ВІСНИК
КИЇВСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА

ISSN 1728-2748

БІОЛОГІЯ 1(75)/2018

Засновано 1958 року

Подано експериментальні дані про особливості будови, розвитку та функціонування рослинних і тваринних організмів, флору та фауну України, одержані на основі досліджень, що проводяться науковцями ННЦ "Інститут біології та медицини" у галузях фізіології рослин і тварин, генетики, ботаніки, зоології, мікробіології, вірусології. Викладено також нові дані стосовно біохімічних і біофізичних основ регуляції у клітинах і органах у нормі й після впливу різноманітних фізико-хімічних факторів, наведено результати нових методичних розробок.

Для викладачів, наукових співробітників, аспірантів та студентів.

Приведены экспериментальные данные об особенностях строения, развития и функционирования растительных и животных организмов, флору и фауну Украины, полученные на основе исследований, проводимых учеными УНЦ "Институт биологии и медицины" в области физиологии растений и животных, генетики, ботаники, зоологии, микробиологии, вирусологии. Изложены также новые данные о биохимических и биофизических основах регуляции в клетках и органах в норме и после воздействия различных физико-химических факторов, приведены результаты новых методических разработок.

Для преподавателей, научных сотрудников, аспирантов и студентов.

Collection of articles written by the scientists of ESC "Institute of biology and medicine" contains data on research in molecular biology, physiology, genetics, microbiology, virology, botanics, zoology concerning the structure, development and function of the plant and animal organisms, flora and fauna of Ukraine. Results of newly developed biophysical methods of biological research, biochemical data regarding metabolic regulation under the influence of different factors are presented.

For scientists, professors, aspirants and students.

ВІДПОВІДАЛЬНИЙ РЕДАКТОР

Л. І. Остапченко, д-р біол. наук, проф.

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Є. О. Торгало, канд. біол. наук (відп. секр.); С. Є. Вакал, канд. біол. наук (техн. секр.); Шандор Макай, д-р біол. наук, проф. (м. Сомбатхей, Угорщина); Іван Бубриак, канд. мед. наук (Оксфорд, Велика Британія); В. Г. Хоперія, д-р мед. наук, проф.; В. О. Іваниця, д-р біол. наук, проф. (м. Одеса, Україна); Д. М. Говорун, д-р біол. наук, проф., чл.-кор. НАНУ (м. Київ, Україна); В. С. Мартинюк, д-р біол. наук, проф.; М. Ю. Макарчук, д-р біол. наук, проф.; Н. Ю. Таран, д-р біол. наук, проф.; А. В. Сиволоб, д-р біол. наук, проф.; В. В. Джаган, канд. біол. наук, доц.; А. Г. Мойсеенок, д-р біол. наук, проф., чл.-кор. (м. Гродно, Білорусь)

Адреса редколегії

ННЦ "Інститут біології та медицини";
просп. акад. Глушкова, 2а, Київ, Україна, 03127
☎ (38044) 521-35-98; www.biovestnik.com; bulletin.vestnik@gmail.com

Затверджено

Вченою радою ННЦ "Інститут біології та медицини "
14.05.18 (протокол № 9)

Атестовано

Вищою атестаційною комісією України.
Постанова Президії ВАК України
№ 1-05/3 від 14.04.10

Зареєстровано

Міністерством юстиції України.
Свідоцтво про державну реєстрацію
КВ № 16053-4525 ПР від 09.11.09

Засновник та видавець

Київський національний університет імені Тараса Шевченка,
Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет"

Свідоцтво внесено до Державного реєстру
ДК № 1103 від 31.10.02

Адреса видавця

ВПЦ "Київський університет" (кімн. 43), б-р Т. Шевченка, 14,
Київ, Україна, 01601
☎ (38044) 239 31 72, 239 32 22; факс 239 31 28

Журнал входить до наукометричних баз / Abstracted and Indexed:

Index Copernicus (з 2012 р. ICV-2013 = 5,93), Cite Factor (з 2014 р.), Research Bible (з 2013 р.). Academic Keys (з 2013 р.), DOAJ (з 2013 р.), EBSCO.EJS (з 2012 р.), Free medical journals list of Geneva Foundation for Medical Education and Research (з 2014 р.); HINARI (з 2013 р.); Medical Journals Links (з 2013 р.); OAJI (з 2012 р.); The Knowledge Network (з 2014 р.); Ulrich's Periodicals Directory (з 2012 р.); WorldCat (з 2013 р.); E-Library.ru (з 2014 р.).

© Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет", 2018

V I S N Y K

TARAS SHEVCHENKO NATIONAL UNIVERSITY OF KYIV

ISSN 1728-2748

BIOLOGY 1(75)/2018

Established in 1958

Collection of articles written by the scientists of ESC "Institute of biology and medicine" contains data on research in molecular biology, physiology, genetics, microbiology, virology, botanics, zoology concerning the structure, development and function of the plant and animal organisms, flora and fauna of Ukraine. Results of newly developed biophysical methods of biological research, biochemical data regarding metabolic regulation under the influence of different factors are presented.

For scientists, professors, aspirants and students.

Подано експериментальні дані про особливості будови, розвитку та функціонування рослинних і тваринних організмів, флору та фауну України, одержані на основі досліджень, що проводяться науковцями ННЦ "Інститут біології та медицини" у галузях фізіології рослин і тварин, генетики, ботаніки, зоології, мікробіології, вірусології. Викладено також нові дані стосовно біохімічних і біофізичних основ регуляції у клітинах і органах у нормі й після впливу різноманітних фізико-хімічних факторів, наведено результати нових методичних розробок.

Для викладачів, наукових співробітників, аспірантів та студентів.

Приведены экспериментальные данные об особенностях строения, развития и функционирования растительных и животных организмов, флору и фауну Украины, полученные на основе исследований, проводимых учеными УНЦ "Институт биологии и медицины" в области физиологии растений и животных, генетики, ботаники, зоологии, микробиологии, вирусологии. Изложены также новые данные о биохимических и биофизических основах регуляции в клетках и органах в норме и после воздействия различных физико-химических факторов, приведены результаты новых методических разработок.

Для преподавателей, научных сотрудников, аспирантов и студентов.

EDITOR-IN-CHIEF	**Ostapchenko Lyudmila, D. Sci., Prof.**
EDITORIAL BOARD	**Torgalo Elizabeth, PhD; Sergii Vakal, PhD (Tech. Editor); Sandor Makai, Prof. Dr. habil. Dr. h.c. (Szombathely, Hungary); Ivan Boubriak, PhD (Oxford, United Kingdom); Khoperiay Viktiriay, Dr.Sc.; Volodymyr Ivanytsia, Dr.Sc., Professor Chair (Odessa, Ukraine); Dmytro Hovorun, Dr.Sc., Professor, Corresponding Member of the NASU, Deputy Director (Kyiv, Ukraine); Viktor Martynyuk, Dr.Sc., Professor; Mykola Makarchuk, Dr.Sc., Professor Head of the Chair; Nataliia Taran, Dr.Sc., Professor, Head of the Chair of Plant Biology; Andrii Sivolob, Dr.Sc., Professor; Veronika Dzhagan, PhD, Associate Professor; Andrei Moisieenok, Dr.Sc, Professor, Corresponding Member of the NASB (Grodno, Belarus)**
Editorial address	**ESC "Institute of Biology and Medicine", 2a, acad. Glushkov av., Kyiv, 03127, Ukrainian ☎ (38044) 521 35 98; www.biovestnik.com; bulletin.vestnik@gmail.com**
Approved by	**The Academic Council of the ESC "Institute of Biology and Medicine" 14.05.18 (Protokol № 9)**
Attestated by	**Higher Attestation Commission of Ukraine HAC Presidio decree № 1-05/3 (April 14th, 2010)**
Registared by	**Ministry of Justice of Ukraine. Registration certificate KV № 16053-4524 ПР (November 9th, 2009)**
Founded and Published	**Kyiv National Taras Shevchenko University, Kiev, Ukraine, Publishing and Printing Center "Kiev University". The certificate is entered in the State Register DK № 1103 (October 31th 2002)**
Publisher's Address	**Publishing and Printing Centre "Kiev University" (off. 43), 14 Taras Shevchenko av., Kiyv, 01601, Ukraine ☎ (38044) 239 31 72, 239 32 22; Fax: 239 31 28**
Abstracted and Indexed:	**Academic Keys, CiteFactor, Directory of Open Access Journals (DOAJ), E-Library.ru, Hinari, Geneva Foundation for Medical Education and Research, DRJI, Open Academic Journal Index (OAJI), Quality Open Access Market (QOAM), ResearchBib, Ulrich's Periodicals, WorldCat, Ukrainian scientific journals**

**© Taras Shevchenko National University of Kyiv,
Kyiv University Publishing and Printing Center, 2018**

ЗМІСТ

Гресько М.
Роль індивідуально-типологічних особливостей у сприйнятті радіаційної загрози 6

Міщенко Л., Дуніч А., Будзанівська І., Міщенко І.
Вірусні інфекції пшениці озимої та їх вплив на урожайність культур за умов змін клімату 11

Федорчук С., Лисенко О., Тукаєв С.
Нейродинамічнії психологічні властивості спортсменів-велосипедистів
з різним рівнем мобілізації в реакції на рухомий об'єкт 21

Шпенков О., Тукаєв С., Зима І.
Зміни активності головного мозку в гамма-діапазоні під час прослуховування рок-музики
зі зниженим рівнем низьких частот 27

Куценко Т., Насєдкін Д.
Виконання білінгвами-початківцями комбінованого тесту
із завданнями Струпа, Поффенберга, Сперрі рідною та іноземною мовами 33

Хоменко І., Косик О., Таран Н.
Вплив іонів кадмію та ессенціальних нанометалів
на фізіолого-біохімічні параметри рослин салату посівного 37

Бур'ян З., Гандзюра В., Трохимець В.
Структурно-функціональна організація угруповань літорального зоопланктону
верхів'я Кременчуцького водосховища в районі Канівського природного заповідника 45

Книр О., Філімонова Н., Макарчук М., Чебуркова А., Зима І., Кальниш В.
Особливості міжрегіональної взаємодії у головному мозку бійців
із черепно-мозковими травмами при здійсненні простої сенсомоторної реакції 50

Акуленко І., Стецька В., Сергійчук Т., Толстанова Г., Степанова Н.
Залежність кількісного вмісту оксалатдеградувальних бактерій
у фекальному біоптаті щурів від кількості оксалатів в раціоні харчування 55

Александров А., Конопельнюк В., Компанець І., Л. Остапченко.
Шлях біосинтезу серотоніну в головному мозку
за умов експериментального ожиріння викликаного довготривалим уведенням прогестерону 59

Царенко Т., Ракша Н., Кравченко О.
Матриксні металопротеїнази у патогенезі ішемічного інсульту,
ускладненого цукровим діабетом ІІ типу 63

СОДЕРЖАНИЕ

Гресько М.
Роль индивидуально-типологических особенностей в восприятии радиационной угрозы 6

Мищенко Л., Дунич А., Будзанивская И., Мищенко И.
Вирусные инфекции пшеницы и сои и их влияние на урожайность культур
в условиях изменений климата 11

Федорчук С., Лисенко О., Тукаев С.
Нейродинамические и психологические свойства спортсменов-велосипедистов
с различным уровнем мобилизации реакции на движущийся объект 21

Шпенков А., Тукаев С., Зима И.
Изменения активности головного мозга в гамма-диапазоне
при прослушивании рок-музыки с пониженным уровнем низких частот 27

Куценко Т., Наседкин Д.
Выполнение начинающими билингвами комбинированного теста
с задачами Струпа, Поффенберга, Сперри на родном и иностранном языках 33

Хоменко И., Косык О., Таран Н.
Влияние ионов кадмия и эссенциальных нанометаллов
на физиолого-биохимические параметры салата посевного 37

Бурьян З., Гандзюра В., Трохимец В.
Структурно-функциональная организация сообществ литорального зоопланктона
верховья Кременчугского водохранилища в районе Каневского природного заповедника 45

Книр А., Филимонова Н., Макарчук Н., Чебуркова А., Зима И., Кальниш В.
Особенности межполушарного взаимодействия в головном мозге бойцов
с черепно-мозговыми травмами при осуществлении простой сенсомоторной реакции 50

Акуленко И., Стецкая В., Сергийчук Т., Толстанова Г., Степанова Н.
Зависимость количественного состава оксалатдеградирующих бактерий
в фекальном биоптате крыс от количества оксалатов в рационе питания 55

Александров А., Конопельнюк В., Компанець И., Остапченко Л.
Путь биосинтеза серотонина в головном мозге крыс
в условиях экспериментального ожирения, вызванного длительным введением прогестерона 59

Царенко Т., Ракша Н., Кравченко О.
Матриксные металлопротеиназы в патогенезе ишемического инсульта,
отягощенного сахарным диабетом II типа 63

CONTENTS

Hresko M.
The role of individual-typological features in the perception of radiation threat 6

Mishchenko L., Dunich A., Budzanivska I., Mishchenko I.
Viral infection of winter wheat and soybean and their influence
on crop yield under climate change conditions 11

Fedorchuk S., Lysenko O., Tukaiev S.
Neurodynamic properties of cyclists with different levels of mobilizations
in the reaction to the moving object 21

Shpenkov O., Tukaev S., Zyma I.
EEG gamma-band spectral power changes during listening to the rock-music
with reduced low- frequency level 27

Kutsenko T., Nasiedkin D.
Performance by early bilinguals of the combined test with the tasks
of Stroop, Poffenberger, Sperry in the foreign and native languages 33

Khomenko I., Kosyk O., N. Taran.
The influence of cadmium and essential nanometals
on the physiological and biochemical parameters of lettuce plants 37

Burian Z., Gandziura V., Trokhymets V.
Structural-functional organization of littoral zooplankton community
of the upper Kremenchug Reservoir in the territory of Kaniv Nature Reserve 45

Knyr A., Filimonova N., Makarchuk M., Cheburkova A., Zyma I., Kalnysh V.
Features of interhemispheric functional connectivity in the brain of military man
with traumatic brain injury during the realization of a simple sensorimotor reaction 50

Akulenko I., Stetska V., Serhiychuk T., Tolstanova G., Stepanova N.
Dependence of quantitative composition of oxalate-degrading bacteria
in fecal biopsy of rats on the quanyity of oxalates in the diet 55

Aleksandrov A., Konopelniuk V., Kompanets I., Ostapchenko L.
Pathway in rat brains under experimental obesity caused long-term progesterone administration 59

Tsarenko T., Raksha N., Kravchenko O.
Matrix metalloproteinases in the development of ischemic stroke of the patients
with or without diabetes mellitusII type 63

УДК 159.923.072.42:612.821:614.8.026.1:614.876

М. Гресько, мол. наук. співроб.
ДУ "Національний науковий центр радіаційної медицини Національної академії медичних наук України", Київ, Україна

РОЛЬ ІНДИВІДУАЛЬНО-ТИПОЛОГІЧНИХ ОСОБЛИВОСТЕЙ У СПРИЙНЯТТІ РАДІАЦІЙНОЇ ЗАГРОЗИ

Метою дослідження було визначення ролі індивідуально-типологічних особливостей у сприйнятті радіаційної загрози. Проведено ретроспективний та порівняльний аналіз психометричних і нейрофізіологічних параметрів учасників ліквідації наслідків аварії (УЛНА) на ЧАЕС. У після аварійний період у ліквідаторів аварії на ЧАЕС відбувається деформація особистості, яка характеризується зростанням інтроверсії та нейротизму, загостренням характерологічних рис особистості та збільшенням кількості акцентуацій емотивного, педантичного, тривожного, циклотимного, дистимного і збудливого типу. Визначено церебральний нейрофізіологічний базис деструктивних індивідуально-типологічних характеристик особистості, який полягає у зростанні відносної та абсолютної спектральної потужності дельта-діапазону, зменшенні відносної та абсолютної спектральної потужності бета-діапазону та зниженні домінуючої частоти. Такі зміни можуть свідчити про органічне ураження головного мозку, переважно у кортиколімбічній системі. Доза опромінення позитивно корелювала із відносною спектральною потужністю дельта- і тета-діапазону, негативно з відносною та абсолютною спектральною потужністю бета-діапазону та домінуючою частотою. Таки риси особистості, як екстраверсія, нейротизм, циклотимність і збудливість позитивно корелюють із дозою опромінення. В УЛНА на ЧАЕС сприйняття радіаційних факторів є неадекватним: хвороби пов'язані із дією іонізуючого випромінювання, займають п'ятирангове місце в "Анкеті небезпек", небезпека від наявності радіаційних речовин у повітрі займає восьмирангове місце, у той час як небезпечні фактори "куріння" та "вживання алкоголю" займають останні рангові місця. Гіпертрофоване сприйняття радіаційної загрози позитивно корелює з такими рисами особистості, як емотивність, педантичність, демонстративність, тривожність та екзальтація.

Ключові слова: іонізуюче випромінювання, екстраверсія, інтроверсія, акцентуації характеру, учасники ліквідації наслідків аварії на ЧАЕС, електроенцефалографія.

Вступ. У 31 країні світу нараховується 441 діючий ядерний реактор загальною електричною потужністю 382,9 ГВт. 68 енергоблоків перебувають у стадії будівництва. У 1986 р. на території України сталась аварія на Чорнобильській атомній електростанції (ЧАЕС), якій за Міжнародною шкалою ядерних подій було присвоєно найвищий сьомий рівень небезпеки. У 2011 р. в Японії внаслідок потужного землетрусу та цунамі на АЕС Фукусіма-1 сталась аварія також сьомого рівня. На території проведення АТО розташовано декілька об'єктів з іонізуючим випромінюванням. Усі ці факти актуалізують питання вдосконалення критеріїв профвідбору осіб, які братимуть участь у ліквідації радіаційних інцидентів.

Найбільший інтерес представляє дослідження індивідуально – типологічних особливостей особистості, так як вони більш індивідуально стійкі та мають більше прогностичне значення. Індивідуально – типологічні особливості визначаються властивостями нервової системи та характером функціонування мозкових структур, що виражається в специфічності біоелектричної активності головного мозку.

Дослідженнями особистісних змін, розладів непсихотичного рівня та особливостей сприйняття радіаційної загрози в учасників ліквідації наслідків радіаційних інцидентів займались багато вчених [1–10]. Однак роль індивідуально-типологічних особливостей у сприйнятті радіаційної загрози залишилась не визначеною.

Матеріали та методи. У дослідженні брали участь 122 учасника ліквідації наслідків аварії (УЛНА) на ЧАЕС (1 група), вік на момент обстеження 54,50 ± 4,22, із дозою опромінення 15,33 ± 12,77 мГр; 76 УЛНА на ЧАЕС, які до того ж були евакуйовані із зони відчуження (2 група) вік на момент обстеження 55,53 ± 3,61, із дозою опромінення 24,81 ± 27,57 мГр; із рандомізованої вибірки осіб, які перебувають на обліку в клініко-епідеміологічному реєстрі (КЕР) державної установи "Національний науковий центр радіаційної медицини Національної академії медичних наук України (ННЦРМ). Групу порівняння становили 84 особи (3 група) у віці на момент обстеження 51,06 ± 3,37 роки, які не брали участі в ліквідації наслідків аварії на ЧАЕС.

Використовувались психометричні методи: методика діагностики характерологічних особливостей особистості Шмишека – Леонгарда; особистісний опитувальник Г. Айзенка (Eysenck Personality Inventor – EPI). Оцінка профілю особистості в групах проводилась тричі: до аварії на ЧАЕС (ретроспективно), одразу після аварії на ЧАЕС (ретроспективно) та на момент обстеження.

Усім досліджуваним записували комп'ютерну електроенцефалографію (ЕЕГ). Ці дослідження виконували в екранованому кабінеті ЕЕГ у першій половині дня у стані пасивного стану пацієнта. Обстежені не приймали психотропних препаратів протягом трьох діб до проведення психофізіологічних досліджень. Комп'ютерну ЕЕГ реєстрували за допомогою 16-канального аналізатора DX-4000 (Харків, Україна). Здійснювали візуальний і спектральний аналіз ЕЕГ. Епоха спектрального аналізу становила 60 с, частотний діапазон – 1–32 Гц. Із усіх ЕЕГ-записів до проведення аналізу видаляли артефактні фрагменти. Спектральний аналіз виконували із застосуванням загальноприйнятого методу швидкого перетворення Фур'є (Fast Fourier Transformation, FFT) [30–31]. Отримували показники абсолютної спектральної потужності (мкВ2·Гц-1) і домінуючої частоти (Гц) для всього діапазону частот (1–32 Гц), а також відносну (у %) спектральну потужність по основних частотних діапазонах: δ (1–4 Гц), θ (> 4–7 Гц), α (> 7–12 Гц) і β (> 12–32 Гц). Електронні таблиці Excel 2010 (MS Windows) було використано як структуру баз даних. Статистичний аналіз проведено у програмі Statistica 10.0 (StatSoft) за допомогою параметричних і непараметричних критеріїв.

Результати та обговорення. У результаті ретроспективного аналізу показників опитувальника Г. Айзенка (EPI) було виявлено зниження рівня екстраверсії та зростання рівня нейротизму в основних групах. У групі порівняння достовірних змін зазнав лише рівень екстраверсії (табл. 1.)

© Гресько М., 2018

***Таблиця* 1. Динаміка змін усереднених показників за особистісним опитувальником Г. Айзенка (EPI)**

Шкали	УЛНА (n=97)		УЛНА – евакуйовані (n=60)		Група порівняння (n=70)	
	До аварії [M ± SD]	на момент обстеження [M ± SD]	До аварії [M ± SD]	на момент обстеження [M ± SD]	До аварії [M ± SD]	на момент обстеження [M ± SD]
Екстраверсія/інтроверсія	12,66±4,04	9,24±3,56***	13,02±4,27	9,57±3,33***	11,46±3,38	9,16±3,27***
Нейротизм	8,75±4,07	14,73±4,73***	8,62±4,56	14,41±4,42***	8,69±4,18	9,06±4,26

Примітка: вірогідність розбіжностей: * – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001.

У результаті ретроспективного аналізу характерологічних особливостей за опитувальником Шмишека – Леонгарда, було виявлено загострення рис особистості та збільшення частоти акцентуацій. У групі УЛНА одразу після аварії на ЧАЕС зросла відносна частота застрягаючої, педантичної, збудливої та дистимної акцентуацій характеру. На сьогодні зменшилась відносна частота акцентуацій гіпертимного типу та зросла емотивного, педантичного, тривожного, циклотимного, дистимного та збудливого типу порівняно із доаварійним періодом (табл. 2).

У групі УЛНА (евакуйованих одразу після аварії) зросла відносна частота циклотимних і дистимних акцентуацій. На сьогодні зменшилась відносна частота гіпертимних акцентуацій та зросла емотивних, педантичних, тривожних, циклотимних, збудливих та дистимних акцентуацій (табл. 2).

У групі порівняння одразу після аварії достовірних змін не відбулось, нині лише зменшилась відносна частота гіпертимних акцентуацій (табл. 2).

***Таблиця* 2. Динаміка змін відносної частоти акцентуацій за опитувальником Шмишека – Леонгарда (> 18-ти балів)**

Шкали	УЛНА (n=97)			УЛНА – евакуйовані (n=60)			Група порівняння (n=66)		
	До аварії (%)	одразу після аварії (%)	на момент обстеження (%)	до аварії (%)	одразу після аварії (%)	на момент обстеження (%)	до аварії (%)	одразу після аварії (%)	на момент обстеження (%)
Гіпертимність	39,80	29,03	14,02***	50,00	32,14	23,81**	45,45	35,14	28,77*
Застрягання	22,45	38,71*	33,64	20,00	12,50	14,29	27,27	18,92	16,44
Емотивність	34,69	44,09	60,75***	35,00	42,86	55,56*	40,91	48,65	45,21
Педантичність	17,35	31,18*	40,19***	15,00	23,21	36,51**	22,73	27,03	32,88
Тривожність	2,04	6,45	11,21**	10,00	14,29	25,40*	6,06	5,41	8,22
Циклотимність	11,22	20,43	38,32***	10,00	25,00*	39,68***	13,64	18,92	9,59
Демонстративність	13,27	13,98	14,02	16,67	14,29	9,52	7,58	2,70	8,22
Збудливість	9,18	19,35*	31,78***	5,00	8,93	22,22**	10,61	13,51	8,22
Дистимність	5,10	21,51***	45,79***	8,33	21,43*	44,44***	6,06	8,11	15,07
Екзальтація	14,29	16,13	25,23	18,33	16,07	25,40	19,70	13,89	16,44

Примітка: вірогідність розбіжностей: * – p < 0,05; ** – p < 0,01; *** – p < 0,001.

Порівняльний аналіз показників комп'ютерної ЕЕГ виявив зростання відносної та абсолютної спектральної потужності дельта-діапазону, зменшення відносної та абсолютної спектральної потужності бета-діапазону та зниження домінуючої частоти у групі УЛНА (табл. 3). Зазначені зміни можуть указувати на зниження рівня функціональної активності головного мозку та швидкості психічних процесів. Однак у правій лобній ділянці в УЛНА спостерігається зниження абсолютної спектральної потужності дельта- та тета-діапазону, що може говорити про зростання негативних емоцій та реакцій уникання.

Отримані дані співвідносяться з результатами порівняльного аналізу ЕЕГ – параметрів УЛНА, проведеними в 1990-1995 рр. проф. К. М. Логановським, де було зазначено достовірне зростання абсолютної спектральної потужності дельта-активності та депресія абсолютної спектральної потужності бета-активності порівняно з нормою [11].

***Таблиця* 3. Порівняльна характеристика середніх значень показників ЕЕГ**

Показник	УЛНА (n=90) M±SD	t	p	Група порівняння (n=64) M±SD
F3 ВСП δ	24,47±7,08	2,00	0,05	22,27±6,21
F4 ВСП δ	25,01±7,42	2,18	0,05	22,58±5,90
F7 ВСП δ	25,53±6,23	3,01	0,001	22,63±5,40
O2 ВСП δ	19,94±6,55	2,15	0,05	17,83±5,16
F4 ВСП β	16,16±3,55	-2,20	0,05	17,55±4.26
F7 ВСП β	17,42±3,80	-2,73	0,01	19,28±4,62
T4 ВСП β	18,99±4,30	-2,22	0,05	20,58±4,49
F2 АСП δ	10,56±4,07	-3,04	0,001	12,88±5,40
F3 АСП δ	9,27±4,91	2,12	0,05	7,86±2,36
T4 АСП δ	10,18±4,03	2,22	0,05	8,86±3,00
F2 АСП θ	9,91±3,08	-2,14	0,05	11,11±3,85
F1 АСП β	7,56±2,62	-2,09	0,05	8,53±3,17
F2 АСП β	6,33±2,31	-2,78	0,01	7,55±3,10
F7 АСП β	6,94±2,34	-2,63	0,01	8,17±3,45

Закінчення табл. 3

Показник	УЛНА (n=90) M±SD	t	p	Група порівняння (n=64) M±SD
Т3 АСП β	6,91±7,98	-2,43	0,05	7,98±2,85
Т5 АСП β	6,30±2,22	-2,46	0,01	7,52±3,88
F3 ДЧ	7,62±0,71	-2,37	0,05	7,88±0,64
F4 ДЧ	7,59±0,70	-2,48	0,01	7,86±0,63
F7 ДЧ	7,59±0,64	-3,58	0,001	7,95±0,57
Т4 ДЧ	7,77±0,62	-2,68	0,01	8,04±0,62

Примітка: ВСП – відносна спектральна потужність; АСП – абсолютна спектральна потужність; ДЧ – домінуюча частота; δ – дельта-активність; β – бета-активність; θ – тета-активність; α – альфа-активність.

У групі УЛНА-евакуйованих спостерігається зростання відносної та абсолютної спектральної потужності дельта-активності, переважно в лівій лобно-скроневій ділянці та зниження домінуючої частоти (табл. 4).

***Таблиця* 4. Порівняльна характеристика середніх значень показників ЕЕГ**

Показник	УЛНА-евакуйовані (n=60) M±SD	t	p	Група порівняння (n=64) M±SD
F3 ВСП δ	25,58±8,22	2,55	0,01	22,27±6,21
F7 ВСП δ	24,93±6,71	2,12	0,05	22,63±5,40
F3 АСП δ	10,63±5,41	3,74	0,001	7,86±2,36
F4 АСП δ	9,78±3,70	2,15	0,05	8,48±3,02
Т4 АСП δ	10,47±4,15	2,48	0,01	8,86±3,00
F3 ДЧ	7,53±0,79	-2,72	0,01	7,88±0,64
F7 ДЧ	7,72±0,70	-1,97	0,05	7,95±0,57

Примітка: ВСП – відносна спектральна потужність; АСП – абсолютна спектральна потужність; ДЧ – домінуюча частота; δ – дельта активність.

У результаті кореляційного аналізу дози опромінення з параметрами біоелектричної активності головного мозку в групі УЛНА було виявлено позитивний зв'язок відносної спектральної потужності дельта-діапазону в лівій скроневій ділянці; тета-діапазону – у лівій скроневій та правій центральній ділянці. Негативний зв'язок доза опромінення мала із відносною спектральною потужністю бета-діапазону в скроневих та потиличних відведеннях, лівій лобній та правій тім'яній ділянці. Доза опромінення негативно корелювала з абсолютною спектральною потужністю дельта-діапазону в лівій лобній та правій центральній ділянці, бета-діапазону – у лобній, скроневій та потиличній ділянках та домінуючою частотою у скроневих відведеннях (табл. 5).

***Таблиця* 5. Коефіцієнти рангової кореляції між параметрами кЕЕГ та дозою опромінення в УЛНА (n = 84), середня доза опромінення 15,23 ± 12,74 мГр**

Параметри кЕЕГ	r	p	Параметри кЕЕГ	r	p
ВСП δ Т5	0,25	0,05	АСП β F1	-0,27	0,01
ВСП θ Т3	0,24	0,05	АСП β F2	-0,26	0,05
ВСП θ С4	0,26	0,05	АСП β F3	-0,27	0,01
ВСП θ Т5	0,22	0,05	АСП β F7	-0,23	0,05
ВСП β F3	-0,21	0,05	АСП β Т3	-0,33	0,001
ВСП β F7	-0,27	0,01	АСП β Т4	-0,30	0,01
ВСП β F8	-0,22	0,05	АСП β Т6	-0,29	0,01
ВСП β Т4	-0,23	0,05	АСП β О1	-0,23	0,05
ВСП β Т5	-0,25	0,05	АСП β О2	-0,25	0,05
ВСП β Р4	-0,29	0,01	ДЧ F7	-0,23	0,05
ВСП β О1	-0,22	0,05	ДЧ Т4	-0,23	0,05
ВСП β О2	-0,21	0,05	ДЧ Т5	-0,28	0,01
АСП δ F3	-0,21	0,05			
АСП δ С4	-0,24	0,05			

У групі УЛНА-евакуйованих кореляційних зв'язків дози опромінення з параметрами комп'ютерної ЕЕГ виявлено не було.

У результаті кореляційного аналізу отриманої дози опромінення та шкал особистісного опитувальника Г. Айзенка (EPI), а також характерологічного опитувальника Шмишека – Леонгарда у групі УЛНА одразу після аварії було виявлено позитивний зв'язок із екстраверсією ($r = 0,33$, $p < 0,001$) та гіпертимністю ($r = 0,27$, $p < 0,05$). На момент обстеження спостерігався прямий зв'язок із нейротизмом ($r = 0,23$, $p < 0,05$), циклотимністю ($r = 0,24$, $p < 0,05$) та збудливістю ($r = 0,26$, $p < 0,01$). У групі УЛНА евакуйованих достовірних кореляційних зв'язків виявлено не було.

Отже таки риси особистості, як екстраверсія, нейротизм, гіпертимність, циклотимність і збудливість зробили свій внесок у дезадаптивну поведінку осіб, які брали участь у ліквідації аварії на ЧАЕС. Висока зовнішня реактивність і низька інтрапсихічна активність, схильність до невиправданого ризику, емоційна нестійкість, схильність до панічних реакцій, відсутність послідовності в реалізації рішень, самовпевненість, труднощі із саморегуляцією та переоцінка своїх можливостей, характерні для вищезазначених психологічних характеристик особистості, могли сприяти порушенню регламенту аварійних робіт, нехтуванню захисними засобами, що в результаті могло призвести до додаткового опромінення.

Окрім кореляційного аналізу індивідуально-типологічних особливостей особистості із задокументо-

ваною дозою опромінення, проводили кореляційний аналіз з фактором гіпертрофованого сприйняття радіаційної загрози. Оцінку адекватності сприйняття радіаційної загрози проводили за допомогою "Анкети оцінки небезпек", де респонденти всіх груп оцінювали небезпеку від екологічних, соціальних, техногенних та побутових факторів (загалом 31 фактор).

Як видно з табл. 6, актуальний на сьогодні фактор "національні конфлікти" для УЛНА та УЛНА-евакуйованих не є настільки актуальним для респондентів групи порівняння. Серед усіх видів промисловості найменше викликає занепокоєння у респондентів усіх груп вугільна. Хімічна та атомна промисловість у усіх групах займає середнє положення в ранговій таблиці, окрім УЛНА, які приділяють більше уваги атомній промисловості, що можна пояснити великим відсотком "не добровольців" цієї групи (77,98 %). У групі УЛНА більше уваги приділяють хворобам, пов'язаним з іонізуючим випромінюванням, у той час як у групі УЛНА-евакуйованих та групі порівняння більш занепокоєні іонізуючим випромінюванням у повітрі.

***Таблиця* 6. Порівняльна характеристика рангових місць анкети небезпек**

Фактори	УЛНА (n = 109)	УЛНА-евакуйовані (n = 57)	Група порівняння (n = 71)
	Рангове місце	Рангове місце	Рангове місце
Злочини, пов'язані із насиллям	18	18	18
Транспортний рух	16	14	19
Нещасний випадок на роботі	27	28	20
Нещасний випадок у побуті	29	27	27
Вживання алкоголю	31	31	31
Куріння	30	30	29
Використання ліків	26	24	30
Вживання наркотиків	25	29	26
Нестача лікарів	20	19	22
Національні конфлікти	**21**	**26**	**17**
СНІД	22	22	23
Усі види забруднення довкілля	4	3	8
Безробіття	17	20	4
Підвищення цін	3	13	2
Зниження рівня життя	2	7	3
Відсутність або нестача необхідних харчів	24	25	21
Використання їжі та води	19	17	24
Хімічна промисловість	14	16	12
Атомна промисловість	**9**	**15**	**15**
Вугільна промисловість	28	21	28
Наявність хімічних речовин: – у повітрі;	7	6	5
– у воді;	6	2	6
– у ґрунті;	12	4	11
– у продуктах	1	5	1
Хвороби, пов'язані із хімічними речовинами	8	1	7
Наявність радіоактивних речовин: – у повітрі;	**15**	**8**	**9**
– у воді;	**11**	**11**	**13**
– у ґрунті;	**13**	**9**	**14**
– у продуктах	**10**	**12**	**16**
Хвороби, пов'язані з іонізуючим випромінюванням	**5**	**10**	**10**
Особисті проблеми та турботи	23	23	25

Кореляційний аналіз суми усереднених значень радіаційних факторів із профілем особистості показав у групі УЛНА одразу після аварії позитивний зв'язок з емотивністю, педантичністю, тривожністю та циклотимністю, а на момент обстеження – з екстраверсією, нейротизмом, педантичністю, тривожністю, циклотимністю, збудливістю та екзальтацією. У групі УЛНА-евакуйованих радіаційний фактор корелював тільки з рівнем тривожності на момент обстеження. У групі порівняння радіаційний фактор корелював із демонстративністю одразу після аварії та нейротизмом на момент обстеження (табл. 7).

***Таблиця* 7. Кореляційні взаємозв'язки суми радіаційних факторів зі шкалами опитувальників Г. Айзенка (EPI) та Шмишека – Леонгарда**

Шкали	УЛНА		УЛНА-евакуйовані		Група порівняння	
	R	p	R	p	R	p
Одразу після аварії:						
Емотивність	0,21	0,05				
Педантичність	0,22	0,05				
Тривожність	0,22	0,05				
Циклотимність	0,40	0,001				
Демонстративність					0,51	0,001
На сьогодні:						
Екстраверсія/ інтроверсія	0,25	0,01				
Нейротизм	0,39	0,001			0,37	0,001
Педантичність	0,28	0,001				
Тривожність	0,33	0,001	0,28	0,05		
Циклотимність	0,39	0,001				
Збудливість	0,28	0,001				
Екзальтація	0,25	0,01				

Отже, таки риси особистості, як екстраверсія, нейротизм, емотивність, педантичність, циклотимність, демонстративність, тривожність, збудливість та екзальтація сприяють формуванню неадекватного сприйняття радіаційної загрози. Емоційна нестійкість, схильність до надлишкової вразливості та чутливості, інертність психічних процесів, послаблений самоконтроль, схильність до панічних реакцій та суб'єктивність оцінок, відсутність меж між вимислом та реальністю, низька стресостійкість та відчуття безпорадності характерні зазначеним психологічним типам і сприяють гіпертрофованому сприйняттю радіаційної небезпеки.

Висновки. У результаті ретроспективного аналізу в УЛНА та УЛНА-евакуйованих із зони відчуження було виявлено інтрапсихічні зміни особистості, які із плином часу лише поглиблювались і характеризувались загостренням характерологічних рис особистості та збільшенням кількості акцентуацій емотивного, педантичного, тривожного, циклотимного, збудливого й дистимного типу.

Для УЛНА та УЛНА-евакуйованих характерно зростання відносної й абсолютної спектральної потужності дельта-діапазону, зменшення відносної та абсолютної спектральної потужності бета-діапазону та зниження домінуючої частоти. Доза опромінення має позитивний зв'язок із відносною спектральною потужністю дельта- і тета-діапазону та негативний із абсолютною спектральною потужністю дельта-діапазону, відносною і абсолютною спектральною потужністю бета-діапазону та домінуючою частотою.

Таки риси особистості, як екстраверсія, нейротизм, циклотимність і збудливість сприяють збільшенню ризику опромінення, а емотивність, педантичність, демонстративність, тривожність та екзальтація сприяють формуванню гіпертрофованого сприйняття радіаційної загрози.

Список використаних джерел:

1. Логановський К. М. Психологічні і нейропсихологічні ефекти іонізуючої радіації / К. М. Логановський // Новая медицина тысячелетия. – 2013. – № 1. – С. 30–35.
2. Осуховская Е. С. Клинико-психопатологические особенности расстройств личности у участников ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС в отдалённом периоде и их коррекция / Е. С. Осуховская // Арх. психіатрії. – 2003. – № 4(35). – С. 50–57.
3. Румянцева Г. М. Проблемы восприятия и субъективной оценки риска от ионизирующей радиации / Г. М. Румянцева, О. В. Чинкина // Радиационная гигиена. – 2009. – Т. 2. – № 3. – С. 50–58.
4. Буйков В. А. Анализ клинико-психологического статуса облученного населения Южного Урала в отдаленном периоде радиационного воздействия / В. А. Буйков, В. В. Колмогорова // Вестн. Ургу. – 2011. – № 42. – С. 69–72.
5. Решетникова Е. М. Психологические проблемы ликвидаторов аварии на ЧАЭС (1986) различных возрастных групп и опыт реабилитационной работы с ними / Е. М. Решетникова, В. В. Русановский, Л. А. Рудкевич // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2010. – № 12. – С. 372–374.
6. Bromet E. J. Emotional consequences of nuclear power plant disasters / E. J. Bromet // Health Phys. – 2014. – Vol. 106. – No. 2. – P. 206–210.
7. Perception of risk and subjective health among victims of the Chernobyl disaster / J. M. Havenaar, E. J. de Wilde, J. van den Bout, B. M. Drottz-Sjöberg, W. van den Brink // Soc. Sci. Med. – 2003. – Vol. 56. – No. 3. – P. 569–572.
8. Freudenberg L.S. Subjective perception of radiation risk / L. S. Freudenberg, T. Beyer // J Nucl Med. – 2011 Dec; 52 Suppl 2:29S – 35 S.
9. Perko T. Radiation risk perception:a discrepancy between the experts and the general population. / T. Perko // J Environ Radioact. – 2014. – Vol. 133. – P. 86–91.
10. Sjoberg L. Specifying factors in radiation risk perception // Scandinavian Journal of Psychology. – 2000. – Vol. 41. – P. 169–174.
11. Логановський К. М. Психічні розлади при дії іонізуючого випромінювання внаслідок Чорнобильської катастрофи: нейрофізіологічні механізми, уніфікована клінічна діагностика, лікування : автореф. дис. … д-ра мед. наук : 03.00.01 і 14.00.16 / Костянтин Миколайович Логановський ; Науковий центр радіаційної медицини АМН України. – Київ, 2002. – 50 с.

References (Scopus)

1. Loganovskiy K. PsihologIchnI I neyropsihologIchnI efektu IonIzuyuchoYi radIatsIYi // Novaya meditsina tyisyacheletiya. – 2013. – № 1. – S. 30–35.
2. Osuhovskaya E. Kliniko-psihopatologicheskie osobennosti rasstroystv lichnosti u uchastnikov likvidatsii posledstviy avarii na Chernobyilskoy AES v otdalYonnom periode i ih korrektsiya // Arh. psihIatrIYi. – 2003. – № 4(35). – S. 50–57.
3. Rumyantseva G., Chinkina O. Problemyi vospriyatiya i sub'ektivnoy otsenki riska ot ioniziruyuschey radiatsii // Radiatsionnaya gigiena. – 2009. – T. 2, № 3. – S. 50–58.
4. Buykov V., Kolmogorova V. Analiz kliniko-psihologicheskogo statusa obluchennogo naseleniya Yuzhnogo Urala v otdalennom periode radiatsionnogo vozdeystviya // Vestnik Urgu. – 2011. – № 2. – S. 69–72.
5. Reshetnikova E., Rusanovskiy V., Rudkevich L. Psihologicheskie problemyi likvidatorov avarii na ChAES (1986) razlichnyih vozrastnyih grupp i opyit reabilitatsionnoy rabotyi s nimi // Aktualnyie problemyi gumanitarnyih i estestvennyih nauk. – 2010. – № 12. – S. 372–374.
6. Bromet E. Emotional consequences of nuclear power plant disasters // Health Phys. – 2014. – Vol. 106, no. 2. – P. 206–210.
7. Havenaar J., Wilde E., J. van den Bout., Drottz-Sjöberg B., W. van den Brink. Perception of risk and subjective health among victims of the Chernobyl disaster // Soc. Sci. Med. – 2003. – Vol. 56, № 3. – P. 569–572.
8. Freudenberg L., Beyer T. Subjective perception of radiation risk / LS1. Freudenberg // J Nucl Med. – 2011 Dec; 52 Suppl 2:29S–35S.
9. Perko T. Radiation risk perception:a discrepancy between the experts and the general population // J. Environ Radioact. – 2014. – Vol. 133. – P. 86–91.
10. Sjoberg L. Specifying factors in radiation risk perception // Scandinavian Journal of Psychology. – 2000. – Vol. 41. – P. 169–174.
11. Loganovskiy K. PsihIchnI rozladi pri dIYi IonIzuyuchogo vipromInyuvannya vnaslIdok ChornobilskoYi katastrofi: neyroflzlologIchnI mehanIzmi, unIfIkovana klInIchna dIagnostika, lIkuvannya : avtoref. dis. d-ra med. nauk : 03.00.01 I 14.00.16 / Kostyantin Mikolayovich Loganovskiy ; Naukoviy tsentr radIatsIynoYi meditsini AMN UkraYini. – KiYiv, 2002. – 50 s.

Надійшла до редколегії 12.03.2018
Отримано виправлений варіант 17.04.2018
Підписано до друку 18.04.2018

Received in the editorial 12.03.2018
Received a revised version on 17.04.2018
Signed in the press on 18.04.2018

М. Гресько, млад. науч. сотруд.
ГУ "Национальный научный центр радиационной медицины Национальной академии медицинских наук Украины", Киев, Украина

РОЛЬ ИНДИВИДУАЛЬНО-ТИПОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ В ВОСПРИЯТИИ РАДИАЦИОННОЙ УГРОЗЫ

Цель исследования: определить роль индивидуально-типологических особенностей в восприятии радиационной угрозы. Проведен ретроспективный и сравнительный анализ психофизиологических характеристик участников ликвидации последствий аварии (УЛПА) на ЧАЭС. В послеаварийный период у ликвидаторов аварии на ЧАЭС происходит деформация личности, которая характеризуется ростом интроверсии и нейротизма, заострением характерологических черт личности и увеличением количества акцентуаций эмотивного, педантичного, тревожного, циклотимного, дистимного и возбудимого типа. Определен нейрофизиологический базис индивидуально-типологических характеристик личности, который заключается в росте относительной и абсолютной спектральной мощности дельта-диапазона, уменьшении относительной и абсолютной спектральной мощности бета-диапазона и снижении доминирующей частоты. Такие изменения могут свидетельствовать об органическом поражении головного мозга, преимущественно в кортико-лимбической системе. Доза облучения положительно коррелировала с относительной спектральной мощностью дельта- и тета-диапазона, негативно с относительной и абсолютной спектральной мощностью бета-диапазона и доминирующей частотой. Такие черты личности, как экстраверсия, нейротизм, циклотимность и возбудимость положительно коррелируют с дозой облучения. В УЛНА на ЧАЭС восприятие радиационных факторов является неадекватным: болезни, связанные с действием ионизирующего излучения, занимают пятиранговое место, опасность от наличия радиационных веществ в воздухе – восьмиранговое место, в то время как опасные факторы "курение" и "употребление алкоголя" занимают последние ранговые места. Гипертрофированное восприятие радиационной угрозы положительно коррелирует с такими чертами личности, как емотивность, педантичность, демонстративность, тревожность и экзальтация.

Ключевые слова: ионизирующее излучение, экстраверсия, интроверсия, акцентуации характера, участники ликвидации последствий аварии на ЧАЭС, электроэнцефалография.

M. Hresko, junior science collaborator
SI "National research center for radiation medicine of national academy of medical sciences of Ukraine", Kyiv, Ukraine

THE ROLE OF INDIVIDUAL-TYPOLOGICAL FEATURES IN THE PERCEPTION OF RADIATION THREAT

The object of the study was to determine the role of individual typological features in the perception of the radiation threat. A retrospective and comparative analysis of the psychometric and neurophysiological parameters of participants in the liquidation of the Chernobyl accident (liquidators) was conducted. In the post-accident period the liquidators have a deformation of the personality, which is characterized by the growth of introversion and neuroticism, the sharpening of the character traits of the personality and the increase in the number of accentuations of the emotiveness, pedantry, anxiety, cyclothymia, dysthymia and excitability type. The neurophysiological basis of individual-typological characteristics of personality is defined. Which consists in the growth of the relative and absolute spectral power of the delta band, a decrease in the relative and absolute spectral power of the beta band and a decrease in the dominant frequency. Such changes may indicate an organic lesion of the brain, mainly in the cortico-limbic system. The radiation dose positively correlated with the relative spectral power of the delta and theta band, negatively with the relative and absolute spectral power of the beta band and the dominant frequency. Such features of personality as extraversion, neuroticism, cyclothymia and excitability are positively correlated with the dose of irradiation. At the liquidators, the perception of radiation factors is inadequate: diseases associated with the action of ionizing radiation occupy the fifth rank, the danger from the presence of radiation in the air is rank 8, while the dangerous factors "smoking" and "alcohol use" occupy the last ranked places. The hypertrophied perception of the radiation threat positively correlates with personality traits, such as emotiveness, pedantry, demonstrativeness, anxiety and exaltation.

Key words: ionizing radiation, extraversion, introversion, character accentuation, liquidators of the Chernobyl accident, electroencephalography.

УДК *578+* **633.11+ 633.34**

Л. Міщенко, д-р біол. наук, А. Дуніч, канд. біол. наук,
І. Будзанівська, д-р біол. наук
ННЦ "Інститут біології та медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
І. Міщенко, канд. екон. наук
Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ, Україна

ВІРУСНІ ІНФЕКЦІЇ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ І СОЇ ТА ЇХ ВПЛИВ НА УРОЖАЙНІСТЬ КУЛЬТУР ЗА УМОВ ЗМІН КЛІМАТУ

Зміни клімату впливають на рівень шкодочинності хвороб рослин. Навколишнє середовище має значну дію не тільки на рослини, а й на патогенні організми та їхні вектори. Тому вивчення вірусів, урожайності та продуктивності рослин і агрокліматичних змін має бути комплексним. Метою дослідження було вивчення вірусів рослин озимої пшениці та сої, їхньої урожайності в умовах інфікування вірусами та змін клімату Полтавщини. Методи: біометричні, імуноферментний аналіз, екстракція РНК із рослинного матеріалу, ЗТ-ПЛР, сиквенування, філогенетичний аналіз, статистичні методи. Результати: установлено, що найпоширенішими та шкодочинними для культури пшениці є вірус смугастої мозаїки пшениці, для сої – вірус мозаїки сої. Уперше в Україні досліджено урожайність рослин пшениці озимої та сої за умов ураженості вірусами та змін кліматичних умов Полтавської області. Відмічено залежність між ГТК (гідротермічний коефіцієнт Селянинова), ураженістю вірусними хворобами і урожайністю рослин пшениці озимої та сої. Показано, що трансгенна соя сорту Грімо уражується вірусом мозаїки сої, який вдвічі знижує її урожайність. Досліджено молекулярно-генетичні властивості ізоляту вірусу мозаїки сої GRP-17 та встановлено, що він має спільне походження з іранськими, американськими, китайськими ізолятами та ізолятом із України. Установлено, що порівняно з усіма взятими для аналізу послідовностями ізолятів вірусу мозаїки сої, виявлені амінокислотні заміни у гені капсидного білка GRP-17 є унікальними. Висновки: проведено дослідження аналізу метеорологічних показників у агроценозі та встановлено, що урожайність культур пшениці й сої тісно пов'язана із співвідношенням суми опадів і температури повітря (ГТК). Від цих показників також залежала й частота виявлення вірусів, адже вони мають прямий вплив на комах-переносників вірусів. Зміни на молекулярному рівні у гені капсидного білка ізолята GRP-17 можуть бути задіяні у його шкодочинності та здатності до ураження трансгенних рослин сої.

Ключові слова: ВСМП, ВЖКЯ, ВМС, урожайність, зміни клімату, гідротермічний коефіцієнт.

Вступ. Сільськогосподарські екосистеми перетворюють світло, воду, вуглекислий газ і поживні речовини в різноманітні рослинні продукти, наприклад, вуглеводи, білки, крохмаль тощо. Проте зміна клімату впливає на доступність води, температуру та атмосферну концентрацію CO_2, що, у свою чергу, безпосередньо впливає на процеси росту рослин і, нарешті, на їхню здатність ефективно виробляти білок, крохмаль та інші рослинні продукти, які є цінними для харчування людини [14]. Ці ефекти особливо важливі для зернових та зернобобових культур, адже в Україні серед сільськогосподарських економічно важливих культур вони займають провідне місце. Стратегічно важливими культурами є пшениця і соя. В аграрному секторі України пшениця займає найбільші посівні площі, а за обсягами виробництва сої наша країна займає перше місце в Європі та восьме – у світі.

Питання змін клімату актуальне і для нашої країни, адже останніми роками спостерігається дія аномальних кліматичних явищ, що створюють ряд істотних проблем для виробництва зерна. Так, пізні весняні приморозки 1999, 2001 та 2004 рр., довготривала льодова кірка у 2003 р., перезволоження у червні 2001, 2006 та дефіцит вологи у вересні – жовтні 2005, 2007 і 2011 рр. призвели до катастрофічного стану посівів пшениці озимої та значних фінансових збитків за недобору зерна [2]. Сучасне потепління спричиняє значну зміну агрокліматичних умов росту, розвитку та формування продуктивності сільськогосподарських культур. Воно супроводжується істотним підвищенням температури повітря у зимові місяці, збільшенням кількості тривалих відлиг, часового зрушення розвитку природних процесів, змінами тривалості сезонів року, подовженням безморозного періоду та тривалості вегетаційного періоду сільськогосподарських культур, збільшенням теплозабезпеченості вегетаційного періоду тощо. Більше 30 % території України із найбільш родючими землями, де зосереджено виробництво близько 65 % товарного зерна, знаходиться у зоні недостатнього зволоження. Основною особливістю періоду потепління стала нерівномірність випадіння опадів усередині року і за окремі роки, що призвело до збільшення кількості засушливих явищ. Було показано, що клімат України має значну чутливість до зміни глобального клімату. Виявлено, що зміни річної температури в бік потепління за столітній період становлять у Поліссі й Лісостепу 0,7–0,9 °С, а у Степу – 0,2–0,3 °С.

© Міщенко Л., Дуніч А., Будзанівська І., Міщенко І., 2018

Тому проблема оцінки впливу очікуваних змін клімату на агрокліматичні умови вирощування, урожайність та валові збори зерна сільськогосподарських культур є надзвичайно актуальною [8].

Відомо, що такі кліматичні зміни мажуть суттєво впливати на урожайність. Так, продуктивність зернових культур тісно пов'язана з наявністю опадів і температур протягом вегетаційного періоду. Установлено, що опади на вегетативній стадії є позитивним чинником для врожайності зерна, тоді як вплив високих температур призводить до її зниження [13, 29]. Підвищення температури, яка вище оптимальної на кожен 1 °С, негативно впливає на врожайність пшениці із прогнозованим 5,3 % [17] та 6 % [9] зменшення врожайності. У пшениці вплив морозу або високих температур під час запилення суттєво впливає на урожайність [22, 23].

Кліматичні зміни клімату впливають на рівень збитків від хвороб рослин, тому що навколишнє середовище істотно позначається не тільки на рослинах, а й на патогенах та їх переносниках. Поява, поширеність, шкідливість фітовірусних захворювань, а також подальша ко-еволюція рослин та їх патогенів, яка веде до змін видового складу вірусів у певному регіоні, появи відмінностей у властивостях вірусних ізолятів, виникнення епіфітотій прямо залежать від змін, пов'язаних із глобальним потеплінням (підвищення температури, зміни кількості атмосферних опадів, підвищення рівня CO_2 і озону, посуха тощо) [12, 18, 24]. Проте з них лише декілька робіт присвячено вірусам злакових [10, 21, 26–28], та жодної – вірусам сої. Зазначимо, що ці патогени передаються векторами: вірус жовтої карликовості ячменю (ВЖКЯ) та вірус мозаїки сої (ВМС) – попелицями, вірус смугастої мозаїки пшениці (ВСМП) – мікроскопічними кліщами. У зв'язку із цим, зміни впливу клімату можуть опосередковано впливати на інтенсивність і розповсюдженість ВСМП-, ВЖКЯ- та ВМС-хвороб через вплив на розмноження/виживання їх переносників. Так, в умовах м'якої зими відмічається висока інтенсивність міграції попелиць весною та висока частота випадків ураження рослин. Шкідливість вірусних хвороб великою мірою визначається кількістю інокулюму і тривалістю інфекції, на які впливає зимове виживання його хазяїв. Для деяких вірусів підвищені температури також викликають жорсткіший розвиток симптомів. Відсоток виживання попелиць збільшується за умови більш м'якої зими, а вищі весняні та літні температури підвищують їх розвиток і репродуктивний рівень та призводять до більшої інтенсивності хвороби. М'які зими збільшують виживання бур'янів, які є резерваторами вірусів. Підвищення частоти та інтенсивності літніх штормів із сильним вітром, дощем і градом збільшить пошкодження рослин, що спричинить підвищення частоти передавання вірусів механічним шляхом та інвентарем.

В останні роки в Україні, і зокрема, на Полтавщині, стало добре помітним, що пшениця озима практично не вимерзає, але потерпає від значних перепадів температур у фазах виходу в трубку та початку колосіння [3, 4, 19], що призводить до значних економічних збитків. У зв'язку зі змінами клімату нерідко важко відрізнити симптоми вірусних інфекцій від інших абіотичних чинників. Тому діагностика вірусних інфекцій пшениці та сої є тема давня й водночас нова.

Зважаючи на вищесказане, метою роботи було дослідити віруси рослин озимої пшениці та сої, їх урожайності в умовах інфікування вірусами та змін кліматичних умов Полтавської області.

