

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 РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ	Л. І. Остапченко, д-р біол. наук, проф. Є. О. Торгалло, 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.; Д. М. Говорун, д-р біол. наук, проф., чл.-кор. НАН України (м. Київ, Україна); В. С. Мартинюк, д-р біол. наук, проф.; М. Ю. Макаrchук, 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. Мойсеєнок, 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" 25.06.19 (протокол № 13)
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), 6-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.).

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.

Наведено 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, Dr. Sci., Prof.
EDITORIAL BOARD	Torgalo Elizabeth, Ph. D.; Sergii Vakal, Ph. D. (Tech. Editor); Sandor Makai, Prof. Dr. habil. Dr. h. c. (Szombathely, Hungary); Ivan Boubriak, Ph. D. (Oxford, United Kingdom); Khoperiay Viktiryay, Dr. Sci.; Dmytro Hovorun, Dr. Sci., Prof., Corresponding Member of the NASU, Deputy Director (Kyiv, Ukraine); Viktor Martynyuk, Dr. Sci., Prof.; Mykola Makarchuk, Dr. Sci., Prof. Head of the Chair; Nataliia Taran, Dr. Sci., Prof., Head of the Chair of Plant Biology; Andrii Sivolob, Dr. Sci., Prof.; Veronika Dzhagan, Ph. D., Assoc. Prof.; Andrei Moisieenok, Dr. Sci., Prof., 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" 25.06.19 (Protokol № 13)
Attested by	Higher Attestation Commission of Ukraine HAC Presidio decree № 1-05/3 (April 14th, 2010)
Registered by	Ministry of Justice of Ukraine. Registration certificate KV № 16053-4525 ПП (November 9th, 2009)
Founded and Published	Kyiv National Taras Shevchenko University, Kyiv, Ukraine, Publishing and Printing Center "Kyiv University". The certificate is entered in the State Register DK № 1103 (October 31th 2002)
Publisher's Address	Publishing and Printing Centre "Kyiv University" (off. 43), 14 Taras Shevchenko av., Kyiv, 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

ЗМІСТ

Белемець Н., Карпенко Н., Капустян В. Ганна Терентіївна Гревцова (з нагоди 50-річчя трудової діяльності у Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна)	6
Абрамова М., Ракша Н. Оптимізація методологічних підходів щодо одержання цільових білків із гідробіонтів Антарктичного регіону	7
Ковтун-Водяницька С. Особливості життєвого циклу <i>ISODON JAPONICUS</i> VAR. <i>GLAUCOCALYX</i> (LAMIACEAE) за інтродукції на півночі Правобережного Лісостепу України	14
Конякін С., Шупова Т., Губарь Л., Білушенко А. Хребетні тварини урочища "Феофанія"	19
Корж С., Філімонова Н., Макачук М., Зима І., Кальниш В. Нейрофізіологічні механізми реалізації асоціативної пам'яті у ветеранів АТО/ООС, які зазнали черепно-мозкової травми	28
Некрасова О., Марущак О., Оскирко О. Герпетофауна природного заповідника "Єланецький степ" та його околиць	35
Радченко В., Гончар Г. Різноманіття диких бджіл (<i>HYMENOPTERA: APOIDEA</i>) у парках Києва	40
Варенюк І., Шевчук Н., Рослова Н., Держинський М. Вплив ранкового та вечірнього введення мелатоніну на стан слизової оболонки та крипт тонкої кишки у щурів з ожирінням	50
Гаврись І., Романенко В., Войцехівська О. Вплив регуляторів росту рослин на ріст, розвиток та урожайність троянди в умовах закритого ґрунту	54
Заремба А., Платонов М. Пошук сайту зв'язування калікс [4] аренів із кіназою легких ланцюгів міозину методом молекулярної динаміки	57
Андрусак В., Кравченко В. Аналіз ефективності засвоєння інформації залежно від індивідуального навчального стилю	61

СОДЕРЖАНИЕ

Белемец Н., Карпенко Н., Капустян В. Анна Терентьевна Гревцова (к 50-летию трудовой деятельности в Ботаническом саду им. акад. А.В. Фомина).....	6
Абрамова М., Ракша Н. Оптимизация методологических подходов к выделению целевых белков из морских гидробионтов Антарктического региона	7
Ковтун-Водяницкая С. Особенности жизненного цикла <i>ISODON JAPONICUS</i> VAR. <i>GLAUCOCALYX</i> (LAMIACEAE) при интродукции на севере Правобережной Лесостепи Украины	14
Конякин С., Шупова Т., Губарь Л., Билушенко А. Позвоночные животные урочища "Феофания"	19
Корж С., Филимонова Н., Макачук М., Зима И., Кальниш В. Нейрофизиологические механизмы реализации ассоциативной памяти у ветеранов АТО/ООС, которые получили черепно-мозговую травму	28
Некрасова О., Марущак А., Осирко А. К исследованию герпетофауны природного заповедника "Еланецкая степь" и его окраин	35
Радченко В., Гончар Г. Видовое разнообразие диких пчел (<i>HYMENOPTERA: APOIDEA</i>) в парках Киева.....	40
Варенюк И., Шевчук Н., Рослова Н., Держинский Н. Влияние утреннего и вечернего введения мелатонина на состояние слизистой оболочки и крипт тонкого кишечника у крыс с ожирением	50
Гавриш И., Романенко В., Войцеховская Е. Влияние регуляторов роста растений на рост, развитие и урожайность розы в зимних теплицах.....	54
Заремба А., Платонов М. Поиск сайта связывания каликс [4] аренов с киназой легких цепей миозина методом молекулярной динамики.....	57
Андрусак В., Кравченко В. Анализ эффективности усвоения информации в зависимости от индивидуального стиля обучения.....	61

CONTENTS

Belemets N., Karpenko N., Kapustian V. Anna Terentevna Grevtsova (For 50th anniversary of working at the O.V. Fomin Botanical Garden)	6
Abramova M., Raksha N. Development of methodological approaches to the purification of target proteins from marine hydrobionts of Antarctic region	7
Kovtun-Vodyanitska S. Features life cycle <i>ISODON JAPONICUS</i> VAR. <i>GLAUCOCALYX</i> (LAMIACEAE) for introduction on the north of right-bank foreststeppe of Ukraine	14
Koniakin S., Shupova T., Gubar L., Bilushenko A. Vertebrates of local landscape Feofaniya	19
Korzh S., Filimonova N., Makarchuk M., Zyma I., Kalnysh V. Neurophysiological mechanisms of associative memory realization in the veterans ATO / JFO	28
Nekrasova O., Marushchak O., Oskyrko O. To the study of herpetofauna of "Yelanetskyi steppe" nature reserve and adjoined territories	35
Radchenko V., Honchar H. Species diversity of bees (<i>HYMENOPTERA: APOIDEA</i>) in parks of Kyiv	40
Vareniuk I., Shevchuk N., Roslova N., Dzerzhynsky M. Influence of morning and evening melatonin administration on the mucosa and crypts of a small intestine in rats with obesity	50
Havris I., Romanenko V., Voitsekhivska O. Influence of plant growth regulators on growth, development and yield of rose in winter greenhouses	54
Zaremba A., Platonov M. Search of the binding site of the calix [4] arene with the myosin light-chain kinase by molecular dynamics method	57
Andrusiak V., Kravchenko V. Analysis of efficiency of perception of information depending on the individual learning style	61

УДК 929.

Н. Белемєць, канд. біол. наук, Н. Карпенко, канд. біол. наук, В. Капустян, канд. біол. наук
Ботанічний сад імені акад. О.В. Фоміна
Київського національного університету імені Тараса Шевченка, Київ, Україна



ГАННА ТЕРЕНТІЇВНА ГРЕВЦОВА

(з нагоди 50-річчя трудової діяльності у Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна)

У липні 2019 року виповнюється 50 років трудової діяльності у Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка відомого вченого-ботаніка, доктора біологічних наук, професора, заслуженого діяча науки і техніки України, знаного фахівця з вивчення рослин роду *Cotoneaster Medik* (Rosaceae), Ганни Терентіївни Гревцової.

Народилася Ганна Терентіївна 21 квітня 1940 року в селі Новополтавка Новобузького району на Миколаївщині у селянській родині Терентія Миколайовича і Марії Василівни. У шкільні роки серед однолітків вирізнялася старанністю та наполегливістю, устигала добре вчитися, брати участь у гуртку художньої самодіяльності, батькам допомагати. Після закінчення школи була нагороджена срібною медаллю. Отримавши атестат, одразу у 16 років поступила до Харківського сільськогосподарського інституту ім. В.В. Докучаєва, де здобула кваліфікацію інженера лісового господарства (1961 р.). На початку трудової діяльності працювала техніком у лабораторії типології лісу Українського НДІ лісового господарства й агролісомеліорації ім. Г.В. Висоцького, у подальшому – майстром із планування гідротехнічних споруд, потім інженером із переробки деревини радгоспу ім. Шевченка Снігурівського району Миколаївської обл.

У 1965 році Ганна Терентіївна вступила до аспірантури на кафедру лісових культур Української сільськогосподарської академії (м. Київ). Кандидатську дисертацію, що виконувалася під керівництвом відомого фахівця у галузі лісівництва професора Бориса Йосиповича Логінова на тему "Опыт создания смешанных и чистых культур сосны в свежей субори Восточного Полесья", успішно захистила у 1968 році. Ганна Терентіївна завжди тепло згадує роки навчання в аспірантурі, із вдячністю добрим словом відгукується про свого наукового керівника, який надихав студентів та аспірантів ентузіазмом і енергією, учив уболівати за справу, йти вперед та досягати успіхів.

Після захисту дисертації Ганна Терентіївна Гревцова розпочала наукову і трудову діяльність у Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна – спочатку старшим науковим, а пізніше – провідним науковим співробітником сектора дендрології. Уже з перших років роботи у саду зростав авторитет Ганни Терентіївни, колеги звернули увагу на її талант організатора, чуйне ставлення до людей, вимогливість у поєднанні з відкритістю у спілкуванні, наполегливість і надзвичайну працездатність. Саме у Ботанічному саду розширилося коло її наукових інтересів, розкрився талант ботаніка-інтродуктора. Після публікації у журналі "Цветоводство" статті "Богатейшая палитра кизильников", читачі просто засипали Ганну Терентіївну листами, у яких хотіли більше дізнатися про кизильники, приїжджали до Ботанічного саду на консультації, прохали надіслати насіння та саджанці.

У 1996 р. Ганна Терентіївна стала доктором біологічних наук, тема її докторської дисертації – "Кизильники: пространство, систематика, интродукция в Украину, использование, охрана". У 2003 році отримала вчене звання професора зі спеціальності "ботаніка", стала членом спеціалізованої вченої ради Д 26.001.14 із захисту кандидатських і докторських дисертацій Київського національного університету імені Тараса Шевченка, членом редколегії Вісника Київського національного університету імені Тараса Шевченка (серія "Інтродукція та збереження рослинного різноманіття"), а з 2009 р. є дійсним членом Української технологічної академії, заслуженим діячем науки і техніки України. Дослідницька робота Ганни Терентіївни, що означена вагомим внеском у вивченні рослин роду *Cotoneaster*, відзначається різнобічністю і плідністю; вона є автором 265 наукових праць, серед яких насамперед варто назвати такі: "К проблеме систематики рода Кизильник" (1995), "Кизильники в Украине" (1997), "Кизильники *Cotoneaster* (Medik.) Bauhin. Атлас" (1999), а також низки монографій у співавторстві з колегами: "Деревні рослини Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна" (2003), "Природно-заповідні території України. Рослинний світ" (2007), "Інтродукція деревних рослин у Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна (1839–2009)" (2011) та ін.

Упродовж багатьох років Ганна Терентіївна створила у Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна найбільшу у Східній Європі колекцію видів, різновидів та форм роду *Cotoneaster Medik.*, яка нині нараховує понад 200 таксонів та отримала важливі фундаментальні і прикладні результати досліджень. Колекцію кизильників формувала декількома шляхами, головним чином, за рахунок зібраного під час експедиції посівного і посадкового матеріалу із природних місць зростання рослин. Загалом Ганна Терентіївна провела понад 30 ботанічних експедицій (Киргизький та Гіссарський хребти (1974), Хібіньські та Кандакашські гори (1979), заповідник Галича Гора у Середньоросійській рівнині (1980), Північний Кавказ та гори Вірменії (1981), Східний та Центральний Сибір (1982), Забайкалля (1983), Кольський півострів (1984), Крим (1985, 2005), Великий Балхан, Каратау, Заїлійський Алатау, Кунгей-Алатау (1986), Дале-

кий Схід (1990), Моравський Крас і Велика Угорська долина (1995) та ін.), з яких до Ботанічного саду привозила цінні для колекції рослини кизильників, що були висаджені на спеціально відведеній ділянці. У нових умовах рослини потребували старанного догляду, і Ганна Терентіївна доклала максимум зусиль, щоб забезпечити кожній із них оптимальні умови росту і розвитку, зуміла налагодити роботу з догляду за колекцією, вивчила еколого-біологічні властивості інтродукованих кизильників, установила їхні адаптаційні можливості, здійснила селекційну роботу окремих видів як посухостійкої підщепи для груші, яблуні та айви з перспективами використання у зеленому будівництві при створенні садів та лісосадів на непридатних та порушених територіях, у фітомеліорації та фармакогнозії.

Кабінет Ганни Терентіївни заставлено книжковими шафами, на робочому столі очікують своєї черги рукописи, гербарні збори, статті для рецензування, нові публікації. Стіни кабінету прикрашено українським вишитим рушником, Почесними грамотами та подяками, фотографіями, що нагадують про знахідки кизильників у природній флорі України та далеко за межами нашої країни.

Ганна Терентіївна завжди радо приймає усіх, готова кожному допомогти словом і ділом. Вона підготувала 9 кандидатів біологічних наук, які засвоїли її крилатий вислів: "Роби неможливе – й отримаєш можливе". Для аспірантів та пошуковців вона завжди є не тільки досвідченим і вимогливим науковим керівником, а й чуйною і мудрою людиною, яка передає їм свої знання та досвід, піклується про них, підставляє своє плече допомоги, надихає на плідну працю. Ганна Терентіївна приділяє багато уваги навчально-виховній роботі, не одне покоління студентів вишів Києва щорічно практикується на ділянці рослин роду *Cotoneaster*, а ландшафтні дизайнери охоче переймають досвід упровадження цих рослин в озеленення.

Як науковець і куратор колекції, Ганна Терентіївна вкладає багато сил у розбудову Ботанічного саду, упродовж половини століття перебуває в центрі колективного життя, самовіддано займається улюбленою справою, плідно співпрацює з науковцями Великої Британії, Франції, Німеччини, Чехії, Польщі та інших країн із питань систематики роду *Cotoneaster*, підтримує тісні контакти з колегами ботанічних садів України, проводить дослідження в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України.

Ганна Терентіївна Гревцова – ветеран Київського національного університету імені Тараса Шевченка. За визначні досягнення в галузі науки й освіти нагороджена відзнакою НАН України "За підготовку наукової зміни" (2009), грамотою "За особливі заслуги перед КНУ імені Тараса Шевченка" (2004, 2009, 2014, 2015), Почесною грамотою Київського міського голови (2005), медалями "Ветеран праці" (1988), "У пам'ять 1500-річчя Києва", орденом "Святої великомучениці Варвари" (2008), а в 2017 році за особливі заслуги перед українським народом нагороджена Грамотою Верховної Ради України.

Відомості про Г.Т. Гревцову можна знайти у таких літературних джерелах: 1. Жінки-вчені Києва. – К., 2003. 2. Київський літопис XXI століття. Україні незалежній 20. Ювілейні сторінки. – К., 2011. 3. Наукові записки КНУ імені Тараса Шевченка. Т. II. Біологічний факультет. – К., 2004. 4. Українській технологічній академії 15 років. – К., 2001.

Колеги та численні учні бажають Ганні Терентіївні доброго здоров'я на довгі та щасливі роки, бадьорості духу, зацікавленості в житті та невичерпної енергії для втілення нових творчих задумів на ниві ботанічної науки.

Надійшла до редколегії 06.05.19

УДК 595.3.574

М. Абрамова, студ.,
Н. Ракша, канд. біол. наук
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

ОПТИМІЗАЦІЯ МЕТОДОЛОГІЧНИХ ПІДХОДІВ ЩОДО ОДЕРЖАННЯ ЦІЛЬОВИХ БІЛКІВ ІЗ ГІДРОБІОНТІВ АНТАРКТИЧНОГО РЕГІОНУ

Ферменти з організмів, адаптованих до існування при низьких температурах середовища, привертають значну увагу науковців як потенційно перспективні об'єкти не лише із практичного погляду, а і як цінні інструменти для проведення фундаментальних досліджень. Це обумовлено незвичайними умовами навколишнього середовища (низька температура, високий гідростатичний тиск, слабка освітленість), а також значним рівнем економічної рентабельності, що зумовлена широкою розповсюдженістю морських гідробіонтів та високою продуктивністю психрофільних ферментів порівняно з їх мезо- та термофільними аналогами. Про доцільність використання гідробіонтів Антарктичного регіону *Parborlasia corrugatus* та *Stereichinus neumayeri*, як джерел для одержання ферментів, свідчать результати попереднього ензим-електрофоретичного аналізу, відповідно до яких, загальний екстракт тканин гідробіонтів містив низку ферментів, що виявляли активність щодо желатину та фібриногену. У результаті поєднання декількох хроматографічних стадій, які включали афінну хроматографію на колонці з носієм Blue Sepharose 6 FF та хроматографії, що поділяє за розмірами, на колонках з носіями Superdex 75 PG та Superdex 200 PG із загального екстракту тканин *Parborlasia corrugatus* та *Stereichinus neumayeri* одержано фракції, що містили гідролітичні ферменти. Із загального екстракту тканин обох досліджуваних гідробіонтів було виділено 4 фракції, що виявляли желатиназну активність. Також із тканин гідробіонта *Stereichinus neumayeri* виділено фракцію, що містила високомолекулярні ферменти, здатні розщеплювати фібриноген. Розроблену методику двостадійної хроматографії можна використати в подальшому як основу для одержання ферментів аналогічного спектра дії з інших об'єктів.

Ключові слова: гідробіонти Антарктичного регіону, хроматографія, ензим-електрофорез.

Вступ. Серед нагальних потреб сучасної біоорганічної хімії можна виокремити проблему пошуку нових джерел біологічно активних сполук, як основи для створення оригінальних та ефективних фармакологічних засобів. Істотний дефіцит сировини для фармацевтичної індустрії і, відповідно, постійно зростаюча ціна на лікарські засоби, основу яких становлять досить кошто-

вні речовини рослинного та тваринного походження, а також переоцінювання традиційних підходів щодо експлуатації ресурсів Світового океану, привернули увагу дослідників до морських гідробіонтів. Серед продуктів життєдіяльності морських організмів виділяють ряд сполук, які становлять певний інтерес для фарміндустрії. Одним із перспективних напрямків в області ство-

рення нових препаратів є розробка засобів на основі білкових молекул. Слід відмітити, що кожного року інтерес до препаратів білкового походження стабільно зростає, з'являється багато рекомендацій, розробок та наукових публікацій щодо перспективності впровадження нових технологій виробництва біотехнологічних продуктів на основі білків та пептидів, отриманих не лише як цільовий, але й як побічний продукт під час переробки основної сировини [5, 9, 10]. Зважаючи на рентабельність, розповсюдженість та відтворюваність морських біоресурсів будуть посилюватися тенденції щодо їх активного використання у медицині, косметології, харчовій промисловості та агропромисловій галузі порівняно із традиційними джерелами сировини. Ще одним важливим аргументом на користь використання морських гідробіонтів як джерела сировини білкового походження є відсутність так званих "споживчих ризиків" – "коров'ячого сказу", "ящуру", "пташиного грипу" та їх генетичних модифікацій на відміну від сировини тваринного походження. Особливості існування морських організмів, на життєдіяльність яких безпосередньо впливає ряд факторів, зокрема, солоність океанічних вод, низьке освітлення або повна його відсутність, гідростатичний тиск та коливання температур, обумовлюють не лише значне структурно-функціональне різноманіття метаболітів, а також присутність ферментів із низкою унікальних властивостей, що становить певний інтерес як для наукових досліджень, так і для промислового застосування. Гідролази гідробіонтів холодних кліматичних зон мають, як правило, дещо ширшу субстратну специфічність, значно вищу загальну протеолітичну активність [4], а також здатні проявляти активність при нижчих температурах, ніж їх мезо- та термофільні аналоги. Вказані фактори обумовлюють перспективність застосування гідробіонтів у медицині, біотехнології, різних галузях харчової промисловості. Зважаючи на певні відмінності фізико-хімічних та біологічних характеристик метаболітів з морських організмів від традиційних фармакологічних субстанцій, оптимізація існуючих та розробка нових методів їх виділення, а також вивчення їх властивостей, без перебільшення можна віднести до одного з пріоритетних напрямків розвитку науково-технологічного прогресу.

З огляду на викладене, метою нашої роботи було оптимізувати методологічні підходи щодо одержання із тканин гідробіонтів з Антарктичного регіону білкових молекул.

Матеріали та методи. У роботі використано два об'єкти – представник родини *Cerebratulidae* Антарктична немертина *Parborlasia corrugatus* та представник родини *Echinidae* Антарктичних морський їжак *Sterechinus neumayeri*. Харчові звички немертини та їжака є досить схожими, організми навіть часто асоціюють між собою для більш ефективного полювання та захисту від хижаків [2, 8]. Об'єкти для дослідження люб'язно надано Національним антарктичним науковим центром. Зразки зібрано біля острова Галіндез (географічні координати – 65° 15' південної широти, 64° 15' західної довготи) архіпелагу Аргентинських островів. Солоність води біля острова становила 28.4–32.2 ‰, температура 1.1–0.8 °C. Матеріал було зібрано в рамках XVII, XVIII Українських антарктичних експедицій у березні 2012 – квітні 2013 років та березні 2013 – квітні 2014 відповідно. Для отримання екстракту м'які тканини гідробіонтів гомогенізували у 100 мМ Na-фосфатному буферному розчині (pH 7,4), що містив 150 мМ NaCl, 0,15 мМ EDTA, 2 мМ ПМСФ та 0,1 % тритон X-100, послідовно додаючи рідкий нітроген. Після центрифугування при 10000 g, 40 хв, надосадову рідину температурою

4 °C відбирали та ліофілізували. Очищення загального екстракту тканин проводили за допомогою методу хроматографії, що поділяє за розмірами на колонці з носієм Sephadex G 25 та афінної хроматографії, використовуючи носій Blue Sepharose 6FF. У подальшому фракції очищали методом хроматографії, що поділяє за розмірами, на носіях із вищою здатністю до розділення молекул, а саме Superdex 200 PG та Superdex 75 PG. Після кожного етапу хроматографічної очистки перевіряли наявність в отриманих фракціях активних ферментів за допомогою методу ензим-електрофорезу відповідно до протоколу [7]. Розділяючий гель полімеризували за присутності желатину або фібриногену з розрахунку 1 мг/мл. Електрофоретичний поділ білків проводили відповідно до методу Лемлі. Електрофореграми фарбували відповідно до протоколу фірми AlphalyseTM [6].

Результати та їх обговорення. Заморожену масу тканин гідробіонтів гомогенізували у рідкому азоті з додаванням екстрагуючого буферного розчину у співвідношенні 5 мл буферу на кожні 10 г матеріалу, після чого центрифугували при температурі 4°C, 10000 g, 20 хв. Для екстракції з тканин гідробіонтів білків було використано 100 мМ Na-фосфатний буферний розчин (pH 7,5), оскільки застосування саме даного буферу забезпечувало найвищий ступінь екстракції білків [3]. З метою збереження стабільності та функціональної активності білків до буферного розчину додавали 0,15 мМ EDTA, 2 мМ ПМСФ та 0,1 % тритон-X-100. Після центрифугування надосадову рідину ліофілізували і використовували при подальших маніпуляціях як загальний екстракт тканин, попередньо розчинивши у відповідному буферному розчині. За необхідності ліофілізат заморожували і зберігали при –20 °C. З метою очищення загально екстракту від солей, інгібіторів та можливих домішок одержаний ліофілізат перед проведенням досліджень піддавали очищенню методом хроматографії, що поділяє за розмірами, на колонці з носієм Sephadex G 25.

Для отримання вихідної інформації про наявність у загальних екстрактах тканин гідробіонтів активних ферментів застосовано метод ензим-електрофорезу. Отримані результати представлено на рис. 1.

Оскільки желатин є універсальним субстратом для багатьох протеолітичних ферментів, його використовують при попередньому оцінюванні наявності у зразках активних ферментів. Фібриноген є більш специфічним субстратом, оскільки до його гідролізу здатні не всі ферменти, і саме використання фібриногену, заполімеризованого у розділяючий гель, дозволяє визначити наявність чи відсутність ферментів із фібриногенолітичною активністю. Візуальне порівняння ензим-електрофореграм (рис. 1) дозволяє зробити висновок про вищу активність ферментів із *S. neumayeri* щодо фібриногену та желатину. Ферменти з *P. corrugatus* також виявляли желатино- та фібриногенолітичну активність, проте їх активність була дещо менше виражена порівняно з результатами для *S. neumayeri*. Як бачимо із представлених електрофореграм, зразки тканин досліджуваних гідробіонтів містили активні ферменти у діапазоні з молекулярних мас від 30 кДа до 100 кДа. Отже, з огляду на одержані результати, можна стверджувати, що вибрані об'єкти містили активні ферменти, які потенційно можуть використовуватися у біотехнологічному виробництві. Наприклад, фібриногенолітичні ферменти застосовують під час виробництва медичних препаратів для лікування та профілактики захворювань серцево-судинної системи. Ферменти з активністю щодо желатину можуть бути використані у харчовій та легкій промисловості.

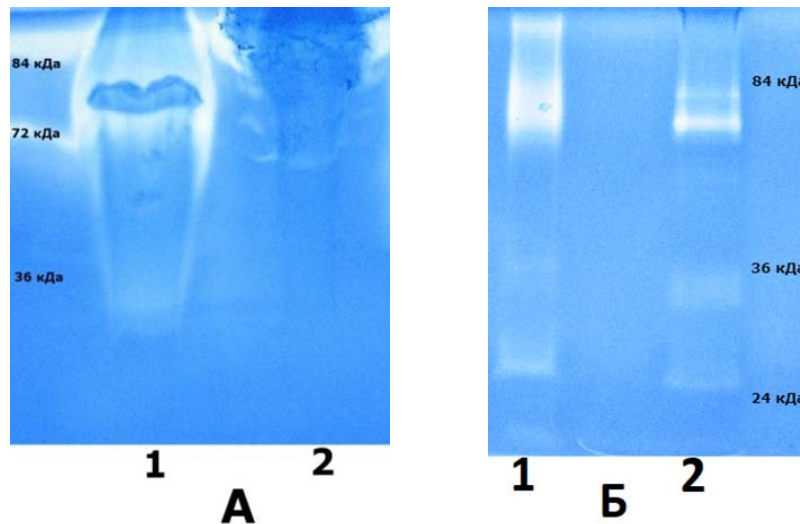


Рис. 1. Ензим-електрофореграми розділення білків загальних екстрактів тканин гідробіонтів із використанням як субстрату желатину (А) та фібриногену (Б):
1 – Антарктичний морський їжак *S. neumayeri*; 2 – Антарктична немертина *P. corrugatus*

З огляду на зазначене, перспективним видавалося виділити із загального екстракту тканин гідробіонтів окремі ферменти, що і визначило наступне завдання нашої роботи. Спочатку загальний екстракт тканин очищали методом афінної хроматографії на колонці з носієм Blue Sepharose 6 FF, який як ліганд містить Cibacron™ Blue F3G-A. Відносно широка специфічність ліганду до різних груп білків обумовлює його застосування на етапі очищення різних ферментів. Окрім того, Cibacron™ Blue F3G-A є відносно дешевим, синтез сорбентів на його основі методично простий, а ємність такого сорбенту на порядок вища, порівняно з іншими афінними сорбентами [1]. Як вихідний матеріал для виділення ферментів використано ліофілізовану білкову фракцію, отриману після етапу очистки на колонці із Sephadex G 25. Ліофілізат розчиняли у 10 мМ

трис-НСІ буфері, рН 8,0 та наносили на колонку, урівноважену цим же буфером. Швидкість нанесення становила 1 мл/хв, оскільки саме така швидкість є оптимальною для максимального зв'язування молекул білка у пробі з лігандами носія. Після відмивання сорбенту від не зв'язаного матеріалу, білки, що зв'язалися з носієм, елюювали із використанням 10 мМ трис-НСІ буферу, рН 8,0, що містив 1 М NaCl, швидкість елюції складала 2 мл/хв. Різке підвищення іонної сили буферу зумовлювало розривання зв'язків типу ліганд-молекула. Варто підкреслити, що у білковому матеріалі, що не зв'язався з носієм на цьому етапі очистки, а це близько 75-80 % від вихідного, було виявлено лише слідові залишки фібриногенолітичної активності. Отримані хроматограми представлено на рис. 2 і 3.

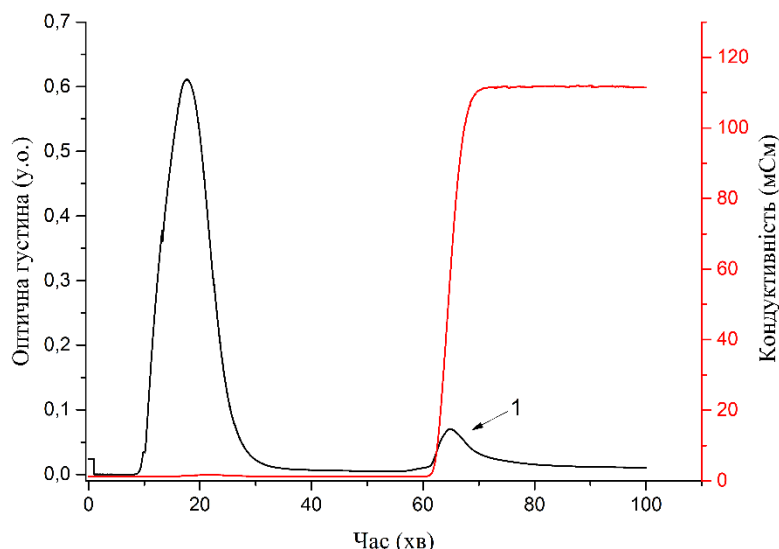


Рис. 2. Хроматограма розділення загального екстракту тканин *P. corrugatus* методом афінної хроматографії на колонці з носієм Blue Sepharose 6FF:
1 – зв'язана фракція, що містить ферменти з желатино- та фібриногенолітичною активністю

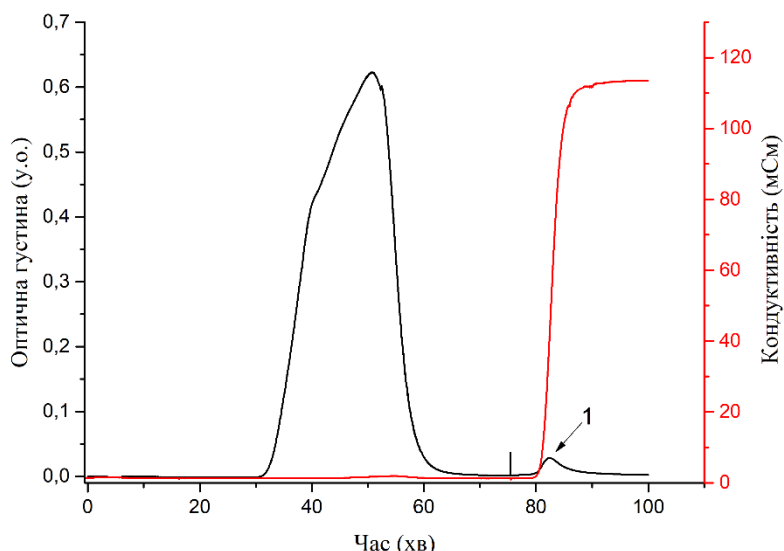


Рис. 3. Хроматограма розділення загального екстракту тканин *S. neimayeri* методом афінної хроматографії на колонці з носієм Blue Sepharose 6FF:

1 – зв'язана фракція, що містить ферменти з желатино- та фібриногенолітичною активністю

На рис. 4 представлено електрофореграму розділення білків фракцій, зібраних після етапу афінної хроматографії на колонці з носієм Blue Sepharose 6 FF. У зв'язаній фракції з екстракту тканин *P. corrugatus* ідентифіковано один білок з молекулярною масою приблизно 20 кДа. Цей білок, з огляду на результати ензим-електрофореграми (рис. 5) виявляв

желатинолітичну активність. У зв'язаній фракції *S. neimayeri* виявлено близько 5 низькомолекулярних білків із молекулярною масою від 10 кДа до 25 кДа. З ензим-електрофореграми (рис. 5) видно, що у виділеній фракції наявні як желатино- так і фібриногенолітична активності, на відміну від *P. corrugatus*, ферменти якої здатні розщеплювати лише желатин.

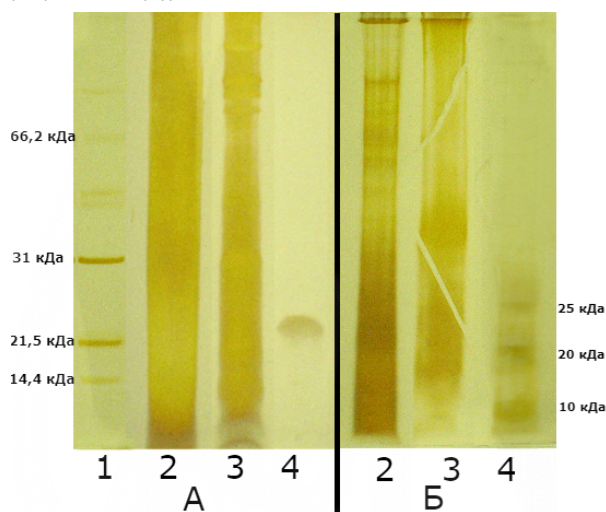


Рис. 4. Типова електрофореграма розділення білків загального екстракту тканин *P. corrugatus* (А) та *S. neimayeri* (Б) методом афінної хроматографії на колонці з носієм Blue Sepharose 6 FF :
1 – маркери молекулярних мас; 2 – загальний екстракт тканин; 3 – фракція білків, що не зв'язались із носієм; 4 – фракція білків, що зв'язались із носієм

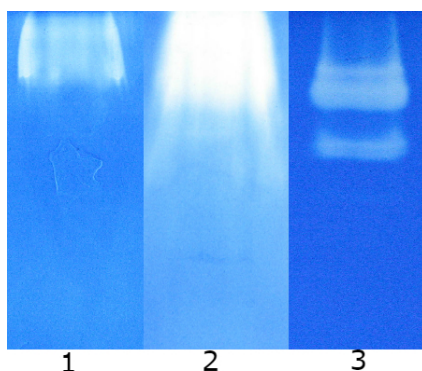


Рис. 5. Ензим-електрофореграма розділення білків загального екстракту тканин гідробіонтів методом афінної хроматографії на колонці з носієм Blue Sepharose 6 FF: 1 – *S. neimayeri* (субстрат желатин); 2 – *S. neimayeri* (субстрат фібриноген); 3 – *P. corrugatus* (субстрат желатин)

Отже, проведений етап дослідження показав, що зв'язані фракції обох досліджуваних гідробіонтів містили активні гідролітичні ферменти, здатні розщеплювати фібриноген та желатин. Метою наступного етапу дослідження було виділити з отриманих на попередньому етапі фракцій ферменти з максимальним збереженням їх структурних та функціональних характеристик. Для цього використано хроматографію, що поділяє за розмірами. Поділ фракції *P. corrugatus* було проведено на колонці з носієм Superdex 200 PG. Носій характеризується діапа-

зоном поділу від 5 кДа до 600 кДа, що дозволяє ефективно поділити суміш білків у зазначеному діапазоні молекулярних мас. Як вихідний матеріал використано фракцію після етапу очищення методом афінної хроматографії. Було зважено 0,5 г ліофілізату зв'язаної фракції і розчинено у 4 мл буферного розчину 50 мМ трис-НСІ (рН 7,4), що містив 0,07 М NaCl, необхідний для запобігання затримуванню білків із сорбентом. Швидкість потоку становила 0,75 мл/хв. У результаті хроматографічного розділення отримано 5 фракцій (рис. 6).

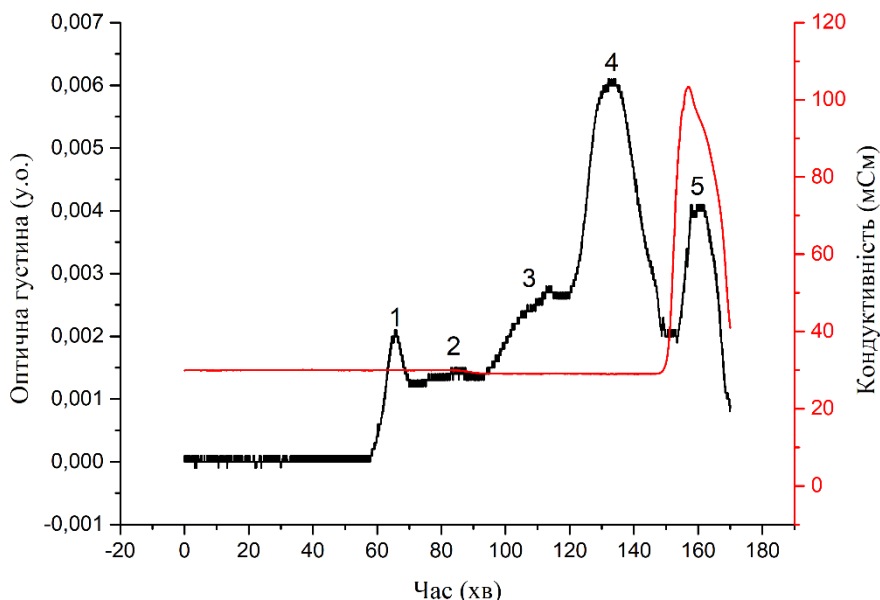


Рис. 6. Хроматограма розділення білків фракції з тканин *P. corrugatus*, одержаної після етапу афінної хроматографії, методом хроматографії, що поділяє за розмірами на колонці з носієм Superdex 200 PG: 1–5 є номерами одержаних фракцій

Для перевірки присутності у фракції активних ферментів застосовано метод ензим-електрофорезу з желатином, заполімеризованим у розділяючий гель, оскільки на попередньому етапі роботи було визначено, що ферменти у зв'язаній фракції виявляли лише желатиналітичну

активність. Аналіз отриманої ензим-електрофореграми (рис. 7) дозволяє зробити висновок про те, що всі отримані на цьому етапі фракції, окрім останньої, містять ферменти з желатиназною активністю.

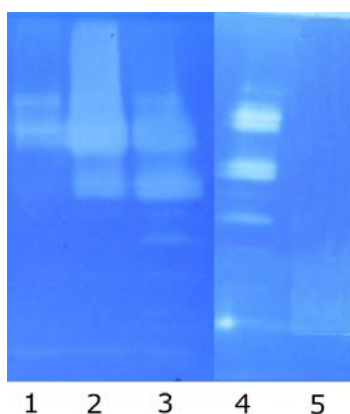


Рис. 7. Ензим-електрофореграма розділення білків *P. corrugatus* у фракціях, отриманих методом хроматографії, що поділяє за розмірами, на колонці з носієм Superdex G 200, субстратний білок желатин. Порядковий номер треку збігається з порядковим номером фракції

Для виділення ферментів з Антарктичного морського їжака використано хроматографію, що поділяє за розмірами на колонці з носієм Superdex 75 PG. Носій дозволяє проводити очищення білків у діапазоні молекулярних мас від 3 до 70 кДа. На колонку, урівноважену 50 мМ трис-НСІ буферним розчином (рН 7,4), наносили зв'язану фракцію. Швидкість потоку складала 0,75

мл/хв, що є оптимальною для ефективного розділення білків проби. У результаті зібрано шість фракцій відповідно до піків, які зображено на рис. 8. Як бачимо, на останньому піці кондуктивність зростала до 100 мСм, що свідчить про вихід небілкових фракцій. З огляду на це, відбирання подальших фракцій є нераціональним.

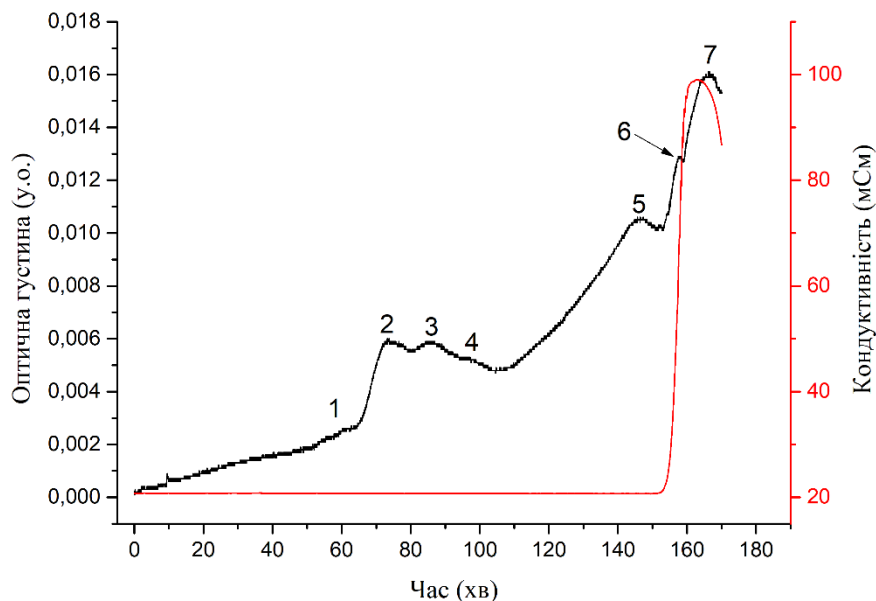


Рис. 8. Хроматограма розділення білків фракції із тканин *S. neumayeri*, одержаної після етапу афінної хроматографії, методом хроматографії, що поділяє за розмірами на колонці з носієм Superdex 75 PG: 1–7 є номерами одержаних фракцій

Отримані фракції аналізувались на наявність ферментативної активності методом ензим-електрофорезу із заповленими у розділюючий гель желатином чи фібриногеном. Отримані результати зображено на рис. 9.

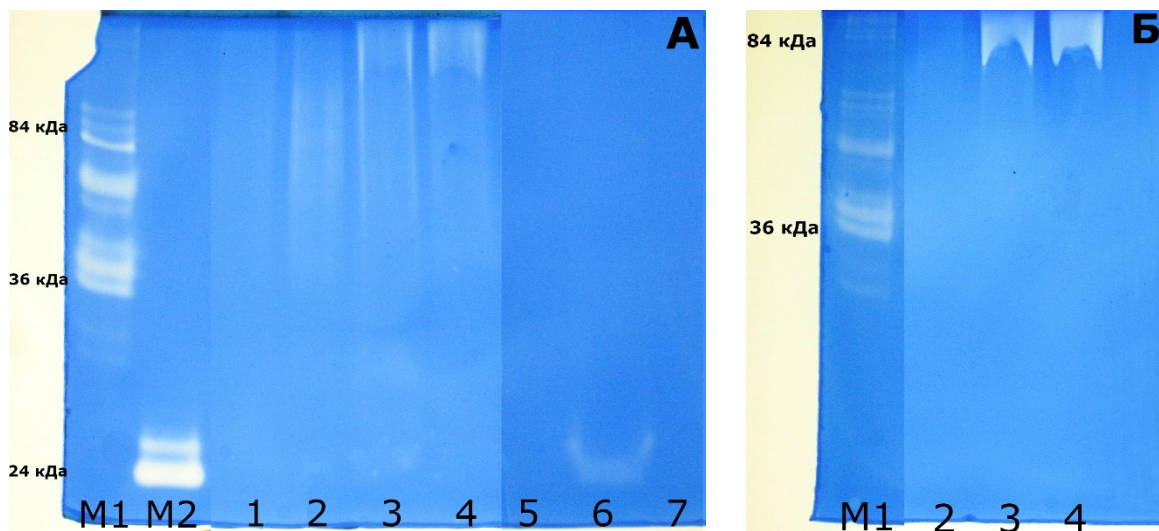


Рис. 9. Ензим-електрофореграма розділення білків *S. neumayeri* у фракціях, отриманих методом хроматографії, що поділяє за розмірами, на колонці з носієм Superdex G 75, субстратні білки – желатин (А) і фібриноген (Б), М1 – плазмін, М2 – трипсин, порядковий номер треку збігається з порядковим номером фракції

Аналізуючи ензим-електрофореграми, отримані при очищенні *S. neumayeri* методом хроматографії, що поділяє за розмірами, можна сказати, що ферментний пул організму налічував молекули, що виявляють як желатинолітичну, так і фібриногенолітичну активності. Желатинолітичну активність було виявлено у 4 фракціях (номер 2–4 і 6). Фракції з 2 по 4 містили високомолекулярні білки з молекулярною масою близько 90 кДа, фракція під номером 6 налічувала лише один білок із молекулярною масою близько 24 кДа. У фракції номер 1 виявлено низьку желатинолітичну активність, що можна пояснити наявністю слідових кількостей ферментів із наступної фракції. Згідно з одержаними результатами, фібриногенолітичні ферменти наявні лише у двох піках (номер 3 і 4), а також присутні у слідовій кількості

у фракції номер 2. Виділені ферменти мають молекулярну масу близько 85 кДа.

Висновки. Отримані результати свідчать, що гідробіонти Антарктичного регіону, зокрема Антарктичний морський їжак *Sterechinus neumayeri* та Антарктична немертина *Parborlasia corrugatus*, потенційно можуть бути використані як джерело протеолітичних ферментів. Двостадійний метод хроматографічного очищення, який поєднує етапи афінної хроматографії та хроматографії, що поділяє за розмірами, є ефективним, простим, відносно дешевим і таким, що може бути оптимізованим для роботи з іншими організмами. Одержані нами результати обґрунтовують доцільність проведення подальших досліджень, спрямованих на детальне вивчення властивостей отриманих ферментів.

