітросполук методом Хюккеля, Мінаєв Б. П. розпочав, навчаючись на третьому

курсі університету. На п'ятому курсі він проходив переддипломну практику в Інституті високомолекулярних сполук АН СРСР, за результатами якої була написана наукова робота: «Об относительной стабильности различных водород-связанных конфигураций производных пуринов и пиримидинов» у співавторстві з Ю. Г. Баклановою, І. Е. Мілевською, Ю. Е. Ейзнером.

У 1967 році Б. П. Мінаєв закінчив університет і вступив до аспірантури при кафедрі оптики і спектроскопії ТДУ. Уже тоді молодий аспірант захоплювався методами квантової хімії, які він застосовував для розрахунків електронної будови та спектрів молекул. У ті роки під керівництвом професора Н. О. Прилежаєвої на кафедрі оптики і спектроскопії ТДУ були створені перші в Сибіру лазери і почали застосовуватися перші ЕОМ для розрахунку молекул і їх спектрів.

З 1970 року Б. П. Мінаєв працював молодшим науковим співробітником Сибірського фізико-технічного інституту імені академіка В. Д. Кузнецова, а через рік

перейшов на кафедру органічної хімії ТДУ. На початку 1973 року захистив дисертацію на здобуття наукового ступеня кандидата фізико-математичних наук за темою «Ефекти спин-орбітальної взаємодії в оптичних та ЕПР спектрах молекул і радикалів». Уже в ранніх роботах молодого вченого прослідковувався потяг до глибокого осмислення закономірностей у молекулярних спектрах різних класів сполук і біополімерів на основі фундаментальних теорій. Б. П. Мінаєв також розробив методи розрахунку ефектів спин-орбітальної взаємодії (СОВ) на основі теорії самоузгодженого поля Хартрі-Фока і методів конфігураційної взаємодії для збуджених станів.

Працюючи на кафедрі органічної хімії ТДУ, Б. П. Мінаєв розвинув теорію спектрів комплексів із перенесенням заряду на основі нітробензену і його похідних та пояснив властивості комплексів Мезенгеймера. Нещодавно результати досліджень фосфоресценції молекул протягом останніх 50-ти років були узагальнені в роботі, надрукованій у високореєтинговому журналі «Chemical Reviews» Американського Хімічного Товариства.

Протягом 1974–1988 рр. Мінаєв Б. П. працював спочатку доцентом кафедри теоретичної фізики, а потім завідувачем кафедри фізичної хімії Карагандинського державного університету (КарДУ). Саме в КарДУ Мінаєв розробив свою знамениту теорію інтенсивностей синглет-триплетних переходів у видимій та ближній ІЧ області спектру молекулярного кисню.

У 1984 році Б. П. Мінаєв захистив докторську дисертацію за спеціальністю 02.00.04. – фізична хімія на тему: «Теоретичний аналіз і прогнозування ефектів СОВ в молекулярній спектроскопії і хімічній кінетиці». У листі за підписом академіка В. А. Легасова експертна рада ВАК СРСР дозволила Б. П. Мінаєву отримати ступінь доктора хімічних наук на основі захисту автореферату без написання дисертації. Захист пройшов в Ордена Леніна Інституті хімічної фізики імені М. М. Семенова АН СРСР в Москві і викликав великий інтерес у науковій спільноті.

До складу Вченої Ради Інституту входили провідні академіки і вчені АН СРСР (серед них два Нобелівських лауреати). У 1984 році в КарДУ була створена друга в Радянському Союзі (після МДУ) кафедра квантової хімії, яку очолив професор Б. П. Мінаєв. За цей час він підготував шість кандидатів і двох докторів наук. Наукова школа Б. П. Мінаєва зайняла міцні позиції в квантовій хімії колишнього СРСР і набула широкої популярності за кордоном.

Посилення хаосу внаслідок перебудови та розпаду СРСР змусило Б. П. Мінаєва виїхати з Казахстану. Він був запрошений за конкурсом на посаду завідувача кафедри хімії до філії Київського політехнічного інституту в м. Черкаси і з лютого 1988 року працював у цьому ВНЗ, який пізніше був реформований у Черкаський державний технологічний університет (ЧДТУ). За час роботи в ЧДТУ Б. П. Мінаєв підготував трьох кандидатів наук. Одночасно професор Мінаєв читав лекції з квантової хімії в Черкаському національному університеті імені Богдана Хмельницького (ЧНУ). У 2007 р. він перейшов на посаду завідувача кафедри органічної хімії ЧНУ, а пізніше – на посаду завідувача створеної ним кафедри хімії та наноматеріалознавства.

Таким чином, ось вже більше ніж чверть століття в Черкасах проводяться дослідження електронної будови, спектрів і хімічної реакційної здатності молекул з урахуванням спин-орбітальної та інших слабких магнітних взаємодій, початок яким покладено працями професора Мінаєва. Крім традиційного підходу до магнетохімії, коли магнітні збурення враховуються для розрахунку надтонкої структури в спектрах електронного парамагнітного резонансу (ЕПР) радикалів або ядерного магнітного резонансу (ЯМР) діамангнітних молекул, у роботах Мінаєва акцентується увага на роль триплетних станів у хімії, молекулярній електроніці, біохімії і каталізі при розрахунку СОВ, спин-спінової взаємодії, анізотропії g-фактора та інших магнітних взаємодій.

Наукові праці Мінаєва Б. П. відображають вагомі досягнення вченого в галузі квантової хімії і молекулярної електроніки. До них належать дослідження ефектів спин-орбітальної взаємодії в молекулах та їх впливу на спектри, фотохімію, люмінесценцію, провідність, магнітні та хімічні властивості молекул. Борис Пилипович є автором концепції спин-каталізу та її застосування у ферментативному, гомогенному і гетерогенному каталізі. Він вперше розрахував інтенсивності атмосферних смуг молекулярного кисню, показав роль спин-орбітальної взаємодії у формуванні магнітної фосфоресценції кисню, розробив квантову теорію фосфоресценції ненасичених вуглеводнів і барвників, спінового розщеплення в нульовому магнітному полі, надтонкої структури у триплетному стані та впливу розчинника на ці параметри електронного парамагнітного резонансу.

Б. П. Мінаєвим спільно з колегами з Королівського технологічного університету (м. Стокгольм) проведено квантово-хімічні розрахунки електронної будови ряду ферментів флавопротеїдів і купрум вмісних амінооксидаз. Ці ферменти утворюють супероксид-іон O_2^- , те ж саме відбувається і при мимовільному окисненні гемоглобіну, ферредоксинів і адреналіну. Виявилось, що активація кисню, ця вікова загадка біохімії, зводиться до дуже простого та ясного з фізичної точки зору спінового ефекту: великій спин-орбітальній взаємодії між квазівиродженими станами супероксид-іона, утвореного в радикальній парі з ферментом флавопротеїду, та швидкій спин-гратковій релаксації в цьому радикалі. Ці ідеї були висвітлені у 2002 році на конгресі в Токіо. Звідси можна зробити висновок, що найбільш ефективною медициною може бути та, що безпосередньо впливає на квантові переходи в живих клітинах за допомогою електромагнітних полів СВЧ і радіодіапазону терагерц. СВЧ поля давно використовуються в лікуванні і в діагностиці (ядерна томографія заснована на спектрах ЯМР, тобто на переходах між спіновими підрівнями ядер).

Ще одним прикладом квантової медицини є використання лазерів видимого діапазону для терапії раку. До хворої клітини підводиться барвник, потім за допомогою лазера і світловода його переводять у збуджений стан. Барвник переносить свою енергію електронного збудження на триплетний молекулярний кисень, завжди присутній в клітинних розчинах, і виходить нова активна форма 1O_2 – синглетний кисень в стані $^1\Delta_g$. Для синглетного кисню немає заборони по спіну в реакціях з діамантними речовинами, і він дуже реакційноздатний. Такий кисень вбиває хворі клітини. Теоретичним дослідженням синглетного кисню присвячено понад сотні статей Мінаєва та його учнів, захищена докторська і вісім кандидатських дисертацій.

Багато уваги Б. П. Мінаєв приділяє і проблемам екології. Поглинання стратосферного озону в ближній УФ області рятує життя на Землі від згубних променів Сонця. Мінаєвим та його учнями з ЧДТУ багато років проводилася робота за держбюджетною тематикою по розрахунках спектрів поглинання озону і його фотокаталітичного розпаду за участю оксидів галогенів. Дослідження спин-селективності процесів фотолізу цих кислот і самого озону дозволяє робити висновки про можливий вплив зовнішніх магнітних полів на озоновий шар.

В останні роки Б. П. Мінаєв приділяє багато уваги застосуванню квантової хімії у нанотехнологіях. Тепер можна збирати нанокластери «вручну», що дозволяє вбудовувати їх в напівпровідникові структури, використовувати їх як елементи пам'яті, молекулярні провідники тощо. Фулерени і нанотрубки володіють унікальними властивостями, які можна використовувати в електроніці, в квантових комп'ютерах, в діагностиці ДНК, в генній інженерії і в медицині. Тут квантова теорія безпосередньо перетинається з технологією. Розрахунками їх електронної структури займаються багато лабораторій США, Японії та інших країн. Б. П. Мінаєвим вперше враховані ефекти впливу СОВ на провідність таких полімерів і молекулярних провідників.

Мова йде про нову галузь наноматеріалознавства – спінтроніку. Ці дослідження тісно пов'язані з проблемою спін-каталізу, якою Б. П. Мінаєв займається багато років.

За час роботи в Черкасах Б. П. Мінаєв показав, що ефекти спін-орбітальної взаємодії відіграють важливу роль у багатьох фізичних, хімічних і біологічних процесах. Вони важливі в каталізі, молекулярній електроніці, хімії атмосфери, фізиці горіння, біології, диханні клітин. У 1993 році на семінарі відділу молекулярної електроніки у місті Лінчепінг (Швеція) Б. П. Мінаєв вперше акцентував увагу на тому, що в органічних світловипромінюючих діодах (ОЛЕДах) важливі ефекти спін-орбітальної взаємодії, тому що синглет-триплетні переходи втричі підвищують ефективність рекомбінації електронів і дірок при електролюмінесценції ОЛЕДів. У 1999 році в США ця ідея була втілена у життя при використанні комплексів важких іонів іридію. Мінаєв першим тоді застосував теорію функціоналу густини для розрахунку спін-орбітальної взаємодії в комплексі Ir(III) з фенілпіридилними лігандами для пояснення роботи фосфоресцентних ОЛЕДів. У подальшому ці роботи заклали основу для нових напрямків у розвитку молекулярної електроніки у співробітництві з кафедрою електронних приладів Національного університету «Львівська політехніка». Цикл робіт по ОЛЕДах узагальнений в огляді, опублікованому в журналі *Physical Chemistry Chemical Physics* у 2014 р., який за даними агенції Scopus процитований уже близько 200 разів.

Новий напрям у розвитку кафедри хімії та наноматеріалознавства ЧНУ був започаткований у 2011 році і пов'язаний з дослідженнями циркуленів. Ці матеріали привернули увагу Бориса Пилиповича завдяки своїй високій симетрії і тим, що їх стали використовувати для ОЛЕДів. Було проведено великий цикл квантово-хімічних розрахунків електронної будови, ІЧ та УФ спектрів тетраоксациркуленів, їх магнітних і ароматичних властивостей. Були запропоновані моделі нових алотропних модифікацій графену. Зокрема, стаття «DFT characterization of a new possible graphene allotrope» в журналі «*Chemical Physics Letters*» видавництва «Elsevier» була винесена на обкладинку журналу за вибором редактора як найбільш значущої статті у даному номері.

Багато уваги Борис Пилипович приділяє роботі з молоддю. У роботі з аспірантами Борис Пилипович дуже вимогливий і одночасно дуже щедрий: він постійно ділиться своїми знахідками, дарує ідеї і взагалі дуже допомагає в цій важкій роботі по розрахунку електронних властивостей молекул. Під його керівництвом виконано та захищено 16 дисертаційних робіт на здобуття наукового ступеня кандидата хімічних наук та 4 – доктора хімічних наук.

Науковий доробок Б. П. Мінаєва складає понад 600 статей у фахових світових журналах у сфері квантової хімії та 6 монографій. Три з них – у видавництві «Наука»: «Теория электронного строения молекул» (1988), «Квантовая электрохимия алкалоидов» (1986), «Оптические и магнитные свойства триплетного состояния» (1983). Підручник «Органічна електроніка» (2014) був виданий у Національному університеті «Львівська Політехніка», монографія «Електронна будова та спектральні властивості гетероциркуленів» (2017) – у видавництві ЧНУ. Два великих розділи опубліковані у монографіях «Organic Light Emitting Diode – Material, Process and Devices» (2011) та «Handbook of Computational Chemistry» (2017). Університет Лінчепінгу (Швеція) опублікував об'ємну роботу «Spin Catalysis» за 5 років роботи Б. Мінаєва. Роботи професора Мінаєва Б. П. добре відомі у світі, опубліковані у провідних міжнародних наукових журналах і широко цитуються у світовій науковій літературі. На сьогоднішній день, за даними всесвітньої агенції «Scopus», Мінаєв Б. П. має рейтинг Хірша $h = 36$.

Борис Пилипович є лауреатом світової премії «World Lifetime Achievement Award ABI-USA-1999», нагороджений медаллю «25 років Центрально-Казахстанському

відділенню національної АН Республіки Казахстан» за заслуги у розвитку хімічної науки республіки (2010), почесним званням «Заслужений діяч науки і техніки України» (2011), премією «Scopus Award Ukraine» (2016), Грамотою та медаллю Кабінету Міністрів України (2017). У червні 2016 року Б. П. Мінаєв був обраний академіком Академії наук Вищої школи України.

Колектив ННІ природничих наук ЧНУ, редакційна колегія журналу «Вісник Черкаського університету», учні та колеги вітають професора Мінаєва Бориса Пилиповича з 75-річчям та бажають йому подальшої плідної роботи.

Література

1. Литвин В. А., Мінаєва В. О., Карауш-Кармазін Н. М., Баришніков Г. В. Учений, учитель, ентузіаст. Борис Пилипович Мінаєв. До 75-го дня народження. Черкаси : Вид. Чабаненко Ю. А., 2018. 80 с.
2. Мінаєв Борис Пилипович: доктор хімічних наук, професор, заслужений діяч науки і техніки України. Біобібліографічний покажчик. Черкаси: Вид. від. ЧНУ ім. Б. Хмельницького, 2012. 117 с.
3. Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького. К.: Світ Успіху, 2009. 207 с.
4. Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького. Черкаси: Вертикаль, 2016. 184 с.

References

1. Litvin V. A., Minaeva V. A., Karaush-Karmazin N. N., Baryshnikov G. V. (2018) Scientist, Teacher, Enthusiast. Boris Filipovych Minaev: On the 75th anniversary. Cherkasy : Chabanenko Yu. A., 80.
2. Minaev Boris Filippovich: Doctor of Chemical Sciences, Professor, Honored Worker of Science and Technology of Ukraine. Bibliographic index. (2012). Cherkasy: Pub. Depart. of the B. Khmelnytsky ChNU, 117. (in Ukr.).
3. Bohdan Khmelnytsky National University of Cherkasy. K.: *Svit Uspikhu [The World of Success]*, 2009. 207 . (in Ukr.).
4. Bohdan Khmelnytsky National University of Cherkasy. Cherkasy: *Vertikal' [Vertical]*, 2016. 184. (in Ukr.).

Summary. *Gavrilyuk M. N., Lyzohub V. S., Panchenko O. O., Karaush-Karmazin N. M., Minaeva V. O. On the 75th Anniversary of Birthday and 55 years of Scientific Activity of the Doctor of Chemical Sciences, Professor, Honored Science and Technology Worker of Ukraine – Boris Filipovych Minaev. The article highlights the main periods of life, scientific and pedagogical activity of the Doctor of Chemical Sciences, Professor, Head of the Department of Chemistry and Nanomaterials Science – Boris Filippovich Minaev. The main directions of Minaev's scientific interests are the spin-orbit coupling effects in molecules and their influence on spectra, biochemistry, luminescence and chemical reactivity. His scientific works are well-known in the world. They are published in the leading international journals and are widely cited in the scientific literature. According to Scopus agency the Hirsch index of Minaev B. F. equals $h = 36$.*

Key words: *Minaev Boris Filippovich, quantum chemistry, spin-orbit coupling effects, Hirsch index.*

Гаврилюк М. Н., Лизогуб В. С., Панченко О. О.,
Карауш-Кармазін Н. М., Мінаєва В. О.

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією 07.08.2018
Прийнято до публікації 25.10.2018

ВПЛИВ КУТОВОГО ТА ЛІНІЙНОГО ВЕСТИБУЛЯРНОГО НАВАНТАЖЕННЯ НА КРОВОНОСНУ СИСТЕМУ ФЕХТУВАЛЬНИКІВ РІЗНИХ ВІКОВИХ ГРУП

Обґрунтована специфічна методика створення вестибулярного навантаження для спортсменів-фехтувальників за допомогою лінійного різнонаправленого прискорення. Для створення лінійного прискорення була спроектована спеціальна платформа. Кутові прискорення здійснювалися із застосуванням обертальної проби в кріслі Барані за методикою В. І. Воячека. Визначалися показники роботи кровоносної системи кожного спортсмена за змінами частоти серцевих скорочень, артеріального та пульсового тиску. Показники вимірювалися до і після вестибулярного навантаження. Дослідження показали, що реакція спортсменів на вестибулярне навантаження за обох видів прискорень різна, що свідчить про залежність вегетативних реакцій, викликаних подразненням вестибулярного апарату людини, від особливостей діяльності ВНС. Встановлено рівень і характер змін всіх обраних показників діяльності системи кровообігу при застосуванні різних форм вестибулярного навантаження.

Виявлено, що після лінійних прискорень всі показники діяльності кровоносної системи у спортсменів обох вікових груп змінилися так, як і після куткових, але величина змін була меншою, тому що лінійні прискорення є звичними для фехтувальників. Порівняння змін реакції кровоносної системи кадетів та дорослих фехтувальників свідчить, що амплітуда цих змін зменшується зі збільшенням віку фехтувальників внаслідок зростання їх вестибулярної стійкості та пристосованості до навантаження, що викликане лінійними прискореннями. Специфічне вестибулярне навантаження впливає на систему кровообігу фехтувальників різного віку. Однак характер цього впливу не досить виражений, тому що фехтувальники постійно тренують вестибулярний аналізатор. Зі збільшенням віку спостерігається зменшення величини змін в роботі серцево-судинної системи фехтувальників. Це може сприяти підвищенню їхньої спортивної майстерності.

Постановка проблеми. Вивчення впливу вестибулярних подразнень на організм людини завжди викликало інтерес науковців. А особливо на сучасному етапі розвитку суспільства, який характеризується появою нових сфер життєдіяльності людини, що висувають підвищені вимоги до її організму і, зокрема, до вестибулярної функції. Крім того, пересування в швидкісних видах транспорту і різноманітна рухова діяльність неминуче супроводжується різними за силою вестибулярними навантаженнями. Адже реакції організму на подразнення вестибулярного апарату дуже різноманітні й охоплюють майже всі внутрішні органи і системи: шлунково-кишковий тракт, судинну систему, секреторні органи і обмін речовин. Це пояснюється тим, що вестибулярний аналізатор є унікальним серед спеціалізованих сенсорних систем в тому сенсі, що його вторинні волокна надзвичайно широко розподіляються в центральній нервовій системі [1, 2].

Постійним компонентом реакції організму на подразнення вестибулярного апарату є вегетативні реакції, що пов'язані зі станом лабіринту і вегетативної системи в цілому, а ступінь вираженості соматичних рефлексів залежить від сили сенсорної реакції. Специфічні соматосенсорні реакції при подразненні вестибулярного апарату супроводжуються підвищенням тону вегетативної нервової системи, що пізніше викликає прояв вегетативних реакцій [3]. Як зазначалося, подразнення вестибулярного апарату змінює багато вегетативних функцій, зокрема і показники серцево-судинної системи [4, 5].

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Вивченню цих процесів присвячено чимало робіт. Спочатку дослідження були спрямовані на вияв професійних

особливостей функціонування вестибулярного апарату, тобто на людей, чия діяльність потребувала стійкості до заколисування [6, 7]. Доведено, що функціональний стан вестибулярного аналізатора не тільки значно впливає на стан людини, але часто зумовлює показання до занять тією чи іншою діяльністю.

Надалі дослідження були спрямовані на вияв вікових особливостей функціонування вестибулярного апарату, зокрема на координацію рухів та швидкість реакції у дитячому віці [8, 9]. Вони показали, що у людей з найбільшою вестибулярною стійкістю більш чітко виражене виконання специфічних для даного виду діяльності рухів, у них краще і швидше формуються рухові функції і проявляються координаційні здібності.

Потім фокус досліджень перемістився на вивчення впливу функціонального стану вестибулярної системи на прояв рухових можливостей спортсменів [10, 11]. Це спонукало фахівців у галузі спортивної медицини до вивчення доцільності та ефективності тренування вестибулярного апарату, адже більшість видів спорту пред'являють до людини підвищені вимоги до тих чи інших її функцій та систем організму. Було встановлено, що оцінка вестибулярної стійкості має пряму залежність від зростання тренуваності людини [12, 13]. Тренований організм краще захищається від надмірно великого впливу вестибулярної системи під час сильного її подразнення і забезпечує гомеостаз серцево-судинної системи і всього організму в цілому.

Особливо наочно це проявилось при дослідженні вестибулярної функції спортсменів-єдиноборців [14]. Для них вестибулярне навантаження є фоновим і невід'ємним елементом рухової активності, а тренувальні заняття на всіх етапах насичені вправами, які служать подразниками вестибулярного апарату. Це, зокрема, стосується фехтувальників, які під час бою піддаються вестибулярним навантаженням внаслідок швидких змін напрямку пересувань, ухилів і різких поворотів, а точність рухів спортсмена є однією з найважливіших умов отримання результату. Симптоматика вестибулярних порушень, як правило, характеризується підвищеною збудливістю, що супроводжується вегетативно-сенсорними і руховими розладами. Та особливо важливим для об'єктивної оцінки функціонального діапазону спортсмена, а також ступеню його тренуваності є вплив вестибулярного навантаження на реакцію кровоносної системи.

Мета. Водночас, подальшого дослідження потребує визначення впливу вестибулярного навантаження на кровоносну систему спортсменів-фехтувальників різної кваліфікації чи віку, які піддаються постійному подразненню вестибулярного апарату. Адже у фехтуванні навіть незначні зміни в роботі організму, що здатні вплинути на точність рухів спортсмена, відчуття ритму чи положення тіла в просторі, можуть відіграти ключову роль у досягненні або недосягненні бажаного результату.

Тому метою дослідження є вивчення впливу кутових та лінійних прискорень протилежних спрямованостей на систему кровообігу фехтувальників різного віку.

Матеріали та методи

Під час тренувальних занять та змагань вестибулярний апарат фехтувальників піддається впливу як кутових, так і лінійних навантажень. Причому, частка обертальних рухів досить невелика. Бій фехтувальника, навпаки, складається в основному з постійних лінійних прискорень і гальмувань, що, як відомо, також створює вестибулярне навантаження, але воно має дещо інший механізм впливу на вестибулярний апарат. Адже кутові прискорення є адекватним подразником для ампулярних рецепторів, а прямолінійні прискорення в горизонтальній і вертикальній площинах - для отолітових. Кутові або обертальні рухи призводять до переміщення ендолімфи у півколових каналах, викликаючи подразнення рецепторів їх ампулярних

частин. Прямолинійні ж прискорення викликають зміщення отолітів, спричиняючи подразнення рецепторів отолітового апарата в мішечках присінка.

Функціональну стійкість вестибулярного аналізатора можливо оцінювати за зрушенням артеріального кров'яного тиску і частотою пульсу. Артеріальний тиск – один з найважливіших параметрів, що характеризують роботу кровоносної системи. А частота серцевих скорочень (ЧСС) – важливий показник продуктивності серця і разом з тим вегетативного тону.

Наразі існує ряд методів, за якими стійкість вестибулярного аналізатора оцінюється за допомогою простих координаційних і обертальних проб [15]. Зокрема, обертальна проба в кріслі Барані за методикою В.І. Воячека [16]. Її сутність полягає в тому, що обстежуваних спортсменів обертають у кріслі Барані, сидячи з похиленою головою і заплющеними очима ліворуч впродовж 20 секунд зі швидкістю один оберт на 2 секунди. Відповідно до мети статті аналізувалися лише показники реагування кровоносної системи спортсменів.

Для створення лінійного прискорення нами була спроектована та зібрана спеціальна платформа, яка дозволила піддавати учасників лінійним прискоренням і швидко змінювати напрямок руху. Ця платформа складалася з чотирьох необертальних коліс, що витримують навантаження в 50 кг кожне, спеціального щільного піддона розміром 1м x 1м, та крісла, на якому міг з певною комфортністю перебувати будь-який учасник досліджень незалежно від його ваги чи зросту. Платформу рухало фізичне зусилля, створене лаборантом. Платформа рухалася протягом 20 секунд зі швидкістю 3 м на секунду, змінюючи напрям на протилежний кожні 2 секунди.

Показники системи кровообігу визначалися за допомогою методів полікардіографії та вимірювання артеріального тиску (АТ) за методом Короткова [17] з використанням ручного тонометра A&D Medical. Показники АТ та ЧСС визначалися до та після навантаження.

Дослідження проводилися на базі кафедри медико-біологічних дисциплін Національного університету фізичного виховання і спорту України, в спеціальній лабораторії, що відповідала потребам досліджень та всім гігієнічним нормам. В дослідженні прийняли участь 15 фехтувальників чоловічої статі, які були розподілені на дві вікові групи. В першу групу увійшло 8 спортсменів 13-16 років (кадети), у другу – 7 спортсменів від 22 до 29 років (дорослі). Вони мали різний рівень спортивної кваліфікації, але не нижче 1 розряду, не мали проблем зі здоров'ям і були віднесені до основної медичної групи. Усі досліді проводили у відповідності до Конвенції Ради Європи «Про захист прав людини і людської гідності в зв'язку з застосуванням досягнень біології та медицини: Конвенція про права людини та біомедицину (ETS № 164)» від 04.04.1997 р і Гельсінської декларації Всесвітньої медичної асоціації (2008 г.). Кожен досліджуваний підписав інформовану згоду на участь у дослідженні.

Результати та обговорення

Всі результати дослідження були зафіксовані, згруповані і занесені нами до таблиць окремо у відповідності до типу навантаження та вікової групи. Отримані показники діяльності системи кровообігу в стані спокою майже у всіх спортсменів були різними, але в межах норми, що підтверджує те, що вони є практично здоровими і дана система працює нормально.

Після проведення вестибулярної проби з використанням лінійних і кутових прискорень, і зняття показників центральної гемодинаміки стало зрозуміло, що фехтувальники даних вікових груп відповіли на неї різними змінами в системі кровообігу, проте характер цих змін на кутові і лінійні прискорення був схожим (табл.1, 2).

Таблиця 1

Вплив кутових та лінійних прискорень
на кровоносну систему фехтувальників-кадетів

| № | кутове навантаження | | | | | | | | лінійне навантаження | | | | | | | |
|---|---------------------|-------|---------------|-------|----------|-------|------------------|-------|----------------------|-------|---------------|-------|----------|-------|------------------|-------|
| | ЧСС, уд/хв | | АТ, мм рт.ст. | | | | ПТ, мм рт.ст. | | ЧСС, уд/хв | | АТ, мм рт.ст. | | | | ПТ, мм рт.ст. | |
| | до | після | сistol. | | діастол. | | до | після | до | після | сistol. | | діастол. | | до | після |
| | | | до | після | до | після | | | | | до | після | до | після | | |
| 1 | 80 | 71 | 115 | 105 | 80 | 70 | 35 | 35 | 83 | 68 | 120 | 110 | 80 | 70 | 40 | 40 |
| 2 | 84 | 72 | 95 | 105 | 60 | 65 | 35 | 40 | 85 | 74 | 90 | 95 | 60 | 65 | 30 | 30 |
| 3 | 80 | 80 | 120 | 125 | 75 | 70 | 45 | 55 | 81 | 85 | 120 | 120 | 70 | 70 | 50 | 50 |
| 4 | 90 | 84 | 105 | 100 | 70 | 60 | 35 | 40 | 91 | 87 | 100 | 100 | 70 | 65 | 30 | 35 |
| 5 | 83 | 76 | 120 | 110 | 80 | 68 | 40 | 42 | 79 | 73 | 120 | 110 | 80 | 70 | 40 | 30 |
| 6 | 65 | 67 | 115 | 115 | 70 | 70 | 45 | 45 | 61 | 64 | 110 | 115 | 70 | 70 | 40 | 45 |
| 7 | 70 | 74 | 110 | 120 | 75 | 80 | 35 | 40 | 78 | 78 | 110 | 120 | 75 | 80 | 35 | 40 |
| 8 | 70 | 60 | 120 | 105 | 75 | 70 | 45 | 35 | 66 | 59 | 120 | 110 | 70 | 70 | 50 | 40 |

Таблиця 2

Вплив кутових та лінійних прискорень
на кровоносну систему дорослих фехтувальників

| № | кутове навантаження | | | | | | | | лінійне навантаження | | | | | | | |
|---|---------------------|-------|---------------|-------|----------|-------|------------------|-------|----------------------|-------|---------------|-------|----------|-------|------------------|-------|
| | ЧСС, уд/хв | | АТ, мм рт.ст. | | | | ПТ, мм рт.ст. | | ЧСС, уд/хв | | АТ, мм рт.ст. | | | | ПТ, мм рт.ст. | |
| | до | після | сistolічне | | діастол. | | до | після | до | після | сistolічне | | діастол. | | до | після |
| | | | до | після | до | після | | | | | до | після | до | після | | |
| 1 | 83 | 78 | 109 | 118 | 67 | 77 | 42 | 41 | 80 | 78 | 118 | 122 | 75 | 78 | 43 | 44 |
| 2 | 67 | 60 | 125 | 132 | 73 | 78 | 52 | 54 | 65 | 63 | 131 | 135 | 85 | 85 | 46 | 50 |
| 3 | 71 | 66 | 128 | 135 | 81 | 86 | 47 | 49 | 70 | 68 | 133 | 140 | 80 | 85 | 53 | 55 |
| 4 | 73 | 69 | 130 | 135 | 78 | 88 | 52 | 47 | 71 | 68 | 133 | 138 | 82 | 84 | 51 | 54 |
| 5 | 75 | 75 | 135 | 140 | 82 | 85 | 53 | 55 | 75 | 73 | 130 | 140 | 76 | 88 | 54 | 52 |
| 6 | 64 | 59 | 120 | 128 | 71 | 72 | 49 | 56 | 61 | 58 | 123 | 128 | 74 | 76 | 49 | 52 |
| 7 | 81 | 78 | 130 | 134 | 86 | 90 | 44 | 44 | 77 | 74 | 134 | 138 | 82 | 83 | 52 | 55 |

Дослідження показали, що АТ, ЧСС та ПТ у відповідь на вестибулярну пробу у різних випробуваних можуть збільшуватися, зменшуватися або залишатися без змін, але середні величини змін у групах мають певну спрямованість. Це підтверджує дані вчених про те, що вегетативні реакції, викликані подразненням вестибулярного апарату людини, не в усіх однакові і залежать від особливостей діяльності ВНС [3, 5].

Завдяки детальному вивченню даних, отриманих в результаті досліджень, було визначено, що у фехтувальників-кадетів при кутовому навантаженні ЧСС змінилася в середньому на 6,2 уд/хв., систолічний артеріальний тиск у наймолодшій групі змінився в середньому на 8,1 мм/рт.ст., діастолічний – на 6,5 мм/рт.ст., а пульсовий тиск – на 4,6 мм/рт.ст.

При застосуванні лінійних прискорень характер змін був ідентичним, але менш вираженим: систолічний артеріальний тиск змінився в середньому на 7,5 мм/рт.ст., діастолічний – на 4,3 мм/рт.ст., такою ж була зміна пульсового тиску – на 4,3 мм/рт.ст. Зміна ЧСС була в середньому такою ж, як і при кутових прискореннях – 6,2 уд/хв.

Всі дорослі фехтувальники також відповідали на вестибулярне навантаження змінами в роботі серцево-судинної системи. Зміни ЧСС коливалися від 0 до 7 уд/сек

при кутових прискореннях і в межах 2-3 уд/сек при лінійних. Пульсовий тиск спортсменів змінювався в середньому на 5 відсотків.

У цій групі також була відмічена однотипність реакцій на лінійні прискорення в порівнянні з кутовими. Всі показники діяльності кровоносної системи у дорослих спортсменів після лінійних прискорень змінилися так само, як і після кутових. Величина змін, як і у кадетів, була меншою: ЧСС змінилася в середньому на 2,4 уд/хв (при кутових прискореннях – на 4,1 уд/хв.), систолічний артеріальний тиск – на 5,6 мм/рт.ст. (при кутових – на 6,4 мм/рт.ст.), діастолічний – на 3,6 мм/рт.ст. проти 5,4 мм/рт.ст. при кутових прискореннях, а пульсовий тиск змінився на 2,5 мм/рт.ст.

Така динаміка показників кровоносної системи при застосуванні вестибулярного навантаження свідчить про більшу стійкість вестибулярного апарату фехтувальників різних вікових груп до лінійних різнонаправлених прискорень. Наведені відхилення реакції на лінійні прискорення від реакції на кутові прискорення є наслідком того, що вестибулярний апарат, як зазначено у багатьох наукових працях з фізіології та спортивної медицини, піддається тренуванню [10, 12], а лінійні прискорення є звичними для фехтувальників. Саме тому їхня реакція на лінійні прискорення менш виражена, ніж на кутові.

З причини кращої тренуваності порівняльний аналіз змін на вестибулярні навантаження кровоносної системи підлітків і дорослих спортсменів показав менші зміни у дорослих фехтувальників порівняно із кадетами. Наприклад, при лінійних прискореннях ЧСС дорослих змінилася в середньому на 2,4 уд/хв., а у кадетів – на 6,2 уд/хв., систолічний артеріальний тиск – на 5,6 мм/рт.ст., у кадетів – на 7,5 мм/рт.ст., діастолічний – на 3,6 мм/рт.ст. проти 4,3 мм/рт.ст. у кадетів, а пульсовий тиск змінився на 2,5 мм/рт.ст., коли у кадетів ця зміна була 4,3 мм/рт.ст. Тобто, отримані нами дані ілюструють, що зростання тренуваності вестибулярного аналізатора спортсменів призводить як до підвищення стійкості організму, зокрема кровоносної системи, до дії вестибулярних подразників, так і до підвищення спортивної майстерності [4,14]. Зокрема, у фехтувальників, внаслідок здійснення ними великої кількості різних пересувань, ухилів, ударів та уколів з різкою зміною бойової дистанції під час бою спостерігається більша стійкість організму саме до лінійного вестибулярного навантаження.

Висновки

Дані дослідження свідчать про різну реакцію ЧСС та АТ спортсменів різних вікових груп як на обертальну пробу в кріслі Барані, так і на лінійні різнонаправлені прискорення. Це підтверджує дані вчених про те, що вегетативні реакції, викликані подразненням вестибулярного апарату людини, не в усіх однакові і залежать від особливостей діяльності ВНС. А порівняння змін показників кровоносної системи кадетів та дорослих фехтувальників свідчать про те, що величина змін в роботі системи кровообігу зменшується зі збільшенням віку фехтувальників через підвищення їх вестибулярної стійкості та пристосованості до навантаження, що викликане лінійними прискореннями. Вестибулярний аналізатор піддається тренуванню, і в разі низької чутливості і високої стійкості вестибулярного апарату вегетативні реакції протікають менш виражено.

Результати проведеного дослідження дозволять підвищити ефективність медико-біологічного забезпечення спортивної підготовки фехтувальників різних вікових груп. Крім того, надалі слід розширити дані дослідження і визначити, як впливає вестибулярна стійкість фехтувальників на подальше зростання результату спортсменів у різних вікових групах.

Література

1. Кунельская Н.Л. Головокружение с позиции отоневролога. Consilium Medicum-, 2007. Т. 9. № 12. С. 68-72.

2. Gresty M. Clinical neurophysiology of the vestibular system. *Brain*. 2002. № 125. С. 924-926. <https://doi.org/10.1093/brain/awf074>
3. Шишко Д.В., Савіна К.Д. Механіка роботи серця в умовах втрати рівноваги. *Педагогіка, психологія та медико-біологічні проблеми фізичного виховання і спорту*. 2011. №5. С. 83-85.
4. Назаренко А.С., Чинкин А.С. Сердечно-сосудистые, двигательные и сенсорные реакции спортсменов разных специализаций на вестибулярное раздражение. *Физиология человека*. 2011. Т. 37. № 6. С. 98-105.
5. Тарабрина Н.Ю. Роль активной тракционно-ротационной миорелаксации в коррекции реакций сердечно-сосудистой системы спортсменов с различным исходным вегетативным тонусом на действие вестибулярной нагрузки. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія*. 2012. Вип. 15. С.217-225.
6. Афонін В.М. Спеціальна (вестибулярна) підготовка військовослужбовців. *Педагогіка, психологія та медико-біологічні проблеми фізичного виховання і спорту*. 2011. № 2. С.7-9.
7. Young L.R. Vestibular reactions to spaceflight: human factors issues. *Aviat Space Environ Med.* – 2000. № 71(9). С. 100–104.
8. Івашченко О. В., Карпунець Т.В., Крінін Ю.В. Вікова динаміка функціональної, координаційної й силової підготовленості дівчат 8-9 класів. *Теорія та методика фізичного виховання*. 2014. № 1. С. 34-42.
9. Масляк И. П. Влияние показателей вестибулярной устойчивости на проявление быстроты у младших школьников. *Научный часопис НПУ імені М.П. Драгоманова*. 2015. Вип. 10 (65). С.101-105.
10. Ровний А. С., Ільїн В. М., Лизогуб В. С., Ровна О. О. Фізіологія спортивної діяльності: підручник. Харків: ХНАДУ, 2015. 556 с.
11. Чинкин А. С. Вестибулярная устойчивость спортсменов разных видов спорта. *Поволжский: ГАФКСИТ*, 2011. 167 с.
12. Моїсенко О. К., Горчанюк Ю. А., Горчанюк В. А. Визначення функціонального стану вестибулярного аналізатора волейболістів 14-15 років під впливом спеціально-спрямованих вправ. *Слобожанський науково-спортивний вісник*. Харків : ХДАФК, 2015. № 2(46). С. 133-137.
13. Харченко Є. С. Динамика соматических показателей баскетболистов под влиянием специальных упражнений, направленных на повышение устойчивости вестибулярного анализатора. *Слобожанський науково-спортивний вісник*. Харків: ХДАФК, 2016. № 3 (53). С. 104-108.
14. Тарабрина Н.Ю., Грабовская Е.Ю. Миовисцеральные реакции на вестибулярные нагрузки у спортсменов-единоборцев: монографія. Москва: РУСАЙНС, 2018. 176 с.
15. Полещук Н.К., Зайцев А.А., Макаревский А.Б. Вестибулярные нагрузки и их мультимодальное моделирование на специальных тренажерах. *Известия Балтийской государственной академии рыбопромыслового флота*. 2015. 2 (32). С.111-115.
16. Воячек В. И. Современное состояние вопроса о физиологии и клинике вестибулярного аппарата. *Журн. ушн., нос. и горл. бол.* 1923. № 3-4. С. 36-42.
17. Коротков, Н. С. К вопросу о методах исследования кровяного давления. *Известия Императорской Военно-медицинской академии*. 1905. Т. 11. С. 365-367.

References

1. Kunelskaya , N.L. (2007). Dizziness from the position of the otoneurologist. *Consilium Medicum*, 9(12), 68–72 (in Rus).
2. Gresty, M. (2002). Clinical neurophysiology of the vestibular system. *Brain*, 125, 924–926. <https://doi.org/10.1093/brain/awf074>.
3. Syshko, D.V, Savina, K.D. (2011). Mechanics of heart work in conditions of equilibrium loss. *Pedahohika, psykholohiia ta medyko-biolohichni problemy fizychnoho vykhovannia i sportu [Pedagogics, Psychology, Medical-Biological Problems of Physical Training and Sports]*, 5, 83-85 (in Ukr).
4. Nazarenko, A.S, Chinkin, A.S. (2011). Cardiovascular, motor and sensory reactions of athletes with different specializations on vestibular irritation. *Fiziologiya cheloveka [Human Physiology]*, 37(6), 98-105 (in Rus).
5. Tarabryna, N.Ju. (2012). The role of active traction-rotational miorelaksation in correction of reactions cardiovascular system of athletes with different initial vegetative tone on the action of the vestibular load. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho universytetu imeni V.N.Karazina. Serii: biolohiia [The Journal of V.N.Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"]*, 15 (1008), 217-225 (in Ukr).
6. Afonin, V.M. (2011). Special (vestibular) training of servicemen. *Pedahohika, psykholohiia ta medyko-biolohichni problemy fizychnoho vykhovannia i sportu [Pedagogics, Psychology, Medical-Biological Problems of Physical Training and Sports]*, 2, 7-9 (in Ukr).
7. Young, L.R. (2000). Vestibular reactions to spaceflight: human factors issues. *Aviat Space Environ Med*, 71(9), 100–104.
8. Ivashhenko, O.V. (2014). Age dynamics of functional, coordination and strength preparedness girls 8-9 classes. *Teoriia ta metodyka fizychnoho vykhovannia [Theory and Methods of the Physical Education]*, 1, 34-42 (in Ukr).

9. Masljak, Y.P. (2015). The effect of indicators of vestibular stability on the manifestation of speed of junior high school students. *Naukovyi chasopys NPU imeni M.P. Drahomanova [Science magazine National Pedagogical Dragomanov University]*, 10(65), 101-105 (in Ukr).
10. Rovnyj, A.S., Il'i'n, V.M., Lizohub, V.S., Rovna, O.O. (2015). Physiology of sports activity. Kharkiv: KhNADU. 556 (in Ukr).
11. Chinkin, A.S. (2011). Vestibular stability of athletes of various sports. Povolzhskyy, Russia: HAFKSYT, 167 (in Rus).
12. Moiseienko, O.K., Gorchanjuk, Ju.A., Gorchanjuk, V.A. (2015). Determination of the functional state of the vestibular analyzer of volleyball players 14-15 years under the influence of specially-directed exercises. *Slobozhanskyi naukovo-sportyvnyi visnyk [Slobozhansky scientific and Sports Bulletin]*, 2(46), 133-137 (in Ukr).
13. Harchenko, Є.S. (2016). Dynamics of somatic indicators of basketball players under the influence of special exercises aimed at increasing the vestibular stability analyzer. *Slobozhanskyi naukovo-sportyvnyi visnyk [Slobozhansky scientific and Sports Bulletin]*, 3 (53), 104–108 (in Ukr).
14. Tarabryna, N.Ju., Grabovskaja, E.Ju. (2018). Myovisceral reactions to vestibular loads of single combat sportsmen. Moscow: RUSAJNS, 176 (in Rus).
15. Poleshchuk, N.K., Zajcev, A.A., Makarevskij, A.B. (2015). Vestibular loads and their multimodal simulation on special simulators. *Izvestiya Baltijskoy gosudarstvennoy akademii ryibopromyislovogo flota [Tidings of the Baltic State Fishing Fleet Academy]*, 2(32), 111-115 (in Rus).
16. Vojachek, V.I. (1923). The current state of the question of physiology and clinic of the vestibular apparatus. *Zhurnal ushnykh nosovykh i gorlovykh bolezney [Journal of ear, nose and throat diseases]*, 3–4, 36–42 (in Rus).
17. Korotkov, N.S. (1905). On the question of methods of blood pressure research. *Izvestiya Imperatorskoy Voенno-meditsinskoy akademii [Tidings of the Imperial Military Medical Academy]*, 11, 365-367 (in Rus).

Summary. Andreyuk N. L. The impact on the blood system of angular and linear vestibular pressure for different age groups of fencers

Introduction. Summarizing of the conclusions of scientists about the effect of vestibular loading on the human body, in particular on the circulatory system, is very relevant.

Purpose. The purpose was to research speeding of angular and linear accelerations of opposite directions on the blood system of fencers with different age.

Methods. The specific method of the establishment of a vestibular load for sportsmen-fencers with help of linear multi-directional speeding is substantiated. A special platform was designed to create a linear speeding. Angular accelerations were implemented with using rotational test in the Bárány chair according to V.I. Boyachek. Performance indicators of the circulatory system (change in heart rate, arterial pressure and pulse pressure) were defined for each athlete. Indicators were measured before and after vestibular loading. Athletes were divided into two age groups - teens and adults.

Results. Research has shown that the reaction of athletes to the vestibular load for both types of speeding is different. This evidences a dependency of vegetative reactions resulting from irritations of the vestibular apparatus of human on features of the HNS. The level and character of changes of all selected indicators of activity of the blood system during use different forms of vestibular loading are established.

Originality. It was established, all the indicators of the athletes' blood system of both age groups changed in the same way as after linear speeding as angular speeding. But the magnitude of the changes was less after linear speeding, because this changes are commonplace for fencers. A comparison of changes of reaction of the cadet fencer' and adult fencers' blood system reflects the amplitude of these changes decreases with the increasing of the age of fencers because their vestibular stability and load adaptability grows which is due to linear speeding.

Conclusion. The specific vestibular loading affects the blood system of fencers of various ages. However, the character of this influence is not quite pronounced, because fencers constantly trains the vestibular analyzer. There is a decrease in the magnitude of changes of the work of the fencer' cardiovascular system with increasing age. This can help increase their athletic skills.

Key words: angular vestibular loading, linear speeding, vestibular analyzer, blood circulation system, fencing.

Національний університет фізичного виховання і спорту України

Одержано редакцією 18.05.2018
Прийнято до публікації 25.10.2018

ЗВ'ЯЗОК ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ РУХЛИВОСТІ НЕРВОВИХ ПРОЦЕСІВ З УСПІШНІСТЮ ІГРОВОЇ ДІЯЛЬНОСТІ ВОЛЕЙБОЛІСТІВ ВИСОКОЇ КВАЛІФІКАЦІЇ

У статті розглядається питання зв'язку функціональної рухливості нервових процесів волейболістів високої кваліфікації з успішністю ігрової діяльності та виконання тактико-технічних прийомів гри у нападі та захисті. Встановлено, що волейболісти з високими показниками функціональної рухливості нервових процесів характеризувалися високою успішністю ігрової діяльності відносно гравців з низьким рівнем досліджуваної типологічної властивості. Представлені результати є новими так як розкривають та доповнюють сучасні наукові дані про роль функціональної рухливості нервових процесів у формуванні ігрової майстерності волейболістів високої кваліфікації.

Ключові слова: *нейродинамічні властивості, центральна нервова система, функціональна рухливість нервових процесів, успішність ігрової діяльності, тактико-технічні прийоми гри, спортивна кваліфікація.*

Постановка проблеми. Сучасний волейбол характеризується високою швидкістю непередбачуваних змін ігрових ситуацій, які вимагають від спортсмена миттєво реагувати та діяти. Але, у зв'язку із індивідуальними особливостями та здібностями, не кожен гравець, що перебуває на майданчику може успішно та ефективно діяти. Це пов'язано із недостатньо чітким розумінням тактичних взаємодій гравців як власної команди так і дій суперника, а також із індивідуально низькою швидкістю обробки інформації, і, як результат запізненою реакцією у відповідь [1, 2, 3]. У науковій літературі існують результати досліджень щодо ролі психофізіологічних особливостей для формування тактико-технічної підготовленості спортсменів [1, 4, 5, 6, 7]. Особливої уваги заслуговують ті психофізіологічні властивості, які є вирішальними для успішної ігрової діяльності та виконання тактико-технічних прийомів гри.

Аналіз останніх публікацій. Спорт вищих досягнень потребує постійного оновлення методів та шляхів спортивного удосконалення [8]. Саме тому, особливої уваги заслуговують пошуки підходів до розробки модельних характеристик спортсмена та показників успішності змагальної діяльності. Одним із перспективних напрямків є медико-біологічні та психофізіологічні дослідження так як дозволяють виявити генетично детерміновані, базові властивості особистості, що можуть бути надійними критеріями успішності ігрової діяльності [9, 10, 11, 12, 13]. Відомо, що функціональна рухливість нервових процесів (ФРНП) має вагоме значення у здатності індивіда до аналізу та обробки інформації, особливо в умовах граничних фізичних навантажень [10, 11]. Тому, на нашу думку, актуальним питанням для психофізіології є вивчення властивості ФРНП і, як вона зв'язана зі становленні техніко-тактичних дій та успішності ігрової діяльності волейболістів.

Мета: з'ясувати роль функції рухливості нервових процесів у становленні техніко-тактичних дій та успішності ігрової діяльності волейболістів високої кваліфікації.