Матеріали і методи. Моніторинг рослин сої 25-ти сортів та посівів пшениці озимої (50 сортів) у Полтавській області проводили методом візуальної діагностики [6]. У дослідженнях були задіяні понад 50 сортів пшениці: Донська напівкарликова, Українка полтавська, Смуглянка, Шестопалівка, Розкішна, Василина, Руссія, Богдана, Чайка, Вдала, Полтавчанка, Вільшана тощо. Біометрію, урожай і його структуру проводили загальноприйнятими методами.

Метеорологічні дані (сума опадів, сума активних температур, ГТК за вегетацію) були надані з агрометпосту Устимівської дослідної станції рослинництва, Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААНУ, Полтавська обл.

Гідротермічний коефіцієнт Селянінова (ГТК) вираховували за формулою:

$$\text{ГТК}\frac{r}{0{,}1\sum t > 10},$$

де r – сумарна кількість опадів за період вегетації (травень – серпень), мм;

$\sum t > 10$ – сума середньодобових температур повітря понад 10°С за той самий період.

Ідентифікацію вірусів здійснювали за допомогою твердофазного імуноферментного аналізу (сендвіч-варіант) із використання комерційних тест-систем до ВСМП, ВЖКЯ-PAV, ВМС фірми Loewe (Німеччина). Результати реакції реєстрували на рідері Termo Labsystems Opsis MR (США) із програмним забезпеченням Dynex Revelation Quicklink при довжинах хвиль 405/630 нм. За достовірні приймали значення, що перевищували негативний контроль у три рази [11].

Виділення сумарної РНК проводили за стандартною методикою з використанням комерційного набору Genomic DNA purification kit (Thermo Scientific, USA) згідно з рекомендаціями виробника.

ЗТ-ПЛР проводили у два етапи. Зворотну транскрипцію проводили, застосовуючи RevertAid Reverse Transcriptase – генетично модифіковану MMuLV RT (Thermo Scientific, США). При проведенні ПЛР використовували специфічні олігонуклеотидні праймери SMV-CPf: 5'-CAAGCAGCAAAGATGTAAATG-3') і SMV-CPr: 5'-GTCCATATCTAGGCATATACG-3', очікуваний розмір продукту ампліфікації ДНК-469 п. н [25]. Ампліфікацію ділянки гену капсидного білка ВМС здійснювали, використовуючи Dream Taq PCR Master Mix (2x) buffer (що містить Dream Taq DNA polymerase, 2X Dream Taq buffer, 0,4 mM кожного із dNTP та 4 mM of $MgCl_2$), 7,5 µl стерильної води, 1 µl кожного праймера (10 µM), та 3 µl of кДНК. Режим ампліфікації такий: денатурація кДНК (3 хв 95^{0}С), наступні 30 циклів 30 с за 95^{0}С денатурація, відпал праймерів (30 с за 55^{0}С), синтез комплементарних ланцюгів ДНК (45 с за 72^{0}С), елонгація – 72^{0}С 10 хв.

Продукти ампліфікації (кДНК) очищали за допомогою набору реактивів QIAquick Gel Extraction Kit (Qiagen, Великоа Британія). Сиквенування очищених ампліфікованих фрагментів проводили на аналізаторі 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA).

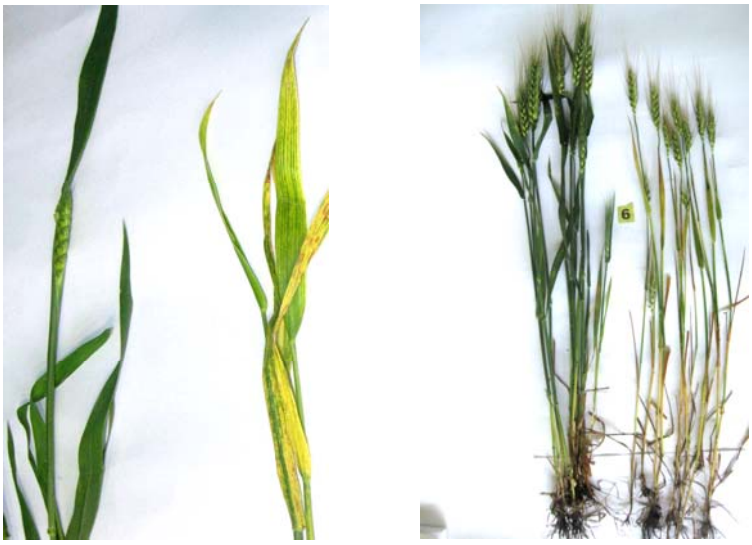
Ідентифікацію та порівняння отриманих нуклеотидних послідовностей із послідовностями ізолятів ВМС із Генбанку проводили за допомогою BLAST-аналізу (http:// www.ncbi.nlm.him.gov). Ізоляти ВМС, використані у даному дослідженні, подано у табл. 1. Філогенетичний аналіз здійснювали за допомогою програмного пакета MEGA 7. Вирівнювання послідовностей здійснювали за допомогою програми Clustul W, вбудованої у MEGA 7. Філогенетичні дерева конструювали методом максимальної правдоподібності (maximum likelihood, ML) [16] з використанням найоптимальніших моделей. Для перевірки достовірності побудованих дерев застосовували бутстреп-тест із 1000 бутстреп-реплікаціями. Багаторазове вирівнювання амінокислотних послідовностей ді-

лянки гену CP ізолятів/штамів ВМС здійснено за допомогою програми BioEdit.

Відсоток подібності нуклеотидних послідовностей були представлені як кольорові блоки, використовуючи програмний пакет SDT v.1 (Sequence Demarcation Tool Version 1.1).

Статистичний аналіз експериментальних даних проводили за параметричними критеріями нормального розподілу варіант, стандартне відхилення середніх значень – за загальноприйнятою методикою із використанням комп'ютерної програми управління базами даних MS EXCEL 2000. Для перевірки достовірності побудованих дерев застосовували бутстреп-тест із 1000 бутстреп-реплікаціями.

Результати та обговорення. Результати моніторингу полів пшениці озимої ВЖКЯ і ВСМП із року в рік змінюють один одного, а випадків ко-інфекції цих вірусів нами не зафіксовано [19]. ВСМП-інфіковані рослини мали симптоми світло-зелених і жовтих смуг різної довжини, що поширюються паралельно до жилкування та характерної хлоротичності (рис. 1).



а б

Рис. 1. Симптоми ВСМП на рослинах пшениці озимої:
а – фаза початку колосіння, ліворуч здорові, праворуч – хворі; б – сорт Смуглянка у фазі колосіння

Обстеження рослин сої 25-ти сортів в умовах Полтавської області показали наявність симптомів зморшкуватості та мозаїки листової пластинки. Результати ІФА і ЗТ-ПЛР показали, що рослини інфіковані вірусом мозаїки сої [20]. Серед протестованих сортів нашу увагу привернув той факт, що вірусом мозаїки сої була уражена трансгенна соя Грімо, на якій спостерігали симптоми зморшкуватості й пухирчастості листкової пластинки (рис. 2).

Рис. 2. Симптоми ВМС-інфекції на трансгенних рослинах сої сорту Грімо

Насіння (зерна) ВМС-інфікованих рослин сої Грімо відрізнялися навіть візуально і характеризувалися плямистістю та зморшкуватістю (рис. 3).

а б

Рис. 3. Насіння сої сорту Грімо:
а – зібрано із рослин, уражених ВМС; б – зі здорових

Наступним етапом було дослідити вплив вірусної інфекції на урожайність і продуктивність рослин пшениці та сої. У ВСМП-інфікованих рослин пшениці сформувалися короткі колоси: майже вдвічі коротші, ніж у здорових. Зерна із рослин, уражених вірусною інфекцією, виглядають дрібними, щуплими і зморшкуватими (рис. 4).

а б

Рис. 4. Вплив ВСМП інфекції на формування зерен (а) і колосся (б) озимої пшениці сорту Поліська 90: здорові рослини – 15; уражені вірусними інфекціями – 16. Зерна: верхній ряд – здорові рослини, нижній – уражені вірусними інфекціями

Установлено, що вірусінфіковані рослини пшениці істотно відрізнялися від здорових за такими біометричними показниками і структурою урожаю, як довжина колоса, кількість колосків, зерен та їхньою масою в колосі (табл. 1).

***Таблиця* 1. Порівняльна характеристика продуктивності здорової та вірусінфікованої пшениці сорту Смуглянка**

Варіант	Показники продуктивності			
	довжина колоса, см	кількість колосків, шт.	кількість зерен у колосі, шт.	маса зерен у колосі, г
Здорові рослини /контроль/	7,7±0,6	13,7±1,4	33,3±3,4	1,67±0,2
Інфіковані ВСМП рослини	4,4±0.4	8,6±0,7	14,1±1,2	0,48±0,1

Кількість колосків у колосах інфікованих рослин у 1,6 рази менша, ніж у здорових; кількість зерен у 2,4, а їхня вага – у 3,5 рази менша, ніж у здорових рослин (табл. 1). За даними спеціальних спостережень, проведених В. А. Заболотною у результаті ураження ВСМП сорту Іллічівка висота рослин зменшилася із 94,3 до 83,2 см, довжина колосу – із 41 до 26, а маса зерен із одного колосу – із 1,8 до 0,9 г. Таким чином, продуктивність колосу вцілілих рослин зменшилася вдвічі [1]. Формування миршавого (щуплого) зерна у вірусінфікованих рослин прямо пов'язано із порушенням процесів фотосинтезу, асиміляції, зокрема вуглеводного обміну і може вважатися одним із діагностичних показників вірусної інфекції [5, 7].

Урожайність рослин пшениці, уражених ВСМП, також суттєво знижена порівняно із здоровими – у 2,3 рази (табл. 2).

***Таблиця* 2. Урожайність озимої пшениці сорту Донська напівкарликова та сої Грімо у виробничих умовах Полтавської області, ц/га**

Варіант	Пшениця	Соя	
		2016 р.	2017 р.
Здорові рослини	67,4	26,3	13,1
Вірусінфіковані	28,9	18,7	6,1

При дослідженні урожайності сої увагу було зосереджено на сорті Грімо, оскільки це трансгенна соя, яка нині широко культивується у господарствах усіх форм власності. Досліджений ізолят ВМС GRP-17 призвів до втрат урожаю сої Грімо в дуже посушливому 2017 р. у 2,1 рази у Полтавській області. Так, урожай умовно здорових рослин становив 13,1 ц/га, а ВМС-інфікованих – 6,1 ц/га (табл. 2). А в менш посушливому 2016 р. ураження рослин сої вірусними інфекціями призвело до зменшення урожаю зерна сої в 1,4 рази (табл. 2). Вплив вірусу мозаїки сої на структуру урожаю та продуктивність досліджені на сорті сої Кано (табл. 3).

***Таблиця* 3. Вплив вірусу мозаїки сої на структуру урожаю та продуктивність сої сорту Кано**

Варіант	Гілкування, шт.	Висота стебла до 1-го боба, см	Висота рослини, см	Кількість бобів на рослині, шт..					Всього зерен, шт.і	Маса зерен з однієї рослини, г	Маса 1000 зерен, г
				всього	із 1-ю зерниною	із 2-ма зернинами	із 3-ма зернинами	з 4-ма зернинами			
Здорові рослини	3,2 ±0,8	10,4 ±1,8	93,5 ±4,2	48,0 ±4,0	6,0 ±1,0	23,0 ±3,0	18,0 ±2,0	2,0	114,0 ±6,0	18,40 ±2,13	173 ±15
Вірусінфіковані рослини	-	8,2 ±1,5	82,3 ±3,4	27,0± 3,0	6,0± 1,0	15± 2,0	10,0± 2,0	-	60,0 ±5,0	7,18 ±1,10	126 ±12

Виявлено, що у вірусінфікованих рослин не відбувалося гілкування, на відміну від здорових. Крім того, ВМС-інфекція зменшує кількість бобів і кількість зерен у 1,9 рази, масу зерен із однієї рослини – у 2,6 рази та масу 1000 зерен – у 1,4 рази. У здорових рослин відмічено навіть невелику кількість бобів (два) із чотирма зернинами в бобі.

Визначено, що максимальна температура липня, мінімальна температура в серпні та загальна кількість опадів у липні – серпні є значними факторами, які впливають на продуктивність пшениці, сої та кукурудзи [15], а також на чисельність переносників вірусів. Тому для оцінки впливу на урожайність культур пшениці та сої увагу було зосереджено на показниках: сума опадів, сума активних температур, ГТК за вегетацію (травень – серпень). Аналіз цих метеорологічних даних показав, що порівняно з минулим роком 2017 р. характеризувався суттєво нижчим ГТК та дещо вищими температурами (рис. 5).

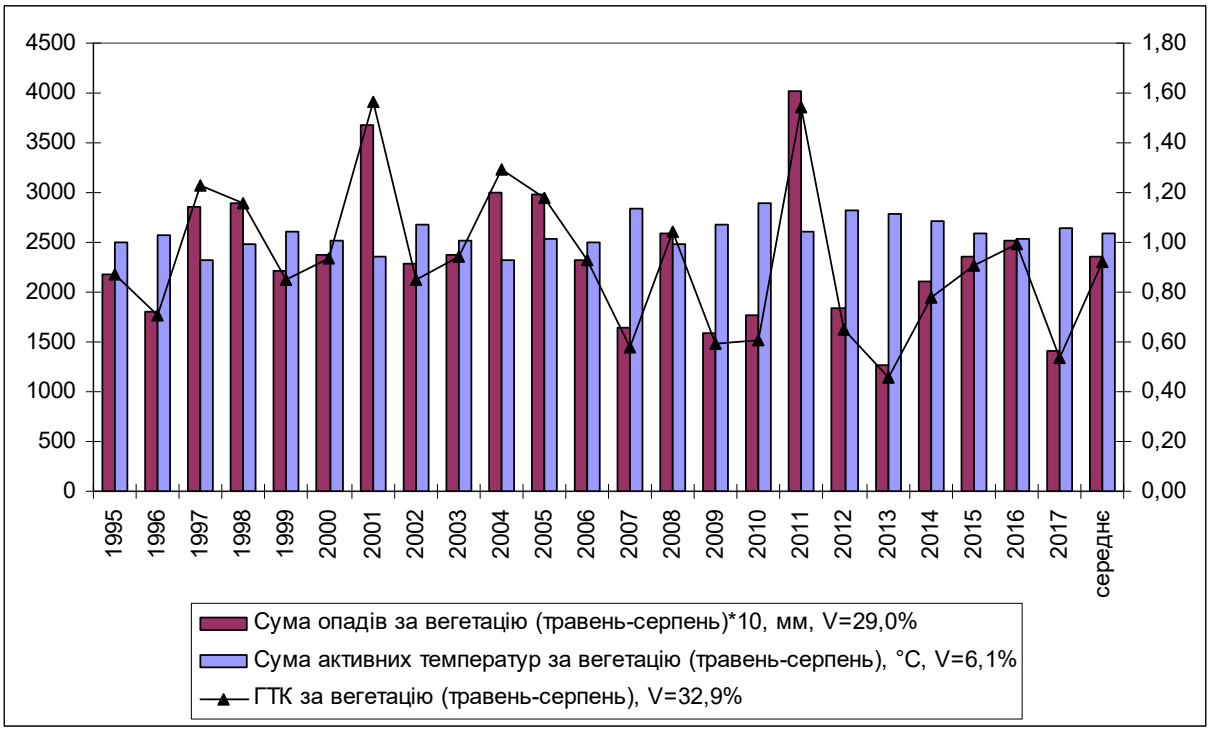


Рис. 5. Метеорологічні умови вегетаційних періодів (травень – серпень, 1995–2017 рр.)

Із рис. 5 добре помітно, що ГТК значно нижчий за одиницю був у 2007 (0,58), 2009 (0,59), 2010 (0,61), 2012 (0,65), 2013 (0,46 дуже посушлива зона), 2016 (0,99, що відповідає посушливій зоні) і 2017 рр.(0,53, дуже посушлива зона). Уважається, якщо ГТК більше 1, то вологозабезпеченість добра, а для лісостепової зони найкращим є цей показник (1,2–1,4). Із рис. 5 також помітно, що коефіцієнт варіації (V) для ГТК становить 32,9 %, що свідчить про значну його мінливість у період із 1995 по 2017 р. А за сумою активних температур за вегетацію мінливість була незначною, і коефіцієнт варіації становив лише 6,1 %. За сумою опадів за вегетацію

в цей самий період також відмічено значну мінливість (V = 29,0 %). Результати наших досліджень показали, що врожайність сої у 2016 р (посушливий рік) була вдвічі вищою за урожай 2017 р. (дуже посушливий рік). Урожай трансгенної сої сорту Грімо у 2016 р. був 26, 3 ц/га, а у 2017 – лише 13,1 ц/га у ФГ "Мир" (табл. 2). Зниження урожаю при вірусній інфекції було неоднакове у 2017 р. на різних сортах. 2017 рік вирізнявся великою кількістю попелиць – переносників вірусної інфекції. Відомо, що динаміка збільшення чисельності попелиць і кліщів зумовлюється головним чином гідротермічними умовами, які істотно впливають на цикл розвитку комах. Прохолодна та дощова погода влітку обмежує розмноження попелиць, а спекотна й суха погода сприяє їх більш ранній появі на рослинах [10]. Відмічено відповідну залежність між ГТК (гідротермічний коефіцієнт кліматолога Г. Т. Селянінова), ураженістю вірусними хворобами і урожайністю рослин пшениці озимої та сої, а саме: при зниженні ГТК менше 1 – збільшується ураженість рослин вірусними інфекціями та зменшується урожайність цих рослин.

Зважаючи на суттєве зменшення урожайності ВМС-інфікованих трансгенних рослин сої сорту Грімо, нами було проведено філогенетичний аналіз ділянки гена капсидного білка ізоляту ВМС GRP-17, виділеного із цих рослин. Показано, що ізолят GRP-17 мав найвищий відсоток подібності з ізолятами UA1Gr, Ar33, Lo3, VA2: за нуклеотидами – 97,2 %, за амінокислотними послідовностями – 95,8 % (табл. 4).

***Таблиця 4*. Відсоток подібності українського ізоляту ВМС GRP-17 із відомими ізолятами/штамами цього вірусу за нуклеотидними та амінокислотними послідовностями ділянки (430 п.н.) гена капсидного білка, %**

п/п	Назва ізоляту/ штаму ВМС	Номер доступу в Генбанку	Країна	Нуклеотиди	Аміно-кислоти
1	GRP – 17	MG940991	Україна	----	------
2	UA1Gr	JF431105	Україна	97,2	95,8
3	HB-S19	KR065491	Китай	95,9	95,8
4	XFQ014	KP710876	Китай	96,9	95,8
5	SC7-N	KP710868	Китай	89,8	95,8
6	A	KM886930	Польща	88,2	95,8
7	M	KM886929	Польща	96,9	95,8
8	Ar33	KF297335	Іран	97,2	95,8
9	Go11	KF135491	Іран	96,7	95,8
10	Lo3	KF135490	Іран	97,2	95,8
11	G1	FJ640977	США	88,5	95,8
12	G2	S42280	США	89,5	95,8
13	G3	FJ640978	США	88,2	95,8
14	G4	FJ640979	США	89,5	95,8
15	G5	AY294044	Півд. Корея	90,3	95,8
16	G5H	FJ807701	Півд. Корея	91,1	95,8
17	G6	FJ640980	США	89,5	95,8
18	G6H	FJ640981	Півд. Корея	88,5	95,1
19	G7	AY216010	США	88,5	95,1
20	G7A	FJ640982	США	88,5	95,1
21	G7d	AY216987	США	88,2	94,4
22	G7H-clone	FJ807700	Півд. Корея	90,3	95,8
23	Strain 1083	AY216481	США	96,2	95,8
24	VA2	AF200584	США	97,2	95,8
25	L	EU871724	Канада	89,5	95,8
26	L-RB	EU871725	Канада	89,3	95,8
27	NP-C-L	HQ166265	Канада	89,0	95,8
28	NP-L	HQ166266	Канада	89,5	95,8
29	India	KM979229	Індія	89,5	95,8
30	strain A, isolate SV-10	AB100444	Японія	90,1	95,8
31	strain B, isolate SV-18	AB100445	Японія	89,5	95,8
32	strain C, isolate SV-15	AB100446	Японія	91,9	95,8
33	strain D, isolate SV-70	AB100447	Японія	89,8	95,8
34	strain E, isolate SV-127	AB100448	Японія	89,3	95,8

Також високий рівень гомології за нуклеотидами відмічено з китайськими ізолятами HB-S19, XFQ014, польським ізолятом M, іранським Go11 та американським Strain 1083 (95,9–96,9 %) (рис. 6).

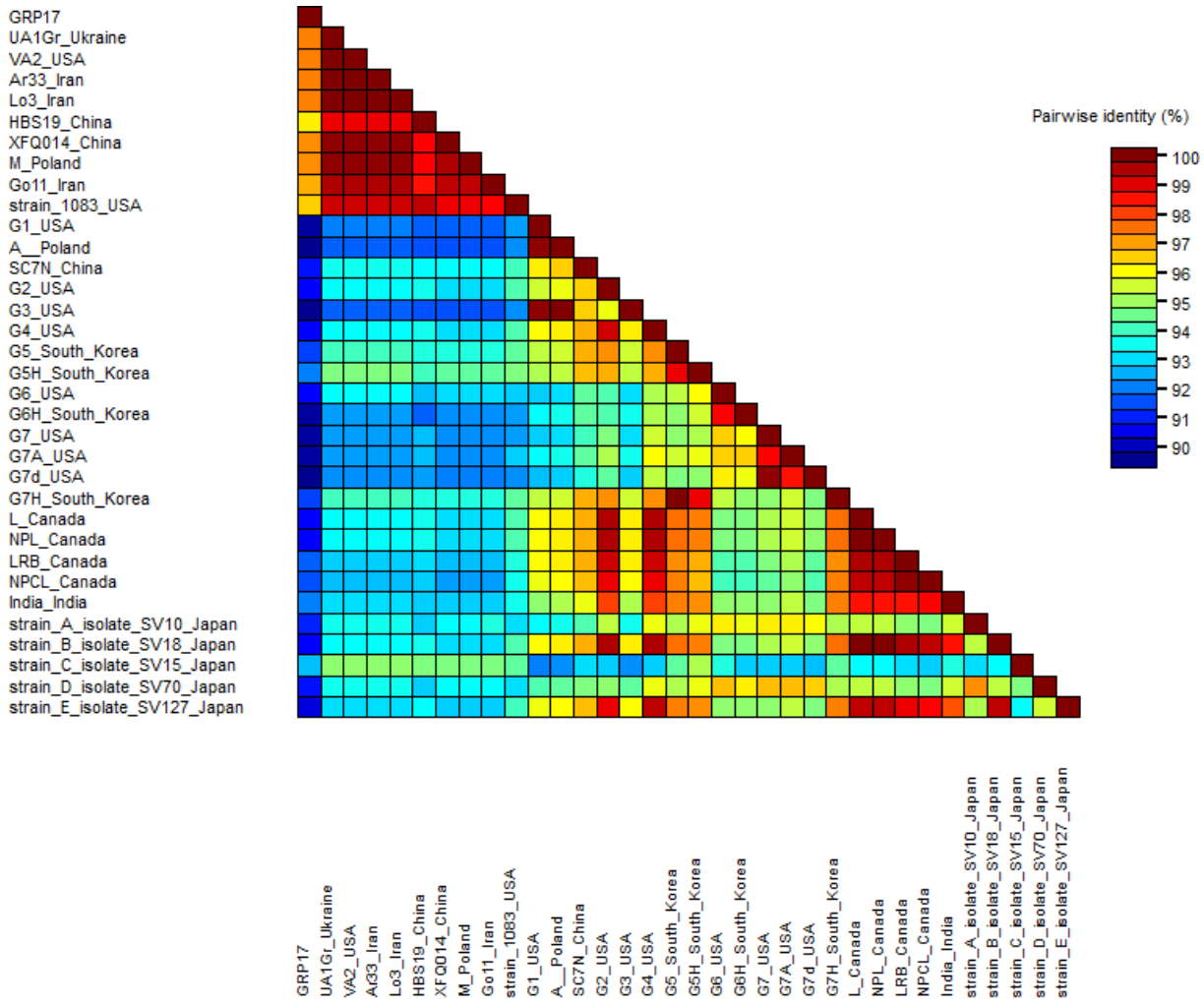


Рис. 6. Графічне зображення ідентичності ізоляту GRP–17 з іншими ізолятами/штамами ВМС за нуклеотидними послідовностями (відсоток ідентичності подано на шкалі)

З ізолятами UA1Gr, Ar33, Lo3, Go11, VA2, Strain 1083, HB-S19, XFQ014 та M досліджуваний ізолят GRP-17 увійшов до однієї гілки, що свідчить про їхнє спільне походження (рис. 7, а).

Класифікація штамів/ізолятів ВМС доволі складна. У США Cho and Goodman класифікували 98 ізолятів ВМС у сім штамів, а саме G1–G7. Така сама диференційна система була застосована і в Кореї, у результаті чого було додатково ідентифіковано G5H, G6H і G7H штами ВМС. Проте, у Японії та Китаї було застосовано інші сорти сої. У результаті ізоляти з обох країн було класифіковано на п'ять (A-E) та 21 (SC1 до SC21) штам відповідно. Пізніше було зроблено спробу уніфікувати класифікацію штамів зі США і Японії. Дослідження показали, що японські штами розподіляються на три групи: 1) містить A і B (співвідносяться до штаму G3); 2) містить штами C і D; 3) містить тільки штам E. Штами C, D і E не співвідносяться із жодним американським штамом. Штами ВМС розподілили на три групи: 1) містить G1 і G4 (співвідносяться до штаму B); 2) містить G2, G3, G6 і G7 (співвідносяться до штаму A); 3) містить тільки G5 (співвідносяться до штаму C), тоді як штами D і E не співвідносяться із жодним американським штамом. Ізолят SGP–17 розташовано в одному кластері з японським штамом C (рис. 7, а).

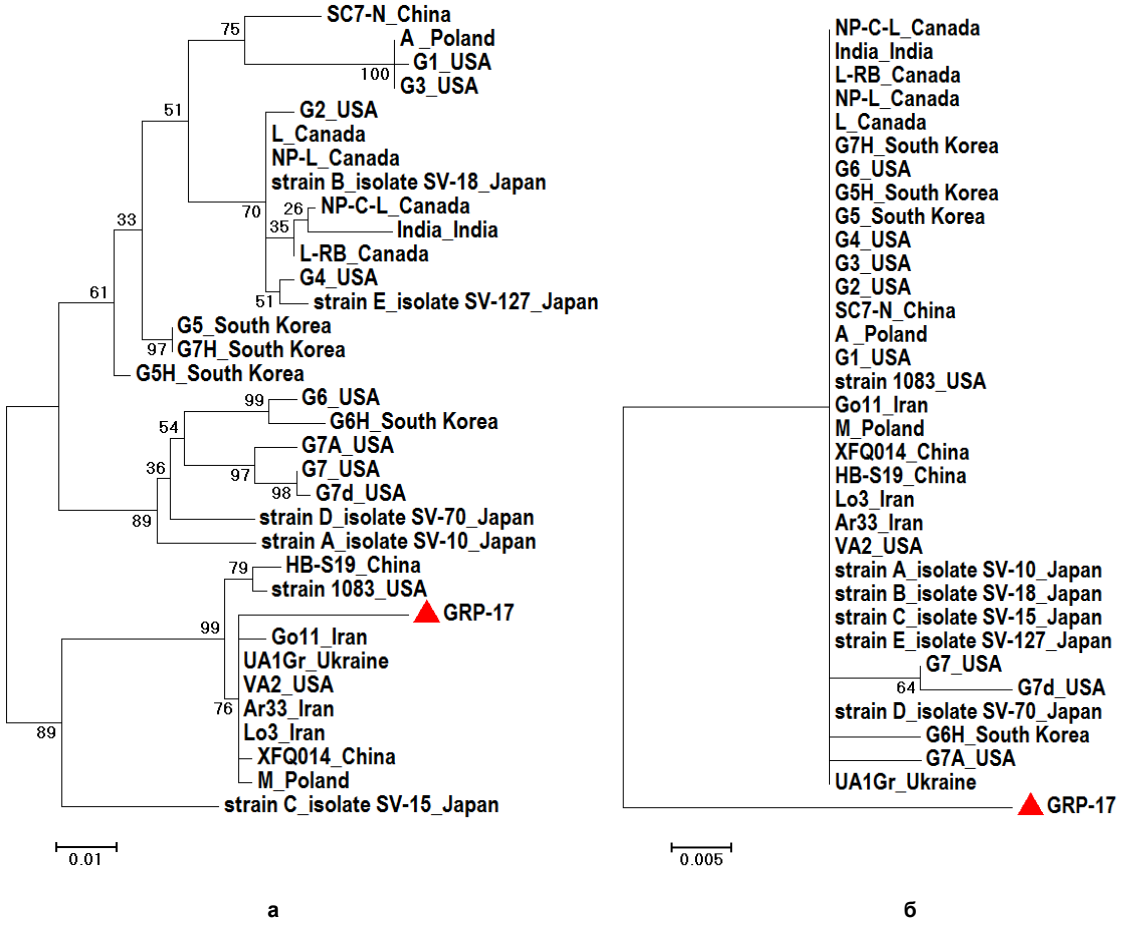


Рис. 7. Філогенетичне дерево, побудоване методом максимальної правдоподібності (ML) за послідовностями ділянки гену капсидного білка українського ізоляту GRP-17 та ізолятів ВМС з інших країн (назви та номери Генбанку наведено у табл. 4):
а – нуклеотиди, із застосуванням моделі Jukes-Cantor; б – амінокислоти, p-distance модель

Ізолят GRP–17 має у досліджуваній ділянці гену СР шість амінокислотних замін: у положеннях 1-4 (Ser→Trp; Lys→Leu; Gly→Met; Lys→Glu), у положенні 140 (Ser→Cys) та у положенні 141 (Pro→Phe) (рис. 8).

Амінокислотні заміни виявлено також у ізолятів G6H, G7, G7A G7d (рис. 7, б, рис. 8). Установлено, що порівняно з усіма взятими для аналізу послідовностями ізолятів ВМС, виявлені заміни у GRP-17 є унікальними. Ці зміни на молекулярно-генетичному рівні можуть бути задіяні у шкодочинності досліджуваного ізоляту ВМС та його здатності до ураження навіть трансгенних рослин сої.

Висновки. Таким чином, уперше в Україні проведено дослідження впливу вірусної інфекції рослин пшениці та сої у комплексі з аналізом агрокліматичних показників в агроценозі. Установлено, що ВСМП-інфекція суттєво знижує продуктивність пшениці озимої порівняно зі здоровими рослинами. Значний шкодочинний вплив ВМС виявлено й на урожайність та структуру врожаю рослин сої. Виявлено, що цей патоген уражує і трансгенну сою та спричиняє суттєві втрати врожаю на цьому сорті. Проведено філогенетичний аналіз ділянки гену капсидного білка ізоляту ВМС, названого GRP–17, та встановлено його спільне походження із іранськими, американськими, китайськими ізолятами та ізолятом із України. Проведено дослідження аналізу метеорологічних показників у агроценозі та встановлено, що урожайність культур пшениці та сої тісно пов'язана із співвідношенням суми опадів та температури повітря (ГТК). Від цих самих показників залежала й частота виявлення вірусів, адже вони мають прямий вплив на комах-переносників вірусів.

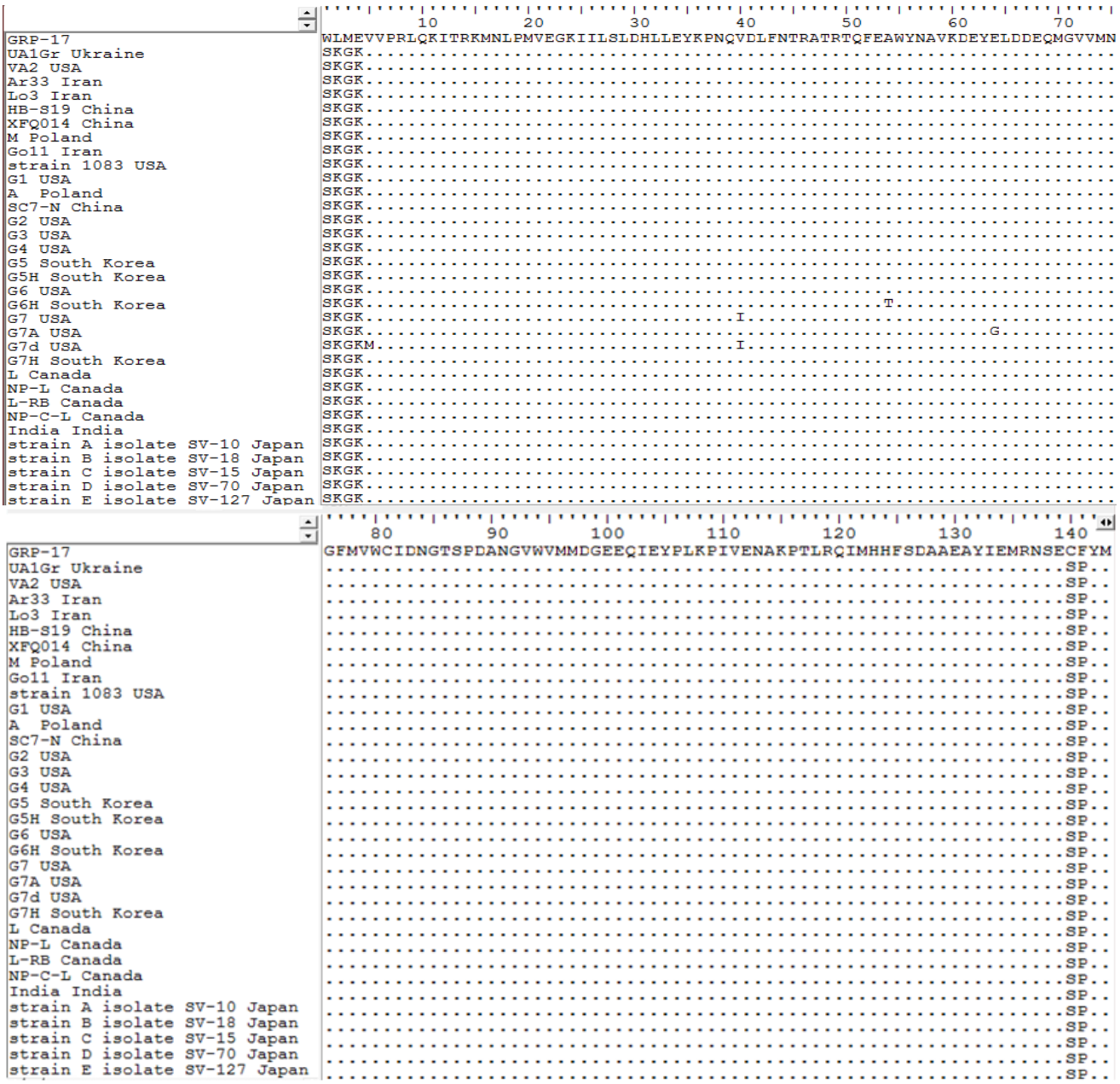


Рис. 8. Порівняння амінокислотних послідовностей ділянки гену CP ізоляту GRP-17 із іншими ізолятами/штамами ВМС. Числа вгорі представляють позиції амінокислот. Крапками "." позначено ідентичні амінокислоти, буквами – амінокислоти, що відрізняються

Список використаних джерел:

1. Животков Л.А. Пшеница / Л. А. Животков, С. В. Бирюков, А. Я. Степаненко и др. / под ред. Л. А. Животкова. – К.: Урожай, 1989. – 320 с.
2. Кириленко В. В. На основі широкого добору / В. В. Кириленко // Карантин і захист рослин. – 2008. – № 6. – С. 4–6.
3. Міщенко Л. Т. Видовий склад вірусів на посівах пшениці озимої в Лісостепу України за умов змін клімату / Л. Т. Міщенко // Матеріали міжнар. наук.-практ. конференції "Реалізація потенціалу сортів зернових культур – шлях вирішення продовольчої безпеки", присвяченої 110-річчю від дня народження академіка-селекціонера В. М. Ремесла (20 жовтня 2017 р., с. Центральне). – 2017. – С. 94-96.
4. Міщенко Л. Т. Причини і наслідки почервоніння листків озимої пшениці на початку колосіння у лісостепу України / Л. Т. Міщенко // Науково-технічний бюлетень Миронівського Інституту пшениці імені В. М. Ремесла. – Київ : "Аграрна наука", 2007. – Вип. 6–7. – С. 262–267.
5. Міщенко Л. Т. Комплексна діагностика симптомів "багряних листків" озимої пшениці / Л. Т. Міщенко, Г. В. Решетник, В. В. Тороп // Вісн. аграрної науки. – 2010. – № 4. – С. 27–30.
6. Пересипкін В. Ф. Практикум із основ наукових досліджень у захисті рослин / В. Ф. Пересипкін, І. Л. Марков, В. С. Шелестова. – К., 2000. – 164 с.
7. Решетник Г. В. Діагностика вірусних інфекцій пшениці за дії абіотичних чинників: автореф. дис. … канд. біол. наук: 03.00.06 / Решетник Галина Василівна; Київський нац. ун-т імені Тараса Шевченка. – К., 2010. – 21 с.
8. Оцінка впливу кліматичних змін на галузі економіки України : монографія / за ред. С. М. Степаненка, А. М. Польового, Є. П. Школьного. – Одеса: Екологія, 2011. – 696 с.
9. Asseng S. Rising temperatures reduce global wheat production / S. Asseng, F. Ewert, P. Martre [et al.] // Nature Clim. Change. – 2015. – Vol. 5. – P. 143–147. doi: 10.1038/nclimate2470.
10. Bowen K. Influence of weather on barley yellow dwarf severity and yields of wheat in Alabama / K. L. Bowen, K. Burch // Phytopathology. – 2001. – Vol. 91. – S. 10.
11. Crowther J. ELISA. Theory and practice / J. R. Crowther. – New York: Hamana Press, 1995.
12. Habekuß A. Breeding for resistance to insect-transmitted viruses in barley – an emerging challenge due to global warming / A. Habekuß, C. Riedel, E. Schliephake, F. Ordon // Journal für Kulturpflanzen. – 2009. – Vol. 61. – P. 53–61.
13. Hatfield J. Climate impacts on agriculture: implications for crop production / J. L. Hatfield, K. J. Boote, B. A. Kimball [et al.] // Agron. J. – 2011. – Vol. 103. – P. 351–370. doi: 10.2134/agronj2010.0303.
14. Hatfield J. Agroclimatology and Wheat Production: Coping with Climate Change / J. L. Hatfield, C. Dold // Front. Plant Sci. – 2018. – Vol. 9. – P. 224. doi: 10.3389/fpls.2018.00224.
15. Hatfield J. Vulnerability of grain crops and croplands in the Midwest to climatic variability and adaptation strategies / J. Hatfield, L. Wright-Morton, B. Hall // Clim. Change. – 2017. – Vol. 146. – P. 263–275. doi: 10.1007/s10584-017-1997-x.

16. Huelsenbeck J. Maximum likelihood estimation of phylogeny using stratigraphic data / J. P. Huelsenbeck, B. Rannala // Paleobiology. – 1997. – Vol. 23(2). – P. 174–180. doi: https://doi.org/10.1017/S0094837300016778.

17. Innes P. Effects of high-temperature episodes on wheat yields in New South Wales, Australia / P. Innes, D. Tan, F. Van Ogtrop, J. Amthor // Agric. For. Meteorol. – 2015. – Vol. 208. – P. 95–107. doi: 10.1016/j.agrformet.2015.03.018.

18. Jones R. Plant virus emergence and evolution: Origins, new encounter scenarios, factors driving emergence, effects of changing world conditions, and prospects for control / R. Jones // Virus Research. – 2009. – Vol. 141. – P. 113–130.

19. Mishchenko L. Influence of climate changes on wheat viruses variability in Ukraine / L. Mishchenko, A. Dunich, I. Mishchenko and other // Agriculture and Forestry. – 2017. – Vol. 63 (4). – P. 43-50. doi:10.17707/AgricultForest.63.4.04/

20. Mishchenko L. Detection of Soybean mosaic virus in some left-bank forest-steppe regions of Ukraine / L. Mishchenko, A. Dunich., T. Shevchenko and other // Мікробіолог. журн. – 2017. – Т. 79(3). – С. 125–136.

21. Nancarrow N. The effect of elevated temperature on Barley yellow dwarf virus-PAV in wheat / N. Nancarrow, F. Constable, K. Finlay [et al.] // Virus Res. – 2014. – Vol. 186. – P. 97–103.

22. Prasad P. Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress: sensitive stages and thresholds for temperature and duration / P. Prasad, M. Djanaguiraman // Funct. Plant Biol. – 2014. – Vol. 41. – P. 1261–1269. doi: 10.1071/FP14061.

23. Rezaei E. Intensity of heat stress in winter wheat-phenology compensates for the adverse effect of global warming / E. Rezaei, S. Siebert, F. Ewert // Environmental Research Letters. – 2015. – Vol. 10 (2). – P. 024012. doi: 10.1088/1748-9326/10/2/024012.

24. Ruszkowska M. Current and future crop protection problems in Poland in a changing climate / M. Ruszkowska, J. Lipa, F. Walczak, A. Wójtowicz // In: Proceedings of the Conference on Climate change and agricultural production in the Baltic Sea region. Focus on effects, vulnerability and adaptation; 2010 May 4-6; Uppsala, Sweden. NJF Report. 6(1). – 2010. –P. 63–64.

25. Sherepitko D. Sequencing and phylogenetic analysis of Soybean mosaic virus isolated in Ukraine / D. Sherepitko, I. Budzanivska, V. Polischuk, A. Boyko // Biopolymers and Cell. – 2011. – Vol. 27(6). – P. 472–479.

26. Thackray D. BYDV predictor: A simulation model to predict aphid arrival, epidemics of Barley yellow dwarf virus and yield losses in wheat crops in a Mediterranean-type environment / D. Thackray, A. Diggle, R. Jones // Plant Pathology. – 2009. – Vol. 58. – P. 186–202.

27. Trębicki P. Virus incidence in wheat increases under elevated CO2: A 4-year study of yellow dwarf viruses from a free air carbon dioxide facility / P. Trębicki, N. Nancarrow, N. Bosque-Pérez [et al.] // Virus Research. – 2017. – Vol. 241. – P. 137–144. doi: 10.1016/ j.virusres.2017.06.027.

28. Trębicki P. Virus disease in wheat predicted to increase with a changing climate / P. Trębicki, N. Nancarrow, E. Cole [et al.] // Global Change Biology. – 2015. – Vol. 9. – P. 3511–3519.

29. Yu Q.Year patterns of climate impact on wheat yields / Q. Yu, L. Li, Q. Luo [et al.] // Int. J. Climatol. – 2014. – Vol. 34. – P. 518–528. doi: 10.1002/joc.3704.

References (Scopus)

1. Zhyvotkov L., Biryukov S., Stepanenko A. et al. Wheat. Zhyvotkov LA, editor. Kyiv: Urozhay; 1989. Russian

2. Kyrylenko V. [Based on a wide selection]. Karantyn i zahyst roslyn=Quarantine and Plant Protection. 2008; 6:4-6. Ukrainian

3. Mishchenko L. [Species composition of viruses on winter wheat crops in the forest-steppe of Ukraine under climate change conditions]. Proceedings of the International Conference 'Implementation of the potential of grain crop varieties is the way to address food security' dedicated to the 110th anniversary of the birth of academician-breeder V.M. Remeslo; 2017 Oct 20; Centralne, Ukraine; 2017. Ukrainian

4. Mishchenko L. [Reasons and consequences of reddening of winter wheat leaves at the beginning of earing in the Ukrainian forest-steppe]. Scientific and technical bulletin of the V.M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat. 2007; 6-7:262-277. Ukrainian

5. Mishchenko L., Reshetnyk G., Torop V. [Complex diagnostics of "purple leaves" symptoms in winter wheat]. Visnyk agrar.nauku=Bulletin of Agricultural Science. 2010; 4:29–33. Ukrainian

6. Peresypkin V., Markov I., Shelestova V. [Workshop on the basics of research in plant protection]. K; 2000. Ukrainian

7. Reshetnyk G. [Diagnostics of viral infections of winter wheat under effect of abotic factors] [dissertation]. Kyiv: Taras Shevchenko National University of Kyiv; 2010. Ukrainian.

8. Stepanenko S., Polyovyi A., Shkolnyi E. et al. [Assessment of the impact of climate change on the economy of Ukraine]. Stepanenko SM, Polyovyi AM, editor. Odesa: Ekologia; 2011. Ukrainian

9. Asseng S., Ewert F., Martre P., Rötter R., Lobell D., Cammarao D. et al. Rising temperatures reduce global wheat production. Nature Clim. Change. 2015; 5: 143–147. doi: 10.1038/nclimate2470

10. Bowen K., Burch K. Influence of weather on barley yellow dwarf severity and yields of wheat in Alabama. Phytopathology. 2001; 91:S10.

11. Crowther J. ELISA. Theory and practice. New York: Hamana Press; 1995.

12. Habekub A., Riedel C., Schliephake E., Ordon F. Breeding for resistance to insect-transmitted viruses in barley – an emerging challenge due to global warming. Journal für Kulturpflanzen. 2009; 61: 53–61.

13. Hatfield J., Boote K., Kimball B., Ziska L., Izaurralde R., Ort D. et al. Climate impacts on agriculture: implications for crop production. Agron. J. 2011; 103: 351–370. doi: 10.2134/agronj2010.0303.

14. Hatfield J., Dold C. Agroclimatology and Wheat Production: Coping with Climate Change. Front. Plant Sci. 2018; 9:224. doi: 10.3389/fpls.2018.00224.

15. Hatfield J., Wright-Morton L., Hall B. Vulnerability of grain crops and croplands in the Midwest to climatic variability and adaptation strategies. Climate Change. 2017; 146: 263–275. doi: 10.1007/s10584-017-1997-x.

16. Huelsenbeck J., Rannala B. Maximum likelihood estimation of phylogeny using stratigraphic data. Paleobiology. 1997; 23(2): 174-180. doi: https://doi.org/10.1017/S0094837300016778.

17. Innes P., Tan D., Van Ogtrop F., Amthor J. Effects of high-temperature episodes on wheat yields in New South Wales, Australia. Agricultural and Forest Meteorology. 2015; 208: 95–107. doi: 10.1016/j.agrformet.2015.03.018.

18. Jones R. Plant virus emergence and evolution: Origins, new encounter scenarios, factors driving emergence, effects of changing world conditions, and prospects for control. Virus Research. 2009; 141:113–130.

19. Mishchenko L., Dunich A., Mishchenko I., Berlizov V., Petrenkova V., Molchanets O. Influence of climate changes on wheat viruses variability in Ukraine. Agriculture and Forestry. 2017; 63(4):43-50. doi:10.17707/AgricultForest.63.4.04.

20. Mishchenko L., Dunich A., Shevchenko T., Budzanivska I., Polischuk V., Andriychuk O., Molchanets O., Antipov I. Detection of Soybean mosaic virus in some left-bank forest-steppe regions of Ukraine. Mikrobiolohichnyĭ zhurnal. 2017; 79(3):125-136. doi:https://doi.org/10.15407/microbiolj79.03.125.

21. Nancarrow N., Constable F., Finlay K., Freeman A., Rodoni B., Trebecki P., Vassiliadis S., Yen A., Luck J. The effect of elevated temperature on Barley yellow dwarf virus-PAV in wheat. Virus Research. 2014; 186:97–103.

22. Prasad P., Djanaguiraman M. Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress: sensitive stages and thresholds for temperature and duration. Funct. Plant Biol. 2014; 41: 1261–1269. doi: 10.1071/FP14061.

23. Rezaei E., Siebert S., Ewert F. Intensity of heat stress in winter wheat-phenology compensates for the adverse effect of global warming. Environ. Res. Lett. 2015; 10:024012. doi: 10.1088/1748-9326/10/2/024012.

24. Ruszkowska M., Lipa J., Walczak F., Wójtowicz A. Current and future crop protection problems in Poland in a changing climate. Proceedings of the Conference on Climate change and agricultural production in the Baltic Sea region. Focus on effects, vulnerability and adaptation; 2010 May 4-6; Uppsala, Sweden. NJF Report. 2010; 6(1): 63-64.

25. Sherepitko D., Budzanivska I., Polischuk V., Boyko A. Sequencing and phylogenetic analysis of Soybean mosaic virus isolated in Ukraine. Biopolymers and Cell. 2011; 27(6):472–479.

26. Thackray D., Diggle A., Jones R. BYDV predictor: A simulation model to predict aphid arrival, epidemics of Barley yellow dwarf virus and yield losses in wheat crops in a Mediterranean-type environment. Plant Pathology. 2009; 58:186-202.

27. Trębicki P., Nancarrow N., Bosque-Pérez N., Rodoni B., Aftab M., Freeman A., Yen A., Fitzgerald G. Virus incidence in wheat increases under elevated CO2: A 4-year study of yellow dwarf viruses from a free air carbon dioxide facility. Virus Research. 2017; 241:137-144. doi: 10.1016/j.virusres.2017.06.027.

28. Trębicki P., Nancarrow N., Cole E., Bosque-Pérez N., Constable F., Freeman A. et al. Virus disease in wheat predicted to increase with a changing climate. Global Change Biology. 2015; 9: 3511–19.

29. Yu Q., Li L., Luo Q., Eamus D., Xu S., Chen C. et al. Year patterns of climate impact on wheat yields. Int. J. Climatol. 2014; 34:518–528. doi: 10.1002/joc.3704.

Надійшла до редколегії 11.02.2018
Отримано виправлений варіант 15.03.2018
Підписано до друку 16.03.2018

Received in the editorial 11.02.2018
Received a revised version on 15.03.2018
Signed in the press on 16.03.2018

Л. Мищенко, д-р биол. наук, А. Дунич, канд. биол. наук, И. Будзанивская, д-р биол. наук
УНЦ "Институт биологии и медицины", Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина,
И. Мищенко, канд. экон. наук
Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев, Украина

ВИРУСНЫЕ ИНФЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ ОЗИМОЙ И СОИ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА УРОЖАЙНОСТЬ КУЛЬТУР В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА

Изменения климата влияют на уровень вредоносности болезней растений, так как окружающая среда оказывает значительный эффект не только на растения, но и на патогенные организмы и их векторы. Поэтому изучение вирусов, урожайности и продуктив-

ности агроклиматических изменений должно быть комплексным. Целью исследования было изучение вирусов растений озимой пшеницы и сои, их урожайности в условиях инфицирования вирусами и изменения климата Полтавщины. Методы: биометрические, иммуноферментный анализ, экстракция РНК из растительного материала, ОТ-ПЦР, сиквенирование, филогенетический анализ, статистические методы. Результаты. Установлено, что наиболее распространенными и вредоносными для культуры пшеницы является вирус полосатой мозаики пшеницы, для сои – вирус мозаики сои. Впервые в Украине исследована урожайность растений озимой пшеницы и сои в условиях пораженности вирусами и изменений климатических условий в Полтавской области. Отмечено зависимость между ГТК (гидротермический коэффициент Селянинова), пораженностью вирусными болезнями и урожайностью растений озимой пшеницы и сои. Показано, что трансгенная соя Гримо поражается вирусом мозаики сои, который вдвое снижает урожайность зерна. Исследованы молекулярно-генетические свойства изолята вируса мозаики сои GRP-17 и определено, что он имеет общее происхождение с иранскими, американскими, китайскими изолятами и изолятом из Украины. Установлено, что по сравнению со всеми взятыми для анализа последовательностями изолятов вируса мозаики сои, выявленные аминокислотные замены в гене капсидного белка GRP-17 являются уникальными. Выводы. Проведено исследование анализа метеорологических показателей в агроценозах и установлено, что урожайность культур пшеницы и сои тесно связана с соотношением суммы осадков и температуры воздуха (ГТК). От этих показателей также зависела и частота выявления вирусов, ведь они имеют прямое влияние на насекомых-переносчиков вирусов. Изменения на молекулярном уровне в гене капсидного белка изолята GRP-17 могут быть задействованы в его вредоносности способности к поражению трансгенных растений сои.

Ключевые слова: ВПМП, ВЖКЯ, ВМС, урожайность, изменения климата, гидротермический коэффициент.

L. Mishchenko, Dr.Sc., A. Dunich, PhD., I. Budzanivska, Dr.Sc.
ESC "Institute of Biology and Medicine", Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine,
I. Mishchenko PhD.
National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

VIRAL INFECTIONS OF WINTER WHEAT AND SOYBEAN AND THEIR INFLUENCE ON CROP YIELD UNDER CLIMATE CHANGE CONDITIONS

Climate changes affect the level of damage from plant diseases, because the environment has a significant impact not only on plants, but also on pathogens and their vectors. Therefore, studying of the viruses, crop yield and productivity, agroclimatic changes should be in the complex. The aim of the study was to investigate the viruses affecting winter wheat and soybean plants, their yield in conditions of infection with viruses and changes in the climatic conditions of the Poltava region. Methods: biometric; crop and its structure; DAS-ELISA, RNA extraction from plant material, RT-PCR, sequencing, phylogenetic analysis, statistical methods. Results. It is established that Wheat streak mosaic virus (WSMV) is the most widespread and harmful for wheat crop and Soybean mosaic virus (SMV) – for soybean. For the first time in Ukraine, the yield of winter wheat and soybean plants under conditions of virus damage and changes of climatic conditions in the Poltava region was studied. Correlation between the HTC (the hydrothermal coefficient of Selyaninov), the damage caused by viral diseases and the productivity of winter wheat and soybean plants is revealed. It is shown that transgenic soybean Grimo is affected with SMV, which reduce grain yield twice. The molecular genetic properties of the SMV isolate GRP-17 were studied and it is determined that it has a common origin with Iranian, American, Chinese isolates and isolate from Ukraine. It has been determined that, the amino acid substitutions in CP gene of GRP-17 are unique compared to sequences of all SMV isolates taken for the analysis. Conclusions. Analysis of the meteorological data in the agrocenosis was carried out and it was established that the yield of wheat and soybean crops is closely related to the ratio of precipitation and air temperature (HTC). From these parameters also depended the frequency of WSMV and SMV detection, because they have a direct impact on insects – vectors of the viruses. The changes in the molecular genetic level in CP gene of GRP-17 can be involved in the it's harmfulness and ability to infect transgenic soybean plants.

Key words: WSMV, BYDV, SMV, yield, climate change, hydrothermal coefficient.

УДК 796.61:159.91

С. Федорчук, канд. біол. наук, О. Лисенко, д-р біол. наук
Національний університет фізичного виховання і спорту України, Київ, Україна,
С. Тукаєв, канд. біол. наук
ННЦ "Інститут біології та медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

НЕЙРОДИНАМІЧНІ ТА ПСИХОЛОГІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ СПОРТСМЕНІВ-ВЕЛОСИПЕДИСТІВ З РІЗНИМ РІВНЕМ МОБІЛІЗАЦІЇ В РЕАКЦІЇ НА РУХОМИЙ ОБ'ЄКТ

Метою дослідження було визначення нейродинамічних і психологічних властивостей у спортсменів високого класу у зв'язку з різним рівнем мобілізації в реакції на рухомий об'єкт. Для визначення нейродинамічних властивостей спортсменів використовували діагностичний комплекс "Діагност-1".

Для моніторингу та прогнозування функціонального стану центральної нервової системи спортсменів, оцінки швидкості й точності реагування, співвідношення процесів збудження і гальмування, урівноваженості нервових процесів використовували реакцію на рухомий об'єкт. Крім того, у даному дослідженні аналізувалися показники сили й функціональної рухливості нервових процесів, ефективності сенсомоторної діяльності, динамічності нервових процесів, швидкість простої сенсомоторної реакції, швидкість простої та складної сенсомоторної реакції вибору, показник сенсомоторної асиметрії та інші.