Список використаних джерел:

1. Affinity chromatography: principles and methods, 2007. – 157 с. – (GE Healthcare).
2. Gibson R. Antarctic nemerteans: The Anatomy, Distribution and Biology of *Parborlasia corrugatus* (McIntosh, 1876) (Heteronemertea, Lineidae) / R. Gibson // Biology of the Antarctic Seas XIV. – 1983. – № 39. – С. 289–316.
3. Gladun D. V. Physico-chemical and catalytic properties of trypsin-like and fibrinogenolytic enzymes from Antarctic sea scallop *Adamussium colbecki*: dis. cand. of biol. sciences: 03.00.04 / Gladun D. V. – Kyiv, 2017. – 195 с.
4. Klomklao S. Digestive proteinases from marine organisms and their applications / S. Klomklao // Songklanakarin J. Sci. Technol. – 2008. – № 30. – С. 37–46.
5. Oil from Antarctic krill (*Euphausia superba*) facilitates bone formation in dexamethasone-treated mice / L. Mao, F. Wang, Y. Li et al. // Food Sci Biotechnol. – 2018. – № 28. – С. 539–545.
6. Improved silver staining protocols for high sensitivity protein identification using matrix-assisted laser desorption/ionization-time of flight analysis / E. Mortz, T. N. Krogh, H. Vorum, A. Görg // Proteomics. – 2001. – № 1. – С. 1359–1363.
7. Ostapchenko L. Enzyme electrophoresis method in analysis of active components of haemostasis system / L. Ostapchenko, O. Savchuk, N. Burlova-Vasilieva // Advances in Bioscience and Biotechnology. – 2011. – № 2. – С. 20–26.
8. Pearce J. S. Food, reproduction and organic constitution of the common antarctic echinoid *Sterechnus neumayeri* (meissner) / J. S. Pearce, A. C. Giese // Biological Bulletin. – 1966. – № 130. – С. 387–401.
9. New fibrinogenase isolated from marine hydrobiont *Adamussium colbecki* / N. Raksha, D. Gladun, T. Vovk et al. // Journal of Biochemistry International. – 2016. – № 3. – С. 9–18.
10. Peptides from Antarctic Krill (*Euphausia superba*) improves osteoarthritis via inhibiting HIF-2 α mediated death receptor apoptosis and metabolism regulation in osteoarthritis mice / K. Wang, Y. Li, Y. Dai et al. // J. Agric. Food Chem. – 2019. – № 67. – С. 3125–3133.
2. Gibson R. Antarctic nemerteans: The Anatomy, Distribution and Biology of *Parborlasia corrugatus* (McIntosh, 1876) (Heteronemertea, Lineidae). Biology of the Antarctic Seas XIV. 1983;39(4):289-316.
3. Gladun DV. Physico-chemical and catalytic properties of trypsin-like and fibrinogenolytic enzymes from Antarctic sea scallop *Adamussium colbecki* [dissertation]. Kyiv; Taras Shevchenko National University of Kyiv; 2017. Ukrainian.
4. Klomklao S. Digestive proteinases from marine organisms and their applications. Songklanakarin J. Sci. Technol. 2008;30(1):37-46.
5. Mao L, Wang F, Li Y, Dai Y, Liu Y, Wang J, Xue C. Oil from Antarctic krill (*Euphausia superba*) facilitates bone formation in dexamethasone-treated mice. Food Sci Biotechnol. 2018;28(2):539-545.
6. Mortz E, Krogh TN, Vorum H, Görg A. Improved silver staining protocols for high sensitivity protein identification using matrix-assisted laser desorption/ionization-time of flight analysis. Proteomics. 2001;1(11):1359-63.
7. Ostapchenko L, Savchuk O, Burlova-Vasilieva N. Enzyme electrophoresis method in analysis of active components of haemostasis system. Advances in Bioscience and Biotechnology. 2011;2(1):20-26.
8. Pearce JS, Giese AC. Food, reproduction and organic constitution of the common antarctic echinoid *Sterechnus neumayeri* (meissner). Biological Bulletin. 1966;130(3):387-401.
9. Raksha N, Gladun D, Vovk T, Savchuk O, Ostapchenko L. New fibrinogenase isolated from marine hydrobiont *Adamussium colbecki*. Journal of Biochemistry International. 2016;3(1):9-18.
10. Wang K, Li Y, Dai Y, Han L, Zhu Y, Xue C, Wang P, Wang J. Peptides from Antarctic Krill (*Euphausia superba*) improves osteoarthritis via inhibiting HIF-2 α mediated death receptor apoptosis and metabolism regulation in osteoarthritis mice. J. Agric. Food Chem. 2019;67(11):3125-33.

Надійшла до редколегії 6.05.19

Отримано виправлений варіант 7.06.19

Підписано до друку 7.06.19

Received in the editorial 6.05.19

Received a revised version on 7.06.19

Signed in the press on 7.06.19

Reference

1. GE Healthcare Bio-Sciences AB. Affinity chromatography: principles and methods. Uppsala; 2007. 159 p.

M. Абрамова, студ., Н. Ракша, канд. биол. наук
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

ОПТИМИЗАЦИЯ МЕТОДОЛОГИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ К ВЫДЕЛЕНИЮ ЦЕЛЕВЫХ БЕЛКОВ ИЗ МОРСКИХ ГИДРОБИОНТОВ АНТАРКТИЧЕСКОГО РЕГИОНА

Ферменты из организмов, адаптированных к существованию при низких температурах среды обитания, привлекают значительное внимание ученых как потенциально перспективные объекты не только с практической точки зрения, но и как ценные инструменты для проведения фундаментальных исследований. Это обусловлено необычными условиями среды обитания (низкая температура, высокое гидростатическое давление, слабое освещение), а также значительным уровнем экономической рентабельности, который предопределен широкой распространенностью морских гидробионтов и высокой продуктивностью психрофильных ферментов по сравнению с их мезо- и термофильными аналогами. О целесообразности использования гидробионтов Антарктического региона *Parborlasia corrugatus* и *Sterechnus neumayeri*, как источника для получения отдельных ферментов, свидетельствуют результаты энзим-электрофоретического анализа общего экстракта тканей гидробионтов, согласно которым, общий экстракт содержал ряд ферментов, которые проявляли активность в отношении желатина и фибриногена. В результате комбинации нескольких хроматографических стадий, которые включали аффинную хроматографию на колонке с носителем Blue Sepharose 6 FF и гель-фильтрации на колонках с носителями Superdex 75 PG и Superdex 200 PG из общего экстракта тканей гидробионтов были получены фракции гидролитических ферментов. Из общего экстракта тканей обоих исследуемых гидробионтов было выделено 4 фракции, которые проявляли желатиназную активность. Также из тканей гидробионта *Sterechnus neumayeri* было выделено фракцию, содержащую высокомолекулярные ферменты, способные расщеплять фибриноген. Разработанная методика двухстадийной хроматографии может быть использована в дальнейшем как основа для оптимизации получения ферментов аналогичного спектра действия из других объектов.

Ключевые слова: гидробионты Антарктического региона, хроматография, электрофорез.

M. Abramova, stud., N. Raksha, Ph.D
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

DEVELOPMENT OF METHODOLOGICAL APPROACHES TO THE PURIFICATION OF TARGET PROTEINS FROM MARINE HYDROBIONTS OF ANTARCTIC REGION

Enzymes from organisms that are adapted to the existence at low temperatures attract significant attention of scientists as a perspective objects not only on a practical point of view, but also as a valuable tools for conducting basic research. This is due to unusual environmental conditions (low temperature, high hydrostatic pressure, low illumination), as well as a significant level of economic profitability due to the widespread of marine hydrobionts and high efficiency of psychrophilic enzymes in comparison with their mesophilic and thermophilic analogues. The expediency of using the hydrobionts of the Antarctic region *Parborlasia corrugatus* and *Sterechnus neumayeri* as a source for producing individual enzymes was indicated by the results of electrophoretic analysis of enzymes from hydrobionts tissues extract, so it was concluded that the total extract contained a number of enzymes that were active with gelatin and fibrinogen. As a result of a combination of several chromatographic stages, which included affinity chromatography on Blue Sepharose 6 FF column and size exclusion chromatography on Superdex 75 PG and Superdex 200 PG columns, from the total hydrobiont tissue extract were obtained fractions of hydrolytic enzymes. From the total tissues extract of both hydrobionts which was explored were isolated 4 fractions which showed gelatinase activity. Also from the tissues of *Sterechnus neumayeri* a fraction containing high-molecular enzymes capable of cleaving fibrinogen was isolated. The developed method of two-stage chromatography can be used further as a basis for optimizing the obtaining of enzymes of a similar spectrum of action from other objects.

Key words: hydrobionts of Antarctic region, chromatography, electrophoresis.

УДК581.4:[582.94:582.099]

С. Ковтун-Водяницька, канд. біол. наук, наук. співроб.
Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України, Київ, Україна

ОСОБЛИВОСТІ ЖИТТЄВОГО ЦИКЛУ *ISODON JAPONICUS* VAR. *GLAUSOCALYX* (LAMIACEAE) ЗА ІНТРОДУКЦІЇ НА ПІВНОЧІ ПРАВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

У Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України (відділ культурної флори), що розташований на півночі правобережжя лісостепової зони, проводяться інтродукційні випробування рослин видів роду *Isodon* (Schrad. ex Benth.) Spach. Представники цього роду за кількістю видів найбільш зосереджені в Східній Азії – Китаї, Кореї та Японії, де відомі здавна як лікарські рослини і використовуються в народній медицині, зокрема, для лікування онкологічних захворювань. В Україні рід *Isodon* маловідомий. Протягом 2012–2018 років об'єктом комплексних досліджень був *Isodon japonicus* (N. Z. Burm) Hara var. *glaucocalyx* (Maxim.) H.W. Li. У статті представлено результати вивчення великого життєвого циклу вказаного виду рослин за інтродукції. Для встановлення вікових періодів та станів рослин застосовано класичні методичні підходи. В описовій частині роботи подано ключові морфологічні ознаки, які відображають зміни в пагоновій та кореневій системах, котрих зазнає рослина за життя. Протягом періоду досліджень з'ясовано, що особини *I. japonicus* var. *glaucocalyx* проходять прегенеративний і генеративний періоди розвитку та всі вікові стани, їм відповідні. Установлено, що для проростків характерна наявність двох сім'ядольних листочків ниркоподібної форми, які мають виїмку на верхівці, і фрагментарне здерев'яніння корінця, що є доволі рідкісним явищем. Ювенільні рослини втрачають сім'ядольні листочки, пагін з округлого стає чотиригранним, головний корінь потовщується. В імагунних рослин пагін витягується за рахунок подовження міжвузлів, листки набувають ознак та розмірів справжніх. У рослин віргінільного стану розвиваються пагони другого порядку, починає формуватися кореневище. Для молодих генеративних особин характерна наявність 2–3 пагонів, розвиток пари скелетних коренів, початок формування каудекса. Цей віковий стан розпочинається для переважної більшості особин на першому році життя. Дорослі генеративні рослини досягають максимуму в розвитку пагонової та кореневої систем: мають 3–5 вегетативно-генеративних пагонів, багатоголовий щільний каудекс. Весняне відростання відбувається: із бруньок поновлення – вегетативно-генеративні пагони, сплячих бруньок – вегетативні пагони, та із бруньок плагіотропних кореневищ – парціальні однопагонові рослини. Цей віковий стан триває три роки. Віковий стан старих генеративних особин розпочинається із шостого року життя рослин і характеризується затуханням органотворчих процесів. Це призводить до ослаблення пагонової і кореневої систем та до деструктивних незворотних змін останньої.

Ключові слова: інтродукція, онтоморфогенез, *Isodon*, характерні ознаки.

Вступ. Рід *Isodon* (Schrad. Ex Benth.) Spachrodini Lamiaceae Lindl. за останнім таксономічним зведенням налічує 117 видів [1]. Найбільш широко представлений у нативній флорі Китаю (77 таксонів), а також у флорі Кореї (7) та Японії (7) [2–4]. Рослини роду цінуються за широким спектром лікувальних властивостей, які виявляють завдяки комплексу біологічно активних сполук, наявних в надземній та підземній частинах. Вони здавна використовуються в народній медицині зазначених країн як антибактеріальний, протиперітний, протизапальний і антигельмінтний засіб, а головне – у боротьбі з онкологічними захворюваннями, проте відомостей щодо їхнього культивування обмаль [5–10]. Заготівля сировини проводиться переважно в місцях природного зростання рослин.

Для культурної флори України види роду *Isodon* в цілому та, зокрема, *Isodon japonicus* (N. Z. Burm) Hara var. *glaucocalyx* (Maxim.) H.W. Li., на сьогодні є практично невідомі, проте, вважаючи на корисні властивості, їх інтродукція була б доцільною. Тому важливою ланкою в інтродукційних випробуваннях постають питання розвитку рослин у нових кліматичних і орографічних умовах, особливостях, які виникають на морфологічному і фізіологічному рівнях під час проходження життєвого циклу, прояву лабільності та здатності адаптуватися. Обізнаність зі специфічними віковими змінами рослин у процесі онтоморфогенетичного розвитку за інтродукції в північній частині Правобережного Лісостепу дозволить у подальшій роботі оцінити адаптаційний потенціал та обрати раціональний підхід у способах вирощування, прийомах догляду та в терміні експлуатації насаджень *I. japonicus* var. *glaucocalyx*.

Матеріали і методи. Дослідження проведено в Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України (НБС) у рамках колекції нетрадиційних ефіроносних рослин відділу культурної флори. Об'єктами інтродукційного випробування слугували різновікові особини *I. japonicus* var. *glaucocalyx*, отримані з насінно-

го матеріалу в умовах відкритого ґрунту. Дослідницька робота тривала протягом 2012–2018 років.

Мета роботи – дослідити великий життєвий цикл та встановити закономірності індивідуального розвитку рослин *I. japonicus* var. *glaucocalyx* за інтродукції в умовах північної частини Правобережного Лісостепу України.

Виявлення характерних якісних ознак біологічного віку особин та періодизацію відповідно до них вікових станів виконано згідно із класичними роботами з дослідження онтоморфогенетичного розвитку рослин [11–14]. Під час виконання описової частини роботи використано сучасну термінологію з морфології рослин [15–19].

Результати та їх обговорення. В умовах Правобережного Лісостепу України інтродукцію представників роду *Isodon* розпочато з *I. japonicus* var. *glaucocalyx*. Це багаторічна трав'яниста полікарпічна рослина. За своїм феноритмотипом належать до весняно-літньозелених видів. За життєвою формою – гемікриптофіт, надземна пагонова система якого відмирає щороку на зимовий період до зони поновлення. Коренева система довгокореневищно-стрижнева, має багатоголовий каудекс. За інтродукційного випробування в НБС розмножується вегетативним і насінним способами, проте через обмежувальну дію температурного фактора стабільно отримувати насіння власної репродукції досі не вдалося: зав'язування насіння спостерігається щороку, однак укрій рідко воно дозріває. Винятком стали 2014 і 2018 роки, завдяки сприятливому осінньому періоду за температурними показниками та вологозабезпеченням. Така особливість виключає стабільне розмноження рослин *I. japonicus* var. *glaucocalyx* насінням власної репродукції, хоча є цілком прийнятною із залученого через систему Index Seminum стороннього матеріалу. Рекомендованим способом розмноження для різновиду за даних умов зростання є вегетативний – фрагментами кореневої системи рослин 3–4-річного віку, які мають по кілька бруньок.

За інтродукції в НБС у великому життєвому циклі *I. japonicus* var. *glaucocalyx* виділено три повноцінні пе-

ріоди – латентний, прегенеративний і генеративний, які тісно пов'язані із сезонною ритмікою розвитку рослин у даних умовах.

Латентний період.

Починається у плодах. Плід – ценобій, який після досягання містить максимально 4 ереми (насінини) яйцеподібною форми, коричневого чи сіро-коричневого кольору, 1,3–1,6 мм завдовжки. Поверхня еремів може нагадувати мережку у вигляді неправильних ліній темно-бурого кольору.

Прегенеративний період.

Проростки. Польова схожість насіння спостерігається на 8–22 добу і залежить від умов зволоження і теплозабезпечення. В умовах закритого ґрунту, за оптимальних умов, сході з'являються на 4-й день. Поява сходів, зазвичай, стрімка і дружна. Проростання надземне. Рослини однопагонові, із 2 сім'ядольними листками 4–6 мм завдовжки, ниркоподібною форми, із виїмкою на верхівці. Проростки мають гіпокотиль і корінець. Коренева шийка маловиразна. Після повного виходу на поверхню ґрунту відразу розгортається перша пара справжніх листочків. Інколи замість двох листочків можлива поява лише одного. Листок простий, опушений, серцеподібний: має по 5 зубців із боків, верхівка тупа; жилкування перисто-сітчасте. Уся надземна частина густо опушена простими волосками. Гіпокотиль виражений, блідо-рожевого кольору. Головний корінець стрижневий, галузиться, має 4–8 розвинених бічних коренів, які, у свою чергу, можуть галузитися на корені наступних порядків. Це дозволяє рослині гарно закріпитися у ґрунті. Висота рослин цього вікового стану складає 28–40 мм, довжина кореневої системи – 38–53 мм. Іноді спостерігається на окремих проростках здерев'яніння (тією чи іншою мірою) окремих ділянок кореневої системи. Така особливість притаманна й іншому виду роду – *Isodon excisus* (Maxim.) Kudo (syn. *Rhabdosia excisa* (Maxim.) N. Hara, як зазначається в літературі [20].

Ювенільні рослини. Характерною ознакою початку ювенільного вікового стану є відмирання сім'ядольних листків. Рослини однопагонові, заввишки 3–10 см. Число пар листків налічує 2–4. Пагін набуває ознак чотиригранності. Головний корінь потовщується і починає виділятися серед бічних.

Іматурні рослини. Однопагонові. Спостерігається подовження міжвузлів. Листок набуває вигляду, як у дорослої особини, – серцеподібний із відтягнутою гострою верхівкою, край листової пластинки виразно городчастий, жилкування перисто-петлеподібне, бічні жилки (4–5 пар) закінчуються петлеподібними суцільно зімкненими лініями вздовж краю пластинки. У пазухах листків стають помітними пазушні бруньки. Головний корінь продовжує потовщуватися, зростає кількість бічних коренів.

Віргінільні. Починають розвиток в акропетальному напрямку пазушні бруньки, які утворюють пагони другого порядку мають по 2–3 міжвузля. Внизу вегетативного ортотропного пагона спостерігається потовщення та розвиток додаткових, щільно розміщених, коренів. Базальна частина кореня продовжує потовщуватися, кількість бічних коренів збільшується, локалізуючись, переважно, нижче потовщення. Починає формуватися кореневище. Зона переходу стебла в корінь, тобто коренева шийка – витягується, дерев'яніє і формується стебло-корінь, який безпосередньо переходить у головний корінь. У подальшому, завдяки контрактильній діяльності головного кореня рослина втягується в ґрунт.

Генеративний період.

Молоді генеративні. Зазвичай, до генеративного періоду розвитку особини *I. Japonicus* var. *Glaucocalyx* в

умовах НБС переходять на першому році життя, проте окремі рослини можуть залишатися віргінільними. Для більшості рослин стан молодих генеративних особин триває перші два роки життя. На другий рік вегетації рослина утворює 2–3 ортотропні пагони. Висота рослин у цей час сягає 53–95 см. У кореневій системі відбуваються зміни: формується 1–2 скелетні корені, на початку осені у зоні стеблокореня закладаються зимуючі бруньки поновлення та на потовщеній частині головного кореня – сплячі бруньки. Починає формуватися каудекс: надземна трав'яниста частина стебла восени відмирає, а менша, здерев'яніла частина, яка є верхівкою стеблокореня, залишається у вигляді резиди, на якій закладаються бруньки відновлення. Із цих бруньок у наступному сезоні розвиваються нові надземні пагони. Згодом це призводить до того, що резиди різних років формують у сукупності багатоголовий каудекс, який є складовою кореневої системи і притаманний середньовіковим генеративним особинам. У цьому віковому стані процеси пагоно- і коренеутворення є переважаючими у рослини.

Середньовікові генеративні (рис. 1). В умовах НБС стан середньовікових генеративних особин триває із 3-го року життя рослин до 5-го року включно. Перебуваючи в цьому віковому стані рослини демонструють максимальний розвиток органів, за рахунок чого зростають показники сировинної продуктивності. Одна рослина має 3–5 генеративних пагонів, що розвиваються із бруньок відновлення, і 2–3 вегетативних – із сплячих бруньок, розміщених низу, близько до потовщеної частини головного кореня. Під час сезонного розвитку потужний ріст рослин триває протягом червня–серпня. Із другої декади червня до першої декади липня спостерігається стрімкий розвиток бічних пагонів. Висота рослин зростає до 105–175 см, кількість міжвузлів нараховує 15–25 штук, стебло потовщується – при основі його діаметр досягає 1 см. Листки набувають стабільних лінійних розмірів: листової пластинки завдовжки – до 14 см, завширшки – до 9 см, довжина черешка – у межах 3 см. Жилкування добре виражене. Край пластинки (кольорова облямівка) та жилки, особливо на адаксіальному боці мають пурпурово-фіолетове забарвлення, яке наприкінці літа поширюється практично на всю пластинку. При порівнянні формацій листків у інтродуцентів розбіжності у формах між ними не виявлено, тобто вона є морфологічно стабільною. У середньовіковому генеративному стані структурним функціональним модулем пагонової системи рослин є вегетативно-генеративний пагін.

Бутонізація та цвітіння рослин у запропонованих умовах зростання припадає на вересень–жовтень: протягом першої–другої декад вересня розпочинається бутонізація, із кінця вересня – цвітіння, із другої декади жовтня – плодоношення. У цей час рослина практично втрачає оліснення, незначна частина листків залишається у верхній третині пагона та повністю забарвлюється у жовто-червоний та фіолетовий кольори.

За інтродукції у Правобережному Лісостепу фенологічні фази – цвітіння і плодоношення – значно зміщуються. Для порівняння – у дикорослих популяціях у межах природних ареалів особини *I. japonicus* var. *glaucocalyx* квітнуть улітку протягом липня–серпня, плодоносять – із вересня до кінця жовтня.

Під час цвітіння висота інтродукованих рослин складає 1,8–2 м, з яких флоральна частина становить 43–86 см. Квітки дрібні, блідо-синього кольору, зібрані у суцвіття типу волотей. Особливістю видів цього роду та, зокрема *I. japonicus* var. *glaucocalyx*, є будова квітки, яка у процесі розвитку повертається навколо своєї осі на 180° і таким чином її нижня губа займає верхнє положення вздовж вертикальної осі.



Рис. 1. *Isodon japonicus* var. *Glaucocalyx* в умовах інтродукції:
а – навесні, б – влітку, с – восени

У другій половині вегетаційного сезону ортотропні пагони іноді стають висхідними і за тривалого вологого періоду із частими туманами можуть утворювати додаткові корені в місцях стику з поверхнею ґрунту. Ці ділянки пагонів завдовжки 5–10 см мають щільно розміщені корені, які доволі міцно закріплюються за верхній прошарок ґрунту.

Рослини припиняють вегетацію при зниженні температури до 6 °С, при 0 °С повітря і нижче – повністю скидають листки, а кінці пагонів та суцвіття всихають. Тобто, рослини *I. japonicus* var. *glaucocalyx* вимушено завершують вегетацію у фазі цвітіння чи початку плодоношення.

Коренева система рослин у цьому віковому стані представлена потужним компактным багатоголовим здерев'янілим каудексом. Каудикили (гілки каудекса) розміщені щільно. Компактність формується за рахунок близького розміщення щорічних монокарпічних пагонів. Головний корінь здерев'янілий, виразно потовщений у

базальній зоні. Також сформована система розгалужених кореневищ, які пов'язані з каудексом і головним коренем. Цей конгломерат, який власне й утворює кореневу систему, доволі щільний, із переплетенням скелетних бічних коренів. Можуть спостерігатися невеликі ділянки потемніння та некрозу тканин, але процеси новоутворення і відмирання врівноважені.

Щорічне весняне відростання рослин відбувається трьома шляхами – із бруньок поновлення, розміщених у зоні виходу річних пагонів – на здерев'янілій базальній частині минулорічних пагонів (резид), які є складовою стеблокореня (1), за рахунок сплячих бруньок, локалізованих на тілі головного кореня в зоні його потовщення (2) та, іноді, із бруньок на бічних гіпогіогенних плагіотропних кореневищах (3), із яких розвиваються дочірні парціальні рослини, проте протягом вегетаційного сезону вони не переходять у генеративну рослину (рис. 2).

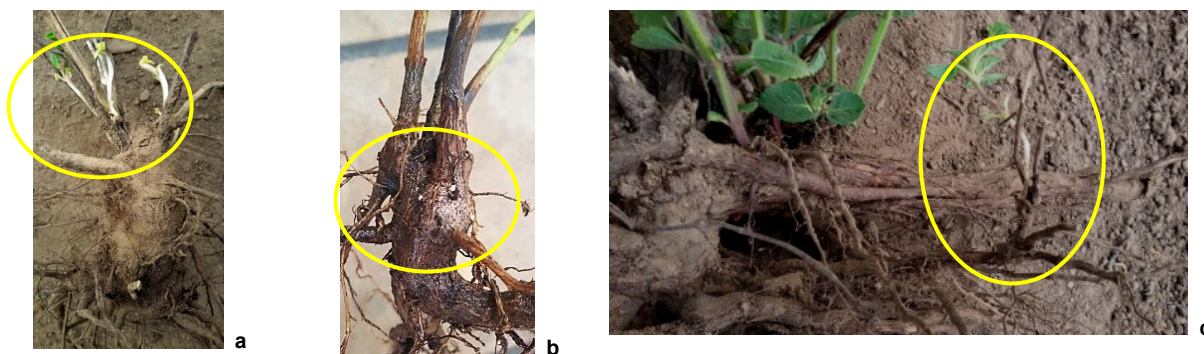


Рис. 2. Шляхи біологічного поновлення особин *Isodon japonicus* var. *Glaucocalyx* за інтродукції:
а – із бруньок поновлення, б – зі сплячих бруньок, с – із бруньок плагіотропного кореневища

Старі генеративні. Цей віковий стан розпочинається з 6-го року життя рослин. Надземна частина рослин утрачає потужність. Відмічаються вікові зміни і в кореневій системі – поряд із функціональними ділянками з'являються деструктивні з порожнинами та мертвими тканинами. Діючими залишаються кілька голів каудекса,

з яких розвиваються одиночні пагони, решта каудикул відмирає (рис. 3). У верхній частині каудекс стає нещільним. У цілому, ослаблення загонової та кореневої систем свідчить про те, що процеси відмирання переважають над органотворчими.

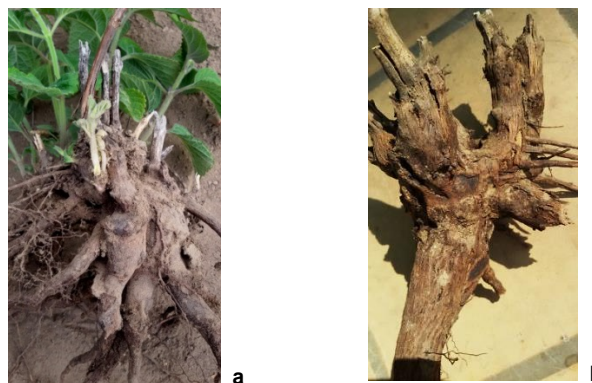


Рис. 3. Коренева система старих генеративних особин *Isodon japonicus* var. *glaucocalyx*: а – часткова деструкція, б – повна руйнація

Висновки. Протягом 2012–2018 років досліджено життєвий цикл та встановлено особливості онтоморфогенетичного розвитку рослин *I. japonicus* var. *glaucocalyx* в умовах північної частини Правобережного Лісостепу України як об'єкта комплексних інтродукційних випробувань в НБС ім. М.М. Гришка НАН України. За вказаний термін досліджень для рослин встановлено та описано три онтогенетичні періоди – латентний, прегенеративний і генеративний. Виявлено, що за даних умов зростання прегенеративний період розвитку інтродуктивних триває, зазвичай, рік, проте окремі особини перебувають у ньому два роки. Це свідчить про швидкий темп розвитку рослин. Генеративний період триває впродовж наступних шести років. Подальші дослідження дозволять установити завершальні періоди розвитку рослин та за підсумковими результатами класифікувати тип онтогенезу *I. japonicus* var. *glaucocalyx* за умови інтродукції.

З погляду використання цього виду рослин як сировинного об'єкта, бачимо, що доцільно використовувати рослини середньовікового генеративного стану, в яких переважають органотворчі процеси, спостерігається максимально потужний розвиток надземної та підземної частин.

Список використаних джерел:

1. APGIII. URL: www.theplantlist.org
2. Genus *Isodon*. Flora of China. URL: <http://www.efloras.org>
3. Ma Y., Kim S. Morphological diagnostic characters of *Isodon* (Lamiaceae) in Korea / Y. Ma, S. Kim // Korean Journal of Plant Taxonomy, 2014.
4. Development of microsatellite markers for *Isodon longitubus* (Lamiaceae) / T. Yamashiro, A. Yamashiro, A. Dohzono, M. Maki, 2013. URL: www.ucbi.nlm.nih.gov
5. Chemical constituents of *Rabdosia japonica* var. *glaucocalyx* and their anti-complementary activity / Y. Shi, X. Nai-yu, C. Chun-iun et al. // China Journal Of Chinese Materia Medica, 2012.
6. Jin Y.R. Studies on chemical constituents in the roots of *Rabdosia japonica* (Burm.f.) Hara var. *glaucocalyx* (Maxim) Hara / Y.R. Jin, M.Y. Gui., B.Z. Wang // China Journal Of Chinese Materia Medica, 2000.
7. Traditional Chinese Medicine / From Iberis Amara to Ixora Chinen-sis. URL: www.wikibooks.org
8. Cytotoxicity and Pharmacogenomics of Medicinal Plants from Traditional Korean Medicine / V. Kuetet et al. Evidence-based Complementary and Alternative Medicine. 2013. URL: <http://www.hindawi.com>
9. Larvicidal activity of *Isodon japonicus* var. *glaucocalyx* (Maxim) H.W. Li essential oil to *Aedes aegypti* L. and its chemical composition / X.C. Liu, Q.Y. Liu, L. Zhou, Z.L. Liu // Tropical journal of Pharmaceutical research, 2014.
10. *Rabdosia japonica* var. *glaucocalyx* flavonoids fraction attenuates lipopolysaccharide – induced acute lung injury in mice / C.-J. Chu, N.-y Xu, X.-L. Li, L. Xia et al. // Evidence-based Complementary and Alternative Medicine, 2014.
11. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. – 1950. – Сер. 3. – Вып. 6. – С. 7–204.
12. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. Методические рекомендации / И. П. Игнатьева. – М.: ТСХА, 1983. – 56 с.
13. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М.: Советская наука, 1952. – 392 с.
14. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений / В. О. Казарян. – Ереван, 1959. – 428 с.
15. Онтогенетический атлас лекарственных растений: учеб. пособие. Т. III. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2002. – 280 с.
16. Иллюстрированный довідник з морфології квіткових рослин: навч.-метод. посіб. / С. М. Зіман, С. Л. Мосіякін, Д. М. Гродзинський та ін. – К.: Фітосоціоцентр, 2012. – 176 с.
17. Словник української біологічної термінології. – К.: КММ, 2012. – 744 с.
18. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / под. ред. член-корр. АН СССР П. А. Баранова. – М.-Л., 1962. – С. 39–54.
19. Типи пагонів видів родини губоцвітих (Lamiaceae) флори України та їхня екобіоморфологічна характеристика / Й. Берко // Праці Наукового товариства ім. Шевченка. – Львів, 2008. – Т. XXIII: Екологічний збірник. Дослідження біотичного й ландшафтного розмаїття та його збереження. – С. 146–155.
20. Безделева Т. А. Биоморфологические адаптации травянистых растений к условиям обитания в кедрово-широколиственных лесах / Т. А. Безделева // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2015. – Вып. 13. – С. 49–65.

Reference

1. APGIII. URL: www.theplantlist.org
2. Genus *Isodon*. Flora of China. URL: <http://www.efloras.org>
3. Ma Y., Kim S. Morphological diagnostic characters of *Isodon* (Lamiaceae) in Korea // Korean Journal of Plant Taxonomy, 2014.
4. Development of microsatellite markers for *Isodon longitubus* (Lamiaceae) // 2013. URL: www.ucbi.nlm.nih.gov
5. Y. Shi, X. Nai-yu, C. Chun-iun, Z. Jian et al. Chemical constituents of *Rabdosia japonica* var. *glaucocalyx* and their anti-complementary activity // China Journal Of Chinese Materia Medica, 2012.
6. Jin Y.R., Gui M.Y., Wang B.Z. Studies on chemical constituents in the roots of *Rabdosia japonica* (Burm.f.) Hara var. *glaucocalyx* (Maxim) Hara // China Journal Of Chinese Materia Medica, 2000.
7. Traditional Chinese Medicine / From Iberis Amara to Ixora Chinen-sis. URL: www.wikibooks.org
8. V. Kuetet et al. Cytotoxicity and Pharmacogenomics of Medicinal Plants from Traditional Korean Medicine // Evidence-based Complementary and Alternative Medicine. 2013. URL: <http://www.hindawi.com>
9. Larvicidal activity of *Isodon japonicus* var. *glaucocalyx* (Maxim) H.W. Li essential oil to *Aedes aegypti* L. and its chemical composition / X.C. Liu, Q.Y. Liu, L. Zhou, Z.L. Liu // Tropical journal of Pharmaceutical research, 2014.
10. C.-J. Chu, N.-y Xu, X.-L. Li, L. Xia et al. *Rabdosia japonica* var. *glaucocalyx* flavonoids fraction attenuates lipopolysaccharide – induced acute lung injury in mice // Evidence-based Complementary and alternative Medicine, 2014.
11. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Труды Ботан. ин-та АН СССР. – 1950. – Сер. 3. – Вып. 6. – С. 7–204.
12. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. Методические рекомендации / И. П. Игнатьева. – М.: ТСХА, 1983. – 56 с.
13. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М.: Советская наука, 1952. – 392 с.
14. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений / В. О. Казарян. – Ереван, 1959. – 428 с.
15. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. III. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2002. – 280 с.
16. Иллюстрированный довідник з морфології квіткових рослин: Навч.-метод. пос. С. М. Зіман, С. Л. Мосіякін, Д. М. Гродзинський та ін. – К., 2012. – 176 с.

17. Slovník ukrajinštiny bioložických terminů. – K., 2012. – 744 s.
 18. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Stebel' i koren' / Pod. Red chlen-korr. AN SSSRP. A. Baranova. – M.-L., 1962. – S. 39-54.
 19. Typy pahoniv vydiv rodyny hubotsvitykh (Lamiaceae) flory Ukrainy ta yikhnia ekobiomorfologichna kharakterystyka / Y. Berko // Pratsi Naukovoho tovarystva im. Shevchenka. – Lviv, 2008. – T. XXIII: Ekologichniy zbirnyk. Doslidzhennia biotychnoho y landshaftnoho rozmaittia ta yoho zberezhenia. – S. 146-155.

20. Bezdeleva T.A. Biomorfologicheskiye adaptatsii travyanistykh rasteniy k usloviyam obitaniya v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh / T.A. Bezdeleva // Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN. – 2015, Vyp. 13. – S. 49-65.

Надійшла до редколегії 6.05.19
 Отримано виправлений варіант 7.06.19
 Підписано до друку 7.06.19

Received in the editorial 6.05.19
 Received a revised version on 7.06.19
 Signed in the press on 7.06.19

С. Ковтун-Водяницкая, канд. биол. наук, науч. сотр.
 Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины, Киев, Украина

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *ISODON JAPONICUS* VAR. *GLAUCOCALYX* (LAMIACEAE) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА СЕВЕРЕ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

В Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины (отдел культурной флоры), который расположен на севере правобережной лесостепной зоны, проводятся интродукционные испытания растений видов рода *Isodon* (Schrad. Ex Benth.) Spach. Представители данного рода по количеству видов наиболее сосредоточены в Восточной Азии – Китае, Корее и Японии, где известны издавна как лекарственные растения и используются в народной медицине, в частности, для лечения онкологических заболеваний. В Украине род *Isodon* малоизвестный. В течение 2012–2018 годов объектом комплексных исследований был *Isodon japonicus* (N. Z. Burm) Hara var. *glaucocalyx* (Maxim.) H.W. Li. В статье представлены результаты изучения большого жизненного цикла данного вида растений при интродукции. Для установления возрастных периодов и состояний растений применены классические методические подходы. В описательной части работы представлены ключевые морфологические признаки, отражающие изменения в побеговой и корневой системах, которые испытывает растение при жизни. В течение периода исследований выяснено, что особи *I. japonicus* var. *glaucocalyx* проходят прегенеративный и генеративный периоды развития и все возрастные состояния, им соответствующие. Установлено, что для проростков характерно наличие двух семядольных листочков почковидной формы, имеющих выемку на верхушке, и фрагментарное одревеснение участков корешка, что является довольно редким явлением. Ювенильные растения теряют семядольные листочки, побег из округлого становится четырехгранным, главный корень утолщается. У имматурных растений побег вытягивается за счет удлинения междоузлий, листья приобретают признаки и размеры настоящих. В виргинильном состоянии у растений развиваются побеги второго порядка, начинает формироваться корневище. Для молодых генеративных особей характерно наличие 2–3 побегов, развитие пары скелетных корней, начало формирования каудекса. Это возрастное состояние начинается для подавляющего большинства особей на первом году жизни. Взрослые генеративные растения достигают максимума в развитии побеговой и корневой систем: имеют 3–5 вегетативно-генеративных побегов, многоголовый плотный каудекс. Весеннее обновление происходит: из почек возобновления – вегетативно-генеративные побеги, спящих почек – вегетативные побеги, и из почек плагиотропных корневищ – парциальные однопобеговые растения. Данное возрастное состояние длится три года. Возрастное состояние старых генеративных особей начинается с шестого года жизни растений и характеризуется затуханием органобразовательных процессов. Это приводит к ослаблению побеговой и корневой систем и к деструктивным необратимым изменениям последней.

Ключевые слова: интродукция, онтоморфогенез, *Isodon*, характерные признаки.

S. Kovtun-Vodyanitska, Ph.D, scientist
 M.M. Gryshko National Botanical Garden National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

FEATURES LIFE CYCLE *ISODON JAPONICUS* VAR. *GLAUCOCALYX* (LAMIACEAE) FOR INTRODUCTION ON THE NORTH OF RIGHT-BANK FORESTSTEPPE OF UKRAINE

In the M.M. Gryshko National Botanical Garden National Academy of Sciences of Ukraine (Department of Cultural Flora), which is located in the north of the right bank of the forest-steppe zone, is being conducted for the introduction tests of plants of the species of the genus *Isodon* (Schrad. Ex Benth.) Spach. Representatives of this genus by number of species are most concentrated in East Asia – China, Korea and Japan, where they have long been known as medicinal plants and are used in traditional medicine, in particular, for the treatment of oncological diseases. In Ukraine, the *Isodon* genus is little known. During 2012–2018, the object of complex research was *Isodon japonicus* (N. Z. Burm) Hara var. *glaucocalyx* (Maxim.) H.W. Li. The article presents the results of studying the large life cycle of this plant species during the introduction. To establish age periods and plant conditions, classical methodical approaches are applied. The descriptive part of the work presents key morphological features that reflect changes in the shoot and root systems that a plant experiences during life. According to the duration of the study period, it was found that individuals of *I. japonicus* var. *glaucocalyx* undergo pregenerative and generative periods of development and all age states corresponding to them. It has been established that seedlings are characterized by the presence of two cotyledon leaves of a renal form, having a notch at the apex, and fragmentary lignification of root sections, which is a rather rare phenomenon. Juvenile plants lose cotyledon leaves, the shoot from the round becomes four-sided, the main root thickens. In immature plants, the shoot is stretched by lengthening the internodes, the leaves acquire the signs and dimensions of the present. In the virginal state, second-order shoots develop in plants, rhizome begins to form. For young generative individuals, there are 2–3 shoots, the development of a pair of skeletal roots, the beginning of the formation of caudex. This age condition begins for the vast majority of individuals in the first year of life. Adult generative plants reach a maximum in the development of the shoot and root systems: they have 3–5 vegetative-generative shoots, many-headed dense caudex. Spring renewal takes place: from the renewal buds – vegetative-generative shoots, dormant buds – vegetative shoots and from the buds of the plagiotropic rhizomes – partial single-shoot plants. This age condition lasts for three years. The age state of old generative individuals begins from the sixth year of plant life and is characterized by attenuation of organ-forming processes. This leads to a weakening of the escapes and root system and to the disruptive irreversible changes of the latter.

Key words: introduction, ontomorphogenesis, *Isodon*, characteristic signs.

УДК 597.3:597.6:598.1:598.2:599 (477-25-751.4)

С. Конякін, канд. геогр. наук, Т. Шупова, канд. біол. наук, Л. Губарь, канд. біол. наук,
Державна установа "Інститут еволюційної екології НАН України", Київ, Україна,
А. Білушенко, канд. біол. наук
Черкаський зоологічний парк, Черкаси, Україна

ХРЕБЕТНІ ТВАРИНИ УРОЧИЩА "ФЕОФАНІЯ"

Урочище "Феофанія" міститься на околиці Києва і репрезентує угруповання корінної діброви з високою щільністю вікових дерев та похідних грабового лісу, остепненою лукою, культурфітоценозами, каскадом ставків, струмком. За період 2012–2018 років виявлено 11 видів риб, 8 земноводних, 7 плазунів, 111 птахів, 29 ссавців. З них 82,0 % видів охороняється на міжнародному рівні, 8,9 % – на державному рівні України, 12,6 % є регіонально рідкісними. У 81 % видів тварин в урочищі відбувається репродуктивний, а у половини з них і весь життєвий цикл. 19 % видового складу птахів (*Aves*) осілі, 58 % прилітають на гніздування, 12 % для годівлі, 9 % на зимівлю, 2 % залітних (*Regulus ignicapillus*, *Nucifraga caryocatactes*). 82,8 % видів ссавців (*Mammalia*) осілі, 10,3 % перелітні (*Pipistrellus nathusii*, *Pipistrellus pygmaeus*, *Nyctalus leisleri*), 6,9 % із нез'ясованим статусом (*Neovison vison*, *Capreolus capreolus*). В урочищі відмічено 12 чужорідних видів. *Carassius gibelio*, *Ctenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix* випущені у ставки з метою зариблення. *Trachemys scripta elegans* випускають до ставків відпочивальники. *Pseudorasbora parva*, *Perccottus glenii*, *Streptopelia decaocto*, *Dendrocopos syriacus*, *Phoenicurus ochruros*, *Serinus serinus*, *Ondatra zibet*, *Pipistrellus kuhlii*, *Neovison vison* проникли в урочище самостійно, із сусідніх біотопів. Негативний вплив на біотопи парку-пам'ятки "Феофанія" з боку рекреантів дещо нівелюється за рахунок просвітницько-виховної роботи з відпочивальниками. Надто актуальною є агітаційна робота, спрямована на виховання правильної поведінки у природі, роз'яснення щодо необхідності охорони всіх видів рослин та тварин, біотопів їх існування та наслідків порушення стійкого розвитку екосистем.

Ключові слова: біотопи лісостепової зони, урочище "Феофанія", *Pisces*, *Amphibia*, *Reptilia*, *Aves*, *Mammalia*, адвентивні хребетні тварини.

Вступ. Нині урбанізація ландшафтів перетворилася з тенденції на світову загрозу, наслідком якої може бути повне знищення природних екосистем. За умов інтенсивного антропогенного впливу на природне середовище відбулися значні зміни умов існування біоти. Це проявляється у забрудненні довкілля, руйнуванні ґрунтового і рослинного покривів, їх фрагментації, що спричиняє порушення потоків речовини, енергії й інформації, трансформацію угруповань рослин та тварин, спрощення їх організації, зниження стійкості, деградацію. Тому проблема збереження біотичного різноманіття як форми існування екосистеми є однією з найважливіших сьогодні [1].

Кожен регіон має свої особливості ландшафтного та біотичного різноманіття. Сприятливе для життя і щільно заселене людьми Центральне Придніпров'я виділяється значною антропогенною трансформацією природно-територіальних комплексів, що істотно завадить відновленню "плівки життя" і потребує добре продуманої і ресурсно-забезпеченої системи заходів [2]. Значні втрати лісових насаджень, зокрема в зелених зонах великих міст за останні два століття, є одним із вирішальних чинників швидких темпів опустелювання, деградації ландшафтів, глобальних змін клімату [3]. Перетворення ландшафтів, що відбувається під впливом діяльності людини, має пряме відношення і до зникнення нечисленних видів тварин, які особливо різко реагують на скорочення місць проживання [4]. Часто результатом дії надмірного антропогенного пресу, є елімінація з угруповань тварин, які не адаптувалися до сусідства людини, аборигенних видів і формування нового угруповання [5]. Вивільнені екологічні ніші займають чужорідні види, уже адаптовані до проживання у трансформованому ландшафті. Упровадження їх у фауну України відбувається шляхом заселення, у першу чергу, урбанізованих біотопів. Збільшення площ населених пунктів сприяє подальшому знищенню природних біотопів і витісненню аборигенних видів. У складі фауни урбанізованих біотопів залишаються в основному види, які здатні адаптуватися до проживання в умовах дії фактора занепокоєння і зміни низки екологічних та етологічних особливостей [6–9]. Така ситуація зумовлює виникнення проблеми збереження біотичного різноманіття на трансформованих територіях.

У населених пунктах парки лісового типу є ядрами середовища перебування тварин, умови яких наближені до природних. Вони надають стації, необхідні багатьом видам для розмноження і добування їжі. Знання видового складу тварин, які їх населяють, обумовлюють дії при ландшафтно-екологічному плануванні територій.

Мета роботи: провести інвентаризацію складу хребетних тварин різних біотопів урочища "Феофанія" та надати заходи збереження їх різноманіття.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Узагальнений видовий склад хребетних тварин урочища "Феофанія" публікується вперше. Перші відомості про фауну хребетних урочища відображено в колективній монографії "Екологія Голосіївського лісу" [10]. Пізніше у наукових виданнях надруковано дані щодо фауни окремих таксономічних груп: земноводних і плазунів [11–12]; птахів [13–14]; ссавців [10; 13; 15; 16–17]. Координування роботи зі складання списку хребетних тварин, опису фізико-географічних особливостей урочища "Феофанія" здійснено С.М. Конякіним. Для укладання картосхеми біотопів урочища "Феофанія" дані геоботанічних та флористичних досліджень надані Л.М. Губарь (рис. 1). Уточнення видового складу риб, земноводних, плазунів та ссавців проведено А.А. Білушенком, С.М. Конякіним, птахів – Т.В. Шуповою.

Матеріали і методи. Дослідження здійснювали на території урочища "Феофанія", розміщене на південно-східній околиці Києва у 15 км від центру. Ландшафтні умови урочища "Феофанія" висвітлені у праці Н.М. Барщевської та Ю.Г. Тютюнника [18]. Відповідно до фізико-географічного районування, територія урочища "Феофанія" розташована у Васильківсько-Кагарлицькому ландшафтному районі Київської височинної ландшафтно-лісової області, частково у Здвизько-Ірпінському районі ландшафтно-лісової області змішаних лісів Київського Полісся [19]. Найвиразніший елемент рельєфу – Феофаніївська (Хотівська) балка, долиною якої протікає Феофаніївський струмок. Урочище "Феофанія" прорізане глибокими балками із задернованими схилами і вузькими тальвегами. Правий берег Хотівської балки виражений стрімкими (20–30°) та схилами з великою стрімкістю (понад 30°). Тальвег-заплава Хотівської балки шириною до 100 м має плоску заболочену поверхню із чотирма штучно створеними ставками. Рельєф до-

линно-балковий, середня висота – 167 м н. р. м., найвища точка – 192 м н. р. м.

В урочищі "Феофанія" ландшафти широколистяно-лісового типу, репрезентовані підвищеними акумулятивно-денудаційними лесовими рівнинами і схилами із сірими, ясно- та темно-сірими лісовими суглинковими та легкосуглинковими ґрунтами. Трапляються дерново-підзолисті та лучно-болотні ґрунти.

До складу урочища входить парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва (далі ППСМ) загальнодержавно-

го значення "Феофанія", площею 150 га, оголошена з 1972 р. об'єктом природно-заповідного фонду України. Урочище "Феофанія" з парковою зоною репрезентує угруповання корінної діброви з високою щільністю вікових дерев та похідних грабового лісу, наявні водно-болотні ділянки та фрагменти остепненої луки, які поєднуються зі штучними фітоценозами (паркові насадження декоративних місцевих та екзотичних дерев і кущів), каскадом штучних феофаніївських ставків, численними природними джерелами та струмками [20].