Матеріали і методи

Використовували наступні методи: аналіз, науково-методичної літератури, комп'ютерне тестування ФРНП проводили на приладі – Діагност 1 [12]. При появі на

екрані фігури «квадрат», була необхідність натискати праву кнопку, «кола» – ліву кнопку, «трикутника» – ігнорувати сигнал. Вразі правильної відповіді експозиція наступного сигналу автоматично скорочувалася на 20 мс. Оцінку ФРНП проводили за часом необхідним для виконання завдання по переробці 120 сигналів у режимі «зворотного зв'язку».

Успішність ігрової діяльності волейболістів визначалася за експрес-оцінкою успішності виконання тактико-технічних прийомів гри такими параметрами:

1) Оцінка успішності виконання окремих тактико-технічних дій спортсменом: А – атака; Б – блок; П – передача; Пр – прийом; Пд – подача; Г – гра в захисті розраховувався за формулою окремо для кожного технічного елементу гри, як приклад: $A = (Ae/N)$, де А – оцінка успішності виконання атакуючого удару, Ae – кількість позитивно виконаних атакуючих ударів, N – загальна кількість атакуючих ударів. За таким же принципом було розраховано коефіцієнти ефективності виконання блоку, подачі, прийому, передачі, гри в захисті.

2) Оцінка успішності ігрової діяльності спортсмена (ОЕІДС) – (Е), значення якого для кожного конкретного гравця визначалося за формулою: $E = (A+B+P+Pr+Pd+G)/N$; де Е – загальна оцінка успішності ігрової діяльності; А – успішність виконання атакуючого удару; Б – успішність виконання блоку; П – успішність виконання другої передачі; Пр – успішність виконання прийому м'яча після подачі; Пд – успішність виконання подачі; Г – успішність гри в захисті після атакуючих ударів; N – загальна кількість виконаних технічних прийомів гри. Відповідно до заздалегідь розробленої 4-х бальної шкали було проведено аналіз успішності виконання тактико-технічних прийомів гри і виставлена оцінка (протокол успішності виконання тактико-технічних прийомів гри) (табл.1).

Таблиця 1

Протокол реєстрації ефективності виконання техніко-тактичних елементів гри у волейболі за 4-х бальною шкалою

| ТТ елементи Шкала оцінювання | 4-бали | 3-бали | 2-бали | 1-бал | Оцінка |
|---------------------------------|--------|--------|--------|-------|--------|
| Атака | | | | | |
| Блок | | | | | |
| Прийом | | | | | |
| Подача | | | | | |
| Передача | | | | | |
| Гра в захисті | | | | | |

4-х бальна шкала оцінювання техніко-тактичних прийомів гри: оцінки 4 і 3 є позитивним, а 2-1 негативними по шкалі оцінювання виконання тактико-технічного прийому гри.

Дослідження проводили на базі ВК «Імпексагро-Спорт» м. Черкаси, ВК «Фаворит» м. Лубни, СК «Суміхімпром» м. Суми, ВК «СумДу» м. Суми, Загалом у дослідженні прийняло участь 25 волейболістів рівня – КМС та 20 – Майстрів спорту України з волейболу.

Результати та їх обговорення

Враховуючи те, що кінцевий результат виступу на змаганнях залежить від успішності виконання тактико-технічних прийомів гри кожного окремого гравця і команди, ми провели кореляційний аналіз показників ФРНП та експертної оцінки ігрової діяльності. Встановили, що між досліджуваними перемінними існує зв'язок на

рівні $r = 0,29$ ($p < 0,05$). Це вказує на те, що у більшості випадків волейболісти з високою ФРНП характеризувались і більш високою експертною оцінкою успішності ігрової діяльності, і, навпаки. Для підтвердження виявленого зв'язку ми провели експертну оцінку і порівняли успішність виконання окремих елементів гри у групах волейболістів з різним рівнем ФРНП (табл. 2).

Таблиця 2

Зв'язок функціональної рухливості нервових процесів з оцінкою успішності ігрової діяльності волейболістів високої кваліфікації

| Досліджувані показники | Рівні функціональної рухливості нервових процесів | | Критерій вірогідності різниць, P |
|---|---|-------------------|----------------------------------|
| | Вище за середній | Нижче за середній | |
| Загальна оцінка успішності ігрової діяльності | 5,37 | 4,54 | $p > 0,05$ |
| Оцінка успішності атакуючих дій | 6,1 | 5,65 | $p > 0,05$ |
| Оцінка успішності захисних дій | 4,65* | 3,4 | $p < 0,05$ |

В результаті було виявлено, що волейболісти з вище за середній рівень ФРНП мали вищу загальну оцінку успішності так і атакуючих та захисних дій. Вірогідні відмінності між групами з вище за середній та нижче за середній рівень ФРНП були виявлені тільки за показниками експертної оцінки успішності виконання техніко-тактичних дій у захисті ($p < 0,05$). Встановлені вірогідні кореляції та виявлені відмінності успішності виконання ігрових тактико-технічних дій у захисті дій у волейболістів з вище за середній рівень ФРНП дозволяють висловити припущення, що в основі такого зв'язку лежать спільні нейрофізіологічні механізми. Імовірно у волейболістів з високим рівнем ФРНП під час виконання ігрових дій у захисті формується більш досконала функціональна система, що забезпечує переробку ігрової інформації. Така нейромережа можливо має більше асоціативних зав'язків, ніж у осіб з низьким рівнем досліджуваної типологічної властивості.

Виявлена особливість більш успішного виконання тактико-технічних прийомів гри у захисті та їх зв'язок з ФРНП може свідчити на користь того, що під час гри виникає непередбачувана ігрова ситуація, коли необхідно швидко реагувати на обманні дії суперника чи швидко зміну напрямку руху м'яча після атаки та блоку. Тому гравцю у захисті потрібно у надзвичайно короткий проміжок часу проаналізувати ігрову позицію на майданчику, швидко знайти оптимальне рішення продовження ігрової ситуації та реалізувати власну рухову дію, що знаходиться у відповідному зв'язку з високо генетично детермінованими індивідуально-типологічними властивостями центральної нервової системи – ФРНП [10, 13]. У разі недостатнього рівня ФРНП у волейболістів частіше виникає часова і просторова депривація, яка знижує ефективність гри та впливає на успішність виконання техніко-тактичних дій. У разі виконання ігрових дій у нападі залежність між досліджуваними типологічними властивостями центральної нервової системи та успішністю ігрової діяльності дещо менша, так як дії волейболістів характеризуються більш передбачуваними ігровими ситуаціями.

Виявлену особливість волейболістів з вище за середній рівень ФРНП та їх успішніше виконання тактико-технічних прийомів гри у захисті можна використовувати при відборі та прогнозуванні гри для гравців «ліберо», основним

завданням на майданчику якого є прийом та гра в захисті, а також для гравців «другого темпу», які виконують основне навантаження при організації захисних дій команди.

Висновки

1. Встановлено кореляційний зв'язок властивості функціональної рухливості нервових процесів з експертною оцінкою ігрової діяльності волейболістів високої кваліфікації.

2. Виявлено, що волейболісти з високими показниками функціональної рухливості нервових процесів характеризувалися більш високими показниками експертної оцінки успішності ігрової діяльності в порівнянні із волейболістами з рівнем функціональної рухливості нервових процесів нижче за середній.

3. Встановлено, що волейболісти з високими показниками функціональної рухливості нервових процесів мали достовірну відмінність оцінки успішності виконання захисних дій у порівнянні із волейболістами з рівнем функціональної рухливості нервових процесів середній та нижче за середній ($p < 0,05$).

4. Результати можуть бути використані при відборі молодих гравців за показниками ФРНП на ігрові позиції, що є основними при організації гри у захисті.

Напрямки подальших досліджень. Перспектива подальших досліджень стосується виявлення вікових особливостей психофізіологічних функцій волейболістів в умовах ігрової діяльності.

Література

1. Козина Ж. Л. Модели индивидуальных особенностей пловцов в ластах на основе физиологического и психофизиологического тестирования. *Педагогика, психология и медико-биологические проблемы физического воспитания и спорта*. 2008. (№1). С. 74–80.
2. Оцінювання психофізіологічних станів у спорті: монографія / Георгій Коробейніков, Євген Приступа, Леся Коробейнікова, Юрій Бріскін. Львів : ЛДУФК, 2013. 312 с.
3. Ровний А.С., Лизогуб В.С. Психосенсорні механізми управління рухами спортсменів : монографія. Харків : ХНАДУ, 2016. 359 с.
4. Базилевський А. Г. Індивідуальна тактична підготовка юних баскетболістів у річному циклі тренування з використанням інтерактивних технологій : автореф. дис. ... канд. наук. з фіз. вих. і спорту : 24.00.01. Київ, 2012. 20 с.
5. Супрунович В. О. Формування та методика удосконалення тактичного мислення футболістів різного віку та статі : автореф. дис. ... канд. наук. з фіз. вих. і спорту : 24.00.01. Київ, 2013. 19 с.
6. Фролова Л. С. Влияние психофизиологического состояния гандболисток разной квалификации на их подготовленность. *Физическое воспитание студентов*. 2012. (№3). С. 72-74.
7. Gabbett T. The use of physiological, anthropometric, and skill data to predict selection in a talent-identified junior volleyball squad. *Journal of Sports Science*. 2007. (№25). P. 1337–1344.
8. Платонов В. Н. Переодизация спортивной подготовки тренеровки теория и ее практическое применение. Київ : Олимпийская литература, 2013. С. 125-126.
9. 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.
10. Лизогуб В. С. Індивідуальні психофізіологічні особливості людини та професійна діяльність. *Фізіологічний журнал*. 2010. (№1). С. 148 – 151.
11. 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.
12. Макаренко М. В., Лизогуб В.С. Онтогенез психофізіологічних функцій людини. Черкаси : Вертикаль, 2011. 256 с.
13. Ровний А.С., Ільїн В.М., Лизогуб В.С., Ровна О.О. Фізіологія спортивної діяльності. Харків : ХНАДУ, 2015. 556 с.

References

1. Kozina J.L. (2008). Models of individual peculiarities of swimmers in the fins on the basis of physiological and psychophysiological testing. *Pedahohyka, Psykholohyia I Medyko-Byolohycheskye Problemy Fyzycheskoho Vospytanyia I Sporta*. (Pedagogy, psychology and medical-biological problems of physical education and sports). Kharkiv. №1. 74-80 (in Ukr.)
2. Korobeynikov G.V. (2013). Estimation of psychophysiological states in sports. Lviv: LDUFK. 312 (in Ukr.)

3. Rovnii A.S. (2016) Psychosensory mechanisms for controlling the movements of athletes. Kharkiv: KhNADU. 359 (in Ukr.)
4. Bazilevsky A.G. (2012). Individual tactical training of young basketball players in annual cycles of training using interactive technologies. Sc cand dis. Kiev, 20 (in Ukr.)
5. Suprunovich V.O. (2013). Formation and methods of improving the tactical thinking of players of all ages and sex. Sc cand dis. Kiev, 19 (in Ukr.)
6. Frolova L.S. (2012). The Influence of the Psychophysiological Condition of Handball Players of Different Qualifications on Their Preparedness. Fizychnе Vykhovannia Studentiv. (*Physical Education of Students*). Kharkiv. №3. 72–74 (in Ukr.)
7. Gabbett T. (2007). The use of physiological, anthropometric, and skill data to predict selection in a talent-identified junior volleyball squad. Zhurnal Sportyvnykh Doslidzhen. (*Journal of Sports Science*). London. №25. 1337–1344 (in Uk.)
8. Platonov V.N. (2013). Reorganization of sport training, General Theory and Its Practical Application. Kiev, 125-126.
9. 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.)
10. Lizogub V.S. (2010). Individual psychophysiological features of a person and professional activity. Fiziologichnyi Zhurnal. (*Physiological journal*). №1. 148–151.
11. Lizogub 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.
12. Makarenko M.V. (2011). Ontogenesis of psychophysiological functions of a person. Cherkassy, 180-181.
13. Rovnii A.S. (2015). Physiology of sports activity. Kharkiv: HNADU. 556 (In Ukr.)

Summary. Bohdan A. Correlation of Functional Mobility of Nervous Processes with Game Activity Success of Volleyball Players of High Qualification

Intoduction. Functional mobility of nervous processes is known to be of great importance in an individual's ability to analyse and process information especially in conditions of extreme physical activity. It is especially relevant in sport activity.

Purpose. To determine the role of function of nervous processes mobility in the formation of technical and tactical actions and the success of the game activity of highly qualified volleyball players.

Methods. Computer testing of functional mobility of nervous processes was implemented by means of "Diagnost-1" device. The game performance of volleyball players was determined by express performance of tactic and technical methods of the game.

Results. The players with high and upper intermediate level of functional mobility of nervous processes were found to have higher indicators of game performance than the volleyball players with intermediate level of functional mobility of nervous processes. Similar results were found in the analysis of game performance of tactic and technical game methods in attack and defense by players with different typological properties of nervous system.

Originality. Significant correlation was found between game performance and high level of functional mobility of nervous processes of volleyball players.

Conclusion. The correlation was found between the properties of functional mobility of nervous processes and the expert evaluation of game performance of highly qualified volleyball players. The volleyball players with high indicators of functional mobility of nervous processes were characterized with higher indicators of expert evaluation of the game performance than the volleyball players with pre-intermediate level of functional mobility of nervous processes. The volleyball players with high indicators of functional mobility of nervous processes had reliable difference of the game performance of defense actions if compared with the volleyball players with intermediate and pre-intermediate levels of functional mobility of nervous processes ($p < 0.05$). The obtained results can be used in selecting young volleyball players by the indicators of functional mobility of nervous processes for the game positions that are essential when organizing the game in defense.

Keywords: neurodynamic properties, central nervous system, functional mobility of nervous processes, game performance, tactic and technical game methods, sport qualification.

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією 27.03.2018
 Прийнято до публікації 25.10.2018

UDC: 612.812

S. V. Bezcopylna, A. A Palabijik,

DOI: 10.31651/2076-5835-2018-1-2-20-24

P.O. Candiba

THE PECULIARITIES OF THE VEGETATIVE REGULATION OF THE HEART RHYTHM IN PROCESSING DIFFERENT MODALITY AND SPEED INFORMATION OF PRESENTING IRRITATORS

Introduction. *The mental activity brain mechanisms are the object of many studies in psychophysiology. The mental activity vegetative providing participation regulation and evaluation problem by the indications of the heart rhythm while processing various information is considered one of the most important tasks.*

Purpose. *The aim of our study was to find out the heart rhythm vegetative regulation peculiarities while processing different modality information and presentation speed.*

Methods. *In the experimental study participated 30 men aged 19 to 20. The study was held using computer-aided devices «DiagnostIM» and «Cardiolab». In the background and while doing tasks with different presenting information speed on the heart rhythm variability indications different modality registration irritators was held (the average meaning of the HRF, mode (Mo), mode amplitude (AMo), standard deviation of the cardio-intervals massive (SDNN), stress index (SI)).*

Result. *It has been proved, that while the processing verbal and image information speed growing the heart rhythm regulatory mechanisms activation level gradually increases and decreases on condition of the irritators tempo presentation decrease. When processing information on verbal stimuli at all speeds, the heart rate indicators were somewhat higher than the presentation of figures*

Conclusion. *It has been found, that the heart rhythm vegetative regulation peculiarities depend on the speed of presenting irritators and do not depend on the signal modality.*

Key words: *heart rhythm variability, the first and the second signal brain systems, information processing, reverse*

The problem setting. In psychophysiology the brain mechanisms of the mental activity are considered as essential elements of the brain's integrative activity and are the result of many studies. The heart work state control can give the notion of functional abilities of the organism and "the physiological price" of one or another mental activity kind [1]. The most informative here are the indications of the heart rhythm variability, which can serve the objective characteristic of the mental activity tenseness [2]. The meaning of the HRV reflects vitally important indications of the organism's physiological functions management – the vegetative balance and the functional reserves of its management mechanisms [3, 4, 5, 6]. All this leads to the increase of the nervous and emotional tenseness and is one of the reasons for arising illnesses. Thus the problem of the regulation and the evaluation of the participation of the vegetative mental activity provision (by the HR indications) in processing information and its mechanisms is considered one of the most important tasks of psychophysiology and applied sciences [7]. We assume that the results and mechanisms of the heart rhythm for the processing of information in the form of figures and verbal stimuli may be different.

The aim – to clear out the peculiarities of the heart rhythm vegetative regulation in processing different modality and speed information's presenting.

The research methodology and organization

30 people (average age $20,4 \pm 1,2$ years) were tested mental workability on a computer device "DiagnostIM" with reverse in an "assertive rhythm" regime [8, 9, 10]. The main research was begun with figures at a speed of 30 irritators in 1 minute. Then we proceeded to the speed of 60, 90 and 120 and farther in the same succession the speed decreased. We finished the work on the speed of 30 irritators in 1 minute. After a short rest mental work with reverse repeated, but for the information processing verbal stimuli were used.

In the background and while doing tasks with different speed of the information presenting on the irritators of different modality we held registration of the heart rhythm variability indications with the help of the “Cardiolab” device. The heart rhythm statistic indications: average HRF meaning, mode (Mo), mode amplitude (AMo), cardio-intervals massive standard deviation (SDNN), stress index (SI) were defined.

The research results were processed with the use of statistic programs Statgraphics, Microsoft Excel.

The research results and their discussion

The statistics analysis of the students’ heart rhythm in doing tasks with different tempo of the information presenting found out truthful differences of the HRV indications in the active state if compared to the state of statics, as well on presenting figures as on presenting verbal stimuli. (tabl.1).

Table 1

The results of the vegetative provision of the work in test on the information processing in the closed cycle on presenting geometric figures and verbal stimuli

| Speed, V, br/min. | | Irritator type | Researched indications | | | | |
|----------------------|-----|----------------|------------------------|-------------|-----------|------------|-------------|
| | | | Time, in/min | Mo, S | AMo, % | SDNN, s | SI, c.u. |
| Background | | words/figures | 67,3±1,5 | 870,6±18,4 | 33,3±1,6 | 61,5±3,2 | 46,3±3,5 |
| V ₁ | 30 | words | 65,3±1,2 | 848,4±20,0 | 33,5±1,7 | 61,1±4,1 | 63,0±5,7# |
| | | figures | 66,8±1,4 | 827,8±22,5 | 31,5±1,2 | 63,3±3,3 | 55,5±4,3* |
| V ₂ | 60 | words | 68,5±1,5 | 828,8±23,3 | 35,9±2,8 | 52,1±3,3# | 71,0±5,0# |
| | | figures | 68,8±1,3 | 807,1±22,9* | 41,4±2,0 | 49,4±2,7* | 64,0±5,9* |
| V ₃ | 90 | words | 69,0±1,5 | 843,5±23,7 | 37,1±1,8 | 52,8±3,3 | 66,4±5,7# |
| | | figures | 70,9±1,5 | 779,2±21,9* | 37,3±1,9 | 54,9±3,8 | 69,1±6,5* |
| V ₄ | 120 | words | 71,5±1,7# | 802,9±24,8# | 34,9±1,4 | 64,0±3,2 | 72,9±5,6# |
| | | figures | 71,3±1,8* | 809,4±19,0* | 37,4±1,7 | 60,5±3,7 | 70,9±5,8* |
| V ₅ | 90 | words | 69,9±1,8 | 828,8±24,9 | 36,3±1,8 | 52,8±3,3 | 73,1±6,7# |
| | | figures | 69,6±1,5 | 820,3±21,9 | 36,7±1,9 | 60,5±3,7 | 70,6±6,5* |
| V ₇ | 60 | words | 69,5±1,6 | 832,4±25,1 | 35,7±1,6 | 61,5±3,8 | 64,2±4,9# |
| | | figures | 69,4±1,7 | 848,6±22,3 | 36,0±1,9 | 57,7±4,3 | 55,8±5,6 |
| V ₈ | 30 | words | 66,8±1,8 | 842,9±25,3 | 38,3±1,9 | 57,3±3,3 | 62,7±5,6# |
| | | figures | 67,0±2,5 | 848,6±21,7 | 34,9±1,7 | 60,5±3,7 | 50,6±4,4 |

Note: *- p < 0,05 between the background meaning of the indication and its meaning in doing tasks on presenting figures; #- p < 0,05 – on presenting words.

It is seen from table 1, that in the different modality information processing, compared to the static state (background) such indications of the heart rhythm variability, as HRF, AMo, SI gradually increased and were in dependence from the speed of the irritators presenting, while the speed increase they increased, and on condition of the signals giving speed decrease they decreased, such changes occur both on figures and the words.

The meanings of the indications Mo and SDNN decreased in relation to the background indications. The least meanings of the indications were registered in doing the work at the speed of presenting 120 irritators in 1 minute. Such regularity was outlined both on presenting figures and on the verbal stimuli.

The decrease of the heart rhythm variability while the work at high speeds of the information presenting witnesses the increase of the role of the central regulation mechanisms and

tenseness of the heart work on account of sympato-adrenal vegetative nervous system [2]. We can admit, that the maximum level of the regulation mechanisms tenseness is remarked at the speed of presenting 120 irritators in 1 minute. On condition of the verbal stimuli processing the tenseness of the regulation mechanisms of the heart rhythm variability is a little greater (while probable differences were not found), than on figures. More expressive it is remarked at the low speed of signals presenting (30-60) and is leveled on the high speed (90-120) and in the background.

The obtained results witness the fact, that there exist differences in power of the heart rhythm between all kinds of the mental activity in the comparison of the active states with the static state. We can remark, that in processing information to verbal stimuli at all speeds the heart rhythm indications were a little higher than on presenting figures. It can witness, that the second signal system of the head brain bark switches to the work.

The results of the heart rhythm variability research revealed changes of a number of time oscillatory characteristics of the heart rhythm variability, witnessing the decrease of the modulation of the parasympathetic and the increase of the sympato-adrenal activity of the autonomic heart regulation in differentiating and processing information in the Go/NoGo/Go regime if compared to the background HRV indications.

In the heart rhythm regulation mechanisms in processing information at the speed of presenting 120 irritators in 1 minute in the Go/NoGo/Go regime prevailed the defensive type of the heart rhythm regulation, it being confirmed truthfully by the less HRF increase, SI, and high-frequency breathing modulation power oppression. The pointed reactions complex, probably characterizes dissipated attention oriented on freeing spontaneous information from the memory [11].

Thus, the main physiological mechanisms of adopting to the conditions of psychomotor activity in processing different complexity information is the dependence of the heart rhythm regulation mechanisms on doing the task on information processing complexity, and also gradual increase of the heart rhythm central regulatory mechanisms participation and simultaneous decrease of the variability and the autonomous regulation participation in presenting irritators with the speed from 30 – 60 irritators in 1 minute to presenting 90 and 120 irritators in 1 minute.

In figure, changes SI in processing information of different modality with different irritators' presenting speed are presented. We established, that beginning from the static state (background) SI indication (stress of index) increased while the speed increase and decreased while its decrease (Fig).

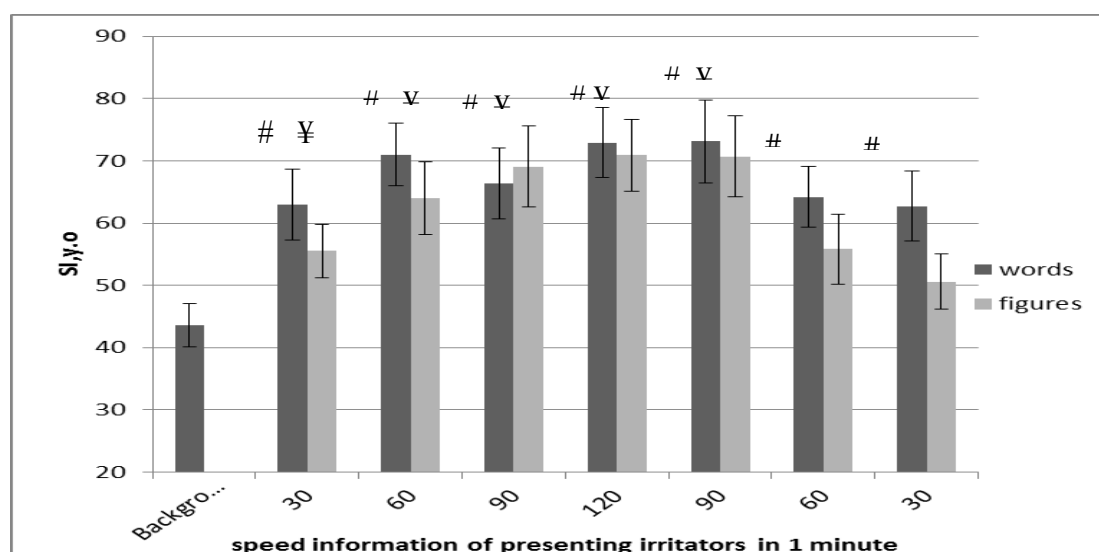


Fig. SI changes in processing different modality information with different irritators presenting compared with the background.

Note: * – $p < 0,05$ speed on condition of differentiating figures; # – $p < 0,05$ on condition of differentiating words.

It is seen from figure 1, that the indication of the stress index in the static state (background) as well on presenting figures as on words was equal (46,3). With gradual increase of the speed indication SI truthfully increases on all speeds ($p < 0,05$). At the speed of presenting 30 irritators in 1 minute on figures it increased to 66,8, and on the words – to 65,3. At the speed of presenting 60 irritators in 1 minute on figures indication SI was 68,8 and 68,5 on the words.

At the speed of presenting 90 irritators in 1 minute the results of the indication on the figures were 70,9, while on the words – 69,0. The speed having increased to presenting 120 irritators in 1 minute the meaning of the stress index indication reached the highest meanings, it was 71,3 on the figures, and 71,5 on the words. With the speed decreased SI indication gradually decreases. Truthful differences were not found between signals modality.

Thus, on condition of the gradual increasing of the speed of processing verbal and image information the level of the heart rhythm regulatory mechanisms activation by the autonomous nervous system gradually increases and decreases on condition of decreasing the tempo of the irritators' presenting.

Conclusions:

1. Peculiarities of the heart rhythm regulation by the autonomous nervous system are in dependence on the speed of presenting irritators and do not depend on the modality of the signals presented.

2. On condition of the gradual increasing of the speed of processing verbal and image information the level of the heart rhythm regulatory mechanisms activation by the autonomous nervous system gradually increases and decreases on condition of decreasing the tempo of the irritators' presenting.

3. A high level of the mechanisms' regulation activation by the autonomous nervous system of the heart rhythm was registered while presenting irritators at the speed of 90-120 irritators in 1 minute, and a low one in the state of rest and at the speed of 30-60 irritators in 1 minute.

4. In case of presenting signals of different modality by the HRV indications probable differences of the heart rhythm regulatory mechanisms' activation level on the mental loading in the reverse ($P > 0,05$) were not found. Inconsiderable prevailing of the heart rhythm mechanisms' regulation activation level of the people diagnosed on condition of processing information in the second signal system is remarked.

References (in language original)

1. Ардашев А.В., Лоскутов А.Ю. Практические аспекты современных методов анализа вариабельности сердечного ритма: медпрактика. М, 2010. 126 с.
2. Баевский Р.М., Кудрявцева В.Н. Особенности регулирования сердечного ритма при умственной работе: Физиол. человека. 1975.т. 1 №2. 296-301 с.
3. Баевский Р.М., Иванов. Г.Г., Чирейкин Л.В. Анализ вариабельности сердечного ритма при использовании различных электрокардиографических систем (часть 1) Вестник аритмологии. – 2000. №24. 9-24 с.
4. Коваленко С. О., Кудій Л.І. Варіабельність серцевого ритму: методичні аспекти. Черкаси. ЧНУ ім. Б. Хмельницького, 2016. – 298 с.
5. Akselrod S., Armonk. N.Y. Components of heart rate variability. 1995. 146-164 p.
6. Houle M.S., Billman G.E. Low – frequency component of the heart rate variability spectrum: a poor marker of sympathetic activity: Am. J. Physiol. 1999. 276 p.
7. Иваницкий А.М., Портнова Г.В., Мартынова О.В. Картирование мозга при вербальном и пространственном мышлении: журнал высшей нервной деятельности человека. 2013. Т. 63. № 6. 677 – 686 с.
8. Лизогуб В.С. Черненко Н.П., Палабійк А.А., Безкопильна С.В. Спосіб визначення розумової працездатності за умови переробки інформації з різною швидкістю пред'явлення подразників: вісник Черкаського університету. Серія «Біологічні науки». 2018. - №1 (335). 74-84 с.
9. Макаренко М.В. Методика проведення та оцінки індивідуальних нейродинамічних властивостей вищої нервової діяльності людини: фізіологічний журнал. 1999. Т.45. №4. 123-131 с.
10. Лизогуб В. С. Черненко Н. П., Кожемяко Т.В Переробка інформації різної складності та модальності особами з різними індивідуально-типологічними властивостями ВНД. Вісник Черкаського університету. Вип. 71. Черкаси, 2005. 60 – 67 с.
11. Черненко Н.П. Вегетативне забезпечення розумової діяльності людей з різними індивідуально-типологічними властивостями вищої нервової діяльності (дисертація). Київський національний університет Тараса Шевченка. 2013.

References

1. Ardashev A.V., Loskutov A.Y. (2010) Practical aspects of the contemporary methods of the heart rhythm variability analysis. Medpractice. M. – 126 (in Rus).
2. Baevskij R.M., Kudryavtseva V.N. (1975) The heart rhythm regulation peculiarities in mental work. Fyziolohiya cheloveka [Human physiology]. – V.1. №2. 296-301 (in Rus).
3. Baevskij R.M., Ivanov G.G., Chirejkin L.V. (2000) The heart rhythm variability analysis in using various electric-cardio-graphic systems (part 1) Visnyk aritmologii [Arythmology bulletin].№ 24. .9-24 (in Rus).
4. Kovalenko S. O., Kudii L. I. (2016). Heart Rate Variability. Methodical aspects. Cherkasy: Cherkas'kyy natsional'nyy universytet im. B. Khmel'nyts'koho. 298 (In Ukr.)
5. Akselrod S., Armonk N.Y.(1995). Components of heart rate variability.146-164
6. Houle M.S.,Billman G.E.(1999). Low – frequency component of the heart rate variability spectrum: a poor marker of sympathetic activity: Am. J. Physiol. 276.
7. Ivanitsky, A.M., Portnova, G.V., Martynova, O.V. [etc.]. (2013). Mapping the brain in verbal and spatial thinking. Zhurnal vysshey nervnoy deyatelnosti cheloveka [Journal of Higher Nervous Activity of human]. 63(6), 677 – 686. (in Rus).
8. Lyzohub V.S., Chernenko N.P., Palabijik A. A., Bezcopylna S. V. (2018) Method of definitions mental performance during processing of information with different speed of presentation of stimuli. Visnyk Cherkaskoho universytetu [Cherkasy university bulletin: biological sciences series] №1 (335). .74-84 (in Ukr)
9. Makarenko, M. V. (1999). Method of estimation of individual neurodynamic characteristics of higher nervous activity in man. Fiziologichnyi zhurnal (Physiological journal). 45 (4), 123-131 (in Ukr.)
10. Lyzohub, V.S., Chernenko, N.P., Kozhemiako, T.V. (2005). Processing information of varying complexity and modality by individuals with different individual-typological properties of HNP. Visnyk Cherkaskoho universytetu. [Cherkasy university bulletin: biological sciences series]. 71, 60 – 67. (in Ukr)
11. Chernenko N.P. (2013). Vegetative provision of mental activity of people with different individual-typological properties of nervous activity. (PhD dissertation). Taras Shevchenko National University of Kyiv. (in Ukr)

Анотація. *Безкопильна С. В., Палабійк А. А., Кандиба П. О. Особливості вегетативної регуляції серцевого ритму під час переробки інформації різної модальності та швидкості пред'явлення подразників.*

Проблематика. *Мозкові механізми розумової діяльності є предметом багатьох досліджень у психофізіології. Проблема регуляції та оцінки участі вегетативного забезпечення розумової діяльності за показниками серцевого ритму під час переробки різноманітної інформації вважається однією із найважливіших завдань.*

Метою нашого дослідження було з'ясувати особливості вегетативної регуляції серцевого ритму під час переробки інформації різної модальності та швидкості пред'явлення.

Методи дослідження. *В експериментальному дослідженні приймали участь 30 чоловіків 19-20-річного віку. Дослідження поводити з використанням комп'ютеризованих пристроїв «Діагност1М» та «Cardiolab». У фоні та під час виконання завдань з різною швидкістю пред'явлення інформації на подразники різної модальності проводили реєстрацію показників варіативності серцевого ритму (середнє значення ЧСС, мода (Mo), амплітуда моди (AMo), стандартне відхилення масиву кардіоінтервалів (SDNN), стрес індекс (SI)).*

Основні результати дослідження. *Встановлено, що особливості вегетативної регуляції серцевого ритму знаходяться в залежності від швидкості пред'явлення подразників і не залежать від модальності сигналу.*

Висновки. *Доведено, що під час зростання швидкості переробки вербальної та образної інформації рівень активації регуляторних механізмів серцевого ритму поступово зростає і знижується за умови зменшення темпу пред'явлення подразників.*

Ключові слова: *варіабельність серцевого ритму, перша та друга сигнальні системи мозку, переробка інформації, реверс*

**Науково-дослідний інститут фізіології імені М.Босого Черкаського національного університету імені Б.Хмельницького
Черкаський Державний Технологічний університет**

Одержано редакцією 27.03.2018
Прийнято до публікації 25.10.2018

МОЛЮСКИ РОДУ *DREISSENA* (MOLLUSCA: BIVALVIA) В ПЕРИФІТОННИХ УГРУПОВАННЯХ БЕРЕГОЗАХИСНИХ СПОРУД У НИЖНЬОМУ Б'ЄФІ КАНІВСЬКОЇ ГЕС

У роботі представлені дані про особливості поселень двох видів молюсків з роду *Dreissena* (*D. polymorpha* та *D. bugensis*) у перифітонних угрупованнях берегоукріплювальних споруд в нижньому б'єфі Канівської ГЕС. Наведено відомості про їх кількісні показники (щільність та біомасу), а також зміну цих показників протягом року. Встановлено, що в даних умовах поселення дрейсени не перезимовують. виявлено зв'язок між щільністю поселень дрейсени та відстанню від греблі ГЕС в окремі періоди року.

Ключові слова: дрейсена, перифітон, гідроелектростанція, нижній б'єф

Постановка проблеми. Аналіз останніх публікацій. Молюски з роду *Dreissena* – типові представники двостулкових молюсків у перифітонних угрупованнях [1]. У фауні України даний рід представлений двома видами: *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 та *D. bugensis* Andrusov, 1897. Це інвазійні молюски понто-каспійського походження [2]. Обидва види виявлені в перифітонних угрупованнях на кам'яних підсипках берегозахисних споруд на правому березі р. Дніпро в нижньому б'єфі Канівської ГЕС [3].

Екологічна роль дрейсенид у прісних водоймах досить значна. Зокрема, це зміна твердого субстрату, фільтраційна діяльність і осадження завислих у воді речовин. Усе це впливає на умови існування інших гідробіонтів. Таким чином, дрейсена є едифікаторною формою, з поселеннями якої пов'язані особливі консорції організмів, у які можуть входити як аборигенні, так і інвазивні види [1, 4].

Будівництво та експлуатація каскаду гідроелектростанцій на Дніпрі є причиною значної трансформації екосистем цієї річки. Через територію України проходить 981 км русла Дніпра, але на сьогодні з них лише близько 100 км перебувають у природному стані [5].

Решта русла перетворена на водосховища. Нижні частини водосховищ при цьому зазнають зміни гідрологічного режиму з річкового на озерний, що призводить до повного перетворення водних екосистем на цих ділянках. У той же час руслові частини водосховищ зберігають більшу подібність умов до попереднього стану. Але і вони мають невластиві природним річкам особливості гідрологічного, гідрохімічного та температурного режимів [6], що позначається на водній флорі і фауні. Ці ділянки часто мають природоохоронне значення (зокрема, саме в таких умовах розташовані Канівський природний заповідник та регіональний ландшафтний парк «Кременчуцькі плавні»).

Тому дані про особливості впливу роботи ГЕС на гідробіонтів тут мають велике значення, оскільки їх необхідно враховувати при розробці природоохоронних заходів. Поширеність дрейсени та її едифікуюча роль в екосистемах примушують звернути на цих молюсків особливу увагу в таких дослідженнях.

Метою дослідження було з'ясувати сезонну динаміку розвитку поселень молюсків з роду *Dreissena*, під впливом функціонування Канівської ГЕС в нижньому б'єфі.

Матеріал і методи

Дослідження проводили на ділянці руслової частини Кременчуцького водосховища від м. Канів до с. Пекарі (Канівський район Черкаська обл.). Ця ділянка перебуває під суттєвим впливом Канівської ГЕС, що виявляється у значних добових

коливаннях рівня води та швидкості течії, змінах річного ходу цих параметрів, а також температури води. Рівень води швидко збільшується під час пуску ГЕС (вранці і ввечері) і знижується в період між пусками. Протягом року рівні води та їх коливання суттєво змінюються. Так, у 2017 р. рівень води поступово підвищувався з березня по травень. Пізніше рівень води поступово зменшувався.

Добові коливання рівня води були дуже значними (до кількох метрів) у березні. Під час періоду нересту (з квітня до початку червня) вони суттєво зменшилися і були мінімальними в річному ході (до 0,5 м). Пізніше вони поступово збільшувалися, досягнувши максимальних значень на початку зими [7].

На досліджуваній ділянці було обрано 7 станцій на різних відстанях від ГЕС (3,5-7,7 км), де здійснювався відбір проб перифітону. Збір матеріалу проводився восени (жовтень-листопад) 2016 р. та з березня по жовтень 2017 р. Проби відбирали з каменів з берегозахисних шпор, шляхом змиву перифітону з каменів, вийнятих з води. Матеріал фіксували 4%-м формаліном. Відбір здійснювався при низькому рівні води у ранкові години (перед ранковим пуском ГЕС) з глибини 0,5 м.

Первинний розбір проб здійснювався за допомогою камери Богорова, з використанням стереомікроскопів МБС-9 та МБС-10. Для визначення маси моллюсків використовували торсійні ваги ВТ-500. Щільність та біомаса розраховувалися на одиницю площі каменя.

Для виявлення та оцінки сили зв'язку між досліджуваними показниками та відстанню від греблі використовувався коефіцієнт кореляції Пірсона.

Результати та обговорення

Характерною особливістю досліджуваних поселень дрейсени є їх нетривалий час існування. Внаслідок зниження рівня води у зимовий період умови життя цих моллюсків на каменях берегозахисних шпор стають несприятливими і поселення зникають (головними лімітуючими факторами ми вважаємо осушення значної частини шпор та періодичне обмерзання частин шпор, що не осушуються). Наступного року протягом вегетаційного періоду камені берегозахисних споруд знову заселяються дрейсною завдяки наявності постійних поселень у водосховищі.

Як відомо, для розмноження дрейсени потрібні відносно високі значення температури води. Так, в умовах Саратовського водосховища дрейсена припиняє розмноження у вересні (коли температура води стає меншою за 16°C) [8], для водосховищ верхньої Волги вказується, що велігери (планктонні личинки) дрейсени з'являлися в червні (зрідка в травні) за температур не менше 15°C [9], для Дніпровського водосховища відомо, що їх поява відбувалася у травні за температур 15-16°C [10]. Тому знищені взимку поселення дрейсени починають відновлюватися лише у літній період. В умовах району досліджень у 2017 р. середньодобові значення температури води досягли позначки 16°C лише у другій половині травня [7]. Перші моллюски на поверхні каменів з'явилися в цей рік у другій половині червня.

Їх щільність швидко зростала. На верхніх точках вона досягла максимальних значень у липні, а на нижніх – у серпні-жовтні. Біомаса, в більшості випадків, досягала максимуму в серпні-жовтні.

Щільність дрейсени в перифітонних угрупованнях коливалася в межах 64-7041 ос./м². Її внесок в загальну щільність угруповань становив 1,7-81,1%. Біомаса 0,01-148,4 г/м². Внесок в загальну біомасу – 0,01-99,5%.

Зв'язків між кількісними показниками дрейсени та відстанню від греблі в більшу частину періоду досліджень виявлено не було. Проте в серпні можна спостерігати чітку від'ємну кореляцію ($r=-0,79$, є статистично значимим при $p>0,05$) між щільністю цих моллюсків та відстанню від греблі (рис. 1).

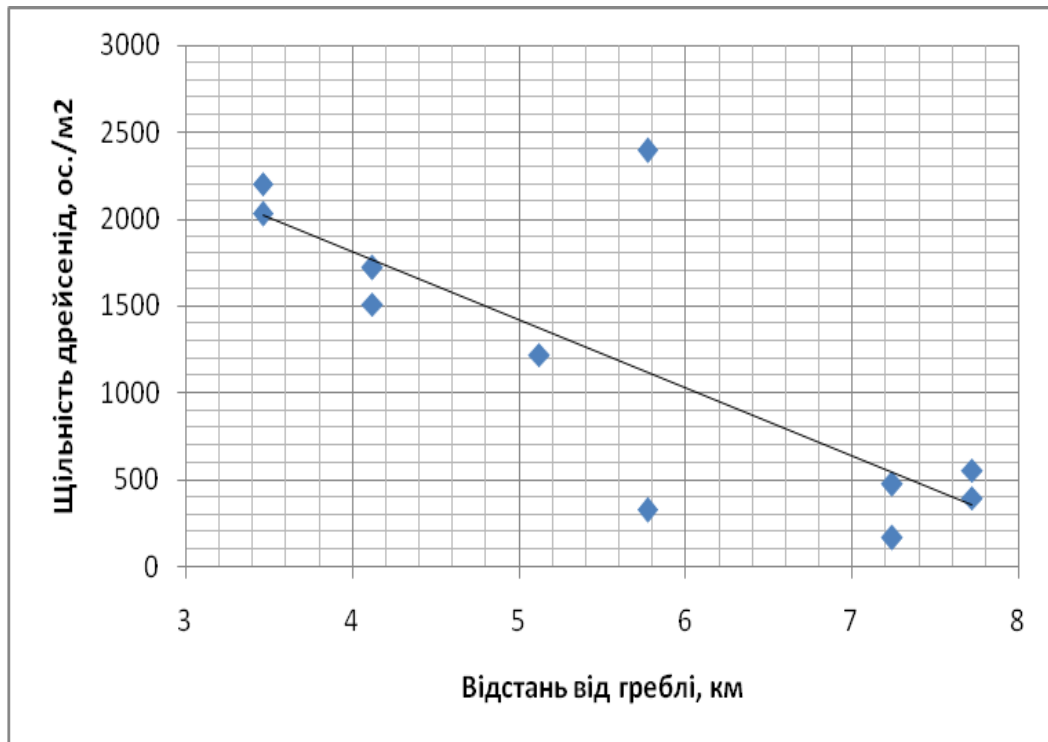


Рис. 1. Залежність між відстанню від греблі ГЕС та щільністю дрейсени у серпні 2017 р.

Характерно, що в досліджуваних угрупованнях з двох видів дрейсени більш чисельним є *D. polymorpha*. Так, у серпні 2017 *D. bugensis* була виявлена лише у половині проб, та її частка там становила лише 5,8-23,5%. Хоча, за даними інших дослідників, саме *D. bugensis* витісняє попередній вид і зараз є більш численним і поширеним видом цього роду [11, 12].

Як уже зазначалося, дрейсена є видом-едифікатором і може впливати на угруповання інших видів у екосистемах. Але нами не було виявлено залежностей між щільністю та біомасою дрейсени та цими показниками представників інших таксонів. Можливо, едифікуючий вплив дрейсени в досліджуваних умовах обмежений через те, що її поселення не мають достатньо часу на розвиток і займають лише невелику частину (до 10%) площі каменів берегозахисних споруд.

Дрейсеніди в умовах руслової частини Кременчуцького водосховища поселяються не лише на кам'яних підсипках берегозахисних шпор. Нами були також виявлені їх поселення на окремих каменях на більших глибинах (у кілька метрів), на черепашках молюсків з родини Unionidae, відомості про використання дрейсною черепашок перлівницевих як субстрату також відомі з літератури [13].

Варто також згадати знахідки дорослих особин дрейсени в травні 2017 р. на черепашках черевоногих молюсків *Viviparus viviparus* (станція №5, верхня точка – 11 ос., нижня – 1 ос.). Крім того були виявлені великі поселення безпосередньо на піщаному дні, вони складаються переважно з *D. bugensis*, яка може поселятися не лише на твердих субстратах [11]. У таких умовах дрейсени перезимовують і їх розмноження може бути одним з джерел, з яких щороку поповнюються поселення дрейсени на берегозахисних спорудах.

Висновки

Два види молюсків з роду *Dreissena* є важливим компонентом перифітонних угруповань берегозахисних споруд в нижньому б'єфі Канівської ГЕС, що в багатьох

випадках домінує за щільністю та біомасою. Більш чисельним є вид *D. polymorpha*, його частка в поселеннях становить 76,5-100%, *D. bugensis* є значно менш чисельною.

Внаслідок значних добових коливань рівня води, дрейсена не перезимовує на цих спорудах, тому її поселення зникають взимку і відновлюються протягом вегетаційного періоду.

Виявлено, що кількісні показники поселень дрейсени в окремі періоди року можуть корелювати з відстанню від греблі ГЕС.

Література

1. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Київ: Наукова думка, 1994. 308 с.
2. Протасов А.А., Силаева А.А. Данные об инвазии и совместном обитании видов-вселенцев в водоемах бассейна Днепра. *Российский журнал биологических инвазий*. 2010. № 1. С. 30-36
3. Borysenko M.M., Lukashov D.V. Change of zooperiphyton communities by downstream of Kaniv hydroelectric power plant in autumn period. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*. 2017. Vol. 73, №1. P. 80-84
4. Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища. *Российский журнал биологических инвазий*. 2011. №3. С. 105-118
5. Водний фонд України: Штучні водойми - водосховища і ставки: Довідник / За ред. В.К. Хільчевського, В.В. Гребеня. Київ: Інтерпрес, 2014. 164 с.
6. Щавелев Д.С. Гидроэнергетические установки (гидроэлектростанции, насосные станции и гидроаккумулирующие электростанции). Ленинград: Энергоиздат, 1981. 520 с.
7. Літопис природи Канівського природного заповідника. Канів; 2018. 51
8. Антонов П.И. Особенности формирования и динамики популяции моллюска *Dreissena* в Саратовском водохранилище. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2000. Т. 2, №2. С. 268-273
9. Столбунова В.Н. Велигеры дрейсены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение. *Поволжский экологический журнал*. 2013. №1. С. 71-80
10. Дыга А.К. К вопросу о биологии *Dreissena polymorpha* Днепроовского водохранилища. *Гидробиологический журнал*. 1965. Т. 1, №2. С. 56-58
11. Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоемах и водотоках среднего и нижнего Поволжья. *Российский журнал биологических инвазий*. 2015. №1. С.64-78
12. Плигин Ю.В., Матчинская С.Ф., Железняк Н.И., Линчук М.И. Распространение чужеродных видов макробеспозвоночных в экосистемах водохранилищ р. Днепра в многолетнем аспекте. *Гидробиологический журнал*. 2013. Т. 49, №6. С. 21-36
13. Янович Л.Н., Пампура М.М. Распространение дрейссен (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae), ассоциированных с моллюсками семейства Unionidae, в водных объектах Украины. *Гидробиологический журнал*. 2011. Т. 47, №5. С. 21-28

References

1. Protasov A.A. (1994). The freshwater periphyton. Kiyv: Naukova dumka. 308 (In Rus).
2. Protasov A.A., Silaeva A.A. (2010). The data on invasion and joint living of the species-invaders in the waterbodies of Dnipro basin. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii (Russian Journal of Biological Invasions)*. 1: 30-36 (In Rus).
3. Borysenko M.M. Lukashov D.V. (2016). Change of zooperiphyton communities by downstream of Kaniv Hydroelectric Power Plant in autumn period. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*. 1(73): 80-84
4. Yakovleva A.V., Yakovlev V.A. (2011). Impact of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* on zoobenthos structure in the upper reaches of the Kuybyshev water reservoir. *R Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii (Russian Journal of Biological Invasions)*. 3: 105-118 (In Rus).
5. Khilchevskiy V., Grebin' V. (2014). Water fund of Ukraine: artificial waters – water reservoirs and ponds: editors.. 164 (In Ukr).
6. Shchhavelev D.S. (1981). Hydropower plants (hydroelectric power stations, pumping stations and pumped storage power plants. Leningrad: Energoizdat. 520 (In Rus).
7. Litopys pryrody Kanivskogo pryrodnogo zapovidnyka (Chronicles of nature of Kaniv nature reserve) (2018). Kaniv; 51 (In Ukr).
8. Antonov P.I. (2000). Development and dynamics features of *Dreissena* population in the Saratov reservoir. *(Izvestia Samarskogo nauchnogo tsentra RAN (News of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences)*. 2(2). 268-273 (In Rus).