Особистісна та ситуативна тривожність оцінювалася за тестом Спілбергера-Ханіна. Тест М. Люшера було використано для оцінки психоемоційного стану спортсменів. Для визначення інтегральних рис темпераменту обстежених було застосовано тест Г. Айзенка. Виявлено відмінності між групами спортсменів-велосипедистів з високим, середнім і низьким рівнем мобілізації за результатами виконання реакції на рухомий об'єкт. Найоптимальніший функціональний стан центральної нервової системи за показниками реакції на рухомий об'єкт був характерний для спортсменів-велосипедистів із низьким рівнем мобілізації. Спортсмени з високим рівнем мобілізації не продемонстрували значущих відмінностей за результатами виконання реакції на рухомий об'єкт, але відрізнялися більш високою стабільністю складної сенсомоторної реакції вибору. Спортсмени із середнім рівнем мобілізації в реакції на рухомий об'єкт продемонстрували найменший рівень ситуативної тривожності у поєднанні зі зниженим функціональним станом центральної нервової системи. Таким чином, спортсмени як із високим, так і з низьким рівнем мобілізації в реакції на рухомий об'єкт характеризувалися вищою ефективністю сенсомоторного реагування порівняно зі спортсменами із середнім рівнем мобілізації.

Ключові слова: реакція на рухомий об'єкт, ситуативна тривожність, спортсмени високої кваліфікації, велоспорт.

Вступ. Рівень орієнтованості в навколишньому середовищі відбивається в оцінці індивідуального часу і визначає ступінь адаптації людини [10, 20]. Обмін та засвоєння інформації також обумовлені швидкістю сприйняття часу і простору. Відомо, що респонденти, здатні значно прискорювати часові інтервали, відчувають емоційну

© Федорчук С., Лисенко О., Тукаєв С., 2018

напругу та входять до групи ризику зриву адаптаційних процесів і небезпеки погіршення стану здоров'я. Недостатня стійкість нервових процесів призводить до напруження захисних механізмів організму, погіршення засвоєння інформації, викликає високу напругу через невизначеність результатів праці. Тобто, формується стресова ситуація, яка являє сукупність адаптаційних реакцій організму, що мають загальний захисний характер, тобто адаптаційний синдром [10, 30]. Виходячи із вищенаведеного, можна припустити, що реакція на рухомий об'єкт (РРО) може використовуватися в комплексному дослідженні рівня психоемоційного напруження людини, стрес-стійкості та стрес-уразливості.

Відомо, що реакція на рухомий об'єкт, як просторово-часова реакція, широко використовується для оцінки функціонального стану центральної нервової системи [2, 4, 21, 25]. Багато досліджень присвячено вивченню РРО у зв'язку з успішністю професійної діяльності операторів, військових, спортсменів [15, 17, 26, 29]. У професійній діяльності показники швидкості сприйняття часу і простору, як відомо, використовуються для оцінки стану сенсомоторного реагування, діагностики поведінки індивідуума, оцінки, моделювання та прогнозування реакцій у спокійних або критичних ситуаціях (пілоти, водії, оператори, спортсмени) [6, 10, 19, 22].

Просторово-часова реакція людини забезпечує адекватне і своєчасне розуміння ситуації, що склалася. Реакція на рухомий об'єкт – це складний умовний рефлекс, який утворюється на основі оцінки швидкості руху [4,13]. У реакції на рухомий об'єкт розкриваються особливості інтегративної функції мозку в діяльності щодо сприйняття часу і простору [18, 29]. Індивідуальна тенденція в РРО зазвичай пов'язується із типологічними властивостями нервової системи і розглядається як ознака врівноваженості, стримування імпульсивних дій, індивідуальних відмінностей точності сенсомоторного реагування і переваги збудливого процесу над гальмівним або, навпаки, гальмівного над збудливим [4, 5, 10, 12, 13].

Можна припустити, що саме рівень мобілізації в реакції на рухомий об'єкт при багаторазовому тестуванні визначає ступінь прояву професійно важливих для спортсменів мобілізаційних здібностей на рівні, наприклад, швидкості "впрацьовування" у режимі зворотного зв'язку, яка визначається за часом досягнення максимально високої індивідуальної ефективності сенсомоторної діяльності.

Саме у велоспорті здатність до оцінки швидкості руху є однією із професійно важливих психофізіологічних характеристик, яка вдосконалюється у спортсменів протягом багаторічної спортивної підготовки. Тому цікаво було дослідити індивідуальні відмінності у спортсменів з різним з рівнем мобілізації в реакції на рухомий об'єкт саме на прикладі спортсменів-велосипедистів.

Метою дослідження було визначення нейродинамічних і психологічних властивостей спортсменів високого класу (на прикладі спортсменів-велосипедистів) в зв'язку з рівнем мобілізації в реакції на рухомий об'єкт.

Об'єкт і методи досліджень. У дослідженні брали участь 26 спортсменів високого класу (вид спорту – велоспорт) віком 15-29 років (кандидати у майстри спорту, майстри спорту, майстри спорту міжнародного класу й заслужені майстри спорту), серед них – 16 жінок і 10 чоловіків. Для визначення психофізіологічних властивостей спортсменів використовували діагностичний комплекс "Діагност-1" [13, 23, 26]. Для моніторингу та прогнозування функціонального стану центральної нервової системи спортсменів, оцінки швидкості й точності реагування, співвідношення процесів збудження і гальмування використовували реакцію на рухомий об'єкт [4, 25, 26]. Крім того, у даному дослідженні аналізувалися показники сили і функціональної рухливості нервових процесів, ефективності сенсомоторної діяльності, динамічності нервових процесів, швидкість простої сенсомоторної реакції, швидкість простої та складної сенсомоторної реакції вибору, показник сенсомоторної асиметрії тощо [13].

Для встановлення індивідуально-типологічних властивостей особистості спортсменів, а саме – особистісної тривожності (ОТ), а також для оцінки рівня ситуативної тривожності (СТ) було використано тест Спілбергера-Ханіна [1]. Тест М. Люшера було використано для оцінки психоемоційного стану спортсменів [1]. Для визначення інтегральних рис темпераменту обстежених було застосовано тест Г. Айзенка [1].

При проведенні комплексних біологічних досліджень за участю спортсменів відповідно до принципів біоетики дотримувалися розробленої в лабораторії теорії й методики спортивної підготовки та резервних можливостей спортсменів НДІ НУФВСУ "Програми комплексного біологічного дослідження особливостей функціональних можливостей спортсменів", а також законодавства України про охорону здоров'я та Гельсінської декларації 2000 р., директиви Європейського товариства 86/609 щодо участі людей у медико-біологічних дослідженнях [23]. Робота виконана відповідно до держбюджетної науково-дослідної теми "Технологія прогнозування емоційного стресу в умовах напруженої діяльності" (№ держреєстрації 0117U002385) Міністерства освіти і науки України.

Статистична обробка даних проводилася із використанням методів непараметричної математичної статистики за допомогою статистичного пакета STATISTICA 6.0. Тест Спірмена застосовували для дослідження кореляційних зв'язків.

Результати та їх обговорення. Спортсмени-велосипедисти виконують стандартні циклічні вправи, що відрізняються повторенням одних і тих самих рухових актів і характеризуються високою функціональною стійкістю центральної нервової системи домонотонії, яка протистоїть розвитку позамежного гальмування [24].

Відповідно до мети даної роботи нами досліджувалися деякі психологічні особливості особистості велосипедистів високої кваліфікації й особливості їхньої реакції на рухомий об'єкт. Практично всі досліджувані показники реакції на рухомий об'єкт у обстежених спортсменів були пов'язані з віком і спортивним стажем (табл. 1): функціональний стан центральної нервової системи за показниками РРО з віком і збільшенням спортивного стажу знижувався ($p < 0,01$, $p < 0,05$), що може свідчити про зниження рівня мотивації під час тестування.

За попередніми дослідженнями критерій випередження у РРО за результатами трьох спроб у спортсменів-велосипедистів виявився пов'язаним із інтегративним показником емоційної стійкості за тестом М. Люшера: великий ступінь емоційної стійкості відповідав великим значенням випереджальних реакцій [27]. Точність РРО за результатами попередніх досліджень не асоціювалася із рівнем ситуативної або особистісної тривожності спортсменів-велосипедистів, хоча більша СТ відповідала меншій кількості випереджальних реакцій і більшій кількості запізнілих реакцій у РРО. Точність РРО була вищою в екстравертів та у більш правдивих спортсменів (відповідно до результатів виконання тесту Г. Айзенка) [27].

***Таблиця* 1. Кореляційні зв'язки психофізіологічних характеристик спортсменів (велоспорт) з віком і спортивним стажем (n = 26), r_s**

Показники	Кореляційні зв'язки, r_s	
	за результатами кращої спроби	за результатами трьох спроб
Вік – кількість точних реакцій	–	0,50**
Вік – точність реакції, %	–	0,50**
Вік – сумарне відхилення в РРО, мс	0,48**	0,53**
Спортивний стаж – сумарне відхилення в РРО, мс	0,39*	0,49**
Вік – сумарне запізнювання в РРО, мс	0,46*	-
Спортивний стаж – сумарне запізнювання в РРО, мс	0,41*	0,40*
Вік – середнє відхилення в РРО, мс	0,48**	0,53**
Спортивний стаж – середнє відхилення в РРО, мс	0,40*	0,50**
Вік – середнє випередження в РРО, мс	–	0,44*
Спортивний стаж – середнє випередження в РРО, мс	–	0,44*
Вік – середнє запізнювання в РРО, мс	0,57**	-
Спортивний стаж – середнє запізнювання в РРО, мс	0,52**	0,44*

Примітки: * статистична значущість коефіцієнта кореляції p <0,05; ** p <0,01.

Кореляційний аналіз отриманих даних не виявив взаємозв'язків рівня мобілізації в РРО з іншими вимірюваними показниками нейродинамічних властивостей у обстежених спортсменів. Тому припущення щодо асоційованості рівня мобілізації в РРО та швидкості "впрацьовування" у режимі зворотного зв'язку (динамічності нервових процесів), яка визначалася за часом досягнення максимально високої індивідуальної ефективності сенсомоторної діяльності (часом виходу на мінімальну експозицію сигналів у режимі зворотного зв'язку), не підтвердилося. Можливо, це пояснюється використанням різних методичних підходів. З іншого боку, можливо більш доречно рівень мобілізації в РРО використовувати саме як показник індивідуального стилю, типу реагування в РРО, а не пов'язувати його із загальними мобілізаційними здібностями спортсменів.

Для детальнішого аналізу отриманих даних за результатами РРО обстежені спортсмени були поділені на три групи (табл. 2): I група – з високим рівнем мобілізації (найкраща спроба із трьох можливих – перша), II група – із середнім рівнем мобілізації (найкраща спроба – друга) і III група – із низьким рівнем мобілізації (найкраща спроба – третя). За віком, спортивним стажем та рівнем особистісної тривожності спортсмени у виділених групах не відрізнялися.

За іншими вимірюваними показниками нейродинамічних властивостей (окрім показників РРО) спортсмени у виділених групах також не відрізнялися, за винятком показника стабільності складної сенсомоторної реакції вибору: у групі з високим рівнем мобілізації коефіцієнт варіації латентних періодів реакції вибору двох сигналів із трьох був меншим, ніж у групі із середнім рівнем мобілізації (див. табл. 2). Цей результат доволі важливий з огляду на те, що саме результати виконання складної реакції вибору двох сигналів із трьох пов'язуються з генетично обумовленими основними властивостями нервової системи (латентні періоди складної реакції вибору вважаються додатковими показниками сили та функціональної рухливості нервових процесів [13]), що розвиваються і вдосконалюються як в онтогенезі, так і у процесі спортивної діяльності [9, 11, 14, 16].

***Таблиця* 2. Відмінності психофізіологічних і психологічних характеристик у спортсменів з різним рівнем мобілізації в реакції на рухомий об'єкт (n = 26), Me [25 %, 75 %]**

Показники	I група – високий рівень мобілізації, N = 6	II група – середній рівень мобілізації, N = 10	III група – низький рівень мобілізації, N = 10
Сумарне запізнювання у кращій спробі РРО, мс	304,00 [184,00; 358,00]	344,00 [282,00; 386,00]*	232,00 [168,00; 308,00]§
Середнє запізнювання у кращій спробі РРО, мс	22,65 [18,40; 25,40]	27,55 [23,20; 32,20]**	20,90 [16,80; 23,40]§
Сумарне відхилення в РРО, мс	1907,00 [1638,00; 2282,00]	2273,00 [2028,00; 2908,00]*	1973,00 [1814,00; 2150,00]
Середнє відхилення в РРО, мс	21,20 [18,20; 25,40]	25,25 [22,50; 32,30]*	21,90 [20,20; 23,90]
Середнє запізнювання у РРО, мс	24,80 [19,40; 30,70]	29,20 [25,80; 32,60]*	24,20 [22,40; 25,60]
Коефіцієнт варіації латентних періодів складної сенсомоторної реакції вибору, %	14,66 [11,97; 16,62]&	18,01 [16,38; 18,96]	17,19 [14,76; 19,06]
Ситуативна тривожність (тест Спілбергера-Ханіна), бали	42,00 [37,00; 44,00]&	33,00 [29,00; 34,00]*	39,50 [38,00; 47,00]
Вік	18,50 [15,00; 20,00]	21,00 [18,00; 24,00]	19,00 [18,00; 20,00]
Спортивний стаж	5,50 [4,00; 7,00]	8,00 [7,00; 10,00]	7,00 [5,00; 8,00]

Примітки:
&p < 0,05 – значущі відмінності між I і II групами за тестом Манна-Уїтні;
* p < 0,05, **p < 0,01 – значущі відмінності між II і III групами за тестом Манна-Уїтні;
§ p < 0,05 значущі відмінності між III і I разом із II групами за тестом Манна-Уїтні.

Виявлені відмінності поміж цими групами свідчать про те, що спортсмени з високим і середнім рівнем мобілізації відрізнялися від групи з низьким рівнем мобілізації більшим часом запізнілих реакцій за результатами виконання РРО у кращій спробі (див. табл. 2). Крім того, спортсмени із середнім рівнем мобілізації відрізнялися від групи з низьким рівнем мобілізації більшим сумарним відхиленням і більшим часом запізнілих реакцій за

результатами виконання РРО у трьох спробах, меншим рівнем ситуативної тривожності ($p < 0,05$). Такі самі відмінності за ситуативною тривожністю виявлено між групами із середнім і високим рівнем мобілізації ($p < 0,05$). Спортсмени з високим і низьким рівнем мобілізації не відрізнялися між собою за рівнем ситуативної тривожності (див. табл. 2). За іншими вимірюваними психологічними показниками спортсмени у виділених групах не відрізнялися.

Таким чином, спортсмени із низьким рівнем мобілізації характеризувалися найоптимальнішим функціональним станом центральної нервової системи за показниками РРО. Для спортсменів із середнім рівнем мобілізації було характерно переважання запізнілих реакцій і слабо виражена здатність до коригування своїх дій. За літературними даними, уповільнення або прискорення сприйняття часу свідчить про інформаційне перевантаження і напругу адаптаційних механізмів [10, 30].

Спортсмени з високим рівнем мобілізації не продемонстрували значущих відмінностей за результатами виконання РРО, можливо – через малу величину вибірки у цій групі. Проте зазначимо, що за рівнем точності та стабільності реакції на рухомий об'єкт група із високим рівнем мобілізації наближалася до III групи (із низьким рівнем мобілізації). Таким чином, індивідуальна тенденція в РРО визначалася тим чи іншим стилем реагування, тому успішність виконання даного тесту була практично рівною мірою високою у спортсменів як I, так і III групи. Можливо саме рівень мобілізації в РРО виокремлює різні типи не тільки мобілізаційних здібностей, але і типи сенсомоторної витривалості у спортсменів (які умовно можна порівняти зі "спринтерами" і "стаєрами" у реакції на рухомий об'єкт).

Рівень ситуативної тривожності був найменший у групі із середнім рівнем мобілізації. Як відомо, зміни ситуативної тривожності відображають оцінку професійними спортсменами небезпеки, очікування можливого розвитку потенційно небезпечних загрозливих ситуацій у негативний бік [31]. Тривожність, як початкова стадія розвитку стресу за Г. Сельє, характеризується до певної межі у більшості людей підвищенням ефективності діяльності. У той же час, повна інформованість, стереотипність ситуації, породжуючи надмірний автоматизм, звичність, монотонність, усуваючи емоції взагалі, призводить до стану байдужості й відсутності тривоги, тоді будь-яка діяльність стає втомливою і її продуктивність падає [3]. За результатами попередніх досліджень у спортсменів у складно координаційних видах спорту функціональний стан центральної нервової системи (стрибки у воду) не був пов'язаним із ситуативною тривожністю [28, 32]. Зазначена Krohne&Hindel [33] менша ситуативна тривожність в успішних гравців у настільний теніс після помилок під час змагання.

Проте, рівень тривожності у спортсменів, які займаються циклічними видами спорту (у т. ч. велоспортом), підвищується в міру досягнення ними найпродуктивнішого періоду спортивної діяльності (18–20 років) [7, 8]. Можна припустити, що саме ситуативна тривожність була визначальним фактором, який вплинув на формування актуального функціонального стану центральної нервової системи обстеженої групи спортсменів-велосипедистів загалом.

Висновки. Функціональний стан центральної нервової системи за показниками реакції на рухомий об'єкт був найвищим у спортсменів із низьким рівнем мобілізації. Спортсмени з високим рівнем мобілізації не продемонстрували значущих відмінностей за результатами виконання реакції на рухомий об'єкт, але відрізнялися більш високою стабільністю складної сенсомоторної реакції вибору. Спортсмени із середнім рівнем мобілізації продемонстрували найменший рівень ситуативної тривожності у поєднанні зі зниженим функціональним станом центральної нервової системи за показниками реакції на рухомий об'єкт. Таким чином, спортсмени як із високим, так і з низьким рівнем мобілізації в реакції на рухомий об'єкт, характеризувалися вищою ефективністю сенсомоторного реагування порівняно зі спортсменами із середнім рівнем мобілізації.

Перспективи подальших досліджень у даному напрямку. Цікавим є подальше дослідження із проведенням порівняльного аналізу психологічних і психофізіологічних показників у спортсменів, що спеціалізуються в різних видах спорту та у процесі професійної діяльності зазнають впливу навантажень різних типів.

Список використаної літератури:

1. Бурлачук Л. Ф. Словарь-справочник по психодиагностике / Л. Ф. Бурлачук, С. М. Морозов. – СПб., 1999.
2. Горго Ю. П. Основи психофізіології : навч. посіб. / Ю. П. Горго, Г. М. Чайченко. – Херсон, 2002.
3. Грановская Р. М. Элементы практической психологии. – Л., 1984.
4. Дубровина З. В. Точность двигательной реакции как показатель функционального состояния центральной нервной системы / З. В. Дубровина, Л. Т. Блинова, Л. П. Макарова // Физиология человека. – 1980. – Т. 6. – № 6. – С. 1076–1084.
5. Ильин Е. П. Психомоторная организация человека / Е. П. Ильин. – СПб.,2003.
6. Кальниш В. В. Удосконалення методології визначення психофізіологічних характеристик операторів / В. В. Кальниш, А. В. Швець // Укр. журнал із проблем медицини праці. – 2008. – № 4. – С. 49–54.
7. Корякина Ю. В. Хронобиологическая характеристика подростков, юношей и девушек, развивающих силу и выносливость: автореф. дис. … канд. биол. наук / Ю. В. Корякина. – Омск, 2000. – 19 с.
8. Котло Е. Н. Механизмы эмоциональной детерминированности внутреннего отсчета времени спортсменов: автореф. дис. … канд. биол. наук / Е. Н. Котло. – Ставрополь, 2005. – 24 с.
9. Куценко Т. В. Стан властивостей психофізіологічних функцій у дітей молодшого шкільного віку: автореф. дис. … канд. біол. наук / Е. Н. Котло. – Київ, 2000. – 18 с.
10. Лила Н. Л. Оценка уравновешенности нервных процессов у студентов-медиков с помощью теста реакции на движущийся объект / Н. Л. Лила, Т. П. Тананакина, Д. М. Болгов и др. // Перспективи медицини та біології. – 2013. – Т. 5. – № 1. – С. 86–91.
11. Лысенко Е. Н. Влияние на проявление нейродинамических свойств спортсменов полового диморфизма и напряженной физической работы / Е. Н. Лысенко, О. А. Шинкарук // Наука и спорт: современные тенденции. – 2015. – Т. 6. – № 1. – С. 11–18.
12. Так що ж ми виявляємо за допомогою тесту реакції на рухомий об'єкт / М. В. Макаренко, В. С. Лизогуб, В. Л. Савицький, В. В. Чижик // Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі й патології: VIII Міжнар. наук. конф., присв. 175-річчю кафедри фізіології та анатомії людини та тварин Київського національного університету імені Тараса Шевченка, 17-20 жовтня 2017 р., Київ. – К.: ВПЦ "Київський університет", 2017.
13. Макаренко М. В. Методичні вказівки до практикуму із диференціальної психофізіології та фізіології вищої нервової діяльності людини / М. В. Макаренко, В. С. Лизогуб, О. П. Безкопильний. – Київ ; Черкаси, 2014.
14. Макаренко М. В. Онтогенез психофізіологічних функцій людини / М. В. Макаренко, В. С. Лизогуб. –Черкаси, 2011.
15. Макаренко Н. В. Высшая нервная деятельность человека и профессиональный труд / Н. В. Макаренко, В. С. Лизогуб //Актуальные проблемы транспортной медицины. – 2008. – № 2. – С. 10–22.
16. Макаренко Н. В. Формирование свойств нейродинамических функций у спортсменов / Н. В. Макаренко, В. С. Лизогуб, А. П. Безкопыльный // Наука в олимпийском спорте. – 2005. – Вып. 2. – С. 80–85.
17. Макаренко М. В. Нейродинамічні властивості спортсменів різної кваліфікації та спеціалізації / Н. В. Макаренко, В. С. Лизогуб, А. П. Безкопыльный // Актуальні проблеми фізичної культури і спорту. – 2004. – № 4. – С. 105–109.
18. Психофізіологія : навч. посіб. / М. Ю. Макарчук, Т. В. Куценко, В. І. Кравченко, С. А. Данилов. – Київ, 2011.
19. Макарчук М. Ю. Адаптація осіб різної статі до діяльності з високим рівнем відповідальності за результат / М. Ю. Макарчук, Л. В. Чікіна, П. І. Янчук // Вісн. Черкаськ. ун-ту. Серія: Біологічні науки. – 2010. – Вип. 180. – С. 50–58.

20. Макарчук М. Ю. Зв'язок стану психофізіологічних функцій людини та її здатності до орієнтації в просторі та часі за різних умов відповідальності за результати діяльності / М. Ю. Макарчук, Л. В. Чікіна, П. І. Янчук // Фізика живого. – 2009. – Т. 17. – № 2. – С. 185–192.

21. Характер реагування людини на рухомий об'єкт за умов різної відповідальності за результат / М. Ю. Макарчук, Л. В. Чікіна, В. А. Трушина, С. В. Федорчук // Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі та патології : тези доп. III Всеукр. наук. конф., присвяч. 70-річчю із дня народж. Г. М. Чайченка, Київ, 4–6 жовтня 2006 р. – К., 2006.

22. Макарчук М. Ю. Характер реакції на рухомий об'єкт в залежності від рівня уваги та швидкості переробки інформації в операторів електростанцій / М. Ю. Макарчук, С. В. Федорчук, В. А. Трушина та ін. // Вісн. Київ. ун-ту. Серія Біологія. – 2005. – Вип. 45. – С. 39–40.

23. 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., 2009.

24. Солодков А. С. Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная : учебник / А. С. Солодков, Е. Б. Сологуб. – М., 2001.

25. Федорчук С. В. Психофізіологічні особливості діяльності людини-оператора систем стеження: автореф. дис. … канд. біол. наук / С. В. Федорчук. – Київ, 2006. – 18 с.

26. Федорчук С. Характер реакции на движущийся объект у спортсменов высокой квалификации в условиях психоэмоционального напряжения / С. Федорчук, Е. Лысенко // Спортивна наука України. – 2017. – № 3(79). – С. 47–54. – Режим доступу: http://sportscience.ldufk.edu.ua/index.php/snu/issue/archive.

27. Федорчук С. В. Стрессоустойчивость и характер реакции на движущийся объект у спортсменов-велосипедистов / С. В. Федорчук, Е. Н. Лысенко, В. Л. Романюк // Актуальные научные исследования в современном мире. – 2017. – Вып.5(25). – Ч. 7.

28. Федорчук С. В. Психофизиологическое состояние спортсменов с разным уровнем личностной и ситуативной тревожности в сложнокоординационных видах спорта / С. В. Федорчук, С. В. Тукаев, Е. Н. Лысенко и др. // Спортивна медицина і фізична реабілітація. – 2017. – № 1. – С. 26–32. – Режим доступу: http://sportmedicine.uni-sport.edu.ua/

29. Федорчук С. В. Особливості реакції на рухомий об'єкт у операторів залежно від рівня психоемоційного напруження / С. В. Федорчук, В. І. Тараненко, Ю. П. Горго // Вісн. Київ. ун-ту. Серія: Проблеми регуляції фізіологічних функцій. – 2005. – Вип. 10. – С. 31–33.

30. Хазова И. В. Полифункциональное психофизиологическое тестирование в оценке функционирования, ограничений жизнедеятельности и здоров'я : метод. указания / И. В. Хазова, А. В. Шошмин, О. Ф. Девятова. – СПб., 2011.

31. Anshel M. H. Qualitative validation of a model for coping with acute stress in sport // Journal of Sport Behaviour. – 2001. – Vol. 24 (3). – P. 223–246.

32. The psychophysiological state of highly qualified athletes performing in diving with different levels of anxiety / S. Fedorchuk, S. Tukaiev, O. Lysenko, O. Shynkaruk // European Psychiatry, Elsevier. – 2018. – V. 48. – P. 681.

33. Krohne H. W. Trait anxiety, state anxiety, and coping behaviour as predictors of athletic performance / H. W. Krohne // Anxiety Research. – 1988. – Vol. 1(3). – P. 225–234. DOI: http://dx.doi.org/10.1080/08917778808248721.

References (Scopus)

1. Burlachuk L., Morozov S. Psikhodiagnosticheskiye metody issledovaniya lichnosti [Psychodiagnostic methods of personality research].Kiyev: Znaniye; 1982. Russian.

2. GorgoYu., Chaychenko G. Osnovy psykhofiziolohiyi. Navchal'nuy posibnuk [Fundamentals of psychophysiology. Tutorial]. – Kherson, 2002. Ukrainian.

3. Granovskaya R. Elementy prakticheskoy psikhologii [Elements of practical psychologists]. Leningrad: LGU; 1984. Russian.

4. Dubrovina Z., Blinova L., Makarova L. Tochnost' dvigatel'noy reaktsii kak pokazatel' funktsional'nogo sostoyaniya tsentral'noy nervnoy sistemy. Fiziologiya cheloveka – Physiology of man; 1980;6(6):1076-1084. Russian.

5. Il'in Ye. Psikhomotornaya organizatsiya cheloveka. Sankt-Peterburg: Piter; 2003. Russian.

6. Kal'nysh V., Shvets' A. Udoskonalennya metodolohiyi vyznachennya psykhofiziolohichnykh kharakterystyk operatoriv. – Ukr. zhurn. z probl. Medytsyny pratsi – Ukr. Journ.from probl. medicine of labor; 2008;4:49-54. Ukrainian.

7. Koryakyna Yu. Khronobyolohycheskaya kharakterystyka podrostkov, yunoshey y devushek, razvyvayushchykh sylu i vynoslivost' [Chronobiological characteristic of adolescents, boys and girls, developing strength and endurance] (PhD Thesis), Omsk. 2000. Russian.

8. Kotlo Ye. Mekhanizmy emotsional'noy determinirovannosti vnutrennego otscheta vremeni sportsmenov [Mechanisms of emotional determinism of the internal timing of athletes].(PhD Thesis), Stavropol. 2005. Russian.

9. Kutsenko T. Stan vlastyvostey psykhofiziolohichnykh funktsiy u ditey molodshogo shkil'nogo viku [State of properties of psychophysiological functions in children of elementary school age].(PhD Thesis),Kyiv. 2000. Ukrainian.

10. Lila N., Tananakina T., Bolgov D., Ivasenko A., Mavrich S. Otsenka uravnoveshennosti nervnykh protsessov u studentov-medikov s pomoshch'yu testa reaktsii na dvizhushchiysya ob"yekt. Perspektivi meditsini ta biologíЇ – Perspective of Medicine and Biology, 2013;5(1):86-91. Russian.

11. Lysenko Ye., Shinkaruk O. [Influence on the manifestation of neurodynamic properties of athletes of sexual dimorphism and strenuous physical work]. Nauka i sport: sovremennyye tendentsii – Science and Sport: Modern Trends, 2015;6(1):11-18.Russian.

12. Makarenko M., Lizogub V., Savyts'kyy V., Chyzhyk V. Tak shchozh my vyyavlyayemo zadopomohoyu testu reaktsiyi na rukhomyy ob"yekt? Psykhofiziolohichni ta vistseral'ni funktsiyi v normi i patolohiyi: VIII Mizhn. nauk. konf.,prysv. 175-richchyu kafedry fiziolohiyi ta anatomiyi lyudyny ta tvaryn Kyivs'koho natsional'noho universytetu imeni Tarasa Shevchenka, 17-20 zhovtnya 2017 roku, Kyiv – Psychophysiological and visceral functions in norm and pathology: VIII Intern. sciences conf., assignment 175th anniversary of the Department of Human and Animal Physiology and Anatomy, Taras Shevchenko National University of Kyiv, October 17-20, 2017, Kyiv; 2017. Ukrainian.

13. Makarenko M., Lizogub V., Bezkopil'niy O. Metodichní vkazívki do praktikumu z diferentsíal'noЇ psikhofízíologíЇ ta fízíologíЇ vishchoЇ nervovoЇ díyal'ností lyudini [Guidance for the workshop on differential neuroscience and physiology of higher nervous activity]. Kyiv – Cherkasy: Vertykal, vydavetsKandych S.H. 2014. Ukrainian.

14. Makarenko M., Lyzohub V. Ontohenez psykhofiziolohichnykh funktsiy lyudyny [Ontogenesis of psychophysiological functions of a person].Cherkasy, 2011.Ukrainian.

15. Makarenko M., Lizogub V. Vysshaya nervnaya deyatel'nost' cheloveka i professional'nyy trud. Aktual'nyye problemy transportnoy meditsiny – Actual problems of transport medicine. 2008;2:10-22. Russian.

16. Makarenko N., Lizogub V., Bezkopyl'nyy A. Formirovaniye svoystv neyrodinamicheskikh funktsiy u sportsmenov. Nauka v olimpiyskom sporte. – Science in the Olympic sport, 2005;2:80-85. Russian.

17. Makarenko M., Lizogub V., Bezkopyl'nyy O. Neyrodynamichni vlastyvosti sportsmeniv riznoyi kvalifikatsiyi ta spetsializatsiyi. Aktual'ni problemy fizychnoyi kul'tury i sportu – Urgent problems of physical culture and sports, 2004;4:105-109. Ukrainian.

18. Makarchuk M., Kutsenko T., Kravchenko V., Danylov S. Psykhofiziolohiya: navch. posib. [Psychophysiology: Teach. Manual]. Kyiv, 2011.Ukrainian.

19. Makarchuk M., Chíkína L., Yanchuk P., Fedorchuk S., Trushina V. Adaptatsiya osib riznoyi stati do diyal'nosti z vysokym rivnem vidpovidal'nosti za rezul'tat. VisnykCherkas'koho universytetu (seriya Biolohichni nauky) – Bulletin of the Cherkasy University (Biological sciences series), 2010;180:50-58. Ukrainian.

20. Makarchuk M., Chikina L., Yanchuk P., Fedorchuk S., Trushyna V. Zv'yazok stanu psykhofiziolohichnykh funktsiy lyudyny ta yiyi zdatnosti do oriyentatsiyi v prostori ta chasi zariznykh umov vidpovidal'nosti za rezul'taty diyal'nosti. Fizyka zhyvoho. – Physics of the living, 2009;17,2:185-192. Ukrainian.

21. Makarchuk M., Chikina L., Trushyna V., Fedorchuk S. Kharakter reahuvannya lyudyny na rukhomyy ob"yekt za umov riznoyi vidpovidal'nosti za rezul'tat. Psykhofiziolohichni ta vistseral'ni funktsiyi v normi i patolohiyi: III Vseukr. nauk. konf.,prysvyach. 70-richchyu z dnyanar. H.M. Chaychenka. – Kyiv, 4-6 zhovtnya 2006. – Psychophysiological and visceral functions in norm and pathology: III Allukr. sciences conf., dedicating 70th anniversary of the day GM Chaychenko. – Kyiv, October 4-6, 2006. K., 2006.Ukrainian.

22. Makarchuk M., Fedorchuk S., Trushyna V., Taranenko V. Kharakter.reaktsiyi.na.rukhomyy.ob"yekt v zalezhnosti vid rivnya uvahy ta shvydkosti pererobky informatsiyi v operatoriv elektrostantsiy. Visnyk Kyyivs'koho natsional'noho universytetu imeni Tarasa Shevchenka (seriya Biolohiya). – Bulletin of the Taras Shevchenko National University of Kyiv (Biology series), 2005; 45: 39-40. Ukrainian.

23. Shynkaruk O., Lysenko O., Hunina L., Karlenko V., Zemtsova I., Olishevs'kyi S. et al. Medyko-biolohichne zabezpechennya pidhotovky sportsmeniv zbirnykh komand Ukrayiny z olimpiys'kykh vydiv sportu [Medico-biological support of training of athletes of national teams of Ukraine on Olympic sports]. O.A. Shynkaruk (Ed.). Kyiv: Olimpiyska literatura; 2009. Ukrainian.

24. Solodkov A., Sologub Ye. Fiziologiya cheloveka. Obshchaya. Sportivnaya. Vozrastnaya: Uchebnik [Human physiology. The total. Sports. Age: the Tutorial]. M., 2001.Russian.

25. Fedorchuk S. Psykhofiziolohichni osoblyvosti diyal'nosti lyudyny-operatora system stezhennya [Psychophysiological peculiarities of human-operator operation of surveillance systems]. (PhD Thesis), Kyiv. 2006. Ukrainian.

26. Fedorchuk S., Lysenko O. [The Nature of the reaction to a moving object in athletes of high qualification in conditions of psycho-emotional stress] Sportivna nauka UkraЇni – Sports Science of Ukraine. 2017; 3(79): 47-54. Russian.

27. Fedorchuk S., Lysenko O., Romanyuk V. [Stress-resistance and character of reaction to the moving object ofathletes-bicycle]. Actual scientific research in the modern world, 2017; 5(25), 7. Russian.

28. Fedorchuk S., Tukaiev S., Lysenko Ye., Shinkaruk O., Voronova V. Psikhofiziologicheskoye sostoyaniye sportsmenov s raznym urovnem lichnostnoy i situativnoy trevozhnosti v slozhnokoordinatsionnykh vidakh

sporta. Sportivna meditsina í fízichna reabílítatsíya – Sports Medicine and Physical Rehabilitation.2017; 1:26-32. Russian.

29. Fedorchuk S., Taranenko V., Gorgo Yu. [Features of the reaction to the moved object of operators depended on the level of psychoemotional influence]. Visnyk Kyyivs'koho natsional'noho universytetu imeni Tarasa Shevchenka (seriya Problemy rehulyatsiyi fiziolohichnykh funktsiy). – Bulletin of the Taras Shevchenko National University of Kyiv (series Problems of the regulation of physiological functions), 2005;10:31-33. Ukrainian.

30. Khazova I., Shoshmin A., Devyatova O. Polifunktsional'noye psikhofiziologicheskoye testirovaniye v otsenke funktsionirovaniya, ogranicheniy zhiznedeyatel'nosti i zdorov'ya: Metodicheskiye ukazaniya. 2011. Russian.

31. Anshel M. Qualitative validation of a model for coping with acute stress in sport. Journal of Sport Behaviour, 2001; 24(3):223-246.

32. Fedorchuk S., Tukaiev S, L.ysenko O., Shynkaruk O. The psychophysiological state of highly qualified athletes performing in diving with different levels of anxiety // European Psychiatry, Elsevier, 2018;48:681.

33. Krohne H., Hindel C. Trait anxiety, state anxiety, and coping behaviour as predictors of athletic performance. Anxiety Research, 1988;1(3):225-234.

Надійшла до редколегії 29.01.2018
Отримано виправлений варіант 01.03.2018
Підписано до друку 02.03.2018

Received in the editorial 29.01.2018
Received a revised version on 1.03.2018
Signed in the press on 2.03.2018

С. Федорчук, канд. биол. наук, О. Лисенко, д-р биол. наук
Национальный университет физического воспитания и спорта Украины, Киев, Украина,
С. Тукаев, канд. биол. наук
УНЦ "Институт биологии и медицины",
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

НЕЙРОДИНАМИЧЕСКИЕ И ПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СПОРТСМЕНОВ-ВЕЛОСИПЕДИСТОВ С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ МОБИЛИЗАЦИИ РЕАКЦИИ НА ДВИЖУЩИЙСЯ ОБЪЕКТ

Целью исследования было определение нейродинамических и психологических свойств у спортсменов высокого класса в связи с различным уровнем мобилизации реакции на движущийся объект. Для определения нейродинамических свойств спортсменов использовали диагностический комплекс "Диагност-1".

Для мониторинга и прогнозирования функционального состояния центральной нервной системы спортсменов, а также оценки скорости и точности реагирования, соотношение процессов возбуждения и торможения нервных процессов использовали реакцию на движущийся объект. Кроме того, в данном исследовании анализировались показатели силы и функциональной подвижности нервных процессов, эффективности сенсомоторной деятельности, динамичности нервных процессов, скорости простой сенсомоторной реакции, скорости простой и сложной сенсомоторной реакции выбора, показатель сенсомоторной асимметрии и другие показатели.

Личностная и ситуативная тревожность оценивалась по тесту Спилбергера-Ханина. Тест М. Люшера был использован для оценки психоэмоционального состояния спортсменов. Для определения интегральных черт темперамента обследованных был применен тест Г. Айзенка. Выявлены различия между группами спортсменов-велосипедистов с высоким, средним и низким уровнем мобилизации по результатам выполнения реакции на движущийся объект. Наиболее оптимальное функциональное состояние центральной нервной системы по показателям реакции на движущийся объект было характерно для спортсменов-велосипедистов с низким уровнем мобилизации. Спортсмены с высоким уровнем мобилизации не продемонстрировали значимых различий по результатам выполнения реакции на движущийся объект, но отличались более высокой стабильностью сложной сенсомоторной реакции выбора. Спортсмены со средним уровнем мобилизации в реакции на движущийся объект продемонстрировали наименьший уровень ситуативной тревожности в сочетании с пониженным функциональным состоянием центральной нервной системы. Таким образом, спортсмены как с высоким, так и с низким уровнем мобилизации в реакции на движущийся объект характеризовались высокой эффективностью сенсомоторного реагирования по сравнению со спортсменами со средним уровнем мобилизации.

Ключевые слова: реакция на движущийся объект, ситуативная тревожность, спортсмены высокой квалификации, велоспорт.

S. Fedorchuk, PhD., O. Lysenko, Dr. Sc.
National University of Physical Education and Sport of Ukraine, Kyiv, Ukraine,
S. Tukaiev, PhD.
ESC "Institute of Biology and Medicine",
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

NEURODYNAMIC PROPERTIES OF CYCLISTS WITH DIFFERENT LEVELS OF MOBILIZATIONS IN THE REACTION TO THE MOVING OBJECT

The purpose of the study was to determine the neurodynamic and psychological properties of elite cyclists concerning the level of mobilization in the reaction to the moving object. In order to determine the neurodynamic properties of athletes we used the diagnostic complex "Diagnost-1".

The reaction to the moving object was used to monitor and predict the functional state of the central nervous system of athletes, to assess the speed and accuracy of the response, the excitation/inhibition ratio, and the balance of nervous processes. Moreover, we have analyzed the force and functional mobility of nervous processes, the sensorimotor activity, namely the dynamics of nervous processes, the efficiency and speed of both the simple sensorimotor reaction, and the simple and complex sensorimotor choosing reaction, the sensorimotor asymmetry index, and other parameters.

Hans Eysenck's Personality Inventory (EPI), the State-Trait Anxiety Inventory by C. Spielberger (adapted by Y. Hanin) and the Luscher color test allowed determining individual typological characteristics and the psycho-emotional state of athletes. The results of the reaction to the moving objects revealed differences between cycling athletes with high, medium and low mobilization rates. The most optimal functional state of the central nervous system in terms of the reaction to the moving object was specific to the cyclists with the low level of mobilization. Athletes with a high level of mobilization did not demonstrate significant differences in the reactions to the moving objects, but differed the higher stability in the complex sensory-motor choice reaction. Athletes with the medium level of mobilization in the reaction to the moving objects were characterized by the lowest level of State Anxiety in combination with a reduced functional state of the central nervous system. Thus, the higher efficiency of sensorimotor response was detected in the athletes with the high and low mobilization level in the reaction to moving objects.

Keywords: reaction to the moving objects, State and Trait Anxiety, elite athletes, cycling.

УДК 612.858.745

О. Шпенков, асп., С. Тукаєв, канд. біол. наук,
І. Зима, д-р біол. наук
ННЦ "Інститут біології та медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

ЗМІНИ АКТИВНОСТІ ГОЛОВНОГО МОЗКУ В ГАММА-ДІАПАЗОНІ ПІД ЧАС ПРОСЛУХОВУВАННЯ РОК-МУЗИКИ ЗІ ЗНИЖЕНИМ РІВНЕМ НИЗЬКИХ ЧАСТОТ

Під час запису музичної композиції музиканти враховують той факт, що рівень сигналу певних частот може впливати на емоційне сприйняття музики. Метою даної роботи було дослідити вплив низькочастотної компонети в рок-музиці на емоційне сприйняття музики. Методи: у дослідженні брали участь 30 волонтерів. Обстежувані прослуховували чотири аудіофрагменти: білий шум, спів птахів, інструментальна рок-композиція й рок-композиція зі зниженим рівнем сигналу низьких частот. Під час прослуховування аудіофрагментів відбувалась реєстрація ЕЕГ. Результати: при прослуховуванні звуків та музики найбільш значні зміни в ЕЕГ спостерігались переважно в β- та γ-діапазонах, які пов'язані з емоційними та когнітивними процесами. При прослуховуванні оригінальної рок-композиції, так само як і при прослуховуванні білого шуму, спостерігалось генералізоване збільшення спектральної потужності (СП) в γ-діапазоні, тоді як при прослуховуванні рок-композиції зі зниженим рівнем низьких частот збільшення СП у γ-діапазоні спостерігалась лише у задніх відведеннях лівої півкулі та правофронтальних відведеннях. Менш генералізована активація в γ-діапазоні пов'язана з меншим рівнем емоційної активації.

Ключові слова: ЕЕГ, сприйняття музики, сприйняття ритму, гама-діапазон.

Вступ. Музика, як і звуки навколишнього середовища, може мати декілька джерел акустичних сигналів, які перекриваються у часовому та частотному діапазонах. Ієрархічна обробка вхідних сигналів забезпечує роздільне сприйняття, обробляючи спектральні та часові (темпоральні) характеристики аудіосигналів.

Акустичні сигнали обробляються тонотопічно, починаючи від завитки до аудіокортекса, але різні частотні діапазони обробляються неоднаково на одному ієрархічному рівні. Верхні оливарні ядра отримують бінауральні входи від кохлеарних ядер. Таким чином на цьому рівні відбувається обробка інформації про локалізацію джерела звука. Локалізація звуків до 800 Гц оцінюється на основі інформації про різницю часу надходження коливань до лівого і правого вуха, тоді як локалізація звуків від 1600 Гц оцінюється на основі інформації про різницю в інтенсивності сигналу [1]. Зазначимо, що музичні інструменти, які формують темпоральні компоненти (ритм, пульс) музичної композиції, переважно мають діапазон від 10 до 800 Гц.

Таким чином, можна припустити, що саме оливарні ядра є першим етапом обробки ритму в музиці, а особливості обробки інформації щодо локалізації джерела звуку в різних діапазонах частот пояснюють, чому переважна кількість ритмічних партій мають діапазон низьких частот. Було показано більшу амплітуду потенціалу негативності неузгодженості (MMN) для часових девіантів низьких частот, ніж для високих частот, а також більшу аудіомоторну синхронізацію при тепінг-тесті у відповідь на девіанту низьких частот, ніж у відповідь на девіанту високих частот. Більше того, є дані, що під час прослуховування музики люди підлаштовують свої рухи під низькочастотні звуки, а при збільшенні гучності низьких частот збільшуються інтенсивність рухів [24]. Також відомо, що музика із "високим рівнем груву (high-groove music) значно активує моторну систему[22].

Залучення моторних ділянок разом із аудіокортексом під час сприйняття музичних ритмів вдало демонструють ф-МРТ дослідження. Так, під час сприйняття ритму було показано залучення базальних гангліїв, мозочка, додаткової моторної ділянки (SMA), дорсальної премоторної кори та правої фронтальної долі [6]. Також деякі автори вважають, що базальні гангліі відіграють важливу роль при сприйнятті пульсу та прогнозуванні музичного пульсу [5].

Багато робіт указує на те, що сприйняття музичних ритмів відбувається за механізмом засвоєння ритмічної складової сенсорної стимуляції, притаманному мозковим нейромережам [21, 25]. Частота музичного пульсу відповідає дельта- і тета-ритмам ЕЕГ. Так, було показано синхронізацію дельта ритму, фазові відповіді у тета-діапазоні та фазову синхронізацію у бета- та гама-діапазонах, модульовані періодичністю аудіостимула [25]. Припускають, що синхронізація у бета-діапазоні при сприйнятті ритму пов'язана із активацією моторної кори й відображає реципрокні взаємодії між сенсорними та моторними ділянками [9]. Schroeder (2010) уважає, що взаємозв'язок між сенсорними й моторними ділянками забезпечує механізм прогнозування послідовності музичного пульсу в часі [20].

Ураховуючи вищеописані дані щодо впливу музичних характеристик на емоційне сприйняття й переживання, можна зробити висновок, що маніпулюючи інтенсивністю сигналу тих чи інших частот ми можемо впливати на валентність та інтенсивність емоцій, пов'язаних із сприйняттям музичного твору. Тому ми вирішили дослідити вплив низькочастотної (темпоральної) компоненти рок-музики на її сприйняття та зміни в ЕЕГ. Припускаємо, що зниження рівня низьких частот у рок-композиції відображатиметься на ЕЕГ-активності в діапазонах, пов'язаних із інтенсивністю емоційного переживання й активацією моторної кори.

Матеріали і методи досліджень. Процедура дослідження полягала у реєстрації ЕЕГ у відповідь на аудіостимули. У дослідженні брали участь 30 студентів віком від 17 до 22 років, із яких 17 – жіночої статі та 13 – чоловічої. Обстежувані не мали музичної освіти. Як стимули було обрано чотири аудіофрагменти: білий шум, спів птахів (солов'ї), інструментальна рок-композиція й та сама рок-композиція зі зниженим рівнем сигналу в діапазоні низьких частот (60 Гц, 150 Гц, 400 Гц) (надалі рок-композиція із видозміненим частотним спектром). Зміна частотного спектра рок-композиції була проведена за допомогою аудіоредактора "GoldWave". Білий шум та спів птахів було обрано як контроль позитивних та негативних емоцій.

Для запису ЕЕГ використовувався електроенцефалограф "Нейроком" виробництва "ХАІ-Медіка". 19 активних електродів накладалися за міжнародною системою "10-20 %". Електроенцефалограма реєструвалась монополярно у таких стандартних відведеннях: Fp1, Fp2, F3, F4, F7, F8, C3, C4, P3, P4, T3, T4, T5, T6, O1, O2, Fz, Cz, Pz. Як референтний використовували об'єднаний вушний електрод (A1, A2). Частота дискретизації аналогового сигналу – 500 Гц. Для аналізу спектрального складу електроенцефалограми застосовували швидке перетворення Фур'є. Артефакти знаходили й усували за допомогою візуального аналізу та аналізу

© Шпенков О., Тукаєв С., Зима І., 2018

незалежних компонент (ICA). Оцінювалась спектральна потужність (СП) окремих піддіапазонів та діапазонів ЕЕГ від 4 до 35 Гц: θ1- (4-6 Гц), θ2- (6,1-7,5 Гц), α1- (7,51-9,5 Гц), α2- (9,51-11 Гц), α3- (11,1-13 Гц), β1- (13,1-20 Гц), β2- (20,1-35 Гц), γ- (> 35 Гц). Обстежувані перебували у затемненій, звукоізольованій камері у зручному кріслі. Запис ЕЕГ досліджуваних записувався із закритими очима за такою схемою: фоновий запис (2 хв), пред'явлення першого аудіостимулу – білий шум (40 с), післядія (2 хв), стан спокою 1 (2 хв), пред'явлення другого аудіостимулу – спів птахів (60 с), післядія (2 хв), стан спокою 2 (2 хв), пред'явлення третього аудіостимулу – рок-композиція (1 хв 15 с), післядія (2 хв), стан спокою 3 (2 хв), пред'явлення четвертого аудіостимулу – рок-композиція із видозміненим частотним спектром (1 хв 15 с), післядія (2 хв), післядія (2 хв). Після завершення запису ЕЕГ учасники отримували завдання оцінити стимули за двома шкалами: емоційної валентності та емоційної активації (від "-5" до "5").

Статистичний аналіз даних проводився за допомогою пакета STATISTICA 8 (StatSoft, USA). Для порівняння двох залежних вибірок було застосовано непараметричний критерій Вілкоксона.

Результати та обговорення. Проаналізувавши суб'єктивну гедонічну оцінку аудіофрагментів за шкалою емоційної валентності установили наявність значущих відмінностей в оцінці обстежуваними білого шуму (-4, [-5, -3], $p < 0,05$) порівняно з усіма іншими аудіофрагментами (спів птахів (3, [4, 5], $p < 0,05$), оригінальна рок-композиція (4, [3, 4]), видозмінена рок-композиція (4, [2, 4], $p < 0,05$)). Значущі відмінності також були виявлені при порівнянні оцінювання співу птахів (3, [4, 5], $p < 0,05$) та рок-композиції із видозміненим частотним спектром (4, [2, 4], $p < 0,05$).

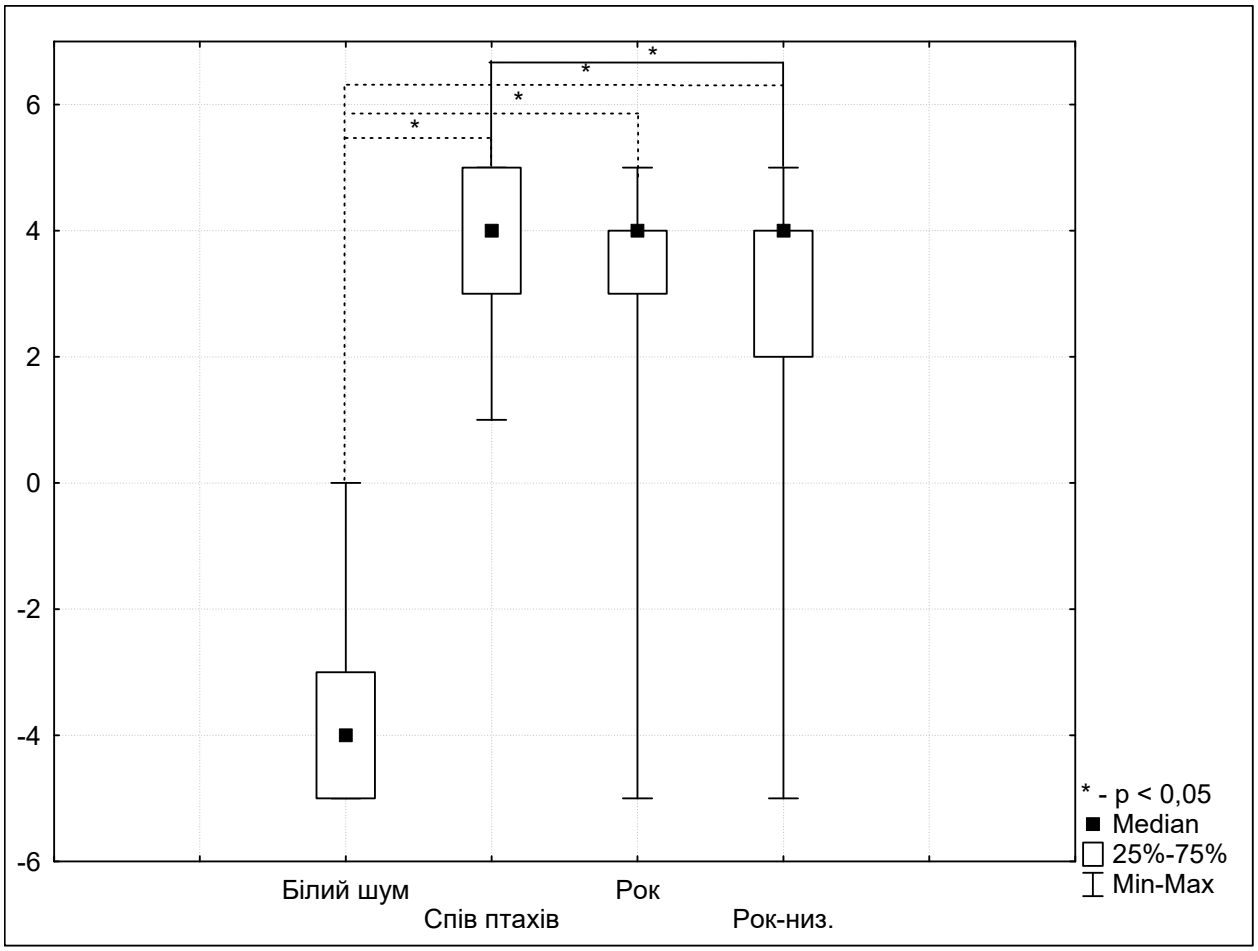


Рис. 1. Суб'єктивна оцінка аудіофрагментів за шкалою емоційної валентності ($p < 0,05$)

Примітка: "Рок" – оригінальна рок-композиція, "Рок–низ." – рок-композиція із видозміненим частотним діапазоном.

Аналіз суб'єктивної оцінки за шкалою емоційної активації також виявив наявність значущих відмінностей (рис. 2). Оцінка співу птахів значущо відрізнялась (-3, [-4, -2], $p < 0,05$) від оцінки інших аудіофрагментів (білий шум (4, [3, 5]), оригінальна рок-композиція (3, [1, 4]), видозмінена рок-композиція (3, [0, 4])). Значущі відмінності ($p < 0,05$) також було виявлено при порівнянні оцінювання білого шуму з усіма іншими аудіокомпозиціями.