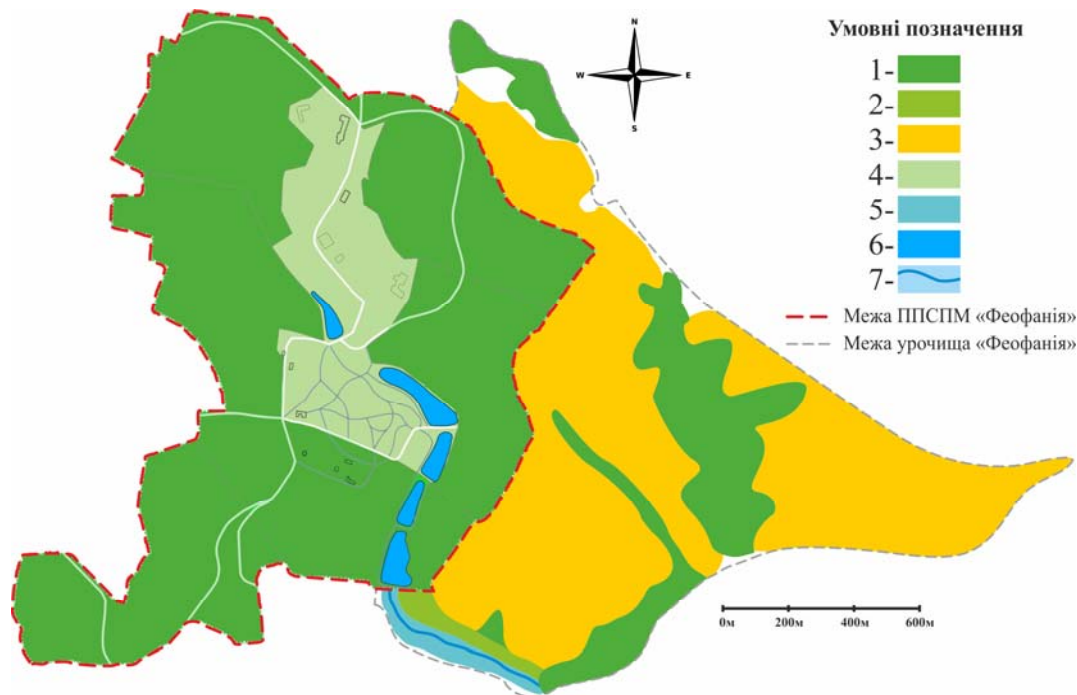


Рис. 1. Основні типи біотопів урочища "Феофанія":

1 – лісові; 2 – лучні; 3 – перелоги; 4 – садово-паркові; 5 – водно-болотні; 6 – ставки; 7 – Феофаніївський струмок

1 – Лісові біотопи. Широколистяні ліси урочища "Феофанія" в минулому входили до складу Голосіївського лісового масиву, а з 1948 року його відносять до виключно цінних лісонасаджень, що підлягають особливій охороні [21]. Майже всі ліси належать до класу *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 за винятком культур *Robinia pseudoacacia* L. на незначних ділянках, що належать до класу *Robinietum* Jurko ex Hadac et Sofron 1980 та окремих локалітетів за участю *Salix alba* L. із *Populus alba* L. у заплаві Феофаніївського струмка (клас *Salicetum purpureae* Moor 1958). Всі вони належать до одного порядку тінистих неморальних лісів *Fagetalia sylvaticae* Pawl. 1928 та двох союзів (*Carpinion betuli* Issler 1931 em Mayer 1937, *Alnion incanae* Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928). Дубово-грабові ліси (з домішкою *Tilia cordata* Mill. та *Acer platanoides* L. та адвентивного виду *Acer negundo* L.) в урочищі представлено асоціацією північно-лісостепових правобережно-придніпровських грабових дібров *Galeobdolon luteae-Carpinetum* Shevchyk et al. 1996 em. Onyshchenko et Sidenko 2002. Спорадично трапляється рослинність класу *Alnetum glutinosae* Br.-Bl. et R.Tx. 1943 ex Westhoff et al. 1946 союзу *Alnetalia glutinosae* R.Tx. 1937 (угруповання евтрофних та мезоевтрофних чорновільхових лісових боліт) та штучні середньовікові насадження *Pinus sylvestris* L. Трансформація лісових біотопів відбувається внаслідок лісгосподарських чисток, наявності протоптаних стежин, кострищ, що у фітосоціологічному спектрі призводить до

заселення видів класу *Artemisietea vulgaris* Lohm., Prsg. et al. ex von Rochow 1951 [22]. У лісових біотопах зростають раритетні види рослин: *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Lilium martagon* L.; грибів – *Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) Gray; *Mutinus caninus* (Hudson) Fries.; регіонально рідкісних видів *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Convallaria majalis* L.

2 – Лучні біотопи. У південній частині урочища на схилах виявлено фрагменти остепнених або ксеромезофітних лук, які представлені угрупованнями класу *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937 та союзів: *Festucion pratensis* Sipaylova, Mirk., Shelyag et V. Solomakha 1986 (угруповання різних частин заплави річок лісової та лісостепової зон на лучних і дернових глейових суглинкових ґрунтах); *Galietalia veri* Mirk. et Naum. 1986 (угруповання узлісь та остепнених лук на середньобогатих ґрунтах із середньозмінним режимом атмосферного зволоження, а також заплави лук слабосформованих супіщаних ґрунтів); *Trifolion montani* Naum. 1986 (угруповання остепнених позазаплави лук урочища на середньобогатих ґрунтах).

3 – Перелоги. Значну частину урочища займають агрофітоценози (перелоги), які перебувають у покинутому стані понад 10 років, унаслідок чого сформували своєрідну синантропну рослинність. Рослинність представлена в основному класом *Artemisietea vulgaris* Lohm., Prsg. et al. ex von Rochow 1951 із союзами *Artemisietalia vulgaris* Lohm. in R.Tx. 1947 (угруповання мезофітів-багаторічників, поширені переважно у лісовій

та лісостеповій зоні); *Rorippo austriacae-Falcarion vulgaris* Levon 1997 (угруповання відкритих або частково затінених місцезростань, де ґрунтовий покрив мало порушений); *Ranunculo-Impatientia noli-tangere* Pass. 1967; *Meliloti-Artemisietales absinthii* Elias 1979 (угруповання сухих місцезростань, утворені дво- та багаторічними і супутніми видами) та класом *Agropyreteae repens* Oberd., Th.Mull. et Gors in Oberd. et al. 1967 67A.: союз *Agropyretealia repens* Oberd., Th.Mull. et Gors in Oberd. et al 1967 (угруповання поширені на чорноземних та суглинистих ґрунтах порушених екотопів і покинутих полів рівнинної частини України). На окремих ділянках перелогу зростають адвентивні види *Phalacrologium annuum* (L.) Dumort., *Asclepias syriaca* L., *Oenothera biennis* L. тощо.

4 – Садово-паркові біотопи. Центральна частина ППСГМ "Феофанія" насичена різноманітними будівлями, доріжками, альтанками, альпінарієм зі штучним покриттям. До антропогенних ландшафтів ППСГМ "Феофанія" належать: садово-парковий міський, антропогенно-аквально-селітебний міський низько-висотної спорадичної забудови, промислово-складський міський паркобудівного (лісогосподарського) профілю [18]. У ландшафтних композиціях центральної частини парку "Феофанія" представлено 130 таксонів декоративних рослин, які відносяться до 3 відділів, 3 класів, 34 родин та 64 родів. Із загальної кількості видів: 35 – хвойні рослини та 94 – листяні породи [23]. Паркова ділянка (площею 15 га) характеризується найбільш суттєвою трансформацією природного біотопу та високим ступенем урбанізації, а саме: лісова рослинність повністю знищена, залишилися лише поодинокі багатовікові дерева *Quercus robur* L., *Pinus sylvestris* та *Salix alba* L. Садово-паркові насадження представлено порушеними екотопами, які формують рослинність класу *Polygono arenastri-Poetea annua* Rivas-Martinez 1975 corr. Rivas-Martinez et al. 1991 (угруповання синантропних низькорослих видів, стійких до витоптування і випасання, на ущільнених субстратах, переважно відкритих місцезростаннях). Спостерігається проникнення адвентивних видів рослин *Portulaca oleracea* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Solidago canadensis* L., *Eragrostis minor* L. тощо.

5 – Водно-болотні біотопи. Гідрофільні комплекси представлені типовими видами болотних, прибережно-водних та водних рослин і прилягають до залишків вільшняку Феофаніївського струмка. Прибережноводна рослинність включає лісові угруповання, в яких переважає *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et R.Tx. 1943 ex Westhoff et al. 1946 та трансформовані болотні угруповання класу *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941 (угруповання вологих, мокрих та болотистих лук на дернових та лучно-болотних ґрунтах) із трьома союзами: *Caricion gracilis* (Neuhausl 1959) Bal.-Tul. 1963 (угруповання осокових болотистих лук на лучно-болотних ґрунтах притерасних знижень заплавлі річок; *Sparganio-Glycerion* Br.-Bl. et Siss. in Boer 1942 (заплавні та позазаплавні гідрофільні прибережноводні угруповання лісової і лісостепової зон на лучно-болотних ґрунтах); *Phragmiton communis* W. Koch 1926 (угруповання мілководдя, озер, заплавлі річок та знижень серед вільшняків і відкритих евтрофних боліт). Тут зростає регіонально рідкісний вид *Iris pseudacorus* L.

6 – Ставки. Сучасний каскад феофаніївських (інша назва палладінські) ставків споруджено у 2004–2005 роках загальною площею 5 га на основі каскаду із трьох ставків на руслі Феофаніївського струмка, які при створенні дачі Палладіна у 1956 р. вже існували. Каскад наповнюється лісовими струмочками, а також підземними джерелами. П'ятий став зазнав найменшої трансформації, оскільки його основне ложе та лівий лісовий

берег залишилися незмінними, перший та четвертий реконструйовані значною мірою, другий та третій є новоствореними гідрооб'єктами [24]. На жаль, після реконструкції каскаду ставків рослинні угруповання прибережної смуги не були відновлені, берегова лінія водойм також втратила характерну для неї рослинність. Оскільки феофаніївські ставки є антропогенними ландшафтами, чітко виділити класи рослинності неможливо. Флористичне ядро складають *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Carex acuta* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Lysimachia nummularia* (L.) Pohl, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Lythrum salicaria* L., *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre., *Centaurea jacea* L., *Geranium sibiricum* L. та інші. У прибережній смузі зростають адвентивні види північноамериканського походження *Xanthoxalis stricta* (L.) Small та *Bidens frondosa* L.

7 – Феофаніївський струмок (інша назва – Стратівка) бере початок із трьох джерел: Архістратиґа Михайла, Святого великомученика Пантелеймона та "Сльози Божої Матері" на території ППСГМ "Феофанія", а впадає в річку Віта за межами урочища. Загальна протяжність струмка близько 2,5 км. До берегів струмка прилягають водно-болотні біотопи урочища: заплавні ліси, вологі, мокрі та болотні луки.

Класифікацію біотопів здійснено за дослідженням рослинності урочища "Феофанія" методом Браун-Бланке з урахуванням гербарного матеріалу та попередніх опублікованих даних [21–22; 25–26].

Фауністичні спостереження охоплюють період 2012–2018 років. Використовували методи обліку наземних хребетних (за стандартними методиками), які є традиційними для екологічних та фауністичних досліджень: обліки на маршрутах; відлови амфібій, плазунів та дрібних ссавців; візуальні спостереження за тваринами; обліки наслідків життєдіяльності тварин різних таксономічних груп. З'ясування видового складу риб проводили шляхом візуального оцінювання та відлову, а також додаткового опитування рибалок. Обліки земноводних виконували, в основному, уздовж берегової лінії у весняний період під час періоду їх розмноження. Плазунів обраховували маршрутным методом на суходолі та вздовж берегової лінії (вужі та черепахи) у різні періоди їх сезонної та добової активності [27]. Дослідження птахів проводились методами обліку на маршрутах [28] та обліку на точках спостережень [29]. Вивчення рукокрилих здійснювалось дистанційним методом із використанням ультразвукового детектора Pettersson D200 та аудіовизначника ехолокаційних сигналів рукокрилих "Bestimmung der mitteleuropäischen Fledermausarten anhand in rer Rufe" з методичними коментарями [30] й описом "Ballades dans l'invisible" [31]. Детекторні обліки зіставляли з відловами тварин за допомогою павутинних тенет (контактний метод) для детальнішого дослідження тварин (стать, вік, репродуктивний стан, точна ідентифікація видової належності). Усі оглянуті тварини були відпущені у тих біотопах, де проводився відлов. У зимовий період облік хижих ссавців аналізувався за слідами на сніговому покриві та індивідуальними замірами відбитків лап [32–34]. Вивчалися знайдені трупні ссавців. Під час проведення усіх досліджень дотримано біоетичні норми.

При складанні анотованого списку фауни хребетних тварин урочища "Феофанія" опиралися на наукові назви видів та надвидових категорій, прийнятих до використання в Україні за даними Комісії із зоологічної термінології при Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України [35]. Застосовували також і літературні дані щодо виявлення видів.

Для з'ясування використання території урочища тваринами, види розподіляли так: осілі (кочові) види – проводять весь період року на території урочища, змінюючи біотопи існування та стації кормодобування у різні періоди циркадного циклу; види, що розмножуються на території урочища і залишають його після закінчення репродуктивного циклу; види, які відвідують біотопи урочища для кормодобування, а розмножуються поза його межами, або зупиняються для кормодобування під час міграції; зимуючі види – проводять в урочищі лише зимовий період; залітні види – види птахів, для яких територія регіону досліджень міститься поза межами ареалу існування або міграційних шляхів і зустрічі з ними є нетиповими поодинокими випадками.

Проведено аналіз фауни хребетних тварин згідно зі списками видів, що підлягають охороні на рівні міжнародних конвенцій, Червоної книги України, регіонально рідкісних для Київської області [36–38], а також згідно з кількістю чужорідних видів.

Результати та їх обговорення. За період 2012–2018 років виявлено 11 видів риб, 8 земноводних, 7 плазунів, 111 птахів, 29 ссавців. Незважаючи на те, що у світовій фауні клас риби представлений найбільшою кількістю видів, у водоймах урочища "Феофанія" видовий склад риб досить бідний. Серед наземних хребетних за кількістю видів прогнозовано переважають птахи. Таксономічне різноманіття хребетних тварин урочища "Феофанія" загалом склало 166 видів, 119 родів, 63 родини, 27 рядів, 5 класів.

Анотований список хребетних тварин урочища "Феофанія" (біотопи згідно з рис. 1)

Тип CHORDATA – Хордові

Підтип VERTEBRATA – Хребетні

Надклас PISCES – Риби

Клас ACTINOPTERYGII – Променепері риби

Ряд CYPRINIFORMES – Коропоподібні

Родина CYPRINIDAE

Рід *Carassius* Nilsson, 1832 – Карась

1. *C. gibelio* (Bloch, 1782) – Карась сріблястий одностате-вий. Біотоп: 6

Рід *Ctenopharyngodon* Steindachner, 1866 – Білі амури

2. *C. idella* (Valenciennes, 1844) – амур білий. Біотоп: 6

Рід *Cyprinus* Linnaeus, 1758 – Копи

3. *C. carpio* Linnaeus, 1758 – Копи звичайний. Біотоп: 6

Рід *Hypophthalmichthys* Bleeker, 1859 – Товстолобики білі

4. *H. molitrix* (Valenciennes, 1846) – Товстолобик білий. Біотоп: 6

Рід *Pseudorasbora* Bleeker, 1859 – Чебачки

5. *P. parva* (Temminck & Schlegel, 1846) – Чебачок амурський. Біотоп: 6, 7

Рід *Rutilus* Rafinesque, 1820 – Плітки

6. *R. rutilus* (Linnaeus, 1758) – Плітка звичайна. Біотоп: 6

Рід *Scardinius* Bonaparte, 1837 – Краснопірки

7. *S. erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) – Краснопірка звичайна. Біотоп: 6, 7

Ряд ESOCIFORMES – Щукоподібні

Родина ESOCIDAE – Щукові

Рід *Esox* Linnaeus, 1758 – Щуки

8. *E. lucius* Linnaeus, 1758 – Щука звичайна. Біотоп: 6, 7

Ряд PERCIFORMES – Окунеподібні

Родина ODONTOBUTIDAE – Головешкові

Рід *Perccottus* Dybowski, 1877 – Головешки

9. *P. glenii* Dybowski, 1877 – Головешка ротань. Біотоп: 6

Родина GOBIIDAE – Бичкові

Рід *Mesogobius* Bleeker, 1874 – Бички-кнути

10. *M. batrachcephalus* (Pallas, 1814) – Бичок-кнут. Біотоп: 6, 7

Родина PERCIDAE – Окуневі

Рід *Perca* Linnaeus, 1758 – Прісноводні окуни

11. *P. fluviatilis* Linnaeus, 1758 – Окунь річковий. Біотоп: 6, 7

Клас AMPHIBIA – Земноводні

Ряд CAUDATA – Хвостаті земноводні

Родина SALAMANDRIDAE – Саламандрові

Рід *Lissotriton* Bell. 1839 – Малий тритон

12. *L. vulgaris* (Linnaeus, 1758) – Тритон звичайний. Біотоп: 1, 5, 7

Рід *Triturus* Rafinesque, 1815 – Великий тритон

13. *T. cristatus* (Laurenti, 1768) – Тритон гребінчастий. Біотоп: 1, 5, 7

Ряд ANURA – Безхвості земноводні

Родина PELOBATIDAE – Часничницеві

Рід *Pelobates* Wagler, 1830 – Часничниця

14. *P. fuscus* (Laurenti, 1768) – Часничниця звичайна. Біотоп: 1–5

Родина BUFONIDAE – Ропухові

Рід *Bufo* Laurenti, 1768 – Ропуха

15. *B. bufo* (Linnaeus, 1758) – Ропуха сіра. Біотоп: 1–2, 3, 7

Родина HYLIDAE – Квакшеві

Рід *Hyla* Laurenti, 1768 – Квакша

16. *H. arborea* (Linnaeus, 1758) – Квакша звичайна. Біотоп: 1, 2, 3, 5

Родина RANIDAE – Жаб'ячі

Рід *Rana* Linnaeus, 1758 – Бура жаба

17. *R. temporaria* Linnaeus, 1758 – Жаба трав'яна. Біотоп: 1, 2, 5–7

Рід *Pelophylax* (Fitzinger, 1843) – Зелена жаба

18. *P. lessonae* (Camerano, 1882) – Жаба ставкова. Біотоп: 5–7

19. *P. ridibundus* (Pallas, 1771) – Жаба озерна. Біотоп: 5–7

Клас REPTILIA – Плазуни

Ряд TESTUDINES – Черепахи

Родина EMYDIDAE – Прісноводні черепахи

Рід *Emys* Dumeril, 1806 – Болотна черепаха

20. *E. orbicularis* (Linnaeus, 1758) – Черепаха болотна. Біотоп: 5–7

Рід *Trachemys* Agassiz, 1857 – Червоноухові черепахи

21. *T. scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1839) – Черепаха червоноуха. Біотоп: 5–7

Надряд SQUAMATA – Лускаті

Ряд SAURIA – Ящірки

Родина ANGUIDAE – Веретинницеві

Рід *Anguis* Linnaeus, 1758 – Веретинниця

22. *A. fragilis* Linnaeus, 1758 – Веретинниця ламка. Біотоп: 1, 5–6

Родина LACERTIDAE – Справжні ящірки

Рід *Lacerta* Linnaeus, 1758 – Зелена ящірка

23. *L. viridis* (Laurenti, 1768) – Ящірка зелена. Біотоп: 2

24. *L. agilis* Linnaeus, 1758 – Ящірка прудка. Біотоп: 2, 3

Ряд SERPENTES – Змії

Родина COLUBRIDAE – Вужеві

Рід *Coronella* Laurenti, 1768 – Мідянка

25. *C. austriaca* Laurenti, 1768 – Мідянка звичайна. Біотоп: 1, 2

Рід *Natrix* Laurenti, 1768 – Вуж

26. *N. natrix* (Linnaeus, 1758) – Вуж звичайний. Біотоп: 1, 2, 4, 5

Клас AVES – Птахи

Ряд CICONIIFORMES – Лелекоподібні

Родина ARDEIDAE – Чаплі

Рід *Ardea* Linnaeus, 1758 – Чапля

27. *A. cinerea* Linnaeus, 1758 – Чапля сіра. Біотоп: 5, 7

Родина CICONIIDAE – Лелекові

Рід *Ciconia* (Linnaeus, 1758) – Лелека

28. *C. ciconia* (Linnaeus, 1758) – Лелека білий. Біотоп: 2, 3

Ряд ANSERIFORMES – Гусеподібні

Родина ANATIDAE – Качині

Рід *Anas* Linnaeus, 1758 – Качка

29. *A. platyrhynchos* Linnaeus, 1758 – Крижень. Біотоп: 1, 5–7

Ряд FALCONIIFORMES – Соколоподібні

Родина ACCIPITRIDAE – Яструбині

Рід *Milvus* Lacedepede, 1799 – Шуліка

30. *M. migrans* (Boddaert, 1783) – Шуліка чорний. Біотоп: 1, 2, 3

Рід *Circus* Lacedepede, 1799 – Лунь

31. *C. cyaneus* (Linnaeus, 1766) – Лунь польовий. Біотоп: 2, 3

32. *C. pygargus* (Linnaeus, 1758) – Лунь лучний. Біотоп: 2, 3

Рід *Accipiter* Brisson, 1760 – Яструб

33. *A. gentilis* (Linnaeus, 1758) – Яструб великий. Біотоп: 1, 4

34. *A. nisus* (L. 1758) – Яструб малий. Біотоп: 1, 4

Рід *Buteo* Lacedepede, 1799 – Канюк

35. *B. lagopus* (Pontoppidan, 1763) – Зимняк. Біотоп: 1, 2, 3

36. *B. buteo* (Linnaeus, 1758) – Канюк звичайний. Біотоп: 1, 2, 3

Родина FALCONIDAE – Соколині

Рід *Falco* Linnaeus, 1758 – Сокіл

37. *F. tinnunculus* Linnaeus, 1758 – Боривітер звичайний. Біотоп: 2–4

Ряд GALLIFORMES – Куроподібні

Родина PHASIANIDAE – Фазанові

Рід *Coturnix* (Bonaparte, 1791) – Перепілка38. *C. coturnix* (Linnaeus, 1758) – Перепілка. Біотоп: 2, 3**Ряд GRUIFORMES – Журавлеподібні**

Родина RALLIDAE – Пастушкові

Рід *Crex* Bechstein, 1803 – Деркач39. *C. crex* (Linnaeus, 1758) – Деркач. Біотоп: 2, 3Рід *Gallinula* (Brisson, 1760) – Водяна курочка40. *G. chloropus* (Linnaeus, 1758) – Курочка водяна. Біотоп: 5, 6 (ставок № 10), 7Рід *Fulica* (Linnaeus, 1758) – Лиска41. *F. atra* Linnaeus, 1758 – Лиска. Біотоп: 5, 6 (ставок № 10), 7**Ряд CHARADRIIFORMES – Сивкоподібні**

Родина SCOLOPACIDAE – Бекасові

Рід *Tringa* Linnaeus, 1758 – Уліт42. *T. ochropus* Linnaeus, 1758 – Чорниш. Біотоп: 1, 543. *T. totanus* (Linnaeus, 1758) – Травник. Біотоп: 2, 5

Родина LARIDAE – Мартиніві

Рід *Larus* Linnaeus, 1758 – Мартин44. *L. ridibundus* (Linnaeus, 1766) – Мартин звичайний. Біотоп: 645. *L. canus* Linnaeus, 1758 – Мартин сивий. Біотоп: 6Рід *Sterna* Linnaeus, 1758 – Крячок46. *S. hirundo* Linnaeus, 1758 – Крячок річковий. Біотоп: 6**Ряд COLUMBIFORMES – Голубоподібні**

Родина COLUMBIDAE – Голуби

Рід *Columba* Linnaeus, 1758 – Голуб47. *C. palumbus* Linnaeus, 1758 – Припутень. Біотоп: 1–448. *C. livia* Gmelin, 1789 – Голуб сизий. Біотоп: 4Рід *Streptopelia* (Bonaparte, 1855) – Горлиця49. *S. decaocto* (Fridvaldszky, 1838) – Горлиця кільчаста. Біотоп: 4**Ряд CUCULIFORMES – Зозулеподібні**

Родина CUCULIDAE – Зозулеві

Рід *Cuculus* Linnaeus, 1758 – Зозуля50. *C. canorus* Linnaeus, 1758 – Зозуля. Біотоп: 2, 5**Ряд STRIGIFORMES – Совоподібні**

Родина STRIGIDAE – Совині

Рід *Asio* Brisson, 1760 – Вухата сова51. *A. otus* (Linnaeus, 1758) – Сова вухата. Біотоп: 1–4Рід *Strix* Linnaeus, 1758 – Сова52. *S. aluco* Linnaeus, 1758 – Сова сіра. Біотоп: 1–4**Ряд CAPRIMULGIFORMES – Дрімлюгоподібні**

Родина CAPRIMULGIDAE – Дрімлюгові

Рід *Caprimulgus* Linnaeus, 1758 – Дрімлюга53. *C. europaeus* Linnaeus, 1758 – Дрімлюга. Біотоп: 1, 2, 3**Ряд APODIFORMES – Серпокрильцеподібні**

Родина APODIDAE – Серпокрильцеві

Рід *Apus* Scopoli, 1777 – Серпокрилець54. *A. apus* (Linnaeus, 1758) – Серпокрилець чорний. Біотоп: 2–4**Ряд CORACIIFORMES – Ракшеподібні**

Родина ALCEDINIDAE – Рибалочкові

Рід *Alcedo* Linnaeus, 1758 – Рибалочка55. *A. atthis* (Linnaeus, 1758) – Рибалочка звичайний. Біотоп: 1, 7

Родина MEROPIDAE – Бджолоїдкові

Рід *Merops* (Linnaeus, 1758) – Бджолоїдка56. *M. apiaster* Linnaeus, 1758 – Бджолоїдка звичайна. Біотоп: 2, 3**Ряд URUPIFORMES – Одулоподібні**

Родина URUPIDAE – Одулові

Рід *Urupe* Linnaeus, 1758 – Одул57. *U. eops* Linnaeus, 1758 – Одул. Біотоп: 1, 2**Ряд PICIFORMES – Дятлоподібні**

Родина PICIDAE – Дятлові

Рід *Jynx* Linnaeus, 1758 – Крутиголовка58. *J. torquilla* Linnaeus, 1758 – Крутиголовка. Біотоп: 1, 4Рід *Picus* Linnaeus, 1758 – Зелений дятел59. *P. canus* Gmelin, 1788 – Дятел сивий. Біотоп: 1, 4Рід *Dryocopus* F. Boie, 1826 – Жовна60. *D. martius* (Linnaeus, 1758) – Жовна чорна. Біотоп: 1Рід *Dendrocopos* (Koch) – Строкатий дятел61. *D. major* (Linnaeus, 1758) – Дятел великий. Біотоп: 1, 462. *D. syriacus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833) – Дятел сирійський. Біотоп: 163. *D. medius* (Linnaeus, 1758) – Дятел середній. Біотоп: 1, 464. *D. minor* (Linnaeus, 1758) – Дятел малий. Біотоп: 1, 4**Ряд PASSERIFORMES – Горобцеподібні**

Родина HIRUNDINIDAE – Ластівкові

Рід *Riparia* T. Forster, 1817 – Берегова ластівка65. *R. riparia* (Linnaeus, 1758) – Ластівка берегова. Біотоп: 2, 3, 4Рід *Hirundo* Linnaeus, 1758 – Сільська ластівка66. *H. rustica* Linnaeus, 1758 – Ластівка сільська. Біотоп: 2–4Рід *Delichon* (Linnaeus, 1758) – Міська ластівка67. *D. urbica* (Linnaeus, 1758) – Ластівка міська. Біотоп: 2–4

Родина ALAUDIDAE – Жайворонкові

Рід *Galerida* F. Boie, 1828 – Посмітюха68. *G. cristata* (Linnaeus, 1758) – Посмітюха. Біотоп: 2, 3Рід *Alauda* Linnaeus, 1758 – Жайворонок69. *A. arvensis* Linnaeus, 1758 – Жайворонок польовий. Біотоп: 2, 3

Родина MOTACILLIDAE – Плискові

Рід *Anthus* Bechstein, 1805 – Щеврик70. *A. trivialis* (Linnaeus, 1758) – Щеврик лісовий. Біотоп: 1, 3Рід *Motacilla* Linnaeus, 1758 – Плиска71. *M. flava* Linnaeus, 1758 – Плиска жовта. Біотоп: 2, 372. *M. alba* (Linnaeus, 1758) – Плиска біла. Біотоп: 1, 4

Родина LANIIDAE – Сорокопудові

Рід *Lanius* – Сорокопуд73. *L. collurio* Linnaeus, 1758 – Сорокопуд терновий. Біотоп: 1, 3, 474. *L. minor* Gmelin, 1788 – Сорокопуд чернолобий. Біотоп: 175. *L. excubitor* Linnaeus, 1758 – Сорокопуд сірий. Біотоп: 3

Родина ORIOLIDAE – Вивільгові

Рід *Oriolus* Linnaeus, 1766 – Вивільга76. *O. oriolus* (Linnaeus, 1758) – Вивільга. Біотоп: 1, 4

Родина STURNIDAE – Шпаківі

Рід *Sturnus* Linnaeus, 1758 – Шпак77. *S. vulgaris* Linnaeus, 1758 – Шпак звичайний. Біотоп: 1, 3, 4

Родина CORVIDAE – Воронові

Рід *Garrulus* Brisson, 1760 – Сойка78. *G. glandarius* (Linnaeus, 1758) – Сойка. Біотоп: 1, 4Рід *Pica* (Brisson, 1760) – Сорока79. *P. pica* (Linnaeus, 1758) – Сорока. Біотоп: 1, 4Рід *Nucifraga* Brisson, 1760 – Горіхівка80. *N. caryocatactes* (Linnaeus, 1758) – Горіхівка. Біотоп: 1, 4Рід *Corvus* Linnaeus, 1758 – Крук81. *C. monedula* Linnaeus, 1758 – Галка. Біотоп: 482. *C. frugilegus* Linnaeus, 1758 – Грак. Біотоп: 483. *C. cornix* Linnaeus, 1758 – Ворона сіра. Біотоп: 1, 484. *C. corax* Linnaeus, 1758 – Крук. Біотоп: 1–4

Родина BOMBYCILLIDAE – Омелюхові

Рід *Bombicilla* (Vieillot, 1808) – Омелюх85. *B. garrulus* (Linnaeus, 1758) – Омелюх. Біотоп: 1, 4

Родина TROGLODYTIDAE – Волові очка

Рід *Troglodytes* Vieillot, 1809 – Волове очко86. *T. troglodytes* (Linnaeus, 1758) – Волове очко. Біотоп: 1, 3

Родина SYLVIIDAE – Кропив'янкові

Рід *Acrocephalus* J. A. Naumann & J. F. Naumann, 1811 – Очеретянка87. *A. arundinaceus* (Linnaeus, 1758) – Очеретянка велика. Біотоп: 5, 7Рід *Hippolais* von Baldenstein, 1827 – Берестянка88. *H. icterina* (Vieillot, 1817) – Берестянка звичайна. Біотоп: 1Рід *Sylvia* Scopoli, 1769 – Кропив'янка89. *S. nisoria* (Bechstein, 1795) – Кропив'янка рябогруда. Біотоп: 390. *S. atricapilla* (Linnaeus, 1758) – Кропив'янка чорноголова. Біотоп: 191. *S. borin* (Boddaert, 1783) – Кропив'янка садова. Біотоп: 392. *S. communis* Latham, 1787 – Кропив'янка сіра. Біотоп: 393. *S. curruca* (L. 1758) – Кропив'янка прудка. Біотоп: 4Рід *Phylloscopus* F. Boie, 1826 – Вівчарик94. *P. trochilus* (Linnaeus, 1758) – Вівчарик весняний. Біотоп: 195. *P. collybita* (Vieillot, 1817) – Вівчарик-ковалик. Біотоп: 1, 496. *P. sibilatrix* (Bechstein, 1793) – Вівчарик жовтобровий. Біотоп: 1

Родина REGULIDAE – Золотомушкові

Рід *Regulus* (Cuvier, 1800) – Золотомушка97. *R. regulus* (Linnaeus, 1758) – Золотомушка жовточуба. Біотоп: 1, 4

98. *R. ignicapillus* (Temminck, 1820) – Золотомушка червоночуба. Біотоп: 1
Родина MUSCICAPIDAE – Мухоловкові
Рід *Ficedula* Brisson, 1760 – Строката мухоловка
99. *F. hypoleuca* (Pallas, 1764) – Мухоловка строката. Біотоп: 1, 4
100. *F. albicollis* (Temminck, 1815) – Мухоловка-білошийка. Біотоп: 1, 4
101. *F. parva* (Bechstein, 1794) – Мухоловка мала. Біотоп: 1
Рід *Muscicapa* Brisson, 1760 – Мухоловка
102. *M. striata* (Pallas, 1764) – Мухоловка сіра. Біотоп: 1, 4
Рід *Saxicola* (Bechstein, 1802) – Чекан
103. *S. rubetra* (Linnaeus, 1758) – Чекан лучний. Біотоп: 2, 3
104. *S. torquata* (Linnaeus, 1766) – Чекан чорноголовий. Біотоп: 2
Рід *Phoenicurus* T. Forster, 1817 – Горихвістка
105. *P. phoenicurus* (Linnaeus, 1758) – Горихвістка садова. Біотоп: 1, 4
106. *P. ochruros* (S.G. Gmelin, 1774) – Горихвістка чорна. Біотоп: 4
Рід *Erithacus* Cuvier, 1800 – Вільшанка
107. *E. rubecula* (Linnaeus, 1758) – Вільшанка. Біотоп: 1, 4
Рід *Luscinia* T. Forster, 1817 – Соловейко
108. *L. luscinia* (Linnaeus, 1758) – Соловейко східний. Біотоп: 1
109. *L. svecica* (Linnaeus, 1758) – Синьошийка. Біотоп: 2, 5
Рід *Turdus* Linnaeus, 1758 – Дрізд
110. *T. pilaris* Linnaeus, 1758 – Дрізд-чикотень. Біотоп: 1, 4
111. *T. merula* Linnaeus, 1758 – Дрізд чорний. Біотоп: 1, 4
112. *T. philomelos* C.L. Brehm, 1831 – Дрізд співочий. Біотоп: 1, 4
113. *T. viscivorus* Linnaeus, 1758 – Дрізд-омелюх. Біотоп: 1, 4
Родина AEGITHALIDAE – Довгохвості синиці
Рід *Aegithalos* Hermann, 1804 – Довгохвоста синиця
114. *A. caudatus* (Linnaeus, 1758) – Синиця довгохвоста. Біотоп: 1, 4
Родина PARIDAE – Синицеві
Рід *Remiz* Jarocki, 1819 – Ремез
115. *R. pendulinus* (Linnaeus, 1758) – Ремез. Біотоп: 5
Рід *Parus* Linnaeus, 1758 – Синиця
116. *P. palustris* Linnaeus, 1758 – Гаїчка болотяна. Біотоп: 1
117. *P. cristatus* Linnaeus, 1758 – Синиця чубата. Біотоп: 1
118. *P. ater* Linnaeus, 1758 – Синиця чорна. Біотоп: 1, 4
119. *P. caeruleus* Linnaeus, 1758 – Синиця блакитна. Біотоп: 1, 4
120. *P. major* Linnaeus, 1758 – Синиця велика. Біотоп: 1, 4
Родина SITTIDAE – Повзикові
Рід *Sitta* Linnaeus, 1758 – Повзик
121. *S. europaea* Linnaeus, 1758 – Повзик. Біотоп: 1, 4
Родина CERTHIDAE – Підкоришникові
Рід *Certhia* Linnaeus, 1758 – Підкоришник
122. *C. familiaris* Linnaeus, 1758 – Підкоришник звичайний. Біотоп: 1, 4
Родина PASSERIDAE – Горобцеві
Рід *Passer* Brisson, 1760 – Горобець
123. *P. montanus* (Linnaeus, 1758) – Горобець польовий. Біотоп: 1, 3, 4
Родина FRINGILLIDAE – В'юркові
Рід *Fringilla* Linnaeus, 1758 – В'юрок
124. *F. coelebs* Linnaeus, 1758 – Зяблик. Біотоп: 1, 4
125. *F. montifringilla* Linnaeus, 1758 – В'юрок. Біотоп: 1, 3, 4
Рід *Serinus* Koch, 1816 – В'юрок канарковий
126. *S. serinus* (Pallas, 1811) – В'юрок канарковий. Біотоп: 4
Рід *Chloris* Culver, 1800 – Зелень
127. *C. chloris* (Linnaeus, 1758) – Зелень. Біотоп: 1, 4
Рід *Spinus* Koch, 1816 – Чиж
128. *S. spinus* (Linnaeus, 1758) – Чиж. Біотоп: 1, 4
Рід *Carduelis* Brisson, 1760 – Щиглик
129. *C. carduelis* (Linnaeus, 1758) – Щиглик. Біотоп: 1, 3, 4
Рід *Acanthis* Borkhausen, 1797 – Коноплянка
130. *A. cannabina* (Linnaeus, 1758) – Коноплянка. Біотоп: 3, 4
131. *A. flammea* (Linnaeus, 1758) – Чечітка звичайна. Біотоп: 3
Рід *Loxia* Linnaeus, 1758 – Шишкар
132. *L. pytyopsittacus* Borkhausen, 1793 – Шишкар сосновий. Біотоп: 1, 4
Рід *Pyrrhula* Brisson, 1760 – Снігур
133. *P. pyrrhula* (Linnaeus, 1758) – Снігур. Біотоп: 1, 4

Рід *Coccothraustes* Brisson, 1760 – Костогриз
134. *C. coccothraustes* (Linnaeus, 1758) – Костогриз. Біотоп: 1
Родина EMBERIZIDAE – Вівсянкові
Рід *Emberiza* Linnaeus, 1758 – Вівсянка
135. *E. calandra* Linnaeus, 1758 – Просянка. Біотоп: 2, 3
136. *E. citrinella* Linnaeus, 1758 – Вівсянка звичайна. Біотоп: 1, 2, 3
137. *E. hortulana* Linnaeus, 1758 – Вівсянка садова. Біотоп: 1
Клас MAMMALIA – Ссавці
Підклас Theria – Терії, (власне) звірі
Інфраклас Eutheria, Placentalia – Плацентарні, еутерії
Ряд RODENTIA – Гризуни
Група Sciuromorpha – Білкоподібні
Родина SCIURIDAE – Білячі
Рід *Sciurus* Linnaeus, 1758 – Білка
138. *S. vulgaris* Linnaeus, 1758 – Білка звичайна. Біотоп: 1, 4
група Castorimorpha – Бобріподібні
Родина CASTORIDAE – Боброві
Рід *Castor* Linnaeus, 1820 – Бобер
139. *C. fiber* Linnaeus, 1758 – Бобер. Біотоп: 6
група Myomorpha – Мишоподібні
Родина CRICETIDAE – Хом'якові
Рід *Myodes* Pallas, 1811 – Лісова нориця
140. *M. glareolus* (Schreber 1780) – Нориця руда. Біотоп: 1, 3, 4
Рід *Onychomys* Link, 1795 – Ондатра
141. *O. zibethicus* (Linnaeus, 1766) – Ондатра. Біотоп: 7
Родина MURIDAE – Мишачі
Рід *Apodemus* (Kaup, 1829) – Беззубцева миша
142. *A. agrarius* (Pallas, 1771) – Миша польова. Біотоп: 1, 2, 3, 4, 5
143. *A. flavicollis* (Melchior 1834) – Миша жовтогорла. Біотоп: 1
144. *A. sylvaticus* (Linnaeus, 1758) – Миша лісова. Біотоп: 1, 2, 3, 4, 5
Рід *Mus* Linnaeus, 1758 – Звичайна миша
145. *M. musculus* Linnaeus, 1758 – Миша хатня. Біотоп: 4
Ряд LAGOMORPHA – Зайцеподібні
Родина LEPORIDAE – Зайцеві
Рід *Lepus* Linnaeus, 1758 – Заєць
146. *L. europaeus* Pallas 1778 – Заєць сірий. Біотоп: 1–4
Родина ERINACEIDAE – Їжаки
Рід *Erinaceus* Linnaeus, 1758 – Їжак
147. *E. roumanicus* Barret-Hamilton 1900 – Їжак білочеревий. Біотоп: 1, 4
Родина SORICIDAE – Землерийки
Рід *Sorex* Linnaeus, 1758 – Бурозубка
148. *S. minutus* Linnaeus, 1766 – Бурозубка мала. Біотоп: 1
149. *S. araneus* Linnaeus, 1758 – Бурозубка звичайна. Біотоп: 1
Рід *Crocodylus* (Pallas, 1811) – Білозубка
150. *C. suaveolens* (Pallas 1811) – Білозубка мала. Біотоп: 1
Рід *Neomys* Johann Jakob Kaup, 1829 – Рясоніжка
151. *N. fodiens* (Pennant 1771) – Рясоніжка велика. Біотоп: 7
Родина TALPIDAE – Кроти
Рід *Talpa* Linnaeus, 1758 – Кріт
152. *T. europaea* Linnaeus, 1758 – Кріт європейський. Біотоп: 1–4
Ряд CHIROPTERA – Рукокрилі
Родина VESPERTILIONIDAE – Гладконосі кажани
Рід *Eptesicus* Constantine Samuel Rafinesque, 1820 – Кажан
153. *E. serotinus* (Schreber 1774) – Кажан пізній. Біотоп: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7
Рід *Pipistrellus* Kaup, 1829 – Нетопир
154. *P. nathusii* (Keyserling et Blasius 1839) – Нетопир лісовий. Біотоп: 1, 3, 4, 5, 6, 7
155. *P. pygmaeus* (Leach 1825) – Нетопир-пігмей. Біотоп: 1, 2, 4, 6
156. *P. kuhlii* (Kuhl 1817) – Нетопир середземноморський. Біотоп: 2, 4, 6
Рід *Nyctalus* Bowdich, 1825 – Вечірниця
157. *N. noctula* (Schreber 1774) – Вечірниця руда. Біотоп: 1–6
158. *N. leisleri* (Kuhl 1817) – Вечірниця мала. Біотоп: 1, 4, 6
Рід *Plecotus* Geoffroy, 1818 – Вухань
159. *P. auritus* (Linnaeus, 1758) – Вухань бурий. Біотоп: 1, 4, 5, 6
Рід *Vespertilio* Linnaeus, 1758 – Лилик
160. *V. murinus* Linnaeus, 1758 – Лилик двоколірний. Біотоп: 1–6

Рід *Myotis* (Kaup, 1829) – Нічниця

161. *M. daubentonii* (Kuhl 1817) – Нічниця водяна. Біотоп: 1, 3, 5, 6

Ряд CARNIVORA – Хижі (звірі)

група Caniformia – Собакоподібні

Родина CANIDAE – Собачі

Рід *Vulpes* Frisch, 1775 – Лисиця

162. *V. vulpes* (Linnaeus, 1758) – Лисиця звичайна. Біотоп: 1, 2, 4

Родина MUSTELIDAE – Куницеви

Рід *Neovison* Baryshnikov & Abramov, 1997 – Візон

163. *N. vison* Brisson, 1756 – Візон річковий. Біотоп: 6 (став № 5), 7

Рід *Martes* Pinel, 1792 – Куниця

164. *M. martes* (Linnaeus, 1758) – Лісова куниця. Біотоп: 1–4

Рід *Meles* Brisson, 1762 – Борсук

165. *M. meles* (Linnaeus, 1758) – Борсук. Біотоп: 1

Ряд ARTIODACTYLA – Парнокопитні

Родина CERVIDAE – Оленеві

Рід *Capreolus* (Gray, 1821) – Козуля

166. *C. capreolus* (Linnaeus, 1758) – Козуля європейська. Біотоп: 1

Завдяки специфіці біології, нижчі хребетні (Pisces, Reptilia) та плазуни (Reptilia) весь цикл життя проводять на території урочища, за необхідності змінюючи біотопи згідно з потребами свого циркадного циклу. Для класу птахів (Aves) найбільша кількість видів характеризує весняно-літній період – загалом 89 % видового складу. Цей комплекс складають птахи, що ведуть осілий спосіб життя (19 %) в урочищі, прилітають з інших регіонів на гніздування (58 %) та прилітають сюди для годівлі, а гніздяться у біотопах, які не входять до меж урочища (12 %). У зимовий період урочище "Феофанія" населяє близько 28 % загального видового складу за рахунок птахів, що прилітають на зимівлю (9 %) та ведуть осілий спосіб життя. Грак (*Corvus frugilegus*) та галка (*Corvus monedula*) годуються тут лише взимку, відлітаючи на ночівлю до кварталів житлової забудови, улітку вони весь час проводять у місцях гніздової колонії, але в урочищі не гніздяться. Серед залітних видів (2 %) нами відмічена під час осінньої міграції 2013 р. молода особина золотомушки червоночубої (*Regulus ignicapillus*) та за літературними даними відомий заліт горіхівки (*Nucifraga caryocatactes*) [39].

Більша частина видового складу ссавців (Mammalia) веде осілий спосіб життя (82,8 %). Ряд рукокрилих (Chiroptera) налічує 8 видів (20 % видового складу ссавців). *Pipistrellus nathusii*, *Pipistrellus pygmaeu*, *Nyctalus leisleri* на території урочища проводять літній період. Випадків зимівлі їх на території урочища не зафіксовано. Частина популяції *Nyctalus noctula* лишається зимувати в урочищі [40]. Інші види осілі (*Vespertilio murinus*, *Eptesicus serotinus*, *Plecotus auritus* та *Myotis daubentonii*). Проте вони кочують на незначні відстані, що зумовлено сезонною зміною сховищ.

Для 8 видів, відмічених в урочищі, статус перебування залишається не з'ясованим. Із класу плазунів це черепаха червоновуха (*Trachemys scripta elegans*), яку неодноразово наукові співробітники "Інституту еволюційної екології НАН України" спостерігають на феофанійських (палладійських) ставках, починаючи з березня 2012 року, але досі не зрозуміло, чи це одна й та сама особина, що прижилася, чи ми маємо справу кожного року з новими особинами виду, принесеними до ставків відпочивальниками. Із класу птахів для чотирьох видів ми не можемо достовірно вказати чи гніздяться вони нині в урочищі, чи лише використовують його біотопи для годівлі. Так, лише одного гніздового періоду (2016 р.) ми спостерігали шуліку чорного (*Milvus migrans*), який тут годувався. Протягом усього періоду спостережень кожного року в урочищі проводить гніздовий період па-

ра канюка звичайного (*Buteo buteo*), ми відмічали територіальну та шлюбну поведінку птахів, захист ділянки лісу від крука (*Corvus corax*) та луня польового (*Circus cyaneus*), але ніколи не спостерігали пташенят, гнізда знайдено не було. Рибалочка (*Alcedo atthis*) та бджолоїдка звичайна (*Merops apiaster*) раніше в урочищі гніздилися, але у 2017 року береговий обрив Феофанійського струмка з їхніми гніздами був знищений унаслідок будівництва дамби і досі не відомо, чи знайшли птахи собі нову гніздову стацію. Із класу ссавців співробітники Інституту біля Феофанійського струмка спостерігали американську норку (*Neovison vison*), але чи натуралізувався цей вид в урочищі – невідомо. Не з'ясовано також, чи розмножуються в урочищі козуля європейська (*Capreolus capreolus*) у зв'язку з малою чисельністю цього виду. Таким чином, у більшості відмічених видів хребетних тварин (81 %) в урочищі "Феофанія" відбувається репродуктивний, а для половини з них – і весь життєвий цикл.