9. Stolbunova V.N. (2013). *Dreissena veligers* in the upper Volga reservoirs: long-term and seasonal abundance dynamics and distribution. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal (Povolzhskiy Journal of Ecology)*. 2013. 1. 71-80 (In Rus).
10. Dya A.K. (1965). To the question of the biology of the *Dreissena polymorpha* in the Dnieper reservoir. *Hidrobiologicheskii zhurnal (Hydrobiological journal)*. 1(2). 56-58 (In Rus).
11. Mikhaylov R.A. (2015). Distribution of mollusks of the genus *Dreissena* in water bodies and watercourses of the Middle and Lower Volga. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii (Russian Journal of Biological Invasions)*. 1. 64-78 (In Rus).
12. Pligin Y.V., Matchinskaya S.F., Zheleznyak N.I., Lynchuk M.I. (2013). The distribution of the alien species of macroinvertebrates in the ecosystems of the reservoirs of the Dnipro river in the long-term aspect. *Hidrobiologicheskii zhurnal (Hydrobiological journal)*. 49(6). 21-36 (In Rus).
13. Yanovich L.N., Pampura M.M. (2011). The distribution of *Dreissena* (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae), associated with the mollusks of the family Unionidae, in water bodies of Ukraine. *Hidrobiologicheskii zhurnal (Hydrobiological journal)*. 47(5). 21-28 (In Rus).

Summary. Borysenko M. M., Lukashov D. V. Mollusks of the genus *Dreissena* (Mollusca: Bivalvia) in periphytic communities of shore protection constructions in the downstream of Kaniv Hydroelectric Power Plant

Introduction. Mollusks of the genus *Dreissena* are invasive species of Ponto-Caspian origin. These mollusks are typical members of periphytic communities in water bodies and watercourses in Ukraine. They are the ecosystem engineers, which significantly modify the life conditions for the other species of these communities. At the same time, these mollusks are influenced by anthropogenic factors, including hydro-construction. The construction and operation of hydroelectric power plants significantly changes the ecosystems of the rivers, where they are built. Changes occur both in the upstream and downstream. Although the downstreams are exposed to less destructive effects, these effects also need to be studied. This is especially important because these sites often have an environmental value. Periphytic communities are sensitive to these effects. Therefore, the study of the reaction to them of *Dreissena*, which is an important member of these communities, is so important.

Purpose. The aim of the study was to find out the seasonal dynamics of the development of the *Dreissena* communities affected by the functioning of Kaniv Hydroelectric Power Plant in the downstream.

Methods. The research was carried out on the Dnipro river section below Kaniv Hydroelectric Power Plant between the town of Kaniv and the village of Pekari. The samples of periphyton were taken on the stones of the shore protection constructions. They have been collected in November 2016 and from March to October 2017. The density and the biomass of *Dreissena* settlements have been counted on 1 m² of stone surface. For the estimation of correlation was used Pearson correlation coefficient.

Results. The density of *Dreissena* in periphytic communities varied in the range of 64-7041 ind./m². The part of these mollusks in the overall density of the communities was 1.7-81.1%. The values of the biomass were 0,01-148,4 g/m². The part of *Dreissena* in the total biomass was 0.01-99.5%. It was detected that the *Dreissena* does not overwinter in the conditions investigated. But its settlements are restored every year due to the presence of permanent settlements in the Kaniv reservoir. In August, a clear negative correlation ($r=-0.79$, statistically significant at $p>0.05$) between the density of these mollusks and the distance from the dam was found (Fig. 1).

Conclusion. Two species of *Dreissena* are an important part of periphytic communities of the shore protection constructions in the downstream of Kaniv Hydroelectric Power Plant. The more numerous is the species *D. polymorpha*, its part in the settlements is 76.5-100%, and *D. bugensis* is much less numerous. Due to significant daily fluctuations in water levels, *Dreissena* does not overwinter on these structures, so its settlements disappear in winter and are restored during the growing season. It is revealed that quantitative parameters of the *Dreissena* settlements in certain periods of the year can correlate with the distance from the dam of the hydroelectric power station.

Keywords: *Dreissena*, periphyton, hydroelectric power plant, downstream

Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Одержано редакцією 27.03.2018
Прийнято до публікації 25.10.2018

ГНІЗДУВАННЯ МАРТИНА ЖОВТОНОГОГО БІЛЯ КРЕМЕНЧУЦЬКОЇ ГЕС

Мартин жовтоногий (Larus cachinnans) з'явився на Середньому Дніпрі в результаті розселення на північ після створення каскаду водосховищ. Почав гніздитись на Кременчуцькому водосховищі у 1987 році. З 1990-х років відбулося виникнення нових колоній та швидке зростання чисельності виду, яке триває і нині. Станом на 2015 рік, за нашими оцінками, на Кременчуцькому водосховищі гніздилось 1940-1990 пар цього мартина. У 2017 році було виявлено нову колонію біля Кременчуцької ГЕС. Вона розташована на бетонному хвилерізі вище греблі ГЕС. У 2018 році тут гніздилось близько 750 пар мартина жовтоногого. Колонія виникла у даному місці на початку 2000-х років. Отримані нові дані стосовно збільшення чисельності досліджених колоній та виявлення нових, дозволяють оцінити сучасну чисельність жовтоногого мартина на Кременчуцькому водосховищі близько 3000 пар.

Ключові слова: мартин жовтоногий, гніздування, Кременчуцьке водосховище, чисельність.

Постановка проблеми. Мартин жовтоногий (*Larus cachinnans*) належить до інвазійних видів птахів, які активно розселяються та збільшують свою чисельність. Причини, що призвели до цього, остаточно не з'ясовані. Вважають, що головними чинниками, що сприяли його розселенню вздовж Дніпра було створення каскаду водосховищ (у результаті виникли значні відкриті плеса та місця для гніздування) та перехід виду на живлення кормами антропогенного походження [1]. Тому вивчення поширення та чисельності мартина жовтоногого важливі не тільки з огляду на необхідність об'єктивної оцінки розміру локальної популяції, а також дослідження явища розселення тварин.

Аналіз останніх публікацій. Мартин жовтоногий є видом, який до 1970-х років в Україні гніздився переважно вздовж узбережжя, на островах та лиманах Чорного та Азовського морів [6, 7, 8]. На Середньому Дніпрі це був нечисленний вид, який зустрічався переважно під час міграцій [5]. Після створення каскаду водосховищ на Дніпрі почалося швидке розселення жовтоногого мартина. У нижній частині Канівського водосховища С.О. Лопарьов у 1983 р. виявив колонію з 10 пар на піщаному острові поблизу греблі Канівської ГЕС [5]. Регулярне гніздування біля Канева розпочалось в 1990 р. – 2 пари оселились на Зміїних островах Канівського природного заповідника в південній частині водосховищі. У 1991 р. з'явилась колонія з 13 пар на бетонному хвилерізі біля Канівської ГЕС [3]. Чисельність її швидко зростає [4]. Вперше гніздування на Кременчуцькому водосховищі було відмічено в 1987 р., коли в нижній частині Сульської затоки на великому прирусловому острові було виявлено 2 кладки. Через рік вказана колонія вже нараховувала близько 10 пар [5]. З 1990-х років почалося швидке збільшення чисельності виду на Середньому Дніпрі. У 2007 або 2008 році з'явилася велика колонія цього виду на острові біля м. Черкаси [1, 2]. Станом на 2015 рік на Кременчуцькому водосховищі було відомо 6 колоній загальною чисельністю 1940-1990 пар [1].

Матеріал та методи

Можливість гніздування мартина жовтоногого біля Кременчуцької ГЕС передбачалась нами давно на підставі подібності умов гніздування відомої нам колонії біля Канівської ГЕС. Про те, що мартини жовтоносі тримаються у гніздовий період «у великій кількості» на хвилерізі ГЕС нам повідомляли працівники цієї установи з 2008 року.

Для підтвердження факту гніздування виду було здійснено два виїзди – 08.05.2017 та 22.04.2018. Під час відвідання колонії проводився тотальний облік гнізд та розміру кладок. В обліках також брали участь студенти ЧНУ ННІ природничих наук С. Р. Марцін та В. Г. Томащук.

Результати та обговорення

За даними працівників шлюзу, мартин жовтоногий почав гніздитись біля Кременчуцької ГЕС ще на початку 2000-х років. Вперше місце гніздування мартина жовтоногого біля Кременчуцької ГЕС ми відвідали 08.05.2017. З берега з території м. Світловодськ (Кіровоградська область) із застосуванням біноклів та підзорної труби на бетонному хвилерізі, розташованому вище ГЕС, ми спостерігали дорослих птахів, які сиділи на землі, ймовірно, насиджуючи кладки. Розмір колонії попередньо було оцінено в 600-800 пар.

У 2018 році було проведено детальне обстеження колонії. Мартини гніздяться на бетонній захисній дамбі загальною довжиною 2,06 км (рис.). Вона складається з двох частин. Починається вузькою смугою, ширина якої близько 1,5 м і протяжність 0,56 км. За нею – широка, протяжністю 1,5 км, це обкладена плитами дамба шириною 5 м у верхній частині та 11 м при основі. На дамбі практично відсутня рослинність.

Птахи влаштовують гнізда на бетоні. Дамба перебуває під охороною, тому доступ на неї мають лише працівники ГЕС, які ставляться до гніздування мартинів толерантно – випадки розорення гнізд чи надмірного турбування у гніздовий період нам не відомі. Колонія мартинів розташована в дальній частині дамби, вона розтягнута приблизно на 0,8 км. Щільність розташування гнізд збільшується до кінця дамби. Результати обліків гнізд наведено в таблиці.



Рис. Колонія мартина жовтоногого на дамбі біля Кременчуцької ГЕС

Таблиця

Кількість гнізд мартина жовтоногого в колонії біля Кременчуцької ГЕС у 2018 році

| Порожні гнізда | Гнізда з кладками | | | |
|----------------|-------------------|--------|--------|--------|
| | 1 яйце | 2 яйця | 3 яйця | 4 яйця |
| 133 | 288 | 271 | 54 | 1 |

Оскільки обліки проводилися нами на початку третьої декади квітня, частина пар ще не мала кладок. Необхідно також врахувати, що за нашими спостереженнями на інших колоніях жовтоногого мартина в 2018 році, гніздування розпочалося приблизно на 10 днів пізніше через холодну погоду на початку квітня. Тому об'єктивно оцінити середній розмір кладки в колонії на основі отриманих даних неможливо. Розмір колонії оцінено нами приблизно у 750 пар.

Колонія не є моновидовою – судячи зі спостережень 2017 року, на дамбі також гніздяться річкові крячки (*Sterna hirundo*). Нами було обліковано близько 700 дорослих особин із ознаками гніздування.

Точний час початку гніздування мартина жовтоногого біля Кременчуцької ГЕС нам не відомий. За даними працівників шлюзу, птахи почали гніздитись ще на початку 2000-х років.

Розташування колонії мартина жовтоногого біля Кременчуцької ГЕС є подібним до поселень цього виду біля Канівської та Київської ГЕС. Найближча колонія мартина жовтоногого розташована за 17 км – на острові «Пташиний базар» у нижній частині Кременчуцького водосховища [1].

Виникнення колонії біля Кременчуцької ГЕС відбулося, ймовірно, в ході розселення мартинів з інших дніпровських колоній. У даний час відбувається обмін птахами між різними колоніями. Так, у ході наших обліків 22.04.2018 ми зустріли 5 дорослих жовтоногих мартинів, які мали кільця. У двох із них кільця вдалося прочитати. Один птах був закільцьований нами на колонії поблизу м. Черкаси пташенням у 2011 р. Відстань переселення склала 87 км. Інший птах був закільцьований В. М. Грищенком на колонії біля Канівської ГЕС (див.: [1]) пташенням у 2006 р. Відстань переселення склала 150 км.

Отримані нові дані щодо розміру колонії мартина жовтоногого біля Кременчуцької ГЕС дозволяють зробити переоцінку чисельності цього виду на Кременчуцькому водосховищі в цілому. Станом на 2018 рік вона становить близько 3000 пар.

Висновки

1. Колонія мартина жовтоногого на хвилерізі біля Кременчуцької ГЕС з'явилась, ймовірно, на початку 2000-х років.
2. Станом на 2018 рік розмір колонії становить близько 750 пар.
3. Отримані нові дані дозволяють оцінити сучасну загальну чисельність мартина жовтоногого на Кременчуцькому водосховищі у 3000 пар.

Література

1. Гаврилюк М. Н., Атамась Н. С., Грищенко В. Н., Ілюха А. В., Яблоновская-Грищенко Е. Д. Современное состояние популяции чайки-хохотуньи (*Larus cachinnans*) на среднем Днепре. *Беркут*. 2015. Т. 24, вип. 2. С. 128-138.
2. Гаврилюк М. Н., Грищенко В. Н., Полуда А. М., Ілюха А. В., Яблоновская-Грищенко Е. Д., Neubauer G. Предварительные итоги мечения цветными кольцами чаек-хохотуний на Кременчугском водохранилище. *Вісник Черкаського університету. Серія Біологічні науки*. Черкаси, 2011. Вип. 204. С. 12–16.
3. Грищенко В. М., Гаврилюк М. Н. Нове місце гніздування мартина сріблястого на Середньому Дніпрі. *Беркут*. 1992. Т. 1. С. 89.
4. Грищенко В. Н., Гаврилюк М. Н., Яблоновская-Грищенко Е. Д. Динамика численности чайки-хохотуньи в колонии у Каневской ГЭС в 1991–2006 гг. *Авіфауна України*. 2006. Вип. 3. С. 59-64.
5. Клестов Н. Л., Фесенко Г. В. Чайковые птицы водохранилищ Днепровского каскада. Киев, 1990. 50 с. (Препр. АН УССР. Ин-т зоологии; 90.3)
6. Сиохин В. Д., Гринченко А. Б. Серебристая чайка. *Колониальные гидрофильные птицы юга Украины*. К. : Наукова думка, 1988. С. 24-33.
7. Юдин К. А., Фирсова Л. В. Серебристая чайка. *Птицы СССР. Чайковые*. М. : Наука, 1988. С. 126-146.
8. Юдин К. А., Фирсова Л. В. Фауна России и сопредельных стран Том 2, вып. 2. Ржанкообразные. Часть 1. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae. СПб : Наука, 2002. 667 с.

References

1. Gavrilyuk M. N., Atamas N. S., Grishchenko V. G., Iukha A. V., Yablonovska-Grishchenko E. D. (2015). Recent situation of the Caspian Gull (*Larus cachinnans*) population on the Middle Dnieper. *Berkut (Golden Eagle)*, 24 (2), 128-138. (in Rus)
2. Gavrilyuk M. N., Grishchenko V.M., Poluda A.M., Iukha A.V., Yablonovska-Grishchenko E.D., Borisenko N.N., Neubauer G. (2011). Preliminary results of Caspian Gull's mark by color rings at

- Kremenchuk reservoir. *Visnyk Cherkas'koho Universytetu: Seriya Biolohichni Nauky (Cherkasy University Bulletin: Biological Sciences Series)*, Cherkasy, Is. 204, 12-16. (in Rus)
3. Grishchenko V. N., Gavrilyuk M. N. (1992). New breeding site of the Herring Gull on the Middle Dnieper. *Berkut (Golden Eagle)*, 1, 89. (in Ukr.)
 4. Grishchenko V. N., Gavrilyuk M. N., Yablonovska-Grishchenko E. D. (2006). Number dynamics of Yellow-legged Gull in the colony near Kaniv hydroelectric power station in 1991-2006. *Avifauna Ukrainy (Avifauna of Ukraine)*, 3, 59-64. (in Rus.)
 5. Klestov N. L., Fesenko H. V. (1990). Gulls of the water reservoirs of the Dnieper River. Kyiv : Institute of Zoology, 1-50. (in Rus.)
 6. Siokhin V. D., Grinchenko A. B. (1988). Herring Gull. *Kolonialnye hidrophilnye pticy yuga Ukrainy (Colonial hydrophilous birds of South part of Ukraine)*. Kyiv : Naukova dumka, 24-33. [in Rus].
 7. Yudin K.A., Firsova L.V. (1988). Herring Gull. *Pticy SSSR. Chajkovye (Birds of the USSR. Gulls)*. Moscow : Nauka, 126-146. (in Rus.)
 8. Yudin K.A., Firsova L.V. (2002). *Fauna Rossii i soprodel'nysh stran (Fauna of Russia and adjacent countries)*, Vol. 2, Is. 2, Part 1. Stercorariidae and Larinae, Saint Petersburg : Nauka, 1-667 (in Rus.)

Summary. Gavrilyuk M. N., Ilukha O. V. Breeding of the Caspian Gull near the Kremenchuk hydroelectric power station

Introduction. Caspian Gull (*Larus cachinnans*) has started the expansion upstream the Dnieper after creation of the tandem reservoir system. This species began breeding at Kremenchuk reservoir in 1987. From 1990s new colonies were founded and number of the species increased. This tendency now continues. There were 1940-1990 pairs of this gull breeding in 6 colonies at Kremenchuk reservoir in 2015 according to our estimation.

Purpose. Reevaluation of Caspian Gull's number at Kremenchuk reservoir.

Methods. Inspection of territories suitable for breeding of Caspian Gull. Total count of nests in a colony.

Results. New colony of the Caspian Gull was founded in 2017 near the Kremenchuk Hydroelectric power station. It situated at a concrete dam near the station. The dam has length 2.06 km and no plants. The colony is situated near the end of the dam and extending to 0.8 km. There were 750 pairs of Caspian Gulls breeding there in 2018. Gulls started breeding at this place at the beginning of 2000s. This breeding place is similar to colonies near the Kaniv and the Kyiv Hydroelectric power stations. The colony was founded due to expansion of the Caspian Gull on the Dnieper. We observed 5 birds with rings from another colonies at the Kremenchuk reservoir.

Conclusion. Our new data allow overestimate the number of Caspian Gull at Kremenchuk reservoir approximately in 3000 pairs. It is the biggest population of this gull on the Dnieper river.

Keywords: Caspian Gull, breeding, Kremenchuk reservoir, number, expansion.

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією 27.06.2018

Прийнято до публікації 25.10.2018

ВПЛИВ ГІПЕРВЕНТИЛЯЦІЇ НА ДИНАМІКУ РІВНЯ КАРБОН (IV) ОКСИДУ В АЛЬВЕОЛЯРНОМУ ПОВІТРІ

Проаналізували динаміку змін рівня карбон (IV) оксиду в альвеолярному повітрі упродовж проби регламентованого дихання з частотою 30 циклів за хвилину у здорових молодих чоловіків віком 18-22 роки. Рівень CO_2 у видихуваному повітрі визначали у боковому потоці методом інфрачервоної спектрометрії на капнографі Datex Normocap (Finland). Напруження CO_2 в альвеолярному повітрі оцінювали за його рівнем вкінці видиху ($PetCO_2$).

Виявлено, що при диханні з частотою 30 циклів·хв⁻¹ упродовж 10 хвилин рівень $PetCO_2$ знижується з $40,12 \pm 0,361$ мм рт. ст. до $18,59 \pm 0,542$ мм рт.ст. У 40-хвилинний період відновлення після проби повернення $PetCO_2$ до фонового рівня не відбувається. Існують суттєві індивідуальні особливості реактивності $PetCO_2$ на гіпервентиляцію та відновлення після неї.

Показано, що реактивність напруження карбон (IV) оксиду в альвеолярному повітрі на пробу з диханням 30 циклів за хвилину та при відновленні після неї залежить від його вихідного рівня: чим нижчий рівень $PetCO_2$, тим менша реактивність та швидше відновлення. Реактивність напруження карбон (IV) оксиду в альвеолярному повітрі на пробу з диханням 30 циклів за хвилину та при відновленні у перші 5-10 хвилин після неї залежить від вихідного рівня частоти дихання. При оцінці проби з гіпервентиляцією потрібно враховувати вихідний рівень CO_2 в альвеолярному повітрі та частоту дихання.

Ключові слова: карбон (IV) оксид, гіпервентиляція, гіпокапнія.

Постановка проблеми. Аналіз останніх досліджень і публікацій. Гіпервентиляція легень приводить до розвитку гіпокапнії, що виникає в результаті надмірного виділення вуглекислого газу з організму та спричинює респіраторний алкалоз [1]. При цьому виникає цілий комплекс вегетативних та психофізіологічних порушень, названих «гіпервентиляційним синдромом» [2]. Гіпервентиляція виникає під впливом екологічних факторів, нервово-психічних навантажень, у спортивній діяльності, при введенні фармакологічних речовин, супроводжує ряд захворювань [3;4]. Довільна гіпервентиляція застосовується у професійній діяльності, для оцінки адаптаційних можливостей організму та виявлення прихованої патології [5]. Втім досліджень індивідуальних особливостей динаміки змін CO_2 в альвеолярному повітрі при пробах з гіпервентиляцією та після них недостатньо.

Мета дослідження – проаналізувати динаміку змін рівня карбон (IV) оксиду в альвеолярному повітрі упродовж проби регламентованого дихання з частотою 30 циклів за хвилину у здорових молодих чоловіків.

Методика

Вимірювання здійснені на 81 здоровому молодому чоловікові віком 18-22 роки в умовах, наближених до стану основного обміну, з дотриманням вимог чинного законодавства та норм біоетики. Рівень CO_2 у видихуваному повітрі визначали у боковому потоці методом інфрачервоної спектрометрії на капнографі Datex Normocap (Finland). Напруження CO_2 в альвеолярному повітрі оцінювали за його рівнем вкінці видиху ($PetCO_2$). Показано, що цей показник достатньо точно вказує на рівень CO_2 у артеріальній крові [6]. Частоту дихання оцінювали за середньою тривалістю спіроциклу, розрахованого за капнограмою. Спочатку проводили записи капнограми дихання 5 хвилин у спокої сидячи, потім – упродовж 10 хвилин регламентованого

дихання з частотою 30 циклів за хвилину та 40 хвилин відновного періоду після тесту. Статистичний аналіз даних здійснювали методами параметричної статистики.

Результати та обговорення

У спокої сидячи досліджувані показники відповідали нормам характерним для здорових людей (табл. 1). Так частота дихання склала $15,41 \pm 0,395$ циклів·хв⁻¹, PetCO₂ – $40,12 \pm 0,361$ мм рт.ст. [3]. Показано, що одразу ж після початку форсованого дихання відбувається суттєве зниження PetCO₂ та досягнення його найменших значень до 5-7-ї хвилин проби (рис. 1). Після закінчення проби PetCO₂ стрімко збільшується. Інші автори [7; 8] також спостерігали швидке зменшення PetCO₂ упродовж 10 секунд після початку гіпервентиляції та стабілізацію цього показника до 10-ї хвилини такого впливу [5].

Таблиця 1

Рівні частоти дихальних рухів, співвідношення тривалості вдишу та PetCO₂ при проведенні проби регламентованого дихання з частотою 30 циклів за хвилину (M±m)

| Умови | Показники | | |
|------------------|--|---|--------------------------------|
| | Частота дихання, циклів·хв ⁻¹ | Співвідношення тривалості вдишу до дих. циклу, у.о. | PetCO ₂ , мм рт.ст. |
| спокій | 15,41±0,395 | 0,37±0,009 | 40,12±0,361 |
| проба | 29,59±0,218*** | 0,59±0,015*** | 18,59±0,542*** |
| Віднов- лення | 5 хв | 16,36±0,493* | 0,38±0,012 |
| | 10 хв | 16,10±0,412 | 0,36±0,011 |
| | 20 хв | 16,00±0,386 | 0,36±0,010 |
| | 40 хв | 16,08±0,369 | 0,37±0,010 |

Примітка. * - $p < 0,05$; *** - $p < 0,001$ у порівнянні з фоном

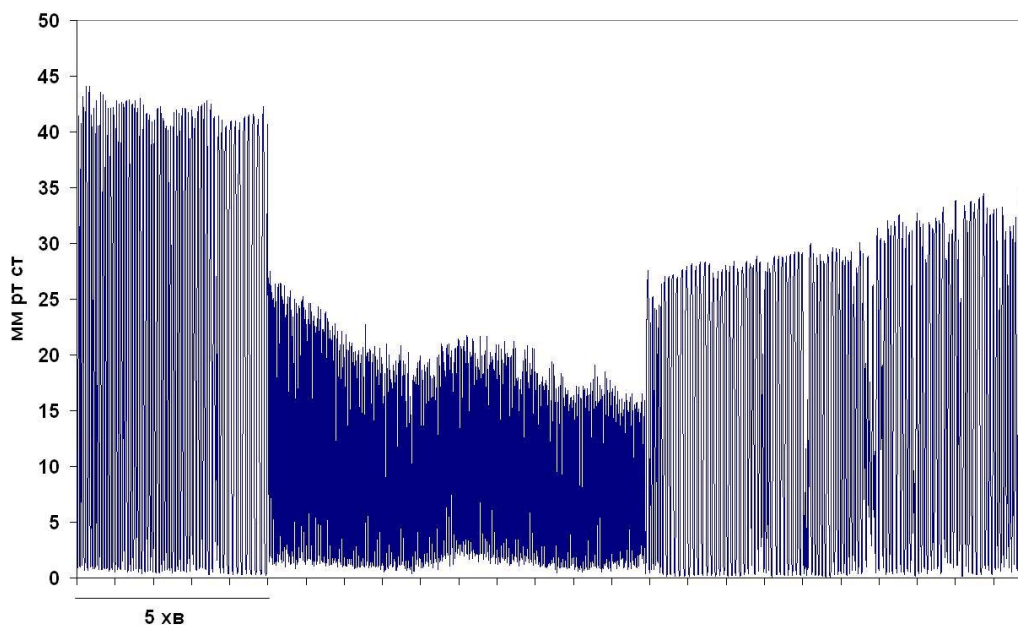


Рис. 1. Індивідуальна динаміка рівня CO₂ у видихуваному повітрі при проведенні гіпервентиляції з частотою 30 циклів за хвилину

У кінці проби PetCO₂ знизився до $18,59 \pm 0,542$ мм рт.ст. ($p < 0,001$). Ця реакція дещо більша, ніж у вимірюваннях за подібних умов Coverdale NS et al [4; 9] (з 36 до 23 мм рт.ст.), що може пояснюватись відмінностями у використаних капнографах та

контингентах вимірюваних. Після закінчення проби відновлення PetCO₂ до вихідного рівня не відбувалось навіть через 40 хвилин.

Відомо, що запаси CO₂ в організмі поділяються на декілька фракцій [5]. Центральна фракція складає біля 2,5 літрів та при гіпервентиляції швидко вимивається. Периферійна фракція складає біля 110 літрів та припадає на тканини з низьким рівнем кровопостачання (жирова та кісткова тканини), органи з помірним кровопостачанням (м'язи) та органи з інтенсивним кровопостачанням і малою власною масою (мозок та нирки). Тому на початку проби та одразу після її закінчення швидко виснажується та відновлюється центральна фракція. Тривале відновлення PetCO₂ після 10-хвилинної гіпервентиляції пояснюється виснаженням частини периферійної фракції.

Звертає на себе увагу те, що частота дихання після завершення проби залишається підвищеною. Цілком ймовірно, це може бути обумовлено зміною чутливості дихального центру до карбон (IV) оксиду.

Аналіз реактивності змін PetCO₂ на пробу регламентованого дихання та відновлення після неї показав широкий їх розкид. Так, при пробі відбувалось зниження цього показника від 9,54 мм рт.ст. до 33,04 мм рт.ст. у порівнянні з фоном. У період після проби реєстрували значення як вищі за вихідні (на 4-7 мм рт.ст.), так і нижчі (упродовж всіх 40 хвилин відновлення) з амплітудою до 16-20 мм рт.ст. Одним із факторів, що обумовлює напрямок та амплітуду змін PetCO₂, може бути його вихідний рівень. Кореляційний аналіз вихідного PetCO₂ з реактивністю на пробу, 5, 10, 20, 40 хв відновлення показав середній від'ємний рівень зв'язку (r відповідно: -0,40; -0,43; -0,46; -0,55; -0,48, p<0,001).

За методом сигмальних відхилень ($\pm 0,5\sigma$) вихідний рівень PetCO₂ поділили на 3 діапазони: <38,5 мм рт.ст. (I – 25 осіб), 38,5-41,74 мм рт.ст. (II – 28 осіб), >41,74 мм рт.ст. (III – 28 осіб). Реактивність PetCO₂ у відповідь на гіпервентиляцію та у період відновлення після неї представлена у таблиці 2.

Таблиця 2

Реактивність PetCO₂ (мм рт.ст.) при проведенні проби регламентованого дихання з частотою 30 циклів за хвилину та у період відновлення після неї у осіб з різним вихідним рівнем цього показника (M \pm m)

| Умови | | Рівень PetCO ₂ в фоні | | |
|-------------|-------|----------------------------------|---------------------------------|-----------------------|
| | | <38,5 мм рт.ст. (I) | 38,5-41,74 мм рт. ст. (II) | >41,74 мм рт.ст.(III) |
| тест | | -18,43 \pm 0,75 | -21,34 \pm 0,89* [#] | -24,51 \pm 0,97* |
| Відновлення | 5 хв | -5,21 \pm 0,92 | -7,52 \pm 0,85* [#] | -10,62 \pm 1,02* |
| | 10 хв | -1,91 \pm 0,70 | -3,71 \pm 0,55* [#] | -6,96 \pm 1,00* |
| | 20 хв | -0,46 \pm 0,58 | -2,23 \pm 0,36* [#] | -5,10 \pm 0,81* |
| | 40 хв | -1,00 \pm 0,63 | -2,38 \pm 0,44* [#] | -5,01 \pm 0,86* |

Примітка. * - p<0,05 у порівнянні з I; # - p<0,05 при порівнянні II та III

Так, у осіб з низьким вихідним рівнем PetCO₂ зниження цього показника при гіпервентиляції було вірогідно меншим, ніж у II та III групі, а його відновлення відбувалось вже до 10-20-ї хвилини. Реактивність у II групі в свою чергу була меншою, ніж у III, а відновлення було більш швидким, але не до фонового рівня.

Таким чином, реактивність напруження карбон (IV) оксиду в альвеолярному повітрі на пробу з диханням 30 циклів за хвилину та при відновленні після неї залежала від його вихідного рівня: чим нижчий рівень PetCO₂, тим менша реактивність та швидше відновлення.

Відомо, що однією з типологічних характеристик зовнішнього дихання є частота дихання (ЧД) в спокої [10]. Тому провели аналіз реактивності PetCO₂ залежно

від вихідного рівня ЧД. Методом сигмальних відхилень виділили три типологічні групи за цим показником у спокої: I (n=21) – ЧД < 13,78 циклів·хв⁻¹; II (n=38) – ЧД від 13,78 до 17,26 циклів·хв⁻¹; III (n=22) – ЧД > 17,26 циклів·хв⁻¹. Показано, що як реактивність на пробу, так і відновлення у перші 5 хвилин після неї у I групі вища, ніж у II і III групах (рис. 2).

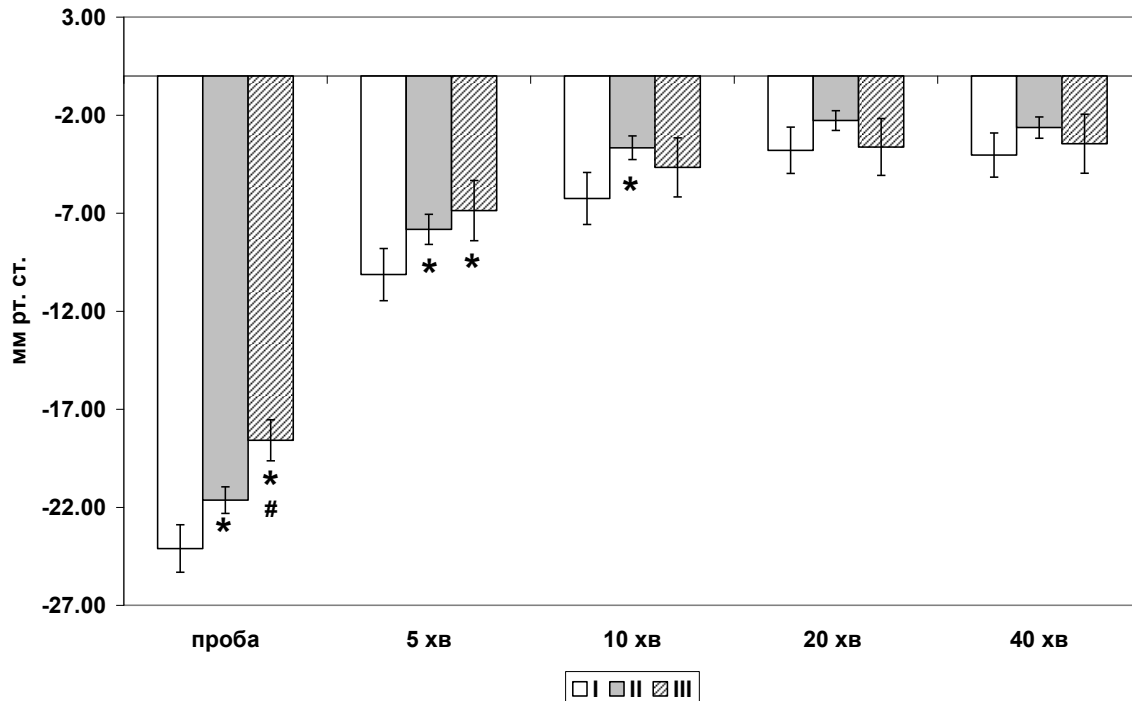


Рис. 2. Реактивність PetCO₂ при проведенні проби регламентованого дихання з частотою 30 циклів за хвилину та у період відновлення після неї у осіб з різним вихідним рівнем частоти дихання (I – < 13,68 циклів·хв⁻¹, II – від 13,68 до 17,26 циклів·хв⁻¹, III – > 17,26 циклів·хв⁻¹)
* – p<0,05 у порівнянні з I групою; # – p<0,05 у порівнянні з II групою

Це може бути обумовлено різною чутливістю дихального центру в осіб із різною частотою дихання, котра, в свою чергу, впливає на амплітуду змін PetCO₂ при гіпервентиляції та його відновлення одразу ж після неї.

Отже, при оцінці проби з гіпервентиляцією потрібно враховувати вихідний рівень карбон (IV) оксиду в альвеолярному повітрі та частоту дихання.

Висновки

1. При диханні з частотою 30 циклів·хв⁻¹ упродовж 10 хвилин рівень PetCO₂ знижується 40,12±0,361 мм рт.ст. до 18,59±0,542 мм рт.ст. У 40-хвилинний період відновлення після проби повернення PetCO₂ до фонового рівня не відбувається.
2. Існують суттєві індивідуальні особливості реактивності PetCO₂ на гіпервентиляцію та відновлення після неї.
3. Реактивність напруження карбон (IV) оксиду в альвеолярному повітрі на пробу з диханням 30 циклів за хвилину та при відновленні після неї залежить від його вихідного рівня: чим нижчий рівень PetCO₂, тим менша реактивність та швидше відновлення.
4. Реактивність напруження карбон (IV) оксиду в альвеолярному повітрі на пробу з диханням 30 циклів за хвилину та при відновленні у перші 5-10 хвилин після неї залежить від вихідного рівня частоти дихання.

Література

1. Агаджанян Н.А., Чижов А.Я. Классификация гипоксических, гипо- и гиперкапнических состояний. *Физиологический журнал*. 2003. №3. С.11-16.
2. Панина М.И. Патофизиологические аспекты гипервентиляции и гипервентиляционного синдрома. *Казанский медицинский журнал*. 2003. №4. С. 288-293.
3. Shea S.A. Behavioural and arousal-related influences on breathing in humans. *Experimental physiology*. 1996. Jan, 81(1). С. 1-26.
4. Coverdale N.S., Gati J.S., Opalevych O., Perrotta A., Shoemaker J.K. Cerebral blood flow velocity underestimates cerebral blood flow during modest hypercapnia and hypocapnia. *J Appl Physiol (1985)*. 2014. Nov 15; 117(10). С. 1090-1096. doi: 10.1152/jappphysiol.00285.2014.
5. Шурыгин И. А. Мониторинг дыхания: пульсоксиметрия, капнография, оксиметрия: монография. СПб.: "Невский Диалект"; М.: "Издательство БИНОМ", 2000. 301 с.
6. Kim K.W., Choi H.R., Bang S.R., Lee J.W. Comparison of end-tidal CO₂ measured by transportable capnometer (EMMA™ capnograph) and arterial pCO₂ in general anesthesia. *J Clin Monit Comput*. 2016. Oct; 30(5). С.737-741. doi:10.1007/s10877-015-9748-x.
7. Куликов В.П., Кузнецова Д.В. Реакция мозгового кровотока и системного артериального давления на гиперкапнию и гипокапнию у людей. *Патологическая физиология и экспериментальная терапия*. 2013. №1. С.41-44.
8. Дёмин Д.Б., Поскотинова Л.В. Значимость уровня гипокапнии в изменении электроэнцефалограммы при длительной гипервентиляции у человека. *Журнал медико-биологических исследований*. 2017. №3. С.24-32. DOI: 10.17238/issn2542-1298.2017.5.3.24
9. Бурых Э.А. Взаимоотношение гипокапнии, гипоксии, мозгового кровотока и электрической активности мозга при произвольной гипервентиляции у человека. *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова*. 2007. №9. С.982-1000.
10. Коваленко С.О., Кудій Л.І., Калениченко О.В. Варіабельність серцевого ритму у людей з різною частотою дихання. *Фізіологічний журнал*. 2004. №6. С.43-47.

References

1. Agadzhanian N.A., Chizhov A.Ya. (2003). Classification of hypoxic, hypo- and hypercapnic states. *Fiziologichnyy zhurnal [Journal of Physiology]*. 49, 3. 11-16. (in Russ.)
2. Panina M.I. (2003). Pathophysiological aspects of hyperventilation and hyperventilation syndrome. *Kazanskyj medycynskiy zhurnal [Kazan Medical Journal]*. 84, 4. 288-293. (in Russ.)
3. Shea S.A. (1996). Behavioural and arousal-related influences on breathing in humans. *Experimental physiology*. 81(1). 1-26.
4. Coverdale N.S., Gati J.S., Opalevych O., Perrotta A., Shoemaker J.K. (2014). Cerebral blood flow velocity underestimates cerebral blood flow during modest hypercapnia and hypocapnia. *J Appl Physiol (1985)*. Nov 15; 117(10). 1090-1096. doi: 10.1152/jappphysiol.00285.2014.
5. Shurygin, I. A. (2000). Breathing monitoring: pulse oximetry, capnography, oximetry. SPb.: "Nevsky Dialect"; M.: "Publishing BINOM". (in Russ.)
6. Kim K.W., Choi H.R., Bang S.R., Lee J.W. (2016). Comparison of end-tidal CO₂ measured by transportable capnometer (EMMA™ capnograph) and arterial pCO₂ in general anesthesia. *J Clin Monit Comput*. 30(5). 737-741. doi:10.1007/s10877-015-9748-x.
7. Kulykov V.P., Kuznecova D.V. (2013). The reaction of cerebral blood flow and systemic blood pressure to hypercapnia and hypocapnia in humans. *Patolohichna fiziolohiia ta eksperymentalna terapiia [Pathological physiology and experimental therapy]*. 57, 1. 41-44. (in Russ.)
8. Dyomin D. B., Posototnova L.V. (2017). The significance of the level of hypocapnia in changing the electroencephalogram with prolonged hyperventilation in humans. *Zhurnal medyko-byolohycheskykh yssledovanyi [Journal of medical and biological research]*. 3. 24-32. DOI: 10.17238 / issn2542-1298.2017.5.3.24 (in Russ.)
9. Burich E.A. (2007). Interrelation of hypocapnia, hypoxia, cerebral blood flow and electrical activity of the brain with arbitrary hyperventilation in humans. *Rosyyskiy fyzyolohycheskiy zhurnal ymeny Y.M. Sechenova [Russian physiological journal named after I.M. Sechenov]*. 9. 982-1000. (in Russ.)
10. Kovalenko S.O., Kudiy L.I., Kalenychenko O.V. (2004). Heart rhythm variability in individuals with different respiration frequency. *Fiziologichnyy zhurnal [Journal of Physiology]*. 50, 6. 43-47. (in Ukr.)

Summary. Zavhorodnia V. A., Kovalenko S. O., Kudiy L. I. Influence of hyperventilation on the dynamic of Carbon (IV) Oxide in alveolar air

Introduction. Hyperventilation occurs under the influence of environmental factors, neuro-psychic stress, in sports activities, with the introduction of pharmacological substances, accompanies

a number of diseases. However, there are insufficient studies of the individual peculiarities of CO₂ change dynamics in the alveolar air at hyperventilation test and after it.

Purpose. To analyze the dynamics of changes in the level of carbon (IV) oxide in the alveolar air while testing the regulated respiration with a frequency of 30 cycles per minute in healthy young men.

Methods. Measurements were performed on 81 healthy young men aged 18-22. The level of CO₂ in the exhaled air was determined in the lateral flow by the infrared spectrometry method on the capnograph Datex Normocap (Finland). The stress of CO₂ in the alveolar air was estimated according to its level at the end of the exhalation (PetCO₂).

Results. At the respiration with a frequency of 30 cycles per minute¹ for 10 minutes, the level of PetCO₂ decreases from 40.12 ± 0.361 mm Hg to 18.59 ± 0.542 mm Hg. In the 40-minute recovery period after the test, the return of PetCO₂ to the initial level does not occur. There are significant individual peculiarities of PetCO₂ reactivity to hyperventilation and recovery after it.

Originality. It has been shown that the stress reactivity of carbon (IV) oxide in the alveolar air to a sample with respiration of 30 cycles per minute and after recovery after it depends on its initial level – the lower the level of Pet CO₂, the lower the reactivity and the faster recovery. The stress reactivity of carbon (IV) oxide in the alveolar air to testing respiration of 30 cycles per minute and to the recovery during the first 5-10 minutes after it depends on the initial respiration rate.

Conclusion. When evaluating a hyperventilation test, the initial level of CO₂ in the alveolar air and respiratory rate should be taken into account.

Key words: carbon (IV) oxide, hyperventilation, hypocapnia.

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією 27.03.2018
Прийнято до публікації 25.10.2018

ОРГАНІЗАЦІЯ ТА ЕФЕКТИВНІСТЬ ТАНЦЮВАЛЬНО-ОЗДОРОВЧИХ ЗАНЯТЬ ЗІ СТУДЕНТКАМИ В СПОРТИВНОМУ НАВЧАЛЬНОМУ ВІДДІЛЕННІ

У статті представлено комплекс змін, які відбуваються в жіночому організмі студенток спортивного навчального відділення, які обстежувалися на початку і в кінці навчального року. Дослідницька діяльність із студентками в спортивному навчальному відділенні здійснювалася протягом 2-х років. На першому році під наглядом перебували студентки контрольної групи, на другому – основної, в якій здійснювали спрямованість педагогічного процесу в залежності від фаз менструального циклу (МЦ). Показано, що танцювально-оздоровчі заняття з урахуванням фаз МЦ позитивно впливають на стан серцево-судинної системи, підвищують розумову діяльність, фізичну працездатність, потужність роботи при виконанні тесту PWC₁₇₀ і, що дуже важливо – достовірно збільшують максимальне споживання кисню.

Ключові слова: студентки, серцево-судинна система, танцювально-оздоровчі заняття, фізична працездатність.

Постановка проблеми. Аналіз останніх публікацій. Дані літератури свідчать про необхідність реорганізації фізичного виховання (ФВ) студенток [1, 2, 3]. Це може виражатися, з одного боку, в урахуванні фаз менструального циклу (МЦ) при дозуванні фізичних навантажень і їх спрямованості, а з іншого – в пошуку методичних підходів щодо поліпшення функціонального стану організму.

Знаючи і враховуючи критичні періоди в МЦ і мінливий при цьому функціональний і психофізіологічний стан, визначаючи оптимальні «дозы» фізичних навантажень, можна управляти процесом ФВ студенток [4]. Це, як добре відомо, є основою зміцнення і примноження здоров'я, забезпечення такого рівня життєдіяльності, який необхідний не тільки для успішного навчання в вузі, але і для збереження репродуктивної функції [5, 6, 7].

Показано, що у великої кількості дівчат (до 60%), які займаються спортом, в передменструальній і менструальній фазах МЦ підвищується збудливість нервових процесів [8, 9]. У той же час, функціональна рухливість нервових процесів (лабільність) зростає в післяменструальну і післяовуляторну фази, змінюються м'язово-суглобові відчуття [10]. Тобто вплив фізичних навантажень без урахування фаз МЦ може бути негативним для організму, можуть спостерігатися відхилення в різних ланках нейрогуморальної регуляції, в тому числі в гіпоталамо-гіпофізарно-гонадних взаємовідносинах [11,12,13].

Незнання цього і невірна побудова процесу ФВ можуть негативно позначатися на функціональному стані і збереженні здоров'я студенток, що суперечить принципу оздоровчої спрямованості ФВ.

Мета. Вивчити вплив спеціально побудованих танцювально-оздоровчих занять на функціональний стан організму студенток (з урахуванням фаз МЦ) і оцінити їх ефективність.

Завдання дослідження. 1. Розробити методологічний підхід до проведення занять зі студентками спортивного навчального відділення. 2. Визначити комплекс функціональних змін в організмі студенток, що характеризують ефективність спеціально побудованих танцювально-оздоровчих занять.

Матеріал та методи

У стані відносного спокою визначали артеріальний тиск (за Коротковим), пальпаторно підраховували частоту серцевих скорочень (ЧСС). Працездатність оцінювали шляхом класичного проведення проби PWC_{170} . Виконувалися два навантаження тривалістю по 3 хвилини кожне, з трьоххвилинною перервою. Інтенсивність першого навантаження підбирали таким чином, щоб ЧСС не перевищувала 120-125 скор./хв., на другому – 140-145 скор./хв.

При повторному обстеженні орієнтувалися на утримання потужності, яка була індивідуально досягнута на початку навчального року. Також вимірювали пульс і артеріальний тиск (АТ) у вихідному стані до початку проби, а також після її закінчення. На основі цих вимірювань розраховували систолічний об'єм крові за формулою Старра [2].

Максимальне споживання кисню (МСК) розраховували за формулою В. Л. Карпмана [14]. Розумову працездатність визначали за допомогою тесту «Кільця Ландольта» [2].

Проводилась математична обробка отриманих даних за стандартними прикладним програмами.

Під наглядом були 26 студенток спортивного навчального відділення: дві групи по 13 осіб – основна (ОГ) і контрольна (КГ), які обстежувалися на початку і в кінці навчального року.

Дослідницька діяльність здійснювалася протягом 2-х років. На першому році під наглядом перебували студентки, які займалися за загальною програмою оздоровчими видами спорту, вони склали КГ, на другому – студентки, які ввійшли в ОГ і займалися танцювально-оздоровчими вправами. В цій групі здійснювали спрямованість педагогічного процесу в залежності від фаз МЦ.

Всі студентки проходили обов'язковий медогляд у студентській поліклініці.

Методологія побудови занять в ОГ. Робота спортивного навчального відділення проводилася 2 рази на тиждень по 2 академічні години. У процесі кожного заняття студентки виконували не менше 80-ти вправ.

Вправи підбиралися таким чином, щоб здійснювалося тренування функціональних систем організму, формування красивої фігури, щоб їх виконання сприяло зняттю втоми і нервової напруги, а взагалі заняття надавали позитивний емоційний вплив на організм.

Тому в заняття включалися, крім танцювальних елементів, вправи і засоби аеробіки, шейпінгу, фітнесу, пілатесу, стретчингу, дихальної гімнастики і ін. Заняття умовно ділилися на ряд послідовних етапів (табл. 1).

Заняття починали з підготовчих вправ, які активізують легеневу вентиляцію, газообмін. Інтенсивність виконання була плавною, без різких рухів. Використання танцювальних вправ сприяло «розігріву» організму. Вибір темпу, безперервність виконання і тривалість танцювальної частини створювали хороший аеробний ефект. Музичний супровід здійснював позитивний емоційний вплив, що надавало заняттю живий характер. Пропонувалося виконувати танцювальні рухи легко і невимушено.

Використання вправ на розтягування (стретчинг) було спрямовано на збільшення рухливості в суглобах. Подібні вправи пропонувалися на всіх етапах заняття.

В основну частину заняття входили базові танцювальні вправи, біг, степ, стрибки, серії коригуючих вправ, які підбиралися таким чином, щоб вплив чинився одночасно на кілька м'язових груп. Зверталася увага на режим дихання.

Завершальними вправами основної частини заняття були такі, за допомогою яких навантажувались м'язи, що сприяють досягненню красивих форм тіла. Для посилення ефекту при виконанні цих вправ використовувалися обтяження і амортизатори.