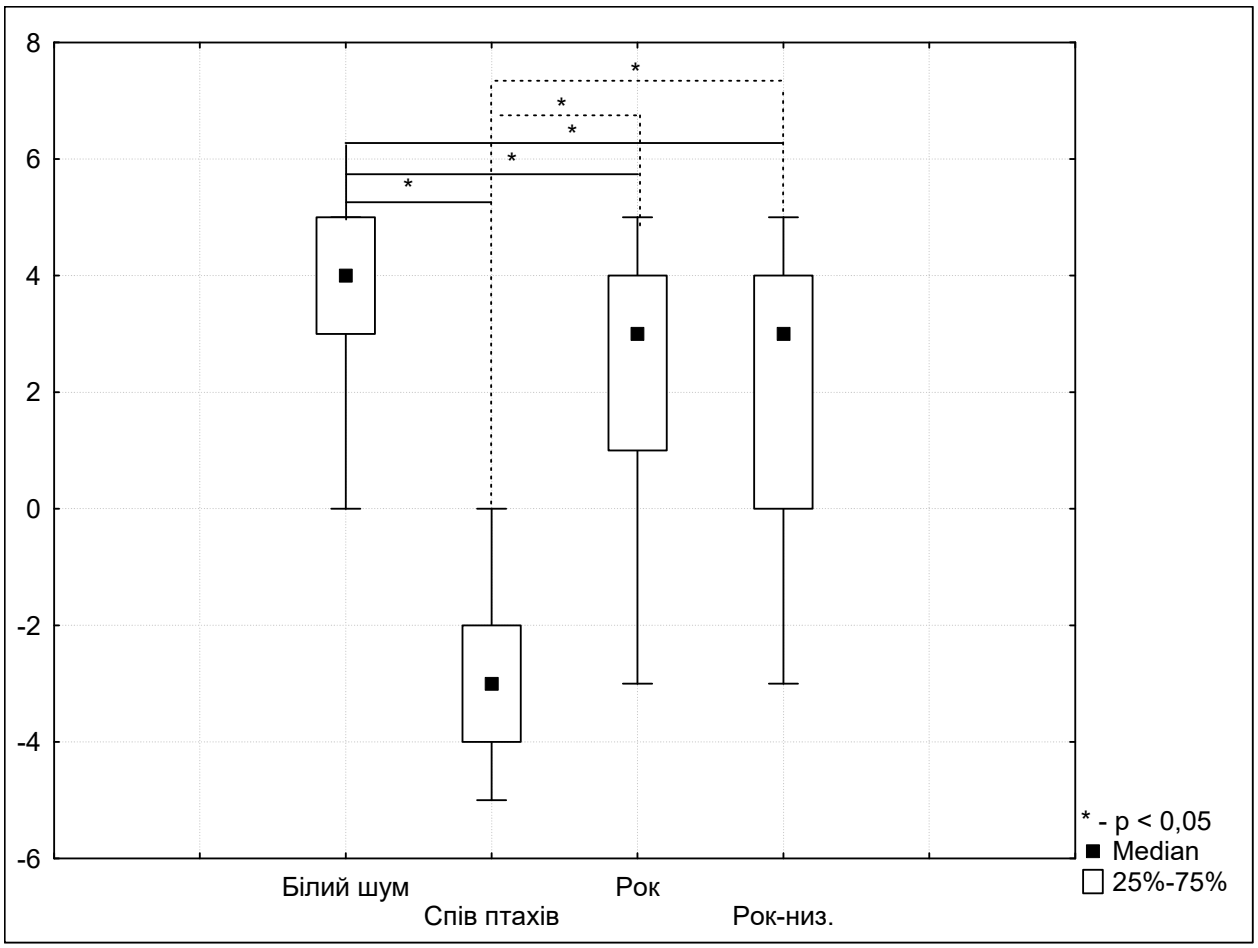


Рис. 2. Суб'єктивна оцінка аудіофрагментів за шкалою емоційної активації (p < 0,05)

Примітка. "Рок" – оригінальна рок-композиція, "Рок–низ." – рок-композиція із видозміненим частотним діапазоном

Для оцінки змін спектральної потужності ЕЕГ унаслідок прослуховування аудіофрагментів було проведено порівняння проб кожного аудіофрагмента із передуючими станами спокою. Порівняно із передуючим станом спокою під час прослуховування білого шуму відбувалось збільшення активності у фронтальних відведеннях обох півкуль θ1-піддіапазону (Fp1, F7, Fp2) (рис. 3, А), у фронтальному відведенні правої півкулі в θ2-піддіапазоні (Fp2), у фронтальних відведеннях правої півкулі α3- (Fp2) та β1-піддіапазонах (Fp2), а також у β2-піддіапазоні у фронтальних, темпоральних та центральних відведеннях переважно правої півкулі (Fp2, Fp1, F4, T4, C3). Зазначимо, що майже у всіх вищезгаданих піддіапазонах спостерігалась доволі чітка правопівкульна активація фронтальних зон. Виявлену нами правопівкульну активацію можна пов'язати із негативною емоційною відповіддю на пред'явлений аудіостимул (білий шум) (рис. 1), зважаючи на результати досліджень Altenmuller [2], в яких описується активація фронто-темпоральної кори переважно правої півкулі при прослуховуванні негативно забарвлених аудіальних стимулів, і активація лівої темпоральної кори головного мозку при прослуховуванні позитивно забарвлених стимулів.

У ряді робіт показано збільшення тета-діапазону при пред'явленні емоційних стимулів або переживанні негативних та позитивних емоцій [19, 23] і змінами тета-діапазону залежно від рівня емоційного напруження [4]. Ми вважаємо, що збільшення фронтальної активності в θ1- (Fp1, F7, Fp2) та θ2- (Fp2) піддіапазонах відображає збільшення емоційного тонусу. Також Trochidis (2012) було показано відносно більшу активність правої півкулі у фронтальних та центральних відведеннях тета-діапазону під час прослуховування музики з негативною емоційною валентністю [23]. У нашому випадку при прослуховуванні білого шуму спостерігається збільшення активності у правому фронтальному відведенні в θ2-піддіапазоні (Fp2). Підкреслимо, що корейськими дослідниками [26] було показано при прослуховуванні білого шуму в правому фронтальному відведенні (Fp2) збільшення активності в α2-піддіапазоні, тоді як у нашому дослідженні спостерігалось збільшення активності в даному відведенні, але в α3-піддіапазоні. Крім цього, посилення високочастотних складових також пов'язують із механізмами формування негативних емоційних станів і тривожності, особливо при збільшенні їх СП у правій півкулі [27]. Також є данні, що вказують на зв'язок бета-коливань із силою емоційного переживання [29]. Тому, виходячи із цього, можливо припустити, що виявлене нами збільшення СП у β1- та β2-піддіапазонах у відведеннях правої півкулі може вказувати на певну негативну емоційну активацію.

На кортикальну активацію та посилення інтенсивності емоційних процесів також може вказувати генералізоване збільшення СП у γ-діапазоні [12].

Крім описаних змін ЕЕГ також спостерігалась депресія α1-, α2-, β1-піддіапазону (сенсорна увага), що підтверджує описану когнітивно-емоційну активацію [16].

Аналіз змін СП ЕЕГ при прослуховуванні співу птахів порівняно із передуючим станом спокою (рис. 3, Б) на відміну від такого із прослуховуванням білого шуму пока-

зав, що активація відбувалась лише у фронтальному відведенні, але лівої півкулі (Fp1) і тільки в θ1-піддіапазоні. Цілком можливо припустити, що такі локальні зміни в θ1-піддіапазоні пов'язані із меншим рівнем емоційного тонусу порівняно із пробою білого шуму або навіть зі зменшенням емоційного тонусу [28], розслабленням і релаксацією із позитивним емоційним забарвленням [23] (рис. 1). Висунуте припущення знаходить своє підтвердження в результатах суб'єктивного оцінювання цього аудіостимулу за шкалою емоційної активації – загалом обстежувані оцінювали сприйняття співу птахів як релаксуючий, позитивний фактор (рис. 2). На це також указує і зменшення активності у фронтальних та темпоральному відведеннях α3-піддіапазону (Fz, F4, C4) [19, 20] та генералізоване зменшення СП у β1-піддіапазоні переважно у фронтальних, темпоральних і центральних відведеннях (F3, Fz, F4, F8, C3, Cz, C4, T4, P3,T6).

На зниження емоційної та когнітивної активації, пов'язаної із кортико-гіппокампально-лімбічними взаємодіями [3], указує також зменшення активності в окципітальних відведеннях θ1- (O1, O2, Pz) та θ2-піддіапазонах (O1, O2) (рис. 3, Б) та менш генералізована лівопівкульна екзальтація в γ-діапазоні порівняно із таким під час прослуховування білого шуму.

Як і очікувалось, прослуховування співу птахів супроводжувалось більш вираженою, порівняно із білим шумом, реакцією активації механізмів зовнішньої уваги [28] – значуща депресія активності в α1-піддіапазоні в цей раз спостерігалась майже в усіх відведеннях (рис. 3, Б).

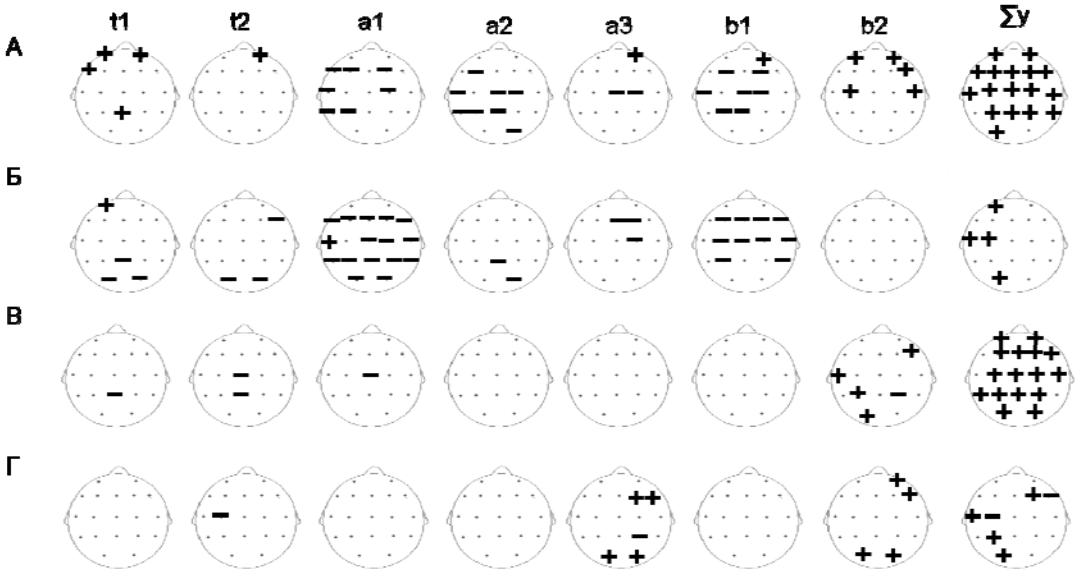


Рис. 3. Топокарти змін спектральної потужності діапазонів ЕЕГ на різних етапах дослідження порівняно із попереднім станом спокою (n = 30)

Примітка: А – білий шуму; Б – спів птахів; В – рок-композиція; Г – рок-композиція із видозміненим частотним спектром. "+" – зростання спектральної потужності діапазону, "-" – зниження (p < 0,05)

При прослуховуванні рок-композиції з оригінальною частотною структурою низькочастотної частини спектру ЕЕГ спостерігались локальні зміни θ1-, θ2-, α1-піддіапазонах (рис. 3, В).

В області високочастотних складових ЕЕГ (β-діапазон), які на сьогодні пов'язуються із перебігом емоційно-мотиваційних і когнітивних процесів [21, 16], спостерігається збільшення СП β2-піддіапазону в парієтальних, скроневих та потиличних відведеннях лівої півкулі (P3, T3, O1), збільшення у правому фронтальному відведенні (Fp2) та локальне зменшення СП у парієтальному відведенні правої півкулі (P4).

Зважаючи на думку деяких авторів про функціональне значення активації темпорально-парієтально-окципітальних областей лівої півкулі (мультимодальна генерація образів, процеси уяви) [10, 11] виявлена латералізована реакція може вказувати на активацію внутрішньої психічної активності слухачів і підвищення рівня активаційної емоційної складової, пов'язаної зі сприйняттям музичного фрагмента. До того ж, на сьогодні вважається, що заднім областям більш притаманна участь у регуляції активаційної складової емоційного стану, у той час гедонічні складові більше пов'язують із передніми зонами головного мозку [17, 7] .

Отримані дані узгоджуються з даними досліджень із використанням емоційних аудіостимулів, в яких було виявлено збільшення амплітуди викликаних потенціалів у потиличних відведеннях у β-діапазоні обох півкуль при наданні як приємних, так і неприємних стимулів [8].

Можна також припустити, що така ліволатеральна реакція вказує на позитивну емоційну відповідь, що узгоджується із позитивною емоційною оцінкою (приємний, активуючий) сприйняття даного музичного фрагмента (рис. 1, 2).

На посилення емоційних процесів також може вказувати генералізована активація кори великих півкуль у γ-діапазоні [12]. Схожа активність у γ-діапазоні спостерігалась і при прослуховуванні білого шуму. Зазначимо, що обидва аудіофрагменти суб'єктивно були оцінені як найбільш активуючи стимули. Тому, у даному випадку, отримане генералізоване збільшення СП у γ-діапазоні відображає активаційну емоційну складову.

Large [18] було показано фазову синхронізацію гамма-ритму із музичним ритмом, що прослуховувався обстежуваними. Таким чином, не виключено, що збіль-

шення СП у γ-діапазоні індуковано сприйняттям ритму даної рок-композиції.

На відміну від оригінальної рок-композиції, при прослуховуванні рок-композиції із видозміненою частотною структурою спостерігалось збільшення СП у α3-піддіапазоні в окципітальних (O1, O2) та правих фронтальних відведеннях (F4, F8). Топографічна локалізація збільшення СП у β2-піддіапазоні також стосувалась окципітальних (O1, O2) та правих фронтальних (F8, Fp2) відведень.

Відомо, що фронтальні зони неокортексу зв'язуються здебільшого із формуванням валентної компоненти емоцій, у той час як задні, особливо правої півкулі – із процесами емоційної активації незалежно від валентності [9, 13] .

Крім цього, необхідно зазначити, що збільшення активності β-діапазону в правій півкулі можна пояснити і посиленням, активацією аудіокортексу, яка пов'язана з обробкою складових музичних компонент та порівнянням із попереднім сприйняттям нативної рок-композиції. Адже відомо, що у людей без музичного досвіду обробка музичних компонент (таких, як висота, тембр і ритм) відбувається в первинній та вторинній слуховій корі правої півкулі [15]. Так, використовуючи метод викликаних потенціалів, негативної неузгодженості (mismatch negativity, MMN) було показано [15], що девіантні звукові стимули (висота, акорди, ритм та тембр) збільшують амплітуду потенціалу MMN у правій півкулі. Девіанти ритму й тембру викликали більший потенціал MMN, ніж девіанти висоти та акордів. У нашому випадку зменшення сигналу низьких частот у рок-композиції призвели до зміни спектральної складової ритмічних компонентів композиції, таких, як бас-гітара та бас-бочка. Таким чином, можливо, "зсув" β-активності у фронтальні зони правої півкулі пов'язаний із реакцією на зміну у сприйнятті ритмічної компоненти композиції як девіантної, і з активацією системи мимовільної уваги.

При прослуховуванні видозміненної рок-композиції спостерігалась значно менша активація в γ-діапазоні на відміну від генералізованого збільшення СП при прослуховуванні оригінальної рок-музики. Як уже було зазначено, екзальтація СП у γ-діапазоні відображає емоційні процеси [12]. У нашому випадку при прослуховуванні активуючих аудіофрагментів (білий шум, оригінальна рок-композиція) спостерігалось більш генералізоване збільшення СП у γ-діапазоні, ніж при прослуховуванні співу птахів та рок-композиції зі зниженою інтенсивністю низьких частот. Таким чином, ураховуючи функціональне значення γ-діапазону, наші дані вказують на те, що зниження інтенсивності низьких частот, у діапазоні яких переважають темпоральні характеристики музики, впливає на рівень емоційної активації, що відображається в менш генералізованій активації в гамма-діапазоні.

Висновки:

1. При прослуховуванні звуків та музики найбільш значні зміни в ЕЕГ спостерігались переважно в низькочастотних і високочастотних діапазонах, пов'язаних із емоційними та когнітивними процесами.

2. При прослуховуванні рок-композиції зі зниженим рівнем низьких частот спостерігалось посилення активності в β2-піддіапазоні у фронтальних ділянках правої півкулі, на відміну від активації переважно задніх ділянок лівої півкулі при прослуховуванні нативної рок-композиції. Таке збільшення правофронтальної високочастотної активності може вказувати на посилення когнітивних процесів, пов'язаних з аналізом музичних компонент і порівнянням із попереднім музичним образом.

3. Прослуховування оригінальної рок-композиції на відміну від прослуховування рок-композиції зі зниженим рівнем сигналу низьких частот викликає більшу кортикальну активацію в γ-діапазоні, що вказує на більший рівень когнітивно-емоційної активації.

Список використаної літератури:

1. Alagramam K. Auditory System,Central // Encyclopedia of the Neurological Sciences. – 2014. – Vol. 1. – P. 323–328.
2. Altenmüller E. Hits to the left, flops to the right: different emotion during listening to music are reflected in cortical lateralisation patterns // Neuropsyhologia. – 2002. – Vol. 40. – P. 2242–2256.
3. Basar E. The selectively distributed theta system: functions // Int. J. Psycho- physiol. – 2001. – Vol. 39. – P. 197–212.
4. Bekisz M. Coupling of beta and gamma activity in corticothalamic system of cats attending to visual stimuli // Neuroreport. – 1999. – Vol. 10. – P. 3589–3594.
5. Chapin H. Neural responses to complex auditory rhythms: the role of attending // Front.Psychol. – 2009.
6. Chen J. Moving on time:brain network for auditory-motor synchronization is modulated by rhythm comlexity and musical training // J. Cogn.Neurosci. – 2008. – Vol. 20. – P. 226–239.
7. Cuthbert B. Brain potentials in affective picture processing: Covariation with autonomic arousal and affective report // Biological Psychology. – 2000. – Vol. 52. – P. 95–111.
8. Davidson R. Affective style and affective disorders: perspectives from affective neuroscience // Cognit. Emot. – 1998. – Vol. 12. – P. 307–330.
9. Evers S. The cerebral haemodynamics of music perception. A transcranial Doppler sonography study // Brain. – 1999. – Vol. 122. – P. 75–85.
10. Farah M. Current issues in the neuropsychology of image generation // Neuropsychologia. – 1995. – Vol. 33. – № 11. – P. 1455–1471.
11. Goldenberg G. Contributions of occipital and temporal brain regions to visual and acoustic imagery – a SPECT study // Neuropsychologia. – 1991. – Vol. 29. – P. 695–702.
12. Headley D. In sync: gamma oscillation and emotional memory // Frontiers in Behavioral Neuroscience. – 2013. – Vol. 7.
13. Heller W. Neuropsychological correlates of arousal in selfrported emotion // Cognit. Emot. – 1997. – Vol. 11. – P. 383–402.
14. Hove M. Superior time perception for lower musical pitch explains why bass-ranged instruments lay down musical rhythms // PNAS. – 2014. – Vol. 111. – P. 10383–10388.
15. Kentaro O. The effect of musical experience on hemispheric lateralization in musical feature processing // Neuroscience Letters. – 2011. – Vol. 496. – P. 141–145.
16. Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis // Brain Research Reviews. – 1999. – Vol. 29. – P. 169–195.
17. LaBar K. Spatiotemporal dynamics of a neural network for emotional picture encoding revealed by parallel evoked potential and fMRI measurements // Society for Neuroscience Abstracts. – 1999. – Vol. 25. – P. 2146.
18. Large E. Neural networks for beat perception in musical rhythm // Frontiers in Systems Neuroscience. – 2015. – Vol. 9.
19. Schmidt L. Frontal brain electrical activity (EEG) distinguishes valence and intensity of musical emotions // Cognition and Emotion. – 2001. – Vol. 15. – P. 487–500.
20. Schroeder C. Dynamics of active sensing and perceptual selection // Curr. Opin.Neurobiol. – 2010. – Vol. 20. – P. 172–176.
21. Snyder J. Gamma-band activity reflects the metric structure of rhythmic tone sequences // Cognitive brain research. – 2005. – Vol. 24. – P. 117–126.
22. Stupacher J. Musical groove modulates motor cortex excitability: A TMS investigation // Brain Cognition. – 2013. – Vol. 82. – P. 127–136.
23. Trochidis K. EEG-based emotion perception during music listening // Proceedings of the 12th International Conference on Music Perception and Cognition and the 8th Triennial Conference of the European Society for the Cognitive Sciences of Music, July 23-28, 2012, Thessaloniki, Greece, 1018-1021.
24. Van Dyck E. The impact of the bass drum on human dance movement // Music Perception. – 2013. – Vol. 30. – P. 349–359.
25. Will U. Brain wave synchronization and entrainment to periodic acoustic stimuli // Neurosci. Lett. – 2007. – Vol. 424. – P. 55–60.
26. Wuon-Shik Kim. Asymmetric activation in prefrontal cortex by sound-iduced affect // Perceptual and motor skills. – 2003. – Vol. 97. – P. 847–854.
27. Деглин В. О роли доминантного полушария в регуляции эмоционального состояния человека // Физиология человека. – 1975. – № 1. – С. 418–426.
28. Русалова М. Частотно-амплитудные характеристики левого и правого полушарий при мысленном воспроизведении эмоционально окрашенных образов // Физиология человека. – 1999. – Т. 47. – № 5. – С. 792–811.
29. Русанов М. Отражение в межполушарном распределении частотно-амплитудных параметров ЭЭГ силы эмоционального переживания, величины потребности и вероятности ее удовлетворения // Физиология человека. – 2000. – Т. 26, № 1. – С. 32–39.

References (Scopus)

1. Alagramam K. Auditory System, Central // Encyclopedia of the Neurological Sciences. – 2014. – Vol. 1. – P. 323–328.

2. Altenmüller E. Hits to the left, flops to the right: different emotion during listening to music are reflected in cortical lateralisation patterns // Neuropsyhologia. – 2002. – Vol. 40. – P. 2242–2256.
3. Basar E. The selectively distributed theta system: functions // Int. J. Psycho- physiol. – 2001. – Vol. 39. – P. 197–212.
4. Bekisz M. Coupling of beta and gamma activity in corticothalamic system of cats attending to visual stimuli // Neuroreport. – 1999. – Vol. 10. – P. 3589–3594.
5. Chapin H. Neural responses to complex auditory rhythms: the role of attending // Front.Psychol. – 2009.
6. Chen J. Moving on time:brain network for auditory-motor synchronization is modulated by rhythm comlexity and musical training // J. Cogn.Neurosci. – 2008. – Vol. 20. – P. 226–239.
7. Cuthbert B. Brain potentials in affective picture processing: Covariation with autonomic arousal and affective report // Biological Psychology. – 2000. – Vol. 52. – P. 95–111.
8. Davidson R. Affective style and affective disorders: perspectives from affective neuroscience // Cognit. Emot. – 1998. – Vol. 12. – P. 307–330.
9. Evers S. The cerebral haemodynamics of music perception. A transcranial Doppler sonography study // Brain. – 1999. – Vol. 122. – P. 75–85.
10. Farah M. Current issues in the neuropsychology of image generation // Neuropsychologia. – 1995. – Vol. 33. № 11. – P. 1455–1471.
11. Goldenberg G. Contributions of occipital and temporal brain regions to visual and acoustic imagery – a SPECT study // Neuropsychologia. – 1991. – Vol. 29. – P. 695–702.
12. Headley D. In sync: gamma oscillation and emotional memory // Frontiers in Behavioral Neuroscience. – 2013. – Vol. 7.
13. Heller W. Neuropsychological correlates of arousal in selfrported emotion // Cognit. Emot. – 1997. – Vol. 11. – P. 383–402.
14. Hove M. Superior time perception for lower musical pitch explains why bass-ranged instruments lay down musical rhythms // PNAS. – 2014. – Vol. 111. – P. 10383–10388.
15. Kentaro O. The effect of musical experience on hemispheric lateralization in musical feature processing // Neuroscience Letters. – 2011. – Vol. 496. – P. 141–145.
16. Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis // Brain Research Reviews. – 1999. – Vol. 29. – P. 169–195.
17. LaBar K. Spatiotemporal dynamics of a neural network for emotional picture encoding revealed by parallel evoked potential and fMRI measurements // Society for Neuroscience Abstracts. – 1999. – Vol. 25. – P. 2146.
18. Large E. Neural networks for beat perception in musical rhythm // Frontiers in Systems Neuroscience. -– 2015. – Vol. 9.
19. Schmidt L. Frontal brain electrical activity (EEG) distinguishes valence and intensity of musical emotions // Cognition and Emotion. – 2001. – Vol. 15. – P. 487–500.
20. Schroeder C. Dynamics of active sensing and perceptual selection // Curr.Opin.Neurobiol. – 2010. – Vol. 20. – P. 172–176.
21. Snyder J. Gamma-band activity reflects the metric structure of rhythmic tone sequences // Cognitive brain research. – 2005. – Vol. 24. – P. 117–126.
22. Stupacher J. Musical groove modulates motor cortex excitability: A TMS investigation // Brain Cognition. – 2013. – Vol. 82. – P. 127–136.
23. Trochidis K. EEG-based emotion perception during music listening // Proceedings of the 12th International Conference on Music Perception and Cognition and the 8th Triennial Conference of the European Society for the Cognitive Sciences of Music, July 23-28, 2012, Thessaloniki, Greece, 1018-1021.
24. Van Dyck E. The impact of the bass drum on human dance movement // Music Perception. – 2013. – Vol. 30. – P. 349–359.
25. Will U. Brain wave synchronization and entrainment to periodic acoustic stimuli // Neurosci.Lett. – 2007. – Vol. 424. – P. 55–60.
26. Wuon-Shik Kim. Asymmetric activation in prefrontal cortex by sound-iduced affect // Perceptual and motor skills. – 2003. – Vol. 97. – P. 847–854.
27. Deglin V. O roli dominantnogo polushariay v regulaycii emocionalnogo sostoayniay cheloveka // Fiziologiay cheloveka. – 1975. – № 1. – S. 418–426.
28. Rusalova M. Chastotno-amplitudnue harakteristiki levogo I pravogo polushariy pri muslennom vosproizvedenii emocionalno okrashenuh obrazov // Fiziologiay cheloveka. – 1999. – T. 47. – № 5. – S. 792–811.
29. Rusanov M. Otrazhenie v mezhpolusharnom raspredelenii chastotno-amplitudnuh parametrov EEG silu emocionalnogo perezhivaniay, velichinu potrebnosti I veroaytnosti udovletvoreniay // Fizhiologiay cheloveka. – 2000. – T. 26. – № 1. – S. 32–39.

Надійшла до редколегії 15.01.2018
Отримано виправлений варіант 19.02.2018
Підписано до друку 20.02.2018

Received in the editorial 15.01.2018
Received a revised version on 19.02.2018
Signed in the press on 20.02.2018

А. Шпенков, асп., С. Тукаев, канд. биол. наук, И. Зима, д-р биол. наук
УНЦ "Институт биологии и медицины",
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ ГОЛОВНОГО МОЗГА В ГАММА-ДИАПАЗОНЕ ПРИ ПРОСЛУШИВАНИИ РОК-МУЗЫКИ С ПОНИЖЕННЫМ УРОВНЕМ НИЗКИХ ЧАСТОТ

При записи музыкальной композиции музыканты учитывают тот факт, что уровень сигнала определенных частот может влиять на эмоциональное восприятие музыки. Целью данной работы было исследовать влияние низкочастотной компоненты в рок-музыке на эмоциональное восприятие музыки.

Методы: В исследовании приняли участие 30 волонтеров. Обследуемые прослушивали четыре аудиофрагмента: белый шум, пение птиц, инструментальная рок-композиция и рок-композиция с пониженным уровнем сигнала низких частот. Во время прослушивания аудиофрагментов осуществлялась регистрация ЭЭГ. Результаты: При прослушивании звуков и музыки наиболее значительные изменения в ЭЭГ происходили в основном в β- и γ-диапазонах, которые отображают эмоциональные и когнитивные процессы. При прослушивании оригинальной рок-композиции, так же как и при прослушивании белого шума, наблюдалось генерализированное увеличение спектральной мощности (СМ) в γ-диапазоне. В то время как при прослушивании рок-музыки с пониженным уровнем низких частот увеличение СМ в γ-диапазоне наблюдалось только в задних отведениях левого полушария и правых фронтальных отведениях. Менее генерализированная активация в γ-диапазоне связана с меньшим уровнем эмоциональной активации.

Ключевые слова: ЭЭГ, восприятие музыки, восприятие ритма, гамма-диапазон.

O. Shpenkov, PhD stud., S. Tukaev, PhD., I. Zyma, Dr. Sc.
ESC "Institute of Biology and Medicine",
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

EEG GAMMA-BAND SPECTRAL POWER CHANGES DURING LISTENING TO THE ROCK-MUSIC WITH REDUCED LOW-FREQUENCY LEVEL

Among musicians it is well known that depending on signals level of certain frequencies music can elicit different emotions and affect on its strength. Aim: In this study we investigate influence of low-frequency component in rock-music on emotional experience.

Methods: 30 volunteers participated in this study. Four stimuli were presented: white noise, song of birds, instrumental rock-composition and rock-composition with reduced low-frequency level. EEGs were recorded during listening to the sounds and music. Results: During listening to the sounds and music the most significant EEG changes were observed mainly in beta and gamma-bands, which related to emotional and cognitive processes. There was general activation in gamma-band during listening to the rock-composition with normal frequency range, as well as during white noise session. Whereas there was increase of SP in gamma-band only in left posterior areas and in right frontal area during listening to the rock-composition with reduced low-frequency signal level. Conclusions: Lesser activation in gamma-band during listening to the second rock-composition related to the lower level of emotional activation.

Key words: EEG, music perception, rhythm perception, gamma-band.

УДК 612.82/.83; 612.821

Т. Куценко, канд. біол. наук
ННЦ "Інститут біології та медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
Д. Насєдкін, провід. інж.
Інститут хімії поверхні ім. О. О. Чуйка, Київ

ВИКОНАННЯ БІЛІНГВАМИ-ПОЧАТКІВЦЯМИ КОМБІНОВАНОГО ТЕСТУ ІЗ ЗАВДАННЯМИ СТРУПА, ПОФФЕНБЕРГА, СПЕРРІ РІДНОЮ ТА ІНОЗЕМНОЮ МОВАМИ

Розкриття нейрофізіологічних основ як рідної, так і іноземної мови є актуальною проблемою сучасної науки, оскільки їх розуміння може мати не лише теоретичне, а і практичне, у тому числі соціальне значення. Ефект Струпа, який дозволяє оцінити рівень довільної уваги, широко використовується і у дослідженні мовних функцій. За завданням Поффенберга можна оцінити міжпівкульне передавання інформації. В обстеженні застосовано комбінований тест із завданнями Струпа, Поффенберга, Сперрі рідною (російською або українською) та іноземною (англійською) мовами. Як обстежувані виступали студенти, які вивчають англійську мову, але переважна більшість із них ніколи не жила в англомовному середовищі. Подразник (слово "зелений" або "червоний", написане відповідним або невідповідним кольором) подавався праворуч або ліворуч від центра екрана. У випадку збігу кольору слова і його семантичного значення потрібно було натискати клавішу іпсилатеральною рукою (відповідь "так"), розбіжності – контралатеральною рукою (відповідь "ні"). У попередніх дослідженнях нами було виявлено, що відповіді "так" надаються швидше, ніж відповіді "ні", як правою, так і лівою рукою. Порівняння латентних періодів реакції однойменних відповідей обох рук показало, що відповіді "так" надаються швидше правою рукою, а відповіді "ні" – лівою, унаслідок чого різниця латентних періодів реакції між "так" і "ні" для лівої руки менша, ніж для правої. Це вказує на легше перенесення інформації із лівої півкулі у праву, ніж у зворотному напрямку. У даному дослідженні отримано, що при виконанні тесту рідною мовою порівняно з іноземною латентні періоди реакцій довші в середньому на 70 мс за однакової кількості помилок, що можна гіпотетично пояснити меншою кількістю асоціативних зв'язків слів іноземної мови і простішими нейромережами для їх оброблення. При виконанні тесту рідною мовою кількість помилок для обох рук однакова, тоді як при виконанні англійською ліва рука здійснює меншу кількість помилок порівняно із правою. Імовірно, це вказує на те, що центр контролю помилок у випадку проходження тесту іноземною мовою знаходиться у правій півкулі.

Ключові слова: білінгви-початківці, завдання Струпа, завдання Поффенберга, рідна мова, іноземна мова.

Вступ. Розкриття нейрофізіологічних основ як рідної, так і іноземної мови, є актуальною проблемою сучасної науки [5], оскільки їхнє розуміння може мати не лише теоретичне, а і практичне, у тому числі соціальне значення [7, 3, 4]. Ефект Струпа, який дозволяє оцінити рівень довільної уваги, широко використовується і в дослідженні мовних функцій [6]. Завдання Струпа полягає у тому, що обстежуваному подається слово, яке означає певний колір, написане або відповідним кольором – конгруентне (напр., "червоне" червоним), або невідповідним кольором – неконгруентне ("червоне" зеленим). При збігу семантичного значення і кольору реакції здійснюються найшвидше (явище полегшення), при розбіжності – найповільніше (явище інтерференції). Згідно з "анатомічною моделлю" Поффенберга, коли використовується рука з того самого боку, що і латералізований вхід, виявлення стимулу і моторна відповідь об'єднуються в одній і тій самій півкулі (не перехрещений шлях). І навпаки, коли використовується рука, протилежна боку виведення стимулу, виявлення і відповідь мають бути об'єднані між півкулями через мозолисте тіло (перехрещений шлях). Цей довший шлях має повільніший час реакції, що і було виявлено Поффенбергом та підтверджено багатьма іншими дослідниками. Завдання Сперрі полягає в тому, що використовуються подразники першої та другої сигнальних систем, які більшою мірою залучають до оброблення праву та ліву півкулі мозку відповідно. У попередніх дослідженнях ми використовували складний тест, який виконується бімануально і заснований на поєднанні завдань Струпа, Поффенберга, Сперрі [2]. Подразник (слово "зеленый" або "красный", написане відповідним або невідповідним кольором) подавався праворуч або ліворуч від центру екрану. У випадку збігу кольору слова і його семантичного значення потрібно було натискати клавішу іпсилатеральною рукою (відповідь "так"), розбіжності – контралатеральною рукою (відповідь "ні"). Було виявлено, що відповіді "так" надаються швидше, ніж відповіді "ні", як правою, так і лівою рукою. Порівняння латентних періодів (ЛП) однойменних відповідей обох рук показало, що відповіді "так" надаються швидше правою рукою, а відповіді "ні" – лівою, унаслідок чого різниця ЛП між "так" і "ні" для лівої руки менша, ніж для правої. Це вказує на легше перенесення інформації із лівої півкулі у праву, ніж у зворотному напрямку [2]. Оскільки у тесті використовувались слова лише російською мовою, було створено нову модифікацію тесту із можливістю використання слів різних мов. Метою роботи стало дослідження виконання комбінованого тесту із завданнями Струпа, Поффенберга, Сперрі рідною (українською або російською) та іноземною (англійською) мовами.

Об'єкт та методи досліджень. Було обстежено 54 студенти-добровольці університету віком 17–22 роки (по 15 чоловіків та жінок правшів, по 12 чоловіків та жінок лівшів). У попередніх дослідженнях ми використовували тест, розроблений під операційну систему DOS (Тест 1) [1]. Для проведення цього обстеження нами була розроблена модифікована версія тесту під операційну систему MS Windows (Тест 2). У Тесті 2 слова можна наводити різними мовами. У цьому дослідженні були використані українська, російська та англійська мови. На чорному фоні екрану подаються подразники ("ЧЕРВОНИЙ" або "ЗЕЛЕНИЙ" (українською мовою); "КРАСНЫЙ" або "ЗЕЛЁНЫЙ" (російською мовою); "RED" або "GREEN" (англійською мовою)), які написані червоним або зеленим кольором і експонуються ліворуч або праворуч від центру екрана. У випадку збігу кольору слова і його семантичного значення необхідно реагувати рукою з боку появи сигналу – натискати на клавіатурі комп'ютера клавішу іпсилатеральною рукою (відповідь "так"), у разі розбіжності – натискати іншу клавішу протилежною рукою (відповідь "ні"). На відміну від Тесту 1, у якому подразники подаються у нав'язаному режимі, у Тесті 2 слова поються у довільному режимі (час очікування наступного подразника псевдовипадковий в інтервалі від 1,5 до 2,0 с, тобто доволі довгий, не створює для обстежуваного часової депривації). Перед появою подразника на короткий проміжок часу (160 мс) по центру екрана з'являється білий хрестик для привертання уваги й фокусування зору обстежуваного. Загальна кількість поданих сигналів дорівнює 160.

© Куценко Т., Насєдкін Д., 2018

Оскільки метою було порівняння проходження тесту рідною і іноземною мовою (яку обстежуваний вивчає), а більшість населення України добре знає як українську, так і російську мови, обстежуваним пропонувалось самим обрати ту мову, яка для них єріднішою. Близько 80 % обстежуваних виявили бажання проходити тест російською мовою.

Статистичний аналіз результатів проводився за допомогою пакета STATISTICA 6.0 (Statsoft, USA, 2001). Нормальність розподілів змінних перевірялась тестом Ліліфора, який є модифікацією тесту Колмогорова – Смірнова. Оскільки субтести проходили одні й ті самі обстежувані, а розподіл частини параметрів за критерієм Ліліфора був відмінний від нормального, для множинного порівняння груп було використано ранговий дисперсійний аналіз Фрідмана. Усі величини ефектів часткової ηp^2 (partial eta squared) були розраховані з використанням ANOVA. Критичний рівень значущості при перевірці статистичних гіпотез приймався рівним $p = 0,05$. ЛП реакцій та кількість помилок (КП) аналізувались 3 × 2 повторними вимірюваннями ANOVA з факторами: Мова ("рідна" проти "іноземної"), Рука ("ліва" проти "правої"), Тип відповіді ("так" проти "ні"). Для порівняння двох залежних вибірок було застосовано критерій Вілкоксона (критерій Т). Критичний рівень значущості при перевірці статистичних гіпотез приймався рівним $p = 0,05$.

Результати та їх обговорення. Аналіз ANOVA показав, що ЛП реакції для обох тестів відрізняються ($F(1, 53) = 70,528$, $p = 0,000$, $\eta p^2 = 0,571$ (рис. 1). За середніми значеннями рідною мовою тест виконується на 70 мс довше, ніж англійською.

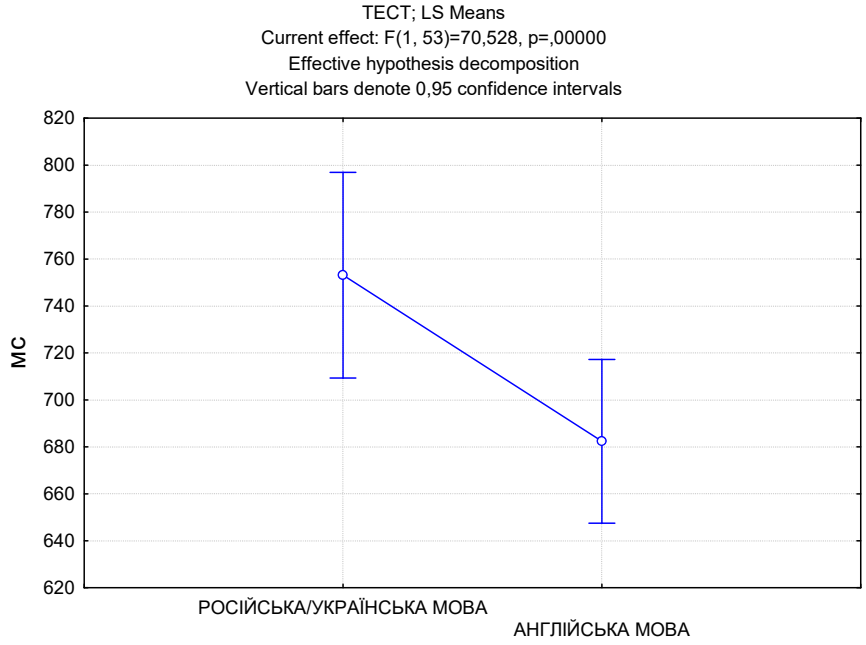


Рис. 1. Аналіз ANOVA ЛП реакції (n = 54). $F(1, 53) = 70,528$, $p = 0,000$, $\eta p^2 = 0,571$

Реакції "так" здійснюються швидше, ніж реакції "ні" ($F(1, 53) = 168,25$, $p = 0,0000$, $\eta p^2 = 0,760$), тобто наявний ефект Струпа. За аналізом ЛП реакцій виявлений ефект взаємодії між Типом відповіді ("так" проти "ні") і Рукою (права проти лівої) ($F(1, 53) = 19,845$, $p = ,00004$, $\eta p^2 = 0,272$). Інших статистично значущих ефектів не виявлено. Не отримано відмінностей і стосовно право-ліворукості та статі. Це узгоджується із нашими попередніми результатами і вказує на базовий характер виявленого механізму міжпівкульного перенесення інформації [2].

Дослідження також показало, що час перенесення інформації із однієї півкулі в іншу (перехрещена-неперехрещена різниця (описання розрахунків [2]) не відрізнявся для обох тестів і становив близько 60 мс, що узгоджується із результатами дослідження, проведеного раніше [2]. Це вказує на дію одного і того самого базового механізму – синхронізації міжпівкульного передавання інформації при проходженні тестів обома мовами. Ефект Струпа спостерігається для обох тестів і для обох рук (рис. 2). Те, що ефект взаємодії факторів МОВА*ЛІВА РУКА-ПРАВА РУКА*ТАК-НІ не досягає рівня статистичної значущості, свідчить про однаковий для обох тестів характер оброблення інформації. Відмінністю є ЛП виконання самого завдання – для тесту англійською мовою вони коротші. Це не означає, що іноземна мова є легшою. Можна було б припустити, що коротші ЛП реакцій пов'язані із тим, що англійські слова, використані у тесті, мають менше літер, тому ця інформація легше обробляється. Але, враховуючи дані літератури, імовірніше припустити, що нейромережі для оброблення слів англійською мовою є простішими, вони менше залучають емоційні системи мозку і мають менше асоціативних зв'язків, оскільки більшість обстежуваних не проживала в англомовному середовищі. Тому ці сигнали є простішими, і обстежуваний легше ними оперує, що і відображається у коротших ЛП реакції. Безпосередніх даних, які б точно відтворювали умови нашого тесту, ми не знайшли. Але в літературі було знайдено деякі відомості щодо ефекту Струпа й емоційного ефекту Струпа. Так, показано, що ефект інтерференції (ефект Струпа) для слів рідної мови (німецької) був сильнішим, і ЛП реакцій довшими, ніж для нових слів, які вивчались під час дослідження [5]. Негативно забарвлені емоційні слова англійською мовою у тайців-білінгвів не викликали інтерференції (подовження часу реакції порівняно із нейтральними словами), на відміну від таких самих слів тайської мови (рідної) і від проходження тесту монолінгвами, для яких англійська мова була рідною [8].

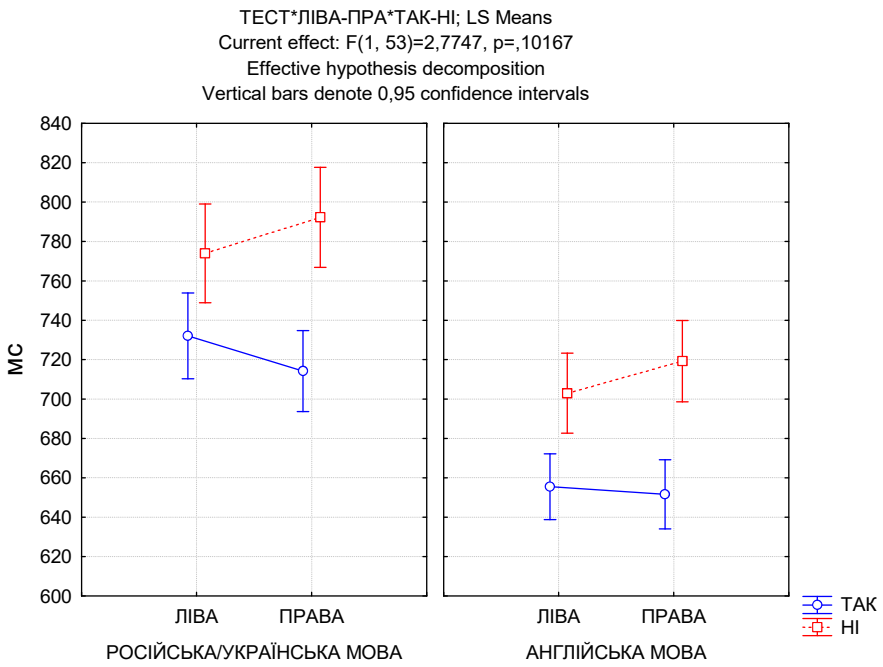


Рис. 2. Аналіз ANOVA ЛП реакції лівої та правої рук на збіг кольору слова і його семантичного значення (відповідь "так") та розбіжність (відповідь "ні") (n = 54). Ефект взаємодії факторів Мова (рідна (російська або українська) проти іноземної), Рука (ліва проти правої) і Тип відповіді ("так" проти "ні"), F(1, 53) = 2,7747, p = ,10167, ηp² = 2,775

Загалом КП при виконанні тесту як рідною, так і іноземною мовами, не відрізняється. Проте аналіз ANOVA, проведений для КП, виявив ефект взаємодії факторів Рука (ліва проти правої) і Мова (рідна проти іноземної): F(1, 51) = 6,6263, p = ,01300, ηp² = 0,115 (рис. 3). При виконанні тесту рідною мовою КП для обох рук однакова, тоді як при виконанні англійською ліва рука здійснює меншу КП порівняно із правою. Цей результат поки що складно пояснити. Випливає висновок, що контроль помилок у випадку іноземної мови здійснюється у правій півкулі, яка управляє рухами лівої руки.

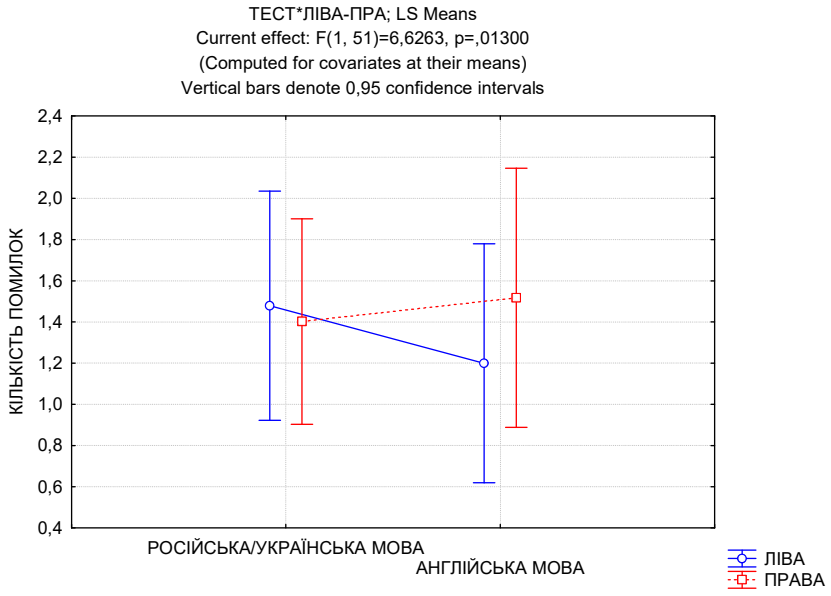


Рис. 3. Аналіз ANOVA ЛП реакції лівої та правої рук при проходженні тесту рідною й іноземною мовами (n = 54). Ефект взаємодії факторів Рука (ліва проти правої) і Мова (рідна проти іноземної) :
F(1, 51) = 6,6263, p = ,01300, ηp² = 0,424

Висновки. При виконанні комбінованого тесту із завданнями Струпа, Поффенберга, Сперрі рідною мовою (українською або російською) порівняно з іноземною (англійською) латентні періоди реакцій довші в середньому на 70 мс за однакової кількості помилок, що можна гіпотетично пояснити меншою кількістю асоціативних зв'язків слів іноземної мови і простішими нейромережами для їх оброблення. Якщо це припущення підтвердиться подальшими дослідженнями, то даний тест можна буде використовувати для оцінки ступеня "від-

чуття" людиною іноземної мови як рідної. При виконанні тесту рідною мовою кількість помилок для обох рук однакова, тоді як при виконанні англійською ліва рука здійснює меншу кількість помилок порівняно із правою. Імовірно, це вказує на те, що центр контролю помилок у випадку проходження тесту іноземною мовою знаходиться у правій півкулі.

Список використаної літератури:

1. Костенко С. Оцінка діяльності першої та другої сигнальних систем людини / С. С. Костенко, Р. К. Локтєва // Вісн. Київ. ун-ту. Біологія. – 2000. – Вип. 32. – С. 31–34.
2. Куценко Т. Міжпівкульне перенесення інформації при виконанні складного тесту Струпа із залученням просторової ознаки у правшів і лівшів / Т. В. Куценко // Вісн. Черкаськ. ун-ту. Серія : Біологічні науки. – 2017. – № 1. – С. 37–47.
3. Caldwell-Harris C. Emotionality differences between a native and foreign language implications for everyday life // Current Directions in Psychological Science. – 2015. – Vol. 24. – P. 214–219.
4. Costa A. Your morals depend on language / A. Costa, A. Foucart, S. Hayakawa and other // PloS one. – 2014. – 9 (4). -e94842.
5. Geukes S. Stroop effects from newly learned color words: effects of memory consolidation and episodic context / S. Geukes, M. Gaskell, P. Zwitserlood // Frontiers in Psychology. – 2015. – Vol. 6. – No. 278. – P. 1–16.
6. MacLeod C. Half a century of research on the Stroop effect: an integrative review // Psychological Bulletin. – 1991. – Vol. 101. – No. 2. – P. 163–203.
7. Pavlenko A. Do you wish to waive your rights? Affect and decision-making in multilingual speakers // Current Opinion in Psychology. – 2017. – Vol. 17. – P. 74–78.
8. Winskel H. The emotional Stroop task and emotionality rating of negative and neutral words in late Thai–English bilinguals // International Journal of Psychology. – 2013. – Vol. 48. – No. 6. – P. 1090–1098.

References (Scopus)

1. Kostenko S., Loktieva R. [Assessment of first and second signal systems activity in humans]. Visnyk Kyivskogo universytetu, Biologiia (The Bulletin of Kyiv University, Biology). 2000; 32: 31-34.
2. Kutsenko T. [Interhemispheric transfer of information in performance of complex Stroop test involving spatial properties by right- and left-handers]. Vistnyk Cherkas'kogo Universytetu (Biological Sciences Series). 2017;1:37-47.
3. Caldwell-Harris C. Emotionality differences between a native and foreign language implications for everyday life. Curr Dir Psychol Sci. 2015;24:214–219.
4. Costa A., Foucart A., Hayakawa S., Aparici M., Apesteguia J., Heafner J. et al. Your morals depend on language. PloS one. 2014;9:e94842.
5. Geukes S., Gaskell M., Zwitserlood P. Stroop effects from newly learned color words: effects of memory consolidation and episodic context. Frontiers in Psychology. 2015; 6(278):1-16.
6. MacLeod C. Half a Century of Research on the Stroop Effect: An Integrative Review. Psychological Bulletin. 1991; 101(2):163-203.
7. Pavlenko A. Do you wish to waive your rights? Affect and decision-making in multilingual speakers.Current Opinion in Psychology. 2017; 17: 74-78.
8. Winskel H. The emotional Stroop task and emotionality rating of negative and neutral words in late Thai–English bilinguals. International Journal of Psychology. 2013; 48(6): 1090–1098.

Надійшла до редколегії 09.04.2018
Отримано виправлений варіант 13.05.2018
Підписано до друку 13.05.2018

Received in the editorial 09.04.2018
Received a revised version on 13.05.2018
Signed in the press on 13.05.2018

Т. Куценко, канд. биол. наук
УНЦ "Институт биологии и медицины",
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина,
Д. Наседкин, ведущ. инж.
Институт химии поверхности им. А. А. Чуйко, Киев, Украина

ВЫПОЛНЕНИЕ НАЧИНАЮЩИМИ БИЛИНГВАМИ КОМБИНИРОВАННОГО ТЕСТА С ЗАДАЧАМИ СТРУПА, ПОФФЕНБЕРГА, СПЕРРИ НА РОДНОМ И ИНОСТРАННОМ ЯЗЫКАХ

Раскрытие нейрофизиологических основ как родного, так и иностранного языка является актуальной проблемой современной науки, поскольку их понимание может иметь не только теоретическое, но и практическое, в том числе социальное значение. Эффект Струпа, который позволяет оценить уровень произвольного внимания, широко используется и в исследовании языковых функций. В обследовании применен комбинированный тест с заданиями Струпа, Поффенберга, Сперри на родном (русском или украинском) и иностранном (английском) языках. В качестве обследуемых были студенты, изучающие английский язык, но подавляющее большинство из них никогда не проживало в англоязычной среде. Раздражитель (слово "зеленый" или "красный", написанное соответствующим или несоответствующим цветом) предъявлялся справа или слева от центра экрана. В случае совпадения цвета слова и его семантического значения нужно было нажимать клавишу ипсилатеральной рукой (ответ "да"), несовпадения – контралатеральной рукой (ответ "нет"). В предыдущих исследованиях нами было выявлено, что ответы "да" предоставляются быстрее, чем ответы "нет", как правой, так и левой рукой. Сравнение латентных периодов реакции одноименных ответов обеих рук показало, что ответы "да" предоставляются быстрее правой рукой, а ответы "нет" – левой, в результате чего разница латентных периодов реакции между "да" и "нет" для левой руки меньше, чем для правой. Это указывает на более легкий перенос информации с левого полушария в правое, чем в обратном направлении. В данном исследовании получено, что при выполнении теста на родном языке по сравнению с иностранным латентные периоды реакций длиннее в среднем на 70 мс при одинаковом количестве ошибок, что можно гипотетически объяснить меньшим количеством ассоциативных связей слов иностранного языка и более простыми нейросетями для их обработки. При выполнении теста на родном языке количество ошибок для обеих рук одинаковое, тогда как при выполнении теста на английском языке левая рука осуществляет меньшее количество ошибок по сравнению с правой. Вероятно, это указывает на то, что центр контроля ошибок в случае прохождения теста на иностранном языке находится в правом полушарии.

Ключевые слова: начинающие билингвы, задача Струпа, задача Поффенберга, родной язык, иностранный язык

T. Kutsenko, Phd.
ESC "Institute of Biology and Medicine" Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine,
D. Nasiedkin, leading engineer
Chuiko Institute of Surface Chemistry Kyiv, Ukraine

PERFORMANCE BY EARLY BILINGUALS OF THE COMBINED TEST WITH THE TASKS OF STROOP, POFFENBERGER, SPERRY IN THE FOREIGN AND NATIVE LANGUAGES

The disclosure of neurophysiological foundations of both native and foreign languages is an actual problem of modern science, since their understanding can have not only theoretical but also practical, including social significance. The Stroop effect, which allows to estimate the level of voluntary attention, is also widely used in the study of language functions. By the task of Poffenberger, it is possible to evaluate the interhemispheric transfer of information. The study used a combined test with the tasks of the Stroop, Poffenberger, Sperry with native (Russian or Ukrainian) and foreign (English) languages. Students studying English were the subjects surveyed, but the vast majority of them never lived in the English-speaking environment. Stimuli (the word "Green" or "Red" written in relevant or irrelevant color) were exposed on the right or left from the center of the screen. In the case of congruence the word and its semantic meaning should press one button by the ipsilateral hand ("yes"), while in the case of mismatch – the other button by the contralateral one ("no"). In previous studies, we found that the answer "yes" is faster than answers "no" for both right and left hands. Comparison of latent period of reactions of similar responses of both hands showed that answer "yes" is faster for the right hand and answer "no" – for the left one, so that the difference in latent period between "yes" and "no" for the left hand is shorter than for the right one. This points out to easily transfer of information from the left hemisphere to the right one than in the opposite direction. Current study found out that in case of performing the test in the native language, in comparison with the foreign one, latent periods of reactions were in the average 60-70 ms longer with the same number of errors, which can be hypothetically explained by fewer associations of words of the foreign language and simpler neural networks for their processing. When performing the test in native language, the number of errors for both hands is the same, whereas when performing the test in English the left hand carries fewer errors than the right one. Probably this indicates that the center of error control in the case of passing a test in a foreign language is situated in the right hemisphere.