Серед видів хребетних, відмічених в урочищі "Феофанія", 2 види (*Cyprinus carpio*, *Emys orbicularis*) входять до списків МСОП, 94 види (земноводні, плазуни, птахи, ссавці) перебувають під охороною Бернської конвенції, 32 – Бернської та Боннської конвенцій. З класу птахів ще 2 види охороняються Бернською й Вашингтонською, та 8 – Бернською, Боннською та Вашингтонською конвенціями (Фауна України, охоронні категорії, 2010). До списків Червоної книги України входять 15 зареєстрованих видів [37], рідкісних для Київської області – 21 [38]. Загалом 82,0 % видового складу хребетних "Феофанії" охороняється на міжнародному рівні, 8,9 % на державному рівні України, 12,6 % є регіонально рідкісними.

Найбільша частка видів, що охороняються, серед птахів: 62,3 % від загальної кількості видів і 93,7 % списку видів птахів. Земноводні урочища охороняються на міжнародному рівні на 100 % видового списку, але, унаслідок невеликої кількості видів, їхня частка від загального списку хребетних "Феофанії" складає лише 4,5 %. Найменше серед видів, які підлягають охороні, представлені риби – 1 вид, що складає 9,1 % загального списку і 0,6 % списку видів класу.

Загалом на території урочища "Феофанія" відмічено 12 чужорідних видів (7,2 %). Найбільша кількість адвентивних видів хребетних тварин представлена рибами та птахами. Серед земноводних чужорідні види відсутні. У зв'язку з невеликим видовим складом риб водойм урочища Феофанія, 5 чужорідних видів – є суттєвою їх часткою – 45,5 %. Частка адвентів в інших класах значно нижча (0–10,0 %). Шляхи потрапляння чужорідних видів до біотопів урочища різняться. Так, карась сріблястий (*Carassius gibelio*), амур білий (*Stenopharyngodon idella*), товстолобик білий (*Hypophthalmichthys molitrix*) були випущені у феофанійські ставки на початку ХХІ століття з метою зариблення. Черепах червоновухих (*Trachemys scripta elegans*) періодично випускають до цих ставків відпочивальники. Перезимовує ця тварина, чи кожного року ми спостерігаємо нових особин, не відомо. Інші адвентивні види (*Pseudorasbora parva*, *Percottus glenii*, *Streptopelia decaocto*, *Dendrocopos syriacus*, *Phoenicurus ochruros*, *Serinus serinus*, *Ondatra zibet*, *Pipistrellus kuhlii*, *Neovison vison*) проникли в урочище самостійно, розселяючись із сусідніх біотопів.

Біотопи урочища Феофанія підлягають широкому спектру антропогенного тиску внаслідок рекреаційного навантаження з боку відпочивальників. Найбільшою загрозою для тварин є проведення пікніків з розпаленням багаття та неконтрольований вигул домашніх со-

бак, від яких страждають наземні тварини. Відпочивальники, що відвідують парк, унаслідок своєї чисельності призводять до порушення наземного рослинного покриву, часто завдають шкоди природним та декоративним рослинам, а внаслідок невихованості більшості рекреантів, підвищують дію фактора занепокоєння.

Територія ППСГМ "Феофанія" перебуває під наглядом служби Державної охорони та співробітників Державної установи "Інститут еволюційної екології НАН України". Завдяки роботі вказаних організацій негативний антропогенний вплив дещо нівелюється. Співробітниками Інституту проводяться роботи, серед яких значну роль для підвищення чисельності птахів та кажанів відіграють біотехнічні заходи, спрямовані на покращення умов їх життя. Першочерговими серед них є створення умов для гніздування птахів: захист природних гнізд і облаштування штучних, також розвішування годівничок узимку. Для кажанів на території парку облаштовані сховища для днювання та зимівлі. У ході етнічних екскурсій проводиться агітаційна робота, спрямована на виховання правильної поведінки у природі, роз'яснення щодо необхідності охорони всіх видів рослин та тварин, біотопів їх існування та щодо наслідків порушення стійкого розвитку екосистем. Однією із форм вирішення проблеми рекреаційного використання природно-заповідних об'єктів є створення мережі екологічних стежок. Привабливість екологічної стежки, яка розроблена для ППСГМ "Феофанія" полягає в унікальному та гармонійному поєднанні на території парку цінних ботанічних, зоологічних, ландшафтних пам'яток із неймовірною пейзажною мальовничістю. Слід відзначити, що вздовж проходження екостежки чергуються лісові та садово-паркові екосистеми, природні водойми та штучні ставки з панорамним оглядом, що робить природоохоронний маршрут контрастним та надзвичайно насиченим [41]. Це покращує сприймання інформації дітьми дошкільних закладів, учнів загальноосвітніх шкіл та студентів. Науковими співробітниками Інституту підготовлено наочний матеріал, спрямований на розширення знань відпочивальників про біоту урочища та виховання доброзичливого й обережного ставлення до природи. У біотопах урочища за межами охоронної території стан контролю за рекреаційним навантаженням значно гірший, але у зв'язку з важкою доступністю природних біотопів, пов'язаною з їх складним рельєфом, вони не надто активно відвідуються.

Автори висловлюють подяку старшому науковому співробітнику, канд. біол. наук відділу охорони тваринного світу Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України Мішті Аліні Вікторівні за консультації щодо корекції видового складу та екологічних особливостей ссавців.

Висновки. 1. Уперше за результатами ландшафтних та геоботанічних досліджень охарактеризовано фізико-географічні умови урочища "Феофанія" та виділено на його території 7 основних типів біотопів існування хребетних тварин, зокрема лісові, лучні, перелоги, садово-паркові, водно-болотні, ставки, Феофанівський струмок.

2. Уперше подано анований список хребетних тварин урочища "Феофанія", у якому наведено 11 видів риб, 8 земноводних, 7 плазунів, 111 птахів, 29 ссавців. Таксономічне різноманіття хребетних тварин урочища "Феофанія" складає 166 видів, 119 родів, 63 родини, 27 рядів та 5 класів. З них 82,0 % видів охороняється на міжнародному рівні, 8,9 % на державному рівні України, 12,6 % є регіонально рідкісними.

3. Для 81 % видового складу хребетних тварин біотопи урочища є репродуктивною територією, а половина з них проводить в урочищі весь життєвий цикл. 19 %

видового складу птахів (Aves) осілі, 58 % прилітають на гніздування, 12 % для годівлі, 9 % на зимівлю, 2 % залітних. 82,8 % видів ссавців (Mammalia) осілі, 10,3 % перелітні, 6,9 % із нез'ясованим статусом. В урочищі відмічено 12 чужорідних видів хребетних тварин.

Список використаних джерел:

1. Вплив рекреаційної діяльності на стан дубових насаджень проєктованого Національного природного парку "Холодний Яр" / В.В. Лавров, О.І. Блінкова, Д.І. Лисенко, А.А. Білушенко // Наук. вісник Національного лісотехнічного ун-ту України. – 2013. – Вип. 23.7 – С. 50–60.
2. Блінкова О.І. Особливості адаптації інтродукційних популяцій *Quercus rubra* L. на території Київського Полісся / О.І. Блінкова // Питання біоіндикації та екології. – 2013. – Вип. 18. – № 2. – С. 42–56.
3. Дідух Я.П. Фітоіндикація екологічних режимів рослинних угруповань урочища Холодний Яр / Я.П. Дідух // Український ботанічний журн. – 1992. – № 1. – С. 17–22.
4. Чаплыгіна А.Б. Орнитофауна національного природного парку "Гомольшанские леса" / А.Б. Чаплыгіна, Т.В. Шупова, А.С. Надточий // Вісник Дніпропетровського ун-ту. Біологія, екологія. – 2016. – 24 (1). – С. 124–133.
5. Шупова Т.В. Трансформація різноманіття орнитофауни под впливом рекреаційної навантаженості / Т.В. Шупова // Biosystems Diversity. – 2017. – 25(1). – С. 45–51.
6. Palomino D. Birds on novel island environments. A case study with the urban avifauna of Tenerife (Canary Islands) / D. Palomino, L.M. Carrascal // Ecological Research. – 2005. – Vol. 20(5). – P. 611–617.
7. Kurosawa R. Disturbance-induced bird diversity in early successional habitats in the humid temperate region of northern Japan / R. Kurosawa // Ecological Research. – 2009. – Vol. 24 (3). – P. 687–696.
8. Шупова Т.В. Адаптація птахів ряду голубоподібних (Columbiformes) до трансформації середовища існування / Т.В. Шупова // Вісник Київ. нац. ун-ту імені Тараса Шевченка. Серія : Біологія. – 2015. – Вип. 1 (69). – С. 46–51.
9. Шупова Т.В. Необычная гнездовая станция большой синицы (*Parus major* L.) / Т.В. Шупова, А.Б. Чаплыгіна // Беркут. – 26 (2). – 2017. С. 150–151.
10. Гудков І.М. Екологія Голосіївського лісу / І.М. Гудков // Монографія. – К. : Фенікс, 2007. – 336 с.
11. Некрасова О.Д. Деякі аспекти герпетофауни Голосіївського лісу та її охорона / О.Д. Некрасова // Екологія Голосіївського лісу : кол. монографія (відп. ред. Мельничук Д.О.). – Нац. аграр. ун-т. – К. : Фенікс, 2007. – С. 186–197.
12. Некрасова О.Д. До вивчення герпетофауни басейну річки Віта / О.Д. Некрасова // Міжнар. науково-практ. конф. "Охорона, збереження та відтворення біорізноманіття в умовах мегаполісу", присвячена 10-річчю створення Національного природного парку "Голосіївський" (7-8 вересня 2017 р., Київ). – Х. : Видавництво "Діса Плюс", 2017. – С. 201–211.
13. Ігнатюк О.А. Хребетні тварини урочища Феофанія / О.А. Ігнатюк, О.М. Цвєлих // Жива Україна, екологічний журн. – 2009. – № 1–2. – С. 15–16.
14. Шупова Т.В. Орнитологическое разнообразие парка-памятки садово-паркового искусства "Феофанія". Заповідна справа, 2014. – 20 (1). – С. 98–102.
15. Мішта А.В. Дрібні наземні ссавці урочища "Феофанія" / А.В. Мішта // Роль ботанічних садів і дендропарків у збереженні та збагаченні біологічного різноманіття урбанізованих територій : матер. Міжнар. наук конф (28-31 травня 2013 р., Київ) / голов. ред. В.Г. Радченко. – К. : НЦЕБМ НАН України, ПАТ "Віпол", 2013. – С. 11–112.
16. Bilushenko A.A. Contribution to mammals fauna of Feofaniya park / A.A. Bilushenko // Питання біоіндикації та екології / A.A. Bilushenko. – 2015. – Вип. 20, № 1 – С. 162–168.
17. Білушенко А.А. Рукокрылые парка "Феофанія" в Киеве, Украина / А.А. Білушенко. – 2016. – Вип. 19. – С. 19–26.
18. Барщевська Н.М. Ландшафтне різноманіття території паркових зон м. Києва (на прикладі парку-пам'ятки садово-паркового мистецтва "Феофанія") / Н.М. Барщевська, Ю.Г. Тютюнник // Фізична географія та геоморфологія – 2014. – Вип. 3 (75). – С. 70–74.
19. Фізико-географічне районування України. Масштаб 1 : 4000 000 / О.М. Маринич, Г.О. Пархоменко, В.М. Пашенко та ін. // Укр. геогр. журнал, 2003. – № 1. – С. 16 – 22.
20. Природно-заповідний фонд України: території та об'єкти загальнодержавного значення. – К. : ТОВ "Центр екологічної освіти та інформації", 2009. – 332 с.
21. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Фіторізноманіття урочища "Феофанія". Історія вивчення, флористичні та ценогнічні особливості / Ю.Р. Шеляг-Сосонко, О.М. Байрак, Є.В. Воробйов // Жива Україна. – 2009. – № 1–2. – С. 5–7.
22. Гончаренко І.В. Лісова рослинність урочища "Феофанія" та її антропогенна трансформація / І.В. Гончаренко, О.А. Ігнатюк, Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Ecology and noospherology. – 2013. – Vol. 24. – no. 3–4. – С. 51–63.
23. Таксономічний склад та просторова структура елементів озеленення ППСГМ "Феофанія" / Р.К. Матяшук, І.В. Гончаренко, І.В. Ткаченко та ін. // Ecology and noospherology. – 2015. – Vol. 26. – no. 3–4. – С. 21–29.

24. Монченко В.І. Екологічний стан водойм Феопанії / В.І. Монченко, Ю.В. Дубровський // Жива Україна. – 2009. – № 1–2. – С. 17–18.
25. Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України. Третє наближення / В.А. Соломаха. – К.: Фітосоціоцентр, 2008. – 296 с.
26. Куземко А.А. Лучна рослинність. Клас *Molinio-Arrhenatheretea* / А.А. Куземко // Рослинність України / відп. ред. Ю.П. Шеляг-Сосонко. – К.: Фітосоціоцентр, 2009. – 376 с.
27. Харитонов Н.П. Некоторые методы изучения земноводных и пресмыкающихся / Н.П. Харитонов // Research (Исследователь). – 2009. – № 1. – С. 134–153.
28. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г.А. Новиков. – М.: Сов. наука, 1953. – 503 с.
29. Bird Census Techniques / C.J. Bibby, N.D. Burgess, D.A. Hill, S.H. Mustoe. – 2nd ed. Academic Press. – London, 2000 p.
30. Limpens H. Bestimmung der mitteleuropischer fledermausrten anhand ihrer: Lern- und bungskassette mit begleitheft. BAG Fledermauschutz in naturschutzbund Deuchland & NABU / H. Limpens // Projektgruppe Fledermauserfassung Niedersachsen, 1995. – 45 p.
31. Barataud N. Balladen au seiner unhorbaren welt / N. Barataud. – Grenobl, 1966. – 52 p.
32. Флинт В.Е. Млекопитающие СССР / В.Е. Флинт, Ю.Д. Чугунов, В.М. Смирин. – М.: "Мысль", 1970. – 438 с.
33. Ружіленко Н. Методика обліку та вивчення структури популяції хижих ссавців за слідами (Родина *Mustelidae*) / Н. Ружіленко // Вісник Львівського ун-ту. Серія : Біологія. – 2002. – Вип. 30. – С. 35–41.
34. Ружіленко Н. Методика обліку та вивчення структури популяції хижих ссавців за слідами (Родина *Canidae*) / Н. Ружіленко // Вісник Львівського ун-ту. – Серія : Біологія. – 2003. – Вип. 32. – С. 134–138.
35. Комісія із зоологічної термінології. Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. URL: http://www.izan.kiev.ua/term_com/vstup.htm
36. Фауна України: охоронні категорії. Довідник / О. Годлевська, І. Парнікоза, В. Різун та ін.; ред.: О. Годлевська, Г. Фесенко. – Вид. 2-ге, перероб. та доп. – К. [б. в.], 2010. – 80 с.
37. Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І.А. Акімова. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 624 с.
38. Червона книга Київської області / В.В. Конішук, С.Л. Мосякін, П.М. Царенко та ін. // Агроекологічний журн. – 2012. – № 3. – С. 46–58.
39. Мерзликин И.Р. О вероятном гнездовании кедровки в Киеве / И.Р. Мерзликин, А.В. Швердюкова // Беркут. – 2011. – Т. 20. – Вып. 1–2. – С. 179–180.
40. Білушенко А.А. Використання рукокрилими ссавців в умовах Центрального Лісостепу України / А.А. Білушенко // Вісник Київ. нац. ун-ту імені Тараса Шевченка. Серія : Біологія. – № 2(70). – 2015. – С. 29–32.
41. Конякін С.М. Екологічна стежина "Біотичне різноманіття лісової екосистеми" (на прикладі ППСПМ "Феопанія", м. Київ) / С.М. Конякін, Т.В. Шупова // Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища: збірник матеріалів наук. праць II Міжнар. науково-практ. конф. (11–12 жовтня 2018 р., Чернірів). – Чернірів: Десна "Поліграф", 2018. – С. 324–331.
42. Shupova T. V. The diversity of avifauna in park, Feofaniya // Nature reservation, 2014; 1(20): 98–103.
43. Mishra A.V. Small terrestrial mammals of the local landscape Feofaniya. The role of botanical gardens and dendroparks in preserving and enriching the biological diversity of urbanized territories: International scientific conference (Kyiv, May 28–31, 2013) / Edit-in-chief V. G. Radchenko. – Kyiv, 2013.: 11–12.
44. Bilushenko A.A. Contribution to mammals fauna of Feofaniya park. Problems of bioindications and ecology, 2015; 20 (1): 162–168.
45. Bilushenko A.A. Bats of Feofaniya park in Kyiv, Ukraine. Plecotus et al., 2016; 19: 19–26.
46. Barshchevska N.M., Tyutyunnyk Yu.H. Landscape diversities of the park zone territories in Kyiv (the example of the Reservation Park "Feofaniya"), Physical geography and geomorphology, 2014; 3 (75): 70–74.
47. Marynych O.M., Parkhomenko H.O., Pashchenko V.M., Petrenko O.M., Shyshchenko P.H. Physical-geographical zoning of Ukraine. Scale 1: 4000 000, Ukrainian Geographical Journal, 2003; 1: 16–22.
48. Natural reserve fund of Ukraine: territories and objects of national importance. Kyiv: Center for environmental education and information, 2009: 332.
49. Shelyag-Sosonko Yu.R., Bayrak O.M., Vorobyov Ye.V. Phytodiversity of the natural boundary Feofaniya study history, floristic and coenotic peculiarities. Living Ukraine, 2009; 1–2: 5–7.
50. Goncharenko I.V., Ignatjuk O.A., Shelyag-Sosonko Yu.R. Forest vegetation of the Feofaniya tract and its anthropogenic transformation. Ecology and noospherology, 2013; 24(3–4): 51–63.
51. Matishuk R.K., Goncharenko I.V., Tkachenko I.V., Prokopuk Y.S., Shchur K.Yu. Taxonomic composition and spatial structure of the elements of landscaping park Feofaniya. Ecology and noospherology, 2015; 26(3–4): 21–29.
52. Monchenko V.I., Dubrovskyy Yu.V. Environmental state of Feofaniya's reservoirs. Living Ukraine, 2009; 1–2: 17–18.
53. Solomaha V.A. Syntaxonomical of vegetation of Ukraine. Kyiv: Phytosociocentre, 2008: 296.
54. Kuzenko A.A. Meadow vegetation. Molinio-Arrhenatheretea class. / Edit-in-chief Yu.R. Shelyag-Sosonko. Vegetation of Ukraine. Kyiv: Phytosociocentre, 2009: 376.
55. Kharitonov N.P. Some methods of studying amphibians and reptiles. Research6 2009; 1: 134–153.
56. Novikov G.A. Field studies on the ecology of terrestrial vertebrates. M., 1953: 503.
57. Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A., and Mustoe S.H. Bird Census Techniques, 2nd ed. Academic Press, London. 2000.
58. Limpens H. Bestimmung der mitteleuropischer fledermausrten anhand ihrer: Lern- und bungskassette mit begleitheft. BAG Fledermauschutz in naturschutzbund Deuchland & NABU – Projektgruppe Fledermauserfassung Niedersachsen. 1995: 45.
59. Barataud N. Balladen au seiner unhorbaren welt. Grenobl, 1966: 52.
60. Flint V.E., Chugunov Yu.D., Smirin V.M. Mammals of the Union of Soviet Socialist Republics. Moscow, 1970: 438.
61. Ruzhilenko N. Owards the method of census and study of population structure of carnivore mammals using footprints (family *Mustelidae*). Visnyk of L'viv univ. Biology Series, 2002; 30: 35–41.
62. Ruzhilenko N. Owards the method of census and study of population structure of carnivore mammals using footprints (family *Canidae*). Visnyk of L'viv univ. Biology Series, 2003; 32: 134–138.
63. Commission on zoological terminology. I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine. http://www.izan.kiev.ua/term_com/vstup.htm
64. Fauna of Ukraine: conservation categories. Reference book / O. Godlevska, I. Parnikova, V. Rizun, H. Fesenko, Yu. Kutsokon, I. Zagorodniuk, M. Shevchenko, D. Inozemtseva; eds.: L. Godlevska, H. Fesenko. The 2nd edition. Kyiv, 2010: 80.
65. Akimov I.A. (ed.) Red Data Book of Ukraine. Animals. Kyiv: Hlobalkonsaltynh. 2009: 624.
66. Konishchuk V.V., Mosyakin S.L., Tsarenko P.M., Kondratyuk S.Ya., Borisova O.V., Virchenko V.M., Prydyk M.P., Fitsailo T.V., Gavris G.G., Titov V.M., Shupova T.V. Red Book of the Kyiv region. Agroecological journal, 2012; 3: 46–58.
67. Merzlikin I.R., Sheverdyukova A.V. About probable breeding of Nutcracker in Kyiv. Berkut, 2011; 20(1–2): 179–180.
68. Bilushenko A.A. Use of shelters by bats in the Central Forest-steppe of Ukraine. Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology, 2015; 2(70): 29–32.
69. Koniakin S., Shupova T. Ecological path "Biotic diversity of forest ecosystem" (on the example of the park Feofaniya, city of Kiev). The problems of ecology and evolution of ecosystems in transformed environment: 2nd International theoretical and practical conference, Chernihiv, 11th–12th of October 2018. Chernihiv.: Desna Poligraf, 2018: 324–331.

Reference

1. Lavrov V.V., Blinkova O.I., Lysenko D.I., Bilushenko A.A. Recreational activity effects on oak plantations of projected National natural park 'Holodny Yar'. Scientific Bulletin of UNFU, 2013; 23 (7): 50–60.
2. Blinkova O.I. adaption peculiarities of introduction populations of *Quercus rubra* L. on Kyiv Polissia. Problems of bioindications and ecology, 2013; 18 (2): 42–56.
3. Didukh Ya.P. Phytoidication of ecological regimes of plant communities of the local landscape 'Holodny Yar'. Ukrainian Botanical Journal, 1992; 1: 17–22.
4. Chaplygina A.B., Shupova T.V., Nadtochiy A.S. The avifauna of the National Nature Park 'Homilshanski Lis'. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology, 2016; 24 (1): 124–133.
5. Shupova T.V. Transformation in the diversity of avifauna under the influence of recreational load. Biosystems Diversity, 2017; 25 (1): 45–51.
6. Palomino D., Carrascal L.M. Birds on novel island environments. A case study with the urban avifauna of Tenerife (Canary Islands). Ecological Research, 2005; 20(5): 611–617.
7. Kurosawa R. Disturbance-induced bird diversity in early successional habitats in the humid temperate region of northern Japan. Ecological Research, 2009; 24 (3): 687–696.
8. Shupova T.V. Adaptation of the birds of the order Columbiformes to the transformation of habitat. Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology, 2015; 1(69): 46–51.
9. Shupova T.V., Chaplygina A.B. An unusual nesting habitat of the Great Tit (*Parus major*). Berkut, 2017; 26 (2): 150–151.
10. Hudkov I.M. Ecology Holosiivskiy forest. Study. K.: Fenix, 2007: 336.
11. Nekrasova O.D. Some aspects of the herpetofauna of Holosiivskiy forest and its protection. Ecology Holosiivskiy forest. /Edit-in-chief D.O. Melnychuk. Kyiv, 2007: 186–197.
12. Nekrasova O.D. To the study of the herpetofauna of the Vita river basin. International theoretical and practical conference 'Protection, conservation and reproduction of biodiversity in a megacity' dedicated to the 10 th anniversary of the creation of the Holosiivskiy National Nature Park (September 7–8, 2017 in Kyiv). Kharkiv, 2017: 201–211.
13. Ihnatyuk O.A., Tsvelykh O.M. Vertebrates of the natural boundary Phaeophania. Living Ukraine, 2009; 1–2: 15–16.

Надійшла до редколегії 6.05.19
Отримано виправлений варіант 7.06.19
Підписано до друку 7.06.19

Received in the editorial 6.05.19
Received a revised version on 7.06.19
Signed in the press on 7.06.19

С. Конякин, канд. геогр. наук, Т. Шупова, канд. биол. наук, Л. Губарь, канд. биол. наук
Государственное учреждение "Институт эволюционной экологии НАН Украины", Киев, Украина,
А. Билушенко, канд. биол. наук
Черкасский зоологический парк, Черкассы, Украина

ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ УРОЧИЩА "ФЕОФАНИЯ"

Урочище "Феофания" расположено на окраине Киева и представляет сообщества коренной дубравы с высокой плотностью вековых деревьев и производных грабового леса, остепненным лугом, культурфитоценозами, каскадом прудов, ручьем. За период 2012–2018 гг. выявлено 11 видов рыб, 8 земноводных, 7 пресмыкающихся, 111 птиц, 29 млекопитающих. Из них 82,0 % видов охраняется на международном уровне, 8,9 % на государственном уровне Украины, 12,6 % являются регионально редкими. У 81 % видов животных в урочище проходит репродуктивный, а у половины из них и весь жизненный цикл. 19 % видового состава птиц (Aves) оседлые, 58 % прилетают на гнездование, 12 % кормление, 9 % зимовку, 2 % залетных (*Regulus ignicapillus*, *Nucifraga caryocatactes*). 82,8 % видов млекопитающих (Mammalia) оседлые, 10,3 % перелетные (*Pipistrellus nathusii*, *Pipistrellus pygmaeus*, *Nyctalus leisleri*), 6,9 % с невыясненным статусом (*Neovison vison*, *Capreolus capreolus*). В урочище отмечено 12 чужеродных видов. *Carassius gibelio*, *Ctenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix* выпущены в пруды с целью зарыбления. *Trachemys scripta elegans* приносят к прудам отдыхающие. Наиболее актуальна агитационная работа, направленная на воспитание правильного поведения в природе, разъяснения необходимости охраны всех видов растений и животных, биотопов их существования, разъяснение последствий нарушения баланса устойчивого развития экосистем.

Ключевые слова: биотопы лесостепной зоны, урочище "Феофания", Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia, адвентивные позвоночные животные.

S. Koniakin, Ph.D, T. Shupova, Ph.D, L. Gubar, Ph.D
Institute for Evolutionary Ecology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine,
A. Bilushenko, Ph.D
Cherkassy Zoological Park, Cherkassy, Ukraine

VERTEBRATES OF THE LOCAL LANDSCAPE FEOFANIYA

The local landscape Feofaniya is located on the outskirts of the Kyiv and represents communities of native oak wood with high density of ancient trees and hornbeam forest, steppe meadow, culture phytocenoses, cascade of ponds, stream. For the period 2012–2018 11 species of fish, 8 amphibians, 7 reptiles, 111 birds, 29 mammals were identified. Of these, 82.0 % of species are protected internationally, 8.9 % at the state level of the Ukraine, 12.6 % are regionally rare. In 81% of animal species, the reproductive site passes through the tract, and in half of them the whole life cycle. 19 % of the species composition of birds (Aves) are sedentary, 58 % arrive for nesting, 12 % for feeding, 9 % for wintering, 2 % for migratory (*Regulus ignicapillus*, *Nucifraga caryocatactes*). 82.8 % of mammals (Mammalia) are sedentary, 10.3 % are migratory (*Pipistrellus nathusii*, *Pipistrellus pygmaeus*, *Nyctalus leisleri*), 6.9 % with unexplained status (*Neovison vison*, *Capreolus capreolus*). The local landscape has 12 alien species. *Carassius gibelio*, *Ctenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix* released into ponds with the purpose of stocking. *Trachemys scripta elegans* bring vacationers to the ponds. *Pseudorasbora parva*, *Percottus glenii*, *Streptopelia decaocto*, *Dendrocygpus syriacus*, *Phoenicurus ochruros*, *Serinus serinus*, *Ondatra zibet*, *Pipistrellus kuhlii*, *Neovison vison* penetrated the local landscape independently from neighboring biotopes. Thanks to biotechnical measures aimed at improving the living conditions of animals (protection of natural nests and the creation of artificial ones), hanging feeders in the winter, hanging shelters for daytime and wintering bats. The negative impact on the biotopes of Feofaniya from the side of recreation is somewhat leveled at the expense of educational work with vacationers. The most relevant propaganda work is aimed at educating correct behavior in nature, explaining the need to protect all plant and animal species, their biotopes, and explaining the consequences of disturbing the balance of sustainable development of ecosystems.

Key words: forest-steppe zone biotopes, local landscape Feofaniya, Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia, adventitious vertebrates.

УДК612.82/83

С. Корж, студ., Н. Філімонова, канд. фіз.-мат. наук, М. Макачук, д-р біол. наук,
І. Зима, д-р біол. наук
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
В. Кальниш, д-р біол. наук
ДУ "Інститут медицини праці імені Ю.І. Кундієва НАМН України", Київ, Україна

НЕЙРОФІЗІОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ РЕАЛІЗАЦІЇ АСОЦІАТИВНОЇ ПАМ'ЯТІ У ВЕТЕРАНІВ АТО/ООС, ЯКІ ЗАЗНАЛИ ЧЕРЕПНО-МОЗКОВОЇ ТРАВМИ

Тестування стану асоціативної пам'яті методом парних асоціацій виявило значуще зниження ефективності асоціативного запам'ятовування у ветеранів Антитерористичної операції (АТО) / операції Об'єднаних сил (ООС) із черепно-мозковими травмами, про що свідчила більша кількість зроблених ними помилок та довша тривалість проходження ними тесту порівняно з обстежуваними контрольної групи. В обстежуваних контрольної групи формування асоціативної пам'яті забезпечувала узгоджена система висхідного та низхідного контролю запам'ятовування асоціативних пар слів та формування їх образів як у правій, так і в лівій півкулях, тоді як у ветеранів АТО/ООС із черепно-мозковими травмами до процесів формування асоціативної пам'яті більшою мірою залучалась ліва півкуля, що свідчило про переважний внесок семантичного аналізу слів до формування зв'язку між ними. Після пред'явлення першого слова асоціативної пари згадування другого слова в контрольній групі забезпечувала збалансована нейромережа у правій та лівій півкулях. На відміну від цього, у групі з черепно-мозковими травмами виявлена підвищена активність у лівій півкулі та відповідна нейромережа в низькочастотному діапазоні, що вказувало на більшу залученість вербального семантичного аналізу слів при відтворенні другого слова пари, при цьому відсутність у них синхронізації в бета-діапазоні в центральній-парієтальній зоні може свідчити про погіршення процесів, які забезпечують гальмування після згадування відповідних слів (postretrieval processes). Таким чином, у контрольній групі при запам'ятовуванні асоціативних пар слів виявлено узгоджені процеси сприйняття окремих слів, їх розпізнавання, семантичного аналізу та формування між ними смислових зв'язків та їх зв'язків із відповідними образами, що є відображенням узгоджених міжпівкульних інформаційних процесів, у той час як обстежувані з черепно-мозковими травмами переважно спирались на фонетичні та семантичні аспекти асоціативних пар слів.

Ключові слова: асоціативна пам'ять, ЕЕГ, когерентний аналіз, LORETA, черепно-мозкова травма.

Вступ. Черепно-мозкові травми (ЧМТ) можуть викликати різноманітні когнітивні порушення, які погіршують пам'ять, увагу, сприйняття та розуміння інформації,

когнітивний (свідомий) контроль при ухваленні рішень тощо. Значного поширення такі розлади набули в сучасній Україні внаслідок війни на її сході. Травми го-

лови складають від 33 до 45 % від загальної кількості травм, які військовослужбовці отримують у результаті бойових дій у зоні Антитерористичної операції (АТО)/операції Об'єднаних сил (ООС). На жаль, як контузії, так і струсам головного мозку не завжди приділяють достатню увагу, хоча такі травми можуть мати значні віддалені наслідки, які суттєво погіршують стан когнітивних функцій. Наявні нині дослідження показують, що люди, які страждають від ЧМТ, часто відчувають дефіцит мовних функцій, психомоторних навичок, уваги, пам'яті та виконавчих функцій [19]. Проблеми з пам'яттю є не тільки одними з найпоширеніших наслідків ЧМТ, вони також можуть мати більш значущий вплив у повсякденному житті та успішності діяльності. Розуміння того, як ЧМТ впливає на функціональну цілісність мозкових нейромереж, є ключовим для майбутньої реабілітації. Наслідки після отримання ЧМТ є дуже різноманітними, однак у 1 з 5 випадків люди з ЧМТ залишаються на все життя інвалідами з порушеними процесами пам'яті, уваги, виконавчих функцій, руховими розладами та проблемами в соціальній поведінці [20].

Відомо, що асоціації лежать в основі когнітивних процесів, зокрема пам'яті – процесу пізнання, збереження та відтворення інформації. Асоціаціями є взаємозв'язки між елементами (предметами, явищами, поняттями, рухами тощо), які встановлюються між відчуттями, що виникають у свідомості людини без активного сприйняття. Нині вивчення функціональних та анатомічних порушень при ЧМТ є досить поширеним, проте якість функціонування асоціативної пам'яті досліджувалася дуже мало [14].

Метою роботи було визначити вплив ЧМТ на стан асоціативної пам'яті у ветеранів АТО / ООС та характер міжрегіональної взаємодії у головному мозку ветеранів АТО/ООС при реалізації асоціативної пам'яті.

Об'єкт та методи досліджень. В обстеженні взяли участь 10 чоловіків віком 18–21 роки, які не мали скарг на здоров'я, правші – студенти КНУ імені Тараса Шевченка (контрольна група), а також 10 чоловіків-ветеранів АТО/ООС віком 30–48 років, які зазнали ЧМТ, правші (надалі – група з ЧМТ), які на момент обстеження були пацієнтами ДУ "Інститут медицини праці імені Ю.І. Кундієва НАМН України". При формуванні групи з ЧМТ ми спиралась на медичні картки пацієнтів, де вказувалась лише наявність черепно-мозкової травми. Зазвичай військові лікарі до них відносять контузії, стуси головного мозку тощо, але в картках більш точний діагноз не вказувався. В англomовній літературі використовують термін *mildTraumaticBrainInjury (mTBI)* – помірно травматичне ушкодження мозку. Усі обстежувані були поінформовані стосовно схеми проведення обстежень і надали письмову згоду відповідно до Гельсінської етичної декларації.

Учасники обох обстежуваних груп проходили комп'ютерний тест на асоціативну пам'ять [3], який є комп'ютерною модифікацією класичної методики [2]. Тест складався із двох етапів. Спочатку на екрані монітора протягом 40 с з'являлись 15 асоціативних пар, які учаснику треба було запам'ятати. Після цього, через 1 с, з'являлося одне слово зі списку показаних раніше та список слів, серед яких обстежуваний мав обрати слово як асоціативну пару до цього слова. Реєструвався час проходження тесту та кількість помилкових відповідей.

Під час проходження тесту здійснювалася реєстрація електроенцефалограми (ЕЕГ). Для реєстрації та аналізу ЕЕГ використовували комплекс "Нейрон-Спектр-4/ВП" (НейроСофт). Запис ЕЕГ здійснювався

монополярно, референтні електроди – на мочках вух із кожної сторони. Частота квантування ЕЕГ – 500 Гц, електроди накладались за міжнародною системою 10–20 % у 16 стандартних відведеннях. У кожному відведенні обчислювались спектральні потужності та коефіцієнти когерентності за допомогою комп'ютерної програми "Нейрон-Спектр" для таких частотних діапазонів ЕЕГ: дельта (0,5–3,9 Гц), тета (4,0–7,9 Гц), альфа (8,0–13,0 Гц), бета-1 (13,0–19,9 Гц), бета-2 (20,0–35,5 Гц). Достовірною когерентністю вважали при медіані $\geq 0,7$, оскільки середнє значення функції когерентності залежить від шуму в записі сигналу ЕЕГ, і нижчі значення медіани показували б хибну синхронізацію певних пар відведень [1].

Координати диполів активності для всіх частотних діапазонів під час проходження тесту отримано в програмі нейровізуалізації LORETA [18].

Статистичний аналіз даних проводили за допомогою пакету STATISTICA 6.0 (StatSoft, USA, 2008). Тест Шапіро-Віллка використовували для перевірки на нормальність розподілу. Розподіл кількості помилок відрізнявся від нормального ($p < 0,05$), а часу реакції – був нормальний ($p = 0,15$), тому для порівняльного аналізу використовували критерій Ст'юдента та Левена і критерій Мана-Вітні. Для опису вибіркового розподілу вказували середнє значення $M \pm SD$ та медіану Me [25 %; 75 %].

Результати та їх обговорення. Під час проходження асоціативного тесту обстежувані з ЧМТ робили значуще більше помилок ніж у контрольній групі: 10 [9; 14] vs. 2 [1; 2] ($p = 0,001$), та проходили тест значуще довше 16 ± 5 cvs. 11 ± 3 с (за критерієм Ст'юдента $p = 0,01$, Левена $p = 0,18$). Тобто, проходження асоціативного тесту обстежуваним із ЧМТ давалося значно важче, ніж для контрольної групи. Обстежувані в контрольній групі та групі ветеранів із ЧМТ відрізнялись за віком, однак виявлене погіршення асоціативної пам'яті не можна пов'язувати саме з віковими змінами. По-перше, вікова група ветеранів з ЧМТ складала 30–48 років, а за віковою класифікацією Всесвітньої організації охорони здоров'я: 25–44 – молодий вік; 44–60 – середній вік; 60–75 – похилий вік; 75–90 – старечий вік, а після 90 – довгожителі. Таким чином, обстежувані обох груп були фактично з однієї вікової групи. По-друге, оскільки пари асоціативних слів мають чіткі семантичні відносини, а контент семантичної пам'яті формується на основі ієрархічних угруповань різноманітних асоціацій, то базовою одиницею семантичної пам'яті вважають саме асоціацію. Цілий ряд досліджень когнітивної неврології, які узагальнені в огляді [6], показали, що, на щастя, не всі когнітивні процеси з віком погіршуються.

Так, продуктивність семантичної пам'яті у віці від 35 до 60 років покращується, до 75 років є стабільною, і тільки в подальшому дещо знижується.

Під час проходження асоціативного тесту на етапі запам'ятовування, за результатами програми LORETA, у контрольній групі виявлено диполі активності в обох півкулях, що свідчило про узгоджений процес ідентифікації слів та формування асоціативних пар (рис. 1, а). Виявлена активація білатерально *Sup*, які причетні до базової обробки візуальної інформації, та *PreCun* у лівій півкулі (рис. 1, а). Останнім часом *PreCun* був ідентифікований як регіон, який опосередковує складні та високоінтегровані завдання, включаючи пошук спогадів в епізодичній пам'яті та створення уявних образів [16]. Таким чином, виявлена активація лівого *PreCun* у контрольній групі є значущою для розуміння асоціацій між парами слів. У [16] також виявлено кореляцію між активацією в *PreCun* та скроневою зоною при розумінні ме-

тафор. У [14] показано, що MTL функціонує як частина складної нейронної мережі для підтримки кодування асоціацій, а також те, що до успішного кодування асоціативних пар слів залучаються зони ACC (забезпечення механізмів відбору, організації, генерування об'єднань між елементами) та FG – зони візуального розпізнавання слів. FG є великою областю в нижній скроневій корі, яка відіграє важливу роль у розпізнаванні об'єктів та облич. Крім того, у [8] показано, що відповідно до простої анатомічної та функціональної моделі читання слів, літери, що відображаються в одній півкулі, спочатку аналізуються через каскад контралатеральних ретино-топних областей, у тому числі в FG (BA 18-19), які формують усе більш абстрактні уявлення. Зрештою, у зоні розпізнавання візуальної форми слова FG (BA 37), яка розташована в межах лівої потилично-скроневої борозни, створюються представлення ідентичностей літер, які в подальшому скеровуються в зони, що займаються фонологічною або лексико-семантичною обробкою, у тому числі у FG (BA 20), яка примикає до PHG. Оскільки в контрольній групі нами виявлено активацію ACC, MFG і AG в обох півкулях, а також FG (BA 18), FG (BA 37) та FG (BA 20) лівої півкулі (рис. 1, а), то можна припустити, що при запам'ятовуванні пар слів відбувалися процеси розпізнавання літер, слів та кодування асоціацій. Виявлена активність в MFG, SFG та ACC (рис. 1, а) може вказувати на наявність системи низхідного (top-down) контролю, що може контролювати аспекти перцептивних уявлень, які пов'язані з новими слідами епізодичної пам'яті при створенні асоціацій або їх відновленні, про що свідчать результати роботи [9]. У [25] показано, що ліва AG є критичною для епізодичного моделювання (тобто уявлення про певний майбутній досвід) й епізодичної пам'яті (тобто запам'ятовування специфічного минулого досвіду). У той же час права AG відіграє причинну роль у формуванні очікуваних зв'язків [7]. Оскільки асоціативна пам'ять є невід'ємним компонентом епізодичної пам'яті, а асоціативні пари слів, які пред'являлись у тесті, базувались саме на очікуваних зв'язках, виявлена нами активація AG в обох півкулях (рис. 1, а) вказує на їх критичну роль у процесах асоціативної пам'яті. Також виявлена активність в зоні MTG (рис. 1, а), яка, як показано у [27], має ключову роль у семантичній оцінці асоціацій та мультимодальному семантичному процесі. Функція РСС полягає у створенні щільної мережі структурних зв'язків із різноманітними областями мозку, тобто РСС виконує роль кортикального вузла у складній функціональній архітектурі, яка пов'язана як із вентральною областю, так і з фронто-парієтальною нейромережею, яка бере участь у когнітивному контролі та регулюванні балансу між зовнішнім та внутрішнім спрямуванням процесів пізнання [15]. Виявлена нами активність у РСС (рис. 1, а) свідчить про стабільність нейромережі, в якій відбувалось узгодження процесів сприйняття окремих слів, їх розпізнавання, семантичний аналіз та формування між ними асоціативних зв'язків. Дві різні системи контролю уваги асоційовані із двома широкомасштабними нейромережами, які називають дорсальною (top-down, низхідною) та вентральною (bottom-up, висхідною) системами уваги. Мережа селективної уваги top-down може бути спрямована на зовнішні або внутрішні події через один із двох процесів: цілеспрямований або рефлексивний процес, причому в обох випадках до них залучена РСС. Мережа bottom-up контролю виходить за межі Temporo-parietal junction (скронево-тім'яне з'єднання) та включає AG, яка може сприяти безпосередньому отриманню і представленню епізодичної інформації [20], та активацію якої нами було виявлено в контрольній групі (рис. 1, а). Та-

кож у контрольній групі бачимо активацію IFG в обох півкулях (рис. 1, а). Ліва IFG залучена до фонетичного та семантичного підбору слів [10], у той час як права IFG функціонально пов'язана з широкомасштабними нейромережами фронто-парієтальної вісі, яка здійснює як автоматичні, так і складні комплексні когнітивні процеси [11]. У [9] зазначено, що функціональний зв'язок між правим гіпокампом, правою FG і лівою IFG визначає успішне асоціювання нового обличчя з відповідним іменем. Тобто, на основі виявлених нами зон активності можна припустити, що обстежувані контрольні групи при створенні асоціативних пар слів асоціювали їх також із відповідними образами.

Таким чином, у контрольній групі при запам'ятовуванні асоціативних пар виявлено збалансовану систему узгоджених дорсальних та вентральних нейромереж, до яких входять окципітальні, парієтальні, скроневі та фронтальні спеціалізовані зони обох півкуль. Ця узгоджена система мала відображення в кортикальних взаємозв'язках, які були виявлені когерентним аналізом ЕЕГ (рис. 3). Так, у дельта-діапазоні формуються глобальні нейромережі, які забезпечують адаптацію до вхідного сенсорного потоку та які пов'язані з активною, цілеспрямованою увагою і мотивацією [10, 22]. Виявлена фронто-парієтальна зв'язність у лівій півкулі та міжпівкульний взаємозв'язок в дельта-діапазоні в контрольній групі (рис. 3) є відображенням узгоджених міжпівкульних інформаційних процесів при запам'ятовуванні асоціативних пар слів. Отже, активність у тета-діапазоні пов'язується з успішним кодуванням інформації при запам'ятовуванні та її утриманні, а також формуванням мережі top-down контролю. Крім того, вважається, що активність у тета-діапазоні відіграє вирішальну роль у кодуванні епізодичної пам'яті – чим вища активність у цьому діапазоні, тим краще відбувається кодування асоціацій із семантично конгруентним контекстом [5]. Позитивний вплив семантичного контексту на кодування та відтворення асоціацій опосередковується змінами у схемі зв'язків між джерелами в тета-діапазоні. При запам'ятовуванні облич права SuperiorParietalLobe показала підвищену синхронізацію в тета-діапазоні з LateralPosteriorParietalLobe та лівою MedialTemporalLobe, що забезпечило регулювання автоматичної уваги до сенсорної та контекстної інформації [9]. Однак, лівий PosteriorParietalCortex також є чутливим до кількості вербальної інформації, яка згадується в тестах на асоціативні пари слів [26]. Таким чином, виявлені фронто-центрально-парієтальні зв'язки в тета-діапазонах лівої півкулі та центрально-парієтальні у правій (рис. 3) підтримували формування контекстних асоціативних пар.

Активність в альфа-діапазоні пов'язана із семантичною пам'яттю, оскільки вона послідовно десинхронізується з поданням семантично пов'язаних елементів [17]. Виявлена зв'язність у латеральних центрально-парієтальних зонах (рис. 3) може вказувати на формування специфічних семантично пов'язаних асоціацій. У той же час, у [17] виявлена кореляція між fMRI активністю у правих InferiorParietal та PrecentralCortex, а також у лівому InferiorParietalCortex та активністю в бета-діапазоні, яка презентує мережу гальмування конкуруючих із релевантними стимулами та процеси забування. Отже, наявна синхронізація у фронто-центрально-парієтальних зонах у бета-діапазоні в контрольній групі (рис. 3), можливо, забезпечувала якісні процеси запам'ятовування асоціацій при пригніченні неадекватних стимулів.

На відміну від контрольної групи, у пацієнтів з ЧМТ при запам'ятовуванні асоціацій активувалась не тільки FG (BA37) лівої півкулі, але і FG (BA36) – гіпокампальна

зона правої півкулі (рис. 1, б). У [4] зазначається, що візуальне розпізнавання слів відбувається не тільки в лівій FG (BA37), але і у правій, причому інтеграція результатів їх діяльності відбувається за допомогою CorpusCallosum у мовних центрах лівої півкулі. На жаль, когерентний аналіз не виявив наявності фронто-парієтального зв'язку у правій півкулі (рис. 3), що могло б узгодити процеси візуального розпізнавання слів з їх семантичним аналізом.

Дослідження в дельта-діапазоні виявили дві системи: в парієтально-оципітальній зоні та фронто-скроневій зоні (рис. 3). Парієтально-оципітальна система включала в себе зони первинної та вторинної візуальної кори та тім'яну асоціативну область кори, в яких за виділеними

інформативними ознаками зображення, у тому числі графічного представлення слів, упізнаються та пов'язуються суб'єктивні уявлення. Фронто-скронєва система складалась із мовних структур лівої півкулі, де відбувається проговорювання фонем слів, розпізнавання їх сенсу та їхня актуалізація в образах письмової та усної мови та префронтальних зон обох півкуль, які здійснюють цілеспрямований контроль специфічної системи сприйняття та обробки вербальної інформації (рис. 3). Таким чином, при запам'ятовуванні обстежуваних у групі з ЧМТ більше спиралось на фонетичні та семантичні аспекти асоціативних пар слів, а також намагались запам'ятати їх як візуальний об'єкт, причому ці два процеси не були об'єднані в одну систему.