Таблиця 1

Примірна структура занять

| № етап | Зміст | Тривалість (хв) | Спрямованість навантажень |
|---------------------------|---|--|---|
| <i>Підготовча частина</i> | | | |
| I | 1. Разминочні вправи 2. Танцювальні вправи 3. Стретчинг | 10 – 15 15-20 5 | - Підготовка організму до навантажень «розігрів» - Збільшення рухливості суглобів - Розтягування м'язів |
| <i>Основна частина</i> | | | |
| II | 1. Основні вправи 2. Стрибково-бігові вправи 3. Танцювальні вправи 4. Корегуючі вправи | 10 – 15 3 – 5 20 – 25 10 - 15 | - Комплекси навантажень на м'язи тулуба та кінцівок - Навантаження на дихальну та серцево-судинну системи - Розтягування основних м'язових груп, силові вправи на окремі групи м'язів |
| <i>Заключна частина</i> | | | |
| III | 1. Стретчинг 2. Вправи для шиї 3. Вправи на розслаблення 4. Дихальні вправи | 10 – 20 7 – 5 3 – 5 3 - 5 | - Розвиток гнучкості - Профілактика остеохондрозу - Відновлення після навантаження |

У заключній частині виконувалися вправи на розтягування, розслаблення, відновлення постави, пропонувалося виконання і утримання окремих поз з гімнастики йоги. Закінчувалося заняття, як правило, використанням прийомів самомасажу та релаксації.

Природно, що на початкових етапах занять інтенсивність вправ була незначною, потім поступово зростала. Навантаження контролювали на окремих заняттях шляхом підрахунку ЧСС.

Проведений на початку навчального року контроль функціонального стану протягом МЦ показав, що у стані спокою підвищений пульс фіксувався під час 1-ої фази МЦ (табл. 2). Відомо, що в різні фази МЦ циклічно змінюється функціонування автономної частини периферичної нервової системи: в 5-ій фазі підвищується збудливість симпатичного відділу, а в 2-ій – парасимпатичного [5,11].

Таблиця 2

Зміни ЧСС и АТ у студенток в різні фази МЦ

| Показники | Фази МЦ | | | | |
|--------------------------|----------------|----------------------|--------------|--------------------|----------------------|
| | 1 менструальна | 2 після-менструальна | 3 овуляторна | 4 після-овуляторна | 5 перед-менструальна |
| ЧСС (скор./хв.) | 68,4±0,06 | 62,1±0,8 | 66,6±0,92 | 64,3±0,92 | 67,6±1,0 |
| Систол. АТ (мм рт. ст.) | 119,2±1,2 | 113,7±1,1 | 114,6±1,3 | 115,6±0,9 | 117,9±1,3 |
| Діастол. АТ (мм рт. ст.) | 73,4±1,9 | 73,68±1,5 | 74,1±2,0 | 73,2±1,7 | 68,2±1,6 |

Відповідно до даних літератури [4], в процесі МЦ спостерігаються два піки зниження основного обміну: в 1-ій і 3-ій фазах МЦ. В 4-ій і 5-ій фазах він, як правило, збільшується на 10%. Встановлені зміни в графічному зображенні представляють так звану «менструальну хвилю», яку ми також спостерігали. Відповідно їй змінювалися не тільки ЧСС, але і АТ: він був найбільшим в період 1-ої фази, потім знижувався у 2-у, знову підвищувався в 3-ю, продовжуючи збільшуватися в 4-у і 5-у фази

Як свідчать результати самостійних спостережень студенток, які вони фіксували в щоденниках, були виявлені наступні характеристики функціонального стану. Гарне самопочуття зазначалося у 90% студенток в період післяменструальної фази (з третього і четвертого дня після закінчення менструації), а також через 1-2 дні після овуляції до початку передменструальної фази. У період менструації у більшості студенток зазначалося незадовільне самопочуття, 20% з них констатували занепад сил. При цьому студентки суб'єктивно оцінювали свою працездатність як знижену з розвитком швидкої стомлюваності. В період овуляції 57% студенток не відчували змін працездатності, хоча її об'єктивні визначення в цей період свідчили про те, що вона знижувалася. Це, на наш погляд, дуже важливий фактор, який студентки зазвичай не враховують, тобто, якщо у фазу менструації усі намагаються знизити інтенсивність навантаження, то у фазу овуляції суб'єктивна позитивна оцінка свого стану фізичної працездатності може мати негативні наслідки для нормального протікання МЦ.

Студентки ОГ протягом всього навчального року здійснювали самоконтроль функціонального стану за допомогою спеціально розробленої форми щоденникової роботи [2].

Результати та обговорення

Як видно з представлених в табл. 3. даних, фонові значення ЧСС в двох групах знаходилися в межах фізіологічних норм. Відмінності в показниках ЧСС між групами були недостовірними. Як на початку, так і в кінці навчального року систолічний, діастолічний і пульсовий тиск були у зоні фізіологічних норм.

Таблиця 3

Показники серцево-судинної системи в стані спокою

| Показники | Початок навчального року | | Кінець навчального року | |
|---------------------------------|--------------------------|-----------------------|-------------------------|-----------------------|
| | ОГ | КГ | ОГ | КГ |
| ЧСС (скор./хв) | 74,2±2,8 | 76,1±3,0 P < 0,05 | 72,0±2,7 | 76,2±3,3 P < 0,05 |
| Систол. АТ (мм рт. ст.) | 118,4±4,2 | 117,2±6,7 P > 0,05 | 117,4±3,7 | 118,4±4,9 P > 0,05 |
| Діастол. АТ (мм рт.ст.) | 74,6±3,1 | 75,6±3,7 P > 0,05 | 73,7±4,0 | 74,7±3,9 P > 0,05 |
| Пульсовий тиск (мм рт. ст.) | 39,4±3,1 | 40,4±3,0 P > 0,05 | 39,8±2,6 | 41,2±3,6 P > 0,05 |
| Систолічний об'єм крові (мл) | 62,1±2,4 | 62,8±2,6 P > 0,05 | 61,8±2,6 | 62,0±2,8 P > 0,05 |
| Хвилинний об'єм крові (л/хв) | 4,78±0,31 | 4,86±0,42 P > 0,05 | 4,81±0,37 | 4,83±0,4 P > 0,05 |

Аналогічні вимірювання після виконання студентками двох ступенів навантажень показали, що в ОГ значення показників серцево-судинної системи в кінці навчального року були більш сприятливими (табл. 4).

Таблиця 4

Показники серцево-судинної системи у студенток після навантаження

| Показники | Початок навчального року | | Кінець навчального року | |
|------------------------------|--------------------------|-----------------------|-------------------------|-----------------------|
| | ОГ | КГ | ОГ | КГ |
| ЧСС(скор./хв) | 144,2±4,1 | 145,3±3,9 P > 0,05 | 132,6±3,1 | 144,2±4,6 P < 0,05 |
| Систол. АТ (мм рт. ст.) | 164,2±6,7 | 166±7,1 P > 0,05 | 152±4,2 | 164±7,2 P < 0,05 |
| Діастол. АТ (мм рт. ст.) | 86,2±4,3 | 87,2±5,6 P > 0,05 | 83,2±4,1 | 86,8±4,8 P > 0,05 |
| Пульсовий тиск (мм рт. ст.) | 80,7±5,2 | 77,6±6,3 P > 0,05 | 68,3±4,3 | 74,6±5,2 P < 0,05 |
| Систолічний об'єм крові (мл) | 100,2±6,7 | 104,1±5,4 P > 0,05 | 98,3±6,8 | 106,2±5,9 P < 0,05 |
| Хвилинний об'єм крові(л/хв) | 14,9±2,1 | 15,4±2,6 P > 0,05 | 13,2±2,4 | 15,1±2,7 P < 0,05 |

На тлі більш високого значення PWC_{170} , у них були визначені не настільки високі, ніж у студенток КГ, значення систолічного і хвилинного об'ємів крові, що свідчило про більш економне функціонування системи кровообігу в процесі фізичного навантаження.

Визначення фізичної працездатності показали, що якщо на початку навчального року значення PWC_{170} були практично однаковими в двох групах, то в кінці – вони достовірно відрізнялися (табл. 5): у студенток ОГ більш високою виявилася як загальна, так і питома потужність роботи.

Таблиця 5

Показники фізичної працездатності студенток

| Показники | ОГ | | КГ | |
|--|--------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|
| | Початок навчального року | Кінець навчального року | Початок навчального року | Кінець навчального року |
| PWC_{170} (Вт) | 124,2±2,8 | 144,6±4,1 P < 0,05 | 127,3±3,6 | 133,7±2,8 P > 0,05 |
| Маса тіла (кг) | 59,2±1,3 | 58,1±1,9 | 60,1±1,7 | 59,3±1,62 |
| Питома потужність при ЧСС 170 скор./хв (Вт/кг) | 2,1±0,12 | 2,5±0,14 P < 0,05 | 2,12±0,17 | 2,25±0,11 P > 0,05 |
| МСК загальне (л/хв) | 2,35±0,11 | 2,681±0,08 P < 0,05 | 2,36±0,28 | 2,415±0,21 P > 0,05 |
| МСК відносне (мл/хв / кг маси) | 40,1±1,9 | 47,6±0,9 P < 0,05 | 41,2±2,0 | 42,4±1,6 P > 0,05 |

Якщо МСК на початку навчального року було майже однаковим і становило для обох груп близько 2,3 л / хв ($P < 0,05$), в кінці другого семестру у студенток ОГ воно достовірно збільшилося, тоді як в КГ – зросло лише незначно. Аналогічні відмінності були отримані при аналізі відносних значень МСК (на 1 кг маси тіла).

Відомо, що фізичні вправи активно впливають на ефективність навчання, на елементи розумової працездатності [1,13]. Отримані результати були згруповані за принципом порівняння їх в однакові для всіх студенток періоди МЦ. Далі проводили кореляційний аналіз між змінами показників розумової та фізичної працездатності.

Було виявлено, що взаємозв'язок фізичної працездатності (відповідно PWC_{170}) з розумовою (згідно тесту «Кільця Ландольта») залежав від фаз МЦ (табл. 6). Але цей зв'язок на початковому етапі і в кінці навчального року був різним.

Таблиця 6

Коефіцієнт кореляції між показниками розумової та фізичної працездатності у студенток ОГ в різні фази МЦ на початку навчального року

| Показники | Фізична працездатність (PWC_{170}) | | | | | МСК | | | | |
|--|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Фази МЦ | | | | | | | | | | |
| Час вирішення тесту «Кільця Ландольта» | 0,78 | 0,68 | 0,87 | 0,63 | 0,58 | 0,77 | 0,66 | 0,85 | 0,62 | 0,57 |
| Час аналізу одного знаку | 0,79 | 0,71 | 0,74 | 0,70 | 0,60 | 0,77 | 0,70 | 0,74 | 0,69 | 0,59 |
| % вірних рішень | 0,84 | 0,60 | 0,81 | 0,70 | 0,63 | 0,82 | 0,58 | 0,80 | 0,69 | 0,59 |

На початку навчального року фізична працездатність найбільше була пов'язана: в 1-шу фазу МЦ – із швидкістю обробки інформації, в 3-тю – з часом рішення тестового завдання. Під час овуляції цей зв'язок виявився меншим, причому розумова працездатність погіршилася в більшій мірі, ніж фізична. У 4-у фазу МЦ був виявлений найменший зв'язок з часом вирішення тесту, в період 5-ої фази взаємозв'язок між усіма показниками був ще меншим, що свідчило про високу «фізіологічну ціну» розумових операцій. Таким чином, найкращим для розумової працездатності були періоди 1-ої і 3-ої фаз МЦ.

В кінці навчального року був зафіксований тісний взаємозв'язок PWC_{170} зі швидкістю обробки інформації ($r = 0,97$) в післяменструальний період. При цьому зберігався високий зв'язок з % вірних рішень. В період овуляції зв'язок PWC_{170} з часом вирішення тесту і аналізом одного знаку залишився таким як і при першому обстеженні. Під час 3-ої, післяовуляторної фази, зростала залежність між PWC_{170} і швидкістю обробки інформації.

У перед- і менструальну фази стійких взаємозв'язків між показниками розумової та фізичної працездатності не було.

Таблиця 7

Взаємозв'язок між фізичною та розумовою працездатністю у студенток ОГ в різні фази МЦ в кінці навчального року

| Показники | Фізична працездатність (PWC ₁₇₀) | | | | | МСК | | | | |
|--|---|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Час вирішення тесту «Кільця Ландольта» | 0,97 | 0,74 | 0,86 | 0,67 | 0,54 | 0,94 | 0,72 | 0,83 | 0,65 | 0,53 |
| Час аналізу одного знаку | 0,83 | 0,74 | 0,76 | 0,73 | 0,56 | 0,82 | 0,74 | 0,75 | 0,72 | 0,54 |
| % вірних рішень | 0,89 | 0,68 | 0,80 | 0,70 | 0,60 | 0,87 | 0,67 | 0,80 | 0,69 | 0,59 |

Таким чином, регулярні заняття оздоровчими танцями позитивно впливали не тільки на фізичну, а й на розумову працездатність, яка була високою навіть в різні фази МЦ.

Висновок

Встановлено, що у студенток під впливом річних танцювально-оздоровчих занять з урахуванням фаз МЦ стан кардіореспіраторної системи покращився, зросла економічність її функціонування в процесі фізичної роботи, що забезпечило покращення фізичної працездатності, підвищення потужності роботи і, що дуже важливо, достовірне збільшення МСК.

Література

1. Дуліба О. Б. Оцінка і оптимізація розумової і фізичної працездатності студенток засобами ритмічної гімнастики: автореф. дис.... канд. біолог. наук: 13.00.02. Львів, 2000. 18 с.
2. Клименко Г.В. Організаційно-методичне забезпечення фізичного виховання студенток з урахуванням оваріально-менструального циклу: автореф. дис. ... канд. наук з фіз. вих. та спорту: 24.00.02. Київ, 2002. 21 с.
3. Павленко Т.В. Визначення рівня мотивації та ставлення студентів до занять з фізичного виховання у вищих навчальних закладах. *Педагогіка, психологія та медико-біологічні проблеми фізичного виховання і спорту*. 2013. №10. С.50-53.
4. Рыжкова В. Особенности женского организма. Физическая культура и спорт в жизни женщины: монографія. Москва: физ. и спорт, 1983. - С.1-44.
5. Максимов Г. П. Функциональная диагностика в акушерстве и гинекологии: монографія. Киев: Здоровье, 1989. 222с.
6. Мотиланська Р. Ю., Лур'є О. Ю., Романова З. Г. Фізичне виховання жінки: монографія. Київ: Держ. мед. вид - во, 1954. 78с.
7. Серова Т. Н. Здоровье женщины: Менструальный цикл и гормоны в классической и нетрадиционной медицине: монографія. Ростов на Дону: Феникс, 2000. 413 с.
8. Похолодчук Ю. Т. Оптимізація тренувального процесу спортсменок з метою підвищення спортивної майстерності та збереження здоров'я: автореф. дис.... докт. пед. наук: 13. 00. 04. Київ, 1993. 47 с.

9. Шахлина Л. Г. Медико-биологические основы управления процессом спортивной тренировки женщин: дис.... докт. мед. наук: 24.00.02. Киев, 1995. 360 с.
10. Филиппов М.М., Давиденко Д.Н. Физиологические механизмы развития и компенсации гипоксии в процессе адаптации к мышечной деятельности: монография. СПб.-Киев : БПА, 2010. 260 с.
11. Иорданская Ф. А. Морфофункциональные возможности женщин в процессе долговременной адаптации к нагрузкам современного спорта. *Теор. и практ. физич. культ.* 1999. №6. С. 17-21.
12. Кодеева Т.В. и др. Планирование тренировочных нагрузок в зависимости от циклических изменений в женском организме. *Гимнастика.* 1978. Вып.2. С. 47-48.
13. Соха Т., Соха С. Уровень спортивных результатов как метод оценки функциональных возможностей организма женщины. *Наука в олимпийском спорте* . 2000. С. 76-80.
14. Карпман В.Л. Спортивная медицина: учебн. для ин-тов физ. культ. Москва: Физ. и спорт, 1987. 304 с.

Referenses

1. Duliba O. B. (2000). Assessment and optimization of mental and physical efficiency of students by means of rhythmic gymnastics: dissertation dissertation candidate of Biological Sciences: 13.00.02. L'viv, 18 (in Ukr.)
2. Klymenko H.V. (2002). Organizational and methodological support of physical education of students taking into account the ovarian-menstrual cycle: the author's abstract of the dissertation ... the candidate of physical education and sport sciences: 24.00.02. Kyiv, 21 (in Ukr.)
3. Pavlenko T.V. (2013). Determination of the level of motivation and attitude of students to physical education classes at higher educational institutions. (*Pedahohika, psykholohiya ta medyko-biolohichni problemy fizychnoho vykhovannya i sportu.*) *Pedagogy, psychology and medical-biological problems of physical education and sports*, 10 50-53 (in Ukr.)
4. Ryzhkova V. (1983). Features of the female body. Physical culture and sport in the life of women: monograph. Moscow: physical culture and sports, 1-44 (in Russ.)
5. Maksimov G. P. (1989). Functional diagnostics in obstetrics and gynecology: monograph. Kiev: Health, 222 (in Russ.)
6. Motylyans'ka R. YU., Lur"ye O. YU., Romanova Z. H. (1954). Physical education of a woman: a monograph. Kyiv: State Medical Publishing House, 78 (in Ukr.)
7. Serova T. N. (2000). Women's health: Menstrual cycle and hormones in classical and non-traditional medicine: monograph. Rostov on Don: Feniks, 413 (in Russ.)
8. Pokholenchuk YU. T. (1993). Optimization of the training process of athletes for the purpose of increase of sports skills and preservation of health: the dissertation's abstract... doctor of pedagogical sciences: 13. 00. 04. Kyev, 47 (in Ukr.)
9. Shakhlina L. G. (1995). Medico-biological bases of management of process of sports training of women: derations Doctor of Medical Sciences: 24.00.02. Kiev, 360 (in Russ.)
10. Filippov M.M., Davidenko D.N. (2010). Physiological mechanisms of development and compensation of hypoxia in the process of adaptation to muscular activity: monographiya. SPb.-Kiyev : BPA, 260 (in Russ.)
11. Iordanskaya F. A. (1999). Morphofunctional capabilities of women in the process of long-term adaptation to the loads of modern sports. (*Teor. i prakt. fizich. kul't*) *Theory and practice of physical culture*, 6, 17-21 (in Russ.)
12. Kodeyeva T.V. et al. (1978). Planning of training loads, depending on the cyclic changes in the female body. *Gimnastika (Gymnastics)*, 2, 47-48 (in Russ.)
13. Sokha T., Sokha S. (2000). The level of sports results). Science in the Olympic sport, 76-80 (in Russ.)
14. Karpman V.L. (1987). Sports medicine: a textbook for institutes of physical culture. Moscow: Physical Education and Sports, 304 (in Russ.)

Summary. Imas E. V., Pastukhova V. A., Klimentko G. V., Filippov M. M. Organization and efficiency of dance-health exercises with students in sports training division

Introduction. The literature data prove the necessity to reorganize the physical education (PE) of female students. This can be expressed, on the one hand, in taking into consideration the menstrual cycle (MC) phases when distributing and orienting physical loads, and on the other hand, in searching for methodological approaches, aimed at improving the body functional state. Incorrect structure of the PE process can negatively affect the functional state of young female athletes and the preservation of their health.

Purpose. To study the influence of specially formed dancing health-improving classes on the functional state of female students' bodies (taking into account the phases of MC) and to evaluate their effectiveness.

Methods. 26 female students of the sporting training department were under supervision: two groups of 13 persons – the main group and the control one. They were examined at the beginning and at the end of the academic year.

Two exercises were performed. Each lasted for 3 minutes, with a three-minute break. The intensity of the first exercise was selected so that the heart rate did not exceed 120-125 beats per minute, and 140-145 beats per minute for the second one. Besides, pulse and arterial blood pressure were measured in the initial condition before the start of the test, as well as after its completion. On the base of these measurements, the systolic blood volume was calculated according to Starr's formula. The maximum oxygen consumption (MOC) was calculated according to Karpman's formula. The mental working capacity was determined by means of the "Landolt Ring" test. The mathematical processing of the obtained data was carried out.

Results. The background indicators of heart rate in two groups both at the beginning and at the end of the academic year were within the limits of physiologically normal conditions, the differences in the heart rate indicators of the groups were unreliable.

The similar measurements were done after the female students had performed the two stages of exercises. They showed that in the main group the cardiovascular system indicators at the end of the academic year were more favorable. Against the background of a higher PWC170 indicator, they had not so high indicators of systolic and minute volumes of blood, as the control group students had. This proved a more economical functioning of the circulatory system in the process of physical activity.

If the MOC at the beginning of the academic year was almost identical and was about 2.3 l/min for both groups, at the end of the second semester, the students of the main group significantly increased MOC, while in the control group it only slightly increased.

At the end of the academic year, we recorded a close relationship between the PWC170 and the speed of information processing ($r = 0.97$) in the postmenstrual period. At the same time, a high correlation with the percentage of correct decisions was kept. In the period of ovulation, the relationship of the PWC170 with the time of test solution and the analysis of one sign remained the same as in the first survey. During the post-ovulatory phase, the dependence between the PWC170 and the speed of information processing increased. During the premenstrual and menstrual phases the stable relationship between the indicators of mental and physical capacity was not found.

Conclusion. It has been established that under the influence of annual dancing health-improving classes the female students improved the state of the cardiorespiratory system, increasing the efficiency of its functioning in the course of physical work, which ensured an improved physical efficiency, an increase of work capacity and, most importantly, a significant increase of the maximum oxygen consumption.

Key words: female students, cardiovascular system, dance and health classes, physical working capacity.

¹Національний університет фізичного виховання і спорту України, Київ

²Київський університет імені Бориса Грінченка, Україна, Київ

Одержано редакцією 19.05.2018

Прийнято до публікації 25.10.2018

МІНЛИВІСТЬ, ЗМІНЮВАНІСТЬ, ЕВОЛЮЦІЯ

Представлено результати теоретичного осмислення явищ мінливості та змінюваності. З загальнобіологічних позицій розглянуто взаємовідносини мінливості та природного добору (ПД), мінливості і норми, мінливості і змінюваності, значення мінливості у створенні біорізноманіття. З означених позицій ПД «працює» з одного боку, враховуючи запити кругообігу речовин та потоків енергії в даний період часу, з іншого, – маючи в розпорядженні певний спектр мінливості компонентів кругообігу. Мінливість визначається як кількісні варіації ознак чи параметрів структур, об'єктів, явищ у межах системи однієї якості чи рівня організації. Якщо допустити, що мінливість виходить за ці межі, то категорія мінливості переходить в категорію різноманіття (біорізноманіття). Норма – стан гомологічних органів, організмів і надорганізмових утворень, які відрізняються рядом кількісних характеристик, зберігають і виконують властиві їм функції в організмі, надорганізмових структурах, кругообігах. Слід мати на увазі, що поряд з нормою будови, існує і норма функціонування, що мінливість – норма для Природи, яка не терпить не тільки пустоти, а й одноманіття. Якби мінливість хоча б в окремих випадках не приводила до змінюваності біологічних об'єктів, вона не мала би біологічного сенсу.

Ключові слова: мінливість, норма, змінюваність, кругообіг речовин і енергії, природний добір.

Постановка проблеми, аналіз останніх публікацій. Відомий вислів Геракліта (544–483 років до н.е.), що все тече, все змінюється, зроблений 2,5 тисячі років тому, хоч і сприймається нині як щось зрозуміле саме собою, є одним з найбільших узагальнень природознавства, – в ньому звучить еволюційна ідея.

Спостережень і фактів про мінливість об'єктів і явищ природи, як і в людському суспільстві, було безліч і до Ч. Дарвіна, але вважається, що науковий інтерес до явища мінливості проявився саме в його роботах.

Цікаві відомості на цю тему викладає Я. Галл у коментарях до видання книги Ч. Дарвіна «Походження видів шляхом природного добору» [3]. З них випливає, що спочатку Ч. Дарвін цілком розділяв концепції Ліннея, Ламарка, Лайеля про «економію-природи», з яких випливало, що вільних місць в природі не існує, а види абсолютно адаптовані до свого місця в природі. Отже: нові види не можуть виникати природним шляхом, бо не мають місця в природі; мінливість організмів обмежена, бо вона може лише зіпсувати досконале. Такі уявлення вступали в протиріччя з думками Ч. Дарвіна про природний добір. Він шукає вихід із цих суперечностей і під тиском фактів вже в 40-х роках 19 ст. приходиться до висновку про широко поширену, необмежену мінливість, що відкривало широкі можливості для розвитку ідеї теорії природного добору, походження видів і еволюції.

Необхідно звернути увагу на особливості опису Ч. Дарвіном природного добору: він наче одухотворяє його. Добір у Дарвіна «розслідує ...», «діє ...», «працює над удосконаленням ...», «використовує зміни ...», «адаптує ...» та ін. Такий стиль або модус опису добору вважаємо прийнятним і запозичуємо його у Ч. Дарвіна.

Спочатку багатий матеріал по мінливості окремих структур, органів, систем органів, організмів давала порівняльна морфологія; мінливості на різних таксономічних рівнях і надорганізмових структур – популяційна морфологія [17]. Свій внесок зробили і інші науки. В результаті нині матеріал щодо мінливості настільки величезний і різноманітний, що узагальнити і систематизувати його вкрай складно, а то й неможливо. Не менш складною є задача теоретичного осмислення цих матеріалів.

Уявлення про масштаби і різноманітність мінливості дає монографія О. В. Яблокова [17] щодо мінливості ссавців. Подібні роботи щодо інших

представників класів хребетних невідомі. Однак, у більшості робіт із різних областей біології автори так чи інакше торкаються питань мінливості.

Інший підхід до вивчення мінливості знаходимо у фундаментальних роботах О. Є. Коваленко і співробітників [4-7], які виконали серію досліджень посткраніального скелету безхвостих амфібій (*Ampura*). Якщо О. В. Яблоков представляє і аналізує матеріали з позиції популяційної морфології, то О. Є. Коваленко – з позицій порівняльної морфології, але на досить великих вибірках. Звідси і відмінності в тлумаченні терміну «мінливість». О. В. Яблоков приймає трактування Д. Сімпсона (1948): мінливість – наявність відмінностей між особинами, що схрещуються в межах популяції. О. Є. Коваленко бачить мінливість, – як всі можливі для даного виду варіанти будови модельного об'єкта, більш рідкісні за частотою, ніж норма. Тобто тут мінливість сприймається на тлі норми, (а то і навпаки), а норма визначається як «варіант, що переважає за частотою в даній серії»^{*}.

Мінливість описана і на палеонтологічному матеріалі. Цікаві дані наводить О. О. Поздняков [13]: у порівняно молодих видів полівок, що виникли в кінці пізнього плейстоцену, морфологічна мінливість і хромосомний поліморфізм вище, ніж у «старих», що виникли в ранньому плейстоцені. Це свідчить про причетність і вплив на мінливість фактора часу.

Мінливість формування ряду структур в ембріогенезі черепа деяких представників ссавців і рептилій описана нами. Зокрема, ми відзначали мінливість часу появи закладок тих чи інших структур черепа, місць закладок, конфігурації і площі, часу появи вогнищ схрещовіння та скостеніння, їх кількості та ін. [10, 11].

Як відомо, мінливість має місце і на клітинному, молекулярному і субмолекулярному рівнях, що дозволяє сприймати її, як іманентну властивість природи.

У цитованих вище і багатьох інших роботах автори так чи інакше торкалися різних проявів, особливостей чи різновидів мінливості: обмежена-необмежена; спадкова-неспадкова; реальна-потенціальна; індивідуальна-групові; кількісна-якісна; комбінативна (при схрещуванні); онтогенетична; адаптивна-неадаптивна; модифікаційна; мінливість як стан і як процес, тощо. При цьому я не зустрічав спеціальних праць, присвячених теоретичному осмисленню мінливості, де б вона аналізувалася як явище.

Я майже не торкаюся внутрішніх факторів мінливості (хоча і не применшую їх значення), спричинених головним чином мутаціями. Адже мутації, що спричиняють так звану спадкову мінливість, провокуються також здебільшого зовнішніми факторами. Без успадкування корисних змін, тобто без відповідної зміни в геномі, процес розвитку (змінюваності) практично неможливий.

Мета: спробувати розглянути мінливість як явище, тобто на загальнобіологічному рівні; проаналізувати деякі нюанси взаємин мінливості і добору, мінливості і норми; оцінити роль і значення мінливості в створенні біорізноманіття; привернути увагу до проблеми мінливості, її теоретичного осмислення.

Мінливість та природний добір

З часів Ч. Дарвіна мінливість сприймається як напрацювання матеріалу для природного добору. Виходячи з того, що різноманіття мінливості не завжди піддається кількісному обліку, вельми не просто оцінити «титанічну роботу» природного добору, який тільки і може з цього вселенського хаосу створити щось конструктивне, знайти йому місце в «економії природи», наділивши його інколи унікальними функціями в ценозах різної складності. З цих позицій дарвінівське визначення добору як «виживання найбільш пристосованих» виглядає як суттєва недооцінка його «роботи», оскільки відображає лише завершальну або кінцеву стадію цієї роботи. Адже перш ніж

^{*} Серія – група нащадків, отриманих від однієї пари (від одного спарювання і вирощених в одній кюветі [7]).

вижити (найбільш пристосованому) треба його створити і зробити таким. Однак, і на цьому «робота» добору не закінчується, оскільки «найбільш пристосоване» сьогодні, може не бути таким завтра. А завтра з'являються нові «найбільш пристосовані», що витісняють таких вчорашніх. Риторичне питання: це один і той же добір виробляє вчорашніх і нинішніх або це різні, діючі паралельно, добори, що змагаються за «знак якості» та ініціюють «боротьбу за існування»?

Питання, очевидно, провокаційне, а може здатися на сьогодні і не адекватним. Ні Ч. Дарвін, ні його послідовники сумнівів щодо монолітності («монополії») природного добору не висловлювали. Проте, певна неоднозначність сприйняття дії природного добору відчувалася, а тому і з'явилися його різновиди: стабілізуючий, доцентровий, відцентровий.

За своїми переконаннями автор також стоїть на позиції монолітності природного добору, в тому сенсі, що немає «червоного» і «білого» добору. Але є сумніви щодо його абсолютної автономності та незалежності від ряду інших обставин. Априорі, – він не може не залежати від незліченних і різноманітних факторів навколишнього середовища; з іншого боку, результати його «діяльності» не можуть не впливати на мінливість цих самих чинників.

Раніше в одній я висловив думку, що природний добір знаходиться «на службі кругообігу речовини і потоків енергії» [9]. Підстава? Повернемося до одного з висловлювань Ч. Дарвіна «... природний добір щодня і щогодини розслідує по всьому світу найдрібніші варіації, відкидаючи шкідливі, зберігаючи і складаючи добрі».

Якими методами добір розслідує ці самі «дрібні варіації»? Таке питання у Дарвіна не стояло.

Здається, що природний добір зовсім і не займається «розслідуванням», а отримує готову інформацію з навколишнього середовища за допомогою кругообігу речовини і потоків енергії. Основними фігурантами біотичного кругообігу речовини і енергії є організми, які в силу свого поліморфізму і мінливості можуть більш-менш ефективно виконувати свою функцію в кругообізі, підтримуючи його стабільність. Отримавши інформацію від кругообігів, природний добір віддає перевагу тим з них, які, як писав В. І. Вернадський, – здатні постійно інтенсифікувати біогенну міграцію атомів, у чому постійно має потребу кругообіг речовини та енергії [1].

Таким чином, природний добір працює з одного боку, з огляду на потреби кругообігу в даний період часу, а з іншого, маючи в своєму розпорядженні певний спектр мінливості компонентів кругообігу. Звідси, як основний фактор еволюції вимальовується такий собі «тріумвірат»: мінливість ↔ природний добір ↔ кругообіг речовини і енергії (Рис.1).

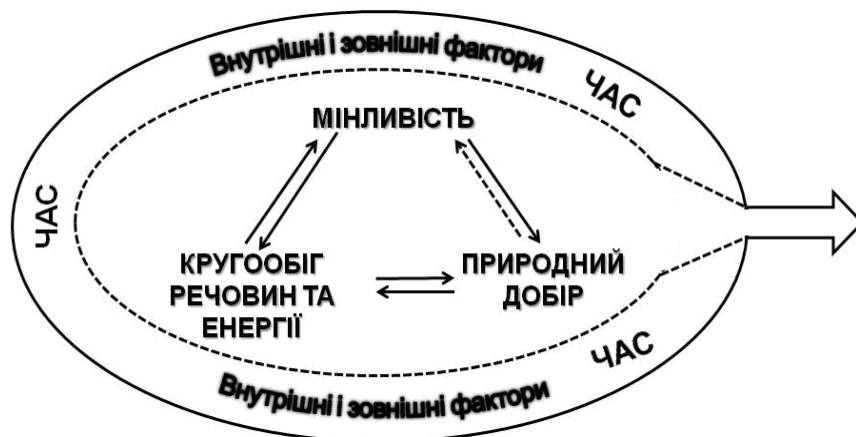


Рис. 1. Комплекс умов та факторів, які ініціюють і стимулюють змінюваність біологічних об'єктів.

При цьому, якщо круговорот і мінливість явища реальні, то природний добір віртуальний, але він матеріалізується за допомогою цих явищ у вигляді появи нових форм організмів, тобто завдяки змінюваності.

Мінливість і норма.

Найважливішим завданням еволюційного вчення, як вважає О. Є. Коваленко [7], – звернути увагу на питання про властивості норми і мінливості.

У рамках цього питання торкнемося уявлень про обмеженість або необмеженість мінливості. Від цих уявлень, на мій погляд, залежить бачення і визначення норми. Як відомо, Ч. Дарвін дійшов до висновку про необмежену мінливість і питання норми у нього практично не обговорюється. О. Є. Коваленко вважає мінливість обмеженою і питання норми в її роботах обговорюється не менше ніж питання мінливості. З чим це пов'язано? Неважко помітити, що обидва автори явище мінливості розглядали і аналізували з різних позицій і різних рівнів організації біологічних об'єктів. Ч. Дарвін розглядав мінливість з більш загальних, можна навіть сказати із загальнобіологічних рівнів, з яких мінливість виглядає необмеженою, а норма – невловимою. Не вирізняється норма і на рівні класу ссавців [17].

Коваленко О.Є. вивчала мінливість органів та систем органів на представниках безхвостих амфібій (*Ampura*), тобто на рівні індивідів і видів (індивідуальна, видова, міжвидова мінливість). На цьому рівні мінливість за окремими ознаками хоч і значна, проте вона вкладається в деяке число «варіантів будови», тобто – обмежена. Норма, як «варіант, переважаючий по частоті в даній серії», виглядає також реально. При цьому виділення норми не тільки емпірично можливо, але і необхідно оскільки, відштовхуючись від неї, можна аналізувати характер і масштаби мінливості.

Коваленко О. Є. пропонує розрізняти мінливість як стан і як процес: емпірично можна досліджувати лише стан, а звідси намагатися реконструювати процес [6]. Також привертає увагу обговорення «властивості норми», під час якого автор вводить ряд додаткових понять: «ефект норми», «втрата норми», «ефект норми ознак», «стійкість норми», «ефект втрати норми ознак», «зникнення ефекту норми», «перенесення норми» тощо.

Така різноманітність уточнюючих термінів, що характеризують властивості норми свідчить, очевидно, про неоднозначність поняття «норми» і складності визначення його сутності, як і меж норми навіть на видовому рівні. Як пише О. Є. Коваленко [7], на рівні окремих ознак норма виділяється легко, а на рівні організму або комплексу ознак норму можна виділити тільки теоретично: «... чим більше ознак ми візьмемо до аналізу, тим нижче буде частота зустрічі передбачуваної «норми будови» в групі (вибірці); у групах організмів із декількома варіантами мінливості «стає неможливим застосувати поняття норми до жодного із виявлених варіантів будови».

Оскільки з часів Ч. Дарвіна існує думка, що нова норма виникає з числа варіантів мінливості, то інтерес біологів до цього явища (мінливості) природний. Що можна сказати про природу і виникнення мінливості? Це та складова частина проблеми, яку емпірично досліджувати неможливо.

Звісно ж, що мінливість як явище була завжди, навіть коли планета Земля перебувала на стадії газової хмари і космічного пилу. Звідси, мінливість видається як об'єктивна реальність, яка існує з самого початку і незалежно від об'єктів мінливості, за притаманними їй законами, які нам ще належить дізнатися. Вона багаторівнева і різноспрямована, властива як біологічним, так і геологічним компонентам Природи, її масштаби або діапазон зростають в міру зростання рівнів організації (складності) природних об'єктів. Саме цим можна пояснити різне бачення тих чи інших характеристик мінливості (наприклад, необмеженості-обмеженості) авторами, що аналізували явище на різних рівнях складності біологічних об'єктів.

Виходячи з викладеного, пропонуємо трактування мінливості безвідносно до конкретних груп організмів, тобто із загальнобіологічних позицій.

Мінливість – кількісні варіації ознак або параметрів структур, об'єктів, явищ у межах системи однієї якості або рівня. Якщо допустити, що мінливість виходить за ці межі, то категорія мінливості переходить в категорію різноманітності (змінюваності). Під системою однієї якості розуміємо: гомологічні органи, систему органів (той же посткраніальний скелет), організм, вид...

Відчуття норми в історичному аспекті виникло, мабуть, із розвитком органів чуттів, оскільки проявляється у відчуттях: комфортно-некомфортно в цій екологічній ніші. Уявлення про «норму будови» склалися в порівняльній морфології, звідки в різних модифікаціях поширилися і на інші сфери людської діяльності і побуту.

Як вже було сказано вище, на біологічних об'єктах норма встановлюється (існує) емпірично лише на рівні обмеженого числа ознак. З віддаленням від простого (рівень ознак) до складного (комплекс ознак, організм, вид і інші таксони) норма наче розчиняється і зникає. Звертаю увагу на те, що однією з характеристик норми є її неоднозначність – вона існує в певному діапазоні мінливості. Наприклад, французький анатом Ле Дубль [18] описав у людини 12 варіантів будови двоголового м'яза плеча (*m. Biceps brachii*). Володарі варіантів не підозрювали про відхилення від норми («найбільш поширеного варіанту»), оскільки їх кінцівки функціонували нормально, тобто всі варіанти знаходилися в межах норми.

Звертаю увагу також на те, що норма у працях різних авторів сприймається практично однобічно – як «норма будови», в тіні залишається інший бік «норми» – норма функціонування. І це при тому, що аксіомою є теза про нерозривний взаємозв'язок структури і функції (нехай і при наявності певного люфту між ними [12]). І тут вимальовується несподівана ситуація або взаємозв'язок між цими двома складовими норми: норма будови найбільш проявляється на рівні окремих ознак, де норма функціонування не визначається або не виразна; норма функціонування добре визначається на рівні органів (тобто сукупності ознак), організмів, надорганізованих структур, де норму будови «можна виділити тільки теоретично». Виходячи з цього, пропонуємо наступне визначення норми.

Норма – стан гомологічних органів, систем органів, організмів і надорганізованих утворень, які розрізняються рядом кількісних характеристик або параметрів їх організації, зберігають і виконують властиві їм функції (відповідно в організмі, популяції, ценозах, кругообігах і біосфері). З цих позицій норма обумовлює здатність живого оптимально взаємодіяти з факторами навколишнього середовища і «інтенсифікувати біогенну міграцію атомів» у ценозах різного рівня.

У плані співвідношення мінливості і норми звертаю увагу ще на один аспект цього співвідношення або взаємозв'язку: **мінливість є нормою для Природи**, яка не терпить не тільки порожнечі, а й одноманітності. З чого випливає, що життя зароджувалося в мінливому середовищі і під впливом мінливості. Вже коацерватні краплі відрізнялися, принаймні, розмірами і розпадалися на різну кількість дочірніх частинок. Є дані про різноманітність клітин еукаріот при їх появі, тобто близько півтора мільярди років тому. А приблизно мільярд років тому значно збільшилися розміри клітин, їх морфологічна складність і видове різноманіття [16].

Що можна сказати про властивості норми і мінливості, узагальнюючи викладене вище?

Норма: забезпечує оптимальне функціонування організму в середовищі існування; оптимальне функціонування надорганізованих систем; стримує або врівноважує мінливість; можливо каналізує мінливість; існує в певному діапазоні мінливості; схильна до змінюваності в часі; характеризує таксономічний статус

організму, тобто приналежність до певного виду; схильна до впливу факторів навколишнього середовища; має дві складові: норма будови і норма функціонування; контролюється стабілізуючим добром.

Мінливість: іманентна властивість Природи; безперервність, всюдисущість; обмеженість-необмеженість; багатоваріантність і різновекторність; різноманітність форм і типів; не залежить від систематичного положення виду (Яблоков); мінливість однієї і тієї ж ознаки може бути різною у різних видів (Яблоков); реальна і потенційна (Коваленко); різні тенденції мінливості в групах нормальних особин одного виду, але різних серій (Коваленко); індивідуальна мінливість – джерело нового в еволюції (Коваленко); джерело і стимулятор змінюваності; нестабільність (мінливість) проявів і масштабів в різних таксонах, а в часі – в одних і тих же таксонах (Яблоков); мінливість як явище – норма для природи; ініціюється як внутрішніми, так і зовнішніми факторами; контролюється переважно відцентровим добром.

Перераховані властивості переважно умоглядні і далеко не вичерпують сутності явища. Останнє вимагає як емпіричних досліджень, так і теоретичного осмислення.

Мінливість і змінюваність.

Якби мінливість, хоча б у виняткових випадках, не призводила до змінюваності організмів, вона не мала б біологічного сенсу. Швидше за все, в мінливості живої матерії (як явищі) завжди присутня якась частка хаотичності, окремі елементи якої в силу мінливості факторів навколишнього середовища і потреби кругообігу потрапляють у сферу впливу природного добору і переходять в розряд, скажімо так, конструктивної мінливості. Під конструктивною розуміємо мінливість, яка під впливом тих же факторів стає на шлях змінюваності. Механізми змінюваності частково можна побачити в теорії філембріогенезів О. М. Северцова [14], але більш продуктивна його розшифровка, вочевидь, можлива з молекулярно-генетичних позицій.

Змінюваність, як і мінливість, стосується як окремих структур, ознак, органів (мікроеволюційний рівень), так і організмів і надорганізованих структур (макроеволюційний рівень). Говорячи про механізми змінюваності, не можна недооцінювати вплив на даний процес комплексу чинників навколишнього середовища і їх мінливості, ролі кругообігу речовини і енергії, природного добору, фактора часу і, звичайно ж, явища мінливості. Не можна ігнорувати і активність організмів тих чи інших видів, їх ролі в біоценозах. Роль перерахованих факторів проявляється в наступному.

Організми, використовуючи ресурси середовища, виробляють енергію життєдіяльності і сприяють «інтенсифікації біогенної міграції атомів і розширенню арсеналу використовуваних ресурсів біосфери» [1]. Кругообіг, тікаючи від ентропії, постійно потребує інтенсифікації біогенної міграції атомів, що в свою чергу вимагає нових форм міграції атомів і розширення арсеналу використовуваних ресурсів біосфери [9]. Мінливість постачає робочі матеріали для природного добору. Природний добір, отримуючи інформацію з навколишнього середовища та «досліджуючи» потреби кругообігу і оцінюючи здатність тих чи інших організмів (видів), які пройшли певний шлях змінюваності, «інтенсифікувати біогенну міграцію атомів», сприяють тим, які виконують свою функцію по інтенсифікації найбільш ефективно і економно. Фактори середовища – постійні супутники процесу змінюваності (розвитку), здатні впливати на всі сторони і компоненти процесу. Час – фактор, що дозволяє процесу розвитку використовувати метод проб і помилок.

Ще кілька думок про співвідношення мінливості і змінюваності.

З властивостей норми впливає, що вона наче відповідальна за статус органу (відповідно і організму), визначає його функціонування і стримує мінливість. Тому на

шлях змінюваності стає, швидше за все, один із варіантів мінливості органів; досягнувши якогось рівня змінюваності, вони (органи) ініціюють змінюваність норми.

Таким чином, якщо мінливість є іманентною властивістю природи, то змінюваність – продукт або наслідок мінливості (одного із її варіантів), що ініціюється, очевидно, зміною умов навколишнього середовища.

Шлях від мінливості до змінюваності, як і від змінюваності окремих структур, ознак, частин органів, їх систем до змінюваності організму, мабуть, тривалий і тернистий і не всім біологічним об'єктам, учасникам марафону, що ступили на шлях змінюваності, вдається його пройти до якихось новоутворень. Очевидно, пройти цей шлях можна лише при певній спрямованості (каналізації) процесу, коли корисні зміни закріплюються в геномі і передаються, умовно кажучи, по принципу естафети у філогенетичному ряду організмів (трансорганізменна змінюваність – ?). Коли кожний наступний крок змінюваності вдосконалює структуру і функцію органів і організмів у цілому та «інтенсифікує біогенну міграцію атомів». Тому, якщо мінливість переважно не каналізована, то змінюваність переважно каналізована. Прикладом такої змінюваності є розвиток серця в ряду хребетних: пульсуюча судина у ланцетника → двокамерне серце у круглоротих та більшості риб → трикамерне у дводішних риб, амфібій, більшості рептилій → чотирикамерне у крокодилів, птахів і ссавців.

Всі ці перетворення відбувалися в результаті послідовних перебудов певної ділянки основної судини шляхом спрямованої (каналізованої) змінюваності розвитку і перерозподілу матеріалів (клітин, тканин), що утворюють судинну стінку.

Каналізування змінюваності організації чи структури того чи іншого органу, системи органів в одній, навіть спорідненій групі організмів, зовсім не означає, що вона, з одного боку, реалізується всіма особинами даної групи організмів, а з іншого, – що всі особини даної групи проходять однаковий шлях змінюваності (Рис. 2).

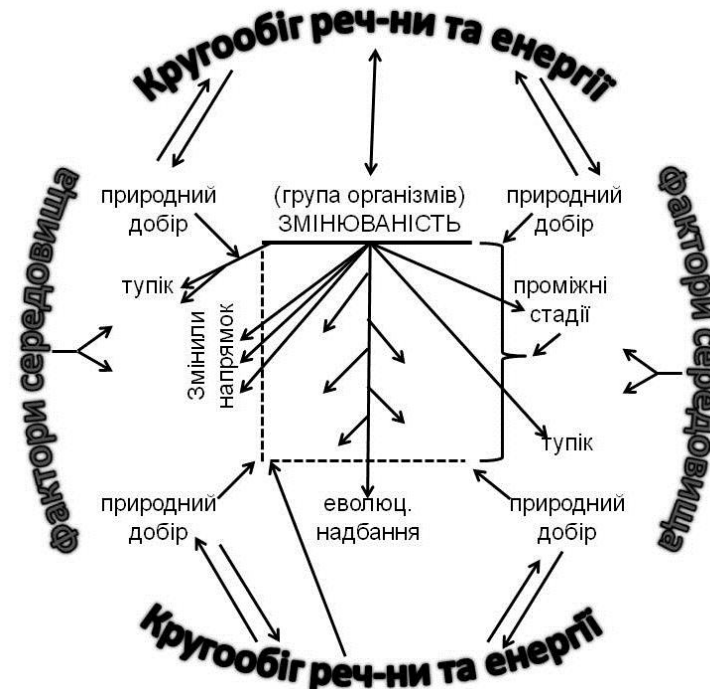


Рис. 2. Схема, демонструє, що біологічні об'єкти, які ступили на шлях змінюваності, проходять різні відрізки цього шляху. Частина з них, знайшовши здатність «інтенсифікувати біогенну міграцію атомів», вилучається з процесу природним добором на тому чи іншому відрізку цього шляху; інші ступають на шлях спеціалізації або обирають тупиковий напрямок. Лише одиниці завершують шлях змінюваності макроеволюційною подією.

У результаті змінюваність уявляється як властивість біологічних об'єктів, що проявляється у здатності змінювати норму будови, а отже і функціонування окремих структур, органів, а в результаті і організмів під впливом внутрішніх і зовнішніх чинників (мінливих у свою чергу) протягом невизначеного часу і під контролем природного добору.

Мінливість і адаптації.

У принципі поняття «змінюваність», «розвиток», «адаптація», «еволюція» близькі за змістом і характеризують процес прогресивного розвитку біологічних об'єктів.

Мінливість, як і вважав Ч. Дарвін, містить в собі потенції для поліпшення пристосованості в середовищі існування. Один із варіантів мінливості може бути носієм цих потенцій. Однак, реалізація потенцій здійснюється придбанням організмом деяких корисних якостей шляхом змінюваності будови і функціонування його органів. Оскільки ступінь корисності придбаних якостей, звідси і адаптованості організму визначається балансом вилучення ресурсів із навколишнього середовища і віддачею енергії, що компенсують «вилучення», то можливі варіанти мінливості і змінюваності контролюються природним добром з усіма відповідними наслідками.

«...Зв'язок величини мінливості й інтенсивності протікаючих у природі еволюційних процесів не викликає сумніву», проте, бачення або характер зв'язку з цим різними дослідниками трактується по-різному, аж до протилежних точок зору [17].

Швидше за все, розбіжність поглядів різних авторів пов'язана з тим, що вони не розглядають мінливість через змінюваність, оскільки як було сказано вище, не всяка мінливість має потенції до змінюваності, а не кожна змінюваність проходить однакову дистанцію в просторі і часі (Рис. 2). У той же час, для «еволюційних процесів», очевидно, мають значення лише ті варіанти мінливості, які потрапляють у сферу зацікавленості добору, підхоплюються і підтримуються ним та завершаються певними новоутвореннями (змінюваністю).