Key words: early bilinguals, task of Stroop, tasks of Poffenberger, foreign language, native language

УДК: 581.1:631.8

І. Хоменко, асп., О. Косик, канд. біол. наук, Н. Таран, д-р біол. наук, проф.
ННЦ "Інститут біології та медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

ВПЛИВ ІОНІВ КАДМІЮ ТА ЕСЕНЦІАЛЬНИХ НАНОМЕТАЛІВ НА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПАРАМЕТРИ РОСЛИН САЛАТУ ПОСІВНОГО

Згідно з метою роботи досліджено вплив передпосівної обробки неіонним колоїдним розчином суміші наночасток металів міді, цинку, мангану й заліза, іонів кадмію та їх сумісної дії на показники вмісту продуктів перекисного окиснення ліпідів і балансу фотосинтетичних пігментів у рослинах Lactuca sativa L. двох сортів з різним вмістом антоціанових пігментів (Лоло та Лоло Росса). Було використано спектрофотометричні методи дослідження вмісту пероксидів, тіобарбітурат-активних продуктів за модифікованою методикою Кумар та Ноулс, а також вміст основних пластидних пігментів (хлорофілів a, b, співвідношення a/b, а також пулу каториноїдів) за перерахунками Вінтерманс, де Мотс. За отриманими результатами установлено зниження вмісту пероксидів та зростання малонового діальдегіду для більшості варіантів обробки сорту Лоло. Протилежну тенденцію спостерігали для сорту Росса (початковий приріст даних параметрів за обробки наночастками металів знижувався до рівня контрольних значень упродовж 14-денної експозиції). У сорту Лоло за впливу наночасток спостерігали зниження вмісту хлорофілів, на відміну від дії кадмію. Для Росса зафіксовано значне падіння вмісту як хлорофілів, так і каротиноїдів у всіх варіантах обробки упродовж експозиції. Показник a/b для рослин Лоло достовірно зростав у варіантах кадмієвого впливу, для Росса відмічено різноспрямованість впливу всіх варіантів обробки. У підсумку виявлено, що обробка сумішшю ессенціальних нанометалів виявляла функції адитивного стрес-навантаження, що відображалося у зростанні рівня продуктів ліпопероксидації та зниженні основних пігментних біомаркерів в обох сортах упродовж експозиції у розчині 0,1 мМ кадмію. Сорт Лоло Росса виявив вищу дивергентність результатів за різних систем обробки, порівняно із сортом Лоло.

Ключові слова: наночастки есенціальних металів, продукти ліпопероксидації, пігментний комплекс, Lactuca sativa L.

Вступ. Ураховуючи значний рівень антропогенного впливу на сільськогосподарські угіддя України, актуальним є пошук альтернативних джерел вирощування та мінерального живлення важливих аграрних культур. Зростання потреби споживачів у полівітамінних культурах листових овочів призводить до пошуку та поширення нових методів та агротехнологій вирощування цих рослин у закритому ґрунті. Проте, традиційно як в Україні, так і у світі для збільшення виходу врожаю застосовуються підвищені кількості мінеральних добрив, збагачених солями важких металів та хелатних комплексів, що мало засвоюються та за складом і властивостями не відповідають біологічним потребам вирощуваних рослин. Щорічно у світі використовується понад 30 млн т фосфорних добрив, куди солі кадмію входять у вигляді мікродомішок [1]. У результаті, вони здатні накопичуватися у рослинній сировині, знижуючи її якість та продуктивність.

Значної перспективи набуває використання наночасток есенціальних елементів мінерального складу рослини як альтернативного джерела живлення. Нанопрепарати біологічно активних металів станом на сьогодні мають широке застосування у сільському господарстві, оскільки вважаються екологічно-безпечними промоторами стійкості рослин до стрес-факторів різноманітної природи [2]. Проте, не зважаючи на різноспрямованість застосування нанотехнологій у сучасному рослинництві, питання фітотоксичності наночасток біологічно-активних металів на сьогодні досліджено недостатньо, є актуальним та дискусійним. Оскільки нанорозмірні частинки виявляють вищу біологічну активність, здатні швидше проникати у клітини та ефективніше сприйматися рослинами, існує вірогідність як позитивного, так і токсичного їхнього впливу на агрофітоценози. Відповідно до досліджень Карімі [3], вплив наночасток срібла виявляв фітотоксичну дію до рослин *Triticum aestivum*, а в роботі Конотоп зі співавторами [4] за допомогою *Allium*-тесту досліджено вплив колоїдних розчинів наночасток ряду металів і виявлено, що потенційна цитотоксичність розташована таким чином: Cu ≥ Zn > Ag ≥ Fe, а наночастк Mn не виявили достовірного впливу.

Проте ряд авторів [2; 5] указують на потенційно високу фізіолого-біохімічну та продуктивну користь використання нанопрепаратів, особливо із застосуванням передпосівної й фоліарної обробки на різних етапах розвитку культурних рослин. Як комплекс мікроелементів передпосівної обробки насіння найчастіше використовують неіонні колоїдні розчини наночастинок металів, зокрема заліза, міді, кобальту, молібдену, марганцю, цинку і срібла. Згідно з дослідженням Ліу зі співавторами, обробка насіння *Lactuca sativa* наночастками оксидів Cu, Zn, Mn та Fe призводила до приросту біомаси й розглядається авторами як альтернативний потенційно-ефективний спосіб підживлення [6].

Для індикації ранніх проявів стресового стану рослин під дією антропогенного навантаження на фізіолого-біохімічному рівні використовуються показники інтенсивності процесів ліпопероксидації мембранних структур і стану пігментної системи, які є чутливими до дії полютантів. Техногенні стресори викликають гальмування фотосинтетичних процесів унаслідок руйнування пігментних комплексів, зміни буферної системи та порушення роботи ензимів, які беруть участь у регуляції діяльності клітини [7]. Зміщення прооксидантно-антиоксидантної рівноваги й адаптивні зміни на фізіологічному рівні у клітинах відіграють важливу роль у формуванні адаптивного потенціалу рослинного організму.

Тому **метою** нашої роботи було з'ясування впливу колоїдного розчину суміші наночасток ессенціальних металів на рівень прооксидантів і вміст фотосинтетичних пігментів рослин салату посівного (*Lactuca sativa* L.) двох сортів, відмінних за рівнем накопичення вторинних метаболітів.

Матеріали і методи. У роботі досліджували вплив іонів кадмію у концентрації 0,1 мМ і суміші нанометалів (Cu, Zn, Mn, Fe) на одномісячні рослини *Lactuca sativa* сорту Лоло та Лоло Росса. Неіонний колоїдний розчин суміші наночасток металів міді, цинку, мангану та заліза отримано шляхом окремого диспергування гранул даних металів імпульсами електричного струму з амплітудою 100-2000 А у воді на базі кафедри технології конструкційних матеріалів і матеріалознавства Національного університету біоресурсів та природокористування України [8].

Передпосівну обробку насіння сумішшю нанометалів проводили методом барботування упродовж доби (контроль – дистильована вода) з подальшим вирощуванням на 50-відсотковому середовищі Хогленда. У середовище живлення одномісячних рослин дослідних варіантів додавали розчин сульфату кадмію. Рослини, що вирощувались у попередніх умовах системи, були використані як контрольні варіанти. Для визначення впливу сублетальних доз Cd^{2+} та суміші наночасток

© Хоменко І., Косик О., Таран Н., 2018

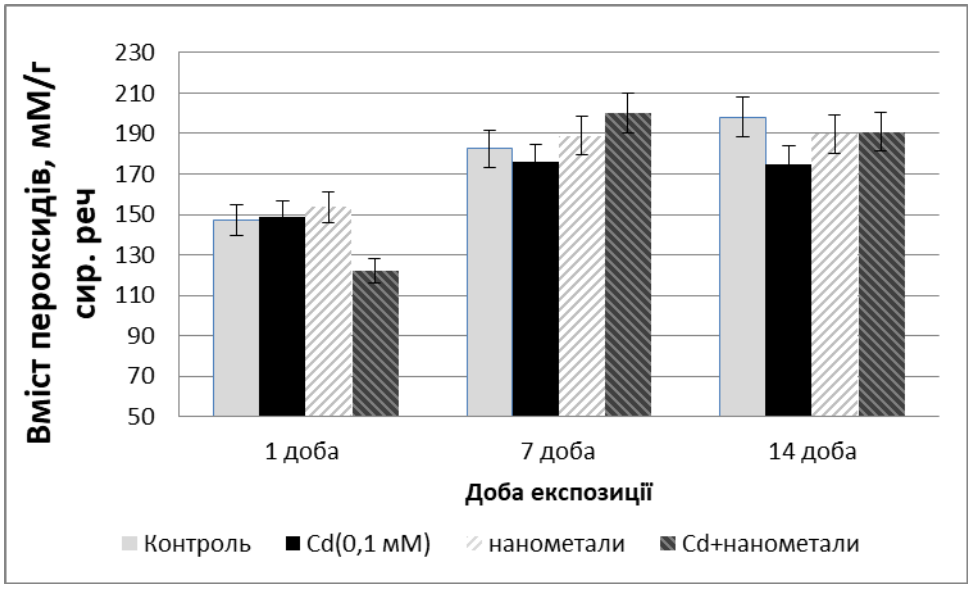
зразки листків одного віку відбирали на першу, сьому та 14-ту добу експозиції.

Інтенсивність стресового стану рослин оцінювали за рівнями накопичення продуктів ліпопероксидації (ПОЛ), а саме – пероксидів та тіобарбітурат-активних (ТБК) продуктів. Уміст пероксидів визначали спектрофотометрично при λ = 530 нм за утворенням забарвленого продукту із одновідсотковим розчином солі Мора у H_2SO_4. Рівень ПОЛ також оцінювали за λ = 533 нм за модифікованою методикою Кумар та Ноулс накопичення малонового диальдегіду (МДА) у реакції із дво-тіобарбітуровою кислотою [9]. Уміст хлорофілів a, b та загальної суми каротиноїдів визначали спектрофотометрично із застосуванням формул Вінтерманс, де Мотс для етанолу [10].

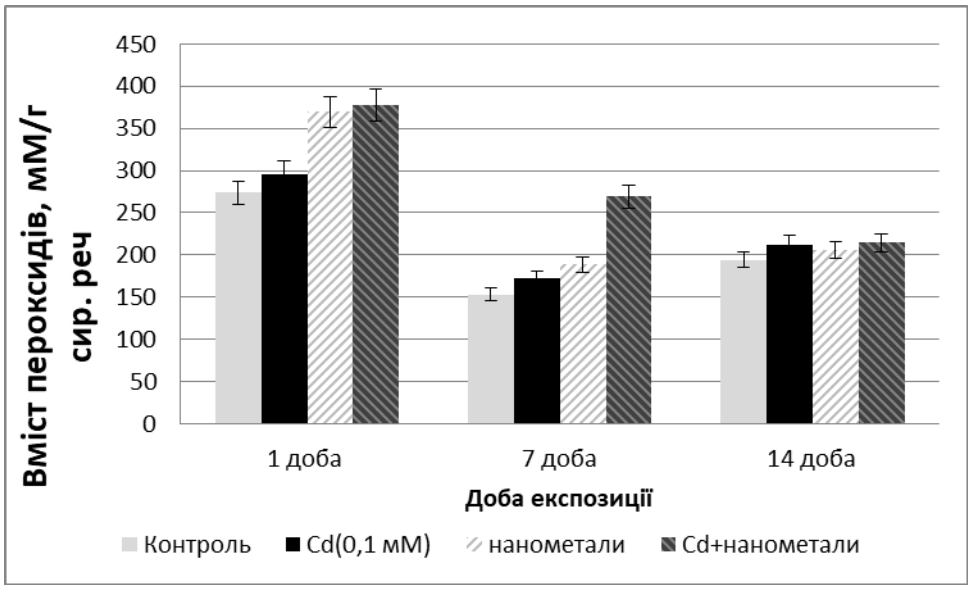
Результати опрацьовані статистично за допомогою стандартного пакета програми "Microsoft Excel 2010". Розбіжності між вибірками вважали значущими за $p \leq 0,05$.

Результати та їх обговорення. Провідним показником інтенсивності стресового впливу абіотичних, біотичних та антропогенних факторів уважають активізацію утворення активних форм кисню (АФК) та, як наслідок, накопичення продуктів ліпопероксидації, що супроводжується порушенням структурно-функціональної цілісності клітинних мембран. Накопичення певного пулу АФК активує сигнальні системи адаптивного захисту рослинного організму до токсичної дії підвищених доз важких металів у середовищі. Оскільки вважається, що МДА є одним із найбільш стабільних продуктів ПОЛ, його вміст у тканинах визначають як біомаркер стійкості рослин до стресорів різної природи [11].

За результатами досліджень умісту первинних продуктів ПОЛ у листках дослідних рослин салату сорту Лоло (рис. 1, А) установлено відсутність достовірної різниці з контролем у більшості варіантів обробки. Значне зниження на 17 % вмісту пероксидів зафіксовано лише для варіанту сумісної дії стрес-факторів на першу добу експозиції. Для варіанту впливу Cd^{2+} також виявлено 12-відсоткове зниження вмісту пероксидів на 14-ту добу.



А

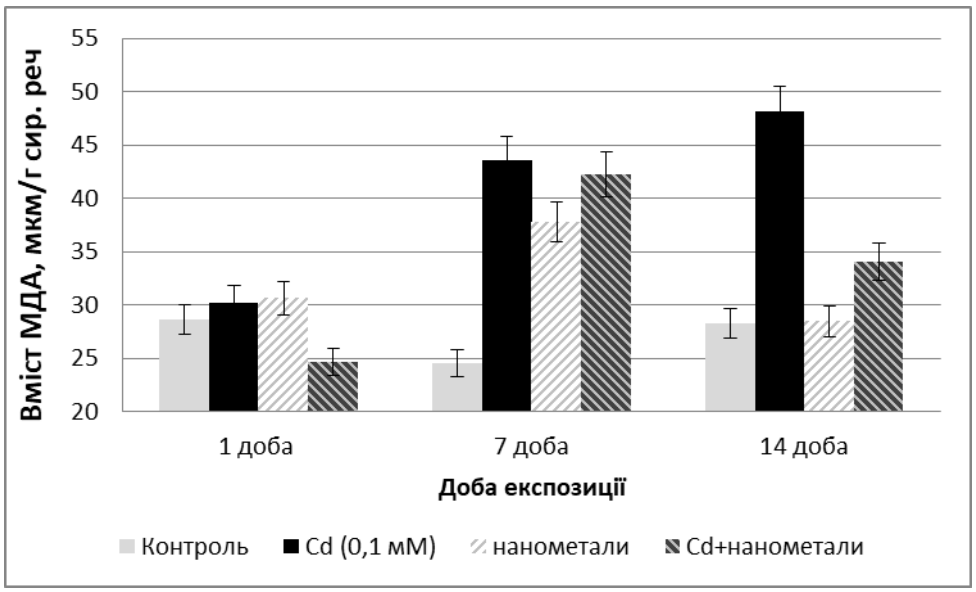


Б

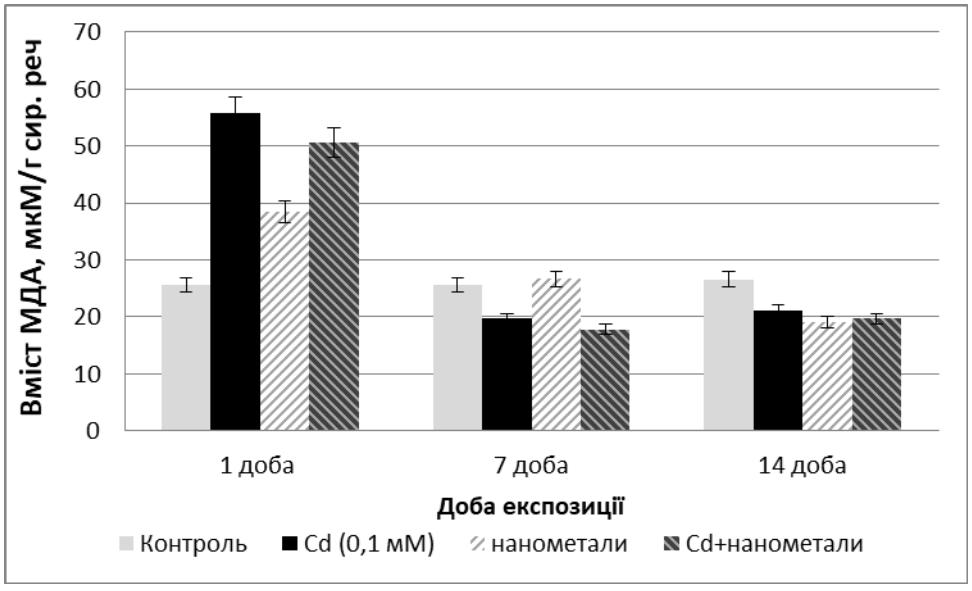
Рис. 1. Уміст пероксидів у листках салату сорту Лоло (А) та Лоло Росса (Б) за окремої та сумісної дії Cd^{2+} і суміші наночасток металів

Вплив наночасток на накопичення первинних продуктів ПОЛ у дослідних зразках сорту Лоло Росса (рис. 1, Б) виявлявся максимально (на 35 та 38 % відповідно) у першій добі експозиції із подальшим порівнюванням із контролем. У варіанті впливу іонів кадмію не зафіксовано достовірних змін рівня пероксидів.

За отриманими даними щодо вмісту вторинних продуктів ПОЛ у листках дослідних рослин салату сорту Лоло (рис. 2, А) установлено значне зростання параметра для більшості варіантів обробки упродовж експозиції. Вплив іонів кадмію призводив до зростання накопичення МДА як за окремої, так і сумісної дії з наночастками есенціальних металів. Для всіх варіантів обробки зафіксовано максимальне зростання рівня МДА на сьому добу експозиції (на 78, 54 та 73 % відповідно), проте на відміну від дії іонів кадмію, застосування наночасток призводило до поступового зниження вмісту даного продукту пероксидації впродовж 14-добової експозиції.



А



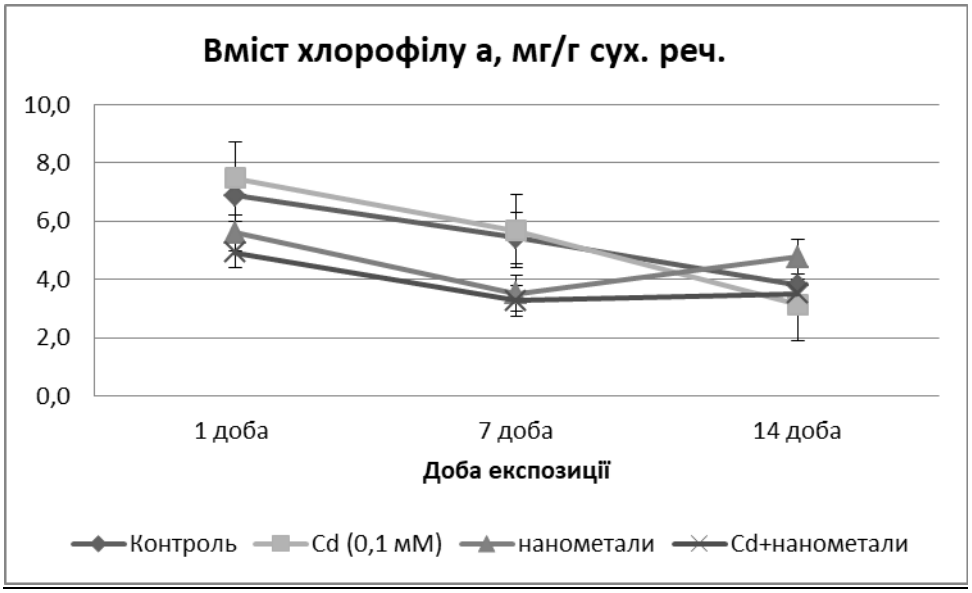
Б

Рис. 2. Уміст ТБК-активних продуктів (МДА) у листках салату сорту Лоло (А) і Лоло Росса (Б) за окремої та сумісної дії Cd^{2+} і суміші наночасток металів

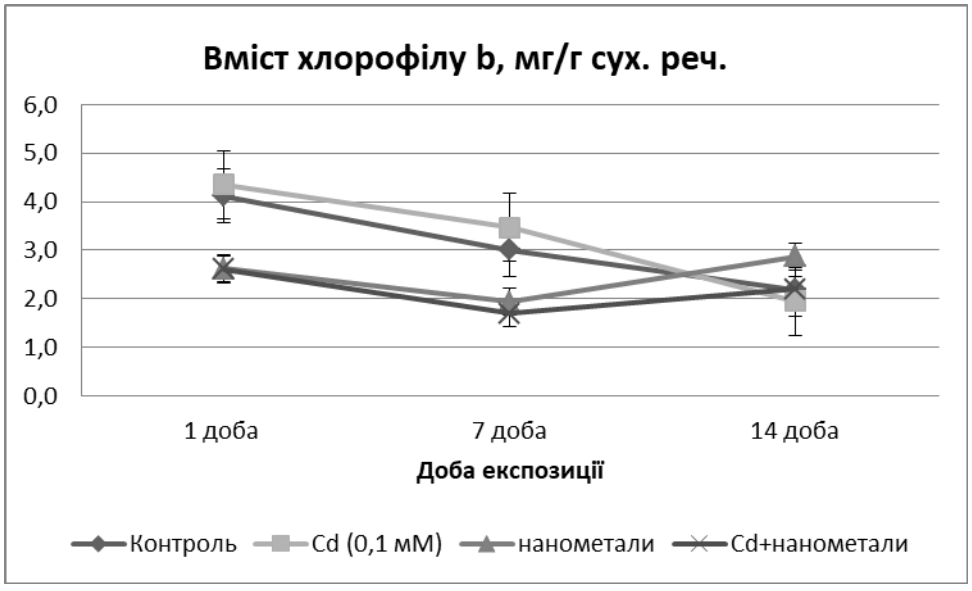
Зазначимо, що досліджувані неіонні колоїдні розчини наночасток ессенціальних металів здатні виконувати функцію антиоксидантів, відповідно знижуючи рівень накопичення ТБК-активних продуктів ліпопероксидації [12]. Вплив усіх варіантів обробки на накопичення вторинних продуктів ПОЛ у дослідних зразках сорту Лоло Росса (рис. 2, Б) виявлявся у зростанні вмісту МДА на першу добу експозиції (зростання вдвічі у варіантах дії Cd^{2+}, на 50 % у варіанті нанообробки) із подальшим зниженням до 14-тої доби.

Упродовж експозиції нами було відмічено протилежність рівнів накопичення первинних і вторинних продуктів ліпопероксидації для обох сортів. Висока дивергентність значень МДА для сорту Лоло свідчить про знижену здатність до детоксикації шкідливих наслідків підвищеного рівня АФК у рослинних клітинах, порівняно із сортом Росса.

Значення вмісту пластидних пігментів та їхнє співвідношення – біомаркерні параметри, що характеризують адаптивний стан рослинного організму в умовах негативного впливу факторів середовища. Значне зниження показників умісту хлорофілу *a* та *b* за умов обробки наночастками металів установлено для сорту Лоло (рис. 3). У варіанті обробки Cd^{2+} упродовж експозиції не виявлено статистично достовірних відхилень значень даних показників, у варіантах впливу наночасток спостерігалось зрівняння із контрольними значеннями обох досліджуваних параметрів.



А



Б

Рис. 3. Уміст фотосинтетичних пігментів – хлорофілів a (А) та b (Б) у зразках сорту Лоло за окремої та сумісної дії Cd^{2+} і суміші наночасток металів

Для сорту Лоло Росса зафіксовано достовірне дво-, трикратне зниження вмісту пластидних пігментів упродовж експозиції (рис. 4). У варіантах обробки сумішшю наночасток біологічно активних металів стимулюючого ефекту виявлено не було.

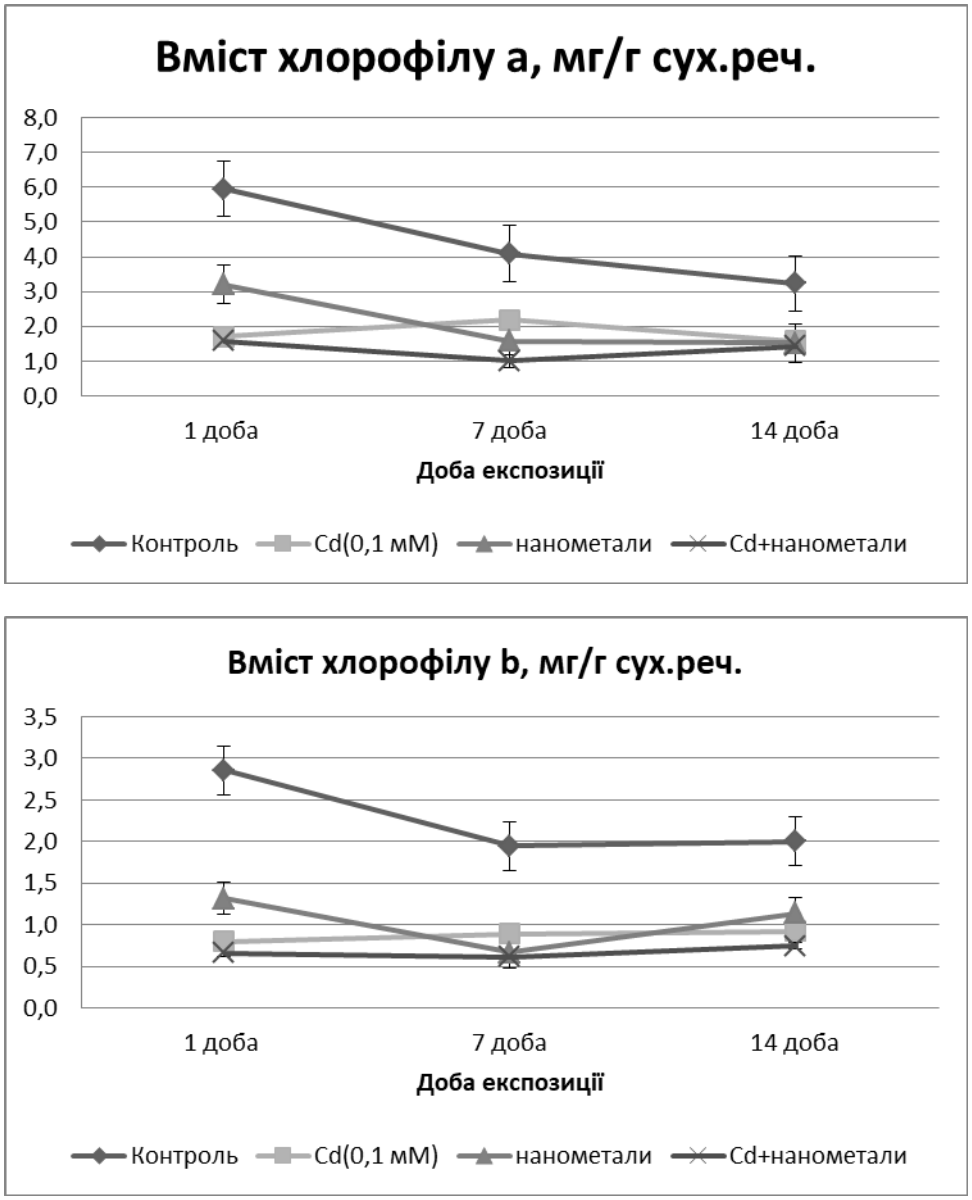
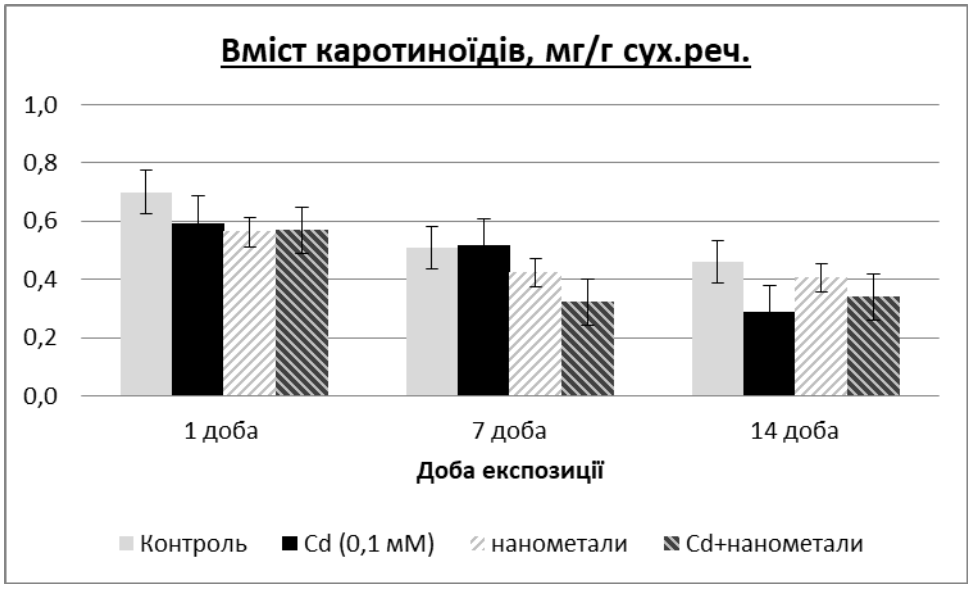


Рис. 4. Уміст фотосинтетичних пігментів – хлорофілів a (А) та b (Б) у зразках сорту Лоло Росса за окремої та сумісної дії Cd^{2+} і суміші наночасток металів

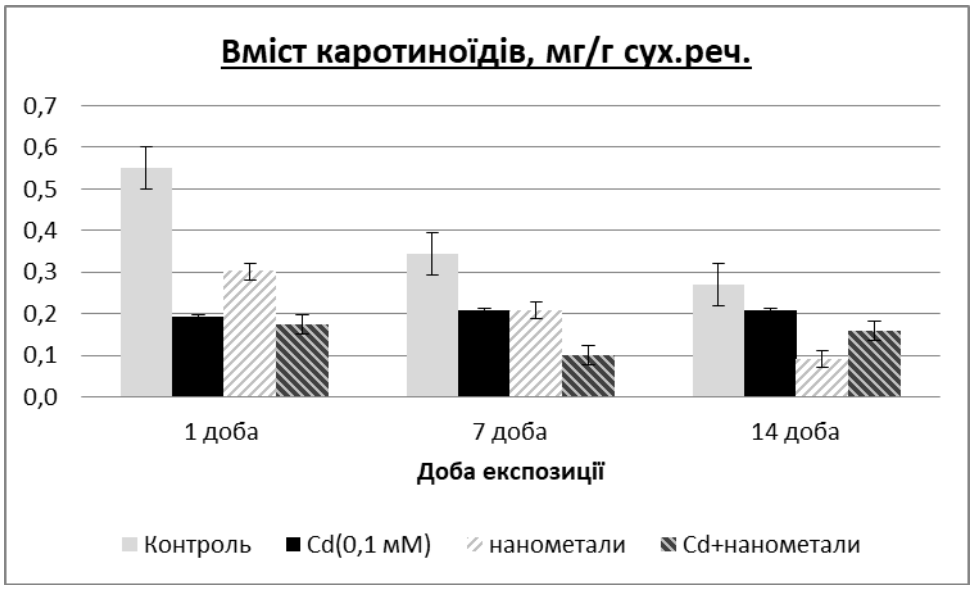
Очевидно додаткова обробка сумішшю ессенціальних нанометалів стимулює адитивне стресове навантаження на маркери стійкості фотосинтетичного апарату рослин сорту Росса в умовах шкідливої дії кадмію, що виявляється у зниженні вмісту основних пластидних пігментів та, як наслідок, – зниженні продуктивності в цілому.

Каротиноїди виступають скавенджерами АФК у пластидах, а отже являють собою неферментативну ланку антиоксидантного захисту фотосинтетичного апарату в умовах екологічного стресу. Станом на сьогодні існують доволі суперечливі дані щодо впливу наночасток металів на фотосинтетичний апарат у цілому. На думку Мосензаде зі співавторами [13], обробка наночастками цинку призводила до зростання вмісту каротиноїдів у рослин *Rosmarinus officinalis*, на фоні зниження вмісту хлорофілів *a* та *b*. У дослідженнях Карімі [3] повідомляється про токсичну дію наночасток металів на рівень основних пластидних пігментів та рівень ПОЛ, що виявлялось у зниженні як вмісту хлорофілів, так і каротиноїдних антиоксидантів та зростанні ТБК-активних продуктів у рослин *Triticum aestivum*.

Відповідно до отриманих даних, зміни інтенсивності прооксидантних процесів у рослин салату також призводять до зменшення вмісту каротиноїдів, що є компонентом антиоксидантної системи рослин. Зниження рівня каротиноїдів зафіксовано у всіх варіантах обробки з високим ступенем вияву в сорту Лоло Росса (рис. 5, Б). Уміст пулу каротиноїдів у сорту Росса залишався стабільно зниженим упродовж експозиції з максимумом інгібування для Cd^{2+} у першу добу (до 60 %), для варіанту Cd^{2+} + (Cu, Zn, Mn, Fe)-нанометали на сьому добу (до 70 %). Для зразків сорту Лоло (рис. 5, А) характерно зниження вмісту каротиноїдів у варіантах Cd^{2+}-експозиції на 14-ту добу (на 38 %) та за адитивного впливу колоїдного розчину наночасток металів на сьому добу (на 37 %).



А



Б

Рис. 5. Уміст каротиноїдів у листках рослин сорту Лоло (А) і Лоло Росса (Б) за окремої та сумісної дії Cd^{2+} і суміші наночасток металів

Оскільки до суміші неіонного колоїдного розчину наночасток входять Cu та Zn, які відносять до важких металів [14], існує вірогідність їх більш вираженого негативного і пролонгованого впливу на компоненти фотосинтетичного апарату росли, що зафіксовано у зниженні вмісту основних фотосинтетичних пігментів листках салату обох сортів за передпосівної обробки.

Співвідношення вмісту фотосинтетичних пігментів (хлорофіл a/хлорофіл b) використовують для характеристики активності світло-збиральних комплексів (СЗК) фотосистем (ФС) [9]; хлорофіл *a* є компонентом корових комплексів та периферичних антен обох ФС, хлорофіл *b* входить до складу протеїнасоційованих пігментних СЗК, тому зміни у співвідношеннях цих фотосинтетичних структур свідчать, зокрема, про порушення зв'язків між реакційними центрами ФС і СЗК та вважаються біомаркером фізіологічного стану рослини за екологічного стресу [7; 15].

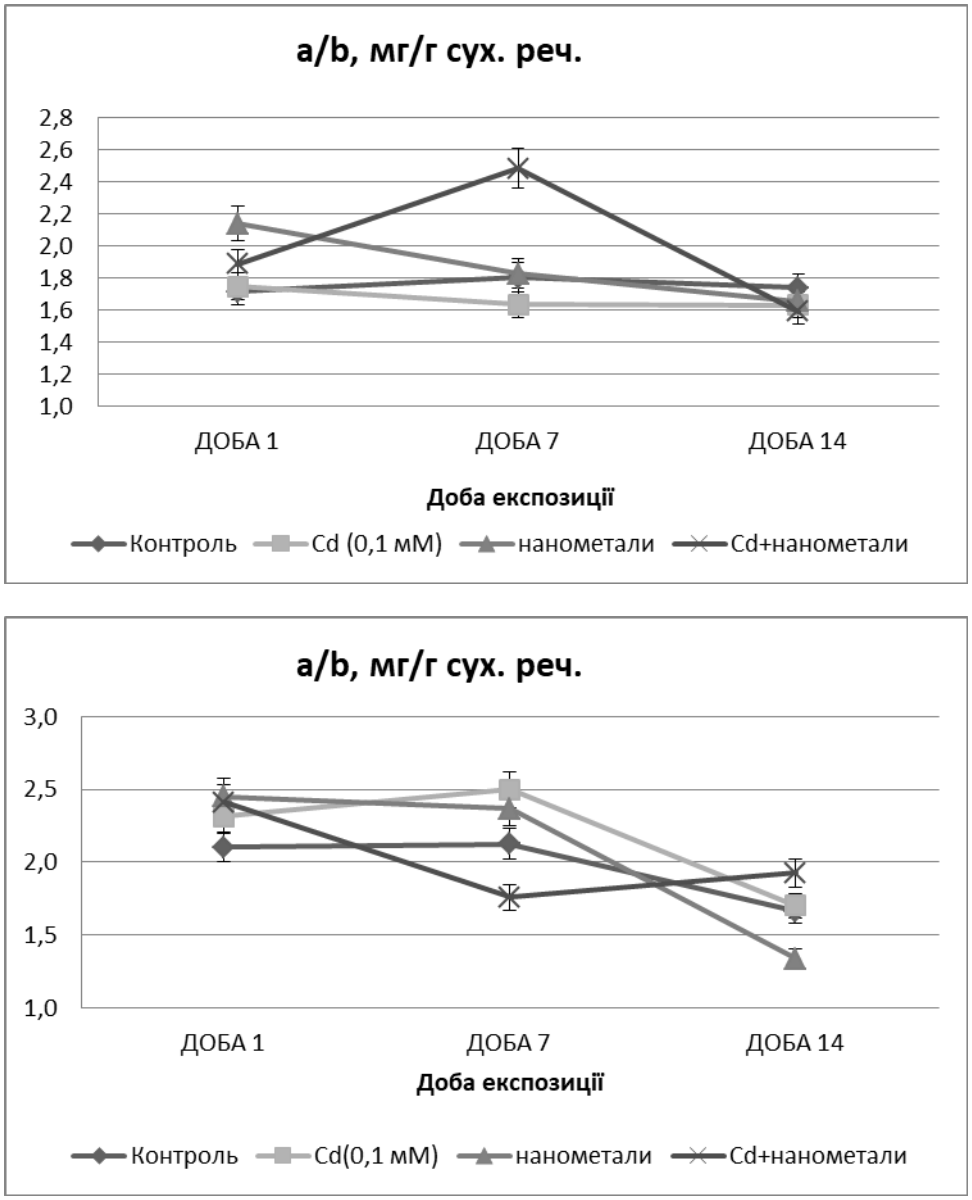


Рис. 6. Відношення вмісту хлорофілу a до хлорофілу b у листках салату сортів Лоло (А) та Лоло Росса (Б) за окремої та сумісної дії Cd^{2+} і суміші наночасток металів

Отримані нами результати достовірно вказують на зростання параметра a/b у зразках сорту Лоло (рис. 6, А) за дії наночасток на першу та сьому добу експозиції (максимум зростання на 38 % відмічено у варіанті сумісного впливу наночасток та кадмію на сьому добу). У рослин сорту Росса спостерігали значну дивергенцію отриманих результатів за різних типів обробки (рис. 6, Б), а також протилежну до сорту Лоло тенденцію співвідношення a/b у варіантах кадмієвого навантаження. Сьома доба експозиції виявилась критичною для даного сорту, що відображено у зростанні параметра a/b для Cd^{2+}-впливу (на 19 % із подальшим вирівнюванням до контрольних значень) та мінімальному для варіанта сумісної обробки (на 20 % із подальшим зростанням на 18 %).

Співвідношення хлорофілу a/b позитивно корелює із співвідношенням реакційних центрів ФСІІ до СЗКІІ. Вона містить більшу частину хлорофілу *b, a,* отже, має нижчий показник *a/b,* ніж інші протеїн-асоційовані комплекси ФСІІ [9; 16]. Існують суперечливі літературні дані щодо наслідків подібних змін [7], оскільки відомо, що різні типи стресових факторів здатні призводити до мінливості даного показника. За його зниження спостерігається найменший уміст хлорофілу в гранах хлоропластів. При підвищенні – зменшується ступінь агрегації тилакоїдів пластидних мембран. Значне підвищення параметра a/b є проявом негативного кадмієвого та сумісного впливу досліджуваних факторів у обох сортів салату, із більш вираженим ефектом – у зразках сорту Росса. Згідно з результатами наших попередніх досліджень, зменшення вмісту продуктів ліпопероксидації на фоні зниження основних біомаркерів фізіологічного стану рослин Росса може свідчити про високу активність додаткових антиоксидантних систем ензиматичної та неензиматичної природи [17].

Висновки. Отримані дані дають підставу стверджувати, що показники вмісту ТБК-активних продуктів та фотосинтетичних пігментів можна використовувати для біоіндикації стану агросистем закритих ґрунтів.

У всіх варіантах зеленого салату сорту Лоло нами не було відмічено достовірної різниці у рівні пероксидів, однак зазначено зростання рівня МДА упродовж експозиції. У сорту Росса із високим умістом антоціанів дану різницю помітно лише за обробки наночастками біологічно активних металів. Додаткова обробка сумішшю

ессенціальних нанометалів виявлялась у рослинному організмі адитивним стресом, що і зумовило зниження вмісту основних пігментних біомаркерів в обох сортах.

Отримані дані є теоретичною основою методичних рекомендацій щодо регуляції вмісту біологічно активних сполук у листках салату та використання нанодобрив в умовах закритого ґрунту сучасних вертикальних урбогородів. А також є корисними для практики тепличних господарств у дослідженні впливу наночасток ессенціальних металів за умов техногенного навантаження.

Список використаної літератури:

1. Trace metals in phosphate fertilizers used in Eastern Mediterranean countries / V. Azzi, V. Kazpard, B. Lartiges, et al. // Clean Air Soil Water. – 2017. – № 45. – Forthcoming.
2. Nanometals as Promoters of Nutraceutical Quality in Crop Plants / A. Juárez-Maldonado, S. González-Morales, Cabrera-De la Fuente M. et al. // Impact of Nanoscience in the Food Industry. – 2018. – С. 277–310.
3. Karimi J. Physiological Effects of Silver Nanoparticles and Silver Nitrate Toxicity in Triticum aestivum / J. Karimi, S. Mohsenzadeh // Iranian Journal of Science and Technology. – 2017. – № 41. – С. 111–120.
4. Phytotoxicity of Colloidal Solutions of Metal-Containing Nanoparticles / Ye. O. Konotop, M. S. Kovalenko, V. Z. Ulynets et al. // Cytology and Genetics. – 2014. – № 48. – С. 37–42.
5. Вплив неіонного колоїдного розчину наночасток металів на ріст і розвиток озимої пшениці / В. В. Франтійчук, М. С. Коваленко, Л. М. Гончар та ін. // Зб. наук. пр. Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків. – 2012. – № 14. – С. 119–123.
6. Liu R. Effects of Stabilized Nanoparticles of Copper, Zinc, Manganese, and Iron Oxides in Low Concentrations on Lettuce (Lactuca sativa) Seed Germination: Nanotoxicants or Nanonutrients? / R. Liu, H. Zhang, R. Lal // Water Air Soil Pollut. – 2016. – № 227. – С. 42 (14).
7. Стимулююча дія низьких концентрацій алюмінію на фізіологічний стан рослин гречки татарської (Fagopyrum tataricum Gaertn.) / О. Є. Смірнов, Н. Ю. Таран, А. М. Косян та ін. // Вісн. Харківськ. нац. ун-ту імені В. Н. Каразіна. Серія: Біологія. – 2014. – № 23. – С. 107–116.
8. Спосіб отримання неіонного колоїдного розчину металів / К. Г. Лопатько, Є. Г. Афтанділянц, С. М. Каленська, О. Л. Тонха // Патент на винахід № 38459 від 12.01.2009.
9. Impact of Metal Nanoform Colloidal Solution on the Adaptive Potential of Plants / N. Taran, L. Batsmanova, M. Kovalenko et al. // Nanoscale Res Lett. – 2016. – № 11. – С. 89 (12).
10. Мусієнко М. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин / М. М. Мусієнко, Т. В. Паршикова, П. С. Славний. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 200 с.
11. Бацманова Л. Скринінг адаптивного потенціалу рослин за показниками оксидного стресу / Л. М. Бацманова, Н. Ю. Таран. – К.: ТОВ "Видавництво Авега", 2010. – 79 с.
12. Таран Н. Використання наночасток металів у технологіях вирощування зернових культур / Н. Ю. Таран, Л. М. Бацманова, В. П. Каленський та ін. – К.: ТОВ "Видавництво Авега", 2012. – 73 с.
13. Mohsenzadeh S. Zinc Sulphate and Nano-Zinc Oxide Effects on Some Physiological Parameters of Rosmarinus officinalis / S. Mohsenzadeh, S. S. Moosavian // American Journal of Plant Sciences. – 2017. – № 8. – С. 2635-2649.; doi: [10.4236/ajps.2017.811178].
14. The uptake and bioaccumulation of heavy metals by food plants, their effects on plants nutrients, and associated health risk: a review / A. Khan, S. Khan, M. A. Khan et al. // Environ Sci Pollut Res. – 2015. – № 22. – С. 13772 (15).; doi: [10.1007/s11356-015-4881-0].
15. Еремченко О. З. Содержание пигментов в растениях Lepidium sativum в условиях хлоридно-натриевого засоления и ощелачивания / О. З. Еремченко, М. Г. Кусакина, Е. В. Лузина // Вестн. Пермского ун-та. Серия: Биология. – 2014. – № 1. – С. 30–37.
16. Green B. The chlorophyll-carotenoid proteins of oxygenic photosynthesis / B. R. Green, D. G. Durnford // Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol. – 1996. – № 47. – С. 685–714.
17. Phenylalanine ammonia-lyase activity and anthocyanin content in different varieties of lettuce under the cadmium influence / O. I. Kosyk, I. M. Khomenko, L. M. Batsmanova et al. // The Ukrainian Biochemical Journal. – 2017. – №89 (2). – С. 85–91.

References (Scopus)

1. Azzi V., Kazpard V., Lartiges B. et al. Trace metals in phosphate fertilizers used in Eastern Mediterranean countries. Clean Air Soil Water. 2017 Jan 13;45(1). Epub Sept 2016. doi:10.1002/clen.201500988.
2. Juárez-Maldonado A., González-Morales S., Cabrera-De la Fuente M. et al. Nanometals as Promoters of Nutraceutical Quality in Crop Plants. Impact of Nanoscience in the Food Industry. 2018;277-310. doi:10.1016/B978-0-12-811441-4.00010-8.
3. Karimi J, Mohsenzadeh S. Physiological Effects of Silver Nanoparticles and Silver Nitrate Toxicity in Triticum aestivum. Iranian Journal of Science and Technology. 2017;41(1):111–120. doi:10.1007/s40995-017-0200-6.
4. Konotop Ye., Kovalenko M., Ulynets V. et al. Phytotoxicity of Colloidal Solutions of Metal-Containing Nanoparticles. Cytology and Genetics. 2014;48(2):37–42.
5. Frantiichuk V., Kovalenko M., Honchar L. et al. Vplyv neionnoho koloidnoho rozchynu nanochastok metaliv na rist i rozvytok ozymoi pshenytsi. Zbirnyk naukovykh prats [Instytutu bioenerhetychnykh kultur i tsukrovykh buriakiv]. 2012;14:119-123. Ukrainian.
6. Liu R., Zhang H., Lal R. Effects of Stabilized Nanoparticles of Copper, Zinc, Manganese, and Iron Oxides in Low Concentrations on Lettuce (Lactuca sativa) Seed Germination: Nanotoxicants or Nanonutrients? Water Air Soil Pollut. 2016;227:42. doi:10.1007/s11270-015-2738-2.
7. Smirnov OE, Taran NYu, Kosyan AM, et al. Challenging action of low-dose aluminium on physiological condition of Tartary Buckwheat (Fagopyrum tataricum Gaertn.) plants. The Journal of V.N.Karazin Kharkiv National University. Series: biology. 2014;23:107-116. Ukrainian.
8. Lopatko K., Aftandiliants Ye., Kalenska S., Tonkha O. Sposib otrymannia neionnoho koloidnoho rozchynu metaliv. Patent №38459; 12.01.2009. Ukrainian.
9. Taran N., Batsmanova L., Kovalenko M. et al. Impact of Metal Nanoform Colloidal Solution on the Adaptive Potential of Plants. Nanoscale Res Lett. 2016;11:89. doi:10.1186/s11671-016-1294-z.
10. Musiienko M. Spektrofotometrychni metody v praktytsi fiziolohii, biokhimii ta ekolohii roslyn / MM Musiienko, TV Parshykova, PS Slavnyi. K.: Fitosotsiotsentr; 2001. 200 p. Ukrainian.
11. Batsmanova L., Taran N. Skryninh adaptyvnoho potentsialu roslyn za pokaznykamy oksydnoho stresu. K.: TOV "Vydavnytstvo Aveha"; 2010. 79 p. Ukrainian.
12. Taran N., Batsmanova L., Kalenskyi V. et al. Vykorystannia nanochastok metaliv u tekhnolohiiakh vyroshchuvannia zernovykh kultur. K.: TOV "Vydavnytstvo Aveha"; 2012. Ukrainian.
13. Mohsenzadeh S., Moosavian S. Zinc Sulphate and Nano-Zinc Oxide Effects on Some Physiological Parameters of Rosmarinus officinalis. American Journal of Plant Sciences. 2017;8:2635-2649. doi:10.4236/ajps.2017.811178.
14. Khan A., Khan S., Khan M. et al. The uptake and bioaccumulation of heavy metals by food plants, their effects on plants nutrients, and associated health risk: a review. Environ Sci Pollut Res. 2015;22:13772. doi:10.1007/s11356-015-4881-0.
15. Eremchenko O., Kusakyna M., Luzyna E. Soderzhanye pyhmentov v rastenyiakh Lepidium sativum v uslovyiakh khlorydno-natryevoho zasolenyia y oshchelachyvanyia. Vestnyk Permskoho unyversyteta. Seryia: Byolohyia. 2014;1:30-37. Russian.
16. Green B., Durnford D. The chlorophyll-carotenoid proteins of oxygenic photosynthesis. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.1996;47:685-714.
17. Kosyk O., Khomenko I., Batsmanova L. et al. Phenylalanine ammonia-lyase activity and anthocyanin content in different varieties of lettuce under the cadmium influence. The Ukrainian Biochemical Journal. 2017;89(2):85-91. doi:10.15407/ubj89.02.085.

Надійшла до редколегії 02.04.2018
Отримано виправлений варіант 10.05.2018
Підписано до друку 10.05.2018

Received in the editorial 02.04.2018
Received a revised version on 10.05.2018
Signed in the press on 10.05.2018

И. Хоменко, асп., О. Косык, канд. биол. наук, Н. Таран, д-р біол. наук
УНЦ "Институт биологии и медицины",
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

ВЛИЯНИЕ ИОНОВ КАДМИЯ И ЭССЕНЦИАЛЬНЫХ НАНОМЕТАЛЛОВ НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ САЛАТА ПОСЕВНОГО

Согласно цели работы исследовано влияние предпосевной обработки неионным коллоидным раствором смеси наночастиц металлов меди, цинка, марганца и железа, ионов кадмия и их совместного действия на показатели содержания продуктов перекисного окисления липидов и баланса фотосинтетических пигментов в растениях Lactuca sativa L. двух сортов с различным содержанием антоцианових пигментов (Лоло и Лоло Росса). Было использовано спектрофотометрические методы исследования содержания пероксидов, тиобарбитурат-активных продуктов по модифицированной методике Кумар и Ноулс, а также содержание основных пластидних пигментов (хлорофиллов a, b, соотношение a / b, а также пула каториноидов) по расчетным формулам Винтерманс, де Мотс. В результате установлено снижение содержания пероксидов и увеличение малонового диальдегида у большинства вариантов обработки сорта Лоло. Противоположную тенденцию наблюдали для сорта Росса (начальный прирост данных параметров при обработке наночастицами металлов снижался до уровня контрольных значений в течение 14-дневный экспозиции). У сорта Лоло под влиянием наночастиц наблюдали снижение содержания хлорофиллов, в отличие от действия кадмия. Для Росса зафиксировано значите-

льное падение содержания, как хлорофиллов, так и каротиноидов во всех вариантах обработки в течение экспозиции. Показатель a / b для растений Лоло достоверно возрастал у вариантах кадмиевого влияния, для Росса отмечено разнонаправленность влияния всех вариантов обработки. В итоге выявлено, что обработка смесью эссенциальных нанометаллов проявляла функции аддитивной стресс-нагрузки, что отражалось в росте уровня продуктов липопероксидации и снижении основных пигментных биомаркеров в обоих сортах в течение экспозиции в растворе 0,1 ммоль кадмия. Сорт Лоло Росса проявил более высокую дивергентность результатов при различных системах обработки по сравнению с сортом Лоло.

Ключевые слова: наночастицы эссенциальных металлов, продукты липопероксидации, пигментный комплекс, Lactuca sativa L.

I. Khomenko, PhD stud., O. Kosyk, Associate Professor, N. Taran, Dr. Sc.
ESC "Institute of Biology and Medicine",
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

THE INFLUENCE OF CADMIUM AND ESSENTIAL NANOMETALS ON THE PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PARAMETERS OF LETTUCE PLANTS

Due to the aim the effect of pre-sowing treatment with a nonionic colloidal solution of the mix of copper, zinc, manganese and iron nanoparticles, cadmium ions and their combined action on the physiological and biochemical indices: the content of lipid peroxidation products and balance of photosynthetic pigments in green Lolo and red Lolo Ross varieties of Lactuca sativa L. was investigated. Spectrophotometric methods of investigating the content of peroxides, thiobarbiturate-active products (with use of the modified Kumar and Knowles method), as well as the content of the main photosynthetic pigments (chlorophyll a, b, a/b ratio, and the carotenoid content) with the Wintermans, de Mots calculations application were used. Due to the results, a decrease in the content of peroxides and growth of malonic dialdehyde was observed for most treatment variants of Lolo. The opposite tendency was observed for the Ross variety (the initial growth of these parameters under the nanoparticles influence decreased to the control during the fourteen-day exposure). The decrease of chlorophyll content was observed In the Lolo variety under the essential metal nanoparticles influence, in contrast to the action of cadmium.For the Ross variety, a significant reduction of both chlorophyll and carotenoid contents in all treatment types during exposure was calculated.The a/b-index for Lolo plants has significantly increased in variants of cadmium influence, for Ross plants the divergence of the influence of all treatment variants has been marked. As a result, the treatment with a mixture of essential nanometals showed additive stress-loading functions. It was observed in a growth of the level of lipid peroxidation products and the reduction of the photosynthetic pigment biomarkers in both varieties during the 0,1 mM cadmium exposure. The Lolo Ross variety showed a higher variability of results under different treatment, compared to the Lolo variety.

Key words: nanoparticles of essential metals, lipoperoxidation products, pigment complex, Lactuca sativa L.

УДК 574.583

З. Бур'ян, асп., В. Гандзюра, д-р біол. наук, В. Трохимець, д-р біол. наук
ННЦ "Інститут біології і медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАНЬ ЛІТОРАЛЬНОГО ЗООПЛАНКТОНУ ВЕРХІВ'Я КРЕМЕНЧУЦЬКОГО ВОДОСХОВИЩА В РАЙОНІ КАНІВСЬКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА

Подано результати дослідження структурно-функціональної організації угруповань літорального зоопланктону у верхів'ї Кременчуцького водосховища в межах Канівського природного заповідника за літній період 2015 р. Видове багатство було представлено 34 видами моногононтних коловерток, гіллястовусих та веслоногих ракоподібних. За таксономічним складом переважали представники ротаторно-кладоцерного комплексу. Виявлено, що видовий склад угруповань літорального зоопланктону в межах різних біотопів шести дослідних станцій за індексом схожості Жаккара характеризувався невисокою подібністю – J = 7,1-28,6. Пояснити це можна тим, що у літній період сформувалися складні формації вищих водяних рослин. Це призводить до утворення специфічних угруповань зоопланктону в заростих біотопах. Літоральний зоопланктон характеризувався переважанням фітофільної групи серед різноманіття екологічних типів живлення: фітофільна – 18 видів (53,0 %) із 34. За типом живлення найбільшу частку становили мирні представники зоопланктону – 73,3 % (25 видів). Кількісні показники (щільність і біомаса) в обох біотопах були "дуже низькі": зарослий – 4077 ± 2098 екз./м³ і 0,07 ± 0,04 г/м³; чистоводдя – 4123 ± 3929 екз./м³ і 0,054 ± 0,038 г/м³. Серед більшості дослідних станцій за кількісними показниками переважали представники веслоногих ракоподібних, що пов'язано з масовим розвитком їх личинкових стадій (Nauplia, Calanoidajuv., Cyclopoidajuv.) у літній період.

Ключові слова: Літоральний зоопланктон, структурно-функціональна організація, Кременчуцьке водосховище, Україна.

Вступ. Літоральний зоопланктон є унікальним угрупованням гідробіонтів прибережних гідробіоценозів, динаміка структурно-функціональної організації якого є показником трансформації екосистем водосховищ [1]. Також зоопланктон становить основу кормової бази молоді риб та риб-планктофагів у різнотипних водоймах [2–3]. Найбільш удалим періодом для проведення аналізу структурно-функціональної організації угруповань літорального зоопланктону є літній період, тому що саме цей час характеризується оптимальними умовами для його розвитку [4–6]. Оскільки антропогенне навантаження призводить до змін умов середовища існування гідробіонтів, то це відображається і на змінах у трофічних мережах [7]. Щорічний моніторинг зоопланктону дає можливість відслідкувати сучасний стан водних екосистем, а в подальшому виявити специфіку їхньої багаторічної динаміки. Літоральний зоопланктон верхів'я Кременчуцького водосховища, що межує із Канівським природним заповідником, не вивчали протягом останніх років [7–8]. Тому сучасні дослідження структурно-функціональної організації угруповань літорального зоопланктону евтрофного Кременчуцького водосховища є необхідними для розуміння процесів, які відбуваються як у власне угрупованні, так і в даній екосистемі в цілому. Зважаючи на це, метою нашої роботи було здійснити аналіз структурно-функціональної організації угруповань літорального зоопланктону даної екосистеми в літній період 2015 р.