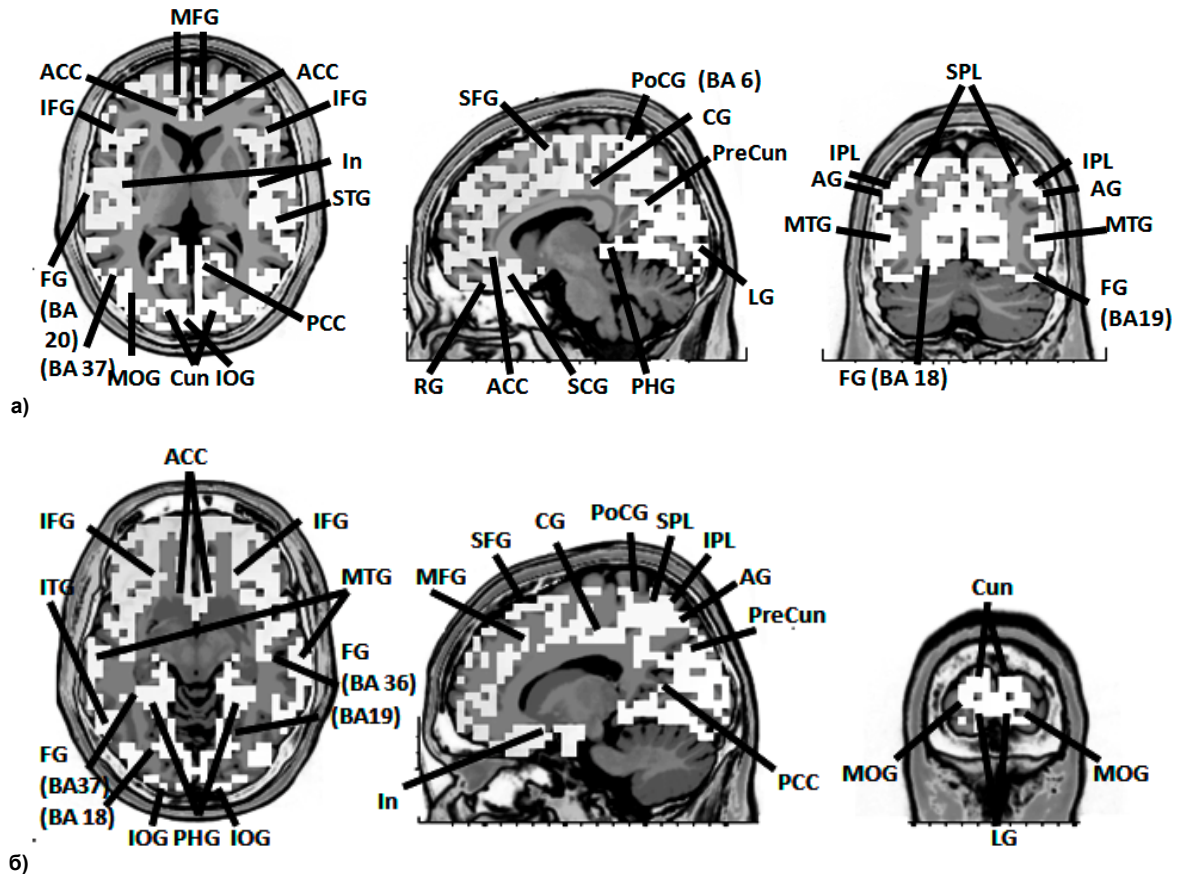


Рис. 1. Диполі активності головного мозку під час запам'ятовування асоціативних пар: а) у контрольній групі (n=10) білим виділено диполі, активність яких була значуще вища відносно нуля (поріг активності $t=2,416$, $p < 0,05$); б) у групі з ЧМТ (n=10) білим виділено диполі, активність яких була значуще вища відносно нуля (поріг активності $t=2,206$, $p < 0,05$)

При відтворенні пар слів у обстежуваних контрольної групи більшу активацію виявлено у правій півкулі, тобто вони більше спиралось на візуальний образ пари слів (рис. 2, а). При цьому виявлена активація лівої MTL та білатерально-FG (BA 37) (рис. 2, а), які, як показано в [13], забезпечують ефективне відтворення асоціацій. При цьому фронто-парієтальна синхронізація виявлена як у лівій, так і у правій півкулі (рис. 3), що забезпечило ефективний пошук слів відповідної асоціативної пари.

На відміну від контрольної групи, в обстежуваних ветеранів із ЧМТ вища активність була виявлена в лівій півкулі, що свідчить про більшу залученість вербально-го семантичного аналізу пред'явлених тестових слів (рис. 2, б). Пару до тестового слова треба було вибирати із множини слів, які включали і синоніми необхідного слова. Як показав аналіз відповідей, обстежувани з ЧМТ в більшості розуміли, приблизно яке слово є асоціативною парою до тестового, але не могли вказати точно, яке саме пред'являлось для запам'ятовування в першій

частині тесту. За даними [23], зона BA31, куди входить PosteriorCingulateCortex та PreCun, активується під час мовних завдань (лексико-семантичній обробці вербальної інформації) та відіграє значну роль у пов'язуванні емоцій та пам'яті (топографічної, епізодичної тощо) [24]. Оскільки ця зона є більш активною у групі з ЧМТ під час відтворення асоціативних пар (рис. 2, б), то можна припустити, що обстежувани краще запам'ятовували суб'єктивно пов'язані емоційно забарвлені асоціативні пари.

Крім того, на відміну від контрольної групи, когерентності у них виявлено тільки між мовними центрами в низькочастотних діапазонах, а в бета-діапазоні такі зв'язки були відсутні (рис. 3). Відсутність синхронізації в бета-діапазоні в центральньо-парієтальній зоні може свідчити про погіршення процесів, які забезпечують гальмування після згадування (postretrieval processes) [17], що дає можливість більш точно налаштуватись на пригадування наступного слова та уникати інтерференції між тестовими словами.

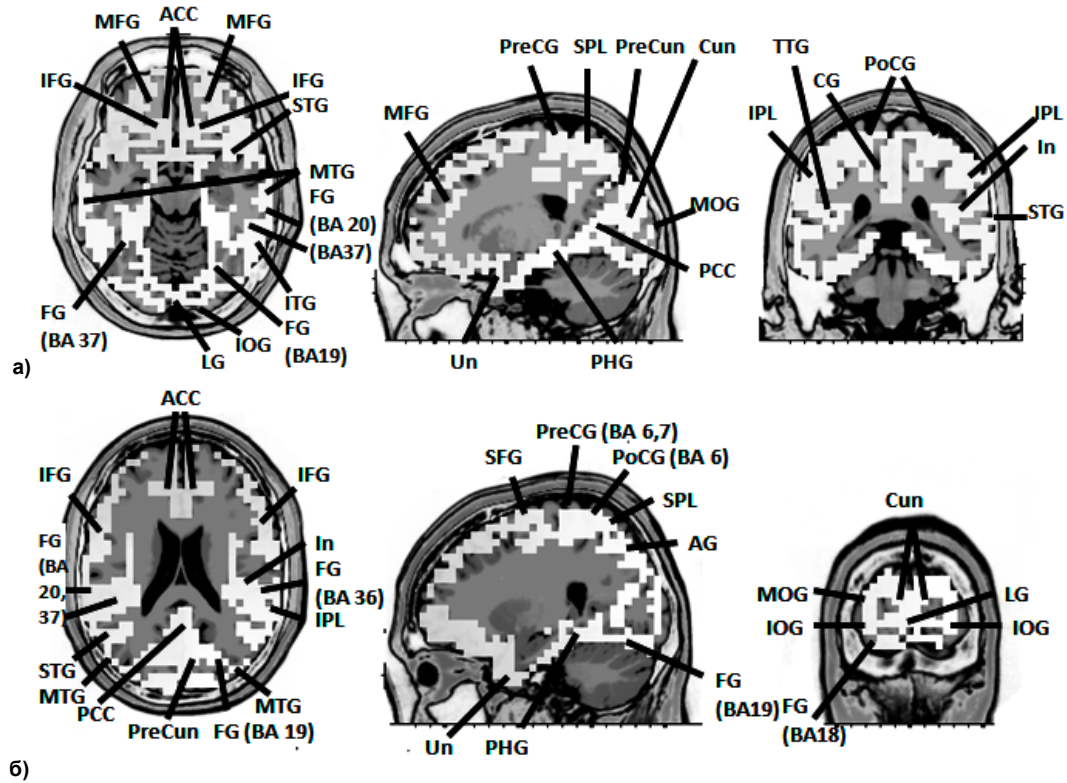


Рис. 2. Диполі активності головного мозку під час відтворення слів відповідних асоціативних пар: а) у контрольній групі (n=10) білим виділено диполі, активність яких була значуще вища відносно нуля (поріг активності $t=2,186$, $p < 0,05$); б) у групі з ЧМТ (n=10) білим виділено диполі, активність яких була значуще вища відносно нуля (поріг активності $t=2,260$, $p < 0,05$)

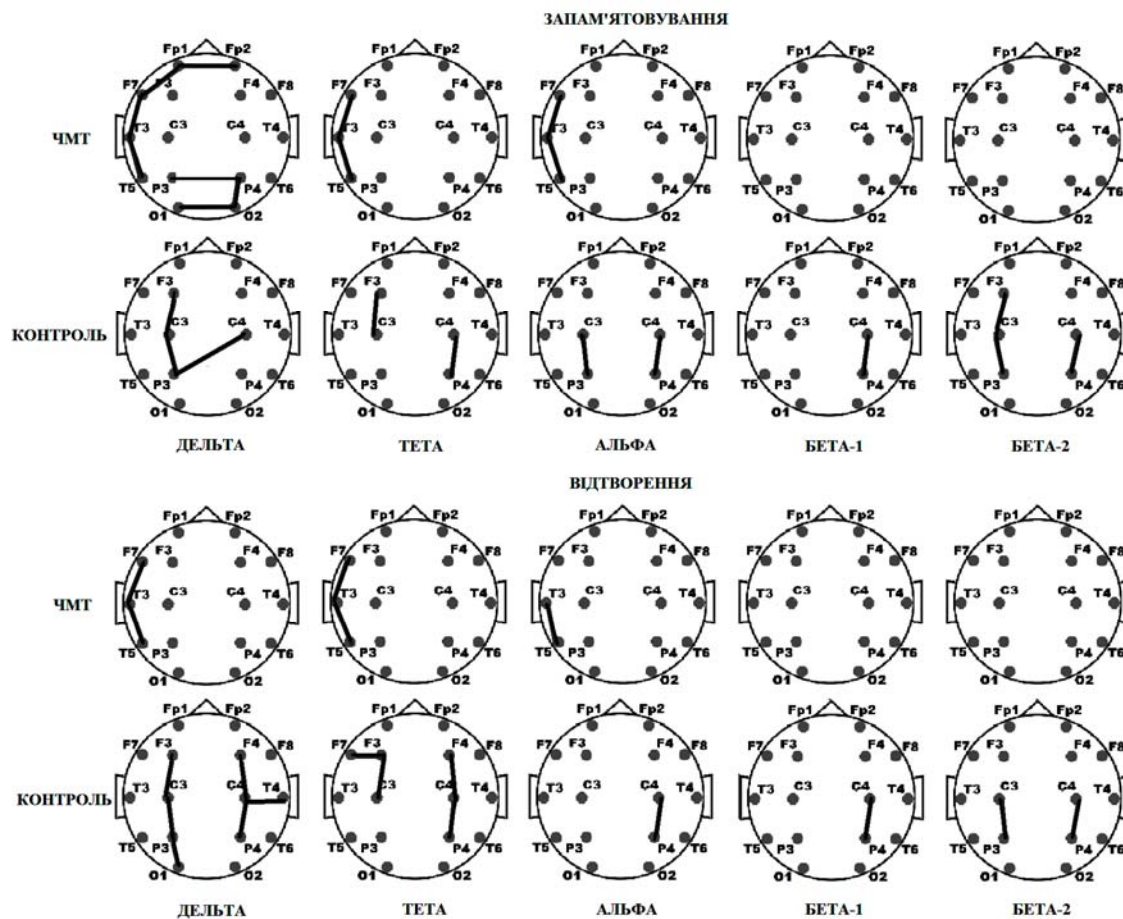


Рис. 3. Когерентності з $Me \geq 0,7$ в дельта-, тета-, альфа-, бета-1 та бета-2 діапазонах у контрольній групі (n=10) та групі із ЧМТ (n=10) під час тестування асоціативної пам'яті

Таким чином, в обстежуваних контрольної групи формування асоціативної пам'яті забезпечувала узгоджена система висхідного та низхідного контролю запам'ятовування асоціативних пар слів та формування їх образів як в правій (клин, кутова звивина, середня скронева звивина, передня поясна кора, веретеноподібна звивина, медіальна лобова звивина, нижня лобова звивина, задня поясна кора), так і в лівій півкулях (клин, прикинарна ділянка, кутова звивина, середня скронева звивина, передня поясна кора, веретеноподібна звивина, медіальна лобова звивина, верхня лобова звивина та нижня лобова звивина), тоді як у ветеранів АТО/ООС із черепно-мозковими травмами до процесів формування асоціативної пам'яті більшою мірою залучалась ліва півкуля (нижня потилична звивина, клин, прикинарна ділянка, кутова звивина, нижня скронева звивина, середня скронева звивина, веретеноподібна звивина, парагіпокампальна звивина, медіальна лобова звивина, передня поясна кора, медіальна лобова звивина, верхня лобова звивина, нижня лобова звивина, верхня тім'яна часточка, нижня тім'яна часточка, задня поясна кора), ніж права (нижня потилична звивина, клин, середня скронева звивина, веретеноподібна звивина, парагіпокампальна звивина, передня поясна кора та нижня лобова звивина), що свідчило про переважний внесок семантичного аналізу слів до формування зв'язку між ними.

Після пред'явлення першого слова асоціативної пари згадування другого слова в контрольній групі забезпечувала збалансована нейромережа у правій (верхня скронева звивина, нижня скронева звивина, нижня потилична звивина) та лівій півкулях (клин, прикинарна ділянка, середня потилична звивина, верхня тім'яна часточка та задня поясна кора) при білатеральній активності в передній поясній корі, веретеноподібній звивині, медіальній лобовій звивині та нижній лобовій звивині. У той же час, у групі з черепно-мозковими травмами була виявлена підвищена активність у лівій півкулі (верхня лобова звивина, верхня скронева звивина, парагіпокампальна звивина, прецентрально звивина, верхня тім'яна часточка, задня поясна кора та кутова звивина) та відповідна нейромережа в низькочастотному діапазоні, що вказувало на більшу залученість вербального семантичного аналізу асоціативних пар слів. При цьому відсутність у них синхронізації в бета-діапазоні в центрально-парієтальній зоні може свідчити про погіршення процесів, які забезпечують гальмування після згадування відповідних слів (postretrieval processes).

Висновки. Тестування стану асоціативної пам'яті виявило зниження ефективності асоціативного запам'ятовування у ветеранів АТО/ООС, які зазнали ЧМТ, про що свідчили більша кількість зроблених ними помилок та довша тривалість проходження ними тесту порівняно з обстежуваними контрольної групи.

В обстежуваних контрольної групи формування асоціативної пам'яті забезпечувала узгоджена система висхідного та низхідного контролю запам'ятовування асоціативних пар слів та формування їх образів як у правій, так і в лівій півкулях, тоді як у ветеранів АТО/ООС із черепно-мозковими травмами до процесів формування асоціативної пам'яті більшою мірою залучалась ліва півкуля, що свідчило про переважний внесок семантичного аналізу слів до формування зв'язку між ними.

Після пред'явлення першого слова асоціативної пари згадування другого слова в контрольній групі забезпечувала збалансована нейромережа у правій та лівій півкулях, тоді як у групі з черепно-мозковими травмами була виявлена підвищена активність у лівій півкулі та відповідна нейромережа в низькочастотному діапазоні,

що вказувало на більшу залученість вербального семантичного аналізу асоціативних пар слів. При цьому відсутність у них синхронізації в бета-діапазоні в центрально-парієтальній зоні може свідчити про погіршення процесів, які забезпечують гальмування після згадування відповідних слів (postretrieval processes).

Таким чином, у контрольній групі при запам'ятовуванні асоціативних пар слів виявлено узгоджені процеси сприйняття окремих слів, їх розпізнавання, семантичний аналіз та формування між ними смислових зв'язків та їх зв'язків із відповідними образами, що є відображенням узгоджених міжпівкульних інформаційних процесів. На відміну від цього, обстежувані з черепно-мозковими травмами переважно спирались на фонетичні та семантичні аспекти асоціативних пар слів.

Умовні позначення. ACC – AnteriorCingulateCortex (передня поясна кора); AG – AngularGyrus (кутова звивина); BA – BrodmannArea (зона за Бродманом); CG – CingulateGyrus (поясна звивина); Cun – Cuneus (клин); FG – FusiformGyrus (веретеноподібна звивина); IFG – InferiorFrontalGyrus (нижня лобова звивина); In – Insula (острівцев); IOG – InferiorOccipitalGyrus (нижня потилична звивина); IPL – InferiorParietalLobule (нижня тім'яна часточка); ITG – InferiorTemporalGyrus (нижня скронева звивина); LG – LingualGyrus (язикова звивина); MFG – MedialFrontalGyrus (медіальна лобова звивина); MOG – MiddleOccipitalGyrus (середня потилична звивина); MTG – MiddleTemporalGyrus (середня скронева звивина); MTL – MedialTemporalLobe (медіальна скронева частка); PCC – PosteriorCingulateCortex (задня поясна кора); PHG – ParahippocampalGyrus (парагіпокампальна звивина); PoCG – PostcentralGyrus (зацентрально звивина); PreCG – PrecentralGyrus (прецентрально звивина); PreCun – Precuneus (прикинарна ділянка); RG – RectusGyrus (пряма звивина); SCG – SubcallosalGyrus (підмозоліста звивина); SFG – SuperiorFrontalGyrus (верхня лобова звивина); SPL – SuperiorParietalLobule (верхня тім'яна часточка); STG – SuperiorTemporalGyrus (верхня скронева звивина); TTG – TransverseTemporalGyrus (поперечна скронева звивина); Un – Uncus (гачок).

Список використаних джерел:

- Кулаичев А.П. Об информативности когерентного анализа / А. П. Кулаичев // Журнал высшей нервной деятельности. – 2009. – Вып. 59. – С. 766–775.
- Столяренко Л.Д. Основы психологии / Л.Д. Столяренко. – Ростов-на-Дону: Феникс, 1966. – 290 с.
- Взаємозв'язки між показниками асоціативної оперативної пам'яті у жінок та чоловіків // Н. Філімонова, М. Макачук, Т. Мірошник, К. Качуріна // Вісник Київ. уні-ту імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія. – 2009. – Вип. 54. – С. 6–9.
- Ardila A. Language and visual perception associations: meta-analytic connectivity modeling of Brodmannarea 37 / A. Ardila, B. Bernal, M. Rosselli // Behavioural Neurology. – 2015:565871. doi: 10.1155/2015/565871.
- Atienza M. Semantic congruence enhances memory of episodic associations: role of theta oscillations / M. Atienza, M. Crespo-Garcia, J.L. Cantero // Journal of Cognitive Neuroscience. – 2011. – Vol. 23, № 1. – P. 75–90.
- Ballesteros S. Ageing, cognition, and neuroscience: An introduction / S. Ballesteros, L.G. Nilsson, P. Lemaire // European Journal of Cognitive Psychology. – 2009. – Vol. 23, № 2–3. – P. 161–175.
- The right angular gyrus combines perceptual and response-related expectancies in visual search: TMS-EEG evidence / F. Bocca, T. Tollner, H.J. Muller et al. // Brain Stimulation. – 2015. – Vol. 8, № 4. – P. 816–822.
- Visual word recognition in the left and right hemispheres: anatomical and functional correlates of peripheral alexias / L. Cohen, O. Martinaud, C. Lemer et al. // Cerebral Cortex. – 2003. – Vol. 13, № 12. – P. 1313–1333.
- Functional neural networks underlying semantic encoding of associative memories / M. Crespo-Garcia, J.L. Cantero, A. Pomyalov et al. // NeuroImage. – 2010. – Vol. 50, № 3. – P. 1258–1270.
- Harmony T. The functional significance of delta oscillations in cognitive processing / T. Harmony // Frontiers in Integrative Neuroscience. – 2013. – № 7. – P. 83.
- Functional segregation of the right inferior frontal gyrus: evidence from coactivation-based parcellation / G. Hartwigsen, N.E. Neef, J.A. Camilleri et al. // Cerebral Cortex. – 2019. – Vol. 29, № 4. – P. 1532–1546.
- Revisiting the functional specialization of left inferior frontal gyrus in phonological and semantic fluency: the crucial role of task demands and individual ability / M. Katzev, J. Hennig et al. // Journal of Neuroscience. – 2013. – Vol. 33, № 18. – P. 7837–7845.

13. Kirwan C.B. Medial temporal lobe activation during encoding and retrieval of novel face-name pairs / C.B. Kirwan, C.E.L. Stark // *Hippocampus*. – 2004. – Vol. 14, № 7. – P. 919–930.
14. Neural correlates of verbal associative memory and mnemonic strategy use following childhood traumatic brain injury / M.E. Kramer, P.C.-Y. Chiu, P.K. Shear et al. // *Journal of Pediatric Rehabilitation Medicine*. – 2009. – Vol. 2, № 4. – P. 255–271.
15. Leech R. Echoes of the brain within the posterior cingulate cortex / R. Leech, R. Braga, D.J. Sharp // *Journal of Neuroscience*. – 2012. – Vol. 32, № 1. – P. 215–222.
16. Mashal N. The role of the precuneus in metaphor comprehension: evidence from an fMRI study in people with schizophrenia and healthy participants / N. Mashal, T. Vishne, N. Laor // *Frontiers in Human Neuroscience*. – 2014. – № 8. – P. 818.
17. Nyhus E. Brain networks related to beta oscillatory activity during episodic memory retrieval / E. Nyhus // *Journal of Cognitive Neuroscience*. – 2018. – Vol. 30, № 2. – P. 174–187.
18. Pascual-Marqui R.D. Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details / R.D. Pascual-Marqui // *Methods and Findings in Experimental and Clinical Pharmacology*. – 2002. – № 4. – P. 5–12.
19. Prince C. Evaluation and treatment of mild traumatic brain injury: the role of neuropsychology / C. Prince, M.E. Bruhns // *Brain Sciences*. – 2017. – Vol. 7, № 8. – P. 105.
20. 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.C. Duff, E.J. McAuley et al. // *Neurotrauma*. – 2016. – Vol. 33, № 11. – P. 977–989.
21. Rugg M.D. Ventral lateral parietal cortex and episodic memory retrieval / M.D. Rugg, D.R. King // *Cortex*. – 2018. – № 107. – P. 238–250.
22. Delta rhythm in wakefulness: evidence from intracranial recordings in human beings / R.N.S. Sachdev, N. Gaspard, J.L. Gerrard et al. // *Journal of Neurophysiology*. – 2015. – Vol. 114, № 2. – P. 1248–1254.
23. Sakurai Y. Brodmann areas 39 and 40: human parietal association area and higher cortical function / Y. Sakurai // *Brain and Nerve*. – 2017. – Vol. 69, № 4. – P. 461–469.
24. Early and sustained supramarginal gyrus contributions to phonological processing / M.W. Sliwinski, M. Khadilkar, J. Campbell-Ratcliffe et al. // *Frontiers in Psychology*. – 2012. – Vol. 3, № 161.
25. Thakral P.P. A role for the left angular gyrus in episodic simulation and memory / P.P. Thakral, K.P. Madore, D.L. Schacter // *Journal of Neuroscience*. – 2017. – Vol. 37, № 34. – P. 8142–8149.
26. Vilberg K.L. Lateral parietal cortex is modulated by amount of recollected verbal information / K.L. Vilberg, M.D. Rugg // *Neuro Report*. – 2009. – Vol. 20, № 14. – P. 1295–1299.
27. Visser M. Both the middle temporal gyrus and the ventral anterior temporal area are crucial for multimodal semantic processing: distortion-corrected fMRI evidence for a double gradient of information convergence in the temporal lobes / M. Visser, E. Jefferies, K.V. Embleton // *Journal of Cognitive Neuroscience*. – 2012. – Vol. 24, № 8. – P. 1766–1778.

Reference

1. Kulaichev AP. On the informative value of coherence analysis in EEG studies. *Journal of Higher Nervous Activity*. 2009;59:766–775. (in Russian).
2. Stoljarenko L.D. Fundamentals of Psychology. Rostov-on-Don. Publishing House "Phoenix". 1966; 290. (in Russian).
3. Filimonova N, Makarchuk M, Miroshnyk T, Kachurina K. Relations between indicators of associative and working memory of males and females. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*. 2009; 54: 6–9. (in Ukrainian).
4. Ardila A, Bernal B, Rosselli M. Language and visual perception associations: meta-analytic connectivity modeling of brodmann area 37. *Behav Neurol*. 2015; 2015:565871.
5. Atienza M, Crespo-Garcia M, Cantero JL. Semantic congruence enhances memory of episodic associations: role of theta oscillations. *J Cogn Neurosci*. 2011 Jan; 23(1):75–90.
6. Ballesteros S, Nilsson LG, Lemaire P. Ageing, cognition, and neuroscience: An introduction. *Eur J Cogn Psychol*. 2009 Mar; 21(2–3):161–175.
7. Bocca F, Tollner T, Muller HJ, Taylor PC. The right angular gyrus combines perceptual and response-related expectancies in visual search: TMS-EEG evidence. *Brain Stimul*. 2015 Jul-Aug; 8(4):816–22.

8. Cohen L, Martinaud O, Lemer C, Leh'ricy S, Samson Y, Obadia M, et al. Visual word recognition in the left and right hemispheres: anatomical and functional correlates of peripheral alexias. *Cereb Cortex*. 2003 Dec 12; 13(12):1313–1333.
9. Crespo-Garcia M, Cantero JL, Pomyalov A, Boccaletti S, Atienza M. Functional neural networks underlying semantic encoding of associative memories. *NeuroImage*. 2010; 50(3):1258–70.
10. Harmony T. The functional significance of delta oscillations in cognitive processing. *Front Integr Neurosci*. 2013 Dec 5; 7:83.
11. Hartwigsen G, Neef NE, Camilleri JA, Margulies DS, Eickhoff SB. Functional segregation of the right inferior frontal gyrus: evidence from coactivation-based parcellation. *Cereb Cortex*. 2019 Apr 1; 29(4):1532–1546.
12. Katzev M, Tuscher O, Hennig J, Weiller C, Kaller CP. Revisiting the functional specialization of left inferior frontal gyrus in phonological and semantic fluency: the crucial role of task demands and individual ability. *J Neurosci*. 2013 May 1; 33(18):7837–45.
13. Kirwan CB, Stark CEL. Medial temporal lobe activation during encoding and retrieval of novel face-name pairs. *Hippocampus*. 2004; 14(7):919–930.
14. Kramer ME, Chiu PC-Y, Shear PK, Wade LS. Neural correlates of verbal associative memory and mnemonic strategy use following childhood traumatic brain injury. *J Pediatr Rehabil Med*. 2009 Jan 1; 2(4):255–271.
15. Leech R, Braga R, Sharp DJ. Echoes of the brain within the posterior cingulate cortex. *J Neurosci*. 2012 Jan 4; 32(1):215–22.
16. Mashal N, Vishne T, Laor N. The role of the precuneus in metaphor comprehension: evidence from an fMRI study in people with schizophrenia and healthy participants. *Front Hum Neurosci*. 2014; 8:818.
17. Nyhus E. Brain networks related to beta oscillatory activity during episodic memory retrieval. *J Cogn Neurosci*. 2018 Feb; 30(2):174–187.
18. Pascual-Marqui R.D. Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods Find Exp Clin Pharmacol*. 2002; 24 Suppl D:5–12.
19. Prince C, Bruhns ME. Evaluation and treatment of mild traumatic brain injury: the role of neuropsychology. *Brain Sciences*. 2017; 7(8):105.
20. Rigon A, Duff MC, McAuley E, Kramer AF, Voss MW. Is traumatic brain injury associated with reduced inter-hemispheric functional connectivity? a study of large-scale resting state networks following traumatic brain injury. *J Neurotrauma*. 2016; 33(11):977–89.
21. Rugg MD, King DR. Ventral lateral parietal cortex and episodic memory retrieval. *Cortex*. 2018 Oct; 107:238–250.
22. Sachdev RNS, Gaspard N, Gerrard JL, Hirsch LJ, Spencer DD, Zaveri HP. Delta rhythm in wakefulness: evidence from intracranial recordings in human beings. *J Neurophysiol*. 2015 Aug; 114(2): 1248–1254.
23. Sakurai Y. Brodmann areas 39 and 40: human parietal association area and higher cortical function. *Brain Nerve*. 2017 Apr; 69(4):461–469.
24. Sliwinski MW, Khadilkar M, Campbell-Ratcliffe J, Quevenno F, Devlin JT. Early and Sustained Supramarginal Gyrus Contributions to Phonological Processing. *Front Psychol*. 2012; 3:161.
25. Thakral PP, Madore KP, Schacter DL. A role for the left angular gyrus in episodic simulation and memory. *J Neurosci*. 2017 Aug 23; 37(34):8142–8149.
26. Vilberg KL, Rugg MD. Lateral parietal cortex is modulated by amount of recollected verbal information. *Neuroreport*. 2009 Sep 23; 20(14):1295–1299.
27. Visser M, Jefferies E, Embleton KV, Lambon Ralph MA. Both the middle temporal gyrus and the ventral anterior temporal area are crucial for multimodal semantic processing: distortion-corrected fMRI evidence for a double gradient of information convergence in the temporal lobes. *J Cogn Neurosci*. 2012 Aug; 24(8):1766–78.

Надійшла до редколегії 7.05.19

Отримано виправлений варіант 10.06.19

Підписано до друку 10.06.19

Received in the editorial 7.05.19

Received a revised version on 10.06.19

Signed in the press on 10.06.19

С. Корж, студ., Н. Филимонова, канд. физ.-мат. наук, М. Макачук, д-р биол. наук,
И. Зима, д-р биол. наук
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
В. Кальниш, д-р биол. наук
ГУ "Інститут медицини труда імені Ю.І. Кундієва НАМН України", Київ, Україна

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕАЛИЗАЦИИ АССОЦИАТИВНОЙ ПАМЯТИ У ВЕТЕРАНОВ АТО / ООС, КОТОРЫЕ ПОЛУЧИЛИ ЧЕРЕПНО-МОЗГОВУЮ ТРАВМУ

Тестирование состояния ассоциативной памяти методом парных ассоциаций выявило снижение эффективности ассоциативно-го запоминания у ветеранов Антитеррористической операции (АТО) / операции Объединённых сил (ООС) с черепно-мозговыми травмами, о чем свидетельствовало большее количество сделанных ими ошибок и большая продолжительность прохождения ими теста по сравнению с обследуемыми контрольной группы. У обследуемых контрольной группы формирование ассоциативной памяти обеспечивала согласованная система восходящего и нисходящего контроля запоминания ассоциативных пар слов и формирования их образов как в правом, так и в левом полушарии, тогда как у ветеранов АТО/ООС с черепно-мозговыми травмами в процессы формирования ассоциативной памяти в большей степени было вовлечено левое полушарие, что свидетельствовало о подавляющем вкладе

де семантичного аналізу слів в формування зв'язу між ними. Після пред'явлення першого слова асоціативної пари припоминання другого слова в контрольній групі забезпечувала сбалансована нейросеть в правому і лівому півшаріях. В отличие от этого, в групі з черепно-мозговими травмами виявлена підвищена активність в лівому півшарі і відповідна нейросеть в низкочастотному діапазоні, що указувало на більшу вовлеченість вербального семантичного аналізу слів при виробленні другого слова пари. При цьому відсутність у них синхронізації в бета-діапазоні в центрально-парієтальній зоні може свідчити про погіршенні процесів, забезпечують затримку після вгадування відповідних слів (postretrieval processes). Таким чином, в контрольній групі при запам'януванні асоціативних пар слів виявлені узгоджені процеси сприйняття окремих слів, їх розпізнавання, семантичного аналізу і формування зв'язу між ними смислових зв'язів і їх зв'язів з відповідними образами, що являється відображенням узгоджених міжпівшарових інформаційних процесів, в той час як досліджувані з черепно-мозговими травмами переважно опиралися на фонетичні і семантичні аспекти асоціативних пар слів.

Ключові слова: асоціативна пам'ять, ЕЕГ, когерентний аналіз, LORETA, черепно-мозгова травма.

S. Korzh, stud., N. Filimonova, Ph.D, M. Makarchuk, Dr.Sc., I. Zyma, Dr.Sc.,
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine,
V. Kalnysh, Dr.Sc.
Yu.I. Kundiyeva Institute for occupation health NAMS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

NEUROPHYSIOLOGICAL MECHANISMS OF THE ASSOCIATIVE MEMORY REALIZATION IN THE VETERANS ATO / JFO

Testing the state of associative memory using the paired associates method revealed a significant decrease in the effectiveness of associative memorization in veterans of the Anti-Terrorist Operation (ATO) / Joint Forces Operation (JFO) with traumatic brain injuries, as evidenced by a larger number of errors made by them and a longer duration of their passing the test compared to the subjects of the control group. In the examined control group, the formation of associative memory was provided by a consistent system of top-down and bottom-up control of memorizing associative pairs of words and forming their images in both right and left hemispheres, while in veterans of the ATO/JFO with traumatic brain injuries in the formation of associative memory was more involved the left hemisphere than the right one, which indicated the overwhelming contribution of the semantic analysis of words to the formation of a connection between them. After the presentation of the first word of an associative pair, the retrieval of the second word in the control group provided a balanced neural network in the right and left hemispheres. At the same time, increased activity in the left hemisphere and the corresponding neural network in the low-frequency range were found in the group with traumatic brain injuries, which indicated a greater involvement of verbal semantic analysis of words when reproducing the second word. At the same time, the lack of synchronization in the beta-range in the central-parietal zone may indicate a deterioration of the postretrieval processes that ensure the processes of inhibition after recalling the corresponding words. Thus, in the control group, when memorizing associative pairs of words, coordinated processes of perception of individual words, their recognition, semantic analysis and the formation of semantic connections between them and their connections with the corresponding images were found, which is a reflection of coordinated inter-hemispheric information processes while subjects with traumatic brain injuries predominantly relied on the phonetic and semantic aspects of associative word pairs.

Key words: associative memory, EEG, coherent analysis, LORETA, traumatic brain injury.

УДК 597.6:598.1:502.172 (477.54)

О. Некрасова, канд. біол. наук, О. Марущак, асп.
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, Київ, Україна,
О. Осирко, студ.
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

ГЕРПЕТОФАУНА ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА "ЄЛАНЕЦЬКИЙ СТЕП" ТА ЙОГО ОКОЛИЦЬ

У результаті моніторингу, проведеного у 2015–2017 роки на території Природного заповідника "Єланецький степ" і прилеглих ділянках було виявлено 5 видів амфібій (кумка червоночерева, ропуха зелена, часничниця звичайна, жаба озерна, райка східна) і 7 видів рептилій (ящірка прудка, ящірка зелена, полоз сарматський, полоз жовточеревий, вуж звичайний, вуж водяний, черепаха болотяна). Наявність деяких (із зазначених у проекті створення заповідника) видів, а саме черепахи болотяної, ящірки зеленої, полоза жовточеревого, гадюки степової, ропухи сірої та тритона звичайного на території заповідника підтверджена не була. Безпосередньо на території заповідника зареєстровано наявність 8 видів і ще 4 зареєстровано в околицях біля річок Громоклія та Гнилий Єланець. Найчисленнішими серед виявлених земноводних є напівземні види: землянка і зелена жаба, а з рептилій – прудка ящірка, популяція якої характеризується в межах заповідника винятковою різноманітністю морфології запліднення. Слід зазначити, що за більш ніж 30-річний період збережено унікальна численна популяція сарматського полоза. Відповідно до оригінальних даних, понад 20 особин полоза зареєстровано в околицях балки Роза. У зв'язку із кліматичними змінами пропонується розширити територію заповідника до екотонних річкових ділянок, де є знахідки сарматського та жовточеревого полозів (ЧКУ, 2009), зеленої ящірки (ЧКУ, 2009) і черепахи болотяної (МСОП (LR/NT)) для збереження біорізноманіття та охорони рідкісних видів.

Ключові слова: герпетофауна, заповідна справа, охорона природи, біорізноманіття, Єланецький степ.

Вступ. Україна є однією з небагатьох країн Європи, де попри інтенсивне сільськогосподарське освоєння залишилися цілісні степові ділянки, які охороняються на державному рівні. Саме на цих територіях збереглися унікальні природні геоботанічні комплекси, а особливі кліматичні умови створюють необхідні умови для життя степової біоти. У зв'язку з інтенсивними змінами клімату [10], появою інвазійних видів [9], фрагментацією природних ареалів, іншим прямим та опосередкованим антропогенним впливом багато груп тварин опиняються під загрозою зникнення чи зміщення сприятливих для них кліматичних показників на територіях, що не перебувають під охороною і не входять до природно-заповідного фонду України [10]. Одними з найвразли-

віших груп у цьому плані є земноводні (Amphibia) та рептилії (Reptilia), які першими реагують на зміни в оточуючому середовищі зниженням чисельності популяцій, проявом морфологічних аномалій та зміною свого видового складу тощо. Тому актуальним нині є проведення моніторингових досліджень складу батрахо- та герпетофауни заповідних територій із метою відслідковування трендів зміни їх видового складу та чисельності, прогнозування таких змін у майбутньому та створення відповідних планів управління заповідними територіями, як це передбачено, наприклад, розробкою так званої Смарагдової мережі.

Герпетофауна територій степу Миколаївської області на цей час недостатньо вивчена. Так, за літератур-

ними даними на території природного заповідника "Сланецький степ" відомо 10 видів амфібій та рептилій (Деркач, Тарашук, 1994).

Метою цієї роботи є уточнення списків видів амфібій та рептилій для території природного заповідника "Сланецький степ", висвітлення фенологічних особливостей окремих груп, порівняння окремих видів у батрахо- та герпетофауні заповідника. Цей заповідник є першим унікальним степовим заповідником у Правобережній Україні зі збереження та відновлення типчакково-ковилового степу. Територія заповідника розташована в Миколаївській області та являє собою яружно-балкову систему (балки Прусакова, Роза, та Орлова) басейну р. Громоклії – правої притоки р. Інгул [1]. Згідно з фізико-географічним районуванням, заповідник "Сланецький степ" розміщений у межах Дністровсько-Дніпровської провінції Північностепової підзони Степової зони, на південному заході Східно-Європейської рівнини, на степових відрогах Придніпровської височини Південнобузько-Дніпровського межиріччя. Із 2016 року територія заповідника включена до Смарагдової мережі України (СМ, Emerald Network, EN) і міститься в переліку сайтів мережі за кодом UA0000015. Ця мережа є спільною для європейських держав системою природоохоронних територій та їх менеджменту, які мають особливу цінність для збереження природних видів флори, фауни та типів оселищ (АСІ). Мережа будується на виконання рішень Міжнародної конвенції про дикі види флори та фауни і середовища існування

в Європі, починаючи з 1989 року¹. В Україні ці роботи розпочались у 2009 році [3].

Територія проведення оригінальних досліджень характеризується слабо хвилястим рельєфом, наявністю балок та ярів, кам'янистих схилів, із відслоненнями понтичних вапняків, які на окремих ділянках утворюють карнизи, тераси або кам'яні розсипи. Подекуди на схилах балок трапляються виходи ґрунтових вод. В окремих місцях спостерігаються відслонення корінних порід Українського кристалічного щита. Ґрунтовий покрив на плакорних ділянках утворений переважно звичайними малогумусними чорноземами, на схилах – середньо- та сильнозмитими, іноді з виходами вапняків.

Матеріали та методи. Матеріал для цієї роботи зібрано протягом польових виїздів у 2015–2017 роках на території природного заповідника "Сланецький степ" та його околиць. Для морфологічного аналізу нами зібрано електронну колекцію (фотознімки) амфібій та рептилій (5 видів амфібій та 3 види рептилій). Для досліджень використовувались стандартні методики обліку та інвентаризації тварин [6]. Тварин вивчали прижиттєво. Зібраний масив фотознімків обробляли за допомогою програм: забарвлення та пігментація – Vidana 1.0²; статистичний аналіз – STATISTICA v.8.

Результати та їх обговорення. У літописах природи за попередні роки відмічалось, що на території заповідника мешкає 12 видів амфібій та рептилій. За період дослідження нами було виявлено 8 видів амфібій і рептилій (табл. 1).

Таблиця 1. Список земноводних та плазунів природного заповідника "Сланецький степ"

Українська назва	Латинська назва	Охоронний статус	Літературні дані	Оригінальні дані
Кумка червоночерева	<i>Bombina bombina</i> (Linnaeus, 1761)	МСОП (LC), БК (2)	+	+
Часничиця звичайна	<i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	МСОП (LC), БК (2)	-	+
Ропуха зелена	<i>Bufo viridis</i> (Laurenti, 1768)	МСОП (LC), БК (2)	+	+
Квакша східна	<i>Hyla orientalis</i> Bedriaga, 1890	МСОП (LC), БК (2)	+	+
Жаба озерна	<i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)	МСОП (LC), БК (3)	+	+
Ропуха звичайна*?	<i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758)	МСОП (LC), БК (3)	+	-
Тритон звичайний	<i>Lissotriton vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	МСОП (LC), БК (3)	+	-
Ящірка прудка	<i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758	БК (2)	+	+
Вуж звичайний	<i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758)	МСОП (LR/lc), БК (3)	+	+
Вуж водяний*	<i>Natrix tessellata</i> (Laurenti, 1768)	МСОП (LC), БК (2)	+	+
Полоз сарматський	<i>Elaphe sauromates</i> (Pallas, 1814)	ЧКУ, МСОП (LC), БК (2)	+	+
Ящірка зелена	<i>Lacerta viridis</i> (Laurenti, 1768)	ЧКУ, МСОП (LC), БК (2)	+	+
Полоз жовточеревий	<i>Dolichophis caspius</i> (Gmelin, 1789)	ЧКУ, МСОП (LC), БК (2)	+	+
Гадюка степова*	<i>Vipera renardi</i> (Christoph, 1861)	ЧКУ, МСОП (VU), БК (2)	+	-
Черепаха болотяна*	<i>Emys orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)	МСОП (NT), БК (2)	-	+

Примітки. ЧКУ – Червона книга України, третє видання (2009); МСОП – Червоний список Міжнародного союзу охорони природи (IUCN Red List); БК – Бернська конвенція; * – тільки в околицях природного заповідника "Сланецький степ"; ? – можлива помилкова ідентифікація виду, що зазначений у проекті створення заповідника.

Клас Земноводні (Amphibia)

Кумка червоночерева *Bombina bombina*

Місця перебування червоночеревих джерелянок найчастіше пов'язані з водоймами у долинах степових річок. Весняна поява припадає на березень–квітень і може змінюватися залежно від погодних умов та широти місцевості. Сезонна активність триває до кінця вересня–жовтня, після чого тварини йдуть на зимівлю. Зимувальні сховища на суші зазвичай розташовані поблизу водойм. Нами виявлено кумки вздовж балки Роза (рис. 3). Недалеко біля колодязя у водоймі, зарослою очеретом, виявлені акустично, а молоді особини дов-

жиною 23–33 мм – у водоймі нижче (недалеко від балки Прусакова), де були активні ввечері на узбережжі водойми. Помаранчеве забарвлення нижньої частини тіла складає 27–33 % області черева. Також близько 20 особин (серед них 8 вокалізуючих самців) виявлено вздовж річки по дну балки "Будинку Природи".

Часничиця звичайна *Pelobates fuscus*

Пробудження після зимової сплячки розпочинається на початку березня–квітня. У сезон розмноження землянки можуть бути активні вдень, займаючи невеличкі водойми, але після закінчення цього періоду переходять на нічну активність. Відхід на зимівлю відбувається

¹ Recommendation No. 16 (1989) of the standing committee on areas of special conservation interest «The Emerald Network: A Network of Areas of Special Conservation Interest for Europe (ASCI); доступ за посиланням чи URL https://search.coe.int/bern-convention/Pages/result_details.aspx?ObjectId=0900001680746c25

² University of Exeter Marine Spatial Ecology Lab, Exeter, Devon, United Kingdom; доступ за посиланням <http://www.ex.ac.uk/msel> [Accessed 10 April 2009]

у листопаді й залежить від температури повітря (близько +9 °С). Населяють різноманітні стації, надаючи перевагу місцям із доволі м'яким ґрунтом, у який легко закопуватись: прибережні ділянки річок, балок тощо. 24 липня 2015 року (у дуже спекотний період) увечері спостерігали цюгорічків після метаморфозу в балці Роза, нижче "Будинку Природи" та біля колодязя (окраїна водойми). Також дорослі особини знайдено в околицях офісу, на відстані більш ніж 300 м від колодязя, були активні у нічний період (рис. 3). Довжина всіх знайдених особин складала 30,9–43,0 мм. Пігментація дорсальної частини становила 35–54 %.

Ропуха зелена *Bufo viridis*

Початок весняної активності припадає на березень (температура повітря близько +10 °С і води від +5 до +8 °С). Зазвичай на зиму в жовтні йдуть у листопаді при температурі повітря +8 °С. Зимують у ямах, під коренями, у норах гризунів, у підвалах, колодязях і промислових колекторах. Евритопний вид, особливо в степовій зоні, частіше трапляється у відкритих біотопах. У проекті створення природного заповідника "Єланецький степ", в 1997 році відмічено як численний вид (за повідомленнями працівників зустрічається в балці Роза). Також ропуху виявлено в населених пунктах на прилеглих до заповідника територіях [2, 4, 5]. Ропухи також трапляються у с. Новоолександрівка (повідомлення співробітників) та околицях р. Громоклія.

Райка східна *Hyla orientalis*

Охороняється як регіональний вид у Миколаївській області. Перші появи квакш на місцях нересту припадають на встановлення температури води від +4 до +6 °С (друга половина березня – початок квітня). Їм властива присмерково-нічна активність: удень вони звичайно тримаються на стовбурах, гіллі, листі дерев, на високій траві, а ввечері та вночі спускаються на землю для поповнення запасів води. Сезон активності триває до вересня–жовтня, після чого квакші йдуть на зимівлю, яка відбувається на суші у порожнинах ґрунту, норах, купах каміння, у дуплах дерев. На прилеглих до заповідника територіях квакші реєструвалися регулярно

(с. Новоолександрівка (повідомлення співробітників), околиця р. Громоклія) [2, 4, 5]. 5 вокалізуючих самців та 2 самиці було зареєстровано вздовж дна балки навпроти "Будинку Природи". Вони знаходилися в одній водоймі з червоночеревими кумками та жабами озерами (рис. 3).

Жаба озерна – *Pelophylax ridibundus*

З комплексу зелених жаб у природному заповіднику "Єланецький степ" нами виявлено тільки озерну жабу. У спекотні дні липня 2015 року спостерігались тільки молоді особини (після метаморфозу) озерами жаб в озері (рис. 3), яке розташовано нижче "Будинку Природи" (балка Роза).