Звертаю увагу ще на один аспект співвідношення мінливості і змінюваності: в рамках адаптивної мінливості до умов даного часу можуть зароджуватися якісь зміни, що несуть потенції для переходу об'єкта, що змінюється, в іншу якість.

Наприклад, освоєння життя на деревах супроводжувалося виробленням протиставлення великого пальця кисті, посиленням грудних м'язів, посиленням флексорів плеча, подовженням кісток передпліччя, метакарпалій фаланг пальців. Ці зміни, зберегли напрямом і були посилені в кажанів. Тобто адаптації до деревного способу життя одночасно служили преадаптаціями до польоту [8]. Тобто ми розглядаємо преадаптації не як запрограмовані заздалегідь зміни в будові органу, а як адаптивні зміни до реальних умов існування і способу життя, пролонгація та посилення яких згодом призводить до вироблення нових адаптацій і навіть до макроеволюційних змін. Іншими словами: зміни, адаптивні до умов життєдіяльності в даний період часу і до даних умов середовища, несуть в собі одночасно і потенції до освоєння в перспективі інших, не властивих організму в даний час функцій і способу життя.

Підсумки.

Чи мають теоретичне або практичне значення представлені міркування? Виходячи з того, що практично всі дослідники так чи інакше звертають увагу на мінливість об'єктів дослідження і обговорюють різні аспекти цієї мінливості, слід думати, що така тема існує і залишається актуальною. Крім цього, ніхто з часів Ч. Дарвіна не заперечував ролі мінливості в еволюційних процесах, а, як відомо, багато аспектів еволюції, її закономірності нам ще тільки належить дізнатися. Не можна не

погодитися з думкою О. В. Яблокова, що подальший розвиток теорії еволюції залежатиме від створення теорії мінливості.

Аналізувати мінливість як явище ізольовано – без взаємозв'язку з іншими спорідненими явищами (змінюваність, еволюція, адаптація) і супутніми чинниками навколишнього середовища безперспективно. Мінливість, як явище, – первісна (изначальная – рос.) і внутрішньо притаманна властивість живої матерії.

Як вже було сказано, мінливість без здатності біологічних об'єктів до змінюваності не мала б біологічного сенсу, оскільки нічого конструктивного створити не змогла б. Без потенційної здатності біологічних об'єктів змінювати норму будови і функціонування природний добір був би безпорадним.

Що таке здатність об'єктів живої матерії змінюватися не тільки кількісно, але і якісно, звідки вона взялася, яка її природа? Безумовно, що це теж внутрішня властивість живої матерії, що в самій мінливості закладені потенційні можливості змінюваності. Однак, реалізація їх можлива лише завдяки ініціюючим факторам навколишнього середовища також мінливим і таким, що змінюються; природному добору і кругообігу речовини і енергії, який, тікаючи від ентропії, постійно потребує інтенсифікації біологічної міграції атомів. Постійну інтенсифікацію біогенної міграції можуть підтримувати лише біологічні об'єкти, що поліпшують цю функцію шляхом змінюваності своїх параметрів.

Завдання сучасної еволюційної біології полягає, очевидно, в тому, щоб встановити сутнісні взаємозв'язки між явищами, що обговорюються в даній роботі. Швидше за все, лише біологічними методами цього не досягти. При цьому вважаємо, що першочерговим є потреба систематизувати явище мінливості, тобто спробувати звести її в єдину систему з встановленням сутнісних зв'язків між її параметрами й іншими «спорідненими» явищами. Кінцевим завданням, очевидно, можна вважати створення теорії мінливості і змінюваності.

На мій погляд, концептуально і методологічно ближче всіх до питання класифікації мінливості підійшов М. І. Вавилов (1920), який вважав, що «... перед наукою стоїть основне завдання: з'ясувати закономірності прояву різноманітності і встановити класи різноманітності».

Висновки

На основі вищевикладеного можна зробити наступні висновки.

Мінливість – об'єктивна реальність, яка існує споконвічно і незалежно від об'єктів мінливості.

Сприйняття мінливості в аспекті обмеженості її або необмеженості залежить від рівня організації живої матерії, з якого автори аналізують дане питання.

Найважливіші властивості мінливості об'єктів живої природи полягають в тому, що в ній закладена потенційна можливість їх змінюваності; якби мінливість, хоча б в окремих випадках, не призводила до змінюваності організмів, вона б не мала біологічного сенсу.

Природний добір, як головний еволюційний фактор може бути таким лише спільно з мінливістю і кругообігом речовини та енергії.

Норма – діапазон мінливості, в рамках якого органи, їх системи, організми і надорганізмові системи зберігають оптимально властиву їм функцію в організмі і роль в надорганізованих системах.

Норму слід розглядати як норму будови і норму функціонування (виходячи з тези про нерозривність структури і функції).

Більше шансів привести до змінюваності має мінливість (один з варіантів мінливості), яка йде в гармонії з мінливістю певних факторів навколишнього середовища і якій сприяє природний добір.

Здається, що якщо мінливість переважно (а то і зовсім не каналізована), то змінюваність переважно каналізована.

Не будь-яка мінливість, як і не всі варіанти мінливості несуть в собі потенції до змінюваності; не всяка змінюваність призводить до макроеволюційних подій, оскільки частина біологічних об'єктів, досягнувши здатності «інтенсифікувати біогенну міграцію атомів» вилучається з процесу на різних стадіях або етапах змінюваності.

Першочерговим завданням на шляху створення теорії мінливості і змінюваності є систематизація мінливості як явища і як іманентної властивості живої матерії.

Література

1. Вернадский В. И. Биосфера. М : Наука, 1967. 376 с.
2. Вернадский В. И. Биосфера и ноосфера. М : Наука, 1999. 263 с.
3. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора [Под ред. А.Л. Тахтаджяна, перевод с англ. (Лондон, 1872)]. СПб : Наука, 1981. 460 с.
4. Коваленко Е. Е. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий. СПб : СпбГУ, 1992. 142 с.
5. Коваленко Е. Е. Анализ изменчивости крестца Anura. 2. Изменчивость крестца у представителей рода *Rana* // Зоол. журн. 1996. 75 (2). С. 222–236.
6. Коваленко Е. Е., Попов И. Ю. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общей биологии. 1997. 58 (1). С. 70–83.
7. Коваленко Е. Е. Свойства нормы и изменчивости // Онтогенез. 2011. 42 (5). С. 363–377.
8. Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. К. : Наукова думка, 1984. 304 с.
9. Ковтун М. Ф. Факторы эволюции с позиции системного подхода // Вестн. зоологии. 2006. 40 (6). С. 483–495.
10. Ковтун М. Ф., Лихотоп Р. О. Эмбриональное развитие черепа и вопросы эволюции рукокрылых. К. : Наукова думка, 1994. 304 с.
11. Ковтун М. Ф., Швердюкова А. В. Ранние стадии эмбриогенеза черепа ужа обыкновенного *Natrix natrix* (Serpentes, Colubridae) // Онтогенез. 2015. 46 (4). С. 267–276.
12. Кокшайский Н. В. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе // Морфологические аспекты эволюции. М. : Наука, 1980. С. 37–52.
13. Поздняков А. А. Проблемы филогении полевок подрода *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) изменчивость и палеонтологические данные // Зоол. журн. 1996. 75 (1). 133–139.
14. Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. – М. : Гос. Изд-во Р.С.Ф.С.Р, 1912. 312 с.
15. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М. : Изд. АН СССР, 1939. 610 с.
16. Шопф Дж. У. Эволюция первых клеток // Эволюция [Под ред. Майр и др., перевод с англ.]. М. : Изд-во Мир, 1981. 364 с.
17. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М. : Наука, 1966. 303 с.
18. Le Double A. F. (1891). Du muscle epitrochleo-olecranon et de sa signification du point de vue de l'anthropologic zoologique Bull. Soc. Anthropol. Paris. 4 (2). С. 154–173.

References

1. Vernadsky, V. I. (1967). Biosphere. 1-376. [in Rus].
2. Vernadsky, V. I. (1999). Biosphere and noosphere. 1-263. [in Rus].
3. Darwin, Ch. (1881). The origin of species by natural selection. 1-460. [in Rus].
4. Kovalenko, E. E. (1992). Anomalies of the spine of frogs. Saint Petersburg: Saint Petersburg State University. 1-142. [in Rus].
5. Kovalenko, E. E. (1996). Analysis of variability of the sacrum of Anura. 2. Variability of the sacrum of the representatives of the genus *Rana*. – *Zoologicheskij Zhurnal [Zoological Journal]*. 75 (2). 222–236. [in Rus].
6. Kovalenko, E. E., Popov, I. Yu. (1997). New approach for analyzing of the properties of variability. – *Churnal Obshchej Biologii (Journal of General Biology)*. 58 (1). 70-83. [in Rus].
7. Kovalenko, E. E. (2011). Properties of the norm and variability. – *Ontogenez [Ontogenesis]*. 42 (5). 363-377. [in Rus].
8. Kovtun, M. F. (1984). The structure and evolution of the organ of bats. 1-304. [in Rus].
9. Kovtun, M. F. (2006) Evolutionary factors from the perspective of a systematic approach. – *Vestnik Zoologii [Zoological Bulletin]*. 40 (6). 483–495 [in Rus].
10. Kovtun, M. F., Lihotop, R. O. (1994). Embryonic development of the skull and questions of bats evolution. 1-304. [in Rus].

11. Kovtun, M. F., Sheverdyukova, A. V. (2015). Early stages of embryogenesis of the skull of the grass snake *Natrix natrix* (Serpentes, Colubridae). – *Ontogenez [Ontogenesis]*. 46 (4). 267–276. [in Rus].
12. Kokshaiskiy, N. V. (1980). About the relationship between form and function and their transformations in phylogenesis. 37–52. [in Rus].
13. Pozdnyakov, A. A. (1996). Поздняков А.А. Problems of phylogeny of the arvicolinae of the subgenus *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) variability and paleontological data. – *Zoologicheskij Zhurnal [Zoological Journal]*. 75 (1). 133–139 [in Rus].
14. Severtsov, A. N. (1912). Etudes on the theory of evolution. Individual development and evolution. Moscow: Publishing house of RSFSR. 1-312. [in Rus].
15. Severtsov, A. N. (1939). Morphological patterns of evolution. Moscow: Publishing house of of the Academy of Science of USSR,. 1-610. [in Rus].
16. Shopf, G. U. (1981). Evolution of the first cells. 1-364. [in Rus].
17. Yablocow, A. V. (1966). Variability of mammals. 1-303. [in Rus].
18. Le Double, A. F. (1891). Epitrochleo-olecranon muscle and its significance from the point of view of zoological anthropology. *Bull. Soc. Anthropol.* 4 (2). 154-173. [in French].

Summary. Kovtun, M. F. Variation, variability, and evolution

Introduction. Variation was the object for investigation by researches from ancient times. Charles Darwin developed an idea about variation according to the concept of natural selection. Based on research Vertebrate's variation new results were received on the end of XX century. Current analyze of the concepts of variation and variability and of the interrelations between variation and natural selection are actual.

Purpose. The aim of the present study were theoretical analysis of the concepts of variation and variability as seen by general biology, and of the interrelations between variation and natural selection, variation and norm, variation and variability, and the role of variation in the genesis of biodiversity.

Methods. We used results of our investigation about anatomy and evolution of some mammals' structures and theoretical analysis.

Results. From the considered standpoint, on one hand the natural selection works under the constraints of current energy flow and material cycles, on the other hand there is a certain spectrum of variation and the components of the mentioned flow and cycles. The variation is then represented as quantitative changes of characters or parameters of structures, objects, phenomena within the framework of a certain quality or level. Assuming that the variation exceeds this framework, it then changes into the category of biodiversity. The norm is a state of homological organs, their systems, organisms, and supraorganismal systems that differ in some quantitative characteristics but retain and exercise their respective functions in the organisms, supraorganismal systems, and energy flows and material cycles. It should be also considered that apart from the "structural norm" there also is "functional norm", and that the variation is norm of the Nature that abhors not only the vacuum but sameness too. If the variation at least sometimes did not cause variability of biological objects, it would not make any biological significance.

Conclusion. The main aim for the next research is a creation of the theory variation and variability based on variability as phenomenon and property of matter.

Key words: variation, norm, variability, energy flow, material cycle, natural selection.

Інституту зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України

Одержано редакцією 25.06.2018

Прийнято до публікації 25.10.2018

**КРИПТИЧНИЙ ХАРАКТЕР
МОРФОМЕТРИЧНОЇ МІНЛИВОСТІ
У ДИПЛОЇДНО-ПОЛІПЛОЇДНОМУ УГРУПОВАННІ ЩИПІВОК
(CYPRINIFORMES, COBITIDAE, COBITIS)
НИЖНЬОГО ДУНАЮ**

У статті наводяться результати досліджень морфометричної мінливості тіла в'юнових риб роду звичайних щипівок *Cobitis* за допомогою одновимірної та багатовимірної статистики. Матеріалом слугувала вибірка з Нижнього Дунаю, що являє собою угруповання, яке складається з двох батьківських видів та трьох гібридних біотипів. Метою роботи було перевірити значимість фактора географічної мінливості при визначенні належності щипівок до різних видів і біотипів за допомогою промірів та індексів тіла. Результати, по-перше, підтверджують ту обставину, що за формою і розмірами тіла різні види і гібридні біотипи не діагностуються і, по-друге, було встановлено, що географічно мінливість не є фактором, що реально маскує відмінності видів і біотипів в узагальнених вибірках, що складаються зі зборів з різних частин ареалу.

Ключові слова: морфометрія, багатовимірна статистика, види-двійники, щипівки, *Cobitis*

Постановка проблеми. Аналіз останніх публікацій. В останні десятиліття особливий інтерес зоологів, систематиків і еволюціоністів викликають гібридні комплекси, складовими частинами яких є диплоїдні батьківські види і різноплоїдні гібриди, зазвичай, що розмножуються клоново однією з форм партеногенезу [1]. Причина такої уваги пов'язана з надзвичайно високою швидкістю еволюційно-генетичних процесів у гібридів, кінцевим результатом яких стає «миттєве видоутворення». Однією з таких груп хребетних тварин є рід невеличких в'юнових риб звичайні щипівки *Cobitis* Linnaeus, 1758 [2]. Згідно з останніми даними [3] у водних системах України мешкає три диплоїдних види: щипівка звичайна *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758, щипівка донська *C. tanaitica* Vacescu, Mayer, 1969 і щипівка дунайська *C. elongatoides* Vacescu, Mayer, 1969, які утворюють різноманітні гібриди [4], серед яких група ди-, три- та тетраплоїдних біотипів *C. elongatoides* – *taenia* – *tanaitica*. Їх хромосомний набір формується за рахунок обов'язкової присутності генома *C. elongatoides* у поєднанні з геномами *C. taenia* і *C. tanaitica* окремо або в комбінації один з одним. Поліплоїдні гібриди – це майже виключно самки, які відтворюються тільки гіногенезом, при цьому донором сперматозоїдів виступають самці батьківських видів [2]. Ще однією особливістю цього комплексу є прихований, криптичний характер морфологічної мінливості. Вважається, що за екстер'єрним ознаками, формою тіла і особливостями забарвлення неможливо відрізнити не тільки гібридних особин різних біотипів, а й провести однозначну межу між батьківськими видами. Дані, наявні по популяціям щипівок Польщі, вказують [5-6], що використання морфометричних показників і прийомів багатовимірної статистики також не дозволяє досягти надійної діагностики особин різних гібридних біотипів і батьківських видів один від одного. Причиною негативного результату в цьому випадку міг бути фактор географічної мінливості, оскільки для збільшення обсягу використовувалася вибірка, взята з різних місць. З метою перевірки значимості фактора географічної мінливості при визначенні належності щипівок до різних видів і біотипів нами була взята безпрецедентно

значна за об'ємом вибірка риб з Нижнього Дунаю, що до того характеризується, як показав спеціально проведений алозимний аналіз [7], унікально високою біотипічною різноманітністю.

Матеріал і методи

Фактичною основою для дослідження послужили 343 особини щипівок, зібраних протягом одного сезону в нижній течії Дунаю в околицях с. Вилкове (Кілійський р-н, Одеська обл.). За допомогою електрофорезу в поліакриламідному гелі було ідентифіковано [7] два батьківських виду: дунайську щипівку *C. elongatoides* (для морфометричного аналізу використано 15 самок), донську щипівку *C. tanaitica* (взято 8 самок) і три гібридних біотиби: триплоїдно-тетраплоїдна група *C. 2 (3) elongatoides – tanaitica* (258 особин), триплоїдно-тетраплоїдна група *C. elongatoides – 2 (3) tanaitica* (61 особина) і диплоїдні гібриди першого покоління *C. elongatoides – tanaitica* (13 особин).

Морфометричний аналіз проведено за стандартною схемою, адаптованою до риб родини в'юнових [8]. Використано 23 проміри тіла: L – максимальна довжина тіла, SL – довжина тулуба і голови, CL – довжина тулуба, ao – довжина рила, o – діаметр ока, c – довжина голови, po – довжина відділу голови за очною ямкою, hc – висота голови, H – максимальна висота тіла, h – мінімальна висота тіла, aD – антідорсальна відстань, pD – постдорсальна відстань, aV – антівентральна відстань, aA – антіанальна відстань, ID – довжина спинного плавця, hD – висота спинного плавця, IA – довжина анального плавця, hA – висота анального плавця, IP – довжина грудного плавця, IV – довжина черевного плавця, PV – відстань між грудним і черевним плавцями, VA – відстань між спинним і анальним плавцями, $Icaud$ – довжина хвостового стебла. Виміри виконані «однією рукою» на особинах, фіксованих у 4% формальдегіді. При аналізі мінливості використовувалися як абсолютні ознаки, так і індекси, для чого кожен з промірів був віднесений до довжини тулуба. Додатково використані ще п'ять індексів (ao/c , o/c , io/c , $Icaud/aD$, $Icaud/hc$). Всього було задіяно 26 індексів. У розрахунки взяті виключно самки.

Для аналізу мінливості тіла застосовано метод головних компонент на кореляційній матриці. Для визначення змінних, за якими відрізняються біотиби щипівок, використано міжгруповий метод головних компонент (between-group PCA), який найкраще підходить для адекватного відображення відмінностей між групами при великій кількості змінних [9].

Аналіз виконано в R (version 3.4.2) [10]; за допомогою базової функції `prcomp` та функції `group PCA` з пакету `Morpho` (version 2.5.1) [11]. Аналіз проведено окремо для промірів та індексів.

Результати та їх обговорення

Використання методу головних компонент дозволило розкласти мінливість 23 промірів тіла на дві основні складові. Перша компонента пояснює майже 66% дисперсії та однаково сильно навантажена всіма змінними, які орієнтовані уздовж першої компоненти (рис. 1). Її можна інтерпретувати як комплексну змінну, що відображає мінливість у розмірах тварин. Друга компонента пояснює лише 5% загальної мінливості. На інші компоненти припадає дуже незначні частки загальної мінливості, які можна не враховувати. В остаточному рахунку такий характер розподілу за компонентами означає високий ступінь скорельованості промірів із загальними розмірами риб.

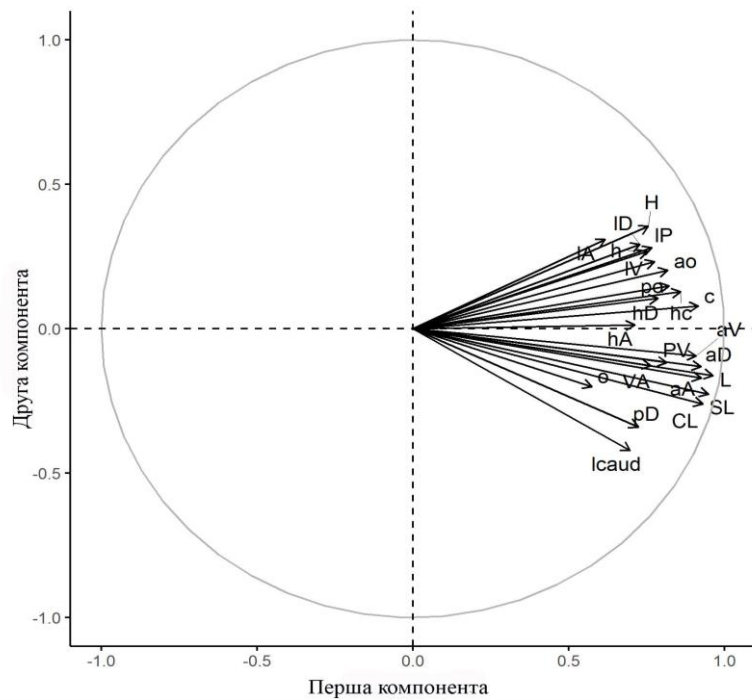


Рис. 1. Навантаження промірів на перші дві компоненти

Аналіз відмінностей між видами та біотипами було проведено за допомогою міжгрупового аналізу головних компонент (between group PCA). Він показує, що види і біотиipi щипівок погано розрізняються за абсолютними промірами (55% правильно розпізнаних особин). Причому хмари розсіювання значно перекриваються (рис. 2), а центроїди розташовуються на невеликих відстанях. Слід зазначити, що міжгрупові відмінності максимально концентруються в першій головній компоненті, яка пояснює 96% загальної дисперсії міжгрупової мінливості. Вона в найбільшій мірі пов'язана з промірами ока, довжиною роструму, висотою тіла та довжиною плавців.

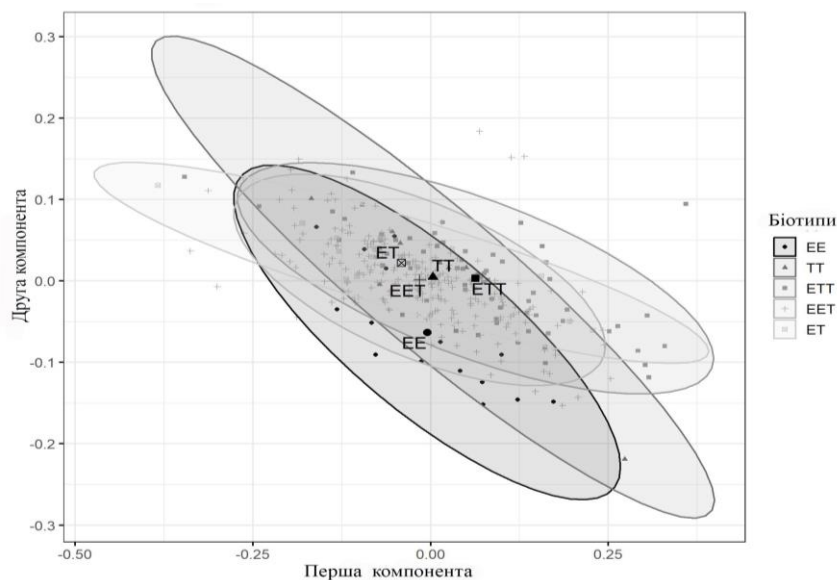


Рис 2. Розташування особин в міжгрупових головних компонентах отриманих на підставі мінливості промірів тіла. Еліпс – 95% довірчий інтервал. Підписані великі значки – центроїди груп. Біотиipi: EE – *C. elongatoides*, TT – *C. tanaitica*, EET – *C. 2 elongatoides – tanaitica*, EET – *C. elongatoides – 2 tanaitica*, ET – *C. elongatoides – tanaitica*.

Аналіз мінливості форми тіла щипівок, здійснений за 26 індексами, показує високу однорідність вибірки, що може бути пояснено низьким ступенем скорельованості індексів. Лише 36% мінливості скупчено в перших двох компонентах (PC1 = 26%, PC2 = 10,4%), що відображає здебільшого зміни в довжині хвостового стебла (рис. 3).

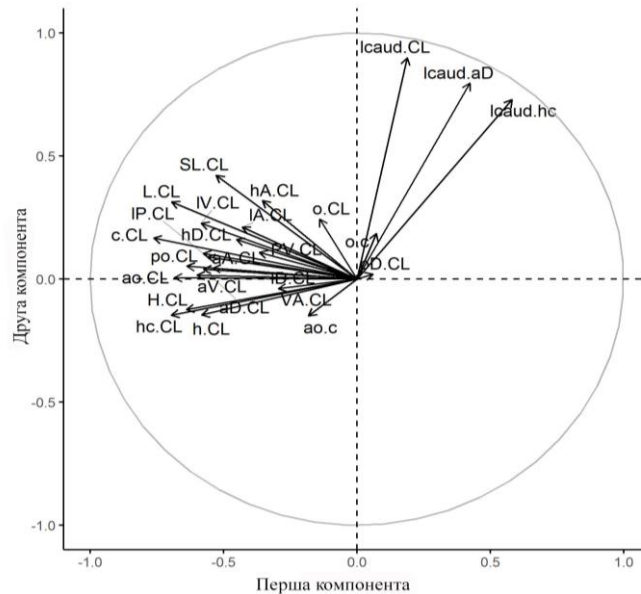


Рис. 3. Навантаження індексів на перші дві компоненти

Відмінності між біотипами за індексами так само концентруються в першій міжгруповій головній компоненті, що складає 80% від загальної мінливості та пов'язані здебільшого з відносно вищим хвостовим стеблом порівняно з висотою голови (Icaud/hc). Причому у цьому випадку хмари розсіювання значно більше накладаються одна на одну (рис. 4), ніж у випадку з абсолютними промірами, результатом чого є дуже низька роздільна здатність застосування індексів. Виявилось, що лише 28% особин можуть бути ідентифіковані за допомогою комплексу індексів.

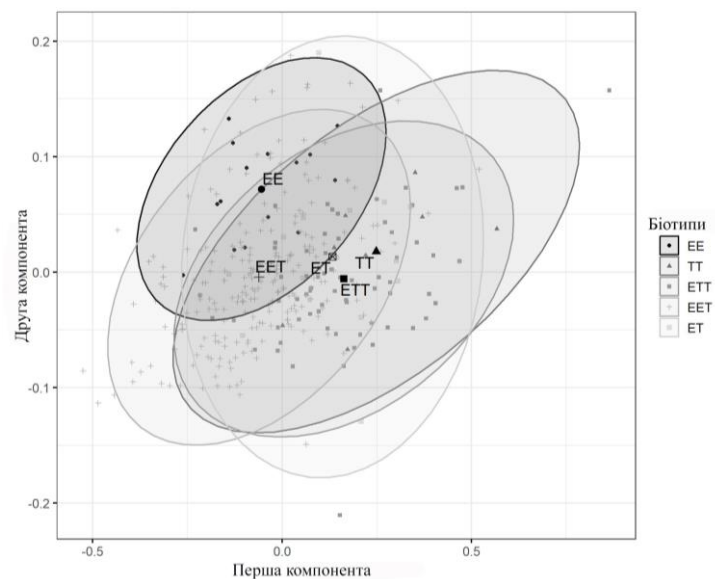


Рис. 4. Розташування особин в міжгрупових головних компонентах отриманих на підставі мінливості індексів тіла. Еліпс – 95% довірчий інтервал. Підписані великі значки – центроїди груп. Позначення біотипів, що й на рис. 2.

Неможливість чіткого розмежування видів та біотипів доводить і аналіз за окремими ознаками. Так, незважаючи на те, що дисперсійний аналіз (One-way ANOVA) показує, що на мінливість всіх промірів тіла і 23 з 26 індексів факт біотипової належності має вірогідний вплив, причому для всіх абсолютних ознак і 11 індексів тіла вплив є на вищому рівні вірогідності ($p < 0,001$), проте внутришньогрупова мінливість виявляється настільки значною, що за всіма ознаками, включаючи і найбільш мінливі, спостерігається широка міжгрупова трансгресія (табл. 1). Це означає, що жодна із цих ознак не може бути використана для розмежування і діагностики видів і гібридних форм.

Таблиця 1

Межі мінливості ознак, що за даними аналізу One-Way ANOVA, найбільше відрізняються при міжгрупових порівняннях

| Ознака | Т N = 8 | | Е N = 15 | | ЕТТ N = 69 | | ЕЕТ N = 238 | | ЕТ N = 13 | |
|--------|------------|-------|-------------|-------|---------------|-------|----------------|-------|--------------|-------|
| | Min | Max | Min | Max | Min | Max | Min | Max | Min | Max |
| SL, mm | 66 | 83 | 71 | 90 | 50 | 89 | 64 | 98 | 68 | 88 |
| SL/CL | 1,186 | 1,259 | 1,202 | 1,377 | 1,029 | 1,254 | 1,044 | 1,295 | 1,175 | 1,246 |
| ao/CL | 0,073 | 0,095 | 0,078 | 0,119 | 0,063 | 0,103 | 0,065 | 0,109 | 0,079 | 0,102 |
| o/CL | 0,017 | 0,029 | 0,015 | 0,031 | 0,010 | 0,033 | 0,010 | 0,038 | 0,017 | 0,035 |
| c/CL | 0,194 | 0,232 | 0,200 | 0,246 | 0,172 | 0,246 | 0,177 | 0,243 | 0,175 | 0,246 |
| H/CL | 0,143 | 0,177 | 0,171 | 0,214 | 0,127 | 0,202 | 0,133 | 0,217 | 0,145 | 0,179 |
| aV/CL | 0,581 | 0,648 | 0,594 | 0,669 | 0,483 | 0,714 | 0,538 | 0,759 | 0,571 | 0,661 |
| aA/CL | 0,919 | 0,963 | 0,892 | 0,993 | 0,783 | 1,000 | 0,781 | 1,055 | 0,857 | 1,000 |
| ID/CL | 0,086 | 0,111 | 0,094 | 0,127 | 0,074 | 0,118 | 0,063 | 0,130 | 0,086 | 0,107 |
| hD/CL | 0,171 | 0,214 | 0,144 | 0,217 | 0,150 | 0,226 | 0,132 | 0,232 | 0,175 | 0,203 |
| IP/CL | 0,129 | 0,152 | 0,137 | 0,172 | 0,090 | 0,167 | 0,116 | 0,174 | 0,121 | 0,153 |
| PV/CL | 0,370 | 0,397 | 0,354 | 0,448 | 0,297 | 0,433 | 0,294 | 0,467 | 0,333 | 0,415 |

Розшифровка позначень біотипів наведена в підписі до рис. 2.

Таким чином, отримані результати дають підставу вважати, що використання одиничних промірів або індексів тіла, або їх комплексу не дають можливості розмежувати види і біотипи, причому навіть у випадках окремих попарних порівнянь. Іншими словами, навіть у вибірці щипівок, взятої в одному місці і в один час, міжгрупова морфометрична мінливість, яка відображає особливості пропорцій і розміри тіла, носить прихований характер. Це означає, що географічний фактор, якщо і нівелює морфологічні відмінності видів, однак його ефект в цьому разі незначний і їм можна знехтувати.

У результаті проведеного дослідження також можна стверджувати, що дійсно щипівки роду *Cobitis* – це та група організмів, до якої реально може бути застосоване поняття «види-двійники». Традиційно вважається [12], що така трактовка до близьких видів багато в чому є умовною, оскільки видів, які в принципі неможливо відрізнити за морфологічними ознаками не існує, і відповідно термін вид-двійник швидше відображає не об'єктивні реалії, а вивченість об'єктів. Однак у випадку зі щипівками можна вважати, що це той рідкісний випадок, коли поняття вид-двійник, все ж таки, відображає реальну ситуацію.

Висновки

1. Міжгрупова мінливість ознак, що відображають розміри і форму тіла щипівок різних видів та біотипів, навіть в межах однієї вибірки, має криптичний характер

2. Географічний мінливість не є фактором, що реально маскує відмінності видів і біотипів в узагальнених вибірках, що зібрані з різних частин ареалів.

Література

1. Межжерин С.В., Гарбар А.В., Власенко Р.П., Онищук И.П., Коцюба И.Ю., Жалай Е.И. Эволюционный парадокс партеногенетических дождевых червей. Киев: Наукова Думка, 2018. 232 с.
2. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. Москва: Наука. 1985. 299 с.
3. Межжерин С. В., Павленко Л. И. Щиповки (Cypriniformes: Cobitidae: Cobitis) водоемов Украины: генетические границы видов и естественная гибридизация. Науковий вісник Ужгородського універ. Сер. біол. 2009. Вип. 25. С. 146-154
4. Межжерин С.В., Павленко Л.И. Генетическое разнообразие, происхождение и закономерности распространения полиплоидных щиповок (Cypriniformes, Cobitidae, Cobitis) в пределах Украины. Цитология и генетика. 2010. Т. 44. № 5. Р. 65-77
5. Kotusz J. Intra- and interpopulation morphological variability in diploid and varied-ploidy Cobitis from Poland. //Folia Zoologica. 2000. 49 (Suppl. 1): 219–226
6. Kotusz J. Morphological relationships between polyploidy hybrid spined loaches of the genus Cobitis (Teleostei: Cobitidae and their parental species. Ann. Zool. 2008. V.58. N4. P. 891-905.
7. Межжерин С.В., Павленко Л.И. Генетическая структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок Cobitis (Cypriniformes, Cobitidae) Низовий Дуная. Цитология и генетика. 2007. Т.41, №1. С.56-65.
8. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). 4-е изд. Москва: Пищевая промышленность, 1966. 374 с.
9. Mitteroecker P., Bookstein F. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. Evol. Biol. 2011. V.38. P. 100-114.
10. Team R. C. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL 2017. <https://www.R-project.org/>.
11. Schlager S. Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R. In Zheng G., Li S. and Szekely G. (eds.), Statistical Shape and Deformation Analysis, 2017. pp. 217-256. Academic Press)
12. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. Москва: Мир. 1968. 456 с.

References

1. Mezhzherin S.V., Garbar A.V., Vlasenko R.P., Onishchuk S.P., Kotsyuba I.Yu., Zhalay E.I. (2018) Evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms. Kiev: Naukova dumka, 232. (in Rus.).
2. Vasilyev V.P. (1985). Evolutionary caryology of fish. Moscow: Nauka. 299. (in Rus.).
3. Mezhzherin S.V., Pavlenko L.I. (2009). The spined loaches (Cypriniformes: Cobitidae: Cobitis) of Ukraine basins: genetical borders of species and natural hybridization. *Naukoviy visnyk Uzhgorod [Univ Scientific herald of Uzhgorod University.]*, Ser. biol. 25. 146-154 (in Rus.).
4. Mezhzherin S.V., Pavlenko L.I. (2010) Genetic diversity, origin and distribution tendencies of polyploidy spined loaches (Cypriniformes, Cobitidae, Cobitis) within Ukraine. *Tsitologia i genetika*. 44 (5), 65-77 (in Rus.).
5. Kotusz J. (2000). Intra- and interpopulation morphological variability in diploid and varied-ploidy Cobitis from Poland. *Folia Zoologica*, 49 (1), 219–226.
6. Kotusz J. (2008) Morphological relationships between polyploidy hybrid spined loaches of the genus Cobitis (Teleostei: Cobitidae and their parental species. *Ann. Zool.* 58 (4). 891-905.
7. Mezhzherin S.V., Pavlenko L.I. (2007) *Genetic structure of diploid-polyploid spined loaches complex Cobitis* (Cypriniformes, Cobitidae) of the Lower Danube. *Tsitologia i genetic [Cytology and Genetics]*. 41 (1). 56-65. (in Rus.).
8. Pravdin I.F. (1966) Guide to the study of fish (mostly freshwater). Forth ed. Moscow: Pishchevaya promyshlennost, 374 p. (in Rus.).
9. Mitteroecker P., Bookstein F. (2011) Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evol. Biol.* 38. 100-114.
10. Team R. C. (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
11. Schlager S. (2017) Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R. In Zheng G., Li S. and Szekely G. (eds.), Statistical Shape and Deformation Analysis., pp. 217-256. (Academic Press)
12. Mayr E. Animal species and evolution. Belknap Press Harvard Univ. Cambridge, Massachusetts. 1966. 456 p.

Summary. Mezhzherin S. V., Ghazali M. A., Pavlenko L. I., Saliy T. V., Tsyba A. O. *Cryptical nature of morphometric variation in diploid-polyploid spined loach network (Cypriniformes, Cobitidae, Cobitis) of the Lower Danube*

Introduction. The paper devoted to morphometric variation investigation of spined loaches network from Lower Danube consisting of two parental species (*C. elongatoides*, *C. tanaitica*) and

three hybrid biotypes (*C. 2 elongatoides* -- *C. tanaitica*, *C. elongatoides* -- 2 *tanaitica*, *C. elongatoides* -- *tanaitica*) which identified by the allozymes

Purpose. The purpose of the work was to verify the significance of the factor of geographic variability in determining the affiliation to different species and biotypes by means of morphometric indices.

Methods. It was used standard morphometry of the body form and size by means by 23 measurements and 26 indexes, multidimensional statistics (method of the main components) and unidimensional statistics.

Results. The obtained results prove that only 55% of females can correctly identify by means of the body measurements, while only 28% by the indexes. Despite the significant difference between most single characters, nonetheless, their application to distinguish between species and biotypes causes considerable difficulties, since in all cases of pairwise comparisons there are significant transgressions.

Conclusion. The use of individual measurements or body indices, or their complex, does not make it possible to distinguish between species and biotypes even within the same group. This means that the geographic factor, if it alters the morphological differences of species, but its effect in this case is very small and can be neglected.

Keywords: morphometry, multidimensional statistics, sibling-species, spined loaches, *Cobitis*

Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України

Одержано редакцією 21.09.2018

Прийнято до публікації 25.10.2018

ЗМІНА РЕАКТИВНОСТІ СИСТЕМИ ДИХАННЯ ПІД ВПЛИВОМ СТОМЛЕННЯ В ПРОЦЕСІ ТРИВАЛОГО НАПРУЖЕНОГО ФІЗИЧНОГО НАВАНТАЖЕННЯ

В статті представлено результати дослідження змін реактивності системи дихання при виконанні тривалого (близько 1 години) фізичного навантаження “до відмови”, а також зміни швидкості дихальної реакції на короточасні впливи (тимчасові прямокутні збільшення потужності роботи, короточасні гіпоксичні та гіперкапічні стимули) під час виконання тривалої фізичної роботи. Визначено, що більша чутливість на CO_2-H^+ -стимул на фоні втоми сприяла підвищенню рівня дихальної компенсації метаболічного ацидозу та фізичної працездатності. При значній вираженості ацидемії і в кінці навантаження чутливість вентильаторної реакції на CO_2-H^+ -стимул істотно знижувалася.

Ключові слова: спорт, реактивність, кардіореспіраторна система, фізичні навантаження, гіперкапія, гіпоксія.

Постановка проблеми. Зміна комплексу проявів реактивності системи дихання в процесі напруженого спортивного тренування є відображенням інтеграції зовнішніх і внутрішніх факторів, одним з важливих механізмів оптимізації дихальної реакції. Однак, систематизованого вивчення цих питань не проводилося. Іншим важливим, але практично не дослідженим питанням є динаміка змін реактивності системи дихання на гуморальні і нервові фактори та їх роль в процесі виконання напруженого фізичного навантаження і в період їх післядії [1]. Дослідження цих питань може допомогти розумінню механізмів адаптації процесу розвитку витривалості за умов напруженої м'язової діяльності та формування особливостей реагування системи дихання, що обумовлюють зростання її функціональних можливостей.

Аналіз останніх публікацій. В процесі напруженого м'язового тренування мають місце глибокі ацидотичні і гіпоксичні зрушення. У процесі тривалих періодів м'язового тренування вони можуть змінювати свій стимулюючий ефект на реакції системи дихання. Так, показана важлива мобілізуюча роль “додаткової” гіпоксичної стимуляції для адаптації системи дихання [1 - 8]. М'язове тренування з чергуванням фізичних навантажень у звичайних і в гіпоксичних умовах протягом 19 тижнів приводило до стійкого підвищення $\dot{V}O_{2max}$ навіть у тренуваних осіб. Таке тренування підвищувало також тривалість роботи, що виконувалася “до відмови” та “анаеробну потужність” [9 - 11]. Оптимальне поєднання м'язового навантаження з гіпоксичною гіпоксією може бути ефективним засобом реалізації резервних можливостей організму людини. Разом з тим механізми такої реалізації недостатньо ясні. Так, є дані, що поглиблення гіпоксичних явищ в організмі при фізичних навантаженнях може бути одним з можливих механізмів, що в значній мірі посилює вагусні впливи на серце і приводить до зниження максимальної ЧСС [12, 13]. Було показано, що після періоду м'язового тренування в гіпоксичних умовах при виконанні фізичної роботи “до відмови” протягом декількох тижнів відзначаються знижені значення максимальної ЧСС [14, 15]. Максимальний рівень \dot{Q} і $\dot{V}O_2$ при роботі в гіпоксичних умовах в горах можуть лімітуватися зниженням максимальної ЧСС [16 - 18].

Можна припустити, що при тренуванні з максимальними фізичними навантаженнями адаптація до високого ступеня гіпоксичних, ацидемічних зрушень в організмі, накопичення ефектів гіпоксії м'язового навантаження може в певних умовах приводити до обмеження зростання або навіть до зниження максимальних величин \dot{V}_E і \dot{Q} , $\dot{V}O_{2max}$. Такі механізми можуть лежати в основі адаптованості системи дихання,

зниження її тренуємості при напруженій м'язовій діяльності. Про це може побічно свідчити відносно “гіпокінетична” вентиляторна реакція на навантаження, яка зустрічається у деяких спортсменів, а також залежність максимальних значень \dot{V}_E і ЧСС від комплексу умов виконання фізичної роботи [15, 19 - 25].

Є підстави вважати, що при цьому певним чином мають змінюватися співвідношення легеневої вентиляції, серцевого викиду з газообміном, з одного боку, і їх співвідношення зі зрушеннями внутрішнього середовища організму, з іншого. Однак, неясно в чому сутність оптимізації реактивності системи дихання та які механізми лежать в її основі в процесі підвищення максимальних можливостей системи. Через недостатнє розуміння механізмів фізіологічної адаптації системи дихання існують значні труднощі для розробки критеріїв оцінки впливу напруженого м'язового тренування, ступеня адаптації.

Мета. Для поглиблення розуміння ролі регуляторних факторів у збільшенні меж працездатності виникла необхідність проаналізувати зміни реактивності системи дихання в процесі напруженого м'язового навантаження, що виконується “до відмови” від подальшого його виконання.

Ставилося завдання досліди зміни реактивності системи дихання при виконанні тривалого (близько 1 години) фізичного навантаження “до відмови”, а також зміни швидкості дихальної реакції на короточасні впливи (тимчасові прямокутні збільшення потужності роботи, короточасні гіпоксичні та гіперкапічні стимули) під час виконання тривалої фізичної роботи.

Робота виконана відповідно до держбюджетної науково-дослідної теми «Технологія індивідуалізації тренувального процесу на основі фізіологічних критеріїв» (номер госрегистрации 0117U002388, 2017-2018 рр.) Міністерства освіти і науки України.

Матеріал і методи

При виконанні тривалого (близько 1 години) навантаження “до відмови” з відносною інтенсивністю 65% від $\dot{V}O_{2max}$ досліджувалася динаміка легеневої вентиляції (\dot{V}_E), серцевого викиду (Q) і газообміну, а також зміни рівня і швидкості дихальної реакції на короточасні впливи під час виконання тривалої фізичної роботи:

- ступінчате збільшення потужності роботи на 17% з 40-й хвилини роботи, на 33% з 50-й хвилини роботи;
- тимчасові (протягом 30 с) прямокутні збільшення потужності роботи на 33% через кожні 5 хвилин виконання фізичної роботи;
- періодично повторювані короточасні гіпоксичні та гіперкапічні подразники з використанням методу “зворотного” дихання.

Для оцінки впливу вище вказаних режимів тестових навантажень на організм спортсменів у стані спокою, у процесі виконання тестів і у відновлювальному періоді реєстрували показники газообміну, реакції системи дихання, серцево-судинної системи за допомогою швидкодіючого автоматизованого ергоспірометричного комплексу “Oxuson Pro” (“Jaeger”, VIASYS Healthcare, Німеччина-США).

Гіпоксичні і гіперкапічні стимули системи дихання створювалися при “зворотному” диханні газовими сумішами з різним вмістом O_2 і CO_2 . Використовувалася методика комплексного тестування характеристик фізіологічної реактивності (чутливості, стійкості і швидкості розгортання реакцій) і позначена як система оцінки “властивостей регуляції” кисневотранспортної системи (“КТС-тест”), що раніше була апробована з погляду її інформативності. Використовувався варіант методики з комп'ютерною формалізованою оцінкою функціональних можливостей організму спортсменів за даними проведення гіпоксичної і гіперкапічної проб у стані відносного спокою.

В дослідженнях приймали участь 27 кваліфікованих спортсмена і 18 нетренованих осіб. При проведенні комплексних біологічних обстежень за участю спортсменів дотримувалися законодавства України про охорону здоров'я та Гельсінської декларації 2000 р., директиви Європейського товариства 86/609 щодо участі людей в медико-біологічних дослідженнях [26].

Статистична обробка експериментального матеріалу здійснювалося на персональному комп'ютері IBM PC "Pentium" за допомогою пакету стандартних комп'ютерних програм «Microsoft Excel», «STATISTICA-6».

Результати та їх обговорення

Дані про динаміку рівня легеневої вентиляції (\dot{V}_E) і хвилинного об'єму кровообігу (\dot{Q}) протягом тривалого (близько 1 години) навантаження "до відмови" з відносною інтенсивністю 65% від $\dot{V}O_{2max}$ представлені на рис. 1. Зрозуміло, що спортсмени в процесі даного навантаження підтримують значно більшу потужність навантаження в порівнянні з нетренованими особами, причому не тільки абсолютну, але і відносну (по співвідношенню $\dot{V}O_2$ при навантаженні з $\dot{V}O_{2max}$). У всіх обстежених осіб мало місце постійне підвищення \dot{V}_E і ЧСС (див. рис. 1) незважаючи на незмінну потужність навантаження (лінія 1). На противагу цьому протягом всього навантаження не було достовірних змін \dot{Q} (див. рис. 1). Більш того, в кінці його виконання відзначалася тенденція до зниження \dot{Q} . Так, у нетренованих осіб \dot{Q} на 10-й хвилині і в кінці навантаження становив $19,14 \pm 0,42$ л·хв⁻¹ і $18,22 \pm 0,36$ л·хв⁻¹, відповідно. У високотренованих спортсменів \dot{Q} становив, відповідно, $26,1 \pm 0,41$ і $25,3 \pm 0,31$ л·хв⁻¹.

Зазначимо, що приріст \dot{V}_E перевищує збільшення $\dot{V}O_2$ і $\dot{V}CO_2$. В результаті цього EQO_2 і $EQCO_2$ знижувалися швидше, ніж при продовженні виконання роботи без збільшення її потужності. У момент відмови спортсмена від подальшого продовження роботи, ацидемічні зрушення були нижче, ніж після виконання більш короткої ступенаростаючої потужності фізичної роботи. При цьому рівень \dot{V}_E і \dot{Q} не досягали максимальних індивідуальних значень. Так, кінцеві величини \dot{V}_E і \dot{Q} у нетренованих осіб становили $84,91 \% \pm 1,65\%$ і $81,83 \% \pm 1,44\%$ від максимальних значень. Причому у спортсменів вони були вище, відповідно, $88,12 \% \pm 6,21\%$ ($p < 0,05$) і $87,22 \% \pm 1,44\%$ ($p < 0,05$). Приріст \dot{V}_E був більш виражений у нетренованих осіб, ніж у спортсменів. Причому він відбувався на фоні зниження V_T протягом всього навантаження і в кінці його це зниження було в 3 рази більшим, ніж у спортсменів.

Таким чином, протягом тривалого напруженого навантаження \dot{V}_E і \dot{Q} змінювалися по-різному. Можливо, регуляторні механізми вентиляторної та циркуляторної реакції можуть відобразитися в реакції на додаткове навантаження. Для цього були введені збільшення потужності роботи: з 40-ї хвилини потужність роботи підвищувалася на 17%, а з 50-ї хвилини – на 33% (див. рис.1, лінія 2). Кількісний аналіз змін рівня легеневої вентиляції і хвилинного об'єму кровообігу у відповідь на збільшення потужності роботи на 17% і на 33% представлений в табл.1.