Матеріали і методи. Об'єктами дослідження були угруповання літорального зоопланктону. До їхнього складу входять три основні групи зоопланктону: коловертки (клас Eurotatoria), Гіллястовусі ракоподібні (клас Branchiopoda, ряд Cladocera), різні вікові стадії розвитку веслоногих ракоподібних (клас Copepoda), черепашкові ракоподібні (клас Ostracoda) і личинки двостулкових молюсків (клас Bivalvia).

Матеріал збирали протягом світлої частини доби влітку (із 23 червня по 5 липня) 2015 р. у межах шести дослідних станцій верхів'я Кременчуцького водосховища в районі Канівського природного заповідника: I – N 49°43.854' E 31°31.360', II – N 49°43.496' E 31°32.130', III – N 49°44.269' E 31°31.508', IV – N 49°44.296'

© Бур'ян З., Гандзюра В., Трохимець В., 2018

E 31°32.027', V – N 49°43.699' E 31°32.549',VI – N 49°43.245' E 31°33.035' (рис. 1). Дослідження проводили в межах різних формацій вищих водяних рослин (очерет звичайний (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., 1841) та глечики жовті (*Nupharlutea* L. & Smith (1809)) заростих біотопів та на чистоводді.

Збір, обробку й аналіз 12-ти проб проводили на основі загальноприйнятих методик [9–17]. При цьому черепашкових ракоподібних та личинок двостулкових молюсків визначали до таксономічних груп надвидового рангу, а інших – до виду. Опрацювання матеріалу проводили у програмі MSExcel 2013.

Рис. 1. Станції (I–VI) відбору проб літорального зоопланктону верхів'я Кременчуцького водосховища в межах Канівського природного заповідника

Результати та обговорення. У межах шести дослідних станцій верхів'я Кременчуцького водосховища зареєстровано 34 види літорального зоопланктону. Із них коловерток виявлено 11 видів: *Asplanchnapriodonta* Gosse, 1850; *Brachionusdiversicornis* (Daday, 1883); *Br. Quadridentatus* Hermann, 1783; *Euchlanisdeflexa* (Gosse, 1851); *E. dilatata* Ehrenberg, 1832; *E. Lyra* Hudson, 1886; *Lecanebulla* (Gosse, 1851); *L. Luna* (O. F. Müller, 1776); *L. ungulata* (Gosse, 1887); *Trichocercalongiseta* (Schrank, 1802); *Tr. Rattus* (O. F. Müller, 1776).

Гіллястовусі ракоподібні були представлені 15-ма видами: *Alonaaffinis* (Leydig, 1860); *A. Rectangula* Sars, 1862; *Bosminalongirostris* (O. F. Müller, 1776); *Camptocercusrectirostris* Schoedler, 1862; *Ceriodaphniapulchella* Sars, 1862; *Chydorussphaericus* (O. F. Müller, 1785); *Ch. Piger* Sars, 1862; *Daphniapulex* Leydig, 1860; *Disparalonarostrata* (Koch, 1841); *Eurycercuslamellatus* (O.F.Müller, 1776); *Monospilusdispar* Sars, 1862; *Pleuroxusaduncus* (Jurine, 1820); *Pl. uncinatus* Baird, 1850; *Sidacrystalline* (O. F. Müller,1776); *Simocephalusvetulus* (O. F. Müller, 1776).

Веслоногих ракоподібних зареєстрували вісім видів: *Acanthocyclopsamericanus* (Marsh, 1893); *Eucyclopsdenticulatus* (Graeter, 1903); *E. Serrulatus* (Fischer, 1851); *Macrocyclopsalbidus* (Jurine, 1820); *Thermocyclopsoithonoides* (Sars, 1863); *Eurytemoraaffinis* (Poppe, 1880); *E. Velox* (Lilljeborg, 1853); *Heterocopecaspia* Sars, 1897.

Видовий склад угруповань літорального зоопланктону в межах різних біотопів шести дослідних станцій за індексом схожості Жаккара характеризувався невисокою подібністю – J = 7,1-28,6, що пояснюється формуванням у літній період складних формацій вищих водяних рослин, і, відповідно, утворенням специфічних угруповань зоопланктону в заростих біотопах.

За фауністичним спектром угруповань зоопланктону переважав ротаторно-кладоцерний комплекс, що пояснюється реофільними умовами та збереженим річковим режимом у верхів'ї Кременчуцького водосховища.

У складі літорального зоопланктону виявлено представників трьох класів, чотирьох рядів, 11-ти родин та 23 родів (табл. 1). Моногононтні коловертки були представлені рядом Ploima, п'ятьма родинами та п'ятьма родами. Найбільше видів включали роди *Lecane* і *Euchlanis* (по три види кожний). Гіллястовусі ракоподібні об'єднували представників чотирьох родин та 12 родів, із яких найвищим видовим багатством характеризувалася родина Chydoridae. Веслоногі ракоподібні були представлені видами із двох рядів та шістьох родин.

***Таблиця* 1. Таксономічний склад літорального зоопланктону верхів'я Кременчуцького водосховища, літо 2015**

Класи	Ряди	Родини	Роди (кількість видів)
Eurotatoria	Ploima	Asplanchnidae	*Asplanchna* (1)
		Lecanidae	*Lecane* (3)
		Euchlanidae	*Euchlanis* (3)
		Brachionidae	*Brachionus* (2)
		Trichotriidae	*Trichocerca*(2)
Branchiopoda	Cladocera	Sididae	*Sida*(1)
		Daphniidae	*Simocephalus* (1), *Daphnia*(1), *Ceriodaphnia* (1),
		Chydoridae	*Alona* (2),*Chydorus* (2), *Eurycercus*(1), *Pleuroxus*(2), *Camptocercus*(1),*Disparalona*(1), *Monospilus*(1)
		Bosminidae	*Bosmina* (1)
Copepoda	Calanoida	Temoridae	*Eurytemora* (2), *Heterocope*(1)
	Cyclopoida	Cyclopidae	*Macrocyclops* (1), *Eucyclops* (2), *Acanthocyclops* (1), *Thermocyclops* (1)

Серед основних груп зоопланктону переважали представники фітофільної групи – 18 видів (53,0 %) із 34; пелагічна – 10 (29,4 %), придонна – 6 (17,6 %). Представники фітофільної групи переважали серед коловерток і гіллястовусі ракоподібних, тоді як серед веслоногих переважали види пелагічної групи (рис. 2).

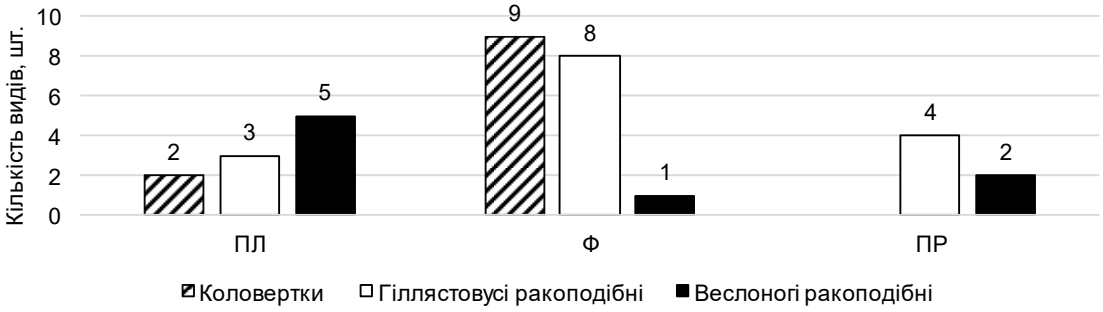


Рис. 2. Екологічний спектр угруповань літорального зоопланктону дослідних станцій верхів'я Кременчуцького водосховища в межах Канівського природного заповідника

Примітки: ПЛ – пелагічна група, Ф – фітофільна, ПР – придонна.

За трофічним спектром виявили представників трьох груп літорального зоопланктону: мирні – 25 видів (73,3%); всеїдні – 6 (17,7 %); хижі – 3 (8,8 %). Серед коловерток зареєстровано 10 видів мирних та один усеїдний вид – *Asplanchnapriodonta*. Гіллястовусі ракоподібні були представлені лише мирною групою – 15 видів (100 %). Веслоногі ракоподібні налічували 5 (62,5 %) всеїдних видів та 3 (37,5 %) хижих.

У межах обох біотопів загальні показники щільності та біомаси, відповідно до стандартної класифікації [10], були "дуже низькі": у заростях вищих водяних рослин – 4077 ± 2098 екз./м³ і 0,07 ± 0,040 г/м³; на чистоводді – 4123 ± 3929 екз./м³ і 0,054 ± 0,038г/м³.

У верхів'ї Кременчуцького водосховища переважали представники веслоногих ракоподібних (табл. 2).

***Таблиця* 2. Щільність (N, екз./м³) та біомаса (B, г/м³) представників різних груп літорального зоопланктону верхів'я**

Біотопи / Групи	Зарослий біотоп		Чистоводдя	
	N	B	N	B
Коловертки	1213±1317	0,003±0,002	840±996	0,002±0,002
Гіллястовусі ракоподібні	913±467	0,026±,0,019	777±725	0,018±0,016
Веслоногі ракоподібні	1937±1826	0,040±0,027	2453±2244	0,033±0,031

У межах зарослих біотопів на більшості дослідних станцій переважали веслоногі ракоподібні (рис. 3, а). Так, на станціях I, III і IV вони формували вагому частку – 45,5 % (1600 із сумарних 3520 екз./м³); 38,8 % (1040 із 2680 екз./м³) і 88,5 % (5520 із 6240 екз./м³). На станціях V і VI домінували коловертки – 960 із 1700 екз./м³ (56,5 %) і 3840 із 7040 екз./м³ (54,5 %). Гіллястовусі та веслоногі ракоподібні переважали на станції II та становили 1440 (44,0 %) і 1360 (41,5 %) із 3280 екз./м³. Низькі кількісні показники пояснюються тим, що у верхів'ї Кременчуцького водосховища зберігся річковий режим і сильна течія.

За біомасою веслоногі ракоподібні переважали в межах таких станцій, як (рис. 3,б): III – 0,039 (72,2 %) із 0,054 г/м³;IV – 0,083 (64,6 %) із 0,1284 г/м³; V – 0,009 (52,9 %) із 0,017 г/м³; VI – 0,045 (69,2 %) із 0,065 г/м³. Гіллястовусі ракоподібні були домінантною групою для станції I – 0,0270 (58,7 %) із 0,0460 г/м³, тоді як для станції II основу біомаси формували Гіллястовусі – 49,5 % (0,530) та веслоногі ракоподібні – 48,6 % (0,520 із 0,107 г/м³).

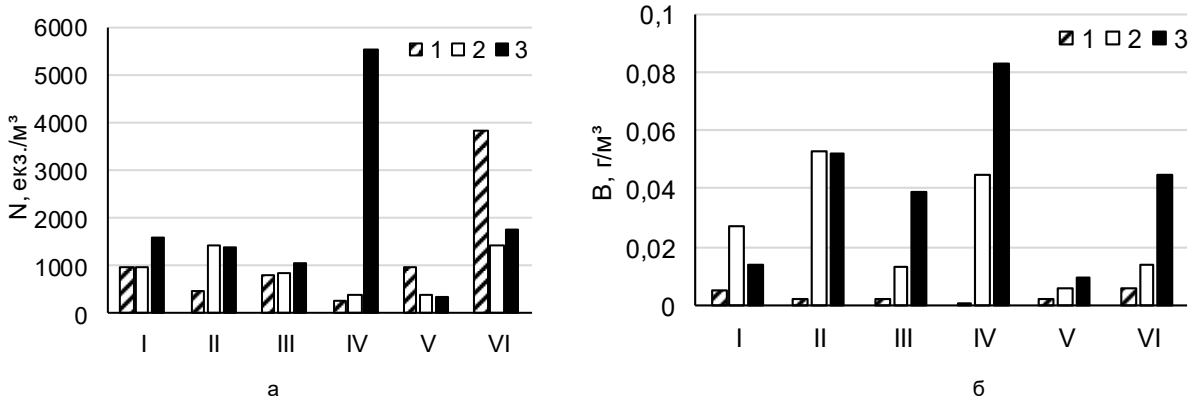


Рис. 3. Щільність (N) (а) та біомаса (B) (б) літорального зоопланктону в межах зарослого біотопу дослідних станцій верхів'я Кременчуцького водосховища в районі Канівського природного заповідника

Примітки: I-VI – дослідні станції; 1 – коловертки, 2 – Гіллястовусі ракоподібні, 3 – веслоногі ракоподібні

На чистоводді веслоногі ракоподібні переважали за щільністю у межах усіх дослідних станцій (рис. 4, а). Водночас, порівняно із показниками біомаси, домінантні групи зоопланктону змінились (рис. 4, б). Так, наприклад, на станціях II і III переважали Гіллястовусі ракоподібні – 62,3 % (0,0136 із 0,02184 г/м³) та 63,7 % (0,0448 із 0,0703 г/м³). Гіллястовусі та веслоногі ракоподібні формували вагому біомасу на станції I – 37,3 % (0,01) і 50,7 % (0,0136 із 0,0268 г/м³). Для станцій IV, V, VI із показниками біомаси 0,0124 (98,4 %) із 0,0126 г/м³; 0,0608 (58,5 %) із 0,1039 г/м³; 0,0824 (90,7 %) із 0,0908 г/м³ переважали веслоногі ракоподібні. Домінування за біомасою гіллястовусі і веслоногих ракоподібних зумовлено їхньою високою індивідуальною масою.

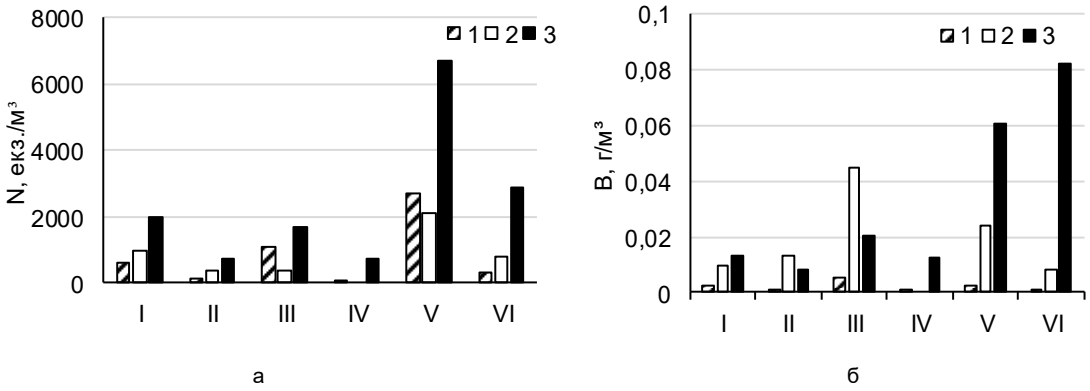


Рис. 4. Щільність (N) *(а)* та біомаса (B) *(б)* літорального зоопланктону в межах чистоводдя дослідних станцій верхів'я Кременчуцького водосховища в районі Канівського природного заповідника

Примітки: I–VI – дослідні станції; 1 – коловертки, 2 – Гіллястовусі ракоподібні, 3 – веслоногі ракоподібні.

Також значне переважання веслоногих ракоподібнихв обох біотопах пов'язане із масовим розвитком личинкових стадій цикпоїд і каляноїд (Nauplia, Calanoidajuv., Cyclopoidajuv.), яке спричинене підвищенням температури води у літній період та розвитком формацій вищих водних рослин.

У межах угруповань літорального зоопланктону виразне домінування було притаманне лише зарослим біотопам двох дослідних станцій. Так, у межах станції II домінував гіллясто-вусий ракоподібний *Chydoruspiger*, на частку якого припадало 39 % (1280 із 3280 екз./м³). На станції V домінувала коловертка *Euchlanisdilatata*– 51,8 % або 880 із 1700 екз./м³. За біомасою на станції IV домінували *Eurycercuslamellatus* – 31,2 % (0,04) та *Eurytemoravelox* – 31,2 % (0,04 із 0,1284 г/м³).

На чистоводді домінування видів виявлено тільки за біомасою. Так, домінантом на станціях II був *Daphniapulex* – 44 % (0,0096 із 0,02184 г/м³); III – *E. lamellatus* – 63,7 % (0,008 із 0,01256 г/м³) та на IV – *Heterocopecaspia* – 63,7 % (0,008 із 0,01256 г/м³).

Черепашкові ракоподібні та личинки двостулкових молюсків були нечисленними; перші виявлені на чистоводді станції V (160 і 0,016), другі – у зарослому біотопі станції IV (80 екз./м³ і 0,00024 г/м³) і на чистоводді I станції (160 екз./м³ і 0,00048 г/м³).

Висновки:

1. Установлено видове багатство (34 види, із яких коловерток – 11 видів, гіллястовусих – 15, веслоногих – 8) літорального зоопланктону верхів'я Кременчуцького водосховища в районі Канівського природного заповідника: видовий склад угруповань літорального зоопланктону в межах різних біотопів дослідних станцій за індексом схожості Жаккара характеризувався невисокою подібністю – J = 7,1–28,6. Це пояснюється формуванням у літній період складних формацій вищих водяних рослин, що призводить до утворення специфічних угруповань зоопланктону в зарослих біотопах.

2. Серед основних груп зоопланктону переважала фітофільна група – 18 видів (53,0 %) із 34; пелагічна – 10 (29,4 %), придонна – 6 (17,6 %). Фітофіли переважали серед коловерток і гіллястовусих ракоподібних, тоді як серед веслоногих ракоподібних переважали види пелагічної групи.

3. Нами виявлено представників трьох груп трофічного спектра літорального зоопланктону: мирні – 25 видів (73,3 %); всеїдні – 6 (17,7 %); хижі – 3 (8,8 %).

4. Установлено, що загальні показники щільності та біомаси для обох біотопів були "дуже низькі": зарослий біотоп – 4077 ± 2098 екз./м³ і 0,07 ± 0,040 г/м³; чистоводдя – 4123 ± 3929 екз./м³ і 0,054 ± 0,038 г/м³. Серед більшості дослідних станцій переважали веслоногі ракоподібні, що спричинене масовим розвитком їхніх личинкових стадій (Nauplia, Calanoidajuv., Cyclopoidajuv.). Також було виявлено види-домінанти: *Euchlanisdilatata*, *Daphniapulex*, *Eurycercuslamellatus*, *Eurytemoravelox*, *Heterocopecaspia*.

Список використаних джерел:

1. Трохимець В. Структурно-функціональна організація угруповань літорального зоопланктону як показник трансформації екосистем водосховищ: автореф. дис. … д-ра біол. наук: 03.00.16 / Трохимець Владлен Миколайович; Київськ. нац. ун-т імені Тараса Шевченка. – К., 2017. – 37 с.

2. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Л. Н. Зимбалевская, П. Г. Сухойван, М. И. Черногоренко и др. – К.: Наук. думка, 1989. – 248 с.

3. Владимирова К. Мелководья Кременчугского водохранилища / К. С. Владимирова, Л. Н. Зимбалевская, Н. В. Пикуш. – К.: Наук. думка, 1979. – 284 с.

4. Пидгайко М. Зоопланктон водоёмов Европейской части СССР / М. Л. Пидгайко. – М.: Наука, 1984. – 208 с.

5. Кружиліна С. Розвиток гідробіонтів як характеристика умов нагулу риб водосховищ Дніпровського каскаду / С. В. Кружиліна // Рибогосподарська наука України. – 2015. – Вип. 4. – С. 15–30.

6. Кружиліна С. Структурно-функціональні характеристики зоопланктону Кременчуцького водосховища в сучасний період та його взаємозв'язки з деякими компонентами фітопланктону / С. В. Кружиліна, О. В. Діденко // Рибогосподарська наука України. – 2007. – № 2. – С. 71–76.

7. Трохимець В. Особливості просторо-часового розподілу водних організмів деяких ділянок літоралі Кременчуцького та Канівського водосховищ: автореф. дис. … канд. біол. наук: 03.00.16 / Трохимець Владлен Миколайович; Київськ. нац. ун-т імені Тараса Шевченка. – К., 2004. – 21 с.

8. Бур'ян З. Анотований список видів літорального зоопланктону різнотипних водойм об'єктів природно-заповідного фонду України в межах Середнього Подніпров'я / З. В. Бур'ян, А. В. Подобайло, В. М. Трохимець // Заповідна справа. – 2016. – 1(22). – С. 68–72.

9. Трохимець В. Методика комплексних моніторингових досліджень гідробіонтів у водоймах різного типу / В. М. Трохимець // Рибогосподарська наука України. – 2011. – № 1. – С. 16–23.

10. Методи гідро екологічних досліджень поверхневих вод / О. М. Арсан, О. А. Давидов, Т. М. Дьяченко та ін. – К.: ЛОГОС, 2006. – 408 с.

11. Березина Н. Практикум по гидробиологии / Н. А. Березина. – М.: Агропромиздат, 1989. –208 с.

12. Боруцкий Е. Определитель Calanoida пресных вод СССР / Е. В. Боруцкий, Л. А. Степанова, М. С. Кос. – Л.: Наука, 1991. – 504 с.

13. Жадин В. Методы гидробиологического исследования / В. Н. Жадин. – М.: Высшая школа, 1960. – 192 с.

14. Мануйлова Е. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР / Е. Ф. Мануйлова. – М. ; Л.: Наука, 1964. – 327 с.

15. Монченко В. Щелепноротіциклоподібні, циклопи / В. І. Монченко. – К.: Наук. думка, 1974. – 450 с.

16. Песенко Ю. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

17. Кутикова Л. Коловратки фауны СССР / Л. А. Кутикова. – Л.: Наука, 1970. – 744 с.

References (Scopus)

1. Trokhymets V. Structural and functional organization of littoral zooplankton communities as an indicator of ecosystem transformation of reservoirs [DSc thesis]. Kyiv: Taras Shevchenko National University of Kyiv; 2017. Ukrainian.

2. Zimbalevskaja L., Suhojvan P., Chernogorenko M. et al. Invertebrate and fishes Dnieper river and him reservoirs. – Kyiv: Scientific thought; 1989. 248 p.

3. Vladimirova K., Zimbalevskaja L., Pikush N. Shallow waters of the Kremenchug reservoir.Kyiv:Scientific thought; 1979. 284 p.

4. Pidgajko M. Zooplankton of reservoirs of the European part of theUSSR. Moscow: Think; 1984. 208 p.

5. Kruzhilina S. The level of hydrobiont development as a characteristic of the conditions of fish fattening in the Dnieper Reservoirs. Ribgospod. naukaUkr. 2015; 4: 15-30.

6. Kruzhilina S., Didenko A. Structural and functional characteristics of zooplankton of the Kremenchuk Reservoir at current period and their relations with some components of phytoplankton. Ribgospod. naukaUkr. 2007; 2: 72-76.

7. Trokhymets V. The special features of spatial distribution of the water organisms of the bank shallow zones of the Kremenchug and Kaniv reservoirs. [PhD thesis]. Kyiv: Taras Shevchenko National University of Kyiv; 2004. Ukrainian.

8. Burian Z., Trokhymets V., Podobaylo A. An annotated checklist of the littoral zooplankton of the different types of Reservoirs of the Natural Reserve Fund of Ukraine within the Middle Dnieper. Nature Conservation. Taras Shevchenko National University of Kyiv. 2016; 1(22): 68-72.

9. Trokhymets V. Methods comprehensive monitoring studies of aquatic organisms in waters of various types. Ribgospod. naukaUkr. 2011; 1: 23-16.

10. Arsan O., Davidov O., Djachenko T. et al. Methods of hydrobiologicalinvestigations of surface water. Kyiv: LOGOS; 2006. 408 p.

11. Berezina N. Workshop on Hydrobiology.Moscow: Agropromizdat; 1989.– 208 p.

12. Borutskyy E., Stepanova L., Kos M. Determinant of Calanoida of fresh waters of USSR. Lenengrad: Nauka; 1991. 504 p.

13. Zhadyn V. Methods of hydrobiological studies.Moscow: Higher School; 1960. 192 p.

14. Manujlova E. Cladocerans (Cladocera) fauna of the USSR. Moscow-Lenengrad: Science; 1964. 327 p.

15. Monchenko V. Cyclopoida, cyclops. Kyiv: Scientific thought; 1974. 450 p.

16. Pesenko Y. Principles and methods of quantitative analysis in the faunal studies. Moscow: Nauka; 1982.287 p.

17. Kutikova L. Rotatorias fauna of the USSR. Lenengrad: Science; 1970. 744 p.

Надійшла до редколегії 03.04.2018
Отримано виправлений варіант 11.05.2018
Підписано до друку 11.05.2018

Received in the editorial 03.04.2018
Received a revised version on 11.05.2018
Signed in the press on 11.05.2018

З. Бурьян, асп., В. Гандзюра, д-р биол. наук, В. Трохимец, д-р биол. наук
УНЦ "Институт биологии и медицины",
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЛИТОРАЛЬНОГО ЗООПЛАНКТОНА ВЕРХОВЬЯ КРЕМЕНЧУГСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РАЙОНЕ КАНЕВСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Представлены результаты исследования структурно-функциональной организации сообществ литорального зоопланктона в верховье Кременчугского водохранилища в пределах Каневского природного заповедника за летний период 2015 г. Видовое богатство было представлено 34 видами моногононтних коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных. По таксономическому составу преобладали представители ротаторного-кладоцерного комплекса. Выявлено, что видовой состав сообществ литорального зоопланктона в рамках различных биотопов шести исследовательских станций по индексу сходства Жаккара характеризовался невысокой сходством – J = 7,1–28,6. Объяснить это можно тем, что в летний период сформировались сложные формации высших водных растений. Это приводит к образованию специфических сообществ зоопланктона в заросших биотопах. Литоральный зоопланктон характеризовался преобладанием фитофильной группы среди многообразия экологических типов питания: фитофильная – 18 видов (53,0 %) из 34.По типу питания наибольшую долю составили мирные представители зоопланктона – 73,3 % (25 видов). Количественные показатели (плотность и биомасса) в обоих биотопах были "очень низкие": заросший – 4077 ± 2098 экз./м³ и 0,07 ± 0,04 г/м³; чистоводье – 4123 ± 3929 экз./м³ и 0,054 ± 0,038 г/м³. Среди большинства исследовательских станций по количественным показателям преобладали представители веслоногих ракообразных, что связано с массовым развитием их личиночных стадий (Nauplia, Calanoidajuv., Cyclopoidajuv.) в летний период.

Ключевые слова: литоральный зоопланктон, структурно-функциональная организация, Кременчугское водохранилище, Украина.

Z. Burian, PhD stud., V. Gandziura, Dr. Sc, V. Trokhymets, Dr. Sc.
ESC "Institute of Biology and Medicine",
Taras Shevchenko Kyiv National University, Kyiv, Ukraine

STRUCTURAL-FUNCTIONAL ORGANIZATION OF LITTORAL ZOOPLANKTON COMMUNITY OF THE UPPER KREMENCHUG RESERVOIR IN THE TERRITORY OF KANIV NATURE RESERVE

The analysis results of the structural-functional organization of littoral zooplankton community of the upper Kremenchug Reservoir in the territory of Kaniv Nature Reserve during the summer of 2015 are presented. Diversity of zooplankton was presented with 34 species: Monogononta rotifers, cladocerans, copepods. The rotatoria-cladoceran zooplankton complex dominated in the taxonomic composition. Zhakkara dominant index for the comparison of the dominant species complexes was used, and it was the low number of similarities within the various biotopes of the six research stations (J = 7,1-28,6). This can be explained by the formation of higher aquatic plants.This led to the formation of specific zooplankton groups in overgrown biotopes.The ecological spectrum of the different groups of the upper Kremenchug Reservoir littoral zooplankton in the summer was characterized by the predominance of the phytophilic groups: phytophilic – 18 species (53 % of all zooplankton species). Depending on the feeding type the largest part was made by the peaceful group – 73,3 % (25 species). Summer littoral zooplankton in quantitative terms was characterized by very low development in both biotopes. Its density varied within 4077± 2098 ind./m³ and biomass 0,07 ± 0,04 g/m for overgrown biotopes, and 4123 ± 3929 ind./m³ and 0,054 ± 0,038 g/m³ for freshwater ones. Among the quantitative indicators, the species of Copepoda dominated, what was associated with the development of their larval stages (Nauplia, Calanoida juv., Cyclopoida juv.) in the summer period.

Key words: Littoral zooplankton, structural-functional organization, Kremenchug Reservoir, Ukraine.

УДК 612.82/83

О. Книр, студ., Н. Філімонова, канд. фіз.-мат. наук,
М. Макарчук, д-р біол. наук, А. Чебуркова, студ, І. Зима, д-р біол. наук
ННЦ "Інститут біології та медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ,
В. Кальниш, д-р біол. наук, проф.
ДУ "Інститут медицини праці ім. Ю. І. Кундієва НАМН України", Київ

ОСОБЛИВОСТІ МІЖРЕГІОНАЛЬНОЇ ВЗАЄМОДІЇ У ГОЛОВНОМУ МОЗКУ БІЙЦІВ ІЗ ЧЕРЕПНО-МОЗКОВИМИ ТРАВМАМИ ПРИ ЗДІЙСНЕННІ ПРОСТОЇ СЕНСОМОТОРНОЇ РЕАКЦІЇ

В обстеженні взяли участь 16 добровольців-чоловіків, правші, віком 18–21 роки, без скарг на здоров'я – студенти Київського національного університету імені Тараса Шевченка (контрольна група) та 16 добровольців-чоловіків, правші, віком 27–43 роки, військовослужбовці, які брали участь у бойових діях на сході України та отримали черепно-мозкові травми (ЧМТ), у подальшому – бійці із ЧМТ – пацієнти ДУ Інституту медицини праці ім. Ю. І. Кундієва НАМН України. ЕЕГ-дослідження, когерентний аналіз та аналіз диполів активності головного мозку показали, що при здійсненні простої сенсомоторної реакції в обстежуваних контрольної групи активно залучені мозкові процеси виявлення цільових стимулів, мисленого уявлення та планування моторної відповіді та її виконання, які були узгоджені із базовою обробкою зорової інформації на основі інтеграції дорсальних і вентральних зорових потоків та окремих елементів у цілісний образ. При цьому також були залучені вербальні процеси прийняття рішення, виконавчого контролю та координації поведінки на основі обробки поточної сенсорної інформації. Це дозволяє припустити, що в обстежуваних контрольної групи при виконанні таких задач формуються узгоджені фронто-парієтальні нейромережі різного масштабу для виявлення цілі, планування та виконання вольового руху при домінуючому контролі фронтальної кори. У бійців із ЧМТ при виконанні такої реакції був виявлений міжпівкульний взаємозв'язок у соматосенсорній корі при домінуючий ролі в її здійсненні зорової та парієтальної зон кори. Оскільки в обстежуваних обох груп не було виявлено значущих відмінностей у латентних періодах простої сенсомоторної реакції, можна припустити, що випадіння у бійців із ЧМТ фронто-парієтальної взаємодії при її здійсненні компенсується більш ефективним включенням коркових зон мозку, які пов'язані із вербальними процесами семантичного аналізу зорової інформації, яка надходила переважно із дорсального шляху її обробки. При цьому замість вищого контролю такої реакції з боку фронтальної кори, контроль моторної відповіді, можливо, беруть на себе вищі асоціативні зони порієтальної кори.

Ключові слова: проста сенсомотна реакція, ЕЕГ, когерентний аналіз, LORETA, черепно-мозкова травма, сенсомоторна кора.

Вступ. Розумові здібності людини давно пов'язують із хронометричними показниками ефективності діяльності. Час реакції є суттєвим обмеженням при прийнятті рішення і визначальним елементом компромісу між швидкістю та точністю, які характеризують якість більшості рішень. Різні когнітивні фактори модулюють час реакції, наприклад, він також корелює із загальними ментальними здібностями, у т. ч. із рівнем інтелекту. Саме цим у нейронауках обумовлений інтерес до розуміння того, як сенсорна інформація трансформується в моторну відповідь. Дослідження латентних періодів (ЛП) простої сенсомоторної реакції (ПСМР) є основою при вивченні процесів обробки інформації, які визначають різні розумові здібності.

Метою роботи було визначити особливості міжрегіональної взаємодії у головному мозку військовослужбовців ЗСУ, які отримали черепно-мозкові травми (ЧМТ) під час бойових дій на сході України, у подальшому – бійців із ЧМТ, при здійсненні ПСМР.

Об'єкт та методи досліджень. В обстеженні взяли участь 16 добровольців-чоловіків, правші, віком 18–21 роки, без скарг на здоров'я – студенти КНУ імені Тараса Шевченка (контрольна група) та 16 добровольців-чоловіків, правші, віком 27–43 роки, бійці із ЧМТ – пацієнти ДУ Інститут медицини праці ім. Ю. І. Кундієва НАМН України. Усі обстежувані були поінформовані стосовно схеми проведення обстежень і надали письмову згоду відповідно до Гельсінської етичної декларації. У всіх обстежуваних реєстрували електроенцефалограму (ЕЕГ) до початку обстеження (по 3 хв фоновий запис із закритими й відкритими очима) і під час проходження комп'ютерного тесту ПСМР. При цьому обстежуваному на екрані комп'ютера давалась інструкція, за якою на появу зображення (квадрата) він мусив якомога швидше натиснути на будь-яку клавішу, після чого на екрані з'являлось слово "Старт" і 2 с надавались для зосередження, після чого висвічувалось 15 зображень (квадратів) для адаптації, а потім послідовно – 100 квадратів. Пауза між зображеннями обиралась випадково з інтервалу 500–600 мс для того, щоб наступний сигнал був очікуваним, але не було настанови на ритм наведення зображень. Зображення зникало після натискання будь-якої клавіші, у протилежному випадку воно висвічувалось 1500 мс. Реєструвались ЛП ПСМР із точністю до 10 мс.

Для реєстрації та аналізу ЕЕГ використовували комплекс "Нейрон-Спектр-4/ВП" (НейроСофт, Росія). Запис ЕЕГ здійснювався монополярно, референтний електрод було розташовано на мочці вуха з кожного боку, частота квантування ЕЕГ дорівнювала 500 Гц. Було використано мостикові посріблені електроди, які накладались за міжнародною системою 10–20 % у 19-ти стандартних відведеннях. У кожному відведенні для частотних діапазонів ЕЕГ – дельта- (0,5–3,9 Гц), тета- (4,0–7,9 Гц), альфа-1 (8,0–9,4 Гц), альфа-2 (9,5–10,5 Гц), альфа-3 (10,6–12,9 Гц) бета-1 (13,0–19,9 Гц), бета-2 (20,0–35,5 Гц) за допомогою програми "Нейрон-Спектр" обчислювались спектральні потужності та коефіцієнти когерентності. Аналіз дистантної синхронізації зон мозку при виконанні тестових завдань проводили за допомогою когерентного аналізу. Середнє значення функції когерентності залежить від наявності шуму в сигналах. Так, якщо він становить більш ніж 30–40 %, стає проблемним виділення сигналу на фоні шуму і, як наслідок, твердження про високу синхронізацію в різних відведеннях. Крім того, для кожної гармоніки на межі двох сусідніх епох, що аналізуються, має місце не плавний перехід, а випадкові скачки амплітуди, тому, відповідно, – і фази, які відображаються у кроссфазі двох процесів і, як наслідок, у значеннях когерентності. Тим самим коефіцієнт когерентності дає завищену оцінку стосовно ступеня синхронізації процесів, тому достовірною когерентність можна вважати тільки, якщо вона $\geq 0{,}7$ [1]. Саме тому в ПСМР

© Книр О., Філімонова Н., Макарчук М., Чебуркова А., Зима І., Кальниш В., 2018

визначалась достовірна синхронізація тільки для тих пар відведень, для яких медіана ≥ 0,7.

Крім того, у програмі нейровізуалізації LORETA було визначено координати диполів активності при виконанні тестового завдання для всіх частотних діапазонів.

Статистичний аналіз даних проводили за допомогою пакета STATISTICA 6.0 (StatSoft, USA, 2008). Нормальність розподілів змінних перевірялась тестом Шапіро – Вілка, при цьому більшість параметрів мали розподіл, відмінний від нормального ($p \leq 0,05$). Порівняльний аналіз проводили за критерієм Мана – Вітні. Для опису вибіркового розподілу вказували медіану (Me) і нижній (25 %) та верхній (75 %) квартилі: Me [25 %; 75 %].

Результати та їх обговорення. Передусім треба зазначити, що значущих відмінностей у ЛП ПСМР між контрольною групою та групою бійців із ЧМТ виявлено не було (280 [258; 286] мс та 284 [271; 384] мс відповідно).

Як відомо, активність нейромереж у дельта-діапазоні пов'язана з активною, цілеспрямованою когнітивною увагою. Синхронізація в дельта-діапазоні відображає кіркову великомасштабну інтеграцію та формування відповідних нейромереж. Ці мережі формуються залежно від характеру вхідної сенсорної інформації [17], забезпечуючи відповідну пізнавальну діяльність і систему прийняття рішення у тестовому завданні [3]. Було виявлено, що в контрольній групі в дельта-діапазоні ЕЕГ були сформовані дві нейромережі, а саме – у центрально-парієтальній зоні лівої півкулі та у фронто-парієтальній зоні правої півкулі (рис. 1). Оптимальне виконання рухів потребує точної обробки сенсорної інформації від оточуючого середовища та внутрішніх джерел. Права inferior frontal gyrus (IFG) отримує конвергентний вхід як із вентрального, так і дорзального візуальних потоків [19]. Крім того, IFG залучена до визначення важливих сигналів незалежно від того, чи буде генерація моторного відгуку, чи буде в подальшому його гальмування, або взагалі буде відсутня відповідь [6]. Наявність зв'язку фронтальної зони із сенсомоторною корою є більш вираженою при реальній руховій активності, у той час як за уявних рухів сенсомоторна кора отримує вхідну інформацію від posterior parietal cortex (PPC) [7]. Для виконання точних рухів необхідні механізми підготовки, виконання й моніторингу. Перші дві кодуються руховою системою, а остання – сенсорною системою. Для того, щоб забезпечити адаптативну поведінку, необхідна відповідна інтеграція моторної та сенсорної інформації в петлю зворотного зв'язку. Ефективна сенсорно-моторна інтеграція призводить до збалансованих моторних команд і сенсорного зворотного зв'язку. Первинна моторна кора генерує моторний потік і еферентну копію. Моторний вихідний потік запускає наступну команду, а еферентна копія використовується для прогнозування кінестетичної та соматосенсорної (моделі зворотного зв'язку) послідовності рухів. Різниця між реальним і уявним сенсорним ефектом корегується вже у наступному русі [14]. PPC є ключовим вузлом у сенсо-моторній інтеграції, оскільки саме тут об'єднуються зовнішні та пропріоцептивні сенсорні потоки для планування моторної відповіді [2]. Оскільки всі обстежувані були правші, логічно, що планування рухів правою рукою здійснювалось у центрально-парієтальній зоні лівої півкулі.

Активність у тета-діапазоні загалом пов'язана з різними функціями формування мережі під задачу, кодуванні/пошуку нової інформації [9], виявленням помилок та корекції сформованої нейромережі [3]. Виявлена нами наявність двох аналогічних нейромереж у дельта- і тета-діапазонах у контрольній групі свідчить, на наш погляд, про планування та реалізацію точних цілеспрямованих рухів за активної участі правої префронтальної кори (виявлення цільових стимулів).

Активність у альфа-діапазоні збільшується при блокуванні нерелевантних спогадів (інформації, яка не запам'ятовується), що у свою чергу сприяє кодуванню релевантної інформації в пам'яті [13]. Зміни альфа1-діапазону пов'язуються із формуванням локальних нейромереж для забезпечення процесів уваги та семантичного аналізу [8]. Таким чином, активність в альфа1-діапазоні можна розглядати як високоспецифічний фільтр релевантної невербальної інформації у правій парієнтальній зоні.

Відомо, що чим вищою є частота ЕЕГ-коливань, тим меншою є нейромережа, що її генерує [16]. Це дозволяє припустити, що в обстежуваних контрольної групи при виконанні таких задач формуються узгоджені фронто-парієтальні нейромережі різного масштабу для виявлення цілі, планування та виконання вольового руху при домінуючому контролі фронтальної кори.

У групі бійців із ЧМТ у дельта- і тета-діапазонах виявлено міжпівкульний взаємозв'язок у сенсомоторній зоні та у скронево-задньоскроневій зоні лівої півкулі (рис. 1). Тобто в лівій півкулі була сформована нейромережа, яка поєднувала слухову кору та зону Верніке – розуміння мови, а в центральній зоні була сформована нейромережа готовності до дії. Зазначені нейромережі були представлені виключно у дельта- і тета-діапазонах, у той час як інших ЕЕГ-діапазонах достовірних взаємозв'язків виявлено не було. Підкреслимо, що ці дві мережі жодним чином не були адаптованими до поставленого завдання, а виконання тесту здійснювалось на фоні сформованого домінантного взаємозв'язку. Оскільки в обстеженні брали участь військовослужбовці, можна припустити, що вони налаштовані на сприйняття та виконання мовних наказів. Але в роботі [18] у пацієнтів із травмами головного мозку виявлено посилення зв'язності у сенсомоторній мережі у стані спокою (resting-state networks), яке корелювало зі зниженим рівнем уваги. Результати [15] свідчать про зменшення у пацієнтів із травмами головного мозку міжпівкульної зв'язності для зовнішньоорієнтованих нейромереж, таких, як фронто-парієтальні й виконавчі, та підвищення міжпівкульної взаємодії у дефолтних нейромережах. Як показано в огляді [12] для пацієнтів із травмами головного мозку, характерним є порушення у взаємозв'язках між різними відділами мозку навіть у стані спокою.

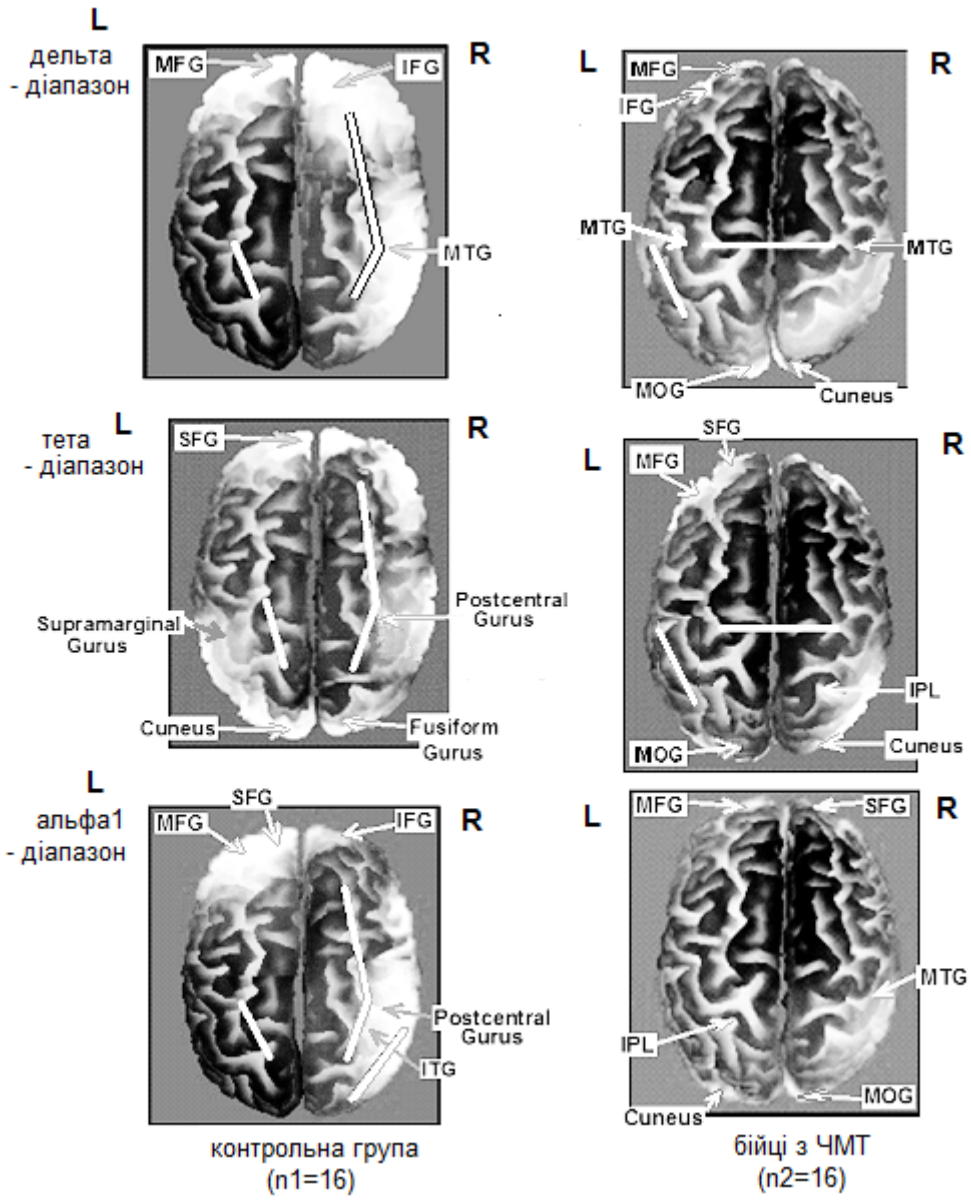


Рис. 1.Синхронізація активності головного мозку та диполі активності під час виконання тесту ПСМР у контрольній групі та групі бійців із ЧМТ

Контрольну групу становили обстежувані віком 18–21 роки, а групу бійців із ЧМТ – обстежувані віком 27–43 роки. Ми припустили, що зміни в активності головного мозку внаслідок травм переважають вікові зміни. На підтвердження цього припущення можна навести результати роботи [11], в якій досліджено вплив старіння на взаємозв'язок областей головного мозку при виборі та ініціюванні рухів. Показано наявність вікових компенсаторних механізмів, в яких задіяна префронтальная кора – з віком відбувається підвищення пре фронтально-премоторного зв'язку у відповідь на погіршення сенсорної обробки у парієтально-окципітальних зонах, які задіяні у bottom-up процесах. Такий процес є невідповідним до виявленого нами взаємозв'язку в сенсомоторній корі, тобто виявлені особливості не можуть бути пов'язані з віковими змінами.

На думку Maia, зниження дистантної синхронізації внаслідок отриманих травм головного мозку може бути пов'язаним із пошкодженням аксонів та зниженням їхньої здатності до генерації послідовності імпульсів, що знижує можливості передавання інформації в нейромережах [10]. Такі пошкодження можуть перешкоджати створенню саме глобальних нейромереж.

Оскільки нами не було виявлено значущих відмінностей у ЛП ПСМР між контрольною групою та групою бійців із ЧМТ, відсутність фронто-парієтальної мережі мала бути скомпенсована. У контрольній групі було виявлено диполі активності в дельта-діапазоні в MFG(BA10) (-5, 65, 10), IFG(BA10) (5,65,-15) та в MTG (BA21) (70,-35,-10), у тета-діапазоні – у SFG (BA11) (-20,65,-15), Supramarginal gyrus(BA45) (-65,45,35), Postcentral gyrus(BA5)(65,-13,35),Fusiform gyrus(BA18) (25,-95, -20) та Cuneus(BA19) (-30,-90,30), а в альфа1-діапазоні – у MFG (BA11) (-35,60,-10), SFG(BA11) (-15,65,-15), IFG(BA45) (60,20,20), ITG(BA20) (65,-20,-20) та Postcentral gyrus(BA1) (55,-20,55) (рис. 1). Диполі активності свідчили про включення процесів виявлення цільових стимулів (rIFG), мисленого уявлення та планування моторної відповіді (rMTG) [7], організації й виконання рухів (rPostcentral gyrus та rSupramarginal gyrus), узгоджених із базовою обробкою зорової інформації (rCuneus та lFusiform gyrus), узгодженістю

дорсального та вентрального зорових потоків (rIFG) [19] та інтеграцією окремих елементів у цілісний образ (rITG). Причому було залучено вербальні процеси прийняття рішення, виконавчого контролю (lMFG) та координації поведінки із сенсорною системою (lSFG). Таким чином, при здійсненні простої сенсомоторної реакції в обстежуваних контрольної групи активно залучені мозкові процеси виявлення цільових стимулів, мисленого уявлення та планування моторної відповіді та її виконання, які були узгоджені із базовою обробкою зорової інформації на основі інтеграції дорсальних і вентральних зорових потоків та окремих елементів у цілісний образ. При цьому також було залучено вербальні процеси прийняття рішення, виконавчого контролю та координації поведінки на основі обробки поточної сенсорної інформації.

На відміну від групи контроля у групі бійців із ЧМТ було виявлено диполі активності в дельта-діапазоні в MFG (BA11)(-35,65,-15), IFG (BA45)(-50,45-10), MTG (BA21) (-65.-50,-5), MTG (BA21) (70,-25,-10), MOG (BA19) (-20,-100,5) та Cuneus (BA18) (5,-100,15), у тета-діапазоні – MFG (BA11) (-5,65,-15), SFG (BA11) (-15,65,-15), IPL (BA39) (50,-65,-45), MOG (BA18) (-25,-95,0), Cuneus (BA18) (15,-100,15), а в альфа1-діапазоні – у MFG (BA11) (-5,65,-15), SFG (BA11) (20,65,-15), Cuneus(BA18) (-10,-100,-15), MOG(BA37) (55,-70,0), IPL (BA39) (-40,-65,45) та MTG(BA21) (70,-25,-10) (рис. 1). При здійсненні ПСМР у бійців із ЧМТ була активована lIFG, а не rIFG, що свідчило про залучення семантичних процесів до аналізу зорової інформації, rSFG (а не rIFG) – до якої надходить візуальна інформація тільки з дорсального зорового потоку [19]. Крім того, у них було залучено зони lIPL (активується в мовних задачах із фокусом на семантичних на фонологічних проблемах) та rIPL (має сильний зв'язок із візуальними зонами, премоторними, соматосенсорними областями, бере участь у підготовки рухових актів) [4]. Зазначимо, що зона MOG – це комплексна зона, що займається різними функціями. Вона бере участь у мовних схемах, візуальній схемі, включаючи зону BA18, а також у деяких виконавчих функціях, які суттєво пов'язані із префронтальними областями. Зони rSFG та lSFG беруть участь у контурі обробки зорової інформації в BA18/19 [*5*]. Це свідчить про координацію процесів прийняття рішення не тільки із сенсорною інформацією, але і про вербальний контроль при формуванні відповіді, тобто компенсаційні механізми у бійців із ЧМТ при здійсненні ПСМР викликали посилення внеску вербально-семантичних процесів, активацію процесів у зоровій корі та парієтільній, із використанням існуючих локальних взаємозв'язків.

Таким чином, можна припустити, що випадіння у бійців із ЧМТ фронто-парієтальної взаємодії при здійсненні простої сенсомоторної реакції компенсується більш ефективним включенням кіркових зон мозку, які пов'язані із вербальними процесами семантичного аналізу зорової інформації, яка надходила переважно із дорсального шляху її обробки. При цьому замість вищого контролю такої реакції з боку фронтальної кори, контроль моторної відповіді, можливо, беруть на себе вищі асоціативні зони порієтальної кори.

Висновки. Не було виявлено значущих відмінностей у ЛП ПСМР між контрольною групою та групою бійців із ЧМТ при здійсненні простої сенсомоторної реакції. У контрольній групі було розкрито скоординовану систему виявлення цільового стимулу, мисленого уявлення, планування, здійснення моторної відповіді та координації поведінки із сенсорною системою під контролем фронтальної кори. У групі бійців із ЧМТ був виявлений міжпівкульний взаємозв'язок у соматосенсорній корі, а до реалізації ПСМР більшою мірою було залучено зорову та парієтальну зони мозку.

Список використаних джерел:

1. Кулаичев А. Об информативности когерентного анализа / А. П. Кулаичев // Журнал высшей нервной деятельности. – 2009. – Вип. 59. – С. 766–775.
2. Avanzino L. Sensorymotor integration in focal dystonia / L. Avanzino, M. Tinazzi, S. Ionta // Neuropsychologia. – 2015. – № 79. – P. 288–300.
3. Bernat E. Separating cognitive processes with principal components analysis of EEG time-frequency distributions / E. Bernat, L. Nelson., C. Holroyd. et al. – 2008. – Vol. 70. – №74. – 10.
4. Caspers S. Organization of the human inferior parietal lobule based on receptor architectonics / S. Caspers, A. Schleicher, M. Bacha-Trams et al. // Cereb Cortex. – 2013. – Vol. 3. – № 23. – P. 615–628.
5. Ernst M. Choice selection and reward anticipation: an fMRI study / M. Erns, M. Paulus // Neuropsychologia. – № 42. – P. 1585–1597.
6. Hampshire A. The role of the right inferior frontal gyrus: inhibition and attentional control / A. Hampshire, S. Chamberlain, M. Monti et al. // Elsevier. – 2010. – Vol. 50. – P. 1313–1319.
7. Kim Y. Changes in network connectivity during motor imagery and execution / Y. Kim, E. Park, A. Lee et al. // PLoS ONE. – 2018. – Vol. 1. – № 13: Available from: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190715.
8. Klimesch W. EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis / W. Klimesch, P. Sauseng, S. Hanslmayr // Elsevier. – 2007. – Vol. 53. – P. 63–88.
9. Klimesch W. What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? / W. Klimesch // Neuroscience. – 2008. – P. 344–361.
10. Maia D. Pedro. Reaction time impairments in decision-making networks as a diagnostic marker for traumatic brain injuries and neurodegenerative diseases / Maia D. Pedro, J. Kuts // ComputNeurosci. – 2017. – Vol. 42. – P. 323–347.
11. Michely J. .Network connectivity of motor control in the ageing brain / J. Michely, L. Volz, P. Hoffstaedter et al. // Neuroimage Clin. – 2018. – № **18**. – P. 443–455.
12. O'Neill T. Applications of Resting State Functional MR Imaging to Traumatic Brain Injury / T. O'Neill, E. Davenport, C. Murugesan et al. // Neuroimaging Clin N Am. – 2017. – Vol. 4. – № 27. – P. 685–696.
13. Park H. Blocking of irrelevant memories by posterior alpha activity boosts memory encoding / H. Park et al. // Hum Brain Mapp. – 2014. – Vol. 35. – P. 3972–3987.
14. Perruchou D. Focal dystonia and the sensory-motor integrative loop for enacting (SMILE) / D. Perruchoud, M. Murra, J. Lefebvre, S. Ionta // Frontiers in human neuroscience. – 2014. – Vol. 8. – P. 458.
15. Rigon A. Is Traumatic Brain Injury Associated with Reduced Inter-Hemispheric Functional Connectivity? A Study of Large-Scale Resting State Networks following Traumatic Brain Injury / A. Rigon, M. Duff, E. Mcauley, F. Arthur // Journal of neurotrauma. – 2016. – № 33. – P. 977–989.
16. Sauseng P. Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations / P. Sauseng, B. Griesmayr, R. Freunberger, W. Klimesch // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. – 2010. – Vol. 34. – P. 1015–1022.
17. Schroeder C. Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection / C. Schroeder, P. Lakatos // Trends in Neurosciences. – 2009. – Vol. 32, № 1. – P. 9–18.
18. Shumskaya E. Abnormal connectivity in the sensorimotor network predicts attention deficits in traumatic brain injury / E. Shumskaya, M. Gerven [et al.] // Exp Brain Res. – 2014. – Vol. 3, № 235. – P. 799–807.
19. Takahashi E. Dissociation and convergence of the dorsal and ventral visual working memory streams in the human prefrontal cortex / E. Takahashi et al. // NeuroImage. – 2013. – № 65. – P. 488–498.