Клас Плазуни (Reptilia)

Ящірка прудка *Lacerta agilis*

Після пробудження у квітні й линяння вони приступають до розмноження. На зимівлю зникають наприкінці вересня – у жовтні. Зимують у власних норах або, використовуючи різноманітні готові сховища – порожнини у ґрунті та під камінням, нори гризунів тощо. Багаточисельний вид у заповіднику, трапляється майже в усіх біотопах, у тому числі у пониззі балок (Прусакова, Роза, та Орлова), на каменистих та вапнякових виходах, уздовж доріг (рис. 3). Чисельність сягає 70 особин/га. Прудкі ящірки популяції природного заповідника "Єланецький степ" характеризуються унікальним різноманітним морф, представлені майже всіма їх типами, які можна зустріти на території України, що свідчить про виняткову генетичну різноманітність. Так із вибірки ящірок *L. agilis chersonensis* Andrzejowski, 1832 (n=47), узятої у 2017 році (травень) виявлено: 4,25 % двоколірної морфи (var. bicolor) (рис. 1), 79,6 % трилінійної морфи (var. chersonensis), 11,91 % дволінійної морфи (var. euxinica), var. erythro-(viridi-)nota – 2,12 % зеленосмугої (var. viridiviridis, самці) та 2,12 % коричневосмугої (var. erythronota, самиці) морф [8]. Загальна довжина тіла близько 200 мм. Довжина тіла дорослих тварин 60–90 мм, хвоста 75–105 мм. Молоді особини 28,7–30 мм, із довжиною хвоста близько 50 мм.



Рис. 1. Ящірка прудка, морфа var. bicolor

Полоз сарматський *Elaphe sauromates*

Популяція полоза на території природного заповідника "Єланецький степ" є однією з двох у Північно-Західному Причорномор'ї. Полоз був виявлений у балках Роза (найбільше поселення, у т. ч. околиці садиби заповідника, "Будинку Природи" тощо) та Орлова, око-

лиці урочища Конопляне (рис. 3); околиці с. Новоолександрівка тощо. На території заповідника зареєстровано більше 20 особин полоза в околицях балки Роза (за фрагментами лінки різного розміру, рис. 2). Виявлено особини полоза довжиною тіла 96–115 мм, хвоста 23–25 мм.

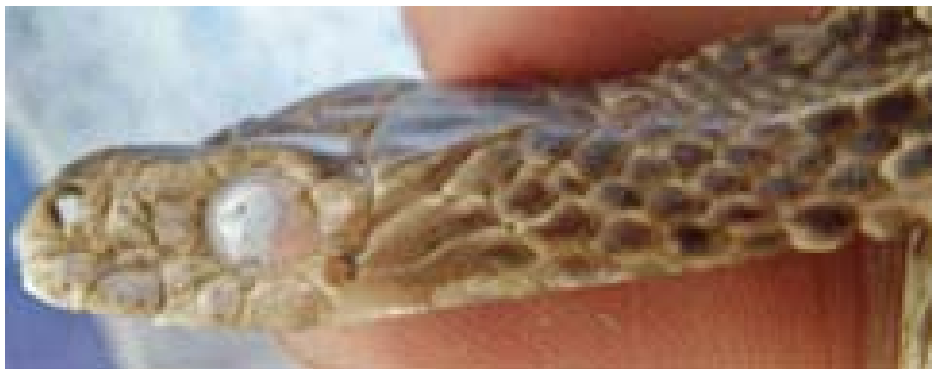


Рис. 2. Фото виповзка полоза сарматського

Вуж звичайний *Natrix natrix*

Трапляється в балці Роза біля водойм. Доволі чисельний завдяки різноманітній та стабільній кормовій базі. 8 особин було виявлено в середньому на 20-метровому маршруті вздовж дна балки Роза (рис. 3).

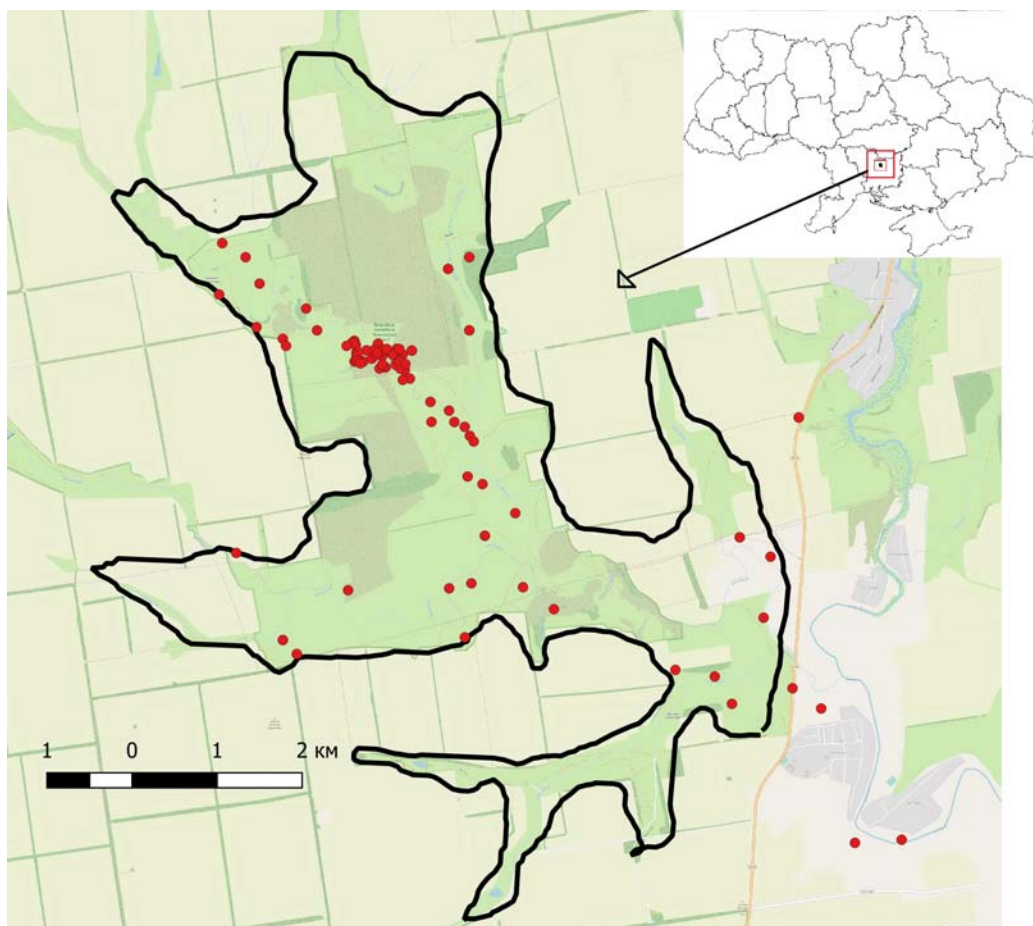


Рис. 3. Карта знахідок амфібій та рептилій на території природного заповідника "Єланецький степ" та на прилеглих територіях

При інвентаризації на території природного заповідника "Єланецький степ" нами виявлено 5 видів амфібій та 3 види рептилій. На прилеглий території кількість видів герпетофауни значно вища, крім популяцій *E. sauromates*. Ропуха звичайна *B. bufo*, черепаха болотна *E. orbicularis*, полоз жовточеревий *D. caspius*, вуж водяний *N. tessellata*, гадюка степова *V. renardi*, зелена ящірка *L. viridis* – ці види є у списку видів до проекту створення заповідника (1997 р.) та реєструвались на прилеглих територіях. Проте, відповідно до загального тренду змін складу фауни ок-

ремих біотопів через кліматичні зміни [10], більшість видів, для яких ключовими є вологі біотопи, наразі не були зареєстровані і вірогідно зникли з території заповідника (*V. renardi* та *L. vulgaris*). Для тритона звичайного та ящірки зеленої вологість біотопів та близькість водних об'єктів є ключовою. Через обміління р. Громоклія, заростання чагарниками та вищою водною рослинністю, були надзвичайно зменшені сприятливі площі води для болотної черепахи, яку все ще реєструють у великих озерах навколишніх сіл. Завдяки цьому ж вірогідно змінилася і кормова база для

вужа водяного (риба), зменшившись настільки, що цей вид також зник із території заповідника. Щодо гадюки степової, то біотопи території заповідника є перспективними для її мешкання і відновлення популяції на Правобережжі, де вона мешкала у 50-х рр. ХХ ст. У зв'язку із кліматичними змінами у найближчому майбутньому необхідно скласти менеджмент-план дій щодо збереження фауни, як адаптацію до сучасних умов при зміщенні природних ареалів тварин. Цей план повинен включати зміну меж заповідника та його розширення у зв'язку з тим, що межа поширення гідрофільних тварин зсунулась у бік р. Громоклія. А згідно з Конвенцією про охорону біологічного різноманіття (ратифіковано Законом N 257/94-ВР від 29.11.94) та природоохоронною практикою унікальні комплекси фауни і флори цього регіону необхідно зберігати.

Такі види земноводних та плазунів, як *E. orbicularis*, *L. viridis*, *D. caspius*, *N. tessellata* не було виявлено на території заповідника, але вони в достатній кількості мешкають на прилеглих територіях, біля водних об'єктів. Види *V. renardi* та *L. vulgaris* можливо мешкали на цій території заповідника, але у зв'язку зі зміною умов, зникли з більшої частини регіону. Ропуха *Bufo bufo* скоріше всього визначена для цієї території помилково, тому що тут немає необхідних біотопів.

Висновки. Найбільш багаточисельними серед земноводних є такі напівназемні види: часничниця (близько 17 особин/га) та зелена ропуха (близько 30 особин/га), а серед плазунів – прудка ящірка (близько 70 особин/га). Слід зауважити, що за більш ніж 30-річний період збереглась унікальна багаточисельна популяція сарматського полоза. За нашими підрахунками більше 20 особин полоза зареєстровано в околицях балки Роза (за фрагментами виповзків різного розміру). Також виявлено популяцію кумки червоночеревої, яка, перебуваючи в Резолюції 6-ї Бернської конвенції, не зазначена для стандартної форми даних для цього об'єкта. До списку видів заповідника було додано часничницю звичайну *P. fuscus*. Порівнюючи різні балки заповідника, виявлено, що найбільш заселеними та багатими за видовим різноманіттям батрахо- та герпетофауни виявились балки з непересихаючими водними об'єктами. Тому доречно розширити територію заповідника до русла р. Громоклія – околиці с. Семенівка та околиці с. Новоолександрівка, де є знахідки сарматського і жовточеревого полозів [7], черепахи болотяної (МСОП (NT)) та зеленої ящірки [7] біля Гнилого Єланця. Також доцільно включити ці території і до складу відповідного сайту Смарагдової мережі, оскільки більшість виявлених нами видів, за результатами обговорення, організованого Постійним комітетом Бернської конвенції, недостатньо охоплені існуючою мережею [3].

Список використаних джерел:

1. Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 1. Біосферні заповідники. Природні заповідники

/ О. Ю. Акулов, Є. Й. Андрик, Т. Л. Андриєнко та ін.; за ред. В.А. Онищенко і Т.Л. Андриєнко. – К.: Фітосоціоцентр, 2012. – 406 с.

2. Деркач О. Про необхідність створення природного заповідника "Єланецький" / О. Деркач, С. Таращук // Ойкумена: Укр. екол. вісн. – 1994. – Вип. 1, № 2. – С. 112–116.

3. Залучення громадськості та науковців до проектування мережі Емеральд (Смарагдової мережі) в Україні / К.В. Полянська, К.А. Борисенко, П. Павлачик (Paweł Pawlaczyk та ін.; за ред. А. Куземко. – К., 2017. – 304 с.

4. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР / С.Л. Кузьмин. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. – 370 с.

5. Гончаренко Г.Є. Земноводні Побужжя / Г.Є. Гончаренко. – К.: Науковий світ, 2002. – 219 с.

6. Некрасова О.Д. Направления мониторинга амфибий водно-болотных экосистем / О.Д. Некрасова // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. ун-ту. Серія: Біологія. – 2015. – Вип. 3-4, № 64. – С. 499–503.

7. Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І.А. Акімова. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.

8. Nekrasova O.D. Color features of sand lizards, *Lacerta agilis* (Sauria, Lacertidae), in Kyiv region (Ukraine) / O.D. Nekrasova, O.S. Oskyrko, O.Yu. Marushchak // Vestnik Zoologii. – 2018. – Vol. 52, № 6. – P. 495–500.

9. Species distribution modelling: *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) and its important invasive threat *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877) in Latvia under global climate change / A. Pupina, M. Pupins, O. Nekrasova et al. // Journal of Environmental Research, Engineering and Management. – 2018. – Vol. 74, № 4. – P. 79–86.

10. Tytar V. [Long-term bioclimatic modelling the distribution of the fire-bellied toad, *Bombina bombina* (Anura, Bombinatoridae), under the influence of global climate change] / V. Tytar, O. Nekrasova, A. Pupina et al. // Vestnik Zoologii. – 2018. – Vol. 52, № 4. – P. 341–348.

Reference

1. Onyshchenko VA, Andrienko TL, editors. Phytobiodiversity of reserves and national nature parks of Ukraine. P.1. Biospherical reserves. Nature reserves. Kyiv: Phitosociocenter; 2012.

2. Derkach O, Tarashchuk S. On the necessity of creation of "Yelantskiy" Nature reserve. Oykumena: Ukr. ecol. mes. Vol. 1, №2. 1994.

3. Polyanska KV, Borysenko KA, Pawlaczyk P, Vasyliuk OV, Marushchak OYu, Shyrialeva DV, Kuzemko AA, Oskyrko OS. [ra in.]. Engagement of public and scientists to projecting of Emerald Network in Ukraine. Kuzemko AA, editor. Kyiv; 2017.

4. Kuzmin SL. Amphibians of the former USSR. M.: T-vo nauchnyh izdaniy KMK; 2012.

5. Goncharenko GYe. Amphibians of Pobuzhzhia. K.: Naukoviy svit; 2002.

6. Nekrasova OD. Napravleniya monitoring amfibiiv vodno-bolotnyh ekosistem. Nauk. zap. Ternopilskoho nac. ped. Un-tu. Ser. Biol. 3-4(64). 2015.

7. Akimov IA, editor. Red Book of Ukraine (RBU). Fauna. K.: Globalconsulting; 2009.

8. Nekrasova OD, Oskyrko OS, Marushchak OYu. Color features of sand lizards, *Lacerta agilis* (Sauria, Lacertidae), in Kyiv region (Ukraine). Vestnik Zoologii. 52(6). 2018.

9. Pupina A, Pupins M, Nekrasova O, Tytar V, Kozynenko I, Marushchak O. Species distribution modelling: *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) and its important invasive threat *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877) in Latvia under global climate change. Journal of Environmental Research, Engineering and Management. 2018;74:4. doi 10.5755/j01.erem.74.4.21093

10. Tytar V, Nekrasova O, Pupina A, Pupins M, Oskyrko O. Long-term bioclimatic modelling the distribution of the fire-bellied toad, *Bombina bombina* (Anura, Bombinatoridae), under the influence of global climate change. Vestnik Zoologii. 52(4). 2018.

Надійшла до редколегії 7.05.19
Отримано виправлений варіант 10.06.19
Підписано до друку 10.06.19

Received in the editorial 7.05.19
Received a revised version on 10.06.19
Signed in the press on 10.06.19

О. Некрасова, канд. биол. наук, А. Марущак, асп.
Институт Зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина,
А. Оскирко, студ.
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

К ИССЛЕДОВАНИЮ ГЕРПЕТОФАУНЫ ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА "ЕЛАНЕЦКАЯ СТЕПЬ" И ЕГО ОКРАИН

В результате мониторинга, проведенного в 2015–2017 гг. на территории природного заповедника "Еланецкая степь" и прилегающих участках было обнаружено 5 видов амфибий (жерлянка краснобрюхая, жаба зеленая, чесночница обыкновенная, лягушка озерная, квакша восточная) и 7 видов рептилий (ящерица прыткая, ящерица зеленая, полоз сарматский, полоз желтобрюхий, уж обыкновенный, уж водяной, черепаха болотная). Наличие некоторых из указанных в проекте создания заповедника видов, а именно болотной черепахи, зеленой ящерицы, желтобрюхого полоза, степной гадюки, серой ропухи и обыкновенного тритона на территории заповедника подтверждено не было. Непосредственно на территории заповедника зарегистрировано 8 видов и еще 4 было зарегистрировано в окрестностях рек Громокля и Гнилой Еланец. Наиболее многочисленными среди выявленных земноводных являются полуназемные виды, такие как чесночница и зеленая лягушка, а из рептилий – прыткая ящерица, популяция которой характеризуется в пределах заповедника исключительным разнообразием морфологии окраски. Следует отметить, что за более чем 30-летний период сохранилась уникальная многочисленная популяция сарматского полоза. Согласно оригинальным данным, более 20 особей полоза зарегистрировано в окрестностях балки Роза. В связи с климатическими изменениями предлагается расширить территорию заповедника до экотонных речных участков, где есть находки сарматского и желтобрюхого полозов (ККУ, 2009), зеленой ящерицы (ККУ, 2009) и черепахи болотной (МСОП (LR/NT) для сохранения биоразнообразия и охраны редких видов.

Ключевые слова: герпетофауна, заповедное дело, охрана природы, биоразнообразие, Еланецкая степь.

O. Nekrasova Ph.D, O. Marushchak Ph.D stud.
I.I. Schmalhausen Institute of Zoology NAS Ukraine, Kyiv, Ukraine,
O. Oskyrko, stud.
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

TO THE STUDY OF HERPETOFAUNA OF "YELANETSKYI STEPPE" NATURE RESERVE AND ADJOINED TERRITORIES

As a result of monitoring research conducted in 2015–2017 on the territory of the nature reserve "Yelanetskyi steppe" and adjacent areas, 5 amphibian species (fire-bellied toad, green toad, common spadefoot, marsh frog, *H. arborea*) and 7 species of reptiles (sand lizard, green lizard, blotched snake, large whipsnake, grass snake, dice snake, pond turtle). The presence of some of the species specified in the project of the reserve creation, namely pond turtle, green lizard, large whipsnake, steppe viper, common toad and common newt has not been confirmed on the reserve's territory. The presence of 8 species was registered directly on the territory of the reserve, and another 4 species were registered in the vicinity of the rivers Gromokliya and Gnilyo Yelanets. The most numerous among the identified amphibians are the semi-terrestrial species, such as the common spadefoot and the marsh frog. Sand lizard is the most widespread reptile species within the reserve territory and its population is characterized by an exceptional variety of coloration morphology. It should be noted that for more than a 30-year period a unique numerous population of the blotched snake has been preserved here. According to original data, more than two dozen snake specimens were registered in the vicinity of the Rosa beam. Due to climatic changes, it is proposed to expand the reserve's territory in ecotone river areas where there are finds of blotched snakes and large whipsnakes (RBU, 2009), green lizards (RBU, 2009) and pond turtles (IUCN (LR/NT)) to conserve biodiversity and protect rare species. In particular, the expansion of the boundaries of the reserve is necessary in the context of climate change, as it leads to a shift in the natural habitats of certain amphibian and reptile species, and is also an important step towards the expansion of the Emerald Network of Ukraine.

Key words: herpetofauna, nature conservancy, reserving issue, biodiversity, Yelanetskyi steppe.

УДК 595.794/.799

В. Радченко, д-р біол. наук, Г. Гончар, мол. наук. співроб.
Державна установа "Інститут еволюційної екології НАН України", Київ, Україна

РІЗНОМАНІТТЯ ДИКИХ БДЖІЛ (*HYMENOPTERA: APOIDEA*) У ПАРКАХ КИЄВА

Популяції диких бджіл – важливих запилювачів багатьох квіткових рослин – потерпають наслідок зменшення кормового ресурсу, масштабного застосування інсектицидів, знищення місць гніздування, фрагментації середовища тощо.

Метою цього дослідження є оцінювання видового різноманіття диких бджіл у парках Києва. Протягом 2012–2017 років у п'яти найбільших парках Києва нами зареєстровано 115 видів із 6 родин та 34 родів. Із цієї загальної кількості видів лише 39 знайдено на території всіх досліджених парків. Найбільшим видовим різноманіттям вирізняються парки "Феофанія" та "Партизанська слава", де відмічено 78 та 62 види відповідно. Кормові ресурси для бджіл переважно складають поширені рослини з родин Asteraceae, Fabaceae, Salicaceae, Lamiaceae. Оліголектичні бджоли та ті, що облаштовують гнізда у деревині, представлені меншою кількістю видів та екземплярів. Клептопаразитичні бджоли трапляються у кожному парку, їх найбільше різноманіття характерне для місць із високим різноманіттям видів-хазяїв.

На території досліджених парків знайдено види, що занесені до Червоної книги України: *Vombus argillaceus* та *Xylocopa valga* трапляються кожного року дослідження у центральних частинах парків "Феофанія" та "Нивки", а *Andrena chrysopus* – тільки на околицях парку "Феофанія".

Результати нашого дослідження свідчать, що міські парки є осередками збереження популяцій диких бджіл, а головними умовами для цього є наявність відповідних кормових ресурсів та місць гніздування.

Ключові слова: дикі бджоли, видове різноманіття, міські парки, лектичні зв'язки.

Вступ. Дикі бджоли є важливим компонентом міських екосистем, адже завдяки запиленню, яке вони здійснюють під час відвідування квітів для збору нектару та пилку, відбувається репродуктивне відтворення багатьох видів рослин, утворення насіння і плодів, якими живляться птахи та інші тварини [1]. Останнім часом популяції цих комах потерпають наслідок збіднення кормових ресурсів, порушень місць гніздування і, загалом, втрати середовища існування [2–4].

Наприклад, в Європі під загрозою зникнення вже 9,2 % видів диких бджіл [5].

Зелені зони міста, такі як ботанічні сади та парки, є осередками збереження диких бджіл, оскільки мозаїчність ландшафтів створює місця, придатні для гніздування, а різноманітний квітковий ресурс забезпечує їх пилком і нектаром [6–8].

В різних містах Європи відсоток зеленої зони коливається в межах від 2 до 46 % [9], проте у Києві зелені зони складають 49 % [10], а відповідно до Програми комплекс-

сного розвитку зеленої зони м. Києва (2005) у межах міста ця зона складає 67,4 % всієї площі міста, що дозволяє віднести його до одного з найзеленіших міст світу. Значна частка незабудованих територій у Києві, наявність великих та малих парків створюють сприятливі умови для збереження багатьох видів диких бджіл. Утім, тенденції, що супроводжуються зниженням біорізноманіття у великих містах, притаманні Києву також.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Перше масштабне дослідження видового різноманіття диких бджіл Київського регіону проведено у 1933 році А.Г. Лебедевим [11]. За його результатами, у місті нараховувалось 304 види диких бджіл, що складає 43 % від фауни України. Також деякі дослідження з екології запилення різних видів плодівих дерев чи плодово-ягідних культур дикими бджолами та особливостями їх гніздування на території Києва проводили Ю.О. Музиченко [12, 13], О.М. Невкрита [14,15], Л.В. Голубнича [16–19]. Окремі дані щодо поширення видів із родин Coletidae та Andrenidae в Київському регіоні містяться в монографічних роботах Г.З. Осичнюк [20–22]. За останні десятиріччя у зв'язку з потужним розвитком міста, що

супроводжується широкомасштабною забудовою великих площ, відбулися суттєві зміни структури та антропогенного навантаження на зелені зони Києва, які значною мірою вплинули на популяції комах-запилювачів і тому потребують оцінювання їх сучасного стану. Наші попередні дослідження у Києві проведено на території Дніпровських островів [23], Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка [24] та в урочищі "Феофанія" включно з парком-пам'яткою садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення "Феофанія" [25].

Метою цієї роботи є еколого-фауністичні дослідження диких бджіл (Hymenoptera, Apoidea) у найбільших парках Києва, а завдання полягають в оцінюванні їх сучасного видового різноманіття, динаміки чисельності, лектичних зв'язків, розподілу видів за особливостями гніздування та життєвої стратегії.

Матеріали та методика дослідження. Дослідження видового складу диких бджіл (Hymenoptera, Apoidea) проведено протягом 2012–2017 років у період із квітня по серпень на територіях 5 міських парків, які мають різний природоохоронний статус, але в цій роботі для зручності скорочено названі відповідними парками (рис. 1).

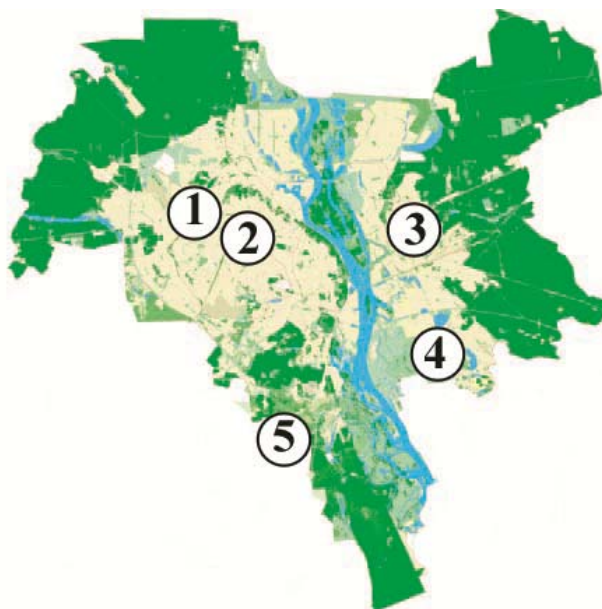


Рис.1. Карта досліджень диких бджіл у парках Києва

Примітка. 1. Національний історико-меморіальний заповідник "Бабин Яр". 2. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення "Нивки". 3. Парк "Перемога". 4. Регіональний ландшафтний парк "Партизанська слава". 5. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення "Феофанія".

Досліджені парки розташовані в різних частинах Києва, що надає більшою мірою репрезентативності та комплексного уявлення про поширення диких бджіл в місті. Відвідані нами парки закладені на основі природної рослинності різного типу. Наприклад, парки "Перемога" (площа 66,09 га) та "Партизанська слава" (115,0 га) – на залишках соснових лісів; парк "Нивки" (площа 62,6 га) – на місці лісів із дуба звичайного [26]. Здебільшого, у парках Києва значну роль відіграє лісова рослинність. Так, наприклад, у парку "Феофанія" (150 га) лісова рослинність займає близько 70–80 % території, а в парку "Партизанська слава" – більше 90 % [27].

Збір матеріалу здійснювався за загальноприйнятими методиками [28]: маршрутним методом, а також вівся облік на трансектах у відповідний сезон активності, де фіксувалися відвідувані бджолами квітучі рослини. Зібраний матеріал визначався за сучасними визнача-

льними таблицями [29–36] та звірявся з колекційними матеріалами, що зберігаються в Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України (Київ) та Зоологічно-го інституту РАН (Санкт-Петербург).

Статистичний аналіз даних (побудова дендрограми подібності та обрахування індексів) виконано в програмі Past (PAleontological STatistics, Version 3.12). Оцінювання відносної чисельності видів здійснювалося за логарифмічною шкалою Ю.А. Песенко [28]. Аналіз подібності видового складу виконано з використанням коефіцієнта Жаккара, у результаті чого отримано дендрограму подібності видового складу бджіл. Повноту проб оцінено методом непараметричної статистики (коефіцієнт Шао-2), що дозволяє визначити очікуване число видів, найбільш наближене до істинного числа видів у даному угрупованні [37–39]. Для оцінювання видового різноманіття використано індекс Шеннона, як найбільш часто

вживаний [40]. Характеристика особливостей гніздобудування, лектичних зв'язків, видів-хазяїв для клептопаразитичних бджіл вказана за відповідними авторами [20, 21, 30–35, 41–43].

Результати та їх обговорення. У період 2012–2017 років зібрано 3183 особини, що належать до 115 видів із 6 родин та 34 родів (табл. 1). Зібраний матеріал зберігається в колекції ДУ "Інститут еволюційної екології НАН України".

Таблиця 1. Список видів диких бджіл (Hymenoptera: Apoidea), їх екологічні особливості, трапляння та відносна чисельність у парках Києва

Вид	Життєва стратегія виду	Гніздування	Лектичні зв'язки	Трапляння у парках	Відносна чисельність
Родина Colletidae Lapeletier					
Рід <i>Colletes</i> Latreille, 1802					
<i>C. cunicularius</i> (Linnaeus, 1761)	одиначний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>C. daviesanus</i> Smith, 1846	одиначний	у ґрунті	оліголект (Asteraceae)	5	++
Рід <i>Hylaeus</i> Fabricius, 1793					
<i>H. annularis</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у порожнистих стеблах	полілект	3, 4	++
<i>H. angustatus</i> (Schenck, 1861)	одиначний	у порожнистих стеблах	полілект	3	++
<i>H. brevicornis</i> Nylander, 1852	одиначний	у порожнистих стеблах	полілект	4	++
<i>H. communis</i> Nylander, 1852	одиначний	у порожнистих стеблах	полілект	1–5	+++
<i>H. gibbus</i> Saunders, 1850	одиначний	у порожнистих стеблах	полілект	2	++
<i>H. leptocephalus</i> (Morawitz, 1871)	одиначний	у порожнистих стеблах	полілект	1–5	+++
Родина Andrenidae Latreille					
Рід <i>Andrena</i> Fabricius, 1775					
<i>A. apicata</i> Smith, 1847	одиначний	у ґрунті	полілект	5	+
<i>A. bicolor</i> Fabricius, 1775	одиначний	у ґрунті	полілект	4	++
<i>A. bimaculata</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у ґрунті	полілект	5	++
<i>A. chrysopus</i> Pérez, 1903	одиначний	у ґрунті	оліголект (<i>Asparagus</i> L.)	5	+
<i>A. cineraria</i> (Linnaeus, 1758)	одиначний	у ґрунті	полілект	4	+
<i>A. dorsata</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у ґрунті	полілект	4	++
<i>A. flavipes</i> Panzer, 1799	одиначний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>A. gallica</i> Schmiedeknecht, 1883	одиначний	у ґрунті	полілект	5	++
<i>A. haemorrhoea</i> (Fabricius, 1781)	одиначний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>A. hattorfiana</i> (Fabricius, 1775)	одиначний	у ґрунті	оліголект (<i>Knautia</i> L.)	1	+
<i>A. hypopolia</i> Schmiedeknecht, 1884	одиначний	у ґрунті	оліголект (Brassicaceae)	5	++
<i>A. labiata</i> Fabricius, 1781	одиначний	у ґрунті	полілект	3–5	++
<i>A. limata</i> Smith, 1853	одиначний	у ґрунті	полілект	1, 5	++
<i>A. minutula</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у ґрунті	полілект	5	++
<i>A. minutuloides</i> Perkins, 1914	одиначний	у ґрунті	полілект	2, 4, 5	++
<i>A. mitis</i> Schmiedeknecht, 1883	одиначний	у ґрунті	полілект	5	+
<i>A. nanaeformis</i> Noskiewicz, 1925	одиначний	у ґрунті	полілект	5	+
<i>A. ovatula</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у ґрунті	оліголект (Fabaceae)	4, 5	++
<i>A. praecox</i> (Scopoli, 1763)	одиначний	у ґрунті	полілект	5	++
<i>A. subopaca</i> Nylander, 1848	одиначний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>A. thoracica</i> (Fabricius, 1775)	одиначний	у ґрунті	полілект	5	++
<i>A. tibialis</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у ґрунті	полілект		++
<i>A. vaga</i> Panzer, 1799	одиначний	у ґрунті	полілект	1	+
<i>A. varians</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у ғрунті	полілект	5	++
<i>A. ventralis</i> Imhoff, 1832	одиначний	у ғрунті	полілект	1, 5	++
<i>A. viridescens</i> Viereck, 1916	одиначний	у ғрунті	оліголект (<i>Veronica</i> L.)	3, 4	+
Рід <i>Panurginus</i> Nylander, 1848					
<i>P. labiatus</i> (Eversmann, 1852)	одиначний	у ғрунті	оліголект (Brassicaceae)	1	++
Рід <i>Panurgus</i> Panzer 1806					
<i>P. calcaratus</i> (Scopoli, 1763)	одиначний	у ғрунті	оліголект (Asteraceae)	1–5	+++
Родина Halictidae Thomson					
Рід <i>Rhopitoides</i> Schenck, 1861					
<i>R. canus</i> (Eversmann, 1852)	одиначний	у ғрунті	оліголект (Fabaceae)	5	++
Рід <i>Systropha</i> Illiger, 1806					
<i>S. curvicornis</i> (Scopoli, 1770)	одиначний	у ғрунті	оліголект (<i>Convolvulus</i> L.)	5	++
Рід <i>Sphecodes</i> Latreille, 1804					
<i>S. albilabris</i> (Fabricius, 1793)	клептопаразит	у гніздах <i>Colletes cunicularius</i>		1–5	+++
<i>S. gibbus</i> (Linnaeus, 1758)	клептопаразит	у гніздах <i>Halictus</i> spp., <i>Lasioglossum</i> spp.		1–5	++

Продовження табл. 1

Вид	Життєва стратегія виду	Гніздування	Лектичні зв'язки	Трапляння у парках	Відносна чисельність
<i>S. monilicornis</i> (Kirby, 1802)	клептопаразит	у гніздах <i>Halictus</i> spp., <i>Lasioglossum</i> spp.		1–5	++
<i>S. miniatus</i> Hagens, 1882	клептопаразит	у гніздах <i>Lasioglossum</i> spp.		5	++
<i>S. rufiventris</i> (Panzer, 1798)	клептопаразит	у гніздах <i>Halictus maculatus</i>		1, 3, 4	++
Рід <i>Halictus</i> Latreille, 1804					
<i>H. quadricinctus</i> (Fabricius, 1776)	субсоціальний	у ґрунті	оліголект (Asteraceae)	5	++
<i>H. maculatus</i> Smith, 1848	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>H. rubicundus</i> (Christ, 1791)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>H. sexcinctus</i> (Fabricius, 1775)	субсоціальний	у ґрунті	полілект	4	++
<i>H. simplex</i> Blüthgen, 1923	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	5	++
Рід <i>Seladonia</i> Robertson, 1918		у ґрунті			++
<i>S. seladonia</i> (Fabricius, 1794)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	оліголект (Asteraceae)	4	++
<i>S. subaurata</i> (Rossi, 1792)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	оліголект (Asteraceae)	1–5	++
<i>S. tumulorum</i> (Linnaeus, 1758)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	оліголект (Asteraceae)	1–5	+++
Рід <i>Lasioglossum</i> Curtis, 1833					
<i>L. interruptum</i> (Panzer, 1798)	одиначний	у ґрунті	полілект	1, 3, 4	++
<i>L. leucozonium</i> (Schränk, 1781)	одиначний	у ґрунті	оліголект (Asteraceae)	3, 4	++
<i>L. majus</i> (Nylander, 1852)	одиначний	у ґрунті	полілект	2, 3	++
Рід <i>Evyllaes</i> Robertson, 1902					
<i>E. calceatus</i> (Scopoli, 1763)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>E. laticeps</i> (Schenck, 1870)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	3, 4	++
<i>E. linearis</i> (Schenck, 1869)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	2	++
<i>E. malachurus</i> (Kirby, 1802)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>E. morio</i> (Fabricius, 1793)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>E. pauxillus</i> (Schenck, 1853)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	1, 2	++
<i>E. politus</i> (Schenck, 1853)	примітивно еусоціальний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>E. villosulus</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у ґрунті	полілект	2, 4	++
Родина Melittidae Schenck					
Рід <i>Macropis</i> Panzer, 1809					
<i>M. europaea</i> Warncke, 1973	одиначний	у ґрунті	оліголект (<i>Lysimachia</i> L.)	1, 5	++
<i>M. fulvipes</i> (Fabricius, 1804)	одиначний	у ґрунті	оліголект (<i>Lysimachia</i> L.)	5	+
Рід <i>Dasypoda</i> Latreille, 1802					
<i>D. hirtipes</i> (Fabricius, 1793)	одиначний	у ґрунті	оліголект (Asteraceae)	1–5	++
Рід <i>Melitta</i> Kirby, 1802					
<i>M. tricineta</i> Kirby, 1802	одиначний	у ґрунті	оліголект (<i>Odonites</i> Ludw.)	5	+
<i>M. leporina</i> (Panzer, 1799)	одиначний	у ґрунті	оліголект (Fabaceae)	1, 5	++
Родина Megachilidae Latreille					
Рід <i>Chelostoma</i> Latreille, 1809					
<i>C. distinctum</i> (Stoeckert, 1929)	одиначний	порожнини у деревині	оліголект (<i>Campanula</i> L.)	4	+
<i>C. florissomne</i> (Linnaeus, 1758)	одиначний	порожнини у деревині	оліголект (Ranunculaceae)	2, 4, 5	++
Рід <i>Heriades</i> Spinola, 1808					
<i>H. truncorum</i> (Linnaeus, 1758)	одиначний	порожнини у стеблах або деревині	оліголект (Asteraceae)	1-5	+++
<i>H. crenulatus</i> Nylander, 1856	одиначний	порожнини у стеблах або деревині	оліголект (Asteraceae)	1, 5	+
Рід <i>Hoplitis</i> Klug, 1807					
<i>H. adunca</i> (Panzer, 1798)	одиначний	порожнини у різних субстратах	оліголект (<i>Echium</i> L.)	2, 3	++
Рід <i>Osmia</i> Panzer, 1806					
<i>O. bicolor</i> (Schränk, 1781)	одиначний	у мушлях равликів	полілект	2, 3, 5	++

Продовження табл. 1

Вид	Життєва стратегія виду	Гніздування	Лектичні зв'язки	Трапляння у парках	Відносна чисельність
<i>O. bicornis</i> (Linnaeus 1758)	одиначний	порожнини у різних субстратах	полілект	1-5	+++
<i>O. caerulescens</i> (Linnaeus, 1758)	одиначний	порожнини у різних субстратах	полілект	2, 5	++
<i>O. cornuta</i> (Latreille, 1805)	одиначний	порожнини у різних субстратах	полілект	5	++
Рід <i>Anthidium</i> Fabricius, 1804					
<i>A. manicatum</i> (Linnaeus, 1758)	одиначний	порожнини у різних субстратах	полілект	1–4	+++
Рід <i>Anthidiellum</i> Cockerell 1904					
<i>A. strigatum</i> (Panzer, 1805)	одиначний	кам'янистий ґрунт	оліголект (Fabaceae)	1, 2	++
Рід <i>Stelis</i> Panzer, 1806					
<i>S. breviscula</i> (Nylander, 1848)	клептопаразит	у гніздах <i>Heriades</i> spp., <i>Chelostoma</i> spp.		1–5	++
Рід <i>Coelioxys</i> Latreille, 1809					
<i>C. inermis</i> (Kirby, 1802)	клептопаразит	у гніздах <i>Megachile centuncularis</i>		1–5	++
Рід <i>Megachile</i> Latreille, 1802					
<i>M. centuncularis</i> (Linnaeus, 1758)	одиначний	варіативне	полілект	1–5	++
<i>M. circumcincta</i> (Kirby, 1802)	одиначний	у ґрунті, порожнини у деревині	полілект)	1–5	++
<i>M. ericetorum</i> Lepeletier, 1841	одиначний	порожнини у деревині	оліголект (Fabaceae)	2	+
<i>M. versicolor</i> Smith, 1844	одиначний	порожнини у деревині	полілект	3, 4	++
<i>M. willughbiella</i> (Kirby, 1802)	одиначний	порожнини у деревині	полілект	1–5	++
Рід <i>Trachusa</i> Panzer, 1804					
<i>T. byssina</i> (Panzer, 1798)	одиначний	у ґрунті	оліголект (Fabaceae)	2	+
Родина Apidae Latreille					
Рід <i>Xylocopa</i> Latreille, 1802					
<i>X. valga</i> Gerstaecker, 1872	субсоціальний	у деревині	полілект	2, 5	+
Рід <i>Ceratina</i> Latreille, 1802					
<i>C. cyanea</i> (Kirby, 1802)	одиначний	порожнини у деревині	полілект	1–5	+
Рід <i>Blastes</i> Panzer, 1806					
<i>B. brevicornis</i> (Panzer, 1798)	клептопаразит	у гніздах <i>Systropha</i> spp.		1	+
Рід <i>Nomada</i> Scopoli, 1770					
<i>N. flavoguttata</i> (Kirby, 1802)	клептопаразит	у гніздах <i>Andrena subopaca</i> та подібних		1–5	++
<i>N. fucata</i> Panzer, 1798	клептопаразит	у гніздах <i>Andrena flavipes</i>		1–5	++
<i>N. fulvicornis</i> Fabricius, 1793	клептопаразит	у гніздах <i>Andrena</i> spp.		5	++
<i>N. furva</i> Panzer 1798	клептопаразит	у гніздах <i>Eurylaeus morio</i> та подібних		1–5	++
<i>N. lathburiana</i> (Kirby, 1802)	клептопаразит	у гніздах <i>Andrena</i> spp.		4	++
<i>N. ruficornis</i> (Linnaeus, 1758)	клептопаразит	у гніздах <i>A. haemorrhoea</i>		1–5	++
<i>N. sexfasciata</i> Panzer, 1799	клептопаразит	у гніздах <i>Eucera</i> spp.		1	+
Рід <i>Eucera</i> Scopoli, 1770					
<i>E. interrupta</i> Bär, 1850	одиначний	у ґрунті	оліголект (Fabaceae)	1	++
<i>E. longicornis</i> (Linnaeus, 1758)	одиначний	у ґрунті	оліголект (Fabaceae)	2	++
Рід <i>Tetralonia</i> Spinola, 1838					
<i>T. malvae</i> (Rossi, 1790)	одиначний	у ґрунті	оліголект (Malvaceae)	5	+
Рід <i>Anthophora</i> Latreille, 1803					
<i>A. furcata</i> (Panzer, 1798)	одиначний	у ґрунті або у стеблах рослин	оліголект (Lamiaceae)	1–5	++
<i>A. plumipes</i> (Pallas, 1772)	одиначний	у ґрунті	полілект	1–5	+++
<i>A. retusa</i> (Linnaeus, 1758)	одиначний	у ґрунті	полілект	1, 5	++
Рід <i>Melecta</i> Latreille, 1802					
<i>M. albifrons</i> (Forster, 1771)	клептопаразит	у гніздах <i>Anthophora</i> spp.		1–5	++
Рід <i>Bombus</i> Latreille, 1802					
<i>B. argillaceus</i> (Scopoli, 1763)	еусоціальний	порожнини у ґрунті	полілект	2, 5	++
<i>B. bohemicus</i> (Seidl, 1838)	клептопаразит	у гніздах <i>B. lucorum</i>		4	+
<i>B. hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	еусоціальний	порожнини у ґрунті та на його поверхні	полілект	4, 5	++
<i>B. hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	еусоціальний	порожнини у ґрунті та на його поверхні	полілект	1–5	+++

Закінчення табл. 1

Вид	Життєва стратегія виду	Гніздування	Лектичні зв'язки	Трапляння у парках	Відносна чисельність
<i>B. lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)	еусоціальний	порожнини у ґрунті	полілект	1–5	++++
<i>B. lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	еусоціальний	порожнини у ґрунті, у норах гризунів	полілект	1–5	++++
<i>B. pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	еусоціальний	порожнини у ґрунті та на його поверхні	полілект	1–5	+++
<i>B. pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	еусоціальний	порожнини у ґрунті та на його поверхні	полілект	5	+
<i>B. rupestris</i> (Fabricius, 1793)	клєтопаразит	у гніздах <i>B. lapidarius</i>		3, 4	+
<i>B. terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	еусоціальний	порожнини у ґрунті, у норах гризунів	полілект	1–5	++++
<i>B. vestalis</i> (Geoffroy, 1785)	клєтопаразит	у гніздах <i>B. terrestris</i>		4	+
<i>B. veteranus</i> (Fabricius 1793)	еусоціальний	порожнини у ґрунті та на його поверхні	полілект	5	+

Примітки. 1. Національний історико-меморіальний заповідник "Бабин Яр". 2. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення "Нивки". 3. Парк "Перемога". 4. Регіональний ландшафтний парк "Партизанська слава". 5. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення "Феофанія"; Трапляння: + – дуже рідкісний; ++ – рідкісний; +++ – частий; ++++ – звичайний.

Найбільше видове різноманіття у парках Києва характерне для родин Halictidae та Andrenidae, середнє – для Apidae, Megachilidae та Colletidae, найнижчі показники різноманіття у родини Melittidae. Серед 115 видів диких бджіл, які зареєстровані у парках Києва, 39 трапляються у кожному із досліджених і є досить чисельними. Домінуючими чи субдомінуючими для всіх парків є *Colletes cunicularius*, *Hylaeus communis*, *Andrena flavipes*, *Evylaeus calceatus*, *E. malachurus*, *E. politus*, *Anthophora plumipes*, *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, *B. lapidarius*, *B. pascuorum*. Частина цих видів у кожному з парків складає близько 2 %. Частина вказаних видів відрізняється проявами соціального життя та утворенням примітивно еусоціальних родин, а такі види, як правило, вносять вагому частку

в угруповання бджіл загалом [44]. Домінування *A. flavipes*, *E. calceatus*, *E. malachurus*, *E. politus* у видових угрупованнях диких бджіл характерне також і для деяких інших міст Європи [45–48].

В окремих парках трапляються рідкісні види та такі, що занесені до Червоної книги України [49]. Наприклад, у парках "Феофанія" та "Нивки" нами зареєстровано *Bombus argillaceus* та *Xylocopa valga* із родини Apidae. На околицях парку "Феофанія" трапляється *Andrena chrysopus* Pérez, 1903, який тісно пов'язаний із квітами спаржі [50].

За значенням індексу Шеннона вирізняються парки "Феофанія" та "Партизанської слави" – вони мають вищі показники порівняно з іншими парками і, відповідно, більшу кількість видів.

Таблиця 2. Видове різноманіття диких бджіл парків Києва

Місце збору	Кількість видів	Очікувана кількість видів	Індекс Шеннона
Парк "Феофанія"	78	82	3,726
Парк "Нивки"	55	71	2,151
Парк "Перемога"	54	73	2,139
Парк "Партизанська слава"	62	70	3,56
Парк "Бабин Яр"	56	66	3,183

Метод оцінювання повноти відбору проб дозволяє припустити, що видовий склад теоретично може бути більшим орієнтовно на 15 %. Імовірно, що трапляння більшого числа видів можливе за рахунок довготривалих спостережень і зборів, а також поширення бджіл із суміжних територій.

Обрахована різниця у видовому різноманітті угруповань бджіл на території парків (рис. 2) показує спорідненість їх локальних фаун. Так, кластери формують "Перемога" та "Партизанська слава"; "Нивки" та "Бабин Яр", а "Феофанія" відокремлена за складом диких бджіл в інший кластер.