При першому збільшенні потужності роботи на 17% на 40-й хвилині хвилинний об'єм кровообігу наростав відносно більше у нетренованих осіб, а при другому, тобто до кінця тестового навантаження, більше у спортсменів. Зниження \dot{Q} досить точно компенсувалося підвищенням ЧСС протягом перших 40 хвилин виконання фізичної роботи у всіх обстежених осіб. Підвищення \dot{Q} при першому підвищенні потужності фізичної роботи у нетренованих осіб змінювалося його зниженням при другому, а у кваліфікованих спортсменів друге підвищення потужності роботи на фоні стомлення

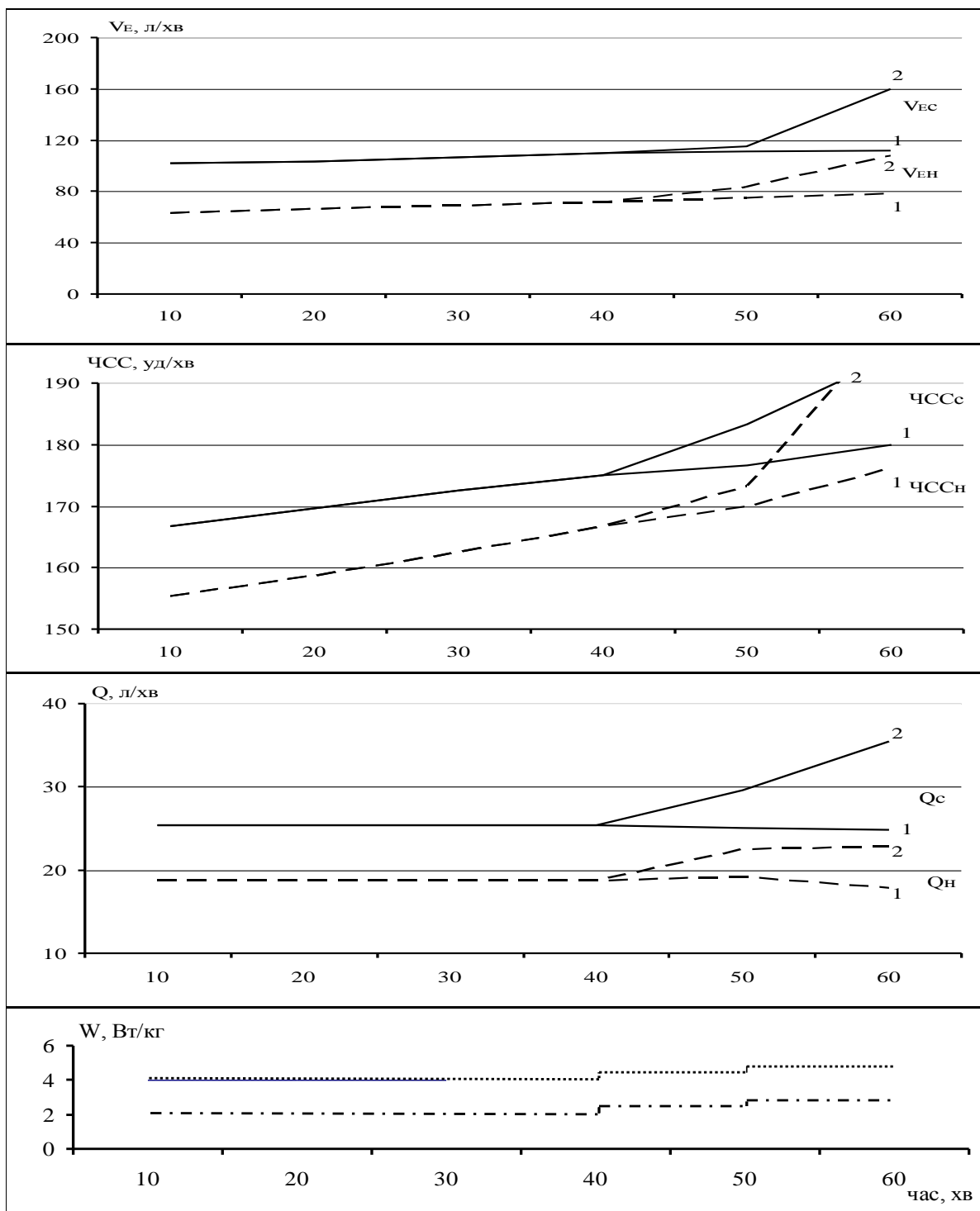


Рис. 5.1. Зміни рівня легеневої вентиляції (V_E , л·хв⁻¹) хвилиного об'єму кровообігу (Q , л·хв⁻¹) і ЧСС в процесі тривалого напруженого навантаження на ергометрі, що виконувалося біля 60 хвилин (лінія 1) у нетрениваних осіб ($n=15$) і у високотрениваних спортсменів ($n=17$). На графіку представлені і зміни вказаних параметрів як реакції на ступінчасте збільшення потужності роботи с 40-й і 50-й хвилині виконання роботи (лінія 2).

- – високотренивані спортсмени
- - - - - – нетренивані особи
- – потужність роботи у спортсменів
- · - · - · – потужність роботи у нетрениваних осіб

Таблиця 1

Абсолютний приріст (Δ) легеневої вентиляції (\dot{V}_E), хвилинного об'єму кровообігу (Q), частоти дихання (f_T) і частоти серцевих скорочень (ЧСС), а також їх відносний приріст в % від 10 до 40 хвилини, к 50-й хвилини (закінчення першого підвищення потужності роботи на 17 %) і к 53–55-й хвилин (закінчення другого підвищення потужності роботи на 33 % в цілому) від рівня цих показників умовах фізичної роботи постійної потужності тривалістю біля 1 години “до відмови”: Н – нетреновані особи (n=18), С – кваліфіковані спортсмени (n=27), M \pm SD

| Показники | з 10 до 40 хв. (от 17 до 65% загальної тривалості навантаження) | | на 50 хв. (87% загальної тривалості навантаження) | | на 53-55 хв. (100 % загальної тривалості навантаження) | |
|---|---|--------------------|---|--------------------|--|--------------------|
| | Н | С | Н | С | Н | С |
| $\Delta \dot{V}_E$, л·хв ⁻¹ | 8,21 \pm 0,65 | 9,52 \pm 0,72 | 7,24 \pm 0,81 | 3,94 \pm 0,52* | 17,31 \pm 1,13 | 24,42 \pm 1,21* |
| % приросту \dot{V}_E | 112,89 \pm 0,13 | 109,41 \pm 0,15* | 109,57 \pm 0,21 | 103,51 \pm 0,13* | 122,28 \pm 1,34 | 120,72 \pm 0,89 |
| ΔQ , л·хв ⁻¹ | -0,45 \pm 0,11 | -0,64 \pm 0,15 | 3,05 \pm 0,55 | 4,12 \pm 0,61 | 3,91 \pm 0,64 | 6,74 \pm 0,72* |
| % приросту Q | 97,59 \pm 0,32 | 97,36 \pm 0,22 | 116,99 \pm 0,69 | 116,13 \pm 0,59 | 121,21 \pm 2,34 | 126,58 \pm 2,02* |
| Δf_T , хв ⁻¹ | 4,18 \pm 0,41 | 2,61 \pm 0,32* | 4,99 \pm 0,31 | 2,12 \pm 0,33* | 9,25 \pm 0,81 | 10,94 \pm 0,91 |
| % приросту f_T | 114,68 \pm 2,11 | 106,72 \pm 1,04* | 113,57 \pm 3,06 | 104,91 \pm 1,23* | 124,81 \pm 1,94 | 125,19 \pm 1,17 |
| Δ ЧСС, уд·хв ⁻¹ | 12,29 \pm 0,93 | 9,12 \pm 0,71* | 4,17 \pm 0,61 | 6,13 \pm 0,84 | 13,16 \pm 0,91 | 9,61 \pm 0,82* |
| % приросту ЧСС | 107,91 \pm 1,63 | 105,44 \pm 1,12 | 102,52 \pm 1,19 | 103,43 \pm 1,23 | 107,41 \pm 1,95 | 105,35 \pm 1,33 |

Примітка: * – вірогідність відмінностей, $p < 0,05$

характеризувалося більш стійким збільшенням \dot{Q} . Наведені дані свідчать про більшу здатність у кваліфікованих спортсменів вентиляції легень та центральної гемодинаміки протягом тривалого напруженого фізичного навантаження до адекватного реагування на підвищення потужності роботи. Таке реагування характеризується у них більш ефективною структурою дихальної реакції і більшою реалізацією потенційних можливостей системи дихання, що оцінювалася по ступеню наближення її параметрів до максимальних значень).

Для визначення сторін реактивних властивостей системи дихання, що визначають прояв її стійкості до наростаючого ступеня стомлення, були проведені дослідження змін ролі адекватних для системи дихання подразників протягом тривалого напруженого м'язового навантаження. Для цього досліджувалася, з одного боку, динаміка швидкості реакцій на короткочасні повторення підвищення інтенсивності навантаження, що відображає, в основному, нейрогенне стимулювання реакцій. На рис. 2. представлена зміни дихальної реакції на *короткочасні тимчасові (протягом 30 с) підвищення інтенсивності навантаження на 33 % кожні 5 хв. при виконання тривалого навантаження “до відмови” з відносною інтенсивністю 65% від $\dot{V}O_{2max}$.*

Менше підвищення рівня \dot{V}_E та $\dot{V}O_2$ у відповідь на короткочасні зміни потужності роботи відмічалася вже на 15 хвилині виконання фізичної роботи, а для ЧСС – на 25 хвилині (див. рис. 2). В другій половині тривалого навантаження “до відмови” мало місце зниження ступеня приросту рівня як \dot{V}_E , $\dot{V}O_2$, так і ЧСС.

Наведені дані можуть вказувати на те, що в процесі тривалого напруженого навантаження знижується внесок нейрогенного компонента в формуванні дихальної реакції під впливом розвитку стомлення. Таке зниження питомої ваги нейрогенних компонентів дихальної реакції може мати пряме відношення до зміни структури дихальної відповіді в процесі тривалого напруженого м'язового навантаження. Оптимізація нейрогенних стимулів в процесі тренування в значній мірі визначає

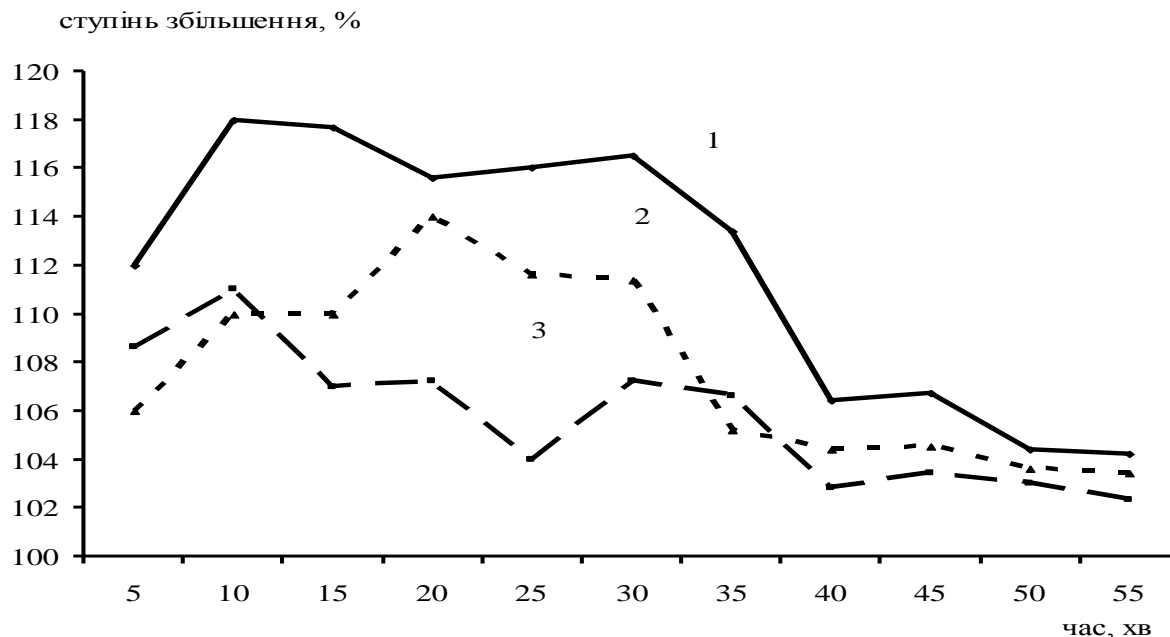


Рис. 2. Зміни рівня легеневої вентиляції (\dot{V}_E – лінія 1), частоти серцевих скорочень (ЧСС – лінія 2) і споживання O_2 ($\dot{V}O_2$ – лінія 3) під час короткочасного підвищення потужності роботи (протягом 30 с) на 33 % у кваліфікованих спортсменів.

————— \dot{V}_E - - - - - ЧСС - - - - - $\dot{V}O_2$

адекватність структури вентиляторного відповіді і її динаміку в процесі тривалого напруженого навантаження [27].

Крім того, ці дані побічно свідчать про підвищення в процесі тривалого навантаження відносної ролі гуморальних стимулів дихання в реакціях системи дихання. Для оцінки вираженості такого підвищення у зв'язку з тренуваністю організму вивчали зміни дихальної реакції на гуморальні стимули. У даній серії експерименту в процесі виконання тривалого навантаження кожні 10 хвилин проводили короткочасне (30 с) дихання гіпероксичною (45 %-52 % O_2 в азоті) і гіпоксичною (14,1 %-14,3 % O_2 в азоті) газовою сумішшю. На першому етапі оцінювали зміни дихальної реакції на гіпоксичний стимул. Його роль може бути оцінена по зниженню його високого природного (в умовах фізичної роботи) рівня при збільшенні концентрації O_2 у видихуваному повітрі за ступенем зниження рівня \dot{V}_E .

Результати досліджень вентиляторної реакції на дихання гіпоксичною газовою сумішшю представлені на таблиці 2. Незадовго до кінця навантаження вентиляторна реакція на гіпоксію вірогідно збільшувалася. У окремих спортсменів таке збільшення на 35,01 % \pm 2,86 % перевищувало величини приросту \dot{V}_E на гіпоксичний стимул в початковій частині навантаження. У той же час в самому кінці навантаження у 60 % обстежених осіб відмічалася її виразне зниження. Імовірність індивідуального більшого зниження такої чутливості збільшувалася при більшій загальній тривалості роботи “до відмови”. Виявлено прямий зв'язок вихідного рівня гіпоксичної чутливості зі ступенем її збільшення в заключній частині навантаження ($r=0,617$, $p<0,05$). Крім того, Для спортсменів в першій частині навантаження в порівнянні з її кінцем була характерна більш висока швидкість в початковій частині вентиляторної реакції на гіпоксію. Одночасно протягом всього навантаження вона була у них більш стійкою, ніж у нетренованих осіб.

Таблиця 2

Зміни відносного (в %) приросту легеневої вентиляції (\dot{V}_E) при короткочасному (30 с) диханні гіпоксичною газовою сумішшю (14,1 %–14,3 % O_2 в азоті) при виконанні тривалого м'язового навантаження у кваліфікованих спортсменів (n=17), $M \pm SD$

| Показники | Період виконання тривалої фізичної роботи “до відмови”, хвилини | | | | | P (t-тест) <0,05 |
|--|--|------------|------------|------------|-----------|------------------------|
| | 7–9 | 16–18 | 28–30 | 43–45 | 55–58 | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | |
| P_{AO_2} , мм рт.ст | 67,71±1,43 | 67,91±1,3 | 68,32±1,51 | 72,81±2,2 | 68,23±1,1 | |
| ΔP_{ACO_2} від вихідного рівня, мм рт.ст | -1,49±0,23 | -2,14±0,13 | -2,19±0,22 | -2,86±0,18 | 2,59±0,31 | |
| Приріст \dot{V}_E , % | 118,19±3,1 | 121,2±2,9 | 122,15±3,0 | 133,0±3,2 | 124,6±2,8 | 1, 2, 3-4, 4-5 |

Особливий інтерес представляє з'ясування зміни реакції на гіперкапію в процесі фізичного навантаження, так як найбільш адекватним стимулом дихальних реакцій є концентрація CO_2 і водневих іонів. У цій серії досліджень у частини осіб кожні 10 хвилин навантаження проводили “зворотне” дихання гіпероксичною сумішшю (при якому P_{ACO_2} поступово наростало) для визначення чутливості дихальної реакції до гіперкапнії [28]. Ці дослідження показали, що в динаміці тривалого навантаження нахил лінії залежності \dot{V}_E - P_{ACO_2} достовірно не змінювався (табл. 3), але відзначалася лише тенденція до меншої величини нахилу щодо її початкової частини в кінці навантаження.

Підвищення показника чутливості реакції до CO_2 - H^+ -стимулу ($\Delta \dot{V}_E / \Delta P_{ACO_2}$) на фоні ацидемії, як правило, спостерігалось при невеликому ступені ацидемії, а також в початковій частині навантаження. Це мало місце також при порівняно невеликій загальній тривалості навантаження. При значній вираженості ацидемії і в кінці навантаження показник чутливості реакції $\Delta \dot{V}_E / \Delta P_{ACO_2}$ міг істотно знижуватися. Зазначене зниження чутливості реакції відзначалося на фоні певної міри збільшення P_{ACO_2} . При цьому знижувався не тільки нахил лінії залежності \dot{V}_E - P_{ACO_2} , але і рівень \dot{V}_E при фізичному навантаженні.

Індивідуальні типи вентиляторної реакції в динаміці тривалого навантаження характеризувалися, головним чином, тим, що чим вище була величина чутливості до CO_2 в стані відносного спокою, тим менша стійкість вентиляторної реакції відзначалася при “зворотному” диханні CO_2 при виконанні фізичного навантаження ($r = -0,617$, $p < 0,05$).

При високій інтенсивності навантаження під час гіперкапнії (“зворотне” дихання, при досягненні P_{ACO_2} близько 55-65 мм рт. ст.) навіть у добре тренованих спортсменів відзначалося пригнічення вентиляторної відповіді – “плато” \dot{V}_E або навіть його зниження (див. табл. 3). У менш тренованих осіб це спостерігалось при менших величинах P_{ACO_2} (46-56 мм рт. ст.), що свідчить про меншу стійкість у них вентиляторної реакції до гіперкапнії при стомленні в умовах фізичного навантаження.

Таблиця 3

Зміни деяких показників вентиляторної реакції на нарастаючий ступінь гіперкапнії (45 %-52 % O₂ в азоті) при виконанні тривалої фізичної роботи у кваліфікованих спортсменів (n=17), M±SD

| Показники | Період виконання тривалої фізичної роботи “до відмови”, хвилини | | | | | P (t-тест) <0,05 |
|---|--|------------|------------|------------|------------|------------------------|
| | 7–9 | 16–18 | 28–30 | 43–45 | 55–58 | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | |
| $\dot{V}_E/\Delta P_{A\text{CO}_2}$, л·хв ⁻¹ ·мм рт. ст. ⁻¹ | 1,57±0,17 | 1,42±0,21 | 1,38±0,18 | 1,41±0,22 | 1,32±0,31 | 1-5 |
| P _A CO ₂ початку зниження $\dot{V}_E/\Delta P_{A\text{CO}_2}$ або вентиляторної реакції, мм рт.ст | 46,31±2,32 | 54,93±2,51 | 51,89±2,92 | 46,11±2,63 | 41,53±3,02 | 1-2, 2, 3-5 |
| V _E начала зниження $\dot{V}_E/\Delta P_{A\text{CO}_2}$ або досягнення “плато” V _E , л·хв ⁻¹ | 73,38±2,81 | 88,37±3,72 | 84,55±3,53 | 79,14±3,21 | 71,52±1,95 | 2, 3-5 |
| Зниження V _E від найбільшої його величини до P _A CO ₂ 65-75 мм рт. ст., л·хв ⁻¹ | - | 6,16±3,12 | 2,46±2,92 | 6,41±3,07 | 11,24±3,11 | 3-5 |

При більшій чутливості вентиляторної реакції до CO₂ в кінці навантаження підтримувалася і більша ефективність виділення “надлишкового” CO₂, що підвищувало рівень дихальної компенсації метаболічного ацидозу (див. табл. 2). Ці дані підкреслюють важливість підтримки чутливості до CO₂-H⁺-стимулу на фоні втоми для підвищення фізичної працездатності. Вони одночасно показують, що є можливість визначити той рівень інтенсивності навантаження, який стимулює підвищення чутливості до гіперкапнічного стимулу і, імовірно, загальну реактивність системи дихання [29, 30].

Висновки

1. Незважаючи на індивідуальні особливості зміни чутливості вентиляторної реакції на CO₂ протягом тривалого навантаження, отримані дані вказують на відносно зниження ацидотичного стимулу дихання в кінці навантаження на фоні втоми. Є підстави думати, що модифікація реактивності системи дихання на навантаження, в тому числі і на CO₂-H⁺-стимул, значною мірою визначала зміни, що пов'язані з розвитком втоми. Протягом тривалого навантаження субмаксимальної інтенсивності безперервного або повторного типу вентиляторна реакція і її стимули певним чином перетворювалися. В кінці такого навантаження на фоні розвитку втоми мало місце відносно зниження вентиляції легень і такі зрушення газового складу крові, її кислотно-основного стану, які характерні для відносної гіповентиляції легень.

2. В процесі тривалого напруженого фізичного навантаження під впливом розвитку втоми знижувався внесок “нейрогенного” компоненту в дихальній реакції та підвищення відносної ролі гуморальних стимулів дихання. Оптимізація

“нейрогенних” стимулів в процесі спортивного тренування в значній мірі визначало адекватність структури вентиляторної відповіді і її динаміку в процесі тривалого напруженого навантаження. При довготривалій адаптації організму до напруженої м’язової діяльності збільшувалася питома вага “нейрогенних” стимулів в дихальній реакції, що і забезпечувало її більшу стійкість до наростаючого ацидозу при виконанні фізичної роботи.

3. При збільшенні інтенсивності навантаження та розвитку втоми відзначалося зниження чутливості дихальної реакції до гіпоксії і гіперкапнії. Зміни реакції на гіперкапнію в процесі фізичного навантаження пов’язані з динамікою ацидемічних зрушень. Підвищення чутливості вентиляторної реакції на $\text{CO}_2\text{-H}^+$ -стимул ($\Delta V_E/\Delta P_A\text{CO}_2$) на фоні ацидемії спостерігали при невеликому ступені ацидемії, а також в початковій частині навантаження або при порівняно невеликій загальній тривалості навантаження. Більша чутливість на $\text{CO}_2\text{-H}^+$ -стимул на фоні втоми сприяла підвищенню рівня дихальної компенсації метаболічного ацидозу та фізичної працездатності. При значній вираженості ацидемії і в кінці навантаження чутливість вентиляторної реакції на $\text{CO}_2\text{-H}^+$ -стимул істотно знижувалася.

4. При виконанні напруженого фізичного навантаження основними змінами при розвитку втоми є зниження пікових величин реакції, а також швидкості їх розгортання. Можна думати, що в зв’язку з цим характер тренувальних впливів у початковій частині тренувального заняття і в кінці його розрізнялися. Особливо це виражено при повторному виконанні навантажень субмаксимальної інтенсивності. В цьому випадку найбільш високий ефект спеціально спрямованих засобів тренування такого роду зберігався до тих пір, поки підтримувалися високі рівні (піки) і швидкість розгортання вентиляторної реакції, а також реакції по $\dot{V}\text{O}_2$ і $\dot{V}\text{CO}_2$. Все це вказує на необхідність враховувати характер таких змін реактивності системи дихання в процесі тренувального заняття і застосування спеціальних засобів для її корекції.

Література

1. Мищенко В. С. Изменение чувствительности системы дыхания человека на гиперкапнический и гипоксический раздражители при воздействии физических нагрузок различной интенсивности / В. С. Мищенко, Е. Н. Лысенко, Д. Е. Сиверский // Физиологический журнал им. И. М. Сеченова. – 1994. – № 7. – С. 23-28.
2. Балыкин М. В. Влияние гипоксической тренировки на физическую работоспособность и функциональные резервы организма спортсменов / М. В. Балыкин, Е. Д. Пупырева, Ю. М. Балыкин // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2011. – № 21. – С. 7-16.
3. Борисенко Н. С. Реакции дыхательной системы человека на нормобарическую гипоксическую гипоксию / [Н. С. Борисенко, А. С. Головина, В. Н. Голубев] // Вестник Российской военно-медицинской академии. – 2010. – Т. 1. – С. 117-123.
4. Водяницкий С. Н. Внешнее дыхание и газообмен при прерывистой нормобарической гипоксии у спортсменов с различным типом тренировочного процесса / С. Н. Водяницкий, В. Э. Диверт, С. Г. Кривошеков // Бюллетень сибирского отделения Российской академии медицинских наук. – 2011. – Т. 31, № 3. – С. 33-39.
5. Заболотских Н. В. Изменения периферической и системной гемодинамики в ответ на транзиторную гиперкапнию и гипоксию у здоровых людей / Н. В. Заболотских // Успехи современного естествознания. – 2005. – № 2. – С. 77-78.
6. Кривошеков С. Г. Расширение функционального диапазона реакций дыхания и газообмена при повторных гипоксических воздействиях / С. Г. Кривошеков, Г. М. Диверт, В. Э. Диверт // Физиология человека. – 2005. – Т. 31, № 2. – С. 132-141.
7. Пупырева Е. Д. Влияние нормобарической гипоксии на аэробную работоспособность спортсменов / Е. Д. Пупырева, М. В. Балыкин, Р. Ш. Макаева // Вестник новых медицинских технологий. – 2009. – Т. 16, № 2. – С. 214-215.
8. Prieur F. Effect of endurance training on the $\dot{V}\text{O}_2$ -work rate relationship in normoxia and hypoxia / [F. Prieur, H. Benoit, T. Busso et al.] // Med. Sci. Sports Exerc. – 2005. – Vol. 37. – P. 664-669.

9. Ямборко П. В. Использование нормобарической гипоксии, гиперкапнии и резистивного сопротивления дыханию для расширения функциональных резервов организма / [П. В. Ямборко, И. В. Антипов, Т. Г. Макарова и др.] // *Фундаментальные исследования*. – 2004. – № 5. – С. 139-140.
10. Friedmsnn B. Effects of acute moderate hypoxia on anaerobic capacity in endurance-trained runners / [B.Friedmsnn, F.Frese, E.Menold, P.Bartsch] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2007. – Vol. 101, № 1. – P. 67-72.
11. Hawley J.A. Peak power output predicts maximal oxygen uptake and performance time in trained cyclists / J.A.Hawley, T.D.Noakes // *European Journal of Applied Physiology*. – 1992. – Vol. 65. – P. 79-83.
12. Blain G. Assessment of ventilatory thresholds during graded and maximal exercise test using time varying analysis of respiratory sinus arrhythmia / [G.Blain, O.Meste, T.Bouchard, S.Bermon.] // *Br. J. Sports. Med.* – 2005. – Vol. 39 (7). – P. 448-452.
13. Buchheit M. Cardiac parasympathetic regulation: respective associations with cardiorespiratory fitness and training load / M. Buchheit, C. Gindre // *Am. J. Physiol. Heart. Circ. Physiol.* – 2006. – Vol. 291. – P.451-459.
14. Ferreira-Junior A. J. Transition Points of Heart Rate during a Progressive Maximal Intermittent Field Test in Young Soccer Players / [A. J. Ferreira-Junior, G. G. Zanetti, P. G. Couto et al.] // *Journal of Exercise Physiology online*. – 2012. – Vol. 15 (3). – P. 81-88.
15. Roper J. A. Oxygen consumption, oxygen cost, heart rate, and perceived effort during split-belt treadmill walking in young healthy adults / [J. A. Roper, E. L. Stegemöller, M. D. Tillman, C. J. Hass.] // *European Journal of Applied Physiology*. – August 2012.
16. Черкес Л. И. Факторы, определяющие функциональное состояние регуляторных систем организма у спортсменов после пребывания в условиях среднегорья / Л. И. Черкес, В. Н. Ильин // *Фізіологічний журнал*. – 2012. – Т.58, № 3. – С.30 – 34.
17. Chapman R. F. Extent of expiratory flow limitation influences the increase in maximal exercise ventilation in hypoxia / R. F. Chapman, M. Emery, J. M. Stager // *Respiration Physiology*. – 1998. – Vol. 113, Issue 1. – P. 65-74.
18. Wilhite D. P. Increases in VO_{2max} with “live high–train low” altitude training: role of ventilatory acclimatization / [D. P. Wilhite, T. D. Mickleborough, A. S. Laymon, R. F. Chapman.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2013. – Vol. 113, № 2. – P. 419-426.
19. Lysenko Olena. Cardiorespiratory response evenness and manifestations of energy potential for elite athletes / Olena Lysenko // *Research Yearbook. Studies in Physical Education and Sport*. – 2007, Vol. 13. – №2. – P.235-238.
20. Лысенко Е. Н. Проявление устойчивости реакций кардиореспираторной системы у квалифицированных спортсменов в условиях достижения максимального уровня потребления O_2 / Е. Н. Лысенко // *Спортивная медицина*. – 2008, №1. – С.42-47.
21. Bearden S. E. The slow component of VO_2 kinetics in very heavy and fatiguing square-wave exercise / [S. E. Bearden, P. C. Henning, T. A. Bearden, R. J. Moffatt.] // *European Journal of Applied Physiology*. Publisher: Springer-Verlag Heidelberg. – 2004. – Vol. 91, № 5-6. – P. 586 – 594.
22. Cunha F. A. How long does it take to achieve steady state for an accurate assessment of resting VO_2 in healthy men? / [F. A. Cunha, A. W. Midgley, W. Monteiro et al.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2012. – Декабрь
23. Grassi B. Slow VO_2 kinetics during moderate-intensity exercise as markers of lower metabolic stability and lower exercise tolerance / [B. Grassi, S. Porcelli, D. Salvadego, J. A. Zoladz.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2011. – Vol. 111, № 3. – P. 345-355.
24. Katayama K. Effect of intermittent hypoxia on oxygen uptake during submaximal exercise in endurance athletes / [K. Katayama, K. Sato, H. Matsuo et al.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2004. – Vol.92. – P. 75-83.
25. Smekal G. Blood lactate concentration at the maximal lactate steady state is not dependent on endurance capacity in healthy recreationally trained individuals / [G. Smekal, S. P. von Duvillard, R. Pokan et al.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2012. – Vol. 112, № 8. – P. 3079-3086.
26. Медико-біологічне забезпечення підготовки спортсменів збірних команд України з олімпійських видів спорту / О. А. Шинкарук, О. М. Лисенко, Л. М. Гуніна [та ін.]; за заг. ред. О. А. Шинкарук. – К.: Олімпійська література, 2009. – 144 с.
27. Tomasz Tomiak. Fast Kinetics and Sensitivity of Cardiorespiratory Responses in Athletes of Different Sport Events / Tomasz Tomiak, Elena Lysenko, Mariusz Zasada // *Research Yearbook. Studies in Physical Education and Sport*. – 2005, Vol. 11. – P.25-29.
28. Агаджанян Н. А. Особенности адаптивных реакций кардиореспираторной системы у лиц с различным уровнем легочной вентиляции при сочетанном воздействии гипоксии и гиперкапнии / Н. А. Агаджанян, В. Г. Двоеносов // *Вестник Уральской медицинской академической науки*. – 2010. – Т. 32, № 4. – С. 17-21.

29. Виноградов В. Е. Изменение физиологической реактивности кардиореспираторной системы на сдвиги дыхательного гомеостаза при применении комплекса средств предварительной стимуляции работоспособности / В. Е. Виноградов, Е. Н. Лысенко // Спортивная медицина. – 2005, №1. – С.35-41.
30. Лысенко Е. Н. Применение внутренировочных средств мобилизационного типа для повышения специальной работоспособности спортсменов высокого класса в условиях соревнований / Е. Н. Лысенко, В. Е. Виноградов, Л. Н. Сологуб // Физическое воспитание студентов творческих специальностей. – 2011. – №6. – С. 3-11.

References

1. Mishchenko, V. S., Lysenko, O. M., Siversky, D. Ye. (1994). Changes in the sensitivity of the human respiratory system to hypercapnic and hypoxic stimuli when exposed to physical exertion of varying intensity. *Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova (Physiological Journal named after IM Sechenov)*, 7, 23-28 (in Rus.).
2. Balykin, M. V., Pupyreva, E. D., Balykin, Yu. M. (2011). The influence of hypoxic training on physical performance and functional reserves of the body of athletes. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya (Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology)*, 21, 7-16. (in Rus.).
3. Borisenko, N. S., Golovina, A. S., Golubev, V. N. (2010). Reactions of the human respiratory system to normobaric hypoxic hypoxia. *Vestnik Rossiyskoy voenno-meditsinskoy akademii (Bulletin of the Russian Military Medical Academy)*, 1, 117-123. (in Rus.).
4. Vodyanitsky, S. N., Divert, V. E., Krivoshchekov, S. G. (2011). External respiration and gas exchange with intermittent normobaric hypoxia in athletes with different types of training process. *Byulleten sibirskogo otdeleniya Roissiykoy akademii meditsinskih nauk (Bulletin of the Siberian Branch of the Roysiyskoy Academy of Medical Sciences)*, 31 (3), 33-39. (in Rus.).
5. Zabolotskikh, N. V. (2005). Peripheral and systemic hemodynamic changes in response to transient hypercapnia and hypoxia in healthy people. *Uspehi sovremennogo estestvoznaniya (Successes of modern science)*, 2, 77-78. (in Rus.).
6. Krivoshchekov, S. G., Divert, G. M., Divert, V. E. (2005). Expansion of the functional range of reactions of respiration and gas exchange with repeated hypoxic effects. *Fiziologiya cheloveka (Human physiology)*, 31 (2), 132-141. (in Rus.).
7. Pupyreva, E. D., Balykin, M. V., Makaeva, R. Sh. (2009). Influence of normobaric hypoxia on the aerobic performance of athletes. *Vestnik novyih meditsinskih tehnologiy (Bulletin of new medical technologies)*, 16 (2), 214-215. (in Rus.).
8. Prieur, F., Benoit, H., Busso, T. (2005). Effect of endurance training on the VO₂-work rate relationship in normoxia and hypoxia. *(Med. Sci. Sports Exerc)*, 37, 664-669.
9. Yamborko, P. V. (2004). The use of normobaric hypoxia, hypercapnia and resistive resistance to respiration to expand the functional reserves of the body. *Fundamentalnyie issledovaniya (Basic research)*, 5, 139-140. (in Rus.)
10. Friedmsnn, B., Frese, F., Menold, E., Bartsch, P. (2007). Effects of acute moderate hypoxia on anaerobic capacity in endurance-trained runners. *(European Journal of Applied Physiology)*, 101 (1), 67-72.
11. Hawley, J. A., Noakes, T. D. (1992). Peak power output predicts maximal oxygen uptake and performance time in trained cyclists. *(European Journal of Applied Physiology)*, 65, 79-83.
12. Blain, G., Meste, O., Bouchard, T., Bermon, S. (2005). Assessment of ventilatory thresholds during graded and maximal exercise test using time varying analysis of respiratory sinus arrhythmia. *Br. J. Sports. Med.*, 39 (7), 448-452.
13. Buchheit, M., Gindre, C. (2006). Cardiac parasympathetic regulation: respective associations with cardiorespiratory fitness and training load. *Am. J. Physiol. Heart. Circ. Physiol.*, 291, 451-459.
14. Ferreira-Junior, A. J., Zanetti, G. G., Couto, P. G. (2012). Transition Points of Heart Rate during a Progressive Maximal Intermittent Field Test in Young Soccer Players. *Journal of Exercise Physiology online*, 15 (3), 81-88.
15. Roper, J. A., Stegemöller, E. L., Tillman, M. D., Hass, C. J. (2012) Oxygen consumption, oxygen cost, heart rate, and perceived effort during split-belt treadmill walking in young healthy adults. *European Journal of Applied Physiology*, August.
16. Cherkes, L. I., Ilyin, V. N. (2012). Factors determining the functional state of the body's regulatory systems in athletes after staying in the midlands. *Fiziologichnyj zhurnal (Physical journal)*, 58 (3), 30 - 34. (in Rus.)
17. Chapman, R. F., Emery, M., Stager, J. M. (1998). Extent of expiratory flow limitation influences the increase in maximal exercise ventilation in hypoxia. *Respiration Physiology*, 113 (1), 65-74.

18. Wilhite, D. P., Mickleborough, T. D., Laymon, A. S., Chapman, R. F. (2013). Increases in VO_{2max} with "live high-train low" altitude training: role of ventilatory acclimatization. *European Journal of Applied Physiology*, 113 (2), 419-426.
19. Lysenko, Olena (2007). Cardiorespiratory responseveness and manifestations of energy potential for elite athletes. *Research Yearbook. Studies in Physical Education and Sport*, 13 (2), 235-238.
20. Lysenko, O. M. (2008). The manifestation of the stability of the reactions of the cardiorespiratory system in qualified athletes in conditions of achieving the maximum level of consumption of O_2 . *Sportivnaya meditsina (Sport Medicine)*, 1, 42-47. (in Rus.)
21. Bearden, S. E., Henning, P. C., Bearden, T. A., Moffatt, R. J. (2004). The slow component of VO_2 kinetics in very heavy and fatiguing square-wave exercise. *European Journal of Applied Physiology*. Publisher: Springer-Verlag Heidelberg, 91 (5-6), 586 – 594.
22. Cunha, F. A., Midgley, A. W., Monteiro, W. (2012). How long does it take to achieve steady state for an accurate assessment of resting VO_2 in healthy men? *European Journal of Applied Physiology*, 12
23. Grassi, B., Porcelli, S., Salvadego, D., Zoladz, J. A. (2011). Slow VO_2 kinetics during moderate-intensity exercise as markers of lower metabolic stability and lower exercise tolerance. *European Journal of Applied Physiology*, 111 (3), 345-355.
24. Katayama, K., Sato, K., Matsuo, H. (2004). Effect of intermittent hypoxia on oxygen uptake during submaximal exercise in endurance athletes. *European Journal of Applied Physiology*, 92, 75-83.
25. Smekal, G., Duvillard, S. P.von, Pokan, R. (2012). Blood lactate concentration at the maximal lactate steady state is not dependent on endurance capacity in healthy recreationally trained individuals. *European Journal of Applied Physiology*, 112 (8), 3079-3086.
26. Shinkaruk, O. A., Lysenko, O. M., Gunina, L. M. (2009). *Medico-biological support for the training of athletes of national teams of Ukraine from Olympic sports*. Per community Ed. O.A. Shinkaruk – K.: Olympic literature, 2009. – 144 p. (in Ukr.)
27. Tomiak, Tomasz, Lysenko, Olena, Zasada, Mariusz (2005). Fast Kinetics and Sensitivity of Cardiorespiratory Responses in Athletes of Different Sport Events. *Research Yearbook. Studies in Physical Education and Sport*, 11, 25-29.
28. Aghajanyan, N.A., Dvoenosov, V.G. (2010). Features of adaptive reactions of the cardiorespiratory system in individuals with different levels of pulmonary ventilation with a combined effect of hypoxia and hypercapnia. *Vestnik Ural'skoy meditsinskoy akademicheskoy nauki (Bulletin of the Ural Medical Academic Science)*, 32 (4), 17-21. (in Rus.)
29. Vinogradov, V.E., Lysenko, O.M. (2005). Changes in the physiological reactivity of the cardiorespiratory system to respiratory homeostasis shifts with the use of a complex of means of preliminary stimulation of working capacity. *Sportivnaya meditsina (Sport Medicine)*, 1, 35-41. (in Rus.)
30. Lysenko, O., Vinogradov, V., Sologub, L. (2011). The use of mobilization-type extra-training means to increase the special performance of high-class athletes in a competition. *Fizicheskoe vospitanie studentov tvorcheskikh spetsialnostey (Physical education of students of creative specialties)*, 6, 3-11. (in Rus.)

Summary. Mishchenko V. S, Lysenko O. M. Change of reactivity of the respiratory system under the influence of fatigue in the process of prolonged stressful physical activity

Introduction. A change in the complexity of respiratory reactivity in the process of intense athletic training is a reflection of the integration of external and internal factors, one of the important mechanisms for optimizing the respiratory response.

Purpose. In order to deepen understanding of the role of regulatory factors in increasing the limits of efficiency, it became necessary to analyze changes in the reactivity of the respiratory system in the process of tense muscle load, performed "up to failure".

Methods. When performing a long (about 1 hour) load "to failure" with a relative intensity of 65% of VO_{2max} , the dynamics of V_E , Q and gas exchange, as well as changes in the level and speed of the respiratory response to short-term effects during the performance of long physical work were investigated: 1) step increase the work capacity by 17% from the 40th minute of work, by 33% from the 50th minute of work; 2) temporary (within 30 s) rectangular increase of work capacity by 33% after every 5 minutes of physical work; 3) periodically repeated short-term hypoxic and hypercapnic stimuli using the "reverse" breathing method.

Results. Despite the individual peculiarities of changing the sensitivity of the ventilatory reaction to CO_2 during prolonged loading, the obtained data indicate a relative decrease in the acidophilic respiration stimulus at the end of the load on the background of fatigue. There is reason to believe that the modification of the reactivity of the respiratory system to the load, including the CO_2 - H^+ -stimulus, largely determined the changes associated with the development of fatigue. During a

long load of submaximal intensity of continuous or repeated type of fan reaction and its stimuli in a certain way turned. At the end of such a load on the background of fatigue development there was a relative decrease in ventilation of the lungs and such changes in the gas composition of blood, its acid-base state, which are characteristic of relative hypoventilation of the lungs

Conclusion. *When performing intense physical activity, the main changes in the development of fatigue are the decrease in the peak values of the reaction, as well as the speed of their deployment. It is possible to think that in this regard the nature of the training effects in the initial part of the training session and at the end of it differed. In this case, the highest effect of specially directed means of training of this kind persisted as long as maintaining high levels (peaks) and the rate of deployment of the fan reaction, as well as reactions on VO_2 and VCO_2 . All this points to the need to take into account the nature of such changes in the reactivity of the respiratory system during the training session and the use of special means for its correction.*

Key words: *sport, reactivity, cardiorespiratory system, physical activity, hypercapnia, hypoxia.*

¹ **Академія фізичного виховання і спорту Гданська, Польща**

² **Національний університет фізичного виховання та спорту України**

³ **Київський університет імені Бориса Грінченка, м.Київ, Україна**

Одержано редакцією 11.09. 2018

Прийнято до публікації 25.10.2018

ЗМІНИ БІОЕЛЕКТРИЧНОЇ АКТИВНОСТІ ТРОФОТРОПНОЇ ЗОНИ ГІПОТАЛАМУСУ ЩУРІВ З ВІКОМ

У статті представлено результати досліджень змін біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу щурів з віком. Експерименти були проведені на нелінійних безпородних білих щурах-самцях різних вікових періодів, а саме: статевого дозрівання, репродуктивного та виражених старечих змін. У щурів досліджуваних груп відводили електрогіпоталамограму (ЕГтГ) від трофотропної зони. Показник відсоткових значень потужності у частотному діапазоні від 0,5 до 3,5 Гц у самців ювенільного віку проявлявся у вигляді домінуючої активності серед всієї спектральної композиції ЕГтГ, відведеної від трофотропної зони гіпоталамусу. Зареєстровано переважання високочастотних коливань ЕГтГ у самців молодого віку в зв'язку з чим спостерігали прояв десинхронізації. У самців зрілого віку спостерігали переважання низькочастотних коливань та значне домінування дельта-подібної активності в складі ЕГтГ. Динаміка нормованих спектральних потужностей (%) частотних компонентів ЕГтГ у самців передстаречого віку характеризувалась різким вірогідним підвищенням альфа-активності порівняно з щурами ювенільного віку. У статті обговорюються ймовірні причини вікових змін біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу щурів.

Ключові слова: передній відділ гіпоталамусу, електрогіпоталамограма (ЕГтГ), нормована потужність біоелектричної активності, самці щурів, вік.

Постановка проблеми. Аналіз останніх публікацій. Гіпоталамус є гетерогенною, структурно-функціонально неоднорідною системою, що пов'язано з нерівномірним та різноспрямованим розвитком вікових змін різних його ядер [1]. Гіпоталамус вважають своєрідним “годинником старіння”, оскільки його біоелектрична активність, в свою чергу, є один із показників функціонального стану організму [2, 3].

Провідна роль в регуляції великої кількості функцій організму, особливо сталості його внутрішнього середовища належить гіпоталамусу, який забезпечує складну інтеграцію функцій різних внутрішніх систем та їх пристосування до цілісної діяльності організму [4]. У зв'язку з розподілом гіпоталамусу на зони, що не характеризуються наявністю чітких меж, виділяють передню та задню його частини, які при подразненні проявляють прямо протилежні реакції на організм. Пояснюється це наявністю в передніх ядрах гіпоталамусу (трофотропній зоні) групи нервових клітин, що відповідають за регулювання функцій центрів парасимпатичного відділу вегетативної нервової системи. Натомість функціональна спрямованість ерготропної зони гіпоталамусу забезпечує протікання катаболічних процесів та пристосування організму до умов мінливого навколишнього середовища, за допомогою апарата сегментарної симпатичної вегетативної нервової системи відповідно [5].

Відведення біоелектричної активності від трофотропної зони гіпоталамусу є в більшості випадків єдиним індикатором визначення перебігу центральних нервових процесів при дослідженні функціонального стану відповідної частини мозку. Даний метод надає нам можливість простежувати динаміку показників ЕГтГ трофотропної зони гіпоталамусу щурів у кожному віковому періоді.

Натомість на даний час більшість дослідників розглядають біоелектричну активність трофотропної зони гіпоталамусу під впливом різноманітних чинників [6]: електричного струму, стресу [7, 8], вихрового імпульсного магнітного поля [9], певних хімічних речовин, хвороб тощо. Але зважаючи на це недостатньо вивченими залишаються зміни біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу щурів самців різних вікових категорій в звичайних умовах.

При цьому лабораторні тварини, які використовувались у відповідних дослідженнях в більшості випадків входять до двох вікових груп, а саме: ювенільного віку періоду статевого дозрівання та молодого віку репродуктивного періоду. Це пов'язано з тим, що тварини інших вікових категорій значно ускладнюють проведення експериментальної частини дослідження тому, що потребують досить великої кількості часу лише для досягнення ними відповідного віку. Незважаючи на це, наші досліди були проведені на щурах чотирьох вікових періодів – ювенільного, молодого, зрілого та передстаречого віку періоду виражених старечих змін.

Мета. Виявити зміни біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу самців щурів з віком.

Матеріал та методи

Утримання тварин та експерименти проводилися відповідно до положень «Європейської конвенції про захист хребетних тварин, які використовуються для експериментів та інших наукових цілей» (Страсбург, 2005), «Загальних етичних принципів експериментів на тваринах», ухвалених П'ятим національним конгресом з біоетики (Київ, 2013).

Досліди були проведені на нелінійних безпородних білих щурах-самцях. Для розподілу тварин на досліджувані групи використано вікову класифікацію лабораторних тварин Западнюка І.П. Згідно якої щури за віком були розподілені на IV групи: I група (2,5 м.) – щури ювенільного віку періоду статевого дозрівання; II група (8 м.) – щури молодого віку репродуктивного періоду; III група (14 м.) – щури зрілого віку репродуктивного періоду; IV група (21 м.) – щури передстаречого віку періоду виражених старечих змін [10].

Для щурів, які входили в досліджувані групи, перед початком проведення експериментальної частини нашої роботи був проведений карантин відповідно до всіх правил зоогієни. Самці щурів представлених вікових категорій утримувались у стандартних умовах для лабораторних тварин, а саме у світлому приміщенні з постійною температурою 20 – 25°C та вологістю 40-45%. Тварини жили за стандартних умов, по чотири щури в клітці площею 0,15 м² (0,3 × 0,5 м). Виходячи з цього, площа, яка припадала на одну тварину, складала близько 375 см². Клітки прибирались регулярно. Щотижня проводилася дезінфекція крутим окропом та 5-10% розчином їдкового луку. Раціон годування тварин складався з розрахунку добової потреби. У середньому для щурів він складає 30-32 г, з яких змішаного зернового корму – 25 г, овочів – 5-7 г. У питній воді щурів не обмежували. Таким чином, тварини відповідних досліджуваних груп перебували за стандартних умов утримання, які відображались у достатній кількості температури, освітленості та вологості в приміщенні віварію, а також у звичайному харчовому раціоні та необмеженості у питній воді.

У щурів досліджуваних груп відводили електрогіпоталамограму (ЕГтГ) від трофотропної зони. Реєстрацію біоелектричної активності відповідної зони гіпоталамусу здійснювали в умовах гострого експерименту на поліграфі ПБЧ-01 за допомогою стандартного електрофізіологічного устаткування з 16-розрядним аналого-цифровим перетворювачем з частотою квантування – 512 Гц (Інститут фізіології ім. О.О. Богомольця, м. Київ). Хірургічна підготовка до відведення ЕГтГ виконувалась після внутрішньочеревного введення наркозу: тіопентал натрію (50 мг/кг) та 2-(орто-хлорфеніл)-2(метиламіно)-циклогексанону гідрохлорид, або кетаміну гідрохлорид (20 мг/кг). Тварину закріплювали в стереотаксичному приладі та провели трепанацію черепа, місця фіксації інфільтрували місцевим анестетиком. При появі першої рухової активності в неокортекс вводили голчастий уніполярний електрод (ніхром, діаметр 100 мкм) з лаковою ізоляцією окрім кінчика, який за допомогою маніпулятора занурювали

в досліджувану зону гіпоталамусу. Відведення біопотенціалів структур здійснювали згідно координатам атласу (G. Paxinos, Ch. Watson, 2005). Координати ерготропної зони гіпоталамусу (anterior hypothalamic area – АНА): bregma (В)=-1,4; латеральна вісь (L)=0,08; інтєрауральна вісь (I)=0,9 [11]. Індиферентний електрод закріплювали на вушній раковині тварини. У всіх записах біоелектричної активності тривалість епохи аналізу становила 60 с з кроком дискретизації частоти df , що дорівнював 0,1 Гц.