References (Scopus)

1. Kulaichev A. On the informative value of coherence analysis in EEG studies. Journal of Higher Nervous Activity. 2009; 59:766-775. (in Russian)
2. Avanzino L., Tinazzi M., Ionta S., Fiorio M. Sensory-motor integration in focal dystonia. Neuropsychologia. 2015;79:288-300.
3. Bernat E., Nelson L., Holroyd C. et al. Separating Cognitive Processes with Principal Components Analysis of EEG Time-Frequency Distributions. 2008; 70(74):10.
4. Caspers S., Schleicher A., Bacha-Trams M., Palomero-Gallagher N., Amunts K., Zilles K. Organization of the human inferior parietal lobule based on receptor architectonics. CerebCortex. 2013; 23(3):615-28.
5. Ernst M., Paulus M. Choice selection and reward anticipation: an fMRI study. Neuropsychologia. 2005;42:1585–1597.
6. Hampshire A., Chamberlain S., Monti M. et al. The role of the right inferior frontal gyrus: inhibition and attentional control. Elsevier. 2010; 50:1313-1319.
7. Kim Y., Park E., Lee A., Im C., Kim Y. Changes in network connectivity during motor imagery and execution. PLoSONE. 2018; 13(1):e0190715.
8. Klimesch W., Sauseng P., Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: The inhibition–timing hypothesis. Elsevier. 2007; 53:63–88.

9. Klimesch W. What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? Neuroscience. 2008; 344-361.

10. Maia P., Kutz J. Reaction time impairments in decision-making networks as a diagnostic marker for traumatic brain injuries and neurodegenerative diseases. ComputNeurosci. 2017; 3(42):323–347.

11. Michely J., Volz L., Hoffstaedter F., Tittgemeyer M., Eickhoff S., Fink G., Grefkes C. Network connectivity of motor control in the ageing brain. NeuroimageClin.2018; 3(18):443-455.

12. O'Neill T., Davenport E., Murugesan G., Montillo A, Maldjian J. Applications of Resting State Functional MR Imaging to Traumatic Brain Injury. Neuroimaging Clin N Am.2017; 27(4):685-696.

13. Park H. [et al.]. Blocking of irrelevant memories by posterior alpha activity boosts memoryencoding.Hum Brain Mapp.2014; 35:3972-3987.

14. Perruchoud D., Murray M., Lefebvre J., Ionta S. Focal dystonia and the sensory-motor integrative loop for enacting (SMILE). Frontiers in human neuroscience 2014; 8:458.

15. Rigon A., Duff M., Mc Auley E., Kramer A., Voss M. Is Traumatic Brain Injury Associated with Reduced Inter-Hemispheric Functional Connectivity? A Study of Large-Scale Resting State Networks following. Traumatic Brain Injury. Journal of neurotrauma. 2016; 33:977–989.

16. Sauseng P., Griesmayr B., Freunberger R., Klimesch W. Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. Neuroscience and Biobehavioral Reviews. 2010; 34:1015-1022.

17. Schroeder C., Lakatos P. Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection. Trends in Neurosciences. 2009; 1(32):9-18.

18. Shumskaya E., Gerven M., Norris D., Vos P., Kessels R. Abnormal connectivity in the sensorimotor network predicts attention deficits in traumatic brain injury. Exp Brain Res.2017; 235(3):799-807.

19. Takahashi E. et al. Dissociation and convergence of the dorsal and ventral visual working memory streams in the human prefrontal cortex.NeuroImage. 2013; 65:488-498.

Надійшла до редколегії 03.04.2018
Отримано виправлений варіант 11.05.2018
Підписано до друку 11.05.2018

Received in the editorial 03.04.2018
Received a revised version on 11.05.2018
Signed in the press on 11.05.2018

А. Книр, студ., Н. Филимонова, канд. физ.-мат. наук, Н. Макарчук, д-р биол. наук,
А. Чебуркова, студ., И. Зима, д-р биол. наук
УНЦ "Институт биологии и медицины",
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина,
В. Кальниш, д-р биол. наук, проф.
ГУ Институт медицины труда им. Ю. И. Кундиева НАМН Украины, Киев, Украина

ОСОБЕННОСТИ МЕЖПОЛУШАРНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ГОЛОВНОМ МОЗГЕ БОЙЦОВ С ЧЕРЕПНО-МОЗГОВЫМИ ТРАВМАМИ ПРИ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ПРОСТОЙ СЕНСОМОТОРНОЙ РЕАКЦИИ

В обследовании приняли участие 16 добровольцев-мужчин, правши, возрастом 18–21 год, без жалоб на здоровье – студенты КНУ имени Тараса Шевченко (контрольная группа) и 16 добровольцев-мужчин, правши, в возрасте 27–43 года, военнослужащие, принимавшие участие в боевых действиях на востоке Украины и получившие черепно-мозговые травмы (ЧМТ), в дальнейшем – бойцы с ЧМТ – пациенты ГУ Институт медицины труда им. Ю. И. Кундиева НАМН Украины. ЭЭГ-исследование, когерентный анализ и анализ диполей активности головного мозга показали, что при осуществлении простой сенсомоторной реакции у обследуемых контрольной группы активно вовлекаются мозговые процессы выявления целевых стимулов, мысленного представления и планирования моторного ответа и его выполнения, которые были согласованы с базовой обработкой зрительной информации на основе интеграции ее отдельных дорсальных и вентральных потоков и отдельных элементов в целостный образ. При этом также были вовлечены вербальные процессы принятия решения, исполнительного контроля и координации поведения на основе обработки текущей сенсорной информации. Это позволяет предположить, что у обследуемых контрольной группы при выполнении таких задач формируются согласованные фронто-париетальные нейросети различного масштаба для обнаружения цели, планирования и выполнения волевого движения при доминирующем контроле фронтальной коры. У бойцов с ЧМТ при выполнении такой реакции выявляется межполушарная взаимосвязь в соматосенсорной коре при доминирующей роли в ее реализации зрительной и париетальной зон коры. Поскольку у обследуемых обеих групп не было выявлено значимых различий в латентных периодах простой сенсомоторной реакции, можно предположить, что выпадение у бойцов с ЧМТ фронто-париетального взаимодействия при ее осуществлении компенсируется более эффективным включением корковых зон мозга, связанных с вербальными процессами семантического анализа зрительной информации, поступавшей преимущественно из дорсального пути ее обработки. При этом вместо высшего контроля такой реакции со стороны фронтальной коры, контроль моторного ответа, возможно, берут на себя высшие ассоциативные зоны париетальной коры.

Ключевые слова: простая сенсомоторная реакция, ЭЭГ, когерентный анализ, LORETA, черепно-мозговая травма, сенсомоторная кора.

A. Knyr, stud., N. Filimonova, PhD., M. Makarchuk, Dr. Sc.,
A. Cheburkova, stud., I. Zyma, Dr. Sc.
ESC "Institute of Biology and medicine",
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kiyv, Ukraine,
V. Kalnysh, Dr. Sc. Prof.
Yu. I .Kundiyeva Institute for occupation health NAMS of Ukraine, Kiev, Ukraine

FEATURES OF INTERHEMISPHERIC FUNCTIONAL CONNECTIVITY IN THE BRAIN OF MILITARY MAN WITH TRAUMATIC BRAIN INJURY DURING THE REALIZATION OF A SIMPLE SENSORIMOTOR REACTION

This study involved 16 male volunteers, right-handers, ages 18-21, without complaints of health – students of Taras Shevchenko National University of Kyiv (control group) and 16 male volunteers, right-handers, aged 27-43, military men who took part in the operations in the east of Ukraine and have craniocerebral injuries (CCI), later – military men with CCI – patients of the Yu. I. Kundiyeva Institute for occupation health NAMS of Ukraine, Kiev. EEG-study, coherent analysis and analysis of brain activity dipoles showed that in the realization of a simple sensorimotor reaction in the control group, the processes of target detection, mental imagery and planning of the motor response, organizing and performing movements that were consistent with the basic processing of visual information, dorsal and ventral visual streams and the integration of separate elements into a integral image. At the same time, verbal decision-making processes, executive control and coordination of behavior were also involved, based on the processing of current sensory information. Thus, the control groups were matched with coordinated front-parietal neural networks of different scales for the target detection, planning and execute volitional movements with the dominant control of the frontal cortex. In the military men with CCI, an interhemispheric relationship was found in the sensorimotor cortex with the dominant role in the realization of a simple sensorimotor reaction of the visual and parietal cortical areas. Since there were no significant differences in the latent periods of a simple sensorimotor reaction between the control group and the group of military men with CCI, it can be assumed that the loss of front-parietal interaction in the military men with CCI was compensated for its realization by more effective inclusion of cortical brain zones associated with verbal processes of semantic analysis of visual information, which came mainly from the dorsal visual stream. In this case, instead of the higher control of such reaction from the frontal cortex, the control of the motor response may be assumed by the higher associative zones of the parietal cortex.

Keywords: simple sensorimotor reaction, EEG, coherent analysis, LORETA, traumatic brain injury, sensorimotor cortex.

УДК 579.61

І. Акуленко, асп., В. Стецька, студ., Т. Сергійчук, канд. біол. наук, Г. Толстанова, д-р біол. наук
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
Н. Степанова, д-р мед. наук
Державна установа "Інститут нефрології Національної академії медичних наук України", Київ, Україна

ЗАЛЕЖНІСТЬ КІЛЬКІСНОГО ВМІСТУ ОКСАЛАТДЕГРАДУВАЛЬНИХ БАКТЕРІЙ У ФЕКАЛЬНОМУ БІОПТАТІ ЩУРІВ ВІД КІЛЬКОСТІ ОКСАЛАТІВ У РАЦІОНІ ХАРЧУВАННЯ

Порушення у складі мікробіоти кишечника, а саме – зниження мікроорганізмів, здатних метаболізувати оксалати, є одним із основних факторів розвитку гіпероксалурії. Метою даного дослідження було визначити кількість оксалатдеградувальних бактерій (ОДБ) у фекальному біоптаті різних видів лабораторних тварин і дослідити залежність між кількістю оксалату в раціоні харчування та рівнем ОДБ. Об'єктом дослідження був фекальний біоптат піддослідних тварин: безпородних щурів (n = 12); щурів лінії Wistar (n = 12); мишей лінії BalbC (n = 12); кролів породи шиншила (n = 10). Кількість ОДБ визначали шляхом бактеріологічного посіву на високоселективне середовище Oxalate Medium. Продемонстровано залежність вмісту оксалатдеградувальних бактерій у фекальному біоптаті від виду досліджуваної тварини та за підвищеного вмісту оксалатів у раціоні харчування. У результаті досліджень виявлено, що відсоток тварин, у яких із фекального біоптату висівались ОДБ, певною мірою залежить від виду досліджуваної тварини. У щурів лінії Wistar ОДБ висівались у 100 % тварин, у безпородних щурів – 58 %, у мишей лінії Balb C – 42 %, у кролів породи шиншила – 7 %. Найбільшу кількість оксалатдеградувальних бактерій у грамі фекального біоптату виявлено у щурів лінії Wistar – lg 6,12 ± 0,63 КОЕ/г, у безпородних щурів вона становила lg 2,97 ± 0,34 КУО/г, у мишей лінії Balb C – lg 2,4 ± 0,41 КУО/г. Найменшу кількість ОДБ виявлено у кролів (lg 2,1 ± 0,5 КОЕ/г). Після 14-денного введення $Na_2C_2O_4$ (моделювання високооксалатної дієти) безпородним щурам реєстрували поступове підвищення кількості ОДБ у грамі фекального біоптату. За перші сім діб високооксалатної дієти кількість ОДБ у грамі випорожнень зросла у 57 % тварин. Через 14 діб – ще у 25 % тварин. Загалом кількість ОДБ за високооксалатної дієти збільшилась на два порядки. Тварини, у яких ОДБ не висівались при підвищеному рівні оксалату у раціоні харчування, можуть буди віднесені до потенційної групи ризику розвитку гіпероксалурії та утворення оксалатних каменів.

Ключові слова: оксалат, оксалатдеградувальні бактерії, гіпероксалурія.

Вступ. Оксалати широко розповсюдженні у природі. В організм людини вони надходять переважно з їжею. До продуктів із високим вмістом оксалатних солей належать шпинат, шоколад, буряк, горіхи, соя, різні ягоди та бобові, пшеничні висівки тощо [1]. Уміст оксалату за нормального раціону харчування становить приблизно 80–120 мг/добу, із яких близько 10 %, як правило, усмоктується через травний тракт, решта виводиться разом із сечею [2, 3].

Потрапивши в організм, оксалатні солі здатні зв'язуватись з катіонами кальцію, калію, натрію, магнію і в результаті утворювати кристали відповідних оксалатів. Оксалатно-кальцієві камені становлять близько 70 % із усіх типів ниркових каменів і є найтвердішими із них. Ці конкременти накопичуються в кишечнику та нирках і призводять до розвитку різних запальних захворювань, таких, як гіпероксалурія (екскреція оксалатів із сечею більше 0,45 ммоль/добу) [4, 5].

Близько 50–80 % оксалату метаболізується за рахунок оксалатдеградувальних бактерій (ОДБ) нормобіоти кишечника [6]. Ці бактерії виявляють симбіотичні відносини з організмом людини шляхом зниження абсорбції оксалатів у просвіті кишечника з подальшим зниженням їх концентрації в плазмі й сечі [7]. Відповідно, порушення у складі мікробіоти кишечника, а саме зниження мікроорганізмів, здатних метаболізувати оксалати, є одним із основних факторів розвитку гіпероксалурії.

Чисельна кількість цих бактерій умовно поділяється на дві групи: "загальні оксалотрофи", які використовують оксалат на додаток до інших джерел вуглецю (*Lactobacillus* та *Bifidobacterium* та інші) і "специфічні оксалотрофи" – використовують оксалат як єдине джерело вуглецю та енергії (*Oxalobacter formigenes*) [8].

Ураховуючи значення дієтотерапії для пацієнтів зі схильністю до сечокам'яної хвороби, актуальним є питання щодо взаємозв'язку між кількістю оксалату в дієті та вмістом оксалатдеградувальних бактерій. Тому **метою** цього дослідження було визначити кількість ОДБ у фекальному біоптаті різних видів лабораторних тварин і дослідити залежність між кількістю оксалату в раціоні харчування та рівнем ОДБ.

Матеріали і методи. Об'єктом дослідження був уміст оксалатдеградувальних бактерій (ОДБ) у фекальному біоптаті піддослідних тварин: безпородних щурів самців (n = 12); щурів самців лінії Wistar (n = 12); мишей самців лінії BalbC (n = 12); кролів породи шиншила (n = 10). Тварини утримувались у стандартних умовах віварію ННЦ "Інститут біології та медицини". Тварини перебували на стандартному раціоні харчування з вільним доступом до води. Кількість ОДБ визначали шляхом бактеріологічного глибинного посіву 0,2 мл 10-кратних розведень фекального біоптату на високоселективне середовище Oxalate Medium (г/л): K_2HPO_4 – 0,25, KH_2PO_4 – 0,25, $(NH4)_2SO_4$ – 0,5, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,025, CH_3COON – 0,82, дріжджовий екстракт – 1,0, резазурин – 0,001, Na_2CO_3 – 4, L-цистеїн-HCl – 0,5, *Trace element solution SL-10* – 1 мл із наступним складом на л: HCl (25 %; 7,7 М) – 10,00 мл, $FeCl_2$ x $4H_2O$ – 1,50 г, $ZnCl_2$ – 70,00 мг, $MnCl_2$ x $4H_2O$ – 100,00 мг, H_3BO_3 – 6,00 мг, $CoCl_2$ x $6H_2O$ – 190,00 мг, $CuCl_2$ x $2H_2O$ – 2,00 мг, $NiCl_2$ x $6H_2O$ – 24,00 мг, Na_2MoO_4 x $2H_2O$ – 36,00 мг; та $Na_2C_2O_4$ –5 (НВП "АЛЬФАРУС", м. Київ), як єдине джерело вуглецю та енергії. Культивування проводили за анаеробних умов при 37º С, 5 діб. Ураховували штами із видимими зонами кліренсу навколо колоній.

Оксалат-збагачену дієту моделювали шляхом перорального введення $Na_2C_2O_4$ безпородним щурам самцям (n = 12) у дозі 2 мг/кг (0,005 г $Na_2C_2O_4$ / 5 мл фізіологічного розчину) упродовж 14-ти днів [9, 10]. Фекалії збирали на восьму та 15-ту добу від початку експерименту і висівали у трьох повторностях від кожної тварини. Контролем служив фекальний матеріал, зібраний у перший день експерименту, до початку введення натрію оксалату.

Статистичну обробку результатів дослідження проводили за допомогою програм "Statistica 6.0" з урахуванням перевірки показників на нормальний розподіл за тестом Колмогорова – Смірнова. За умов нормального розподілу оцінювали середні значення показників (M) та середнє квадратичне відхилення.

Результати та їх обговорення. У результаті бактеріологічного дослідження фекального біоптату тварин, що перебували на стандартній дієті, ОДБ виявле-

© Акуленко І., Стецька В., Сергійчук Т., Толстанова Г., Степанова Н., 2018

ні у всіх досліджуваних групах (щурі, миші, кролі). 100 % наявність ОДБ зареєстрована лише у щурів лінії Wistar (рис. 1). Наші данні корелюють із результатами Niv Palgi et all. (2008), які показали суттєву різницю у відсотковому співвідношенні наявності ОДБ у безпородних та лінійних щурів [11].

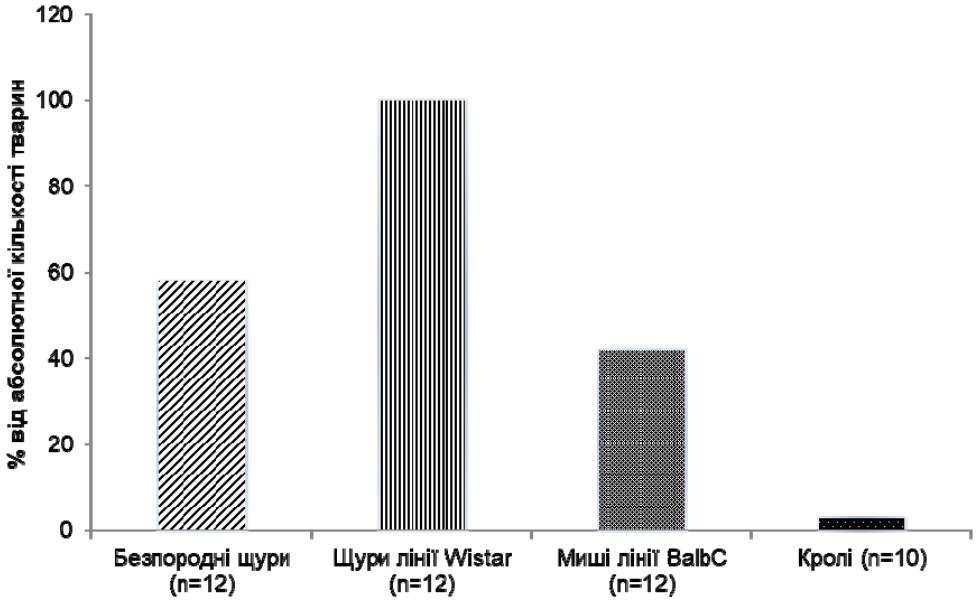


Рис. 1. Кількість тварин, у яких виявлено оксалатдеградувальні бактерії

При аналізі кількісного вмісту ОДБ у грамі випорожнень було показано, що найбільша їхня кількість у щурів лінії Wistar (lg 6,12 ± 0,63 КУО/г). У тварин інших груп кількість ОДБ коливалась у межах lg 2,1 ± 0,4 – 2,97 ± 0,25 КУО/г (рис. 2).

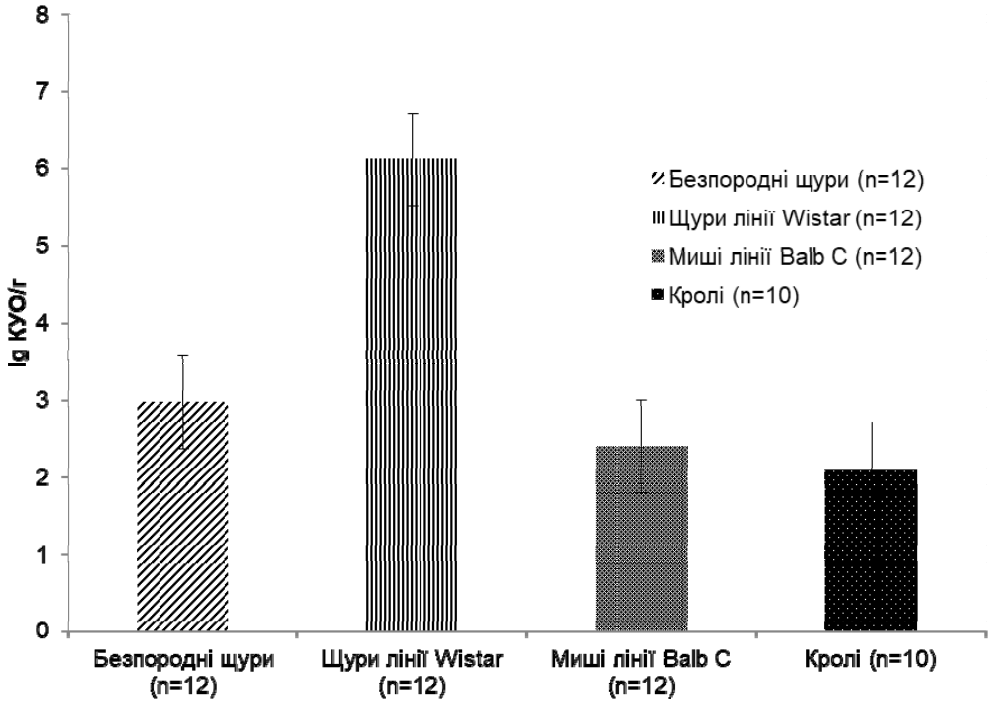


Рис. 2. Кількість (M±m lg КУО/г) оксалатдеградувальних бактерій у різних груп тварин

Участь мікробіоти у деградації оксалату є доведеною. Зокрема, продемонстровано, що у гнотобіонтних щурів кількість оксалату, що виділяється із сечею та фекаліями, значно перевищує фізіологічні показники. При колонізації ж їхнього кишечнику фекальною мікробіотою звичайних щурів відбувалась нормалізація рівня оксалатну [12].

У той же час залишається недостатньо висвітленим питання про те, коли та яким чином відбувається колонізація кишечнику ОДБ [13] та як їхня кількість залежить від дієти.

Для дослідження змін умісту ОДБ від кількості оксалату в раціоні харчування нами були обрані безпородні щури (n = 12), у яких за звичайного раціону харчування ОДБ висівались приблизно у 50 % тварин.

У ході експерименту було встановлено, що пероральне введення $Na_2C_2O_4$ (2 мг/кг) упродовж семи днів призводило до збільшення кількості ОДБ у 57 % щурів, у 43 % – не викликало змін (табл. 1).

***Таблиця* 1. Динаміка змін кількості ОДБ у фекальному біоптаті безпородних щурів (n = 12) залежно від тривалості введення $Na_2C_2O_4$ (2 мг/кг, *per os*)**

№ тварини	Кількість ОДБ (lg КУО/г)		
	Тривалість уведення $Na_2C_2O_4$ стосовно показників у контролі		
	До початку введення (контроль)	7 днів	14 днів
1	3,3±0,05	5,1±0,07	6,6±0,09
2	3,8±0,08	4,3±0,06	5,7±0,05
3	<1	<1	<1
4	2,6±0,03	3,4±0,05	2,8±0,07
5	<1	<1	<1
6	2,1±0,06	4,2±0,04	5,4±0,05
7	<1	<1	<1
8	<1	<1	<1
9	3,1±0,02	4,6±0,05	4,2±0,04
10	3,5±0,07	5,2±0,08	4,6±0,03
11	<1	<1	**2,2±0,08**
12	2,4±0,06	2,7±0,04	2,9±0,06
M±m#	**2,97±0,25**	**4,21±0,37***	**4,39±0,59***

Примітка: *p < 0,05 щодо показників у контролі;
– ураховували лише тих тварин, у яких висівались ОДБ.

У результаті збільшення оксалату в раціоні харчування щурів середнє значення абсолютної кількість ОДБ зросла майже в 1,5 рази lg 4,21 ± 0,37 КУО/г (p < 0,05) порівняно із контрольними показниками lg 2,97 ± 0,25 КУО/г.

Збільшення тривалості введення $Na_2C_2O_4$ до 14-ти днів призвело до подальшого збільшення кількості ОДБ у фекальному біоптаті лише у 25 % тварин.

Також слід підкреслити, що застосування високооксалатної дієти призвело до стимулювання росту ОДБ лише у однієї тварини стосовно п'яти тварин, у яких у контролі ОДБ не було виявлено. Таким чином, середні значення абсолютної кількості ОДБ становило 4,39 ± 0,59 КУО/г (p < 0,05) і вірогідно не відрізнялось від абсолютних значень кількості ОДБ на сьому добу.

Зростання середніх показників кількості ОДБ на 1 г фекалій можна пояснити збільшенням надходження субстрату для інтенсифікації їхнього росту. У той же час залежність кількості оксалатдеградувальних бактерій від кількості оксалатів у раціоні харчування має індивідуальний характер і особини із низьким умістом ОДБ або їх відсутністю можуть бути віднесені до потенційної групи ризику розвитку гіпероксалурії та виникнення оксалатних каменів

Висновки. 1. Установлено видоспецифічну залежність кількості оксалатдеградувальних у лабораторних тварин, що перебувають на стандартному раціоні харчування. Кількість бактерій становить 42 % (lg 2,4 ± 0,7 КУО/г) у здорових мишей, 58 % (lg 2,97 ± 0,25 КУО/г) у безпородних щурів, 100 % (lg 6,12 ± 0,63 КУО/г) у щурів лінії Wistar і 3 % (lg 2,1 ± 0,4 КУО/г) – у кролів. 2. Залежність кількості оксалатдеградувальних бактерій від раціону харчування має індивідуальний характер. Середні показники вмісту оксалатдеградувальних бактерій достовірно зростали при щоденному підвищеному вмісті $Na_2C_2O_4$ (2 мг/кг) у раціоні харчування безпородних щурів.

Список використаних джерел:

1. University Pierre and Marie CURIE (Electronic resource): [http://www.upmc.com/]. – 2018, UPMC. – Mode of access: http://www.upmc.com/patients-visitors/education/nutrition/pages/low-oxalate-diet.aspx – Low Oxalate Diet May Help Prevent Kidney Stones.

2. Williams H. E. Oxalate synthesis, transport and the hyperoxaluric syndromes / H. E. Williams, T. R. Wandzilak // Journal of Urology. – 1989. – Vol. 141. – P. 742–747.

3. Siener R. The effect of different diets on urine composition and the risk of calcium oxalate crystallization in healthy subjects / R. Siener, A. Hesse // European Urology. – 2002. – Vol. 42(3). – P. 289–296.

4. Worcester E. M. Nephrolithiasis / E. M. Worcester, F. L. Coe // Primary Care. – 2008. – Vol. 35(2). – P. 369–391.

5. Hatch M. Oxalate status in stone-formers. Two distinct hyperoxaluric entities / M. Hatch // Urological Research. – 1993. – Vol. 21. – P. 55–59.

6. Hoppe B. Oxalate degrading bacteria: new treatment option for patients with primary and secondary hyperoxaluria? / B. Hope, G. von Unruh, N. Laube et all. // Urological Research. – 2005. –Vol. 33. – P. 372–375.

7. Siva S. A critical analysis of the role of gut Oxalobacter formigenes in oxalate stone disease / S. Siva, E. R. Barrack, G. P. Reddy and others // BJU International.– 2009. – Vol. 103(1). – P. 18–21.

8. Hatch M. Gut microbiota and oxalate homeostasis / M. Hatch // Annals of Translational Medicine. – 2017. – Vol. 5(2). – P. 36.

9. Steven G. T. Microbial degradation of oxalate in the gastrointestinal tracts of rats / G. T. Steven, L. Daniel // Applied and environmental microbiology. – 1987. – Vol. 53(8). – P. 1793–1797.

10. da Silva S. L. Influence of various calcium intakes on calcium-oxalate crystalluria in rats on sodium-oxalate diet / S. L. da Silva, C. Hennequin, D. Droz and others // Nephrology Dialysis Transplantation. – 1994. – Vol. 9(8). – P. 1090–1096.

11. Palgi N. Oxalate balance in fat sand rats feeding on high and low calcium diets / N. Palgi, Z. Ronen, B. Pinshow // Journal of Comparative Physiology. – 2008. – Vol. 178(5). – P. 617–22.

12. Li X. Oxalate handling and Oxalobacter formigenes colonization in gnotobiotic mouse model / Li X., J. Knight // The Journal of Urology. Annual Meeting Program Abstracts. – 2016. – May 6–10. – Vol. 195 (4). – P. 882.

13. Hoppe B. Efficacy and safety of Oxalobacter formigenes to reduce urinary oxalate in primary hyperoxaluria / J. W. Groothoff, S. A. Hulton, P. Cochat and others // Nephrology Dialysis Transplantation. – 2011. – Vol. 26(11). – P. 1–7.

References

1. University Pierre and Marie CURIE (Electronic resource) : [http://www.upmc.com/]. – 2018, UPMC. – Mode of access: http://www.upmc.com/patients-visitors/education/nutrition/pages/low-oxalate-diet.aspx – Low Oxalate Diet May Help Prevent Kidney Stones.

2. Williams H. E, Wandzilak T R. Oxalate synthesis, transport and the hyperoxaluric syndromes. Journal of Urology. 1989;141;742-747. English

3. Siener R., Hesse A. The effect of different diets on urine composition and the risk of calcium oxalate crystallization in healthy subjects. European Urology. 2002;42(3);289-296. doi: https: 10.1016/S0302-2838(02)00316-0.

4. Worcester E. M, Coe F.L. Nephrolithiasis. Primary Care. 2008;35(2);369-391. PubMed PMID: 18486720. doi: 10.1016/j.pop.2008.01.005

5. Hatch M. Oxalate status in stone-formers. Two distinct hyperoxaluric entities. Urological Research. 1993;21;55-59. English

6. Hope B., von Unruh G, Laube N., Hesse A., Sidhu H. Oxalate degrading bacteria: new treatment option for patients with primary and secondary hyperoxaluria? Urological Research. 2005;33;372-375. English

7. Siva S., Barrack E. R., Reddy G. P., Thamilselvan V., Thamilselvan S., Menon M., Bhandari M. A critical analysis of the role of gut Oxalobacter formigenes in oxalate stone disease. BJU International. 2009;103(1);18-21. PubMed PMID: 19021605. doi: 10.1111/j.1464-410X.2008.08122.x

8. Hatch M. Gut microbiota and oxalate homeostasis. Annals of Translational Medicine. 2017;5(2);36. PubMed PMID: 28217701. doi: 10.21037/atm.2016.12.70

9. Steven G. T., Daniel L. Microbial Degradation of Oxalateinthe. Applied and environmental microbiology. 1987;53(8);1793-1797. English

10. da Silva S. L., Hennequin C., Droz D., Bader C., Daudon M., Drüeke T., Lacour B. Influence of various calcium intakes on calcium-oxalate crystalluria in rats on sodium-oxalate diet. Nephrology Dialysis Transplantation. 1994;9(8);1090-1096. English

11. Palgi N., Ronen Z, Pinshow B. Oxalate balance in fat sand rats feeding on high and low calcium diets. Journal of Comparative Physiology. 2008;178(5);617-622. PubMed PMID: 18210126. doi: 10.1007/s00360-008-0252-1.

12. Li X., Knight J. Oxalate handling and Oxalobacter formigenes colonization in gnotobiotic mouse model. The Journal of Urology. Annual Meeting Program Abstracts. 2016 May 6-10;195(4); e882. Source of Funding: NIH/NIDDK R01 DK087967.

13. Groothoff J.W., Hulton S.A., Cochat P., Niaudet P., Kemper M.J., Deschênes G., Unwin R., Milliner D. Efficacy and safety of Oxalobacter formigenes to reduce urinary oxalate in primary hyperoxaluria. Nephrology Dialysis Transplantation. 2011;26(11);1–7. PubMed PMID: 21460356. doi: 10.1093/ndt/gfr107

Надійшла до редколегії 04.04.2018
Отримано виправлений варіант 11.05.2018
Підписано до друку 11.05.2018

Received in the editorial 04.04.2018
Received a revised version on 11.05.2018
Signed in the press on 11.05.2018

И. Акуленко, асп., В. Стецкая, студ., Т. Сергийчук, канд. биол. наук, Г. Толстанова, д-р биол. наук
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченка, Киев, Украина,
Н. Степанова, д-р мед. наук
Государственное учреждение "Институт нефрологии Национальной академии медицинских наук Украины", Киев, Украина

ЗАВИСИМОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННОГО СОСТАВА ОКСАЛАТДЕГРАДИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ В ФЕКАЛЬНОМ БИОПТАТЕ КРЫС ОТ КОЛИЧЕСТВА ОКСАЛАТОВ В РАЦИОНЕ ПИТАНИЯ

Нарушения в составе микробиоты кишечника, а именно – снижение микроорганизмов, способных метаболизировать оксалаты, является одним из основных факторов развития гипероксалурии. Целью данного исследования было определить количество оксалатдеградирующих бактерий (ОДБ) в фекальном биоптате разных видов лабораторных животных и исследовать зависимость между количеством оксалата в рационе питания и уровнем ОДБ. Объектом исследования был фекальный биоптат подопытных животных: беспородных крыс (n = 12); крыс линии Wistar (n = 12); мышей линии Balb C (n = 12); кроликов породы шиншилла (n = 10). Количество ОДБ определяли путем бактериологического посева на высокоселективную среду Oxalate Medium. В работе продемонстрирована зависимость содержания ОДБ в фекальном биоптате от вида исследуемых животных и при повышенном содержании оксалатов в рационе питания. В результате исследований выявлено, что процент животных, у которых с фекального биоптата висевались ОДБ, в определенной степени зависит от вида исследуемого животного. У крыс линии Wistar ОДБ висевались у 100 % животных, у беспородных крыс – 58 %, у мышей линии Balb C – 42 %, у кроликов породы шиншилла – 7 %. Наибольшее количество ОДБ в грамме фекального биоптата обнаружено у крыс линии Wistar – lg 6,12 ± 0,63 КОЕ/г, у беспородных крыс это показатель составлял lg 2,97 ± 0,34 КОЕ/г, у мышей линии Balb C – lg 2,4 ± 0,41 КОЕ/г. Наименьшее количество ОДБ выявлено у кроликов (lg 2,1 ± 0,5 КОЕ/г). После 14-дневного введения $Na_2C_2O_4$ (моделирование высокооксалатной диеты) беспородным крысам регистрировали постепенное повышение количества ОДБ в грамме фекального биоптата. За первые семь суток высокооксалатной диеты количество ОДБ в грамме фекалий возросла у 57 % животных. Через 14 суток – еще у 25 % животных. Количество ОДБ при высокооксалатной диете увеличилась на два порядка. Животные, у которых ОДБ не висевалось при повышенном уровне оксалата в рационе питания, могут быть отнесены к потенциальной группе риска развития гипероксалурии и образования оксалатных камней.

Ключевые слова: оксалат, оксалатдеградирующие бактерии, гипероксалурия.

I. Akulenko, PhD stud., V. Stetska, stud., T. Serhiychuk, PhD, G. Tolstanova, Dr.Sc.
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine,
N. Stepanova, MD.
State Institution "Institute of Nephrology National Academy of Medical Science of Ukraine", Kyiv, Ukraine

DEPENDENCE OF QUANTITATIVE COMPOSITION OF OXALATE-DEGRADING BACTERIA IN FECAL BIOPSY OF RATS ON THE QUANTITY OF OXALATES IN THE DIET

Changes in the composition of intestinal microbiota, namely the reduction of microorganisms capable of metabolizing oxalates, is one of the main factors in the development of hyperoxaluria. The purpose of this study was to determine the quantity of oxalate-degrading bacteria in fecal biopsy of different species of laboratory animals and to investigate the relationship between the amount of oxalate in the diet and the level of oxalate-degrading bacteria. The object of the study was the content of oxalate-degrading bacteria in fecal biopsy of experimental animals: non-breeding rats (n = 12); Wistar rats (n = 12); mice Balb C line (n =12); chinchilla rabbits (n= 10). The quantity of oxalate-degrading bacteria was determined by culture method on a highly selective Oxalate Medium. Current data shows that the content of oxalate-degrading bacteria in fecal biopsy depends on the species of the animals and the high content of oxalates in the diet. In Wistar line rats, oxalate-degrading bacteria were found in 100 % of the animals, in non-breeding rats – 58 %, in mice Balb C line – 42 %, in chinchilla rabbits – 7 %. The highest quantity of oxalate-degrading bacteria in grams of fecal biopsy was found in Wistar rats – lg 6,12 ± 0,63 CFU/g, in non-breeding rats – lg 2,97 ± 0,34 CFU/g, in mice lg 2,4 ± 0,41 CFU/g. The least quantity of oxalate-degrading bacteria was detected in rabbits (lg 2,1 ± 0,5 CFU/g). A 14-day administration of $Na_2C_2O_4$ to non-breeding rats has led to an increase in the quantity of oxalate-degrading bacteria in fecal biopsy. During the first seven days of the high-oxalate diet 57 % animals had increased the quantity of oxalate-degrading bacteria in a gram of feces. After 14 days, the further increase of oxalate-degrading bacteria in a gram of feces was observed in 25 % animals. In general, the quantity of oxalate-degrading bacteria during high-oxalate diet has increased by two orders. Animals with non-detectable level of oxalate-degrading bacteria in feces might be attributed to the potential risk group of hyperoxaluria and the formation of oxalate stones.

Key words: oxalate, oxalate-degrading bacteria, hyperoxaluria

УДК 577.121.7:616-056.52

А. Александров, асп., В. Конопельнюк, канд. біол. наук,
І. Компанець, канд. біол. наук, Л. Остапченко, д-р біол. наук
ННЦ "Інститут біології та медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

ШЛЯХ БІОСИНТЕЗУ СЕРОТОНІНУ В ГОЛОВНОМУ МОЗКУ ЩУРІВ ЗА УМОВ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ОЖИРІННЯ, ВИКЛИКАНОГО ДОВГОТРИВАЛИМ УВЕДЕННЯМ ПРОГЕСТЕРОНУ

Ожиріння – найрозповсюдженіша комплексна проблема зі здоров'ям. Серотонінергічна система мозку бере участь у нейроендокринній регуляції, а також у регуляції ряду поведінкових функції організму. Серотонін є медіатором амінної природи, який одночасно виступає в ролі нейротрансміттера та тканинного гормону. Найбільша кількість серотоніну синтезується у головному мозку та 12-палій кишці. Як нейротрансміттер серотонін впливає як безпосередньо, так і опосередковано на функції більшості клітин головного мозку. На функціонування серотоніну впливає жіночий статевий гормон прогестерон. Одним із ефектів прогестерону є те, що він викликає збільшення маси жирової тканини під час вагітності. Довготривале використання прогестерону при гормональній замісній терапії чи у складі засобів контрацепції також призводить до збільшення маси тіла за рахунок жирової тканини.

У даній роботі було визначено рівні активності ферментів серотонінергічної системи – триптофан-гідроксилази, триптофан-декарбоксилази й моноамінооксидази (МАО) та концентрації триптофану, 5-гідрокситриптофану, серотоніну та 5-гідроксиіндолоцтової кислоти у мозку щурів за умов ожиріння, викликаного довготривалим уведенням прогестерону. Дослідження показали, що вміст триптофану, 5-гідрокситриптофану, серотоніну та 5-гідроксиіндолоцтової кислоти у мозку щурів за умов ожиріння, викликаного довготривалим уведенням прогестерону, збільшився порівняно зі щурами контрольної групи. Рівні активності триптофан гідроксилази і МАО зменшились, а рівень активності триптофан декарбоксилази – збільшився у мозку щурів за умов ожиріння, викликаного довготривалим уведенням прогестерону. Таким чином, у результаті проведених досліджень нами встановлено дисбаланс у системі метаболізму серотоніну в головному мозку щурів, при розвитку гормонального ожиріння, індукованого довготривалим уведенням прогестерону, що може свідчити про залучення функціонування серотонінергічної нейротрансмітерної системи в механізми розвитку ожиріння і супутніх захворювань.

Ключові слова: ожиріння, прогестерон, серотонін.

Вступ. Потреба у споживанні їжі й підтримка балансу між витратою та зберіганням енергії перебувають під контролем ряду нервових систем, визначну роль у функціонуванні яких відіграє серотонін. Серотонін (5-гідрокси-триптамін, 5-НТ) синтезується в центральній нервовій системі та ентерохромафінних клітинах епітелію кишечника. Серотонін формується із амінокислоти L-триптофану, завдяки 5-гідроксилюванню триптофану, із формуванням 5-гідрокси-триптофану(5-НТР) (рис. 1), та швидкому декарбоксилюванню 5-НТР до серотоніну. Перша та лімітуюча швидкість реакція гідроксилювання каталізується триптофан-5-монооксигеназою (або гідроксилазою) (ЕС 1.14.16.4). Другий фермент у синтезі серотоніну – це декарбоксилаза ароматичних L-амінокислот, або триптофан-декарбоксилаза (ЕС 4.1.1.28) [7]. Синтезований у сератонергічних нейронах, серотонін зберігається у везикулах до свого вивільнення. Серотонін, який швидко не вивільняється із клітин, перетворюється у 5-гідроксиіндолоцтову кислоту за допомогою ферменту моноамінооксидази (МАО).

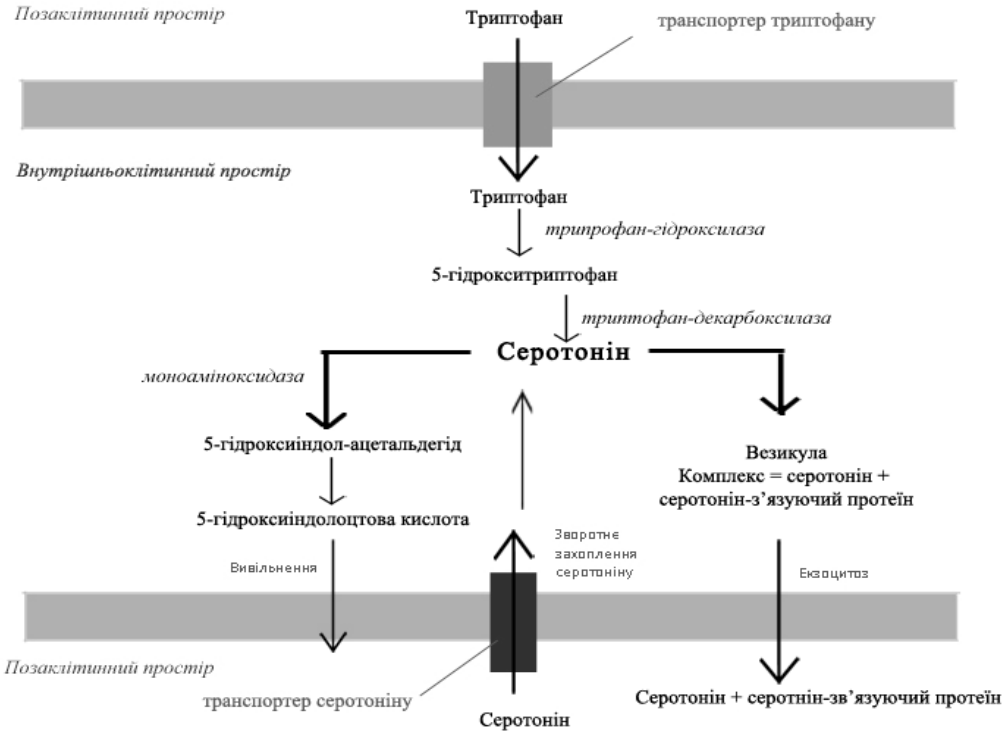


Рис. 1. Шлях біосинтезу серотоніну (Expert Reviews in Molecular Medicine C 2006 Cambridge University Press)

© Александров А., Конопельнюк В., Компанець І., Остапченко Л., 2018

Відомо, що на активність серотоніну може впливати жіночий статевий гормон прогестерон [6]. Прогестерон – це стероїдний гормон, який важливий для репродуктивної функції, вагітності, менструального циклу, ембріогенезу та є нейростероїдом [1]. Крім того, прогестерон – попередник андрогенів та естрогенів. Основним джерелом ендогенного продукування прогестерону є жовте тіло та плацента під час вагітності [2–4]. Синтез прогестерону збільшується під час пізніх етапів менструального циклу і контролює рівень секреції ендометрієм. Під час вагітності прогестерон викликає збільшення кількості жирової тканини. Крім того, було показано, що при проходженні гормон замісної терапії чи довготривалому застосуванні контрацептивів, що містять прогестерон, значно збільшується маса тіла за рахунок накопичення жиру [5]. Згідно з попередніми дослідженнями прогестерон викликає такі наслідки за рахунок впливу на нейротрансмітер серотонін.

Тому метою даного дослідження було дослідити вплив довгострокового введення прогестерону на стан функціонування шляху біосинтезу серотоніну.

Матеріали і методи дослідження. Досліди проводили на самках білих нелінійних щурів масою 165 ± 10 г. Розвиток експериментального ожиріння у піддослідних тварин відтворювали шляхом підшкірного введення масляного розчину прогестерону (Біофарма, Київ, Україна) з розрахунку 10 мг на 1 кг маси тіла протягом 28-ми діб. Контрольну групу становили щури, яким у тому самому віці підшкірно вводили олію, яку використовували для розведення прогестерону. Тварини були розділені на дві групи: 1 – контрольна група щурів; 2 – група щурів, яким уводили розчин прогестерону. Тварин забивали шляхом декапітації й готували загальний гомогенат мозку. У роботі дотримувалися принципів Європейської конвенції про захист хребетних тварин, що використовуються для дослідних та інших наукових цілей (Страсбург, 1986), а також Закону України "Про захист тварин від жорстокого поводження".

Визначення вмісту серотоніну та триптофану проводили згідно із класичними методами [8, 9]. Визначення активності триптофан-гідроксилази, моноамінооксидази та триптофан-декарбоксилази проводили відповідно до описаних методів [10, 11, 12].

Статистичну обробку результатів здійснювали за допомогою пакета програм Statistica 7. Перевірку гіпотези нормального розподілу вибірки проводили за допомогою критерію Шапіро-Уілка. За відповідності вибірки критеріям нормального розподілу, достовірність відмінностей між вибірками визначали за допомогою критерію Стюдента (t). Достовірними вважались різниці за $p < 0,05$.

Результати дослідження та їх обговорення. Оскільки попередником для синтезу серотоніну виступає триптофан, то першим етапом нашого дослідження було визначення вмісту даного показника в головному мозку щурів за умов довготривалого введення прогестерону. Як видно з рис. 2, А, спостерігається збільшення вмісту триптофану в 2,16 рази у групі тварин із експериментальним ожирінням порівняно із контрольною групою щурів. Згідно з літературними даними, лише 1 % триптофану окислюється по серотоніновому шляху [13]. Проте, значення серотонінового шляху дуже велике і його порушення призводить до численних захворювань [7]. Крім шляху перетворення триптофану в серотонін, існує ще два шляхи метаболізму триптофану: шлях перетворення в індол та кінуренін [14].

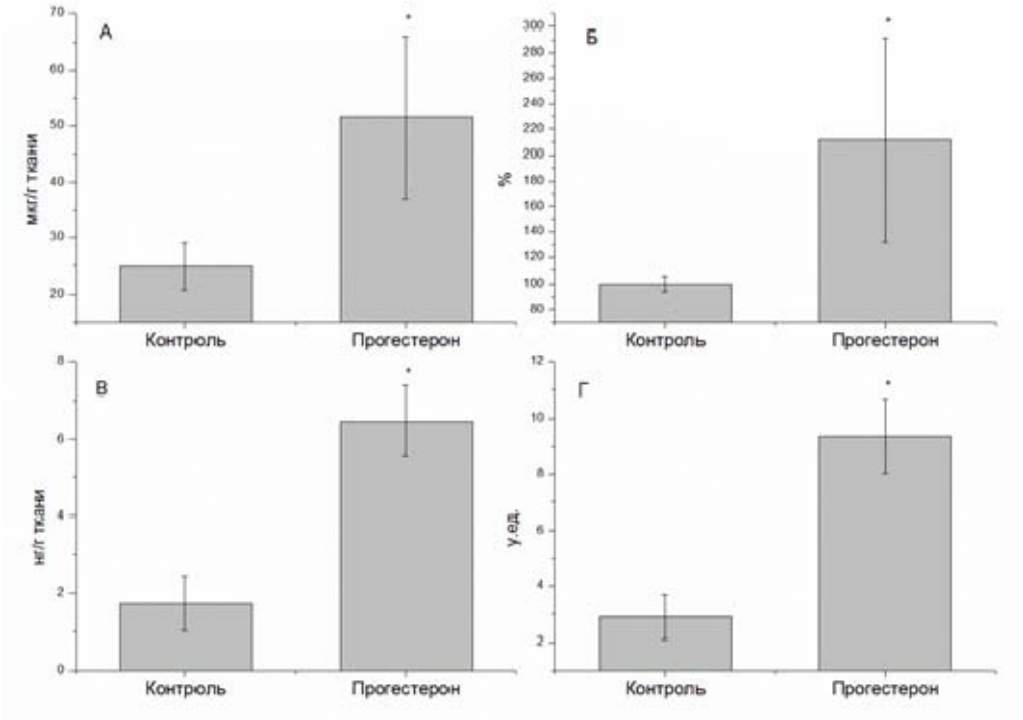


Рис. 2. Уміст триптофану, 5-гідрокситриптофану, серотоніну та 5-гідроксиіндолоцтової кислоти у мозку щурів за умов довготривалого введення прогестерону порівняно із контрольною групою

*різниця достовірна порівняно із контролем, $p < 0,05$

На вміст триптофану в мозку може впливати вміст даного показника у сироватці крові. Транспорт триптофану із крові у клітини мозку проходить через гематоенцефалічний бар'єр та плазматичну мембрану

нейронів або клітин глії. За транспорт ароматичних амінокислот і амінокислот із розгалуженими бічними ланцюгами через гематоенцефалічний бар'єр відповідає мембранний глікопротеїн CD98, який утворює транспортер великих нейтральних амінокислот (LAT1) [15]. Показане нами зростання вмісту триптофану може бути обумовлене конкуренцією даної ароматичної амінокислоти з іншими амінокислотими (валіном, ізолейцином, лейцином) за транспорт LAT1 для проходження гематоенцефалічного бар'єра.

Триптофан у крові міститься у двох формах: вільній та зв'язаній із альбуміном [16, 17]. Лише вільний триптофан здатний перетинати гематоенцефалічний бар'єр і потрапляти у мозок. Співвідношення триптофану до комплексу з альбуміном залежить від концентрації у сироватці крові вільних жирних кислот, які також здатні зв'язуватися з альбуміном і тим самим витісняти триптофан із комплексу з альбуміном. У наших попередніх дослідженнях установлено підвищення концентрацій триптофану та серотоніну в сироватці крові у щурів за умов довготривалого введення прогестерону порівняно із контрольною групою тварин [18]. Таким чином, витіснення триптофану із комплексу триптофан-альбумін вільними жирними кислотами може розглядатися як ще одна причина збільшення вмісту вільного триптофану в крові щурів та у мозку за умов довготривалого введення прогестерону.

Першим етапом біосинтезу серотоніну є гідроксилювання триптофану в 5-му положенні інольного кільця з утворенням проміжного метаболіту – 5-гідроксітріптофана (5-HTP) (рис. 1). Цю реакцію каталізує фермент триптофан-гідроксилаза (ТрГ), який лімітує швидкість шляху синтезу серотоніну. Тому наступним етапом нашого дослідження було визначення активності триптофан-гідроксилази в гомогенізаті головного мозку щурів.

У результаті досліджень нами було установлено зниження триптофан-гідроксилазної активності в мозку щурів за умов довготривалого введення прогестерону на 25 % ($p < 0,05$) порівняно із показниками контрольної групи тварин (рис. 3). Можливою причиною такого зниження активності ТрГ є зниження біодоступності кофактора даного фермента – тетрагідробіоптерина (BH4), біосинтез якого знижений унаслідок розвитку оксидативного стресу у хворих на ожиріння [16].

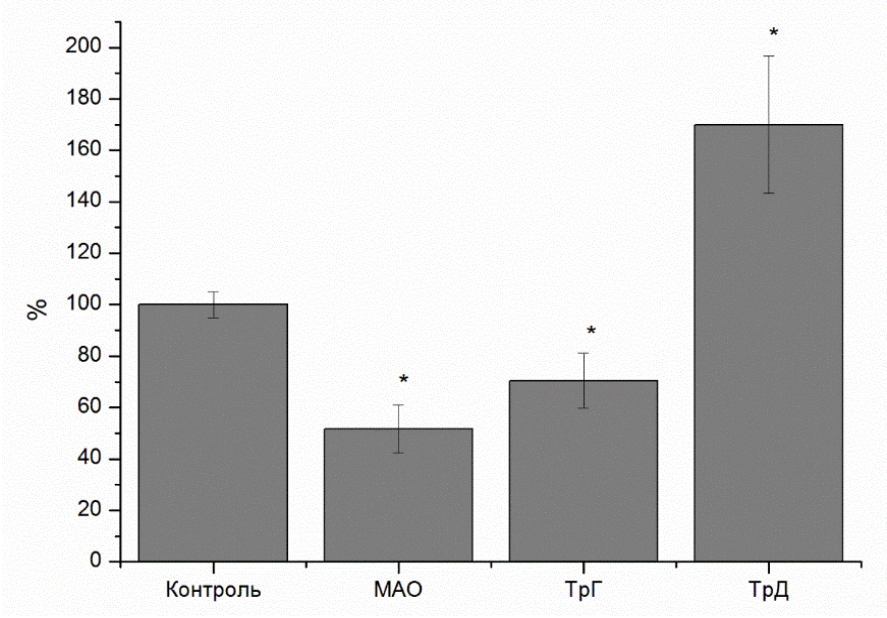


Рис. 3. Відношення активності моноаміноксидази (МАО), триптофан-5-гідроксилази (ТрГ) та триптофан-декарбоксилази (ТрД) у гомогенізаті мозку щурів за умов довготривалого введення прогестерону до активності цих ферментів у шурів контрольної групи

*різниця достовірна порівняно із контролем, $p < 0,05$

Концентрація продукту триптофан-гідроксилазної реакції, проміжного метаболіту синтезу серотоніну 5-гідрокситрипотофану збільшилась в експериментальній групі у 2,09 рази порівняно із контрольною групою щурів (рис. 2, Б). Ці данні можна пояснити підвищеною концентрацією субстрату реакції утворення 5-гідрокситрипотофану, триптофану.

Наступним етапом окислення триптофану по серотоніновому шляху є процес декарбоксилювання 5-HTP до 5-гідроксисеротоніну. Цю реакцію каталізує фермент декарбоксилаза ароматичних L-амінокислот (триптофан-декарбоксилаза). Тому наступним етапом нашої роботи було вивчення триптофан-декарбоксилазної активності в гомогенізаті головного мозку щурів. Згідно з отриманими результатами, активність триптофан-декарбоксилази збільшилась і становила 170 % ($p < 0,05$) активності щурів контрольної групи (рис. 3).

Продуктом декарбоксилювання 5-HTP є біологічно активна речовина серотонін. Особливості організації серотонінергічної системи мозку і його широкі зв'язки з іншими відділами мозку обумовлюють участь цієї системи в регуляції багатьох функцій організму. У зв'язку із цим наступним етапом нашого дослідження було визначення вмісту серотоніну в головному мозку щурів. У результаті досліджень нами було установлено зростання вмісту серотоніну в групі щурів із довгостроковим уведенням прогестерону у 3,25 ($p < 0,05$) рази порівняно із контрольною групою щурів (рис. 2, В).

Отримані данні по вмісту серотоніну можуть бути пояснені підвищеною концентрацією триптофану – початкового метаболіту серотонінергічної системи, підви-

щеною активністю триптофан-декарбоксилази та зменшенням активності МАО.