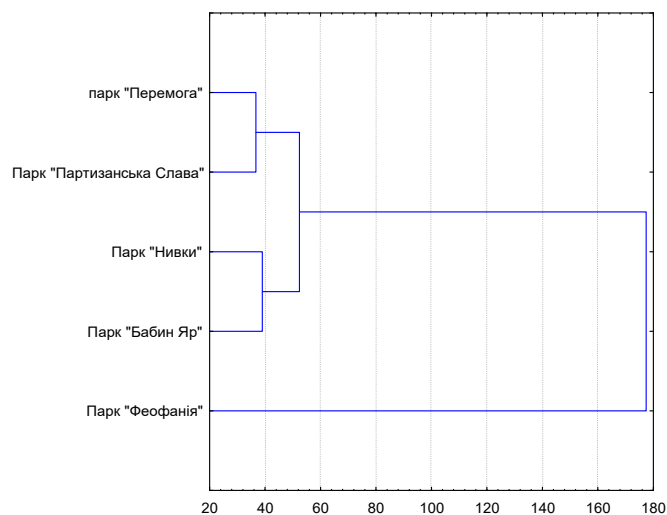


Рис. 2. Дендрограма подібності видового різноманіття диких бджіл, коефіцієнт Жаккара

Обраховану різницю у видовому різноманітті угруповань бджіл на території досліджених парків формують оліголектичні та рідкісні види. Подібність видових складів бджіл парків "Нивки" та "Бабин Яр", і "Перемоги" та "Партизанської слави" відповідно, сформована за рахунок

найбільш поширених видів, що вказані в табл. 1, та незначної частки таких, що трапляються рідше.

Співвідношення видів диких бджіл за такими екологічними особливостями, як гніздування, лектичні зв'язки та присутність видів-клептопаразитів, у досліджених парках більшою мірою подібне (рис. 3).

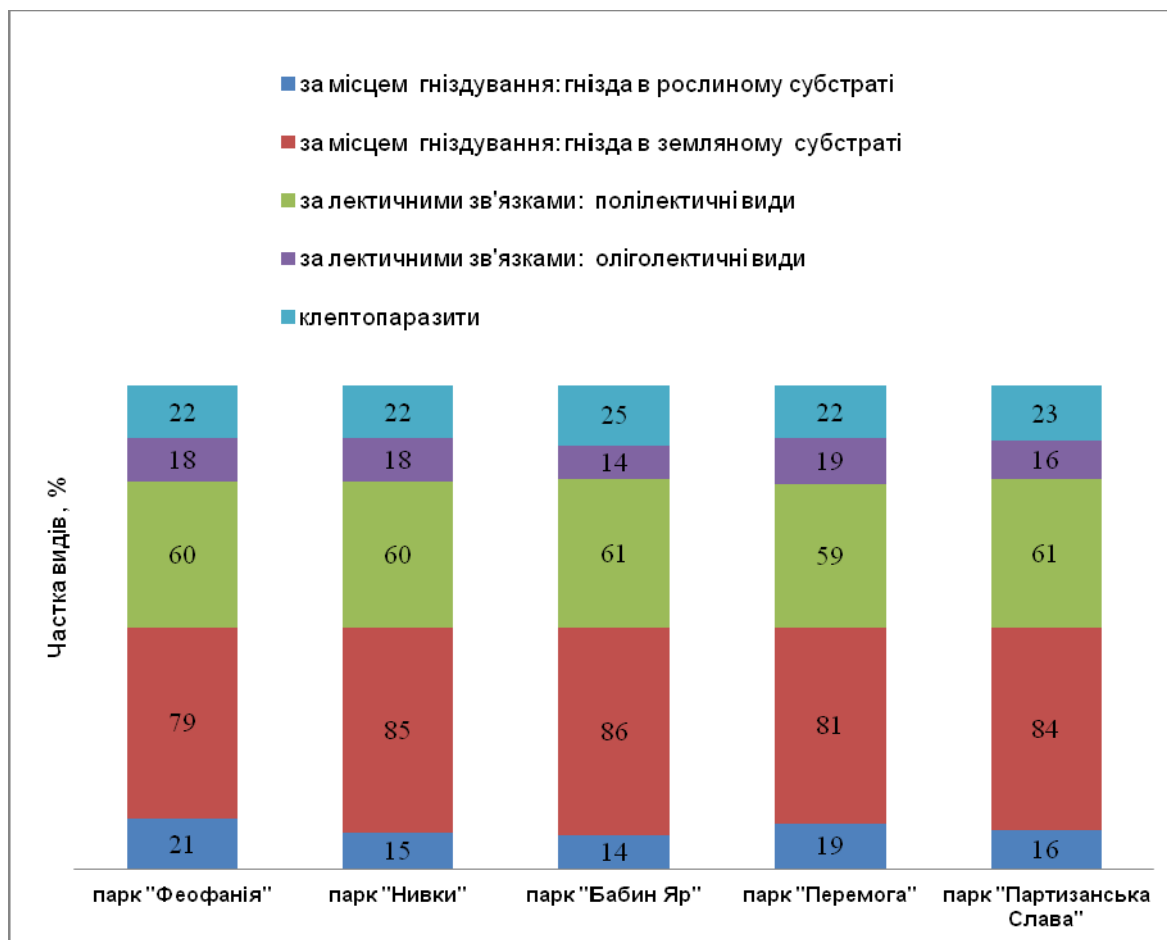


Рис. 3. Розподіл видів диких бджіл у парках Києва за екологічними особливостями

У всіх досліджених парках найбільш чисельною є група полілектичних видів – 60 %, а також тих, що будують гнізда у земляному субстраті (близько 80 %). Види, що облаштовують гнізда у рослинному субстраті (використовують порожнини у деревині, стеблах тощо), та оліголектичні, представлені меншим класом. Внесок клептопаразитичних бджіл у структуру видових угруповань парків є більшою мірою рівномірним та складає близько 23 %.

Присутність видів, що спеціалізуються на збиранні пилку лише з окремих груп рослин, залежить від наявності відповідних кормових ресурсів. Такі бджоли тісно пов'язані із представниками родин Fabaceae, Asteraceae, Ranunculaceae, Lythraceae та деякими іншими. Загалом, бджіл зареєстровано на понад 100 видах квітучих рослин із найбільш поширених родин Asteraceae (30 % відвідувань), Fabaceae (23 %), Lamiaceae (16 %), Rosaceae (12 %), Brassicaceae (3 %) та ін. Ці родини рослин також представлено значною різноманітністю родів та видів і є найчисленнішими на території парків Києва. Серед оліголектичних бджіл, що наявні в кожному з парків, – *Panurgus calcaratus*, *Dasypoda hirtipes* та *Heriades truncorum* приурочені до рослин із родини Asteraceae (*Inula* L.; *Picris* L.; *Crepis* L. та ін.), *Megachile*

circumcincta – здебільшого до рослин Fabaceae (*Lotus* L.), а *Anthophora furcata* – до Lamiaceae (*Lamium* L.).

Розподіл видів за особливостями гніздування свідчить про перевагу тих видів, що гніздяться у ґрунті. Вимоги до місць гніздування у таких видів різноманітні – узлісся, просіки, суходільні ділянки, ділянки з розрідженою рослинністю, схили, утрамбовані доріжки, а також зволожені стації із глинистими або піщаними ґрунтами. Такі стації представлено в кожному з парків. Для бджіл, що при гніздуванні віддають перевагу рослинному субстрату, важлива наявність необхідних рослинних ресурсів (старі стовбури дерев, порожнисті або м'якотілі стебла рослин тощо). У міських парках, як правило, проводяться санітарні рубки, знищують сухостій, що може бути потенціальним місцем гніздування для відповідних видів, імовірно через це такі види є менш представленими. Але, наприклад, *O. bicornis* хоч і поселяється переважно у рослинних порожнинах, за нашими спостереженнями, часто облаштовує гнізда в тріщинах цегляних стін, в отворах пластикового оздоблювального матеріалу тощо, тому цей вид спостерігається у значній кількості на територіях міських парків.

Клептопаразитичні види зустрічаються практично в однаковому складі, але найбільше їх різноманіття ха-

рактрне для парків зі значним різноманіттям відповідних видів-хазяїв. Так, наприклад, представники родів *Nomada*, *Sphecodes* та *Melecta albifrons* є численними, адже відповідні їм види-хазяї є домінуючими або субдомінуючими. Утім, джмелі-зозулі трапляються рідше, а в парку "Бабин Яр" не відмічено жодного їх представника, хоча п'ять видів джмелів, як правило, присутні у кожному з парків.

Висновки. 1. На території міських парків Києва заереєстровано 115 видів диких бджіл із 6 родин та 34 родів. За показниками видового різноманіття бджіл найбільше виділяються парки "Феофанія" та "Партизанської слави" – 78 та 62 види відповідно.

2. Кормові ресурси бджіл у парках Києва складають понад 100 видів квітучих рослин, найбільш відвідувані рослини належать до родин Asteraceae, Fabaceae, Rosaceae, Lamiaceae. У всіх досліджених парках найчисельнішими є група полілектичних видів – 60 %, та ті, що будують гнізда у земляному субстраті (близько 80 %). Види, що облаштовують гнізда у рослинному субстраті (використовують порожнини у деревині, стеблах тощо) та оліголектичні, представлені меншим класом. Внесок клептопаразитичних бджіл у структуру видових угруповань парків є більшою мірою рівномірним та складає близько 23 %.

3. На всіх досліджених територіях домінуючими є полілектичні види: *Colletes cunicularius*, *Hylaeus communis*, *Andrena flavipes*, *Eurylaeus calceatus*, *E. malachurus*, *E. politus*, *Anthophora plumipes*, *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, *B. lapidarius*, *B. pascuorum*, а також численним є оліголектичний вид *Panurgus calcaratus*. У деяких парках трапляються види, що занесені до Червоної книги України: *Bombus argillaceus* та *Xylocopa valga* – кожного року дослідження у центральних частинах парків "Феофанія" та "Нивки", а *Andrena chrysopus* – тільки на околицях "Феофанії".

Отже, результати нашого дослідження свідчать, що міські парки є осередками збереження популяцій диких бджіл, а головними умовами для цього є наявність відповідного кормового ресурсу та місць гніздування.

Список використаних джерел

- Ollerton J. How many flowering plants are pollinated by animals? / J. Ollerton, R. Winfree, S. Tarrant // *Oikos*. – 2011. – Vol. 120. – P. 321–326.
- Murray T. Conservation ecology of bees: populations, species and communities / T. Murray, M. Kuhlmann, S. Potts // *Apidologie*. – 2009. – Vol. 40 211–236. DOI:10.1051/apido/2009015
- Global pollinator declines: trends, impacts and drivers / S.G. Potts, J.C. Biesmeijer, C. Kremen et al. // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2010. – Vol. 25. – P. 345–353.
- Winfree R. The conservation and restoration of wild bees / R. Winfree // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2010. – Vol. 1195. – P. 169–197. URL : <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05449.x>
- European Red List of Bees / A. Nieto, S. Roberts, J. Kemp et al. // Luxembourg: Publications Office of the European Union. – 2014. – 96 p. DOI: 10.2779/77003
- Taxonomic and functional trait diversity of wild bees in different urban settings / E. Normandin, N.J. Vereecken, C.M. Buddle, V. Fournier // *Peer J*. – 2017. – Vol. 5:e3051. URL : <https://doi.org/10.7717/peerj.3051>
- Bee diversity and abundance in an urban setting / D. Tommasi, M. Alice, A.H. Heather, L. W. Mark // *The Canadian Entomologist*. – 2004. – Vol. 136 (6). – P. 851–869. URL : <https://doi.org/10.4039/n04-010>
- Robyn D.Q. Landscape and Local Correlates of Bee Abundance and Species Richness in Urban Gardens / D.Q. Robyn, P. Bichier, S.M. Philpott // *Environmental Entomology*. – 2016. Vol. 45 (3). – P. 592–601. URL : <https://doi.org/10.1093/ee/nvw025>
- Fuller R. A. The scaling of green space coverage in European cities / R.A. Fuller, K.J. Gaston // *Biology Letters*. – 2009 Vol. 5(3). URL : <http://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0010>
- Дідух Я.П. Біотопи міста Києва / Я.П. Дідух, У.М. Альошкіна – К. : НаУКМА, Аграр Медіа Груп, 2012. – 163 с.
- Лебедев А.Г. До пізнання фауни й екології комах – запилювачів квіткових рослин. Ч. I. Бджоли Київщини / А. Г. Лебедев // *Збірник праць сектора екології наземних тварин*. – 1933. – С. 1–51.
- Музиченко Ю.О. До пізнання фауни та екології комах – запилювачів плодів культур. Ч. I. / Ю.О. Музиченко // *Збірник праць відділу екології наземних тварин*. – 1937. – Вип. 3. – С. 101–155.
- Музиченко Ю.О. До пізнання фауни та екології комах – запилювачів плодів культур. Ч. II. / Ю.О. Музиченко // *Збірник праць відділу екології наземних тварин*. – 1937. – Вип. 4. – С. 197–229.
- Невкрита О.М. До вивчення комах запилювачів черешні та вишня на Україні / О.М. Невкрита // *Збірник праць зоологічного музею АН УРСР*. – 1957. – Вип. 28. – С. 49–61.
- Невкрита А.Н. Насекомые, опыляющие бахчевые культуры / А.Н. Невкрита. – К. : Изд-во АН Украинской ССР. – 1953. – С. 1–92.
- Голубничая Л.В. Второе поколение *Halictus calceatus* SCOP. (Hymenoptera, Halictidae) / Л.В. Голубничая // *Редакция журн. "Вестник зоологии"*. Рукопись депонирована во Всесоюзном институте научной и технической информации АН СССР (Москва), 1985.
- Голубничая Л.В. Колонии одиночной пчелы *Dasypoda plumipes* Rz. (Hymenoptera, Apoidea) в Киевской области. / Л.В. Голубничая // *Редакция журн. "Вестник зоологии"*. Рукопись депонирована во Всесоюзном институте научной и технической информации АН СССР (Москва), 1985.
- Голубничая Л.В. Летная активность *Andrena ovatula* (Kby.) (Hymenoptera Apoidea, Andrenidae) / Л.В. Голубничая // *Фауна и биоценологические связи насекомых Украины*. Сб. науч. тр. – К. : Наук. думка. – 1987. – С. 65–68.
- Голубничая Л.В. Особенности биологии пчелы *Halictus zonulus* Smith (Hymenoptera, Halictidae) / Л.В. Голубничая, П.Г. Москаленко // *Энтомологическое обозрение*. – 1991. – № 70. – С. 361–366.
- Осичнюк Г.З. Фауна України. Т. 12. Бджолині. Вип. 4. Бджоли – колетиди / Г.З. Осичнюк. – К. : Наук. думка. – 1970. – 158 с.
- Осичнюк Г.З. Фауна України. Т. 12. Бджолині. Вип. 5. Бджоли – андрениди / Г.З. Осичнюк. – К. : Наук. думка. – 1977. – 326 с.
- Осичнюк Г.З. Бджолині (Apoidea) Українського Полісся / Г.З. Осичнюк // *Екологія та географічне поширення членистоногих. Праці Інституту зоології АН УРСР*. – К. : Наук. думка, 1964. – С. 120–149.
- Гончар А. Ю. Видовой состав и экологические особенности диких пчёл (Hymenoptera: Apoidea) Днепровских островов г. Киева / А. Ю. Гончар // *Изв. Харьков. энтомол. об-ва*. – 2017. – Вип. 26 (2). – С. 11–21.
- Гончар Г. Ю. Різноманіття диких бджіл (Hymenoptera, Apoidea) Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України / Г.Ю. Гончар, А.М. Гнатюк // *Вісті Харків. ентомол. т-ва*. – 2018. Т. XXVI. – вип. 2.
- Попередній список безхребетних тварин урочища "Феофанія" / Г.Ю. Гончар, Ю.Г. Вервес., Л.П. Гапонова та ін. // *Вісті Харків. ентомол. т-ва*. – 2018. – Вип. 26 (1). – С. 11–49.
- Про затвердження програми розвитку зеленої зони Києва до 2010 року та концепції формування зелених насаджень центральної частини міста // Рішення Київської міської ради X сесії IV скликання від 19 липня 2005 року N 806/3381. Режим доступу : http://kmr.ligazakon.ua/SITE2/L_docki2.nsf/alldocWWW/F568AC23F047A944C22573C00053FA80?OpenDocument
- Клименко Ю.О. Формування деревної рослинності парків Києва. / Ю.О. Клименко // *Науковий вісник НЛТУ України*. – 2002. – Вип. 12 (8). – С. 56–62.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М. : Наука. – 1982. – 288 с.
- Proshchalykin M.Y. The bees of the genus *Colletes* Latreille 1802 of the Ukraine, with a key to species (Hymenoptera: Apoidea: Colletidae) / M. Y. Proshchalykin, M. Kuhlmann // *Zootaxa*. – 2012. – Vol. 3488. – P. 1–40.
- Bees of the family Halictidae (excluding Sphecodes) of Poland: taxonomy, ecology, bionomics Bydgoszcz / Y.A. Pesenko, J. Banaszak, V.G. Radchenko, T. Cierznia. – Wydawnictwo Uczelniane Wyższej Szkoły Pedagogicznej w Bydgoszczy. – 2000. – 348 p.
- Andreninae of the Central and Eastern Palaearctic. Part 1 / A.Z. Osytsnjuk, L. Romasenko, J. Banaszak, T. Cierznia. – Poznan Bydgoszcz : Polish Entomological Monographs. – 2005. – 235 p.
- Andreninae of the Central and Eastern Palaearctic. Part 2 / A.Z. Osytsnjuk, L. Romasenko, J. Banaszak, E. Motyka // *Poznan Bydgoszcz : Polish entomological monographs*. – 2008. – 233 p.
- Bogusch P. Review and identification of the cuckoo bees of central Europe (Hymenoptera: Halictidae: Sphecodes) / P. Bogusch, J. Straka // *Zootaxa*. – 2012. – Vol. 3311. – С. 1–41.
- Michez D. Monographic revision of the bee genus *Melitta* Kirby 1802 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae) / D. Michez, E. Connal // *Annales de la Société entomologique de France*. – 2007. – Vol. 43. – P. 379–440.
- Banaszak J. Megachilid bees of Europe: (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) / J. Banaszak, L. Romasenko // *Bydgoszcz : Pedagogical University of Bydgoszcz*. – 1998. – 239 p.
- Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3 : Перепончатокрылые. Ч. 1 / АН СССР, Зоологический н-т / под общ. ред. Г.С. Медведова. – Л. : Наука. – 1978. – 584 с.

37. Chao A. Non-parametric estimation of the number of classes in a population // *Scandinavian Journal of Statistics*. – 1984. – Vol. 11. – P. 265–270.
 38. Chao A. Estimating the population size for capture–recapture data with unequal catchability / A. Chao // *Biometrics*. – 1987. – Vol. 43. – C. 783–791.
 39. Burnham K. P. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals / K.P. Burnham, W.S. Overton // *Ecology*. – 1979. – Vol. 60. – P. 927–936.
 40. Мэграран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэграран // М.: Мир. – 1992. – 184 с.
 41. Smit J. Identification key to the European species of the bee genus *Nomada* Scopoli, 1770 (Hymenoptera: Apoidea) / J. Smit // *Entomofauna Monographie*. – Museum Witt. – 2018. – 253 p.
 42. Радченко В.Г. Биология пчел (*Hymenoptera, Apoidea*) / В.Г. Радченко, Ю.А. Песенко // Зоологический ин-т РАН, Санкт-Петербург. – 350 с. DOI: 10.13140/2.1.3938.6242
 43. Радченко В.Г. Гнездование трех видов пчел-антофорин (*Hymenoptera, Anthophoridae*) на юго-востоке Украины / В.Г. Радченко // Труды Зоологического ин-та АН СССР. 1984. – Т. 128. – С. 82–85.
 44. Banaszak – Cibicka W., Żmihorski Michał. Wild bees along an urban gradient: winners and losers // *Journal of Insect Conservation* 2012. – Vol. 16 (3). – P. 331–343.
 45. Říha M. Species diversity and habitat preferences of Aculeata (Insecta: Hymenoptera) of urban and suburban gardens in Brno– city (Czech Republic) / M. Říha // *Acta Univ. Agric. Silv. Mendelianae Brun.* – 2017. Vol. 65. – P. 171– 178.
 46. Banaszak J. Apoidea (Hymenoptera) of Warsaw and Mazovia / J. Banaszak // *Memorabilia Zoologica*. – 1982. – Vol. 36. – P. 129–142.
 47. Kommentierte Liste der aus Wien (Österreich) nachgewiesenen Bienenarten (Hymenoptera: Apoidea) / H. Zettel, E. Ockermüller, H. Wiesbauer et al. // *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*. 2015. – Vol. 67. – P. 137–194.
 48. Fortel L. Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient / L. Fortel, M. Henry, L. Guilbaud // *PLoS ONE*. – 2014. – Vol. 9(8): e104679. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>
 49. Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І.А. Акімова. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 624 с.
 50. Радченко В.Г. О строении гнезда и трофических связях *Andrena chrysopus* Per. (Hymenoptera, Andrenidae) / В.Г. Радченко // Вестник зоологии. – 1980. – Вып. 3. – С. 88–90.
- Reference**
1. Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 2011, 120: 321–326
 2. Murray T., Kuhlmann M., Potts S. Conservation ecology of bees: populations, species and communities. *Apidologie*. 2009, 40: 211–236 DOI:10.1051/apido/2009015
 3. Potts S. G., Biesmeijer J. C., Kremen C., Neumann P., Schweiger O., Kunin W. E. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25: 345–353.
 4. Winfree R. The conservation and restoration of wild bees. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2010, 1195: 169–197. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05449.x>
 5. Nieto A., Roberts S., Kemp J., Rasmont P., Kuhlmann M., Criado M. G., Biesmeijer J. C., Bogusch P., Dathe H. H., De la Rúa P., De Meulemeester T., Dehon M., Dewulf A., Ortiz– Sánchez F.J., Lhomme P., Pauly A., Potts S. G., Praz C., Quaranta M., Radchenko V. G., Scheuchl E., Smit J., Straka J., Terzo M., Tomozii B., Window J., Michez D. European Red List of Bees. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 2014., 96 p. DOI: 10.2779/77003 http://www.iucn.org/news_homepage/?19073/Nearly-one-in-ten-wild-bee-species-face-extinction-in-Europe-while-the-status-of-more-than-half-remains-unknown---IUCN-report
 6. Normandin É, Vereecken N.J., Buddle C.M., Fournier V. Taxonomic and functional trait diversity of wild bees in different urban settings. *PeerJ*, 2017: 5:e3051 <https://doi.org/10.7717/peerj.3051>
 7. Tommasi D., Alice M., Heather A. H., Mark L. W. Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist*, 2004, 136 (6): 851– 869 <https://doi.org/10.4039/n04-010>
 8. Robyn D. Q., Bichier P., Philpott S. M. Landscape and Local Correlates of Bee Abundance and Species Richness in Urban Gardens. *Environmental Entomology*. 2016, 45 (3): 592–601, <https://doi.org/10.1093/ee/nvw025>
 9. Fuller R. A., Gaston K. J. The scaling of green space coverage in European cities. *Biology Letters*. 2009, 5(3): <http://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0010>
 10. Didukh Y.P., Aloskhina U.M. Biotopes of Kyiv. K.: NaUKMA, Ahrar Media Hrup. 2012: 163 p.
 11. Lebedev A.G. To the study of the fauna and ecology of insect pollinators of floral plants. Part.I. Bees of Kyiv region. Kyiv: Vydavnytstvo Vseukrainskoi Akademii Nauk., 1933: 1–51.
 12. Muzichenko Yu. A. A contribution to the knowledge of the fauna and ecology of insects pollinating fruit trees. [Pt I]. *Trudy Inst. Zool. Biol.* 1936, 3: 101-155
 13. Muzichenko Yu. A. A contribution to the knowledge of the fauna and ecology of insects pollinating fruit trees. [Pt II]. *Trudy Inst. Zool. Biol.* 1937. 4: 197-229
 14. Nevkryta O.M. To study insects pollinators cherries and cherry in Ukraine. *Zbirnyk prats zoolohichnoho muzeiu AN USSR*. 1957. 28:49–61.
 15. Nevkryta A.N. Insects- pollinators of melons. *Yzdatelstvo Akademiyi Nauk Ukraynskoi SSR*. 1953: 1–92.
 16. Golubnichaya L.V. To the nesting of *Halictus calceatus* Scop. (Hymenoptera, Halictidae). – 7 pp.; Kiev (Editorial Board of the Periodical "Bulletin for Zoology"). MS deposited at the All-Union Institute for Information in Science and Technology of the Academy of Sciences of the USSR (Moscow) on 23 May 1985, no. 3542-85
 17. Golubnichaya L.V. Colonies of a solitary bee *Dasypoda plumipes* Pz. (Hymenoptera, Apoidea) in the Kiev region (Editorial Board of the Periodical "Bulletin for Zoology"). MS deposited at the All-Union Institute for Information in Science and Technology of the Academy of Sciences of the USSR (Moscow) on 23 May 1985, no. 3542-85
 18. Golubnichaya L.V. The Flight activity of *Andrena ovatula* (Hymenoptera Apoidea, Andrenidae) Fauna and biocenotic connections of insects of Ukraine.] *Collection of scientific papers*. 1987: 65–68.
 19. Golubnichaya L.V., Moskalenko P. G. Features of the biology of the bee *Halictus zonulus* (Hymenoptera, Halictidae). *Entomological Review*. 1991. 70: 361–366.
 20. Osychniuk H. Z. Fauna of Ukraine. Volume 12. Apoidea. Issue 4. Family Colletidae. Kyiv: Naukova dumka, 1970: 158.
 21. Osychniuk H. Z. Fauna of Ukraine. Volume 12. Apoidea. Issue 5. Family Andrenidae. Kyiv: Naukova dumka, 1977: 326.
 22. Osytsnjuk A. Z. The bees (Apoidea) of the Ukrainian forest area. – *Pratsi Inst. Zool. Akad. Nauk Ukrain. SSR (Kiev)*, 1964, 20: 120–149
 23. Honchar H. Yu. Species composition and diversity of wild bees (Hymenoptera: Apoidea) of the Dnipro islands in Kyiv city (Muromets, Trukhaniv, Hydropark, Zhukiv) *The Kharkov Entomol. Soc. Gaz.* 2017, 26 (2): 11– 21
 24. Honchar, H. Yu., Gnatiuk, A. M. The diversity of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in M.M.Gryshko National Botanical Garden of the NAS of Ukraine. *The Kharkov Entomol. Soc. Gaz.* 2018. Vol. XXVI, iss. 2. (In press)
 25. Honchar H., Verves Y., Gaponova L., Dubrovskiy Y., Konyakin S., Kostenko A., Kotenko A., Kumpnenko A., Stukalyuk S. Preliminary list of invertebrates of the local landscape "Theophania". *The Kharkov Entomological Society Gazette* 2018. 26 (1): 11–49.
 26. "On approval of the program for the development of the green zone of Kiev in 2010 and the concept of the formation of green spaces in the central part of the city" // Decision of the City Council X of the 4th convocation of July 19, 2005: http://kmr.ligazakon.ua/SITE2/I_docki2.nsf/alldocWWW/F568AC23F047A944C22573C00053FA80?OpenDocument
 27. Klimenko Yu. A. Forming of tree vegetation in the parks of Kyiv. *Scientific Bulletin of UNFU*. 2002, 12 (8) : 56 – 62.
 28. Pesenko Yu. A. *Principles and methods of quantitative analysis in faunistic researches* Moskva: Nauka. 1982: 288 p.
 29. Proshchalykin M. Y., Kuhlmann M. The bees of the genus *Colletes* Latreille 1802 of the Ukraine, with a key to species (Hymenoptera: Apoidea: Colletidae). *Zootaxa*. 2012. 3488: 1–40
 30. Pesenko Y. A., Banaszak J., Radchenko V. G., Cierznjak T. Bees of the family Halictidae (excluding Sphecoides) of Poland: taxonomy, ecology, bionomics Bydgoszcz: Wydawnictwo Uczelniane Wyższej Szkoły Pedagogicznej w Bydgoszczy, 2000: 348 p.
 31. Osytsnjuk A. Z., Romasenko L., Banaszak J., Cierznjak T. Andreninae of the Central and Eastern Palaearctic. Part 1 *Poznan Bydgoszcz: Polish Entomological Monographs*. 2005: 235 p.
 32. Osytsnjuk A. Z., Romasenko L., Banaszak J., Motyka E. Andreninae of the Central and Eastern Palaearctic. Part 2. *Poznan Bydgoszcz: Polish entomological monographs*. 2008: 233 p.
 33. Bogusch P., Straka J. Review and identification of the cuckoo bees of central Europe (Hymenoptera: Halictidae: Sphecoides) *Zootaxa*. 2012. 3311: 1–41.
 34. Michez D. Connal E.. Monographic revision of the bee genus *Melitta* Kirby 1802 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). *Annales de la Société entomologique de France*. 2007. 43: 379–440.
 35. Banaszak J., Romasenko L.. Megachilid bees of Europe: (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). Bydgoszcz: Pedagogical University of Bydgoszcz. 1998: 239 p.
 36. Osytsnjuk A. Z., Panfilov D. V., Ponomareva A. A. Superfamily Apoidea. In: Medvedev G.S., ed. *Keys to the Insects of the European Part of the USSR: T.3. Hymenoptera. Part 1*. Nauka, Leningrad. 1978.: 279-519
 37. Chao A. Non- parametric estimation of the number of classes in a population *Scandinavian Journal of Statistics*. 1984. 11: 265–270.
 38. Chao A. Estimating the population size for capture– recapture data with unequal catchability. *Biometrics*. 1987. 43: 783–791.
 39. Burnham K. P., Overton W. S.. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*. 1979. 60: 927–936.
 40. Magurran A. E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. M.: Mir, 1992: 184.

41. Smit J. Identification key to the European species of the bee genus *Nomada* Scopoli, 1770 (Hymenoptera: Apoidea). *Entomofauna Monographie. Museum Witt*, 2018: 253.
42. Radchenko V.G., Pesenko Yu.A. *Biology of bees (Hymenoptera, Apoidea)*. – Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg. – 350 p. DOI: 10.13140/2.1.3938.6242
43. Radchenko V.G. The nesting of the three species of anthophorine bees (Hymenoptera, Anthophoridae) in the south-eastern Ukraine. *Proceedings of the Zoological Institute Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)*, 128: 82–85.
44. Banaszak– Cibicka W., Żmihorski Michał Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of Insect Conservation*. 2012. 16 (3): 331–343.
45. Říha M. Species diversity and habitat preferences of Aculeata (Insecta: Hymenoptera) of urban and suburban gardens in Brno– city (Czech Republic). *Acta Univ. Agric. Silv. Mendelianae Brun.* 2017. 65:171– 178.
46. Banaszak J. Apoidea (Hymenoptera) of Warsaw and Mazovia. *Memorabilia Zoologica* 1982. 36: 129–142.
47. Zettel H., Ockermüller E., Wiesbauer H., Werner A., Gusenleithner F., Neumayer J., Pachinger B. Kommentierte Liste der aus Wien (Österreich) nachgewiesenen Bienenarten (Hymenoptera: Apoidea) *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*. 2015. 67: 137–194.

48. Fortel L., Henry M., Guilbaud L., Guirao A.– L., Kuhlmann M., Mouret H., Rollin O., Vaissière B. E. Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient. *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9(8): e104679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>
49. Akimov I.A. (ed.) *Red Data Book of Ukraine. Animals*. Kyiv: Hlobalkonsaltny. 2009: 624
50. Radchenko V.G. On the nest structure and trophic links of *Andrena chrysopus* Pér. (Hymenoptera, Andrenidae). *Vestnik Zoologii*. 1980. Vol. 3: 88–90.

Надійшла до редколегії 10.05.19
Отримано виправлений варіант 11.06.19
Підписано до друку 11.06.19

Received in the editorial 10.05.19
Received a revised version on 11.06.19
Signed in the press on 11.06.19

В. Радченко, д-р биол. наук, Г. Гончар, мл. науч. сотр.
Государственное учреждение "Институт эволюционной экологии НАН Украины", Киев, Украина

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДИКИХ ПЧЕЛ (HYMENOPTERA: APOIDEA) В ПАРКАХ КИЕВА

Популяции диких пчел – важных опылителей многих растений – находятся под угрозой исчезновения вследствие уменьшения пищевых ресурсов, уничтожения мест гнездования, фрагментации среды обитания и использования инсектицидов.

Целью нашего исследования является оценка видового разнообразия диких пчел в парках Киева. На протяжении 2012–2017 гг. в самых больших парках Киева нами обнаружено 115 видов из 6 семейств и 34 родов. Из этой общей численности только 39 видов найдены в каждом исследованном парке. Наибольшим видовым разнообразием отличаются парки "Феофания" и "Партизанская слава", где отмечено 78 и 62 вида соответственно. Пищевые ресурсы для пчел составляют наиболее распространенные растения из семейств Asteraceae, Fabaceae, Salicaceae, Lamiaceae. Пчелы-олиголекты и те виды, которые строят гнезда в древесине, представлены меньшим числом видов и особей. Клептопаразитические виды встречаются в каждом парке, их наибольшее разнообразие характерно для станций с высоким разнообразием соответствующих видов-хозяев.

На территории исследованных парков найдены виды, которые внесены в Красную книгу Украины: *Bombus argillaceus* и *Xylocopa valga* регулярно встречаются в центральных частях парков "Феофания" и "Нивки", а *Andrena chrysopus* – только в окрестностях парка "Феофания".

Результаты нашего исследования показывают, что в городских парках сохраняются популяции диких пчел, но главными условиями для этого являются наличие соответствующих пищевых ресурсов и мест гнездования.

Ключевые слова: дикие пчелы, видовое разнообразие, городские парки, цветущие растения.

V. Radchenko Dr.Sc., H. Honchar, Junior Researcher
Institute for Evolutionary Ecology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

SPECIES DIVERSITY OF WILD BEES (HYMENOPTERA: APOIDEA) IN PARKS OF KYIV

Wild bee populations – important pollinators of many plants – are threatened with extinction due to reduced food resources, destruction of nesting sites and habitat fragmentation.

The aim of this study is to determine the species diversity of wild bees in the parks of Kyiv. During the 2012–2017 spring-summer seasons a comprehensive study of the species composition and diversity of wild bees (Hymenoptera: Apoidea) was investigated. 115 wild bee species of 6 families and 34 genera have been found. Only 39 species among them were found in all parks and the common species are noted: *Colletes cunicularius*, *Hylaeus communis*, *Andrena flavipes*, *Eylaeus calceatus*, *E. malachurus*, *E. politus*, *Anthophora plumipes*, *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, *B. lapidarius*, *B. pascuorum*. The proportions of species within each ecological group stay constant, except for the small decrease in oligolectic species. In all parks the ground-nesting bees are dominated. Bees that build nests in a different substrate (tree cavities, hollow plant stems, empties, holes, walls of buildings, and like) make up only 20 %.

In general, on the territories of urban parks we have registered wild bees on the plants of more than 100 species from the families Asteraceae, Fabaceae, Lamiaceae, Rosaceae. It should be noted, that ornamental flowering vegetation plays a significant role in wild bees nutrition in the city conditions.

In some city parks we have found three species of wild bees that included in the Red Book of Ukraine: *Bombus argillaceus*, *Xylocopa valga* and *Andrena chrysopus*.

The results of our study show that city parks are important for the conservation of wild bee populations, and the main conditions for this are the availability of flower sources and nesting sites.

Key words: wild bees, species diversity, urban parks, flowering plants.

УДК 57.084:615.357

І. Варенюк, канд. біол. наук,
Н. Шевчук, студ., Н. Рослова, інж.,
М. Держинський, д-р біол. наук

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

ВПЛИВ РАНКОВОГО ТА ВЕЧІРНЬОГО ВВЕДЕННЯ МЕЛАТОНІНУ НА СТАН СЛИЗОВОЇ ОБОЛОНКИ ТА КРИПТ ТОНКОЇ КИШКИ У ЩУРІВ З ОЖИРІННЯМ

Метою роботи було вивчення структурно-функціональних змін у тонкій кишці щурів після ранкового та вечірнього введення мелатоніну при ожирінні за умов весняно-осіннього фотоперіоду (12L:12D). Для цього у частини тварин викликали ожиріння висококалорійною дієтою впродовж 6 тижнів, після чого нормальним тваринам та тваринам з ожирінням вранці або ввечері давали мелатонін у дозі 30 мг/кг протягом 7 тижнів. Далі виготовляли парафінові зрізи тонкої кишки і морфометрично та візуально під мікроскопом оцінювали стан слизової оболонки, ентероцитів і келихоподібних клітин у криптах. Показано, що ожиріння викликає набряк та зростання товщини слизової оболонки, редуцію крипт, зменшення активності ентероцитів та келихоподібних клітин крипт тонкої кишки. Введення мелатоніну тваринам без ожиріння веде до зростання товщини слизової оболонки, а також – до зменшення площі перерізу келихоподібних клітин. Додатково при ранковому введенні мелатоніну зростає глибина крипт та висота ентероцитів у них. Ранкове введення мелатоніну тваринам з ожирінням частково відновлює крипти та їх келихоподібні клітини, проте не запобігає набряку слизової оболонки і погіршує стан ентероцитів. Вечірнє введення мелатоніну тваринам з ожирінням частково нормалізує всі структурні морфометричні зміни, викликані ожирінням. Зроблено висновок, що мелатонін може частково коригувати морфо-функціональні зміни у тонкій кишці, викликані ожирінням у весняний та осінній сезони. При цьому вечірнє введення мелатоніну тваринам з ожирінням є ефективнішим, а також викликає менше змін у тонкій кишці тварин без ожиріння, порівняно з ранковим введенням.

Ключові слова: мелатонін, ожиріння, тонка кишка.

Вступ. Протягом останнього століття значно зросла кількість людей, у яких спостерігається надлишкова маса тіла та ожиріння різного ступеня. Було неодноразово доведено, що люди з ожирінням мають проблеми з багатьма системами організму. Однією із систем організму, яка зазнає відчутного впливу при розвитку ожиріння, є травна система, зокрема, тонка кишка. В тонкій кишці підвищується ліполіз, внаслідок чого в порталну систему печінки надходить більше жирних кислот. Внаслідок посилення реакцій їхнього β-окислення та етерифікації утворюється надлишок тригліцеридів, холестерину та ліпопротеїдів низької щільності; рівень їх у крові зростає. Утворюється більше жирової тканини і у стінці тонкої кишки; спостерігається її здавлювання; порушується робота сфінктера між шлунком та тонкою кишкою; знижується моторика; порушується вироблення холецистокініну, інсуліну, лептину, адипонектину [8]. В результаті може виникати ряд патологічних станів, найчастіше, гастроєзофагальна рефлюксна хвороба, гастромоторна гіпокінезія із запором, дивертикулярна хвороба [8].

Є дані, що перед настанням ожиріння виникає дисбактеріоз кишківника, зниження експресії антимікробних пептидів, порушення вироблення слизу і зменшення товщини слизового шару, зниження експресії білків щільних контактів. Згодом активуються основні запальні сигнали, стимулюючи секрецію прозапальних цитокінів у тонкому кишківнику. Бар'єрна функція слизового шару послаблюється, проникність епітелію тонкого кишківника збільшується, полегшуючи проходження бактеріальних компонентів і метаболітів із просвіту кишківника до кровообігу і периферичних тканин і, в кінцевому підсумку, сприяє розвитку системного запалення, інсулінорезистентності й непереносимості глюкози [1].

У людей з ожирінням виявлено низький рівень мелатоніну та порушення добової динаміки його синтезу [6]. Не до кінця відомо, що є первинним: зменшення та порушення добової динаміки синтезу мелатоніну збільшує ймовірність розвитку ожиріння, чи навпаки, ожиріння веде до зменшення кількості та порушення добової динаміки синтезу мелатоніну в організмі. Тому очікувано в ряді досліджень показано нормалізуючий ефект введення мелатоніну на різні структурні та функціональні показники, що порушуються при розвитку ожиріння [2, 9, 10, 11, 12]. Такий же ефект мають і агоністи мелатоніну, що активують мелатонінові рецептори 1 та 2 типу [7]. Показано, що посилення моторики у ки-

шківнику після вживання їжі є коротшим у темну фазу доби, ніж у світлу фазу, і цей час подовжується у тварин, попередньо оброблених антагоністами мелатоніну, тобто, ендogenous мелатонін може модулювати моторику кишківника [4]. Мелатонін має виражені жиромобілізуючі знижуючі вагу ефекти, які забезпечуються різними механізмами: активацією вивільнення енергії в мітохондріях; регуляцією гена інсулінового рецептора, що забезпечує нормальний метаболізм глюкози; участю в активації секреції гонадотропінів у гіпофізі, що призводить до вироблення тестостерону – основного гормону у чоловіків, що "спалює" жир; прямою активацією рецепторів в адипоцитах; регуляцією синтезу адипонектину і лептину [2, 3, 4, 14]. Високі дози мелатоніну викликають перетворення білої жирової тканини на бежеву [5, 15].

Проте мелатонін у цих дослідженнях вводився переважно ввечері або давався перорально протягом доби. Разом з тим, зважаючи на існування добового біоритму синтезу мелатоніну, можна очікувати, що його ефекти при введенні в різний час доби будуть відрізнятися. Крім того, варто враховувати тривалість фотоперіоду, адже середньодобова концентрація мелатоніну відрізняється залежно від тривалості дня і ночі. Вплив фотоперіоду на процеси ожиріння був, наприклад, показаний для сибірських хом'ячків [13]. Для того, щоб визначити характер впливу мелатоніну на тонку кишку при ожирінні та оцінити ефективність його впливу при різних термінах введення цього гормону за умов весняно-осіннього фотоперіоду і була проведена ця робота.

Матеріали та методи. Дослідження проведено на самцях білих нелінійних щурів вагою 100–120 г на початок експерименту. Тварин утримували у стандартних умовах. Їжа та вода *ad libitum*. Фотоперіод становив 12L:12D (світловий період із 7:00 до 19:00). Контрольний групі протягом 13 тижнів давали стандартний комбікорм для щурів (калорійність – 3,81 ккал/г). Другій групі викликали ожиріння висококалорійною дієтою (склад: стандартний комбікорм для щурів – 60 %, свинячий жир – 10 %, курячі яйця – 10 %, цукор – 9 %, арахіс – 5 %, сухе молоко – 5 %, соняшникова олія – 1 %; калорійність – 5,35 ккал/г) впродовж 6 тижнів та продовжували давати цю ж дієту впродовж ще 7 тижнів. Третій групі, яка споживала стандартну їжу, починаючи із 7 тижня протягом 7 тижнів вранці о 8:00 (через 1 год після початку світлового періоду доби) вводили перорально ме-

латонін у дозі 30 мг/кг. Четвертій групі викликали ожиріння висококалорійною дієтою впродовж 6 тижнів; після цього протягом 7 тижнів вранці о 8:00 вводили перорально мелатонін у дозі 30 мг/кг, продовжуючи годування висококалорійною дієтою. П'ятій групі, яка споживала стандартну їжу, починаючи з 7 тижня протягом 7 тижнів ввечері о 18:00 (за 1 год до закінчення світлового періоду доби) вводили перорально мелатонін у дозі 30 мг/кг. Шостій групі викликали ожиріння висококалорійною дієтою впродовж 6 тижнів; після цього протягом 7 тижнів ввечері вводили перорально мелатонін у дозі 30 мг/кг, при цьому продовжуючи годування висококалорійною дієтою.

Через 13 тижнів від початку експерименту була проведена аутопсія. Для гістологічних досліджень було взято два зразки тонкої кишки по 1 см кожен на відстані 3 см від ілеоцекальної заслінки. Зразки фіксували у 10%-му формаліні та у фіксаторі Карнуа (по 1 зразку в кожен фіксатор). Далі матеріал заливали у парафін за загальноприйнятою методикою. Потім виготовляли поперечні зрізи товщиною 5 мкм. Зрізи, отримані з матеріалу, фіксованого у формаліні, забарвлювали гематоксиліном Бемера та еозином. Ці зрізи аналізували під мікроскопом із метою виявлення загальних морфологічних змін. Також на цих зрізах вимірювали такі морфо-

метричні параметри: товщина слизової оболонки, глибина крипт, висота ентероцитів крипт, площа перерізу ядер ентероцитів крипт. Зрізи, отримані з матеріалу, фіксованого у фіксаторі Карнуа, забарвлювали альціановим синім з дофарбуванням карміном. На цих зрізах вимірювали площу поперечного перерізу келихоподібних клітин у криптах.

Статистичну обробку морфометричних результатів проводили методами варіаційної статистики. Підраховували середнє арифметичне та похибку середнього арифметичного. Визначали достовірність різниці між контрольною групою та кожною дослідною групою. Крім того, порівнювали групу тварин з ожирінням, що отримували курс мелатоніну, із групою щурів з ожирінням, які не отримували мелатонін; а також – із групою щурів без ожиріння, що отримувала мелатонін у той самий час доби. Достовірність різниці між порівнюваними групами оцінювали за допомогою t-критерію Стюдента.

Результати та їх обговорення. У щурів контрольної групи тонка кишка має нормальну гістологічну будову, типову для цього органу (рис. 1, табл. 1). Стовбчасті епітеліоцити (ентероцити) та слизові келихоподібні клітини мають нормальну цитологічну структуру (рис. 1, 2). Жодних патологічних відхилень від норми не виявлено.

Таблиця 1. Морфометричні показники тонкої кишки щурів при ожирінні та після введення мелатоніну в різний час доби

Експериментальні групи	Товщина слизової оболонки, мкм	Глибина крипт, мкм	Висота ентероцитів у криптах, мкм	Площа перерізу ядер ентероцитів у криптах, мкм ²	Площа перерізу келихоподібних клітин у криптах, мкм ²
Контроль	398±5	189±3	14,4±0,2	26,0±0,6	60,2±1,6
Ожиріння	434±4*	132±2*	12,4±0,2*	29,1±0,8*	31,4±1,0*
Мелатонін – вранці	459±4*	213±3*	20,6±0,2*	27,0±0,5	45,0±1,6*
Мелатонін – вранці + ожиріння	528±9*^#	215±4*^	11,4±0,2*^#	18,6±0,4*^#	52,1±1,4*^#
Мелатонін – ввечері	442±5*	187±3	14,2±0,2	26,1±0,5	39,7±1,2*
Мелатонін – ввечері + ожиріння	410±6^#	149±3*^#	15,6±0,4*^#	27,0±0,6^	46,3±1,4*^#

* – $P < 0,05$ (порівняно з контрольною групою тварин);

^ – $P < 0,05$ (порівняно із тваринами з ожирінням);

– $P < 0,05$ (порівняно із тваринами, яким вводився мелатонін у той самий час доби).

Ожиріння викликає зменшення глибини крипт з одночасним зростанням товщини слизової оболонки, можливо, унаслідок набряку чи запальної реакції (рис. 1, табл. 1). Зменшується висота ентероцитів у криптах, що є свідченням редукції та зменшення активності цих клітин; при одночасному незначному підвищенні площі перерізу їхніх ядер (можливо, набряк). Зменшується у 2 рази площа перерізу келихоподібних клітин у криптах,

що говорить про сильне зменшення активності цих клітин, а значить і сильне зменшення продукції ними слизу (рис. 2, табл. 1). Таким чином, ожиріння викликає значні структурно-функціональні зміни в тонкому кишківнику, які зводяться до зміни цілого ряду морфометричних параметрів слизової оболонки та основних типів клітин її епітеліальної вистілки.