Для видалення крайових ефектів використовували вікно Хеммінга. Оцінювали спектральну потужність біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу в частотному діапазоні від 0,5 до 30 Гц. Визначали спектральну композицію ЕГтГ, а саме відсоток потужності хвиль певного діапазону щодо загальної потужності всіх коливань у запису. Відповідно до рекомендацій Міжнародної федерації суспільства електроенцефалографії та клінічної нейрофізіології, ми застосовували класифікацію коливань ЕГтГ за частотними діапазонами: дельта (δ) хвилі – 0,5-3,5 Гц, тета (θ) хвилі – 4-7 Гц, альфа (α) хвилі – 8-13 Гц, бета (β) хвилі – 14-30 Гц (очевидно, що при аналізі ЕГтГ коливання альфа- та бета-діапазонів коректніше іменувати альфа- та бета подібною активністю). По закінченню кожного експерименту проводилась декапітація тварин.

Подальша обробка зареєстрованих електрогіпоталамограм здійснювалась за допомогою програми “Experiment” (Інститут фізіології ім. О.О. Богомольця, м. Київ) та пакета прикладних програм у складі «MathCAD15.0». Статистичну обробку результатів, отриманих під час проведення експериментальної частини досліджень на щурах-самках різних вікових категорій, проводили за допомогою програми Origin 6.0 Professional методом парних порівнянь. Розраховували середнє значення та помилку середнього. Достовірність визначали за t-критерієм Стьюдента ($p < 0,05$).

Результати та обговорення

Дослідження змін біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу здійснювалось на щурах чотирьох послідовних етапів їхнього онтогенезу. Відповідно в експерименті були представлені самці ювенільного віку періоду статевого дозрівання, молодого віку репродуктивного періоду, зрілого віку репродуктивного періоду та передстаречого віку періоду виражених старечих змін. Динаміка нормованих спектральних потужностей (%) частотних компонентів ЕГтГ, відведеної від трофотропної зони гіпоталамусу протягом терміну нашого дослідження характеризувалась істотним варіюванням (рис. 1).

Нормована спектральна потужність дельта-подібної активності у трофотропній зоні гіпоталамусу щурів ювенільного віку складала в середньому $56,98 \pm 1,43$ %. Відповідний показник відсоткових значень потужності у частотному діапазоні від 0,5 до 3,5 Гц у самців даної вікової категорії проявлявся у вигляді домінуючої активності серед всієї спектральної композиції ЕГтГ, відведеної від трофотропної зони гіпоталамусу. Натомість на подальших етапах експерименту динаміка спектральної потужності дельта-коливань у трофотропній зоні щурів різних вікових груп помітно відрізнялася. Самці щурів молодого віку репродуктивного періоду характеризувались істотним вірогідним зниженням в 3,8 рази прояву дельта-подібної активності при порівнянні з самцями ювенільного віку. Натомість у самців зрілого віку репродуктивного періоду спостерігали різке вірогідне підвищення в 3 рази відсоткового показника дельта-подібної активності у порівнянні з самцями молодого віку. Спектральна потужність дельта-коливань у трофотропній зоні гіпоталамусу самців наступної вікової групи, а саме щурів передстаречого віку періоду виражених старечих змін не відрізнялася значним підвищенням чи зниженням відповідних показників. Слід зазначити, що потужність дельта-подібного ритму у самців передстаречого віку по відношенню до прояву даного частотного компонента ЕГтГ у самців зрілого віку характеризувалась стабільністю своїх показників, хоча й була при

цьому дещо меншою. Значення дельта-подібної активності у трофотропній зоні гіпоталамусу самців щурів двох останніх вікових категорій були практично однаковими.

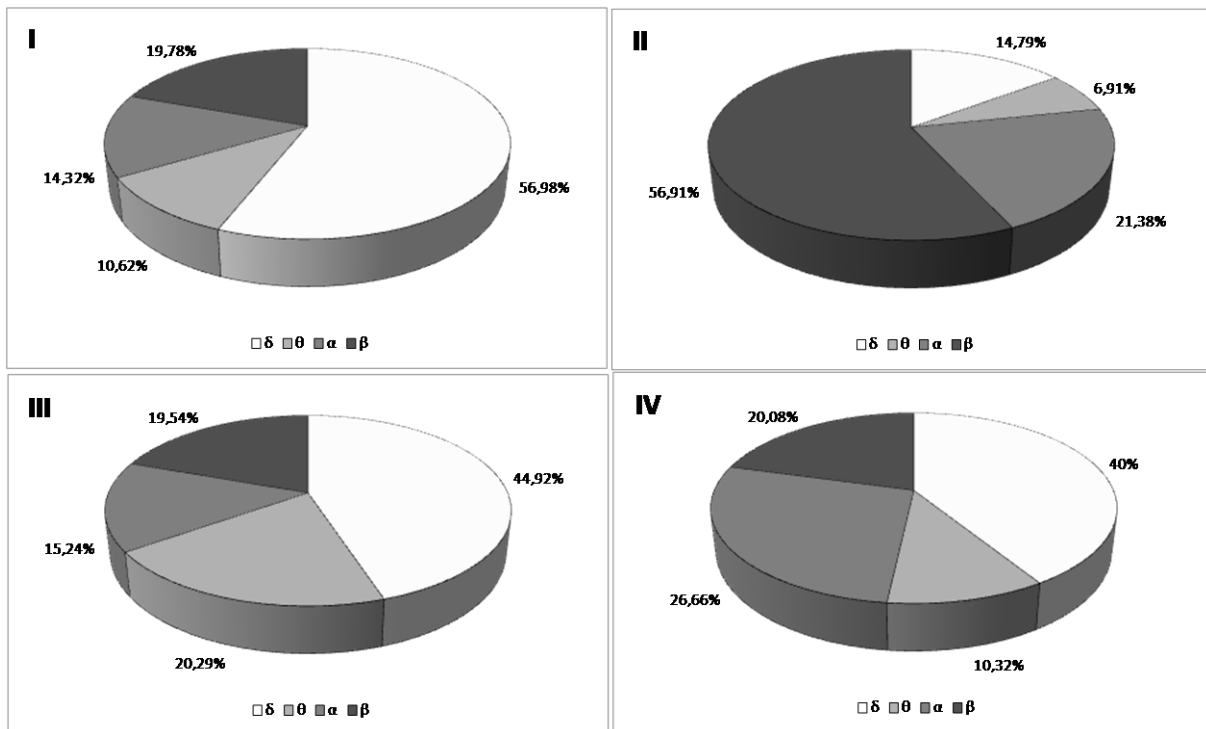


Рис. 1. Динаміка нормованих спектральних потужностей (%) частотних компонентів ЕГГ, відведеної від трофотропної зони гіпоталамусу самців щурів ювенільного віку періоду статевого дозрівання (I), молодого віку репродуктивного періоду (II), зрілого віку репродуктивного періоду (III), передстаречого віку періоду виражених старечих змін (IV)

Таким чином, аналізуючи отримані результати спектральної потужності дельта-подібної активності відповідної зони гіпоталамусу самців різних вікових груп за фізіологічних умов, можемо говорити про те, що його максимальний відсоток припадає на самців ювенільного віку. У подальшому з віком відбувається різке падіння даного показника, що відображається на самцях щурів молодого віку. Згодом у самців зрілого віку відбувається стрімке відсоткове збільшення спектральної потужності хвиль дельта-діапазону, показники якого залишаються практично незмінними й на наступному віковому етапі онтогенезу самців щурів.

Розглядаючи відсоткову частку тета-коливачь серед всієї спектральної композиції ЕГГ, слід розуміти, що даний показник є відображенням ознак напруги чи стресового навантаження. У зв'язку з підвищеною чутливістю до такого роду впливів на організм та виявлення їх за допомогою зміни показників спектральної потужності у частотному діапазоні від 4 до 7 Гц іншою назвою тета-подібної активності є стрес-ритм. Даний показник у трофотропній зоні гіпоталамусу самців щурів ювенільного віку дорівнював у середньому $10,62 \pm 0,57$ %. Характеризуючи динаміку відсоткових значень потужності тета-подібної активності відповідної зони гіпоталамусу у самців молодого віку спостерігали тенденцію до його зниження у порівнянні з самцями ювенільного віку. Самці зрілого віку репродуктивного періоду мали найвищі значення прояву відповідного частотного компонента ЕГГ у трофотропній зоні гіпоталамусу. Слід відзначити, що відсоткові значення нормованої спектральної потужності дельта-хвиль ЕГГ у згаданій зоні самців

зрілого віку були вірогідно вищими у 2 рази порівнюючи з самцями представленої нами першої вікової групи. Натомість після досить високих показників тета-подібної активності, які проявилися у самців зрілого віку, ми спостерігали тенденцію зниження (до $10,32 \pm 1,52$ %) відсотку стрес-ритму в трофотропній зоні гіпоталамусу в самців передстаречого віку. Отже, мінімальні показники відсоткових значень у частотному діапазоні від 4 до 7 Гц у трофотропній зоні гіпоталамусу припали на самців молодого віку. Натомість максимальне значення відсотку в тета-діапазоні відповідної зони гіпоталамусу було зареєстроване у самців зрілого віку. Даний яскраво виражений сплеск тета-подібного ритму був притаманний лише самцям зрілого віку та ситуація істотно змінилася вже у наступній віковій групі щурів. Саме показники спектральної потужності тета-подібної активності самців передстаречого віку значно відрізнялися від відповідних показників у самців зрілого віку, але у той час були майже тотожними з проявами відсотку стрес-ритму в спектральній композиції ЕГГ трофотропної зони гіпоталамусу самців наймолодшої вікової групи.

Аналізуючи динаміку вікових змін одного із високочастотних компонентів ЕГГ, а саме активності альфа-діапазону слід відзначити, що найнижчі значення у вигляді $14,32 \pm 0,86$ % були характерні для самців ювенільного віку. З віком простежували тенденцію до підвищення показника спектральної потужності альфа-подібної активності у трофотропній зоні гіпоталамусу, що відображалось у самців молодого віку. У самців зрілого віку репродуктивного періоду простежували тенденцію до зниження активності у відповідному діапазоні порівнюючи з самцями попередньої вікової категорії. Натомість найбільша відсоткова частка потужностей коливань альфа-діапазону серед всієї спектральної композиції ЕГГ трофотропної зони гіпоталамусу з-поміж самців різних вікових груп належить самцям передстаречого віку. Таким чином показники потужності альфа-подібної активності самців представленої нами останньої вікової групи вірогідно вищі у 1,9 рази при порівнянні з самцями ювенільного віку. Виходячи з вищезазначеного, з віком динаміка спектральної потужності хвиль альфа-діапазону в трофотропній зоні гіпоталамусу самців ювенільного, молодого та зрілого віку характеризувалась відсутністю вірогідних змін. Незважаючи на це, спостерігали чергування двох протилежних напрямів зміни показників альфа-подібної активності в трофотропній зоні самців з віком. Що проявлялось у поступовому підвищенні, яке у наступній віковій групі змінювалось на зниження, а після знову спостерігали збільшення відповідного досліджуваного показника на кожному віковому етапі самців, окрім щурів передстаречого віку. Значення відсоткової місткості альфа-подібної активності серед решти компонентів спектральної композиції ЕГГ даної зони гіпоталамусу у самців ювенільного та передстаречого віку, які входять до крайових представлених нами вікових груп мають й відповідні показники, що являють собою ніби два різних протилежних полюси.

Характеризуючи динаміку відсоткових значень потужностей в межах бета-діапазону в трофотропній зоні гіпоталамусу щурів різних вікових груп, спостерігали вірогідні зміни. Які відображаються на показниках біоелектричної бета-подібної активності відповідної зони гіпоталамусу в самців молодого віку репродуктивного періоду. Оскільки саме у самців представленої нами другої вікової групи були зареєстровані максимальні відсоткові значення потужності у частотному діапазоні від 14 до 30 Гц ($56,91 \pm 1,83$ %), що вірогідно вище в 2,9 рази у порівнянні з самцями ювенільного та зрілого віку. Слід відзначити також майже подібний прояв динаміки нормованої спектральної потужності даного частотного компоненту ЕГГ, відведеного від трофотропної зони гіпоталамусу в самців наймолодшої вікової групи та самці зрілого віку. Натомість показники відсоткової частки бета-подібної активності у спектральній композиції ЕГГ самців передстаречого віку відзначалися тенденцією до їх підвищення у порівнянні з самцями як ювенільного, так і зрілого віку. Аналізуючи особливості вікової динаміки спектральної потужності коливань бета-діапазону в трофотропній зоні гіпоталамусу самців

різних вікових категорій простежували певною мірою схожість з альфа-подібною біоелектричною активністю. Виходячи з цього, бачимо на рисунку 1, що вірогідне зростання показників припадає на самців молодого віку, згодом спостерігаємо майже схожі значення у самців ювенільного віку з самцями зрілого віку (показники яких є найменшими порівнюючи з самцями інших вікових груп) з незначними відмінностями; після чого відбувається тенденція до підвищення показників у самців передстаречого віку. Таким чином можемо говорити про певну подібність вікової динаміки нормованих спектральних потужностей високочастотних компонентів ЕГтГ, відведеної від трофотропної зони гіпоталамусу щурів різних представлених нами вікових груп.

Гіпоталамус – це інтеграційний центр вегетативних, соматичних та ендокринних функцій, що відповідає за реалізацію складних гомеостатичних реакцій, а також є важливою складовою ієрархічно організованої системи відділів головного мозку, які регулюють вісцеральні системи організму [12]. Розподіл гіпоталамусу на зони пов'язаний з їх функціонально-біологічними характеристиками, за яких ерготропна зона є регуляторним центром симпатичної нервової системи, а трофотропна зона регулює функції парасимпатичної нервової системи [13]. Функціонування ерготропної зони гіпоталамусу проявляється у вегетативно-метаболічному забезпеченні різноманітних форм адаптації [14]. Натомість на підтримання динамічної сталості внутрішнього середовища організму направлені функції трофотропної зони гіпоталамусу. Опираючись на отримані дані можемо зробити висновки, що у самців ювенільного віку найбільший відсоток серед інших представлених частотних компонентів ЕГтГ становили показники спектральної потужності хвиль дельта-діапазону в трофотропній зоні гіпоталамусу. У самців наймолодшої вікової групи спостерігали переважання повільнохвильових синхронізуючих процесів у вигляді переважання низькочастотної високоамплітудної біоелектричної активності в трофотропній зоні гіпоталамусу. Натомість зі зміною вікового періоду спостерігали також й значні зрушення в динаміці нормованих спектральних потужностей частотних компонентів ЕГтГ у відповідній зоні гіпоталамусу. У самців молодого віку превалювала функціональна активація десинхронізуючого впливу на біоелектричну активність у даній зоні гіпоталамусу в зв'язку з переважанням варіації спектральної потужності високочастотних складових ЕГтГ. Таким чином, десинхронізація, яка проявляється високочастотною, низькоамплітудною та непостійною по частоті електричною активністю, під час нашого експерименту спостерігалась саме у самців даної вікової групи та характеризувалась істотним збільшенням показників спектральної потужності хвиль бета-діапазону трофотропної зони гіпоталамусу. Ймовірно це пов'язано зі специфікою гормонально-медіаторних процесів, з продовженням формування відділів головного мозку та особливостями відповідного біологічно універсального етапу життєвого циклу – молодістю. Збільшення з віком спектральної потужності альфа-активності є відображенням морфологічного дозрівання головного мозку, яке продовжується протягом всього онтогенезу. З огляду на отримані результати нашого дослідження, де найбільший відсоток альфа-активності припадає саме на щурів передстаречого віку, можливо це є свідченням певного пікового етапу в дозріванні головного мозку. Однак вже у самців зрілого віку знову спостерігали переважання низькочастотних коливань та значне домінування дельта-подібної активності в складі ЕГтГ, відведеної від трофотропної зони гіпоталамусу, що є свідченням функціонування потужних синхронізуючих механізмів. Деякі автори вважають, що істотне домінування дельта-активності в складі ЕГтГ має забезпечуватися потужною синхронізацією [15], що ми й спостерігали у самців зрілого віку. В свою чергу, синхронізація домінуючого ритму може розглядатися як показник адаптованості. Така динаміка біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу самців щурів може бути пов'язана зі зміною інтенсивності синаптичної передачі в специфічних нейротрансмітерних системах, що звичайно вплинуло на швидкість та кількість вивільнених

нейромедіаторів [16]. Ми припускаємо, що представлені результати дослідження модуляції біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу самців щурів з віком є відображенням адаптаційно-компенсаторних змін центральної нейротрансмісії в цілому [17]. Незважаючи на досить кардинальні зміни щодо переважання тої чи іншої складової ЕГтГ у трофотропній зоні гіпоталамусу в попередніх вікових групах щурів, у самців передстаречого віку варіація розподілу спектральних потужностей характеризується майже рівноцінним розподілом між зазначеними складовими ЕГтГ.

Висновки

Встановлено переважання високочастотних коливань серед всієї спектральної композиції ЕГтГ у самців молодого віку в зв'язку з чим спостерігали десинхронізацію. Кількість хвиль в бета-діапазоні у самців молодого віку становили найвищі показники ($56,91 \pm 1,83\%$) порівнюючи з самцями представлених вікових категорій. Повільнохвильові синхронізуючі процеси знайшли своє відображення у біоелектричній активності щурів зрілого віку, де значення показників дельта-активності становили $44,92 \pm 1,21\%$, тета-активності – $20,29 \pm 0,76\%$. У самців передстаречого віку спостерігали різке вірогідне підвищення альфа-активності ($26,66 \pm 1,5\%$) у 1,9 рази порівняно з щурами ювенільного віку. Зареєстровані зміни біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу щурів з віком можуть бути пов'язані з адаптаційно-компенсаторною модуляцією центральної нейротрансмісії в цілому.

Література

1. Жураківська О. Я. Вікові морфологічні зміни вентромедіального ядра гіпоталамусу / О. Я. Жураківська // Молодий вчений. – 2014. – № 5 (08). – С. 154-7.
2. Безруков В. В. Гипоталамус при старении. Физиологические механизмы сарения / В. В. Безруков. – Ленинград: Наука, 1982. – С. 94-107.
3. Фролькис В. В. Старение. Нейрогуморальные механизмы / В. В. Фролькис. – К.: Наукова думка, 1981. – 321 с.
4. Handbook of the Biology of Aging. 8-th edition / N. Musi, P. Hornsby. – New York: Academic Press, 2015. – 576 p.
5. Заєць Н. С. Адаптаційні реакції нейросинаптичної активності ерготропної зони гіпоталамусу щурів за умов лужного раціону / Н. С. Заєць, В. П. Ляшенко, Д. О. Бурцева, С. М. Лукашов, О. З. Мельнікова // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В. І. Вернадського. Серія "Біологія, хімія". – 2014. – № 27. – С. 46-55.
6. Yoo S. Regulation and function of neurogenesis in the adult mammalian hypothalamus / S. Yoo, S. Blackshaw // Progress in Neurobiology. – 2018. – № 54 (2). – 71-88 p. doi: 10.1016/j.pneurobio.2018.04.001.
7. Ляшенко В. П. Динаміка характеристик електричної активності трофо- та ерготропної зони гіпоталамусу щурів у перебігу довготривалого емоційного стресу / В. П. Ляшенко, О. З. Мельнікова, А. В. Горковенко, С. М. Лукашов, Т. Г. Чаус // Нейрофізіологія. – 2007. – № 39. – С. 69-80.
8. Чаус Т. Г. Загальна характеристика електричної активності гіпоталамусу щурів за умов стресу та пригнічення катехолергічної нейропередачі резерпіном / Т. Г. Чаус, В. П. Ляшенко, Я. О. Ткаченко // Природничий альманах. – 2015. – № 41. – С. 167-181.
9. Задорожна Г. О. Вплив вихрового імпульсного магнітного поля правого та лівого обертання на біоелектричну активність передньої та задньої зон гіпоталамусу за умов моделювання стресу / Г. О. Задорожна, В. П. Ляшенко // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – № 16. – С. 93-98.
10. Лабораторные животные: разведение, содержание, использование в эксперименте / И. П. Западнюк, Е. А. Западнюк, Е. А. Захария и др. – К.: Вища школа, 1983. – 383 с.
11. The rat brain in stereotaxic coordinates. 5-th edition / G. Paxinos, C. Watson. – New York: Academic Press, 2005. – 367 p.
12. Kinawy A. A. Inhalation of air polluted with gasoline vapours alters the levels of amino acid neurotransmitters in the cerebral cortex, hippocampus, and hypothalamus of the rat / A. A. Kinawy, A. R. Ezzat, B. R. Al-Suwaigh // Exp Toxicol Pathol. – 2014. – № 66 (5-6). – P. 219-224. doi: 10.1016/j.etp.2014.02.001.
13. Falconi-Sobrinho L. L. Decrease in NMDA receptor-signalling activity in the anterior cingulate cortex diminishes defensive behaviour and unconditioned fear-induced antinociception elicited by GABAergic

- tonic inhibition impairment in the posterior hypothalamus / L.L. Falconi-Sobrinho, T. D. Anjos-Garcia, R. de Oliveira, N. C. Coimbra // *Eur Neuropsychopharmacol.* – 2017. – № 27 (11). – С. 1120-1131.
14. Sharma R. K. Role of posterior hypothalamus in hypobaric hypoxia induced pulmonary edema / R. K. Sharma, R.C. Choudhary, M.K. Reddy, A. Ray, K. Ravi // *Respir Physiol Neurobiol.* – 2015. – № 205. – P. 66-76. doi: 10.1016/j.resp.2014.10.010.
 15. Мельникова О. З. Исследование медиаторных механизмов модуляции при длительном стрессе фоновой суммарной электрической активности эрготропной зоны гипоталамуса крыс / О. З. Мельникова, В. П. Ляшенко // *Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия “Биология, химия”.* – 2009. – № 22 (61). – с. 92-102.
 16. Finnema S. J. Application of cross-species PET imaging to assess neurotransmitter release in brain / S. J. Finnema, M. Scheinin, M. Shahid, J. Lehto, E. Borroni [et al.] // *Psychopharmacology.* – 2015. – № 232 (21-22). – P. 4129-4157. doi: 10.1007/s00213-015-3938-6.
 17. Vetrile L.A. Effects of antiglutamate antibodies on the development of stress response and neurotransmitter content in the hippocampus and hypothalamus of rats with different behavioral activity / L. A. Vetrile, I. A. Zakharova, V. S. Kudrin, P. M. Klodt // *Bulletin of Experimental Biology and Medicine.* – 2013. – № 155(3). – P. 318-323.

References

1. Zhurakivska, O. Y. (2014). Age-related morphological changes of the hypothalamus ventromedial nucleus. *Molodij vcheni (Young Scientist)*, 5 (08), 154-7 (in Ukr).
2. Bezrukov, V. V. (1982). The hypothalamus during aging. Physiological mechanisms of aging. Leningrad: Science; 94-107 (in Rus).
3. Frolkis, V. V. (1981). Aging. Neurohumoral mechanisms. Kiev: Scientific thought, 321 p. (in Ukr).
4. Musi, N. & Hornsby, P. (2015). Handbook of the Biology of Aging. 8-th edition. New York: Academic Press, 576 p.
5. Zayets, N. S. Lyashenko, V. P. Burtseva, D. O. Lukashov, S. M. & Melnikova O. Z. (2014). Adaptive reactions of neyrosynaptycal activity of ergotropic area of the hypothalamus of rats in response to alkaline ration. *Vcheni zapiski Tavrijskogo nacionalnogo universitetu im. V. I. Vernadskogo. Serija “Biologija, himija” (Scientists note V.I. Vernadsky Taurida National University. Series “Biology, Chemistry”)*, 27, 46-55. (in Ukr).
6. Yoo, S. & Blackshaw, S. (2018). Regulation and function of neurogenesis in the adult mammalian hypothalamus. *Progress in Neurobiology*, 54 (2), 71-88. doi: 10.1016/j.pneurobio.2018.04.001.
7. Lyashenko, V.P. Melnikova, O.Z. Gorkovenko, A.V. Lukashov, S.M. & Chaus, T.G. (2007). Dynamics of characteristics of electrical activity of the tropho- and ergotropic zone of rats hypothalamus in the course of long-term emotional stress. *Nejrofiziologija (Neurophysiology)*, 1, 69-80 (in Ukr).
8. Chaus, T.G. Lyashenko, V.P. & Tkachenko, Y.O. (2015). General characteristics of electricactivity of rats' hypothalamus under stress and suppression of catecholergic neuroconductibility with reserpine. *Prirodnichij almanah (Natural almanac)*, 41, 167-82 (in Ukr).
9. Zadorozhnaya, G.A. Ljashenko, V.P. & Melnikova, O.Z. (2008) The influence of the vertical impulsive magnetic fields of right and left directions of rotation on hypothalamic bioelectric activity in rats. *Fiziologicheskij zhurnal (Fiziol Zh)*, 1, 91-00 (in Ukr).
10. Zapadnyuk, I.P. Zapadnyuk, E.A. & Zechariah E.A. (1983). Laboratory animals: breeding, housing, use in the experiment. Kiev: Vishha shkola; 383 p. (in Ukr).
11. Paxinos, G. & Watson, C. (2005). The rat brain in stereotaxic coordinates. 5-th edition. New York: Academic Press; 367 p.
12. Kinawy, A.A. Ezzat, A.R. & Al-Suwaigh B.R. (2014). Inhalation of air polluted with gasoline vapours alters the levels of amino acid neurotransmitters in the cerebral cortex, hippocampus, and hypothalamus of the rat. *Exp Toxicol Pathol*, 66 (5-6), 219-24. doi: 10.1016/j.etp.2014.02.001.
13. Falconi-Sobrinho, L.L. Anjos-Garcia, T.D. de Oliveira, R. & Coimbra, N.C. (2017). Decrease in NMDA receptor-signalling activity in the anterior cingulate cortex diminishes defensive behaviour and unconditioned fear-induced antinociception elicited by GABAergic tonic inhibition impairment in the posterior hypothalamus. *Eur Neuropsychopharmacol*, 27 (11), 1120-31.
14. Sharma, R.K. Choudhary, R.C. Reddy, M.K. Ray, A. & Ravi, K. (2015). Role of posterior hypothalamus in hypobaric hypoxia induced pulmonary edema. *Respir Physiol Neurobiol*, 205, 66-76. doi: 10.1016/j.resp.2014.10.010.
15. Melnikova, O.Z. & Lyashenko, V.P. (2009). Researches of mediator mechanisms of modulation at the terms of long duration stress of background total electric activity of ergotropic area of hypothalamus of rats. *Uchenye zapiski Tavricheskogo nacionalnogo universiteta im. V. I. Vernadskogo. Serija “Biologija, himija” (Scientists note V.I. Vernadsky Taurida National University. Series “Biology, Chemistry”)*, 22 (61), 92-102.
16. Finnema, S.J. Scheinin, M. Shahid, M. Lehto, J. & Borroni, E. [et al.] (2015). Application of cross-species PET imaging to assess neurotransmitter release in brain. *Psychopharmacology*, 232 (21-22), 4129-57. doi: 10.1007/s00213-015-3938-6.

17. Vetrile, L.A. Zakharova, I.A. Kudrin, V.S. & Klodt, P.M. (2013). Effects of antigliutamate antibodies on the development of stress response and neurotransmitter content in the hippocampus and hypothalamus of rats with different behavioral activity. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, 155(3), 318-23.

Summary. *Mukvych V. V., Lyashenko V. P., Lukashov S. M. Age-related changes in bioelectric activity of the trophotropic zone of hypothalamus in rats.*

Introduction. *Due to hypothalamus distribution into zones having no clear boundaries, its anterior and posterior parts are allocated, which, when irritated, exhibit directly opposite impact on the body. Instead, the changes in bioelectric activity of the trophotropic zone of hypothalamus in male rats of different age groups in normal conditions remain insufficiently studied. The withdrawal of bioelectric activity from the trophotropic zone of hypothalamus is in most cases the only indicator of determining the course of central nervous processes in the study of the functional state of the corresponding part of the brain.*

Purpose. *To identify age-related changes in bioelectric activity of the trophotropic zone of hypothalamus in male rats.*

Methods. *Experiments were carried out on non-linear white outbred male rats. The animals were distributed into studied groups using the classification of age groups of laboratory animals by Zapadniuk I.P. According to the classification male rats were divided into IV groups: I group (2.5 months) – the juvenile puberty period, II group (eight months) – the young age of the reproductive period, III group (fourteen months) – the mature age of the reproductive period, IV group (21 months) – rats of presenile age of the pronounced senile changes period (IV group). Rats of the studied groups underwent Electric Hypothalamus Test (EGtG) of the trophotropic zone. The corresponding hypothalamic zone bioelectric activity registration was carried out under the conditions of an acute experiment on a polygraph П64-01 using standard electrophysiological equipment with a 16-bit analog-to-digital converter with a quantization frequency of 512 Hz (O.O. Bogomolets Institute of Physiology, Kyiv).*

Results. *In Juvenile male rats the highest percentage among other represented EGtG frequency components was the spectral power of the delta-range waves in trophotropic zone of hypothalamus. The males of the youngest age group showed the predominance of slow-wave synchronization processes in the form of predominance of low-frequency high-amplitude bioelectric activity in the trophotropic zone of hypothalamus. Instead, the age period changes resulted in significant changes in dynamics of normalized spectral capacities of EGtG frequency components in the corresponding hypothalamus area. In young males, the functional activation of desynchronizing effect on bioelectric activity in this area of hypothalamus prevailed due to the predominance of the variation of the spectral power of the EGtG high-frequency components. Given the results of our study, where the highest percentage of alpha activity belongs precisely to rats of presenile age, this may be evidence of a certain peak in the brain maturation. However, in mature male rats, the prevalence of low-frequency oscillations and the predominance of delta-like activity in the EGtG, isolated from the trophotropic zone of the hypothalamus, which is evidence of the powerful synchronizing mechanisms functioning, were again observed.*

Conclusion. *It is shown that with age, the dynamics of normalized capacities of the EGtG frequency components in rats, isolated from the trophotropic zone of the hypothalamus, significantly changes. Registered age-related changes in the bioelectric activity of the trophotropic zone of hypothalamus of rats can be attributed to adaptive-compensatory modulation of central neurotransmission in general.*

Keywords: *anterior hypothalamus, Electric Hypothalamus Test (EGtG), normalized capacities of bioelectric activity, male rats, age.*

¹ Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

² Лікувально-діагностичний науково-консультативний центр “Головний біль”,
м. Дніпро

Одержано редакцією 27.01.2018

Прийнято до публікації 08.11.2018

ХРЕБЕТНІ ТВАРИНИ КІВЕРЦІВСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ «ЦУМАНСЬКА ПУЩА»

У статті наведені результати досліджень хребетних тварин Vertebrata на сучасній території Ківерцівського національного природного парку «Цуманська пуща», проведені автором у 1979-2018 рр. (до і після його створення у 2015 р.). Всього на цій території виявлено 226 видів хребетних тварин (променеперих риб Actinopterygii – 23, земноводних Amphibia – 11, плазунів Reptilia – 7, птахів Aves – 150, ссавців Mammalia – 35). Серед них 188 видів розмножуються (113 – достовірно, 62 – імовірно, 13 – можливо), 30 – прохідних і пролітних, 3 залітні, 3 літуючі (птахи, зареєстровані у гніздовий період без ознак гніздування) і 2 зниклі (глушець Tetrao urogallus і норка європейська Mustela lutreola). Для усіх хребетних тварин виділена раритетна компонента (35 види занесені до Червоної книги України, 11 – до Європейського Червоного списку, 11 – до Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи), а також розглянута структура належності до основних фауністичних комплексів. Найбільша кількість видів (124) зареєстрована у лісових фауністичних комплексах (з них у мішаних лісах або ділянках – 117, листяних – 96, хвойних – 89), менша – на водоймах (79) і луках (41), найменша – на болотах (34).

Ключові слова: хребетні тварини, статус перебування, рідкісні види, фауністичні комплекси, Ківерцівський національний природний парк «Цуманська пуща».

Актуальність проблеми. Аналіз останніх публікацій. Інформація про тваринний світ досліджуваної території до недавня була відсутня. Лише після проведення перших комплексних досліджень цієї території під керівництвом М. Л. Клестова у 2002-2004 рр. дозволили зроблені перші узагальнення про видовий склад хребетних тварин Vertebrata і біорізноманіття загалом та визначити попередню площу під проєктований Ківерцівський національний природний парк [1]. У наступні роки були продовжені наукові дослідження, під час яких зареєстровані нові види хребетних тварин (зокрема рукокрилі Chiroptera, завдяки детекторним дослідженням, проведеним А.-Т. В. Баштою), уточнений статус перебування хребетних тварин, результати яких опублікували для території проєктованого національного природного парку [2]. Пізніше, вивчення хребетних тварин на цій території продовжувалося, в процесі якого уточнився видовий склад і статус перебування видів, а також відбулися зміни у частині національних та міжнародних категорій рідкісних видів [3, 4, 5, 6, 7, 8, 9].

Після організації Ківерцівського національного природного парку «Цуманська пуща» (КНППЦП) розпочалася зоологічні дослідження співробітниками наукового відділу, результати яких опубліковано [10]. Проте, у цій публікації виявлені помилки у видовому складі (деякі види наведені з суміжних із КНППЦП територій), щодо біотопічної приуроченості, статусів видів тощо, які спотворюють інформацію про частину хребетних тварин, зокрема птахів Aves. Крім того, територія КНППЦП має іншу конфігурацію та площу, ніж та, яка попередньо пропонувалася нами до заповідання, з відповідно дещо іншими даними про біорізноманіття, зокрема й фауну хребетних. У зв'язку з цим виникло питання аналізу належності усіх достовірних даних про хребетних тварин до сучасної території КНППЦП.

Метою було встановлення видового складу, уточнення статусу перебування та раритетної компоненти хребетних тварин на сучасній території КНППЦП, а також розподілу в основних фауністичних комплексах. Отримані дані є базовою основою для наступних досліджень в КНППЦП.

Методи дослідження

З 1979 р. автором започатковано вивчення хребетних тварин на території Західного Полісся та Ківерцівщини зокрема, в тому числі і на сучасній території КНППЦП. Частина досліджень проведено спільно з М. Л. Клестовим (2002-2007 рр.) і А.-Т. В. Баштою (2006-2007 рр.), а матеріали опубліковані [1, 2]. Пізніше дослідження автором продовжувалися, зокрема після організації КНППЦП у 2015 р. При цьому, усі достовірні матеріали вивірені до його сучасної території.

Під час дослідження хребетних тварин використовували загальноприйняті методики [11, 12]. Раритетні види хребетних тварин виділені за національними та міжнародними критеріями [3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 13, 14, 15, 16, 17].

Статус перебування всіх видів хребетних тварин визначений на підставі всіх наявних спостережень за ними. Статус гніздових птахів встановлювали за загальноприйнятими міжнародними критеріями оцінки гніздування – категоріями А (можливо гніздові), В (імовірно гніздові) і С (достовірно гніздові) [18]. Подібні критерії встановлення статусу перебування використовувалися і для інших класів хребетних тварин.

Результати та їх обговорення

Фауна хребетних цього регіону вивчається понад 70 років, проте попередні дослідження носили фрагментарний характер. Дещо активніше почала досліджуватися орнітофауна після створення Українського орнітологічного товариства та його Західного відділення (з 1983 р.), науково-екологічної фірми «Світ птахів» (з 1992 р.), Українського товариства охорони птахів (з 1994 р.) та його Волинського відділення (з 1995 р.), а у 1988-1993 рр. на зазначеній території проведені польові роботи зі збору матеріалу для складання Атласу гніздових птахів Європи [18, 19, 20, 21]. Проте, лише з 2002 р. Науковим центром Заповідної справи Мінприроди (тепер Мінекології) України були започатковані комплексні, в тому числі й зоологічні дослідження, результати яких нещодавно опубліковано [1]. За останнє десятиліття нами виявлені деякі види хребетних тварин, які не були зареєстровані попередніми дослідженнями на сучасній території КНППЦП, зокрема птахи: сова болотяна *Asio flammeus*, коловодник великий *Tringa nebularia*, побережник чорногрудий *Calidris alpina*, крячок білокрилий *Chlidonias leucopterus*.

Згідно із зоогеографічним поділом, досліджувана територія розташована в межах бореальної європейсько-сибірської підобласті, Східно-європейського округу, району мішаного, листяного лісу та лісостепу, підділянки Західне або Волинське Полісся [22].

Фауна цієї частини Полісся, як і флора, є відносно молодою, і процеси їх формування тривають далі. Про це свідчить поява за останні 30 років нових видів птахів: лебедя-шипуну *Cygnus olor*, сови бородатої *Strix nebulosa*, вівчарика зеленого *Phylloscopus trochiloides*. Її фауна має певну кількість погранично-ареальних видів, які перебувають тут, зокрема на південно-східній (тинівка лісова *Prunella modularis*), південній (тетерук *Lyrurus tetrix*, орябок *Tetrastes bonasia*, журавель сірий *Grus grus*, коловодник лісовий *Tringa ochropus*, сова бородата і вівчарик зелений) межі свого поширення [2].

Серед хребетних тварин досліджуваної території переважають лісові види – неморальні та бореальні, частина видів – евритопні, а окремі – синантропні. За екологічними угрупованнями тут домінують дендрофіли, менше лімнофілів і реофілів, незначна кількість кампофілів і склерофілів.

За підсумками наших досліджень, враховуючи також літературні джерела, зроблене таксономічне узагальнення хребетних тварин (табл. 1).

Таблиця 1

Таксономічне багатство хребетних тварин території КНППЦП

| Клас | Ряд | Родина | Рід | Вид |
|------------------------------|-----------|-----------|------------|------------|
| Кісткові риби Actinopterygii | 5 | 8 | 22 | 23 |
| Земноводні Amphibia | 2 | 6 | 8 | 11 |
| Плазуни Reptilia | 2 | 5 | 7 | 7 |
| Птахи Aves | 17 | 42 | 107 | 150 |
| Ссавці Mammalia | 6 | 16 | 30 | 35 |
| Всього | 32 | 77 | 174 | 226 |

Основу хребетних тварин становлять аборигенні для поліського регіону види (близько 95%), решту – інтродуковані (собака єнотоподібний *Nyctereutes procyonoides*, норка американська *Mustela vison*, олень плямистий *Cervus nippon*) і види-вселенці (колючка триголкова *Gasterosteus aculeatus*, головешка амурська *Percocottus glenii*, вівчарик зелений та ін.).

Нами проведена інвентаризація хребетних тварин, під час якої уточнено відповідність наявності видів до сучасної території, оскільки попередні наші публікації [1, 2] стосувалися більшого за територією регіону Цуманської пуші. Тому показники видового багатства хребетних тварин, у порівнянні з наведеними вище публікаціями, виявилися дещо меншими. Це виявилось, у першу чергу, за рахунок відсутності на сучасній території КНППЦП населених пунктів та майже повна відсутність сільськогосподарських угідь, тобто за майже повної відсутності синантропних видів та тварин агроценозів.

Знахідки таких видів птахів, як горлиця садова *Streptopelia decaocto*, сич хатній *Athene noctua*, дятел сирійський *Dendrocopos syriacus*, горобець хатній *Passer domesticus* тощо, гніздування чепури великої *Egretta alba*, чаплі сірої *Ardea cinerea*, мартина жовтоногого *Larus cachinnans* тощо; знахідки у лісі, зокрема на пробних площах, горихвістки чорної *Phoenicurus ochruros*, (цей вид зареєстрований нами лише на території санаторію «Пролісок») наведені у публікації про НПП [10], не відповідають дійсності.

Але, відкритим залишається питання про уточнення видового складу променеперих риб. Це стосується видів, які до будівництва водосховища на р. Путилівці, заходили в її верхів'я з р. Горинь (головень європейський *Leuciscus cephalus*, плоскирка *Blicca bjoerkna*, гірчак європейський *Rhodeus amarus*, короп *Cyprinus carpio*, колючка триголкова, судак звичайний *Stizostedion lucioperca*, бичок-пісочник *Neogobius fluviatilis*).

Статус перебування хребетних тварин на досліджуваній території у розрізі класів показаний у табл. 2.

Як видно з табл. 2, найбільше зареєстрованих хребетних тварин у період розмноження – 188 (83,1 % від усіх зареєстрованих видів). Більшість з них (113 видів) достовірно розмножуються, частина імовірно розмножується (62) або можливо розмножується (13). 30 видів є пролітними і прохідними через територію КНППЦП, 3 залітні (сова біла *Nyctea scandiaca*, квак *Nycticorax nycticorax* і вухань австрійський *Plecotus austriacus*), 3 літуючі (птахи, зареєстровані у гніздовий період без ознак гніздування – чепура велика чапля сіра і мартин звичайний *Larus ridibundus*) і 2 зниклі (глушець *Tetrao urogallus* і норка європейська *Mustela lutreola*).

Переважна більшість водоплавних (баклан великий *Phalacrocorax carbo*, гуска сіра *Anser anser*, лебідь-шипун, попелюх *Aythya ferina*, чернь чубата *A. fuligula*, гоголь *Bucephala clangula* і лиска *Fulica atra*) та навколводних (чепура велика, чапля сіра, лелека білий *Ciconia ciconia*, коловодник болотяний *Tringa glareola*, великий і звичайний *Tringa totanus*, набережник, брижач *Philomachus pugnax*, побережник чорногрудий) птахів на території КНППЦП трапляється лише на прольоті, хоча, майже усі вони достовірно гніздяться на прилеглих ділянках або Західному Поліссі загалом.

Таблиця 2

Статус перебування хребетних тварин на території КНППЦП

| Клас | Статус перебування | | | | | | | | | | |
|----------------|------------------------|------------|-----------|-----------|----------------------|----------|---------------------------|----------|------------|------------|-----------|
| | Основний | | | | | | | | Додатковий | | |
| | такий що розмножується | | | | пролітний, прохідний | залітний | літучий, не розмножується | зниклий | осілий | перелітний | зимуючий* |
| | в тому числі | | | | | | | | | | |
| всього | достовірно | імовірно | можливо | | | | | | | | |
| Actinopterygii | 23 | 17 | 1 | 5 | - | - | - | - | 23 | - | 23 |
| Amphibia | 11 | 10 | 1 | - | - | - | - | - | 11 | - | - |
| Reptilia | 7 | 6 | 1 | - | - | - | - | - | 7 | - | - |
| Aves | 116 | 63 | 46 | 7 | 28 | 2 | 3 | 1 | 18 | 100 | 44 |
| Mammalia | 31 | 17 | 13 | 1 | 2 | 1 | - | 1 | 26 | 5 | 23 |
| Всього | 188 | 113 | 62 | 13 | 30 | 3 | 3 | 2 | 85 | 105 | 90 |

Примітка * - крім тих, які залягають у зимову сплячку

Раритетна фауна хребетних виділена за національними та міжнародними критеріями на підставі Червоної книги України (2009) [3], Європейського Червоного списку тварин (2007, 2009, 2011, 2015) [4, 5, 6, 7, 8], Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи (Red List IUCN, 2018) без категорії LC, у яку входять види, які на території КНППЦП є звичайними або малочисельними [9], Конвенції про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі, Бернської конвенції (1979) без Додатку III [15], Конвенції про збереження афро-євразійських мігруючих водно-болотних птахів, Боннської конвенції (1979) [13], Конвенції про міжнародну торгівлю видами, які перебувають під загрозою зникнення, Вашингтонської конвенції (CITES; 1973) [14], Угоди про збереження афро-євразійських водно-болотних птахів (AEWA, 1996) [16], Угоди про збереження кажанів у Європі (EUROBATS; 1994) [17].

Як видно з табл. 3 загалом на території КНППЦП виділено 152 види рідкісних видів хребетних тварин.

Таблиця 3

Охоронний статус хребетних тварин КНППЦП

| Клас | Всього видів | Серед них під охороною | | | | | | | | |
|----------------|--------------|------------------------|------------------------|-----------|--------------------------|-----------------------------|-----------|---------------|--------------------------------------|----------|
| | | Разом | Червоні книги і списки | | | Міжнародні конвенції, угоди | | | | |
| | | | України | Європи | МСОП (крім категорії LC) | Бернська (Додаток II) | Боннська | Вашингтонська | Афро-євразійські мігр. водно-бол.пт. | Кажанів |
| Actinopterygii | 23 | 3 | 2 | 1 | 1 | - | - | - | - | - |
| Amphibia | 11 | 6 | - | - | - | 6 | - | - | - | - |
| Reptilia | 7 | 3 | 1 | 1 | 1 | 3 | - | 1 | - | - |
| Aves | 150 | 126 | 19 | 6 | 6 | 102 | 71 | 23 | 28 | - |
| Mammalia | 35 | 14 | 13 | 3 | 3 | 8 | 5 | 3 | - | 6 |
| Всього | 226 | 152 | 35 | 11 | 11 | 119 | 76 | 27 | 28 | 6 |

Серед них на досліджуваній території зареєстровані 35 видів хребетних тварин, занесені до Червоної книги України: карась звичайний *Carassius carassius*, минь *Lota lota*, мідянка *Coronella austriaca*, лелека чорний *Ciconia nigra*, гоголь, скопа *Pandion haliaetus*, шуліка чорний *Milvus migrans*, лунь лучний *Circus pygargus*, змієїд *Circaetus gallicus*, підорлик малий *Aquila pomarina*, орлан-білохвіст *Haliaeetus albicilla*, балабан *Falco cherrug*, тетерук, глушець (зник у середині 1980-х рр.), орябок, журавель сирій, голуб-синяк *Columba oenas*, пугач *Bubo bubo*, сова болотяна, сова бородата, жовна зелена *Picus viridis*, сорокопуд сирій *Lanius excubitor*, нічниця водяна *Myotis daubentoni*, вухань австрійський, вечірниця дозирна *Nyctalus noctula*, нетопир-карлик *Pipistrellus pipistrellus*, нетопир-пігмей *P. pygmaeus*, кажан пізній *Eptesicus serotinus*, рись *Lynx lynx*, горностаї *Mustela erminea*, норка європейська (зникла після 1991 р.), тхір лісовий *Mustela putorius*, видра річкова *Lutra lutra*, лось *Alces alces*, зубр *Bison bonasus*.

Види, занесені до Європейського Червоного списку (11), які зареєстровані на території КНППЦП: короп, черепаха болотяна *Emys orbicularis*, балабан, чайка *Vanellus vanellus*, горлиця звичайна *Streptopelia turtur*, щеврик лучний *Anthus pratensis*, сорокопуд сирій, дрізд білобровий *Turdus iliacus*, норка європейська, видра річкова, зубр.

Види, занесені до списку Міжнародного союзу охорони природи (11), які зареєстровані на території КНППЦП: короп, черепаха болотяна, балабан, чайка, голуб-синяк, сова біла, щеврик лучний, дрізд білобровий, норка європейська, видра річкова, зубр.

На досліджуваній території зареєстровані також 119 видів хребетних тварин, віднесені до Додатку II Бернської конвенції, 76 – до Боннської конвенції, 27 – до Вашингтонської конвенції, 28 видів птахів – до Угоди про збереження афро-євразійських мігруючих водно-болотних птахів, 6 видів кажанів – до Угоди про збереження кажанів в Європі.

Розподіл хребетних тварин у основних фауністичних комплексах наведений у табл. 4.

Таблиця 4

Розподіл хребетних тварин у основних фауністичних комплексах КНППЦП

| Клас | Основні фауністичні комплекси | | | | | | |
|----------------|-------------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------------|-----------|-----------|-----------|
| | Ліси | | | | луки | болота | водойми |
| | разом | в тому числі | | | | | |
| | | листяні ліси (ділянки) | хвойні ліси (ділянки) | мішані ліси (ділянки) | | | |
| Actinopterygii | - | - | - | | - | - | 23 |
| Amphibia | 6 | 6 | 5 | 6 | 8 | 4 | 11 |
| Reptilia | 7 | 6 | 7 | 7 | 2 | 3 | 2 |
| Aves | 83 | 56 | 61 | 77 | 22 | 18 | 37 |
| Mammalia | 28 | 28 | 16 | 27 | 8 | 9 | 6 |
| Всього | 124 | 96 | 89 | 117 | 40 | 34 | 79 |

Як видно з табл. 4, найбільше видове багатство хребетних тварин зареєстровано у лісових фауністичних комплексах (124 види або 54,9 % від усіх зареєстрованих хребетних, серед яких найбагатшими виявилися мішані ліси – 117 видів), менше – у водоймах (79) і найменше – на луках (40) та болотах (34).

У табл. 4 не враховані види птахів, які пролітають через територію НППЦП без зупинки (гуска сіра *Anser anser*, гуска білолоба *A. albifrons*, гуменник *A. fabalis*, балабан, боривітер звичайний *Falco tinnunculus*), синантропні види птахів, зареєстровані у гніздовий період у санаторії «Пролісок» (горихвістка чорна, щедрик *Serinus serinus*), а також зниклі види (глушець і норка європейська).