Оскільки зростання вмісту серотоніну в мозку щурів експериментальної групи може бути пов'язано не тільки зі збільшенням продукції цього нейромедіатора, а й зі зниженням процесів його катаболізму, наступним етапом нашого дослідження було визначення активності ферменту моноамінооксидази (МАО), який забезпечує деградацію серотоніну, за допомогою окисного дезамінування до 5-гідроксііндолоцтової кислоти.

Активність МАО зменшилась і становила 52 % ($p < 0,05$) від активності у щурів контрольної групи, а концентрація 5-гідроксиіндолоцтової кислоти збільшилась у 3 рази ($p < 0,05$) порівняно із контрольною групою щурів (рис. 2, Г, 3). Зафіксоване нами зниження активності МАО може бути пов'язано із деактивацією даного ферменту, що, у свою чергу, може призвести до зростання пулу біогенних амінів, зокрема, серотоніну.

Таким чином, у результаті проведених досліджень, нами встановлено дисбаланс у системі метаболізму серотоніну в головному мозку щурів, при розвитку гормонального ожиріння, індукованого довготривалим уведенням прогестерону, що свідчить про залучення функціонування серотонінергічної нейротрансмітерної системи в механізми розвитку ожиріння гормонального генезу. На основі отриманих даних, можна дійти висновку, що система метаболізму серотоніну може бути використана як потенційна мішень для корекції метаболічного дисбалансу при розвитку гормонального ожиріння.

Список використанної літератури:

1. Baulieu E. Progesterone as a neuroactive neurosteroid, with special reference to the effect of progesterone on myelination / E. Baulieu, M. Schumacher // Steroids. – 2000. – Vol. 65 (10-11). – P. 605–612.
2. Strauss J. Ovarian hormone synthesis / J. Strauss, A. Hsueh // Endocrinology. – 2001. – P. 2043–2052.
3. Weigel N. Estrogen and progesterone action / N. L. Weigel // Endocrinology. – 2001. – P. 2053–2060.
4. Erickson G. Folliculogenesis, ovulation, and luteogenesis / G. F. Erickson // Endocrinology. – 2001. – P. 2061–2071.
5. Amatayakul K. A study of the mechanism of weight gain in medroxyprogesterone acetate users / K. Amatayakul, B. Sivasomboon, O. Thanangkul // Contraception. – 1980. – Vol. 22. – P. 605–622.
6. Ladich W. Influence of stress on regional brain serotonin metabolism after progesterone treatment and upon plasma progesterone in the rat / W. Ladich // Journal of Neural Transmission. – 1975. – 36. – P. 33–42.
7. Margaret C. Boadle-Biber. Regulation of serotonin synthesis / Margaret C. Boadle-Biber // Prog. Biophys. Molec. Biol. – 1993. – Vol. 60. – P. 1–15.
8. Максименко Е. Уровень триптофана и серотонина в условиях судорожной активности головного мозга / Е. Г. Максименко, В. Н. Савченко // Вісн. Харьківськ. нац. ун-та им. В. Н. Каразина. Медицина. – 2000. – Vol. 1. – № 494. – P. 40–43.
9. Weissbach H. A simptified method for measuring serotonin in tissue; simultaneous assay of both serotonin and histamine / H. Weissbach, T. Philip Waalkes, S. Udenfriend / J Biol Chem. – 1957. – Vol. 230. – № 2. – P.–865–71.
10. Donald M. Kuhn. Activation of brain tryptophan hydroxylase by ATP-Mg2+: Dependence on calmodulin / Donald M. Kuhn, James P. O'Callaghan, Judith Juskevich et al // Biochemictry. – 1980. – Vol. 77. – P. 4688-4691.
11. Ali B. Inhibition of monoamine oxidase by furazolidone in the chicken and the influence of the alimentary flora thereon / B. Ali, A. Bartlet // Br. J. Pharmac. – 1980. – Vol. 71. – P. 219–224.
12. Sangwan R. Direct fluorometry of phase-extracted tryptamine-based fast quantitative assay of L-tryptophan decarboxylase from Catharanthus roseus leaf / R. Sangwan, S. Mishra, S. Kumar // Analytical biochemistry. – 1998. – Vol. 255. – № 1. – P. 39–46.
13. Ladich W. Effect of progesterone on regional 5-hydroxytryptamine metabolism in the rat brain / W. Ladich // Neuropharmacology. – 1974. – Vol. 13. – P. 877–883.
14. Yilmaz C. Determination of tryptophan derivatives in kynurenine pathway in fermented foods using liquid chromatography tandem mass spectrometry / C. Yilmaz, V. Gökmen // Food Chem. – 2018. – Vol. 243. – P. 420–427.
15. Moffett J. Tryptophan and the immune response / J. R. Moffett, M. A. Namboodri // Immunology and Cell Biology. – 2003. – Vol. 81. – P. 247–265.
16. Salter M. How does displacement of albumin-bound tryptophan cause sustained increases in the free tryptophan concentration in plasma and 5-hydroxytryptamine synthesis in brain? / M. Salter, R. Knowles, C. Pogson // Biochem. Jorn. – 1989. – Vol. 262. – P. 365–368.
17. Pardridge W. Transport of tryptophan into brain from the circulating, albumin-bound pool in rats and in rabbits / W. Pardridge, G. Fierer // Journal of Neurochemistry. – 1990. – Vol. 54. – P. 971–976.
18. Aleksandrov A. Peripheral serotonin and tryptophan levels in rats under progesterone long-term administration / A. Aleksandrov, V. Konopelnyuk, L. Ostapchenko // Проблеми регуляції фізіологічних функцій. – 2016. – Vol. 1(20). – P. 5–7.

References (Scopus)

1. Baulieu E., Schumacher M. Progesterone as a neuroactive neurosteroid, with special reference to the effect of progesterone on myelination. Steroids, 2000;65 (10-11): 605-612.
2. Strauss J., Hsueh A. Ovarian hormone synthesis. Endocrinology. 2001;2043-2052.
3. Weigel N. Estrogen and progesterone action. Endocrinology. 2001;2053-2060.
4. Erickson G. Folliculogenesis, ovulation, and luteogenesis. Endocrinology. 2001;2061-2071.
5. Amatayakul K., Sivasomboon B., Thanangkul O. A study of the mechanism of weight gain in medroxyprogesterone acetate users. Contraception. 1980;22:605-622.
6. Ladisich W. Influence of stress on regional brain serotonin metabolism after progesterone treatment and upon plasma progesterone in the rat. Journal of Neural Transmission. 1975;36:33-42.
7. Margaret C. Boadle-Biber. Regulation of serotonin synthesis. Prog. Biophys. Molec. Biol. 1993;60:1-15.
8. Максименко Е., Савченко В. Уровень триптофана и серотонина в условиях судорожной активности головного мозга. Вісник Харьківського нац. університета им. В. Н. Каразина. Медицина. 2000;1(494):40-43.
9. Weissbach H., Philip Waalkes T., Udenfriend S. A simptified method for measuring serotonin in tissue; simultaneous assay of both serotonin and histamine. J Biol Chem. 1957; 230(2):865-871.
10. Donald M. Kuhn., James P. O'Callaghan, Judith Juskevich et al. Activation of brain tryptophan hydroxylase by ATP-Mg2+: Dependence on calmodulin. Biochemictry.1980;77:4688-4691.
11. Ali B., Bartlet A. Inhibition of monoamine oxidase by furazolidone in the chicken and the influence of the alimentary flora thereon. Br. J. Pharmac.1980;71:219-224.
12. Sangwan R., Mishra S., Kumar S. Direct fluorometry of phase-extracted tryptamine-based fast quantitative assay of L-tryptophan decarboxylase from Catharanthus roseus leaf. Analytical biochemistry.1998;255(1):39-46.
13. Ladich W. Effect of progesterone on regional 5-hydroxytryptamine metabolism in the rat brain. Neuropharmacology.1974;13:877-883.
14. Yılmaz C., Gökmen V. Determination of tryptophan derivatives in kynurenine pathway in fermented foods using liquid chromatography tandem mass spectrometry. Food Chem. 2018;243:420-427.
15. Moffett J., Namboodri M. Tryptophan and the immune response. Immunology and Cell Biology. 2003;81:247-265.
16. Salter M., Knowles R., Pogson C. How does displacement of albumin-bound tryptophan cause sustained increases in the free tryptophan concentration in plasma and 5-hydroxytryptamine synthesis in brain? Biochem. J. 1989;262:365-368.
17. Pardridge W., Fierer G. Transport of tryptophan into brain from the circulating, albumin-bound pool in rats and in rabbits. Journal of Neurochemistry. 1990;54:971–976.
18. Aleksandrov A., Konopelnyuk V., Ostapchenko L. Peripheral serotonin and tryptophan levels in rats under progesterone long-term administration // Проблеми регуляції фізіологічних функцій. 2016;1(20):5-7.

Надійшла до редколегії 03.04.2018
Отримано виправлений варіант 11.05.2018
Підписано до друку 11.05.2018

Received in the editorial 03.04.2018
Received a revised version on 11.05.2018
Signed in the press on 11.05.2018

**А. Александров, асп., В. Конопельнюк, канд. биол. наук,
И. Компанець, канд. биол. наук, Л. Остапченко, д-р биол. наук
УНЦ "Институт биологии и медицины",
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина**

ПУТЬ БИОСИНТЕЗА СЕРОТОНИНА В ГОЛОВНОМ МОЗГЕ КРЫС В УСЛОВИЯХ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ОЖИРЕНИЯ, ВЫЗВАНОГО ДЛИТЕЛЬНЫМ ВВЕДЕНИЕМ ПРОГЕСТЕРОНА

Ожирение является самой распространённой проблемой со здоровьем. Серотонинергическая система мозга участвует в нейроэндокринной регуляции, а также в регуляции ряда поведенческих функций организма. Серотонин является медиатором аминной природы, который одновременно выступает в роли нейротрансмиттера и тканевого гормона. Наибольшее количество серотонина синтезируется в головном мозге и 12-перстной кишке. В качестве нейротрансмиттера серотонин влияет как прямо, так и опосредственно на функции большинства клеток головного мозга. На функционирование серотонина влияет женский половой гормон прогестерон. Одним из эффектов прогестерона есть то, что он вызывает увеличение массы жировой ткани во время беременности. Длительное употребление прогестерона при гормонзаместительной терапии или в составе средств контрацепции также приводит к увеличению массы тела за счёт жировой ткани.

В данной работе были определены уровни активности ферментов серотонинергической системы – триптофан гидроксилазы, триптофан декарбоксилазы, моноаминоксидазы (МАО) и концентрации триптофана, 5-гидрокситриптофана, серотонина и 5-гидроксииндолуксусной кислоты в мозге крыс в условиях ожирения, вызванного длительным введением прогестерона. Исследования показали, что содержание триптофана, 5-гидрокситриптофана, серотонина и 5-гидроксииндолуксусной кислоты в мозге крыс в условиях ожирения, вызванного длительным введением прогестерона, увеличился по сравнению с крысами контрольной группы. Уровни активности триптофан гидроксилазы и МАО уменьшились, а уровни активности триптофан-декарбоксилазы – увеличилась в мозге крыс в условиях ожирения, вызванного длительным введением прогестерона. Таким образом, в результате проведенных исследований, нами установлено дисбаланс в системе метаболизма серотонина в головном мозге крыс при развитии гормонального ожирения, индуцированного длительным введением прогестерона, что может свидетельствовать о привлечении функционирования серотонинергической нейротрансмиттерной системы в механизмы развития ожирения и сопутствующих заболеваний.

Ключевые слова: ожирение, прогестерон, серотонин.

**Aleksandrov, PhD stud., V. Konopelniuk, PhD., I. Kompanets, PhD., L. Ostapchenko, Dr. Sc.
ESC "Institute of Biology and Medicine",
Taras Shevchenko Kyiv National University, Kyiv, Ukraine**

PATHWAY IN RAT BRAINS UNDER EXPERIMENTAL OBESITY CAUSED LONG-TERM PROGESTERONE ADMINISTRATION

Obesity is one of the most common complex health problem. The pathway of serotonin synthesis takes part in neuroendocrine regulation, as well as in the regulation of a number of behavioral functions of the body and fat deposition. Serotonin is a mediator of the amine nature, which functions as a neurotransmitter and tissue hormone. The greatest amount of serotonin is synthesized in the brain and 12 duodenum. As a neurotransmitter, serotonin affects both directly and indirectly on the function of most brain cells. Female hormone progesterone influence on serotonin functions. One of the effect of progesterone is increasing of amount of fat tissue during the pregnancy. Long-term using of progesterone in hormone substitution therapy or as part of contraception also lead to fat accumulation effect.

The levels of activity of serotonergic system enzymes, tryptophan hydroxylase, tryptophan decarboxylase and monoamine oxidase (MAO), and tryptophan, 5-hydroxytryptophan, serotonin and 5-hydroxyindoleacetic acid concentrations in the rat brain under obesity conditions caused by prolonged administration of progesterone were determined in this study. Studies have shown that the content of tryptophan, 5-hydroxytryptophan, serotonin and 5-hydroxyindoleacetic acid in the brain of rats under obesity caused by prolonged administration of progesterone increased in comparison with the rats of the control group. The levels of tryptophan hydroxylase and MAO activity decreased, and tryptophan decarboxylase activity levels increased in the rat brain under obesity conditions caused by prolonged administration of progesterone. Thus, as a result of our studies, we found an imbalance in the system of serotonin metabolism in the brain of rats with the development of hormonal obesity induced by prolonged administration of progesterone, which may indicate the involvement of the serotonergic neurotransmitter system in the mechanisms of the development of obesity and concomitant diseases.

Key words: obesity, progesterone, serotonin.

УДК 577.12+616.379+616.831

**Т. Царенко, асп., Н. Ракша, канд. біол. наук, О. Кравченко, канд. біол. наук
ННЦ "Інститут біології та медицини",
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Украина**

МАТРИКСНІ МЕТАЛОПРОТЕЇНАЗИ У ПАТОГЕНЕЗІ ІШЕМІЧНОГО ІНСУЛЬТУ, УСКЛАДНЕНОГО ЦУКРОВИМ ДІАБЕТОМ ІІ ТИПУ

Цинк-залежні матриксні металлопротеїнази (ММП) активно залучені у процеси ремоделювання екстрацелюлярного матриксу. Представники желатиназ, зокрема желатиназа А чи ММП-2 (72 кДа) і желатиназа В або ММР-9 (92 кДа) відіграють виключно важливу роль під час розвитку низки гострих і хронічних патологічних станів, зокрема, серцево-судинних захворювань. Визначення особливостей функціонування та регуляції матриксних металопротеїназ дозволить не лише розширити існуючі уявлення щодо патогенетичних основ розвитку і прогресування цих захворювань, але й обґрунтувати і упровадити у медичну практику нові методи діагностики та лікування цих патологій. Метою дослідження було проаналізувати вміст, а також оцінити присутність активних форм ММРП-9 і ММП-2 у сироватці крові пацієнтів з ішемічним інсультом окремо і ішемічним інсультом, ускладненим цукровим діабетом ІІ типу. У ході проведених досліджень виявлено, що гостра фаза ішемічного інсульту супроводжується значною зміною вмісту досліджуваних металопротеїназ у сироватці крові пацієнтів обох дослідних груп. У пацієнтів з ішемічним інсультом, ускладненим цукровим діабетом ІІ типу, зміни вмісту ММП-2 і ММП-9 та їхня активність були більш вираженими порівняно із результатами пацієнтів з ішемічним інсультом. Згідно з даними ензим-електрофорезу, для гострого періоду інсульту, незалежно від наявності в анамнезі цукрового діабету, характерна присутність у сироватці крові латентних і активованих форм ММП-2 та ММП-9. Так, чітко видно смуги протеолітичної активності, що за молекулярною масою відповідають про-ММП-9 (92 кДа) та ММП-9 (85 кДа). Аналогічна картина спостерігається і у випадку ММП-2 – сироватка крові пацієнтів з ішемічним інсультом окремо та інсультом на фоні цукрового діабету містить 72 кДа проММП-2 та активовану ММП-2, молекулярна маса якої становить 67 кДа.

Ключові слова: ішемічний інсульт, цукровий діабет ІІ типу, матриксні металопротеїнази.

Вступ. Одним із найсерйозніших викликів у сфері здоров'я для сучасного соціуму є хронічна гіперглікемія, яка розвивається внаслідок порушень секреції чи механізму дії інсуліну або обох цих чинників. Група метаболічних (обмінних) захворювань із цим симптомом, яку також називають цукровим діабетом, супроводжується

© Царенко Т., Ракша Н., Кравченко О., 2018

біохімічними змінами, ураженням, дисфункцією і недостатністю у роботі різних органів та систем. За сучасною класифікацією виділяють цукровий діабет I та II типів. Останній є найпоширенішою формою і у минулому називався інсулінонезалежним діабетом або діабетом людей похилого віку. У таких хворих спостерігається резистентність до інсуліну і зазвичай відносна (частіше, ніж абсолютна) недостатність цього гормону. Більшість хворих із даною формою мають ожиріння, що також сприяє виникненню інсулінорезистентності. Ця форма цукрового діабету часто залишається недіагностованою, а відтак некопенсованою впродовж багатьох років, оскільки гіперглікемія розвивається поступово. Проте такі хворі перебувають у групі підвищеного ризику розвитку макро-, мікросудинних та неврологічних ускладнень, провідне місце серед яких належить ішемічному інсульту. Таким чином, цукровий діабет визнаний незалежним чинником ризику гострих порушень мозкового кровообігу і розцінюється як другий за значущістю після артеріальної гіпертензії. Так, за даними численних досліджень, наявність цукрового діабету підвищує ризик мозкового інсульту серед чоловіків у 1,5–4 рази, серед жінок – у 2–6 разів. У свою чергу, у кожного третього-п'ятого пацієнта із порушеннями мозкового кругообігу визначається цукровий діабет, причому останній нерідко діагностують уперше лише під час госпіталізації із приводу інсульту. Наявність цукрового діабету значно обтяжує перебіг ішемії тканин мозку, підвищує ризик смерті та несприятливо вливає на прогноз перебігу захворювання. Зазначимо, що частота повторних інсультів у цих хворих підвищується майже вдвічі порівняно із показником в основній популяції. При цьому на сьогодні наявна значна кількість результатів наукових досліджень щодо особливостей біохімічних процесів як за умов цукрового діабету (зокрема, ендокринні зміни, наслідки глюкозотоксичності із кетоацидозом, атерогенні дисліпідемії на фоні зростання вмісту вільних жирних кислот та їх окиснених форм, прозапальні реакції із дисбалансом адипокінів і окисно-відновних процесів [1]), так і за інсульту (головним чином – запальні прояви в осередку ішемії, зміни концентрації інтерлейкінів, порушення кальцієвого, глутаматного та NO гомеостазу [2]), що на фоні втрати адекватного нейронального контролю призводить до генералізації процесів розбалансування біохімічних та фізіологічних реакцій організму в цілому. Відтак, якщо про патологічні характеристики гострої фази порушення церебрального кровопостачання та умов гіперглікемії вже багато відомо, то про їх одночасну комбінацію, а тим більше про механізми реперфузії, відновлення та одужання після інсульту на фоні цукрового діабету досліджень значно менше. Однак, не виникає сумнівів, що саме процеси ремодуляції інфарктної ділянки мозку після інсульту матимуть вирішальне значення для позитивного прогнозу перебігу захворювання і саме ці процеси є порушеними за умови наявності цукрового діабету [3].

Останнім часом велика увага при дослідженні вищезазначених питань відводиться ферментам перебудови екстрацелюлярного матриксу, чільне місце серед яких належить матриксним металопротеїназам (ММП). Ця численна родина Zn-вмісних протеолітичних ензимів у нормі відповідає за перебудову позаклітинного матриксу, а при патологіях діє на субстрати в умовах запальної відповіді. Підвищена активність ММП характерна для багатьох хвороб, зокрема, пухлинного росту, артриту, кардіоваскулярних патологій та цукрового діабету [4]. При цьому найбільший інтерес зазвичай викликає підродина желатиназ, до якої відносять ММП-2 та ММП-9, оскільки вони розщеплюють колаген, його денатуровану форму – желатин, ламінін, еластин і фібронектин. Із дисфункцією желатиназ, а саме із зростанням концентрації ММП-9 у крові та ММП-2 у склоподібному тілі пов'язують розвиток діабетичних ретинопатій та мікроангіопатій [5]; важливе значення ці ферменти та їх інгібітори мають у порушеннях гоєння ран (особливо нижніх кінцівок), що спостерігається при діабеті. Роль ММП-2 і ММП-9 у розвитку гострих порушень кровопостачання головного мозку ще більш неоднозначна, адже перша ізоформа конститутивно експресується в астроцитах мозку, особливо в місцях контакту з ендотелієм, багато даного ферменту і в цереброспінальній рідині, однак для його активації потрібен комплекс трьох молекул ММП-2, ТІМП-2 та ММП-14.

Беручи до уваги все вищевикладене, метою дослідження було визначити вміст і оцінити наявність у сироватці крові пацієнтів з ішемічним інсультом та інсультом, ускладненим цукровим діабетом 2 типу, активних форм ММП-2 та ММП-9.

Матеріали та методи. Забір крові для біохімічних досліджень здійснювали одразу після потрапляння хворих до Неврологічного відділення Київської міської лікарні № 4. Діагностування ішемічного інсульту виконували загальновизнаними методами із застосуванням комп'ютерної та/або магнітно-резонансної томографії. Цукровий діабет виявляли за наявністю гіперглікемії натщесерце та попереднім анамнезом. Таким чином було відібрано 45 пацієнтів з ішемічним інсультом та 24 пацієнти з інсультом, що стався на фоні довготривалого цукрового діабету II типу. Усі хворі або їхні родичі добровільно погодилися на участь у клінічному дослідженні та дали письмову згоду на участь у ньому. У дослідженні також взяли участь практично здорові донори (n = 35) без тромботичних захворювань в анамнезі, які за статтю та віком відповідали досліджуваним групам пацієнтів. Визначення відносного вмісту ММП-2 та ММП-9 проводили імуноферментним методом [6], використовуючи планшети із сорбційною здатністю для мікропланшеточного спектрофотометру. Плазму крові розводили 0,05 М трис-HCl буфером, pH 7,4 у співвідношенні 1 : 100 та інкубували при 4° С упродовж ночі. Видалення несорбованого антигену проводили триразовим промиванням лунок 50 мМ трис-HCl буфер, pH 7,4, що містив 0,1 % твін-20. Для блокування вільних місць зв'язування після інкубації з антигеном використовували 5 % розчин знежиреного молока. Для цього плашку інкубували при 37° С упродовж 60-ти хв. Первинні та вторинні антитіла готували відповідно до рекомендацій фірми виробника, інкубацію проводили за 37 °С упродовж 60-ти хв. Візуалізацію реакції проводили використовуючи субстрат для лужної фосфатази (1 мг/мл паранітрофенілфосфату в 10 % диетаноламіні, pH 9,8) за 37°°С упродовж 60-ти хв. Оптичне поглинання проб вимірювали за довжин хвиль 405 та 492 нм на мікропланшеточному спектрофотометрі μQuant (Quant TM, BioTek Instruments, Inc, USA). Оптичну похибку планшета визначали шляхом віднімання показників при 550 нм від показника при 450 нм. Концентрацію білка визначали за методом Бредфорд [7], який базується на здатності білків зв'язуватися із кумасі діамантовим синім G-250. Для визначення концентрації білка до проби додавали 30 % розчин NaOH, дистильовану воду та робочий розчин реактиву Бредфорд. Для приготування робочого розчину змішували стоковий розчин реактиву, 95 % етанол та 88 % ортофосфорну кислоту за співвідношенням 2 : 1 : 2 та доводили водою до об'єму 100 мл. Стоковий розчин містив 10 мл 95 % етанолу, 20 мл 88 % ортофосфорної кислоти та 35 мг кумасі діамантового синього. Інтенсивність забарвлення, яке утворю-

валось через 2–5 хв, вимірювали спектрофотометрично при довжині хвилі 595 нм проти контролю, який замість проби містив дистильовану воду. Концентрацію білка у досліджуваному зразку визначали за калібрувальним графіком і виражали у мг/мл. Наявність у сироватці крові активних форм матриксних металопротеїназ оцінювали методом ензим-електрофорезу в поліакриламідному гелі за наявності додецилсульфату натрію відповідно до методу [8]. Розділяючий гель полімеризували за наявності желатину із розрахунку 1 мг/мл. Концентрація розділяючого гелю становила 15 %, що унеможливлювало міграцію заполімеризованого у розділяючий гель субстратного білка. Електрофорез проводили в камерах для вертикального препаративного дискелектрофорезу ("BioRad", USA) у пластинах товщиною 1 мм за сили струму 19 мА для концентруючого та 36 мА для розділяючого гелів. Після закінчення електрофоретичного розділення гелі відмивали у 2,5 % розчині тритону Х-100 упродовж години для видалення залишків додецилсульфату натрію. Далі гелі заливали 50 мМ трис-HCl буфером, pH 7,4, що містив 130 мМ NaCl та інкубували впродовж 12 год за 37°°С. Після інкубації гелі фіксували у розчині 7,5 % оцтової кислоти та 37,5 % ізопропілового спирту впродовж 10 хв. Виявлення ділянок, які містять білки, здійснювали шляхом забарвлення гелів у розчині, що містив 2,5 % кумасі діамантового синього G-250, 10 % етанолу, 10 % оцтової кислоти та 15 % ізопропанолу. Гелі фарбували упродовж 15 хв на автоматичному шейкері. Для видалення залишків барвника гелі відмивали кип'ятінням у 2–8 % розчині оцтової кислоти. Статистичну обробку результатів здійснювали за допомогою програми Stat Soft Statistica version 7.0 для Windows, аналіз на параметричність – із застосуванням тесту Шапіро – Уілка. Числові дані подано у вигляді середнього значення зі стандартною похибкою (M ± SE).

Результати та їх обговорення. Одним із наслідків метаболічних порушень під час патогенезу ішемічного інсульту є посилення синтезу та секреції низки ферментів, активація яких за умов порушення у функціонуванні систем контролю їх активності служить вагомим патобіохімічним механізмом розвитку чи прогресування ускладнень, пов'язаних із перебудовами екстрацелюлярного матриксу. У ході проведених досліджень було виявлено статистично значуще зростання вмісту ММП-2 та ММП-9 як порівняно із групою умовно здорових донорів, так і під час порівняння між собою результатів обох дослідних груп (табл. 1). Так, уміст ММП-9 був вищий за значення норми у 1,2 та 1,9 рази, відповідно, у хворих з ішемічним інсультом та пацієнтів, що додатково хворіли ще й на цукровий діабет.

***Таблиця* 1. Відносний вміст матриксних металопротеїназ у сироватці крові пацієнтів дослідних груп (M ± SE)**

Досліджувані групи	Відносний вміст ММП-2, ум. од/мг білка	Відносний вміст ММП-9, ум. од/мг білка
Умовно здорові донори, N = 35	1,54 ± 0,03	0,86 ± 0,01
Пацієнти з ішемічним інсультом, N = 45	2,23 ± 0,07*	1,01 ± 0,05*
Пацієнти з ішемічним інсультом на фоні цукрового діабету II типу, N = 24	3,38 ± 0,19*,#	1,63 ± 0,09*,#

* статистично достовірно щодо показника у групі умовно здорових донорів, p ≤ 0,05;
# статистично достовірно стосовно показника у групі пацієнтів з ішемічним інсультом, p ≤ 0,05

Одержані результати у цілому узгоджуються з даними, наведеними у літературі, відповідно до яких у перші години після гострої ішемії головного мозку відбувається зростання рівня ММП-9 як безпосередньо у ядрі інфаркту та періінфарктної області, так і у периферійній крові [9]. Підвищений уміст ММП-9 у ділянці інфаркту дозволяє розглядати даний фермент як потенційний маркер ушкодження тканин головного мозку та свідчить про залученість ММП-9 у процес розширення зони інфаркту. В експериментах із застосуванням моноклональних антитіл, системно блокуючих ММП-9, чи інгібіторів даного ферменту, спостерігалося значне зменшення розмірів ділянок інфаркту головного мозку в щурів [10].

Поряд із підвищенням рівня ММП-9 було виявлено зростання вмісту ММП-2, яке було більш вираженим порівняно із показниками для ММП-9. Уміст даного ферменту в сироватці крові хворих перевищував значення контролю у 1,4 рази для пацієнтів з ішемічним інсультом та вдвічі – для пацієнтів з інсультом на фоні цукрового діабету II типу.

З огляду на той факт, що ММП-9 належить до індуцибельних ферментів, рівень експресії яких перебуває під контролем ростових факторів, цитокінів, гормонів та залежить від оксидативного статусу клітини [11], виявлене нами зростання вмісту ММП-9 у сироватці крові пацієнтів обох дослідних груп може бути безпосереднім наслідком підвищення рівня інтерлейкіну-6 і TNFα та посилення транскрипції генів даного ферменту.

Подібний механізм регуляції активності не характерний для ММП-2, промотори генів якої не містять регуляторних послідовностей, необхідних для зв'язування відповідних транскрипційних факторів. Тому даний фермент, на відміну від більшості матриксних металопротеїназ, належить до конститутивних. Виявлене нами значне зростання вмісту ММП-2 може бути результатом декількох подій, кожна з яких окремо здатна внести вагомий внесок у порушення чітко скоординованого та строго контрольованого балансу між вмістом і активністю ферментів та регуляторів їх активності.

Найбільш вірогідною причиною зростання вмісту ММП-2 видається посилення секреції про ММП-2 та їх подальше перетворення в активну форму за участі позаклітинних протеїназ, аутокаталітичного розщеплення чи дії інших ММП. Так, джерелом ММП-2 за розвитку ішемічного інсульту можуть виступати не лише активовані нейтрофіли та лейкоцити периферійної крові, а й безпосередньо клітини нервової тканини, зокрема, нейрони, астроцити, мікроглія та ендотеліальні клітини [12].

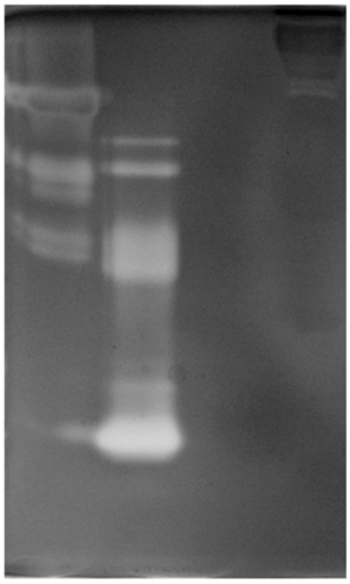
Негативний вплив ММП за розвитку ішемічного інсульту не останньою мірою пов'язаний із їх здатністю розщеплювати компоненти базальної мембрани ендотеліальних клітин судин головного мозку, сприяючи, таким чином, міграції клітин через гематоенцифалічний бар'єр. Експериментально доведено існування зв'язку між вираженністю пошкодження гематоенцефалічного бар'єру при ішемії та рівнем активації ММП-9. У ділянках із підвищеним умістом ММП-9 зафіксовано найвищу нейтрофільну інфільтрацію та геморагію – еритроцитарну екстравазацію [13]. За таких умов, нейтрофіли, що мігрують в ішемізовану ділянку головного мозку із циркулюючої крові, служать додатковим джерелом активованих ММП.

Незважаючи на низку негативних ефектів, обумовлених дією ММП, їхня роль у патогенезі ішемічних ушкоджень не настільки однозначна. Дані ферменти, активно залучаючись у процеси ремоделювання позаклітинного матриксу та міжклітинних взаємодій, здійснюють позитивний вплив на регенерацію пошкоджених тканин. Так, показана участь ММП у постінсультному нейрогенезі. Згідно із дослідженнями Lee S. et al. [14], у мишей із фокальною ішемією головного мозку, ММП-9 сприяє міграції нейробластів із субвентрикулярної зони у ділянку пошкодження.

Значно вищий рівень обох досліджуваних ММП у пацієнтів з ішемічним інсультом на фоні цукрового діабету можна пояснити з огляду на той факт, що більшість хворих із цукровим діабетом страждали ще й на надмірну вагу. А відповідно до досліджень останніх років, адипоцити зростаючої маси жирової тканини активно продукують низку ММП, у тому числі й ММП-2 та -9, які необхідні для забезпечення належних перебудов екстрацелюлярного матриксу під час процесу диференціювання адипоцитів [15]. Більше того, пригнічення активності ММП при використанні інгібіторів батимастату, каптоприлу чи специфічних до ММП антитіл, свідчить про роль даних ферментів у процесах диференціювання адипоцитів [16].

Оскільки розвиток ішемічного інсульту, зокрема, на ранніх стадіях перебігу захворювання та патогенез цукрового діабету, особливо ускладнений супутнім ожирінням, характеризуються активізацією вільнорадикальних реакцій та розвитком оксидативного стресу, можемо припустити, що один із механізмів виявленого нами зростання вмісту ММП реалізується через індуковану АКМ активізацію МАП-кіназних каскадів та посилення за участі транскрипційних факторів АР-1, NF-κβ, ERK транскрипції генів матриксних металопротеїназ, у тому числі й ММП-9. На додачу, АКМ здатні безпосередньо активувати молекулу ферменту, що було експериментально підтверджено при інкубації про-ММП-9 та про-ММП-2 у системі ксантин/ксантиноксидаза [17]. Подібний ефект АКМ, як уважають, пов'язаний із окисненням сульфгідрильної групи, що входить до складу висококонсервативної пептидної послідовності PRCGXPDV, так званого "цистеїнового вимикача". Цей вільний залишок цистеїну, утворюючи координаційний зв'язок із атомом цинку в активному центрі ферменту, забезпечує підтримання ферменту в неактивному стані. Порушення такої взаємодії внаслідок окиснення сульфгідрильної групи цистеїну чи вилучення цистеїнового залишку обумовлює аутоактивацію ММП-2 [18]. Аналогічний ефект спостерігається і при S-глутатіонілюванні цистеїнового залишку. Зазначимо, що за даних умов утворюється активна форма ферменту з молекулярною масою 72 кДа, у той час як активація за дії протеїназ супроводжується появою 64 кДа ММП-2.

Для оцінки присутності протеолітично активних форм ММП було проведено ензим-електрофоретичний аналіз зразків сироватки крові пацієнтів дослідних груп. Як видно із наведених електрофореграм (рис. 1, 2), певна протеолітична активність наявна як у групах пацієнтів з ішемічним інсультом та інсультом на фоні цукрового діабету II типу, так і у групі умовно здорових донорів.

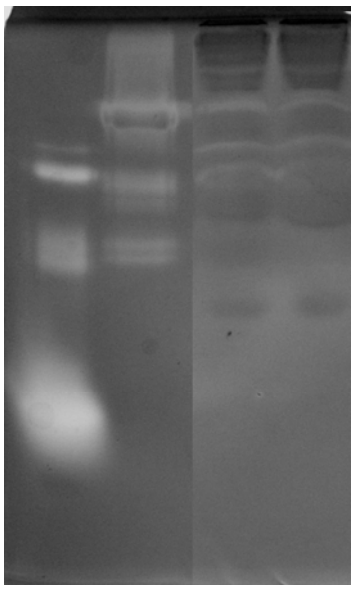


М 1

Рис. 1. Типова ензим-електрофореграма зразків плазми крові умовно здорових донорів (1): М – маркери молекулярних мас (86 кДа плазмін, 36 кДа міні-плазмін, 23 кДа трипсин)

Незважаючи на те, що обидва дослідні патологічні стани характеризуються подібним розподілом зон із протеолітичною активністю, інтенсивність смуг у зразках сироватки крові хворих на діабет є дещо вищою. У цілому, такі дані узгоджуються із наведеними нами раніше результатами щодо визначення вмісту матриксних металопротеїназ та свідчать про порушення механізмів контролю активності даних ферментів.

Відповідно до даних ензим-електрофорезу, гострий період інсульту, незалежно від наявності в анамнезі цукрового діабету, характеризується присутність латентних та активованих форм обох досліджуваних металопротеїназ (рис. 2). Так, наявні смуги протеолітичної активності, що за молекулярною масою відповідають про-ММП-9 (92 кДа) та ММП-9 (85 кДа). Аналогічна картина спостерігається і у випадку ММП-2 – сироватка крові пацієнтів з ішемічним інсультом окремо та інсультом на фоні цукрового діабету містить 72 кДа про-ММП-2 та активовану ММП-2, молекулярна маса якої становить 67 кДа.



М 1 2

Рис. 2. Типова ензим-електрофореграма зразків плазми крові пацієнтів з ішемічним інсультом (1) та інсультом на фоні цукрового діабету II типу (2): М – маркери молекулярних мас (86 кДа плазмін, 36 кДа міні-плазмін, 23 кДа трипсин)

У цілому, високий рівень активованих ММП у сироватці крові пацієнтів з ішемічним інсультом та інсультом на фоні цукрового діабету II типу, опосередковано може свідчити про існування потенційної загрози виникнення повторних ускладнень, спричинених розривом атеросклерозних бляшок. Згідно з існуючими уявленнями, ММП, діючи на волокна колагену та еластину, що входять до складу фіброзної оболонки бляшки, призводять до її розм'якшення та зниження механічної стійкості до розриву. Особливо висока активність ММП-9 виявляється у "плечевій" зоні бляшки, яка є найуразливішою до розривів.

Незважаючи на той факт, що сироватка крові здорових людей також містить латентні форми деяких ММП, що можуть виявляти незначну активність і за умов фізіологічної норми, поява у кровотоці активованих форм даних ферментів є однозначним свідченням порушення тонкої рівноваги між умістом інгібіторів та ММП. За таких умов активація ММП є не лише опосередкованим підтвердженням змін, асоційованих із ремоделюванням позаклітинного матриксу, а й з огляду на здатність даних ферментів розщеплювати низку нематриксних білків, може бути одним із чинників, які сприяють розвитку ускладнень, супутніх основному захворюванню.

Також у зразках сироватки крові пацієнтів було виявлено низку смуг із молекулярною масою вище 100 кДа. Можемо припустити, що протеолітична активність в області локалізації високомолекулярних білків може бути обумовлена активністю про-ММП-9 у складі стабільного комплексу із ТІМП-1 (молекулярна маса близько 116 кДа) чи бути результатом утворення за даних патологічних станів гомодимерів про-ММП-9 (молекулярна маса близько 220 кДа). Накопичення останніх, через відсутність доступних для інгібіторів центрів зв'язування, сприятиме збереженню певного пулу протеолітично активних ММП навіть у випадку відновлення інгібіторно-активаторного балансу.

Виявлена нами наявність активованих форм ММП може бути безпосереднім наслідком порушення механізмів контролю активності даних ферментів. Оскільки активність усіх представників ММП детермінується на рівні їхньої взаємодії із тканинними інгібіторами (ТІМП), зростання вмісту даних ферментів за відсутності узгодженості у зростанні вмісту їх інгібіторів створюватиме передумови для активації ММП.

Відомо, що активація ММП секреторного типу, зокрема, ММП-2 та ММП-9, відбувається лише після їх вивільнення у позаклітинний простір і здійснюється за участі низки тканинних і плазмених протеїназ, частина яких належить до фібринолітичної ланки системи гемостазу. Так, зокрема, ефективним регулятором активності ММП є плазмін та урокіназа. Зростання концентрації активаторів плазміногену тканинного й урокіназного типів, а також зниження концентрації інгібіторів активаторів плазміногену через вплив на кількість функціонально активного плазміну, опосередковано сприяє перетворенню про-ММП в активну форму. Більше того, згідно із працями Wang X. et al., тканинний активатор плазміногену здатен безпосередньо активувати молекулу проММП-9 [19].

Оскільки ММП-2, на відміну від решти секреторних ММП, є субстратом для дії ММП мембранного типу, вірогідною причиною виявленої нами активації ММП-2 може бути посилення секреції даних ферментів за обох дослідних патологічних станів. У подальшому, діючи на молекули проММП-1, -2, -9, -13, ММП-2 обумовлює каскадоподібний механізм активації решти матриксних металопротеїназ, що у кінцевому результаті призводить до ампліфікації первинного сигналу та значного посилення протеолітичних реакцій, опосередкованих ферментами даної групи.

Таким чином, результати проведених досліджень щодо визначення вмісту та активності матриксних металопротеїназ свідчать, що одним із патогенетичних механізмів, який лежить в основі розвитку ускладнень, спричинених гострою ішемією головного мозку, реалізується за участі ММП-2 та ММП-9. З іншого боку, зростання вмісту активованих форм даних ферментів у хворих із цукровим діабетом не лише сприяє прогресуванню ускладнень, асоційованих із перебудовами позаклітинного матриксу, а й може бути пусковим фактором ескалації атеротромботичних порушень.

Список використаної літератури:

1. Pandey A. Type□2 diabetes: Current understanding and future perspectives / Ankita Pandey, Sheetal Chawla, Prasenjit Guchhait // IUBMB Life. – 2015. – 67(7). – P. 506–513.
2. Castillo J. Biochemical changes and inflammatory response as markers for brain ischaemia: molecular markers of diagnostic utility and prognosis in human clinical practice / J. Castillo, I. Rodríguez // Cerebrovasc Dis. – 2004. – 1. – P. 7–18.
3. Derosa G. Matrix metalloproteinase-2 and -9 levels in obese patients / G. Derosa, I. Ferrari, A. D'Angelo and others // Endothelium. – 2008. – 15(4). – P. 219–224.
4. Malemud C. Matrix metalloproteinases (MMPs) in health and disease: an overview / C. J. Malemud // Front Biosci. – 2006. – 11. – P. 1696–1701.
5. Caird J. Matrix metalloproteinases 2 and 9 in human atherosclerotic and non-atherosclerotic cerebral aneurysms / J. Caird, C. Napoli, C. Taggart et al. Matrix metalloproteinases 2 and 9 in human atherosclerotic and non-atherosclerotic cerebral aneurysms // Eur J Neurol. – 2006. 13(10):1098-1105.
6. Crowther J. ELISA. Theory and practice / J. R. Crowther. – N. Y. : Humana Press., 1995. – P. 38–39.
7. Bradford M. A rapid and sensitive method for quantities of utilizing the principle of protein binding / M. M. Bradford // Analytical Biochemistry. – 1976. – Vol. 86. – P. 193–200.
8. Ostapchenko L. Enzyme electrophoresis method in analysis of active componenets of hemostasis system / L. Ostapchenko, O. Savchuk, N. Burlova-Vasilieva // Advances in Bioscience and Biotechnology. – 2011. – 2(1). – P. 20-26.
9. Egashira Y. White Matter Injury After Subarachnoid Hemorrhage: Role of Blood-Brain Barrier Disruption and Matrix Metalloproteinase-9 / Y. Egashira, H. Zhao, Y. Hua, R. F. Keep and others // Stroke. – 2015. – 46 (10). –P. 2909–2915.
10. Romanic A. Matrix metalloproteinase expression increases after cerebral focal ischemia in rats: Inhibition of matrix metalloproteinase-9 reduces infarct size / A. M. Romanic, R. F. White, A. J. Arleth and others // Stroke. – 1998. – 5. – P. 1020–1030.
11. Siwik D. Regulation of matrix metalloproteinases by cytokines and reactive oxygen/nitrogen species in the myocardium / D. A. Siwik, W. S. Colucci // Heart Fail Rev. – 2004. – 9 (1). – P. 43–51.
12. Zhao B. Essential role of endogenous tissue plasminogen activator through matrix metalloproteinase 9 induction and expression on heparin-produced cerebral hemorrhage after cerebral ischemia in mice / B. Q. Zhao, Y. Ikeda, H. Ihara and others // Blood. – 2004. – 103. – P. 2610–2616.
13. Rosell A. Mmp-9-positive neutrophil infiltration is associated to blood-brain barrier breakdown and basal lamina type iv collagen degradation during hemorrhagic transformation after human ischemic stroke / A. Rosell, E. Cuadrado, A. Ortega-Aznar // Stroke. – 2008. – 39. – P. 1121–1126.
14. Lee S. Involvement of matrix metalloproteinase in neuroblast cell migration from the subventricular zone after stroke / S. R. Lee, H. Y. Kim, J. Rogowska and others // Jorn. Neurosci. – 2006. – 26. – P. 3491–3495.
15. Bouloumié A. Adipocyte Produces Matrix Metalloproteinases 2 and 9 Involvement in Adipose Differentiation / A. Bouloumié, C. Sengenès, G. Portolan and others // Diabetes. – 2001. – 50(9). – P. 2080–2086.
16. Bourlier V. Protease inhibitor treatments reveal specific involvement of matrix metalloproteinase-9 in human adipocyte differentiation / V. Bourlier, A. Zakaroff-Girard, S. De Barros and others // Jorn. Pharmacol Exp Ther. – 2005. – 312(3). – P. 1272–1279.
17. Rajagopalan S. Reactive oxygen species produced by macrophagederived foam cells regulate the activity of vascular matrix metalloproteinases in vitro: implications for atherosclerotic plaque stability / S. Rajagopalan, X. P. Meng, S. Ramasamy and others // J. Clin. Invest. – 1996. – 98. – P. 2572–2579.
18. Park A. Mutational analysis of the transin (rat stromelysin) autoinhibitor region demonstrates a role for residues surrounding the "cysteine switch" / A. J. Park, L. M. Matrisian, A. F. Kells and others // J Biol Chem. – 1991. – 266 (3). – P. 1584–1590.
19. Wang X. Lipoprotein receptormediated induction of matrix metalloproteinase by tissue plasminogen activator / X. Wang, S. R. Lee, K. Arai // Nat Med. – 2003. – 9. – P. 1313–1317.

References (Scopus)

1. Pandey A. Type□2 diabetes: Current understanding and future perspectives / Ankita Pandey, Sheetal Chawla, Prasenjit Guchhait // IUBMB Life. – 2015. – 67(7). – P. 506–513.
2. Castillo J., Rodríguez I. Biochemical changes and inflammatory response as markers for brain ischaemia: molecular markers of diagnostic utility and prognosis in human clinical practice // Cerebrovasc Dis. – 2004. – 1. – P. 7–18.
3. Derosa G., Ferrari I., D'Angelo A., Tinelli C., Salvadeo S.A., Ciccarelli L., Piccinni M.N., Gravina A., Ramondetti F., Maffioli P., Cicero A.F. Matrix metalloproteinase-2 and -9 levels in obese patients // Endothelium. – 2008. – 15(4). – P. 219–224.
4. Malemud C.J. Matrix metalloproteinases (MMPs) in health and disease: an overview // Front Biosci. – 2006. – 11. – P. 1696–1701.
5. Caird J., Napoli C., Taggart C., Farrell M., Bouchier-Hayes D.Matrix metalloproteinases 2 and 9 in human atherosclerotic and non-atherosclerotic cerebral aneurysms / Matrix metalloproteinases 2 and 9 in human atherosclerotic and non-atherosclerotic cerebral aneurysms // Eur J Neurol. 200613(10):1098-1105.
6. Crowther J. ELISA. Theory and practice / New Yourk. : Humana Press., 1995. – P. 38–39.
7. Bradford M. A rapid and sensitive method for quantities of utilizing the principle of protein binding // Analytical Biochemistry. – 1976. – V. 86. – P. 193–200.
8. Ostapchenko L., Savchuk O., Burlova-Vasilieva N. Enzyme electrophoresis method in analysis of active componenets of hemostasis system // Advances in Bioscience and Biotechnology. – 2011. – 2(1). – P. 20–26.
9. Egashira Y., Zhao H., Hua Y., Keep R.F., Xi G. White Matter Injury After Subarachnoid Hemorrhage: Role of Blood-Brain Barrier Disruption and Matrix Metalloproteinase-9 // Stroke. – 2015. – 46(10). – P. 2909–2915.
10. Romanic A., White R., Arleth A., Ohlstein E., Barone F. Matrix metalloproteinase expression increases after cerebral focal ischemia in rats: Inhibition of matrix metalloproteinase-9 reduces infarct size // Stroke. – 1998. – 5. – P. 1020–1030.
11. Siwik D., Colucci W. Regulation of matrix metalloproteinases by cytokines and reactive oxygen/nitrogen species in the myocardium // Heart Fail Rev. – 2004. – 9(1). – P. 43–51.
12. Zhao B., Ikeda Y., Ihara H., Urano T., Fan W., Mikawa S., Suzuki Y., Kondo K., Sato K., Nagai N., Umemura K. Essential role of endogenous tissue plasminogen activator through matrix metalloproteinase 9 induction and expression on heparin-produced cerebral hemorrhage after cerebral ischemia in mice // Blood. – 2004. – 103. – P. 2610–2616.
13. Rosell A., Cuadrado E., Ortega-Aznar A Mmp-9-positive neutrophil infiltration is associated to blood-brain barrier breakdown and basal lamina type iv collagen degradation during hemorrhagic transformation after human ischemic stroke // Stroke. – 2008. – 39. – P. 1121–1126.
14. Lee S., Kim H., Rogowska J., Zhao B., Bhide P., Parent J., Lo E. Involvement of matrix metalloproteinase in neuroblast cell migration from the subventricular zone after stroke // J Neurosci. – 2006. – 26. – P. 3491–3495.
15. Bouloumié A., Sengenès C., Portolan G., Galitzky J., Lafontan M.Adipocyte Produces Matrix Metalloproteinases 2 and 9 Involvement in Adipose Differentiation // Diabetes. – 2001. – 50(9). – P. 2080–2086.
16. Bourlier V., Zakaroff-Girard A., De Barros S., Pizzacalla C., de Saint Front V.D., Lafontan M., Bouloumié A., Galitzky J. Protease inhibitor treatments reveal specific involvement of matrix metalloproteinase-9 in human adipocyte differentiation // J Pharmacol Exp Ther. – 2005. – 312(3). – P. 1272–1279.
17. Rajagopalan S., Meng X., Ramasamy S., Harrison D., Galis Z. Reactive oxygen species produced by macrophagederived foam cells regulate the activity of vascular matrix metalloproteinases in vitro: implications for atherosclerotic plaque stability // J. Clin. Invest. – 1996. – 98. – P. 2572–2579.
18. Park A., Matrisian L., Kells A., Pearson R., Yuan Z., Navre M. Mutational analysis of the transin (rat stromelysin) autoinhibitor region demonstrates a role for residues surrounding the "cysteine switch" // J Biol Chem. – 1991. – 266(3). – P. 1584–1590.
19. Wang X., Lee S., Arai K., Lee S., Tsuji K., Rebeck G., Lo E. Lipoprotein receptormediated induction of matrix metalloproteinase by tissue plasminogen activator // Nat Med. – 2003. – 9. – P. 1313–1317.

Надійшла до редколегії 03.04.2018
Отримано виправлений варіант 11.05.2018
Підписано до друку 11.05.2018

Received in the editorial 03.04.2018
Received a revised version on 11.05.2018
Signed in the press on 11.05.2018

Т. Царенко, асп., Н. Ракша, канд. биол. наук, О. Кравченко, канд. биол. наук,
УНЦ "Институт биологии и медицины",
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

МАТРИКСНЫЕ МЕТАЛЛОПРОТЕИНАЗЫ В ПАТОГЕНЕЗЕ ИШЕМИЧЕСКОГО ИНСУЛЬТА, ОТЯГОЩЕННОГО САХАРНЫМ ДИАБЕТОМ II ТИПА

Матричные металлопротеиназы (ММП) представляют собой семейство цинк-зависимых эндопептидаз, способных разрушать компоненты внеклеточного матрикса. Класс металлопротеиназ-желатиназы, который включает желатиназу А или ММП-2 (72 кДа) и желатиназу В или ММР-9 (92 кДа), играет исключительно важную роль в патогенезе ряда острых и хронических патологических процессов, в частности, сердечно-сосудистых заболеваний. Определение особенностей функционирования и регуляции матриксных металлопротеиназ при различных заболеваниях позволит не только расширить представления об их патогенезе, но также обосно-

вать и внедрить в практическую медицину новые методы диагностики и лечения. В настоящем исследовании было проанализировано содержание, а также наличие активных форм ММР-9 и ММР-2 в сыворотке крови пациентов с ишемическим инсультом и ишемическим инсультом, осложненным сахарным диабетом II типа. Установлено, что острая фаза ишемического инсульта сопровождается значительным изменением содержания исследуемых металлопротеиназ в сыворотке крови пациентов обеих групп. У пациентов с ишемическим инсультом, анамнез которых отягощен наличием сахарного диабета II типа, изменения содержания ММП-2 и ММП-9 и их активности были более выраженными в сравнении с результатами пациентов только с ишемическим инсультом. Согласно данным энзим-электрофореза для острого периода инсульта, независимо от наличия в анамнезе сахарного диабета, характерно присутствие в сыворотке крови латентных и активированных форм обеих исследуемых металлопротеиназ. Так, четко видны полосы протеолитической активности, которые по молекулярной массе соответствуют про-ММП-9 (92 кДа) и ММП-9 (85 кДа). Аналогичная картина наблюдается и в случае ММП-2 – сыворотка крови пациентов с ишемическим инсультом отдельно и инсультом на фоне сахарного диабета содержит 72 кДа про-ММП-2 и активированную ММП-2, молекулярная масса которой составляет 67 кДа.

Ключевые слова: ишемический инсульт, сахарный диабет II типа, матриксные металлопротеиназы.

T. Tsarenko, PhD student, N. Raksha, PhD., O. Kravchenko, PhD.
ESC "Institute of Biology and Medicine",
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

MATRIX METALLOPROTEINASES IN THE DEVELOPMENT OF ISCHEMIC STROKE OF THE PATIENTS WITH OR WITHOUT DIABETES MELLITUSII TYPE

Matrix metalloproteinases (MMP) are a family of zinc-dependent endopeptidases, capable of degrading all the molecular components of extracellular matrix. A class of metalloproteinases–gelatinases, which includes gelatinase A or MMP-2 (72 kDa) and gelatinase B or MMP-9 (92 kDa) has been shown to play critical roles in a number of acute and chronic pathological processes, in particular, cardiovascular diseases. For these reasons gelatinasesobtained a great interest as potential non-invasive biomarkers in providing useful clinical information in stroke diagnosis and therapy. In present study we have analyzed the content of MMP-9 and MMP-2 in serum samples of patients with ischemic stroke alone and ischemic stroke complicated by diabetes mellitus type II, as well as the enzymatic activities presented in blood serum. It has been established that the acute phase of ischemic stroke is accompanied by the significant change of the content of investigated metalloproteinases in the blood serum. The obtained results demonstrated thatblood serum content of MMP-2 is significantly higher than content of MMP-9.The changes of the content of MMP-2 and MMP-9 were more pronounced in the group of patients with ischemic stroke and diabetes mellitus type 2 comparing with the results of patients with ischemic stroke alone.For analysis of forms of gelatinases the gelatine zymographytechnique was applied. This is a sensitive and simplemethodwhich allows to measure the relative amounts of active and inactive enzymes in body fluids and tissue extracts. The serum samples patients with stroke alone and complicated by diabetescontained two prominent gelatinolyticbands corresponding to monomeric proMMP-9 (92 kDa), proMMP-2 (72 kDa)active MMP-9 (85 kDa), MMP-2 (67 kDa)and some additional bands migrating above 100 kDa. By contrast, the healthy serum samplesdisplayed only the 92 and 72 kDa proforms.

Keywords: ischemic stroke, diabetes mellitus type II, matrix metalloproteinases.

Наукове видання

ВІСНИК

КИЇВСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА

БІОЛОГІЯ

Випуск 1(75)

Оригінал-макет виготовлено ВПЦ "Київський університет"

Автори опублікованих матеріалів несуть повну відповідальність за підбір, точність наведених фактів, цитат, статистичних даних, відповідної галузевої термінології, імен власних та інших відомостей. Редколегія залишає за собою право скорочувати та редагувати подані матеріали. Рукописи та матеріали на електронних носіях не повертаються.

Формат 60x84$^{1/8}$. Ум. друк. арк. 8,13. Наклад 300. Зам. № 218-8589.
Гарнітура Arial. Папір офсетний. Друк офсетний. Вид. № Б 2*.
Підписано до друку 19.03.18

Видавець і виготовлювач
ВПЦ "Київський університет"
01601, Київ, б-р Т. Шевченка, 14, кімн. 43
☎ (38044) 239 32 22; (38044) 239 31 72; тел./факс (38044) 239 31 28
e-mail: vpc_div.chief@univ.net.ua; redaktor@univ.net.ua
http: vpc.univ.kiev.ua
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 1103 від 31.10.02