У фауністичних комплексах досліджуваної території виявлена певна приуроченості окремих видів тварин до певних ділянок лісових масивів (грабово-дубових, дубово-соснових, соснових і чорновільхових лісів), а також окремих видів – до певних порід дерев, а саме дуба черешчатого *Quercus robur* (кабан дикий *Sus scrofa*, дятел середній *Dendrocopos medius*, мухоловка білошия *Ficedula albicollis*), сосни звичайної *Pinus sylvestris* (жайворонок лісовий *Lullula arborea*), вільхи чорної *Alnus glutinosa*, осики *Populus tremula* (жовна чорна *Dryocopus martius*), окремих видів чагарників – ліщини звичайної *Corylus avellana* (вовчок горішковий *Musccardinus avellanarius*) тощо [1].

Загалом, за наявності багатства фауни хребетних на території КНППЦП, спостерігається незначна щільність багатьох видів хребетних тварин, зокрема ссавців, насамперед мисливських, а також Соколоподібних Falconiformes і Совоподібних Strigiformes [1]. Це вказує на наявність тут тривалої інтенсивної лісогосподарської діяльності, незбалансованого ведення лісового та мисливського господарства і недостатню увагу у минулому до природоохоронних заходів.

Висновки

За результатами наших досліджень та аналізом опублікованих даних уточнене видове багатство хребетних тварин (подальшого уточнення потребує лише частина променеперих риб), раритетна компонента, статус перебування та розподіл у основних фауністичних комплексах КНППЦП. Наведені дані можуть слугувати основою для наступних досліджень хребетних тварин.

Література

1. Андрієнко Т. Л., Клестов М. Л., Химин М. В., Прядко О. І., Онищенко В. А., Кот А. С., Григоренко С. А. Біорізноманіття Цуманської пуші та питання його збереження / під заг. ред. Т. Л. Андрієнко та М. Л. Клестова. Київ: Фітосоціологічний центр, 2004. 136 с.
2. Химин М. В., Клестов М. Л., Башта А.-Т. В. Сучасний стан хребетних тварин Цуманської пуші – як один з основних аргументів для створення Ківерцівського національного природного парку. *Науковий вісник Волинського державного університету ім. Л. Українки*: За мат. I між нар. наук.-практ. конф. «Шацький нац. природ. парк: регіональні аспекти, шляхи та напрями розвитку». Луцьк: РВВ «Вежа» ВДУ, 2007. № 11, ч. II. С. 192-198.
3. Червона книга України. Тваринний світ. / під заг. ред. І. А. Акімова. Київ: Глобалконсалтинг, 2009. 624 с.
4. BirdLife International. European Red List of Birds. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 2015. 68 p.
5. Cox N. A., Temple H. J. European Red List of Reptiles. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 2009. 33 p.
6. Freyhof J., Brooks E. European Red List of Freshwater Fishes. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 60 p.
7. Temple H. J., Cox N. A. European Red List of Amphibians. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 2009. 33 p.
8. Temple H. J., Terry A. (Compilers). The Status and Distribution of European Mammals. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 2007. 48 p.
9. IUCN (2018). The IUCN Red List of Threatened Species. URL: <http://www.iucnredlist.org>.
10. Кукшин О. О. Сучасний стан та перспективи дослідження орнітофауни КНПП «Цуманська Пуша». *Природа західного Полісся та прилеглих територій*. Луцьк, 2017. № 14, т. II. Біологія. С. 86-94.
11. Бибби К., Джонс М., Марсен С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц. Перевод с англ. Москва: Союз охраны птиц России, 2000. 186 с.
12. Загороднюк І. Польовий визначник дрібних ссавців України. (Праці Теріологічної Школи. Вип. 5). Київ, 2002. 60 с.

13. Конвенція про збереження мігруючих видів диких тварин (Боннська конвенція, 1979). Київ, 1998. 16 с.
14. Конвенція про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення (Вашингтонська конвенція, 1973 р.). Київ, 1999. 83 с.
15. Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі (Бернська конвенція, 1979 р.). Київ, 1998. 76 с.
16. Угода про збереження афро-євразійських мігруючих водно-болотних птахів. Київ, 1999. 36 с.
17. Угода про збереження кажанів в Європі. Київ, 1999. 20 с.
18. The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their distribution and abundance / Edited by Ward J. M. Hagemeijer, Michael J. Blair. London: Published for the European Bird Census Council by T. & A. Poyser, 1997. 903 p.
19. Матеріали орнітологічних спостережень на території західних областей України за 2001-2003 роки / упор. М. В. Химин. *Troglodytes*. Львів, 2015. Вип. 5-6. С. 126-159.
20. Химин М. Сучасний стан соколоподібних *Falconiiformes* Волинського Полісся. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*: Мат. наук.-практ. конф., м. Луцьк, 22-24.09.05. – Луцьк: РВВ «Вежа» Волин. держ. ун-ту ім. Л.Українки, 2005. С. 217-235.
21. Химин М., Тудейко В., Грицай О., Жерш Н., Нагалюк В., Шумук О., Трохимук В. Природно-заповідний фонд Волинської області. Луцьк: Ініціал, 1999. 48 с.
22. Щербак Н. Н. Зоогеографическое деление Украинской ССР. *Вестник зоологии*. 1988. № 3. С. 22-31.

References

1. Andrienko T. L., Klestov N. L., Khymyn M. V., Priadko O. I., Onyshchenko V. A., Kot A. S., Grygorenko S. O. (2004). Biodiversity of the Tsumanska Pushcha and items of its preservation. Kyiv: Phytosociocentre. 136 (in Ukr.).
2. Khymyn M. V., Klestov M. L., Bashta A.-T. V. (2007). Current State of Vertebrate Animals of the Tsuman' Pushcha as one of the Main Arguments for Organisation of the Kivertsi National Park *Naukovyi visnyk of the Volyn state university [Scientific herald of Volyn State University named after L. Ukrainka]*. Lutsk. № 11, part 2. 192-198. (in Ukr.).
3. Red Data Book of Ukraine. Animal Kingdom (2009) / Ed. by I. A. Akimov. 624 (in Ukr.).
4. BirdLife International (2015). European Red List of Birds. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 68.
5. Cox N. A., Temple H. J. (2009). European Red List of Reptiles. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 33.
6. Freyhof J., Brooks E. (2011). European Red List of Freshwater Fishes. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 60.
7. Temple H. J., Cox N. A. (2009). European Red List of Amphibians. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 33.
8. Temple H. J., Terry A. (Compilers). (2007). The Status and Distribution of European Mammals. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 48.
9. IUCN. (2018). The IUCN Red List of Threatened Species. URL: <http://www.iucnredlist.org>.
10. Kukshyn O. O. (2017). Current status and prospects for research of ornithofauna of the KNPP «Tsumanska pushcha» *Nature of Western Polissia and surrounding areas*. Lutsk. № 14, vol. II. Biology. 86-94. (in Ukr.).
11. Bibby C., Jones M., Marsden S. (2000). Expedition Field Techniques Bird Surveys. Moscow. 186 p. (in Rus.).
12. Zagorodniuk I. V. (2002). Field key to small mammals of Ukraine (Proceedings of the Theriological School, volume 5). Kyiv. 60 (in Ukr.).
13. Convention of the Conservation of Migratory Species of Wild Animals (Bonn Convention, 1979). (1998). Kyiv. 16 (in Ukr.).
14. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora – CITES (Washington Convention, 1973). (1999). Kyiv. 83 (in Ukr.).
15. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention, 1979). (1998). Kyiv. 76 (in Ukr.).
16. Agreement on the Conservation of African-Eurasian Migratory Waterbirds (AEWA). (1999). Kyiv. 36 (in Ukr.).
17. Agreement on the Conservation of Populations of European Bats (Eurobats). (1999). Kyiv. 20 p. (in Ukr.)
18. The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their distribution and abundance / Edited by Ward J. M. Hagemeijer, Michael J. Blair. (1997). London: Published for the European Bird Census Council by T. & A. Poyser. 903
19. Khymyn M. V. (2005). The modern state of Prey *Falconiiformes* of the Volyn Polissya. *Nature of Western Polissia and surrounding areas: Materials of scientific-practical conference*, Lutsk, 22-24.09.2005. Lutsk: Vezha. 251-276. (in Ukr.).

20. Khymyn M., Tuteiko V., Grytsai O., Zherish N., Nagaliuk V., Shumuk O., Trochymuk V. (1999). Natural-reserved fund of Volyn region. Lutsk: Inicial. 48 (in Ukr.).
21. Materials ornithological observations on the territory of western regions of Ukraine for 2001-2003 (Compiled by M. V. Khymyn). (2015). *Troglodytes*. Lviv. Issue 5-6. 126-159. (in Ukr.).
22. Shcherbak N. N. (1988). Zoogeographical division of the Ukrainian SSR. *Vestnik zoologii*. [*Herald of Zoology*] № 3. 22-31. (in Rus.).

Summary. *Khymyn M. V. Vertebrate animals of the Kivertsi National Park «Tsumanska pushcha»*

Introduction. *Current state survey of Vertebrate animals of the Kivertsi National Park «Tsumanska pushcha» carried out during the 1979-2018. Our previous publications on vertebrates concerned more territory than the current National Park, and some published data from others researchers contained errors or related to adjacent territories. In addition, we found other species of vertebrates that were not registered in previous years. Therefore, it became necessary to specify the species composition of vertebrates and others data about them on the territory of the National Park.*

Purpose. *The main aim was to establish a species composition, to clarify the status of stay and the rarity of vertebrate animals on the modern territory of Kivertsi National Park «Tsumanska pushcha», as well as their distribution in the basic faunal complexes.*

Methods. *In Vertebrate animals studies common methods were used and rare species distinguished according to national and international criteria. Status of species of animals was determined on basis of all available observations of them. Status of breeding birds was established the by the international breeding assessment system – category A (possible breeding), B (probable breeding) C (confirmed breeding). Similar criteria for establishing the status was used for others classes of vertebrates. All data is processed in the Excel 2003 computer program in specially designed tabular forms.*

Results. *The article presents the results of Vertebrate animal studies on the modern territory of the Kivertsi National Park «Tsumanska pushcha», which was conducted by author in 1979-2018 (before and after its found in 2015). There are 226 species of Vertebrate (fishes – 23, amphibians – 11, Reptiles – 7, Birds – 150 and Mammals – 35). Among them, 188 species are reproduced (113 – confirmed, 62 – probable, 13 – possible), 30 – passings, 3 – vagrants, 3 – summerings (birds, which registered in the breeding period, but without sings of nesting) and 2 – disappeared (Capercaillie Tetrao urogallus and European mink Mustela lutreola). For all Vertebrate animals, the rarity component is identified (35 species included on Red Data Book of Ukraine, 11 – European Red List and 11 – IUCN Red List) and the structure of belonging to main faunal complexes is considered. The largest number of species (124) is registered in forest faunal complexes (among them 117 in mixed forests or its parts, 96 – deciduous, 89 – coniferous), less in reservoirs (79) and meadows (41) and the smallest in marshes (34).*

Originally. *The article uses author's development of the tables for generalization of the results of research of the Vertebrate that are recommended for used in institutions of the natural-reserve fund and research institutions.*

Conclusion. *According to results of our studies of vertebrate animals on the modern territory of the Kivertsi National Park «Tsumanska pushcha», their species composition, status, the rare components and distribution in the main habitats are specified. This data are the basis for further research in the National Park.*

Key words: *Vertebrate animals, rare species, status, faunistic complexes, Kivertsi National Park «Tsumanska pushcha», Ukraine.*

Національний природний парк «Прип'ять-Стохід»

Одержано редакцією 15.09.2018
Прийнято до публікації 25.10.2018

ВПЛИВ ЧЕРВОНОГО ШЛАМУ НА ПОРУШЕННЯ СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ ОРГАНІЗАЦІЇ ЩИТОПОДІБНОЇ ЗАЛОЗИ

Отримані нові дані структурно-функціональних змін щитоподібної залози за умов тривалої дії на організм червоного шלאму. Встановлена залежність змін структури і функції щитоподібної залози від тривалості дії червоного шלאму у тварин різного віку.

Ключові слова: щитоподібна залоза, фолікулярні клітини (тироцити), структурно-функціональний стан, червоний шלאм.

Постановка проблеми. Відомо, що центральною ланкою в здійсненні пристосувальних змін в організмі до дії шкідливих речовин, у тому числі і червоного шלאму (останній є відходом алюмінієвого виробництва) слугує ендокринна система, зокрема гіпоталамус, гіпофіз, щитоподібна залоза та наднирники. Щитоподібна залоза належить до важливої ланки системи адаптації, що надзвичайно чутлива до різного роду екзогенних та ендогенних модуляторів. Цей орган ендокринної системи приймає безпосередню участь в опосередкуванні гострих і хронічних стресорних нейроендокринних реакцій на пошкодження [4–7].

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Опрацювання фахової літератури показало, що структурно-функціональні зміни органів ендокринної системи при формуванні різноманітних патологічних станів, а також за умов впливу токсичних речовин неодноразово висвітлювались в літературі [2; 3; 7–10]. Однак, результати аналізу джерел літератури свідчать про фрагментарність та недостатність вивчення питань структурних і функціональних змін, а також репаративних процесів у щитоподібній залозі при дії на організм червоного шלאму та його складових в різні вікові періоди життя [5; 7]. **Мета:** дослідити особливості структурно-функціональних змін і напрямку репаративних процесів в щитоподібній залозі у тварин різного віку при дії на організм червоного шלאму.

Матеріал та методи

Відповідно до мети роботи дослідження проведено на 60 нелінійних білих шурах-самцях різного віку. Тварини знаходились у віварії в рівноцінних умовах. Всі тварини були розділені на 2 групи. Перша група – контрольна, тварини знаходились під спостереженням у загальних умовах. Друга група – дослідна, тварини підлягали впливу червоного шלאму. Кожна група тварин була поділена на вікові підгрупи: 14-добові (маса тіла 20-50 г – період прозрівання), 45 – добові (маса тіла 150-200 г – період статевого дозрівання) і 180-добові (маса тіла 430-460 г – репродуктивний період). Вікові групи та показники маси тіла тварин відповідали сучасним біологічним дослідженням [1].

Тривала дія червоного шלאму на організм щурів досягала щоденним перебуванням тварин на шלאмовій підстилці товщиною 5-7 мм (з щотижневим оновленням), починаючи з дня народження. Використання лабораторних тварин відповідало правилам утримання експериментальних тварин, встановлених Директивою 2010/63EU та Наказом Міністерства освіти і науки, молоді та спорту України від 01.03.2012 р. № 249.

Органометричне дослідження щитоподібної залози проводили на торсіонних вагах. Визначали абсолютну масу (мг), вираховували відносну масу (по відношенню до маси тіла). Після фіксації залози в рідині Буена з послідовною заливкою в парафін виготовляли серійні фронтальні зрізи товщиною 4–5 мкм, які фарбували класичною методикою гематоксиліном та еозином. У щитоподібних залозах контрольних і піддослідних тварин проводили підрахунок середньої площі фолікулів, а також процентного співвідношення кількості малих, середніх і великих фолікулів. Фолікули, що мали площу меншу 1960 мкм² відносили до малих. Середніми вважали фолікули з площею 1960–7850 мкм², а великими – з площею понад 7850 мкм². Вираховували об'єми клітин, їх ядер і ядерець. Визначення вільного тироксину (Т4) у сироватці крові інтактних та піддослідних тварин проводили з використанням набору реактивів «Тироїд ІФА – СТ4» методом твердофазного імуноферментного аналізу. Показники функціональної активності щитоподібної залози у експериментальних тварин оцінювали за змінами кількості малих, середніх і великих фолікулів, динаміці об'ємів тироцитів, їх ядер і ядерець, ядерно-цитоплазматичного співвідношення (ЯЦС) в тироцитах та збільшення або зменшення висоти клітин. Брало до уваги кількість і характер розподілу секреторних гранул в цитоплазмі та хроматину в ядрах тироцитів, динаміку вмісту гормонів у крові, стан кровоносних судин, сполучної тканини і колоїду в фолікулах залози. Варіаційно-статистичну обробку отриманих даних експерименту здійснювали за допомогою програми SigmaPlot (SYSTAT Software, USA).

Результати та їх обговорення

Дослідження показали, що за умов дії червоного шлему у 14-добових тварин маса щитоподібної залози зростала на 19,0%, що очевидно було проявом певного відхилення структурно-функціонального стану залози відносно норми. В структурі органу відмічалось зменшення кількості великих і середніх фолікулів (відповідно на 14,0% і 23,9%) з одночасним збільшенням малих – на 4,3%. У колоїді окремих фолікулів можна було бачити невелику кількість маргінальних вакуолей (рис.1). Структурні перебудови фолікулярних клітин свідчили про зниження функціональної активності, в яких виявлялось зменшення їх висоти на 31,0%, об'ємів на 7,8%, ядер на 28,3% і ядерець на 17,3%. Показник ЯЦС в тироцитах зростав на 25,0% і становив 1:4,0 (табл.). У будові залози спостерігалось зменшення площі контактів тироцитів з судинами на фоні зниження рівня тироксину в периферичній крові на 30,9%, порівняно з контролем.

У 45-добових щурів за умов дії червоного шлему маса щитоподібної залози підвищувалась на 7,8% порівняно з нормою. В паренхімі залози відмічалось підвищене кровонаповнення судин, розростання колагенових волокон у стромі, причому більш виражено, ніж у 14-добових тварин. Серед фолікулів відбувалось утворення нових, що супроводжувалось збільшенням кількості малих фолікулів на 15,3%, в той час, як наявність середніх і великих зменшувалась (відповідно – на 27,5% і 79,2%), порівняно з контролем. Стінка фолікулів була представлена плоскими епітеліальними клітинами, що свідчило про низький рівень їх функції. В епітелії залози виявлялось розширення міжклітинного простору, при цьому система замикаючих пластинок між верхівками фолікулярних клітин майже не визначалась, що очевидно також було пов'язано зі змінами у функціонуванні залози. Функціональна активність фолікулярних клітин продовжувала знижуватись. Висота тироцитів зменшувалась на 17,3%, також як і об'єми цих клітин, їх ядер і ядерець – відповідно на 20,6%, 30,1% і 26,3%, порівняно з контролем (табл.).

Таблиця

Показники середньої висоти, об'ємів тироцитів, їх ядер та ядерця в щитоподібній залозі і вмісту тироксину в периферичній крові у тварин після дії червоного шלאму ($M \pm m/n=10$)

| Показники | Вік тварин, діб | | | | | |
|-------------------------------------|-----------------|----------------------------|---------------|----------------------------|-------------|----------------------------|
| | 14 | Відхилення від контролю, % | 45 | Відхилення від контролю, % | 180 | Відхилення від контролю, % |
| Висота тироцитів (мкм) | 40,7±2,4** | -31,0 | 53,1±2,8* | -17,3 | 59,0±2,5 | -9,5 |
| | 59,0±1,4 | | 64,2±1,4 | | 65,2±1,3 | |
| Об'єм тироцитів (мкм ³) | 1004,2±20,2* | -7,8 | 1427,2±12,0** | -20,6 | 1809,7±15,4 | -3,2 |
| | 1089,7±17,3 | | 1798,3±13,4 | | 1869,2±15,1 | |
| Об'єм ядра (мкм ³) | 248,5±7,4** | -28,3 | 382,4±10,1*** | -30,1 | 561,4±8,5 | -9,2 |
| | 346,0±7,5 | | 547,2±7,7 | | 618,6±10,6 | |
| ЯЦС | 1 : 4,0** | +25,0 | 1 : 3,7* | +15,6 | 1 : 3,2 | +3,2 |
| | 1 : 3,2 | | 1 : 3,2 | | 1 : 3,1 | |
| Об'єм ядерця (мкм ³) | 16,7±0,5* | -17,3 | 17,1±0,6** | -26,3 | 23,9±0,8 | -7,4 |
| | 20,2±0,3 | | 23,2±0,6 | | 25,8±0,3 | |
| Рівень Т4 (nmol/l) | 2,9±0,18** | -30,9 | 3,4±0,12** | -30,6 | 4,8±0,18* | -14,3 |
| | 4,2±0,04 | | 4,9±0,05 | | 5,6±0,07 | |

Примітка: в чисельнику – дослід, в знаменнику – контроль
* – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$ порівняно з контролем

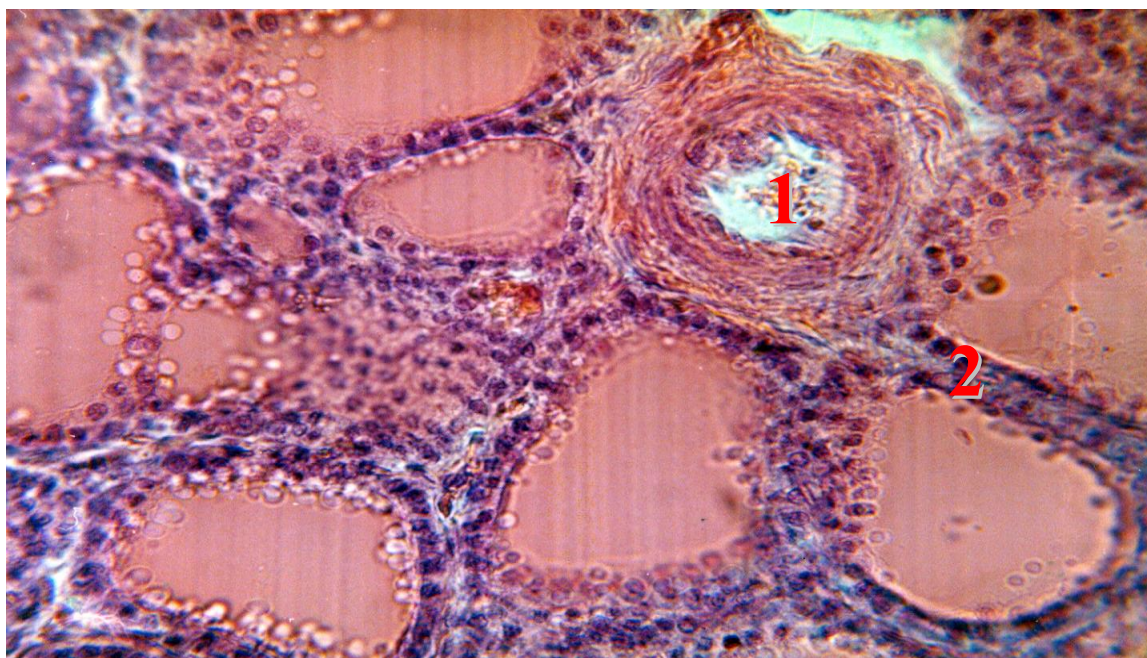


Рис. 1. Щитоподібна залоза 14-добового щура після дії червоного шלאму. Просвіти кровоносних судин розширенні і заповненні форменими елементами і плазмою крові (1). Зменшення кількості великих фолікулів з одночасним зростанням чисельності малих. У колоїді окремих фолікулів нечисленні маргінальні вакуолі (2). Фарбування: гематоксиліном і еозином. Об.90, ок.15.

Показник ЯЦС у фолікулярних клітинах збільшувався на 15,6% і становив 1:3,7 (у контролі – 1:3,2). У 180-добових тварин за умов дії червоного шламу структурні ознаки зниження діяльності щитоподібної залози співпадали із зменшенням вмісту тироксину в периферичній крові на 14,3%. В паренхімі залози виявлялись виражені деструктивні перебудови (ознаки руйнації фолікулів). В результаті розростання колагенових волокон з'являлись своєрідні кістоподібні утворення різних розмірів, які були заповнені колоїдом (рис.2).

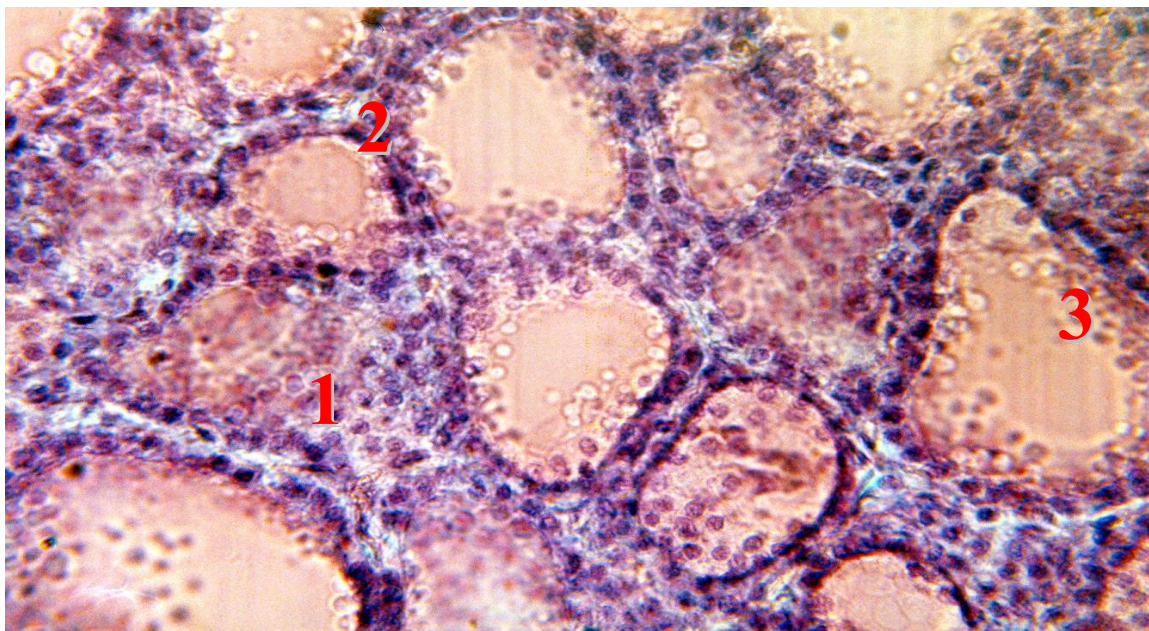


Рис.2. Щитоподібна залоза 180-добового шура після тривалої дії червоного шламу. З рис. 2 видно, що в паренхімі залози збільшена кількість малих і середніх фолікулів та ознаки руйнації окремих фолікулів (1). Між фолікулами кровоносні судини помірного кровонаповнення і скупчення оксифільних клітин (2). В колоїді накопичення маргінальних вакуолей (3). Фарбування: гематоксиліном і еозином. Об.90, ок.15.

Кількість середніх і малих фолікулів зростала (на 19,5% і 45,1%). Очевидно, зниження стимулюючого ефекту з боку тиротропного гормону аденогіпофіза сприяло продовженню послаблення функціональної активності фолікулярних клітин. Висота тироцитів, їх об'єми, ядра і ядерця зменшувались відповідно на 9,5%, 3,2%, 9,2% і 7,4%, порівняно з контролем (табл.). Можливо, що внаслідок структурних змін у щитоподібній залозі відбувалось гальмування синтетично-секреторних процесів.

Висновки

Дія червоного шламу у 14-добових щурів приводить до розвитку стрес-реакції, що виявляється в послабленні функціональної активності фолікулярних клітин щитоподібної залози. У 45-добових піддослідних тварин ознаки стрес-реакції посилюються, функція щитоподібної залози продовжує знижуватись. На 180 добу життя піддослідних тварин пригнічення функції щитоподібної залози супроводжується дистрофічно-деструктивними змінами в структурі залози та зменшенням вмісту тироксину в периферичній крові, що характерно для стадії виснаження загального адаптаційного синдрому. Однак, зростання в паренхімі залози кількості молодих форм фолікулів, нормалізація ступеня кровонаповнення, очевидно, є проявом початкових компенсаторних реакцій, що спрямовані на відновлення адаптивно-приспосувальних процесів у щитоподібній залозі.

Література

1. Дьяченко И.А. Морфометрические показатели органов свободных от патогенной флоры крыс sd (spragua dawley) в норме. *Биомедицина*. 2013. № 1. С. 72–83.
2. Карташев А.Г. Влияние хронических факторов в постнатальном онтогенезе животных : монография. Томск : В-Спектр, 2010. 122 с.
3. Кузнецов С. Л., Капитонова М.Ю. Стресс и нейроэндокринная система: современные морфо-функциональные аспекты. *Вестник Волгу*. Волгоград, 2014. № 26. С.10–15.
4. Пикалюк В.С., Шкуренок В.П., Кутя С.А. Органы внутренней секреции : монография. Симферополь : Наука, 2007. 96 с.
5. Редька Е.Г. Структурно-функциональное состояние щитовидной железы в различные периоды онтогенеза. *Вестник Кабардино-Балкарского государственного университета им. Х.М. Бербекова*. Нальчик, 2009. № 10. С. 52–54.
6. Романюк А.М., Москаленко Р.А. Еволюція поглядів щитоподібної залози. *Вісник СумДУ, серія Медицина*. Суми, 2008. № 2. С. 23–28.
7. Романюк А.М., Москаленко Р.А. Гістологічні зміни фолікулярного апарату щитоподібної залози в умовах тривалого впливу солей важких металів. *Вісник морфології*. 2007. №2. С. 140–143.
8. Lorenzetti V., Allen N.B. Pituitary gland volume in currently depressed and remitted depressed patients. *Fornito Psychiatry res*. 2009. №172 (1). С.55–60.
9. McEwen BS, Kloet ER, Joels M. Stress and the brain: from adaptation to disease. *Nat. Rev. Neurosci*. 2005. №6. С. 463–475.
10. Vankelecom H. Stem cells in the postnatal pituitary? *Neuroendocrinology*. 2007. №85 (2). С. 110-130.

References

1. Dyachenko I.A, Kalabina E.A. (2013) Morphometric indices of organs free from pathogenic flora of rats sd (spragua dawley) are normal. *Biomedicina (Biomedicine)*. 1. 72–83. (in Russ.).
2. Kartashev A.G. (2010) Effect of chronic factors in postnatal ontogenesis of animals. Tomsk : In-Spectrum (in Russ.).
3. Kuznetsov S. L. (2014) Stress and the neuroendocrine system: modern morpho-functional aspects. *Vestnik VolGMY (Bulletin of Volgograd State Medical University)*, 26, 10–15. (in Russ.).
4. Pykaliuk V.S., Shkurenko V.P., & Kutia S.A. (2007) *Organs of internal secretion* Simferopol : Science (in Russ.).
5. Redka E.G.(2009) Structural and functional state of the thyroid gland in different periods of ontogenesis. *Vestnik Kabardino-Balkarskogo gosudarstvenogo universiteta imeni H.M. Berbekova (Bulletin of the Kabardino-Balkarian State University. H.M. Berbekov)*. 10. P. 52–54 (in Russ.).
6. Romanyuk A.M. (2008) Evolution of views of thyroid gland. *Visnuk SymDY, seria Meducina (Bulletin of SumDU, seria Medicine)*, 2, 23–28. (in Ukr.).
7. Romanyuk A.M. (2007) Histological changes of the follicular apparatus of the thyroid gland under conditions of prolonged exposure to heavy metal salts. *Visnuk morfologii (Bulletin of Morphology)*, 2, 140–143. (in Ukr.).
8. Lorenzetti V., Allen N.B. (2009) Pituitary gland volume in currently depressed and remitted depressed patients. *Fornito Psychiatry res*. 172 (1), 55–60.
9. McEwen B.S., Kloet E.R., Joels M. (2005) Stress and the brain: from adaptation to disease. *Nat. Rev. Neurosci*. 6, 463–475.
10. Vankelecom H. (2007) Stem cells in the postnatal pituitary? *Neuroendocrinology*. 85 (2), 110-130.

Summary. Chumachenko J. Y., Rozhkov I. M., Redka O. G. *Influence of red mud on the structural and functional organization of the thyroid gland.*

Introduction. By means of modern techniques, new data, regarding the character and dynamics of structural changes in thyroid gland under condition of prolonged organism exposure of the red mud, has been obtained.

Purpose. To evaluate the dynamics of the structural changes and the direction of reparative processes in thyroid gland of animals of all ages under organism exposure of the red mud.

Methods. In the thyroid glands of control and experimental animals was measured the percent ratio of the number of small, medium and large follicles. In the generally accepted methodology calculated the average volume of the cells, their nuclei and nucleoli of the follicular cells of the thyroid gland. Using the reagent kits “Thyroid IFA-ST4” determined the concentration of thyroxin in the peripheral blood of the animal.

Results. The article investigates the structural changes of thyroid under the prolonged exposure of the red mud. It was established that the red mud exposure on the rats for 14 days causes

decreased thyroid functional, which was accompanied by corresponding changes in the structure of these cells and the morphometric data. The red mud exposure on 45-day-old rats reduces thyroid function and causes significant dystrophic and degenerative rearrangement in these cells. On the 180th day of the experiment decrease in function thyroid is accompanied by structural changes that are characteristic of the depletion stage of general adaptation syndrome.

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

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

Key words: *thyroid, follicular cells, structural and functional state, red mud.*

¹ Миколаївський національний університет імені В. О. Сухомлинського

² Чорноморський національний університет імені Петра Могили, м. Миколаїв

Одержано редакцією 19.10.2018

Прийнято до публікації 25.10.2018

**ДО 100-РІЧЧЯ ВІД ДНЯ НАРОДЖЕННЯ
ОЛЕКСАНДРА МИКИТОВИЧА ДУДНИКА
(1918-2001)**



Серед працівників Черкаського педагогічного інституту постать Олександра Микитовича Дудника займає особливе місце. Він працював на посаді декана природничого факультету понад сорок років – це найбільш тривалий період роботи на посаді декана в Україні. А ще Олександр Микитович був чудовою чуйною людиною та професіоналом своєї справи.

Для написання даної публікації використано матеріали особової справи Дудника О. М., що зберігаються в архіві Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького, а також спогади викладачів, які особисто з ним були знайомі.

Народився 18 серпня 1918 року в с. Мошни (нині – Черкаський район Черкаської області) у сім'ї селянина-бідняка. Протягом 1927-1937 рр. навчався в мошенській школі, по завершенню якої отримав атестат з відзнакою. У 1937 р. поступив на природничий факультет Черкаського педагогічного інституту. Під час навчання проявив себе як активний студент – отримував Сталінську стипендію. Під керівництвом орнітолога П. П. Орлова починає займатися науковими дослідженнями живлення грака (*Corvusfrugilegus*), за результатами яких було опубліковано статтю.

У червні 1941 року закінчив навчання та отримав диплом з відзнакою за кваліфікацією вчителя природознавства і хімії. Закінчення інституту припадає на початок Великої Вітчизняної війни, тому одразу після отримання диплома пішов добровольцем у десантно-парашутний загін. Але невдовзі пройшовши шестимісячне навчання у Костромі у Військово-хімічній академії, став служити у військовій частині як фахівець хімічної служби. З січня 1942 року по серпень 1945 року перебував у лавах Радянської армії на різних посадах – від начальника хімічної служби полку, згодом – дивізії і до помічника начальника хімічного відділу Білорусько-Литовського військового округу. Закінчив війну у званні капітана. За заслуги нагороджений

медаллю «За перемогу над Німеччиною у Великій Вітчизняній війні 1941-1945 рр.». Олександр Микитович не часто згадував про службу у хімічних відділах військових частин, так як вважав, що його внесок у перемогу є скромним, адже не завжди доводилося бути на передовій, бо необхідно було виконувати свій обов'язок здебільшого в тилу. Та ми розуміємо, що без його фахової допомоги хіміка діючим військам протистояти ворогу було б не легко.

У жовтні 1945 р. О. М. Дудника прийнято на роботу викладачем геології Черкаського педагогічного інституту. Він починає активно займатися науковими дослідженнями для підготовки кандидатської дисертації за темою «Геоморфологія Правобережжя Дніпра від Ржищева до Кременчука».

У серпні 1947 Олександра Микитовича призначають деканом природничого факультету. На цій посаді він змінює Петра Петровича Орлова. 8 грудня 1953 року О. М. Дудник захищає дисертацію в Київському державному університеті ім. Т. Г. Шевченка на здобуття наукового ступеня кандидата географічних наук. У вересні 1955 року отримує вчене звання доцента кафедри зоології. Вісім разів колектив переобирає Олександра Микитовича деканом, виражаючи цим йому довіру і впевненість у майбутньому факультету. На посаді декана він багато зробив для його розвитку. Велику увагу приділяє організації різних видів практик і сам із задоволенням проводить виїзні практичні заняття. За ініціативи ректорату та його активної участі у 1983 р. вперше в Україні розпочали підготовку вчителів хімії та обслуговуючої праці. У вересні 1987 року він залишає цю посаду та продовжує працювати доцентом кафедри зоології. Протягом роботи в інституті викладав навчальний курс «Геологія», а згодом також «Дарвінізм». Автор понад 50 наукових та методичних публікацій, більшість яких присвячені геоморфології, ерозії та охороні ґрунтів, екологічному вихованню. У 1998/1999 н.р. закінчив свою трудову діяльність в Черкаському державному університеті.

Олександр Микитович активно займався громадською роботою – був керівником природничої секції та заступником правління обласного товариства «Знання». Звісно, це була вимога часу, але і можливість поширювати наукові знання. Читав лекції в Обласному інституті вдосконалення вчителів; був головою обласного географічного товариства. За активну природоохоронну роботу йому було присвоєно звання «Почесний член Товариства охорони природи».

Олександра Микитовича любили студенти та колеги і цілком справедливо вважали «душею факультету». Його виваженість у прийнятті рішень, толерантність до колег і студентів, дотепний і вдалий гумор, уміння доцільно розв'язати складні виробничі і студентські ситуації, батьківське ставлення і турбота про студентів створювали сприятливі умови для роботи, навчання та відпочинку.

За сумлінну працю О. М. Дудник був відзначений численними подяками та грамотами. Міністерство освіти нагородило його значком «Відмінник народної освіти» та медаллю А. С. Макаренка. У 1970 р. нагороджений ювілейною медаллю «За доблесну працю на відзнаку 100-річчя з дня народження В. І. Леніна», у 1974 – значком «Переможець соціалістичного змагання», у 1984 – медаллю «Ветеран праці».

Разом із дружиною виховали трьох дітей – Валентина (1942), Миколу (1946) та Наталію (1953).

Олександр Микитович відійшов у вічність у День Перемоги, 9 травня 2001 року. Похований у місті Черкаси.

Література

1. Гаврилук М. Н. Петро Петрович Орлов (1899-1991). Беркут. 1995. Т.4, вип.1-2. С.88-89.
2. Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького. К.: Світуспіху, 2009. 207 с.

References

1. Gavrilyuk M.N. Petro Petrovych Orlov (1899-1991). 4(1-2).88-89. [in Ukr].
2. The Bohdan Khmelnytsky National University of Cherkasy.(2009). *Svit Uspishu*[World of success]. 1-207. [in Ukr].

Summary. Gavrilyuk M. N., Derij S. I. On the 100-th Anniversary of Oleksandr Mykytovych Dudnyk (1918-2001)

The article is dedicate to the life and scientific work of the Ukrainian scientist and the dean of the Faculty of Nature Science Cherkasy Pedagogical Institute – Oleksandr Mykytovych Dudnyk.

Key words: *Dudnyk Oleksandr Mykytovych, geology, dean, Cherkasy Pedagogical Institute.*

М. Н. Гаврилюк, С. І. Дерій

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

Одержано редакцією 29.01.2018

Прийнято до публікації 25.10.2018

Відомості про авторів

Андреюк Назарій Леонідович – аспірант кафедри медико-біологічних дисциплін Національного університету фізичного виховання і спорту України

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

Безкопильна Світлана Вікторівна – аспірант кафедри анатомії, фізіології та фізичної реабілітації Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Борисенко Микола Миколайович – аспірант Київського національного університету імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології та медицини»

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

Гхазалі Марія Ахметівна – кандидат біологічних наук, науковий співробітник Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Дерій Сергій Іванович – кандидат біологічних наук, доцент кафедри екології та агробіології Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

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

Ілюха Олександр Володимирович – кандидат біологічних наук, викладач кафедри біології та біохімії Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Імас Євгеній Вікторович – ректор Національного університету фізичного виховання і спорту України, доктор економічних наук, професор, почесний академік академії педагогічних наук України

Кандиба Павло Олексійович – старший викладач кафедри фізичного виховання та здоров'я людини Черкаського Державного Технологічного університету

Карауш-Кармазін Наталія Миколаївна – кандидат хімічних наук, старший лаборант навчально-наукової лабораторії квантової хімії Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Клименко Ганна Валеріївна – кандидат наук з фізичного виховання та спорту, старший викладач кафедри спорту та фітнесу Київського університету імені Бориса Грінченка

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

Ковтун Михайло Фотійович – доктор біологічних наук, професор, головний науковий співробітник Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

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

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

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

Лукашов Дмитро Володимирович – доктор біологічних наук, професор кафедри екології та зоології Київського національного університету імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології та медицини»

Лукашов Сергій Миколайович – кандидат медичних наук, доцент; лікувально-діагностичний науково-консультативний центр «Головний біль», обласна клінічна лікарня імені І. І. Мечникова (м. Дніпро)

Ляшенко Валентина Петрівна – доктор біологічних наук, професор кафедри фізіології людини і тварин Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара

Межжерін Сергій Віталійович – доктор біологічних наук, професор Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Мінаєва Валентина Олександрівна – кандидат хімічних наук, доцент кафедри хімії та наноматеріалознавства Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Міщенко Віктор Сергійович – доктор біологічних наук, професор кафедри теорії спорту та антропомоторики Гданського університету Фізичного виховання та спорту. Польща

Муквич Вікторія Володимирівна – аспірант кафедри фізіології людини і тварин Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара

Павленко Людмила Іванівна – кандидат біологічних наук Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Палабіік Ахмет Альперен – викладач Ардаганського університету, м. Ардаган, Турція

Панченко Олександр Олександрович – магістрант кафедри хімії та наноматеріалознавства, старший лаборант навчально-наукової лабораторії квантової хімії Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького

Пастухова Вікторія Анатоліївна – доктор медичних наук, доцент, завідувач кафедри медико-біологічних дисциплін Національного університету фізичного виховання і спорту України

Редька Олена Георгіївна – кандидат біологічних наук, доцент кафедри медико-біологічних основ спорту та фізичної реабілітації Чорноморського національного університету імені Петра Могили

Рожков Ігор Миколайович – доктор біологічних наук, професор кафедри теорії та методики фізичної культури Миколаївського національного університету імені В. О. Сухомлинського

Салій Тетяна Вікторівна – аспірант Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Філіпов Михайло Михайлович – доктор біологічних наук, професор, професор кафедри медико-біологічних дисциплін Національного університету фізичного виховання і спорту України

Химин Михайло Васильович – заступник директора з науково-дослідної роботи національного природного парку «Прип'ять-Стохід»

Циба Антон Олексійович – кандидат біологічних наук, молодший науковий співробітник Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Чумаченко Олександр Юрійович – кандидат біологічних наук, доцент кафедри спорту Миколаївського національного університету імені В. О. Сухомлинського

ЗМІСТ

| | |
|---|----|
| Гаврилюк М. Н., Лизогуб В. С., Карауш-Кармазін Н. М., Панченко О. О., Мінаєва В. О. До 75-річчя від дня народження та 55 років наукової діяльності доктора хімічних наук, професора, заслуженого діяча науки і техніки України – Бориса Пилиповича Мінаєва..... | 3 |
| Андреюк Н. Л. Вплив кутового та лінійного вестибулярного навантаження на кровоносну систему фехтувальників різних вікових груп | 8 |
| Артеменко Б. О. Зв'язок функціональної рухливості нервових процесів з успішністю ігрової діяльності волейболістів високої кваліфікації | 15 |
| Bezcopylna S. V., Palabijik A. A., Candiba P. O. The peculiarities of the vegetative regulation of the heart rhythm in processing different modality and speed information of presenting irritators | 20 |
| Борисенко М. М., Лукашов Д. В. Молюски роду Dreissena (Mollusca: Bivalvia) в перифітонних угрупованнях берегозахисних споруд у нижньому б'єфі Канівської ГЕС | 25 |
| Гаврилюк М. Н., Ілюха О. В. Гніздування мартина жовтоногого біля Кременчуцької ГЕС..... | 30 |
| Завгородня В. А., Коваленко С. О., Кудій Л. І. Вплив гіпервентиляції на динаміку рівня карбон (iv) оксиду в альвеолярному повітрі | 34 |
| Імас Є. В., Пастухова В. А., Клименко Г. В., Філіппов М. М. Організація та ефективність танцювально-оздоровчих занять зі студентками в спортивному навчальному відділенні | 40 |
| Ковтун М. Ф. Мінливість, змінюваність, еволюція | 49 |
| Межжерін С. В., Гхазалі М. А., Павленко Л. І., Салій Т. В., Циба А. О. Криптичний характер морфометричної мінливості у диплоїдно-поліплоїдному угрупованні щипівок (Cypriniformes, Cobitidae, cobitis) нижнього Дунаю | 60 |
| Міщенко В. С., Лисенко О. М. Зміна реактивності системи дихання під впливом стомлення в процесі тривалого напруженого фізичного навантаження | 67 |

Муквич В. В., Ляшенко В. П., Лукашов С. М.

Зміни біоелектричної активності трофотропної зони гіпоталамусу щурів з віком 80

Химин М. В.

Хребетні тварини Ківерцівського національного природного
парку «Цуманська пуца» 89

Чумаченко О. Ю., Рожков І. М., Редька О. Г.

Вплив червоного шламу на порушення структурно-функціональної організації
щитоподібної залози 97

Гаврилюк М. Н., Дерій С. І.

До 100-річчя від дня народження Олександра Микитовича Дудника (1918-2001)..... 103

Відомості про авторів 106

CONTENT

| | |
|--|----|
| <p>Gavrilyuk M. N., Lyzohub V. S., Panchenko O. O., Karaush-Karmazin N. M., Minaeva V. O. On the 75th Anniversary of Birthday and 55 years of Scientific Activity of the Doctor of Chemical Sciences, Professor, Honored Science and Technology Worker of Ukraine – Boris Filipovych Minaev</p> | 3 |
| <p>Andreyuk N. L. The impact on the blood system of angular and linear vestibular pressure for different age groups of fencers.....</p> | 8 |
| <p>Artemenko B. Correlation of Functional Mobility of Nervous Processes with Game Activity Success of Volleyball Players of High Qualification.....</p> | 15 |
| <p>Bezkopylna S. V., Palabijik A. A., Candiba P.O. The peculiarities of the vegetative regulation of the heart rhythm in processing different modality and speed information of presenting irritators</p> | 20 |
| <p>Borysenko M. M., Lukashov D. V. Mollusks of the genus <i>Dreissena</i> (Mollusca: Bivalvia) in periphytic communities of shore protection constructions in the downstream of Kaniv hydroelectric power plant.....</p> | 25 |
| <p>Gavrilyuk M. N., Ilukha O. V. Breeding of the Caspian Gull near Krenenchuk hydroelectric power station</p> | 30 |
| <p>Zavhorodnia V. A., Kovalenko S. O., Kudiy L. I. Influence of hyperventilation on the dynamic of Carbon (IV) Oxide in alveolar air.....</p> | 34 |
| <p>Imas E. V., Pastukhova V. A., Klimenko G. V., Filippov M. M. Organization and efficiency of dance-health exercises with students in sports training division.....</p> | 40 |
| <p>Kovtun M. F. Variation, variability, and evolution</p> | 49 |
| <p>Mezhzherin S. V., Ghazali M. A., Pavlenko L. I., Saliy T. V., Tsyba A. O. Cryptical nature of morphometric variation in diploid-polyploid spined loach network (Cypriniformes, Cobitidae, Cobitis) of the Lower Danube.....</p> | 60 |
| <p>Mishchenko V. S., Lysenko O. M. Change of reactivity of the respiratory system under the influence of fatigue in the process of prolonged stressful physical activity.....</p> | 67 |

Mukvych V. V., Lyashenko V. P., Lukashov S. M.

Age-related changes in bioelectric activity of the trophotropic zone
of hypothalamus in rats 80

Khymyn M. V.

Vertebrate animals of the Kivertsi National Park «Tsumanska pushcha» 89

Chumachenko J. Y., Rozhkov I. M., Redka O. G.

Influence of red mud on the structural and functional organization of the thyroid
gland 97

Gavrilyuk M. N., Derij S. I.

On the 100-th Anniversary of Oleksandr Mykytovych Dudnyk (1918-2001)..... 103

Information about authors 106

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 – кегль 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].

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: *Ekonomichnij 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. 2018

Відповідальний за випуск
Лизогуб В. С.

Відповідальний секретар:
Черненко Н. П.

Комп'ютерне верстання
Любченко Л. Г.

Підписано до друку 13.12.2018.
Формат 84x108/16. Папір офсет. Друк офсет. Гарнітура Times New Roman.
Умовн. друк. арк. 10,5. Обл. вид. арк. 10,8.
Замовлення № 162. Тираж 300 прим.

Бізнес-інноваційний центр
Черкаського національного університету ім. Богдана Хмельницького
18000, Україна, м. Черкаси, бульвар Шевченка, 205.
тел.: (0472) 32-93-05

Свідоцтво про внесення до державного реєстру
суб'єктів видавничої справи ДК №3427 від 17.03.2009 р.