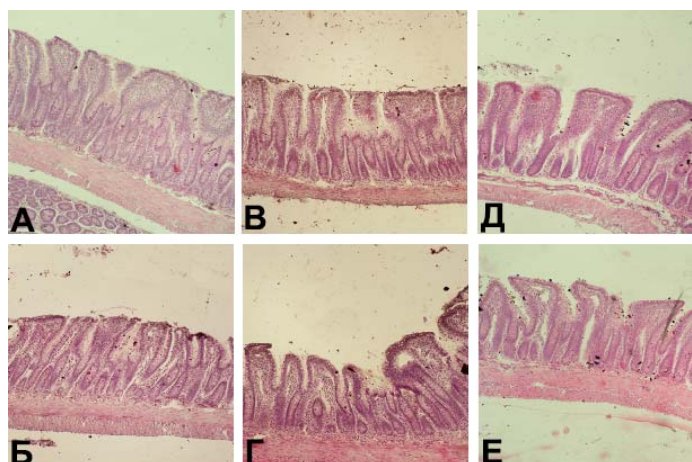


Рис. 1. Стан слизової оболонки тонкої кишки в різних експериментальних групах:

А – контроль; Б – ожиріння; В – мелатонін вранці; Г – мелатонін ввечері; Д – мелатонін вранці + ожиріння; Е – мелатонін ввечері + ожиріння. Забарвлення гематоксиліном Бемера та еозином. Збільшення: об. $\times 10$, ок. $\times 10$.

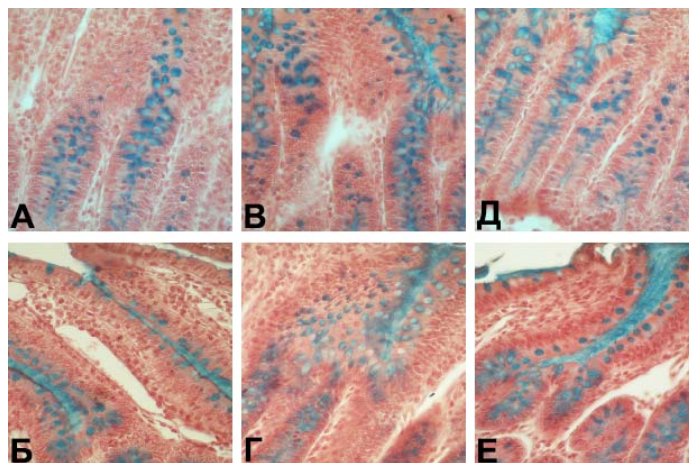


Рис. 2. Келихоподібні клітини тонкої кишки в різних експериментальних групах:

А – контроль; Б – ожиріння; В – мелатонін вранці; Г – мелатонін ввечері; Д – мелатонін вранці + ожиріння; Е – мелатонін ввечері + ожиріння. Забарвлення альціановим синім та карміном (збільшення: об. $\times 40$, ок. $\times 10$)

Уведення мелатоніну щурам, що перебували при фотоперіоді 12L:12D (імітація весняного та осіннього сезонів) викликає певні структурно-функціональні зрушення у тонкій кишці, що говорить про залучення цього гормону до регуляції добової та сезонної активності шлунково-кишкового тракту. При цьому ранкове введення мелатоніну викликає більші зміни порівняно з вечірнім введенням. Це потрібно враховувати при призначенні мелатоніну у терапевтичних цілях людям. Так, ранкове введення мелатоніну веде до зростання товщини слизової оболонки, глибини крипт та висоти ентероцитів у криптах, що є свідченням активації тонкої кишки (рис. 1, табл. 1). Щоправда, при цьому знижується площа перерізу келихоподібних клітин у криптах (рис. 2, табл. 1). З іншого боку, вечірнє введення мелатоніну лише викликає зростання товщини слизової оболонки та зменшення площі перерізу келихоподібних клітин у криптах, а інші виміряні морфометричні параметри не зазнають достовірних змін порівняно з контрольною групою (рис. 1, 2, табл. 1).

Водночас, введення мелатоніну тваринам з ожирінням відрізняється за своїми наслідками від введення цього епіфізарного гормону тваринам без ожиріння.

Ранкове введення мелатоніну тваринам з ожирінням, що перебували при фотоперіоді 12L:12D веде до більшого зростання товщини слизової оболонки порівняно з жирними тваринами, які не отримували мелатонін; зменшення активності ентероцитів у криптах; часткового відновлення келихоподібних клітин крипт, що були загальмовані у тварин з ожирінням; а також – до зростання глибини крипт на відміну від тварин з ожирінням, де цей параметр знижується (рис. 1, 2, табл. 1).

Вечірнє введення мелатоніну тваринам з ожирінням, що перебували при фотоперіоді 12L:12D частково запобігає надмірному зростанню товщини слизової оболонки, як це спостерігається у тварин з ожирінням, які не одержували мелатонін; частково відновлює глибину крипт, яка була знижена у жирних тварин; нормалізує стан ентероцитів у криптах; частково відновлює келихоподібні клітини крипт, що були загальмовані у тварин з ожирінням (рис. 1, 2, табл. 1).

Висновки. Таким чином, мелатонін може частково скоригувати морфо-функціональні зміни у тонкій кишці, викликані ожирінням у весняний та осінній сезони. При цьому вечірнє введення мелатоніну тваринам з ожирін-

ням є дещо ефективнішим, а також викликає менше змін у тонкій кишці тварин без ожиріння, порівняно з ранковим введенням.

Список використаних джерел:

1. Impact of high-fat diet on the intestinal microbiota and small intestinal physiology before and after the onset of obesity. / J.R. Araujo, J. Tomas, C. Brenner, P.J. Sansonetti // *Biochimie*. – 2017. – Vol. 141. – P. 97–106.
2. Neuroendocrinol melatonin and the metabolic syndrome: physiopathologic and therapeutical implications. / D. Cardinali, P. Cano, V. Jimenez-Ortega, A. Esquifino // *Neuroendocrinology*. – 2011. – Vol. 93, N 3. – P. 131–142.
3. Cardinali D.P. Inflammaging, metabolic syndrome and melatonin: a call for treatment studies. / D.P. Cardinali, R. Hardeland // *Neuroendocrinology*. – 2017. – Vol. 104, N 4. – P. 382–397.
4. Therapeutic perspectives for melatonin agonists and antagonists. / P. Delagrange, J. Atkinson, J.A. Boutin et al. // *Journal of neuroendocrinology*. – 2003. – Vol. 15, N 4. – P. 442–448.
5. Melatonin induces browning of inguinal white adipose tissue in Zucker diabetic fatty rats. / A. Jimenez-Aranda, G. Fernandez-Vazquez, D. Campos et al. // *J Pineal Res*. – 2013. – Vol. 55, N 4. – P. 416–423.
6. Konturek P.C. Gut clock: implication of circadian rhythms in the gastrointestinal tract. / P.C. Konturek, T. Brzozowski, S.J. Konturek // *J Physiol Pharmacol*. – 2011. – Vol. 62, N 2. – P. 139–150.
7. MT1 and MT2 melatonin receptors: a therapeutic perspective. / L. Liu, S.J. Clough, A.J. Hutchinson et al. // *Annual review of pharmacology and toxicology*. – 2016. – Vol. 56. – P. 361–383.
8. Luzina E.V. Obesity and diseases of digestive organs. / E.V. Luzina, E.A. Tomina, A.A. Zhilina // *Klin Med (Mosk)*. – 2013. – Vol. 91, N 6. – P. 63–67.
9. Nduhirabandi F. Melatonin and the metabolic syndrome: a tool for effective therapy in obesity-associated abnormalities. / F. Nduhirabandi, E. Toit, A. Lochner // *Acta Physiol (Oxf)*. – 2012. – Vol. 205, N 2. – P. 209–223.
10. Prado N. Anti-inflammatory effects of melatonin in obesity and hypertension. / N. Prado, L. Ferd, W. Manucha // *Curr Hypertens Rep*. – 2018. – Vol. 20, N 3. – P. 1–15.
11. Reiter R. Cardiac hypertrophy and remodeling: pathophysiological consequences and protective effects of melatonin. / R. Reiter, L. Manchester, L. Fuentes-Broto, D. Tan // *J Hypertens*. – 2010. – Vol. 28, N 2. – P. 7–12.
12. Reiter R. Obesity and metabolic syndrome: association with chronodisruption, sleep deprivation, and melatonin suppression. / R. Reiter, D. Tan, A. Korkmaz, S. Mac // *Ann Med*. – 2012. – Vol. 44, N 1/ – P. 564–577.
13. Ryu V. Short photoperiod reverses obesity in Siberian hamsters via sympathetically induced lipolysis and Browning in adipose tissue. / V. Ryu, E. Zarebidaki, H.E. Albers, B. Xue, T.J. Bartness // *Physiol Behav*. – 2018. – Vol. 190. – P. 11–20.
14. Szewczyk-Golec K. Inter-relationships of the chronobiotic, melatonin, with leptin and adiponectin: implications for obesity. / K. Szewczyk-Golec, A. Wozniak, R.J. Reiter // *Journal of pineal research*. – 2015. – Vol. 59, N 3. – P. 277–291.
15. Torres-Farfan C. Evidence of a role for melatonin in fetal sheep physiology: direct actions of melatonin on fetal cerebral artery, brown adipose tissue and adrenal gland. / C. Torres-Farfan, F. Valenzuela, M. Mondaca // *J Physiol*. – 2008. – Vol. 586, N 2. – P. 4017–4027.

Reference

1. Araujo J., Tomas J., Brenner C., Sansonetti J. Impact of high-fat diet on the intestinal microbiota and small intestinal physiology before and after the onset of obesity. *Biochimie*. 2017;141:97-106.
2. Cardinali D., Cano P., Jimenez-Ortega V., Esquifino A. Neuroendocrinol melatonin and the metabolic syndrome: physiopathologic and therapeutic implications. *Neuroendocrinology*. 2011;93(3):131-142.
3. Cardinali P., Hardeland R. Inflammaging, metabolic syndrome and melatonin: a call for treatment studies. *Neuroendocrinology*. 2017;104(4):382-397.
4. Delagrangue P., Atkinson J., Boutin A., Casteilla L., Lesieur D., Misslin R., Pellissier S., Penicaud L., Renard P. Therapeutic perspectives for melatonin agonists and antagonists. *Journal of neuroendocrinology*. 2003;15(4):442-448.
5. Jimenez-Aranda A., Fernandez-Vazquez G., Campos D., Tassi M., Velasco-Perez L., Tan X., Reiter J., Agil A. Melatonin induces browning of inguinal white adipose tissue in Zucker diabetic fatty rats. *J Pineal Res*. 2013;55(4):416-423.
6. Konturek C., Brzozowski T., Konturek J. Gut clock: implication of circadian rhythms in the gastrointestinal tract. *J Physiol Pharmacol*. 2011;62(2):139-150.
7. Liu J., Clough J., Hutchinson J., Adamah-Biassi B., Popovska-Gorevski M., Dubocovich L. MT1 and MT2 melatonin receptors: a therapeutic perspective. *Annual review of pharmacology and toxicology*. 2016;56:361-383.
8. Luzina V., Tomina A., Zhilina A. Obesity and diseases of digestive organs. *Klin Med (Mosk)*. 2013;91(6):63-67.
9. Nduhirabandi F., Toit E., Lochner A. Melatonin and the metabolic syndrome: a tool for effective therapy in obesity-associated abnormalities. *Acta Physiol (Oxf)*. 2012;205(2):209-223.
10. Prado N., Ferd L., Manucha W. Anti-inflammatory effects of melatonin in obesity and hypertension. *Curr Hypertens Rep*. 2018;20(3):1-15.
11. Reiter R., Manchester L., Fuentes-Broto L., Tan D. Cardiac hypertrophy and remodeling: pathophysiological consequences and protective effects of melatonin. *J Hypertens*. 2010;28(2):7-12.
12. Reiter R., Tan D., Korkmaz A., Mac S. Obesity and metabolic syndrome: association with chronodisruption, sleep deprivation, and melatonin suppression. *Ann Med*. 2012;44(1):564-577.
13. Ryu V., Zarebidaki E., Albers E., Xue B., Bartness J. Short photoperiod reverses obesity in Siberian hamsters via sympathetically induced lipolysis and Browning in adipose tissue. *Physiol Behav*. 2018;190:11-20.
14. Szweczyk-Golec K., Wozniak A., Reiter J. Inter-relationships of the chronobiotic, melatonin, with leptin and adiponectin: implications for obesity. *Journal of pineal research*. 2015;59(3):277-291.
15. Torres-Farfan C., Valenzuela F., Mondaca M. Evidence of a role for melatonin in fetal sheep physiology: direct actions of melatonin on fetal cerebral artery, brown adipose tissue and adrenal gland. *J Physiol*. 2008;586(2):4017-4027.

Надійшла до редколегії 6.05.19
Отримано виправлений варіант 7.06.19
Підписано до друку 7.06.19

Received in the editorial 6.05.19
Received a revised version on 7.06.19
Signed in the press on 7.06.19

И. Варенюк, канд. биол. наук, Н. Шевчук, студ., Н. Рослова, инж., Н. Дзержинский, д-р биол. наук
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

ВЛИЯНИЕ УТРЕННЕГО И ВЕЧЕРНЕГО ВВЕДЕНИЯ МЕЛАТОНИНА НА СОСТОЯНИЕ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ И КРИПТ ТОНКОГО КИШЕЧНИКА У КРЫС С ОЖИРЕНИЕМ

Целью работы было изучение структурно-функциональных изменений в тонкой кишке крыс после утреннего и вечернего введения мелатонина при ожирении в условиях весенне-осеннего фотопериода (12L:12D). Для этого у части животных вызвали ожирение высококалорийной диетой в течение 6 недель, после чего нормальным животным и животным с ожирением утром или вечером давали мелатонин в дозе 30 мг/кг в течение 7 недель. Далее изготавливали парафиновые срезы тонкой кишки, на которых морфометрически и визуальным под микроскопом оценивали состояние слизистой оболочки, энтероцитов и бокаловидных клеток в криптах. Показано, что ожирение вызывает отек и рост толщины слизистой оболочки, редукцию крипт, уменьшение активности энтероцитов и бокаловидных клеток крипт тонкой кишки. Введение мелатонина животным без ожирения ведет к росту толщины слизистой оболочки, а также к уменьшению площади сечения бокаловидных клеток. Дополнительно при утреннем введении мелатонина возрастает глубина крипт и высота энтероцитов в них. Утреннее введение мелатонина животным с ожирением частично восстанавливает крипты и их бокаловидные клетки, однако не предотвращает отека слизистой оболочки и ухудшает состояние энтероцитов. Вечернее введение мелатонина животным с ожирением частично нормализует все структурные морфометрические изменения, вызванные ожирением. Сделан вывод, что мелатонин может частично скорректировать морфо-функциональные изменения в тонкой кишке, вызванные ожирением в весенний и осенний сезоны. При этом вечернее введение мелатонина животным с ожирением является несколько более эффективным, а также вызывает меньше изменений в тонкой кишке животных без ожирения по сравнению с утренним введением.

Ключевые слова: мелатонин, ожирение, тонкий кишечник.

I. Varenjuk, Ph.D, N. Shevchuk, stud., N. Roslova, ingeneer, M. Dzerzhynsky, Dc.Sc.
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

INFLUENCE OF MORNING AND EVENING MELATONIN ADMINISTRATION ON THE MUCOSA AND CRYPTS OF A SMALL INTESTINE IN RATS WITH OBESITY

The aim of this work was to determine a structural and functional changes in a small intestine of rats after morning and evening administration of melatonin in obese animals during the spring-autumn photoperiod (12L:12D). The obesity was caused with a high-calorie diet for 6 weeks. After that, morning or evening melatonin administrations were given to normal and obese animals at a dose of 30 mg/kg for 7 weeks. After that, paraffin sections of the small intestine were made, on which a state of the mucosa, enterocytes and goblet cells in crypts was morphometrically and visually examined under a microscope. It has been shown, that obesity causes swelling and an increase of thickness of a mucosa, reduction of crypts, a decrease of activity of enterocytes and goblet cells of the small intestine. Introduction of melatonin to animals without obesity causes an increase in thickness of mucosa and a decrease in area of goblet cells. Additionally, after morning melatonin administration a depth of crypts and a height of enterocytes increases. Morning administration of melatonin to obese animals partially recovers crypts and their goblet cells, but doesn't prevent mucosal edema and worsens a state of enterocytes. The evening administration of melatonin partially normalizes all structural changes, caused by obesity. It was concluded, that melatonin may partially correct morpho-functional changes in the small intestine, caused by obesity in the spring and autumn seasons. The evening administration of melatonin to animals with obesity is more effective, than morning administrations. Also, the evening administration of melatonin causes fewer changes in the small intestine of animals without obesity, compared with morning administration.

Key words: melatonin, obesity, small intestine.

УДК 661.162.6:635.918

І. Гаврись, канд. с.-г. наук, В. Романенко, студ.
Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ, Україна,
О. Войцехівська, канд. біол. наук
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

ВПЛИВ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ РОСЛИН НА РІСТ, РОЗВИТОК ТА УРОЖАЙНІСТЬ ТРОЯНДИ В УМОВАХ ЗАКРИТОГО ҐРУНТУ

Серед багатьох видів квітів, що вирощуються для реалізації у квітникарських господарствах особливе місце та поширення належить троянді, яка користується великим попитом у населення. Використання регуляторів росту на культурі троянди дозволяє активувати всі ланки метаболізму рослин, підвищити їх стійкість та стресотолерантність, урожайність та декоративність квітів. Метою досліджень було визначити ефективність дії регуляторів росту рослин Біолан, Регоплант, Біонур, Бутон, Гумісол – Н та Циркон на ріст, розвиток, декоративні якості, динаміку врожайності та продуктивність троянди в умовах сучасних зимових теплиць типу Venlo. Дослідження проведено на рослинах сорту чайно-гібридного типу Аваланж нідерландської селекційної компанії Lex+. Експериментальну роботу проведено у господарстві ТОВ "Асканія-Флора" упродовж 2015–2016 років. Застосовано трикратне обприскування рослин розчинами регуляторів росту: через 7 днів після висаджування рослин, під час бутонізації та на початку цвітіння. Контролем були рослини, не оброблені рістрегулюючими речовинами. Результатами досліджень встановлено, що регулятори росту Бутон та Біонур пришвидшували формування квітконосних пагонів та час проведення припону на рослинах, скорочували період появи бутонів та розвитку квітки. Встановлено різну дію препаратів на динаміку формування врожаю за місяцями. Виявлено позитивний вплив регуляторів росту Біолан, Біонур та Бутон на загальну врожайність, продуктивність рослин та декоративні якості квітки троянди. Отримані результати доцільно враховувати при закладанні трояндових насаджень у закритому ґрунті для регулювання процесів росту і розвитку рослин та підвищення врожайності культури.

Ключові слова: троянда, регулятори росту рослин, динаміка врожайності, продуктивність.

Вступ. Квітникарство закритого ґрунту в Україні є однією з молодих галузей. Його розвитку сприяє заведення із країн Західної Європи значної кількості посадкового матеріалу декоративних культур. Серед квітів, що вирощуються для реалізації у квітникарських господарствах, особливе місце належить троянді, яка користується великим попитом у населення. Це ставить перед господарствами першочергове завдання – збереження декоративності квіткової продукції. Тому одночасно з розвитком технологій закритого ґрунту, проводиться скринінг рістрегулюючих речовин щодо використання їх на культурі троянд для підвищення адаптаційного потенціалу рослин, а також збільшення врожайності та якості культури [2, 8, 9].

У результаті співробітництва України з іноземними країнами, квітникарство за напрямком троянди набуває інтенсивного розвитку завдяки постачанню живцевого матеріалу нових більш продуктивних сортів, адже вона є однією з основних культур для зрізу [1, 7, 10].

Нині невід'ємним елементом новітніх технологій у квітникарстві стають регулятори росту рослин, які забезпечують суттєву економію енергетичних і матеріальних ресурсів, підвищують врожайності та якості продукції рослинництва [5, 6]. Регулятори росту – це біологічно активні речовини, які у дуже низьких концентраціях стимулюють ріст і процеси морфогенезу рослин. Практичне значення їх визначається багатьма обставинами: впливаючи на процеси росту і розвитку, вони прискорюють дозрівання, підвищують урожай; регулюючи активність метаболізму в насінні, плодах, активізують або гальмують процеси використання енергоресурсів, впливають на перезимівлю, підвищують стійкість до стресових факторів. Все це позитивно впливає на кількість і якість врожаю.

Метою досліджень було визначити ефективність дії регуляторів росту рослин на ріст, розвиток, декоративність і урожайність троянди чайно-гібридного типу в умовах сучасних зимових теплиць.

Матеріали і методи. Дію регуляторів росту на фізіологічні процеси, динаміку цвітіння, продуктивність і декоративність квіток досліджували на рослинах сорту чайно-гібридного типу Аваланж нідерландської селекційної фірми Lex+. Експериментальну роботу проводили у господарстві ТОВ "Асканія-Флора" у сучасній зимовій теплиці типу Venlo. Досліди закладали відповідно до методики, прийнятої для закритого ґрунту [3, 4].

Схема висаджування троянди – дворядна. Розсада троянд містилася в кубиках розміром 8 x 8 см. Кубики розміщували на мати з мінеральної вати компанії "Флортоп", розміром 100 x 24 x 7,5 см. На момент садіння висота стебла становила 20 см. Кількість рослин на 1 м² – 7 шт. Кількість рослин у повторенні – 15 шт., дослід проводили у трикратній повторності. Математичну обробку результатів проводили методом варіаційної статистики на комп'ютерній програмі "Agrostat".

На початку вирощування температура повітря становила 18–20 °С, вологість повітря була на рівні 65–75 %. Температура повітря в літні місяці коливалася в межах 25–30 °С. Перший прилом проводили через 2–3 тижні після садіння, попередньо видаливши перший бутон. Зріз квітів проводили, коли бутон знаходився у фазі напіврозпуску: чашолистки відігнуті і видно одну-дві забарвлені пелюстки.

У процесі дослідження вивчали дію шести регуляторів росту рослин: Біолан, Регоплант, Біонур, Бутон, Гумісол-Н та Циркон. Усі препарати є різними за походженням та основним складом. Біолан – збалансована композиція природних фізіологічно активних речовин та біогенних мікроелементів; Регоплант – біостимулятор рослин із серії полікомпонентних препаратів, продукт біотехнологічного культивування грибів-мікроміцетів із кореневої системи женьшеню і авермектинів; Біонур – органічний продукт, до складу якого входять понад 80 типів корисних анабіотичних форм мікроорганізмів таких родів: фотосинтетичні бактерії, молочнокислі бактерії, дріжджі, водорості, гриби та актиноміцети; Бутон – до його складу входять натрієві солі гіберелінових кислот, гумати, мікроелементи; Гумісол-Н – біостимулятор росту рослин, отриманий з біогумусу; Циркон – регулятор росту, імуномодулятор, отриманий із рослин ехінацеї пурпурової.

Рослини обприскували розчинами регуляторів росту тричі: уперше – через 7 днів після висаджування рослин, удруге – під час бутонізації, утретє – на початку цвітіння. Зважаючи на те, що завищені норми регуляторів росту можуть призвести до зворотного ефекту, користувалися рекомендаціями виробників. Препарат Біолан застосовували у концентрації 0,0001 %, Бутон, Циркон та Регоплант – у концентрації 0,001 %, Гумісол-Н та

Біонур – у концентрації 0,04 %. Контролем були рослини, не оброблені регуляторами росту.

Результати та їх обговорення. Дослідженнями встановлено, що регулятори росту рослин прискорюва-

ли інтенсивність проходження фаз росту та розвитку троянди впродовж усього періоду вирощування (табл. 1). Висадка розсади сорту Аваланж була проведена 24 квітня 2015 року.

Таблиця 1. Фенологічні спостереження за рослинами троянди при використанні регуляторів росту рослин у 2015 році

Варіант	Висадка розсади	Проведення першого прилому	Тривалість періоду, діб	
			Прилом – поява бутона	Розвиток квітки
Без обробки (К)	24.04	12.05	16	20
Біолан		10.05	16	20
Регоплант		11.05	15	19
Біонур		10.05	14	18
Бутон		10.05	14	18
Гумісол-Н		12.05	16	20
Циркон		11.05	15	19

Перший прилом проводили, коли на пагонах почали з'являтися бутони. Так, на трояндах, де використовували препарати Біолан, Біонур та Бутон перше пригинання пагонів проводили вже 10 травня, через 16 діб після висаджування розсади. Наступного дня – 11 травня перший прилом застосовували на рослинах, оброблених Регоплантом та Цирконом, а 12 травня – на рослинах контрольного варіанта і за використання Гумісолу-Н. Прилом виконували у другій половині дня, коли тургорний тиск клітин зменшується. Операцію проводили через день для того, щоб бруньки пробуджувались не одночасно на всіх рослинах, а поступово.

У наших дослідженнях найшвидше з'являлися бутони у варіанті з використанням Біонуру та Бутону. Період від садіння саджанців до появи бутонів у зазначеному варіанті був найкоротшим і склав 14 діб. Повне

формування квітки спостерігали ще через 4 доби і період від появи бутона до квітування склав 18 діб.

Найдовше тривав період "прилом–поява бутона" за використання Біолану, Гумісолу-Н та у контролі. Тривалість періоду від садіння саджанців до повного формування квітки за дії зазначених варіантів склав 20 діб.

Графічне зображення (рис. 1) відображає динаміку врожайності троянди за місяцями. У кінці травня отримали перші зрізи за використання Бутону та Біонуру. Препарати Біолан, Бутон, Біонур і Циркон мали найбільший вплив на врожайність упродовж травня–січня, проте їхня дія за два останні місяці була несуттєвою. Можна припустити, що стимулююча дія регуляторів росту виснажила рослини і з початком нового, добре освітленого сезону метаболізм їх був дещо сповільнений.

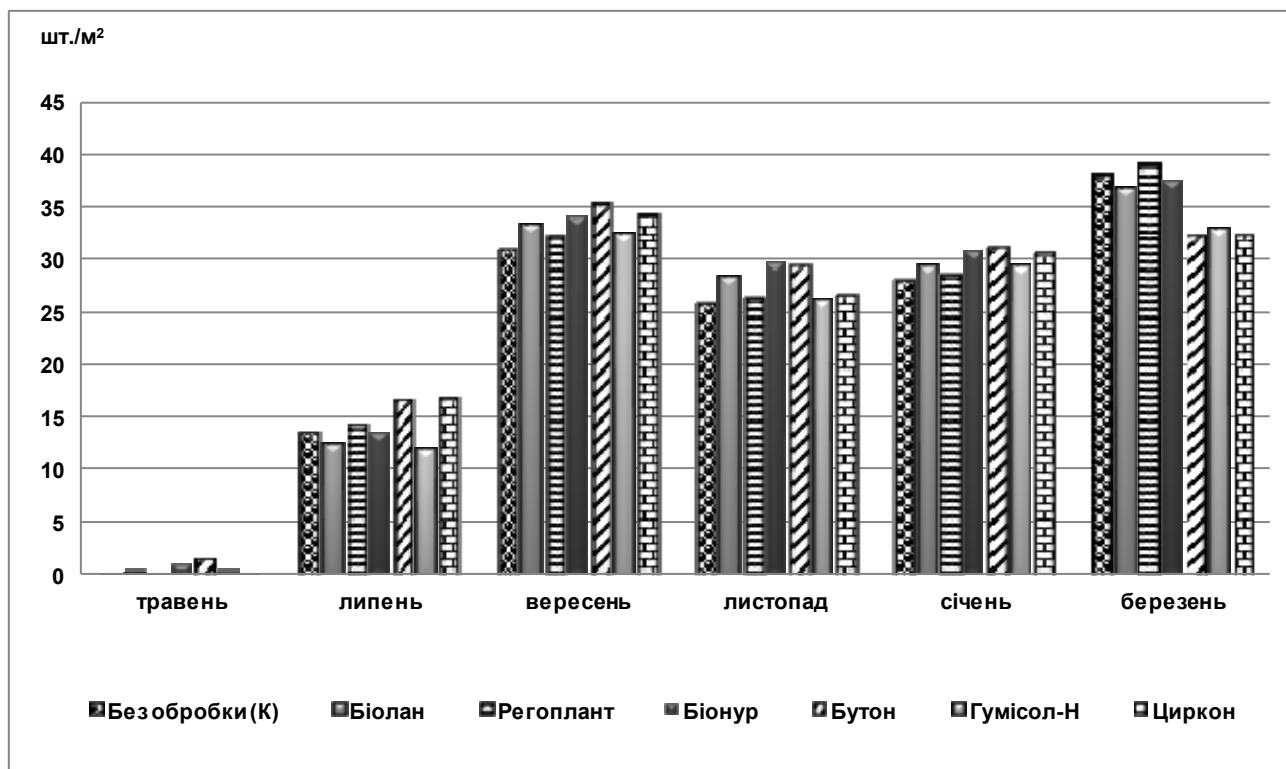


Рис 1. Динаміка врожайності троянди, залежно від використання регуляторів росту рослин, 2015–2016 роки

Основним показником ефективності використання ростових речовин є врожайність, яка дозволяє встановити доцільність застосування біологічно активних речовин у виробництві [1]. Визначення загальної врожай-

ності троянди сорту Аваланж виявило, що істотний вплив на даний показник мали регулятори росту Бутон, Біонур та Біолан (табл. 2), що на 24, 21 та 19 шт./м² більше від контролю відповідно.

Таблиця 2. Урожай з однієї рослини троянди залежно від дії регуляторів росту рослин, 2015–2016 роки

Варіант	Загальна урожайність, шт./м ²	Урожай з однієї рослини	
		шт./рослину	%, ± до контролю
Без обробки (К)	247	35,3	–
Біолан	266	38,0	+8
Регоплант	258	36,9	+5
Біонур	268	38,3	+8
Бутон	271	38,7	+10
Гумісол-Н	252	36,0	+2
Циркон	261	37,3	+6
HIP ₀₅	16,3	2,6	–

Урожай однієї рослини був найвищим за використання Бутону – 38,7 шт./м², що на 10 % більше проти контролю. Використання Біолану та Біонуру збільшило продуктивність рослини на 2,7 та 3,0 шт./м², що склало надбавку до контролю 8 %. У решти варіантів різниця з контролем була неістотною. У відсотковому співвідношенні продуктивність однієї рослини троянди за вико-

ристання Бутону перевищила контроль на 10 %, Біолану та Біонуру – на 8 %, Циркону – на 6 %, Регопланту – на 5. Найменший вплив на підвищення врожаю з однієї рослини мав Гумісол-Н – 2 %.

Регулятори росту впливали на декоративність квіток (табл. 3).

Таблиця 3. Характеристика квіток троянди за використання регуляторів росту рослин, 2015–2016 роки

Варіант	Висота бутона, см	Кількість пелюсток, шт.	Діаметр розкритої квітки, см	Вазостійкість, дів
Без обробки (К)	7,1	47,3	10,3	11
Біолан	7,6	56,6	11,7	15
Регоплант	7,2	52,8	10,8	13
Біонур	7,8	54,4	12,3	16
Бутон	7,5	51,6	11,6	13
Гумісол-Н	6,9	49,3	10,0	11
Циркон	7,4	54,8	11,2	12
HIP ₀₅	0,6	5,8	1,1	–

Так, препарат Біонур мав суттєвий вплив на висоту бутона. На махровість квітки (кількість пелюсток) істотно вплинули препарати Біолан, Біонур та Циркон. Кількість пелюсток у цих варіантах переважала контроль на 9,3, 7,2 та 7,5 шт. Діаметр розкритої квітки істотно перевищував контроль за використання Біонуру, Біолану та Бутону – на 19, 14 та 13 % відповідно.

На тривалість життя квітки троянди у зрізі найбільший вплив мали препарати Біонур та Біолан, які продовжували вазостійкість квітки сорту Аваланж на 5 і 4 доби порівняно з контролем.

Висновки. За використання регуляторів росту Бутон та Біонур пришвидшувались формування квітконосних пагонів та поява бутонів. Препарати Біолан, Біонур та Бутон підвищували загальну врожайність та продуктивність рослин, а також впливали на декоративні якості квітки троянди.

Отримані результати доцільно враховувати при закладанні трояндових насаджень у закритому ґрунті для регулювання процесів росту і розвитку рослин та підвищення врожайності культури.

Перспективи подальших досліджень у цьому напрямі. У подальшій роботі доцільно визначити вплив регуляторів росту рослин на стійкість троянди за дії стресових факторів мікроклімату в закритому ґрунті (перепад температур, низький рівень інтенсивності освітлення, нестача вуглекислого газу для фотосинтезу тощо).

Список використаних джерел:

1. Довідник по сучасному вирощуванню троянд в теплицях / Ян Асінг та ін. – Нідерланди. Департамент наукових досліджень університету Вагінген, 2001. – 220 с.
2. Гавриш І.Л. Порівняльна характеристика сортів троянди чайно-гібридного типу в умовах закритого ґрунту / І.Л. Гавриш, В.П. Малород // Формування врожаю огірка за вирощування у плівковій теплиці // Науч. тр. SWorld. – Вып. 3(40). Т.11. – Іваново : Научный мир, 2015. – С. 42–45.
3. Методика проведення експертизи сортів рослин групи декоративних на відмінність, однорідність і стабільність / за ред. С.О. Ткачик. – 2-ге вид., випр. і доп. – Вінниця: ФОП Корзун Д. Ю., 2016. – 1129 с.

4. Мойсейченко В.Ф. Основы научных исследований с цветочными культурами в защищенном грунте / В.Ф. Мойсейченко. – К.: Изд-во УСХА, 1990. – 76 с.

5. Пономаренко С.П. Регулятори росту рослин на основі N-оксидів похідних піридину. / С.П. Пономаренко – К.: Техніка, 1999. – 272 с.

6. Чайлахян М.Х. Гормональная регуляция роста и развития растений / М.Х. Чайлахян. – М.: Наука, 1989. – 166 с.

7. Hessayon D.G. The Rose Expert / D.G. Hessayon. – 2004. – 72 p.

8. Phillips R. The Ultimate Guide to Roses / R. Phillips, M. Rix. – Macmillan, 2004. – P. 226.

9. Radilova I. Identification of races of rose powdery mildew pathogen *Sphaerotheca pannosa* var. *rosae* in Bulgaria / I. Radilova // I. Bulg. J. Agr. Sc. – 2004. – Vol. 10, № 3. – P. 323–327.

10. Wojdyla A.T. Influence of some compounds on development of *Sphaerotheca pannosa* var. *rosae* // Journal of plant protection research / A.T. Wojdyla. – 2000. – Vol. 40, № 2. – P. 106–121.

Reference

1. Dovidnyk po suchasnomu vyroshchuvanniu troiand v teplytsiakh. Yan Amsinh ta inshi. – Niderlandy. Depertament naukovykh doslidzhen universytetu Vaheninhen, 2001.- 220 s.

2. Havrys I.L., Malorod V.P. Porivnialna kharakterystyka sortiv troiandy chajno-hibrydnogo typu v umovakh zakrytoho hruntu // Formuvannia vrozhaui ohirka za vyroshchuvannia u plivkovii teplytsi // Nauchnye trudy SWorld. Vyp. 3(40). T11. – Yvanovo: Nauchnyi myr, 2015. – S. 42–45.

3. Metodyka provedennia ekspertyzy sortiv roslin hrupy dekorativnykh na vidminnist, odnorodnist i stabilnist / Za red. Tkachyk S. O. – 2-he vyd., vypr. i dop. – Vinnytsia: FOP Korzun D. Yu., 2016. – 1129 s.

4. Moyseychenko V.F. Osnovy nauchnykh issledovaniy s tsvetochnymi kulturami v zashchishchennom grunte.-K.: Iz-vo USKhA. 1990.-76 s.

5. Ponomarenko S.P. Rehulatory rostu roslin na osnovi N-oksydiv pokhidnykh pirydynu. – K.: Tekhnika, 1999. – 272

6. Chaylakhyan M.Kh. Gormonalnaya regulatsiya rosta i razvitiya rasteniy. – M.: Nauka. 1989. – 166 s.

7. Hessayon, D. G. (2004). The Rose Expert. 72 p.

8. Phillips, R. and Rix, M., The Ultimate Guide to Roses, Macmillan, 2004, p. 226.

9. Radilova I. Identification of races of rose powdery mildew pathogen *Sphaerotheca pannosa* var. *rosae* in Bulgaria // Bulg. J. Agr. Sc. / Radilova I. – 2004. – Vol. 10, № 3. – P. 323–327.

10. Wojdyla A.T. Influence of some compounds on development of *Sphaerotheca pannosa* var. *rosae* // Journal of plant protection research. / Wojdyla A.T. – 2000. – Vol. 40, № 2. – P. 106–121.

Надійшла до редколегії 7.05.19

Отримано виправлений варіант 10.06.19

Підписано до друку 10.06.19

Received in the editorial 7.05.19

Received a revised version on 10.06.19

Signed in the press on 10.06.19

И. Гавриш, канд. с.-х. наук, В. Романенко, студ.
Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев, Украина,
Е. Войцеховская, канд. биол. наук
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА РАСТЕНИЙ НА РОСТ, РАЗВИТИЕ И УРОЖАЙНОСТЬ РОЗЫ В ЗИМНИХ ТЕПЛИЦАХ

Из числа цветов, выращиваемых для реализации в цветоводческих хозяйствах особое место и распространение принадлежит розе, которая пользуется большим спросом у населения. Использование регуляторов роста на культуре розы позволяет повысить биологические свойства сортов, их потенциальные возможности, а также повысить урожайность и декоративность цветов. Целью исследований было определить эффективность действия регуляторов роста растений Биолан, Регоплант, Бионур, Бутон, Гумисол-Н и Циркон на рост, развитие, декоративные качества, динамику урожайности и производительность розы в условиях современных зимних теплиц типа Venlo.

Исследование проведено на растениях сорта чайно-гибридного типа Аваланж нидерландской селекционной компании Lex +. Экспериментальная работа проведена в хозяйстве ООО "Аскания-Флора" в течение 2015–2016 гг.

Применено трехкратное опрыскивание растений растворами регуляторов роста: через 7 дней после высадки растений, во время бутонизации и в начале цветения. Контролем были растения, не обработанные рострегулирующими веществами.

Результатами исследований установлено, что регуляторы роста Бутон и Бионур ускоряли формирование цветоносных побегов и время проведения прилота на растениях, сокращали период появления бутонов и развития цветка. Установлено различное действие препаратов на динамику поступления урожая по месяцам.

Определено влияние регуляторов роста Биолан, Бионур и Бутон на повышение общей урожайности, продуктивности растений и декоративные качества цветка розы. Полученные результаты целесообразно учитывать при закладке насаждений розы в защищенном грунте для регулирования процессов роста, развития растений и повышения урожайности культуры.

Ключевые слова: роза, регулятор роста растений, динамика урожайности, производительность.

I. Havris, Ph.D, V. Romanenko, stud.
National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine,
O. Voitsekhivska, Associate Professor
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

INFLUENCE OF PLANT GROWTH REGULATORS ON GROWTH, DEVELOPMENT AND YIELD OF ROSE IN WINTER GREENHOUSES

Rose flowers are in great demand among the population. The use of growth regulators on the culture of roses allows you to improve the biological properties of varieties, their potential, as well as increase the yield and decorative colors. The purpose of the research was to determine the effectiveness of the action of plant growth regulators Biolan, Regoplant, Bionur, Bouton, Humisol-H and Zircan on growth, development, decorative qualities, yield dynamics and rose productivity under conditions of modern winter Venlo greenhouses. The study was conducted on plants of a variety of hybrid tea type Avalange of the Netherlands breeding company Lex +. Experimental work was carried out at the farm "Askania-Flora" during 2015-2016. Threefold spraying of plants with growth regulator solutions was applied: 7 days after planting, during budding and at the beginning of flowering. The control plants were not treated with growth regulating agents. As a result of research, it has been established that growth regulators Bud and Bionur accelerated the formation of flowering shoots and the time for slaming on plants, shortened the period of bud appearance and flower development. Established a different effect of preparats on the dynamics of the arrival of the crop by month. The influence of growth regulators Biolan, Bionur and Bud on the increase in total yield, plant productivity and decorative qualities of the rose flower has been determined. The results obtained should be taken into account when laying rose stands in winter greenhouses to regulate growth processes, plant development and increase crop yields.

Key words: rose, plant growth regulator, yield dynamics, productivity.

УДК: 577.29:004.942

А. Заремба, студ.
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
М. Платонов, канд. біол. наук
Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, Київ, Україна

ПОШУК САЙТУ ЗВ'ЯЗУВАННЯ КАЛІКС [4] АРЕНІВ ІЗ КІНАЗОЮ ЛЕГКИХ ЛАНЦЮГІВ МІОЗИНУ МЕТОДОМ МОЛЕКУЛЯРНОЇ ДИНАМІКИ

Порушення функціональної активності гладеньких м'язів людини пов'язують зі значною кількістю патологічних станів людського організму. Кіназа легких ланцюгів міозину є ключовим ферментом сигнального каскаду передачі нейрогуморальних сигналів у гладеньком'язових клітинах. Особливо важлива її роль у довготривалому тонічному скороченні. Порушення її кіназної активності здатне привести до послаблення міжклітинної взаємодії епі- та ендотеліоцитів, порушення роботи гладеньких м'язів кишківника та судин, ускладнення пологової діяльності.

Нині проводиться пошук ефекторів цього ферменту. Проблема полягає у тому, що більшість ліків відсіюється на загальноорганізменному рівні у зв'язку з токсичним впливом на інші тканини (органи) або несприятливими хімічними та фізичними властивостями. Такі речовини потребують адаптерів (переносників), позбавлених цих недоліків та інертних *in vivo*. Найбільш перспективними є каліксарени.

У цьому дослідженні був використаний метод молекулярної динаміки для визначення стабільності комплексу калікс [4] аренетрасульфату та каталітичного домену кінази легких ланцюгів міозину. Спочатку шляхом докінгу визначено найбільш сприятливе положення каліксарену, ним виявилась каталітична кишеня кінази. Після цього був проведений власне молекулярно-динамічний експеримент для визначення енергії взаємодії. Виявилось, що загальна енергія взаємодії становить близько -300 кДж/моль. Цей показник свідчить про достатньо високу стабільність комплексу. Враховуючи розміщення ліганду, можна припустити його вплив на ферментативну активність кінази, тому виконання, як мінімум, цього каліксарену як системи доставки ліків видається недоцільним.

Ключові слова: кіназа легких ланцюгів міозину, КЛЛМ, каліксарени, калікс [4] аренетрасульфат, молекулярна динаміка, докінг, Gromacs.

Вступ. Значна кількість патологічних станів людського організму пов'язана із порушенням функціональної активності гладеньких м'язів [1]. Наприклад, її гіперфункція призводить до збільшення інвазивності мутованих

клітин пухлинних утворень, викликаючи тим самим перехід доброякісної форми захворювання у злоякісну [2].

Якщо гіперфункція є важливим показником в патологічних умовах, то гіпофункція є маркером багатьох

хвороб сама по собі, зокрема вона спостерігається при порушенні перистальтики кишечника, діабеті, дисфункції ендотеліальних бар'єрів і т.п. [3,4]. Окремого статусу із цього переліку заслуговують різні порушення роботи гладеньких м'язів, зокрема – дистонія (збірне поняття, яке означає будь-які ускладнення пологів). Все частіше у молодих та відносно здорових жінок зустрічається дисфункція міометрію при пологах. При цьому об'єктивної причини таких ускладнень до цього часу визначити не вдалось [5].

Оскільки КЛЛМ (кіназа легких ланцюгів міозину) виконує важливу роль при скороченні ГМ (гладеньких м'язів), видається перспективним проведення досліджень по підбору речовин, здатних впливати на активність даної кінази [6]. Однак значна кількість речовин, що є потенційними лікарськими засобами, не здатні проникати в клітину або є занадто токсичними для їх безпосереднього введення в організм. Тому перспективним є використання допоміжних сполук-переносників, які в ідеальному випадку не мають власної активності та мають єдину функцію – покращення фармакологічних властивостей цільового лікарського засобу. На даний момент найбільш перспективними платформами для розробки таких переносників є каліксарени. Вони здатні хелатувати лікарські препарати та, завдяки наявності чотирьох модифікованих бензольних кілець, проникати в клітину, переносючи цільові молекули [7].

Дане дослідження спрямоване на визначення сайтів взаємодії калікс [4] арентетрасульфату із КЛЛМ. Його метою є визначення локалізації та енергії взаємодії калікс [4] арентетрасульфату із кіназою легких ланцюгів.

Матеріали і методи дослідження.

В даному дослідженні були використані три програми.

ICM – пакет, основним призначенням якого є докінг. Тут був проведений власне докінг каліксарену та вибраний комплекс із найбільшим енергетичним вирашем (використовувалась стандартна процедура).

Gromacs – пакет із великою кількістю утиліт та підпрограм, призначений для моделювання методом МД (молекулярної динаміки) та аналізу результатів. Є світовим стандартом для проведення молекулярно-динамічних досліджень. Основними його перевагами є безкоштовність, універсальність та новітність. Тут система моделювалась із явним розчинником та фізіологічною концентрацією NaCl протягом 50 нс.

RyMol – програма-візуалізатор. Була використана для аналізу первинної, вторинної та третинної структури цільових молекул.

Як згадувалось раніше, метою нашого дослідження є визначення локалізації та енергії взаємодії калікс [4] арентетрасульфату із кіназою легких ланцюгів. Виходячи із цього був проведений докінг ліганду в каталітичну кишеню кдКЛЛМ (каталітичного домену кінази легких ланцюгів міозину). Найбільш енергетично вирашним виявилось положення каліксарену в каталітичній кишені.

В даному положенні він знаходиться в оточенні позитивно заряджених залишків лізину та аргініну з якими здатен вступати в кулонівські взаємодії. Також тут наявний і аспарагін, що дозволяє припустити утворення водневих зв'язків. В даному випадку донором буде аміногрупа аспарагіну, акцептором – один із атомів оксигену сульфатної групи. Крім того, каліксарен здатен взає-

модіяти безпосередньо із атомами, що беруть участь в утворенні пептидного зв'язку. В даному випадку акцептором буде виступати кисень кетогрупи кістяка білка, а донором – гідроксил нижнього кільця.

Надалі для визначення параметрів взаємодії білок-ліганд, був проведений молекулярно-динамічний експеримент.

Основним інструментом для проведення та аналізу експериментальної частини був використаний пакет для досліджень методом МД – Gromacs. Особливістю даного програмного забезпечення є велика варіабельність параметрів моделювання, тому є доцільним достатньо детально описати процес підготовки та моделювання молекулярно-динамічної системи.

Після докінгу каліксарену в вибраний сайт зв'язування систему було розділено на два окремих файли. Структура кдКЛЛМ була конвертована в формат .pdb, а ліганд в .mol2. Каліксарен – нетипова структура тому силами Gromacs генерувати його топологію неможливо. Для цього був використаний безкоштовний ресурс swissparam.sh. Натомість кіназа – це типова білкова молекула, тому утиліти "pdb2gmx" та силового поля CHARMM27 цілком достатньо для отримання її топології.

Після генерування необхідних даних щодо топології каліксарену та кінази, був власноруч створений файл комплексу протеїн-ліганд та відредаговано файл формату .top кдКЛЛМ, зокрема в тілі файлу було прописане посилання на топологію ліганду.

Для проведення моделювання був вибраний бокс октаедральної симетрії. Такі комірки є найбільш оптимізованими, оскільки мають найкраще співвідношення об'єм/ресурси. Розмір боксу був розрахований автоматично утилітою "editconf" та є таким, що мінімальна відстань від білка до стінки складає 1 нм.

Система була сольватована явним розчинником із використанням однієї із найпоширеніших моделей води TIP3P, параметризованої у силовому полі CHARMM27. Незважаючи на деяку "грубість" даної моделі, вона є достатньо реалістичною та найменш ресурсоємною.

Далі підготовка системи була проведена за загальним алгоритмом, тому буде достатньо описати її загальні положення.

Для нейтралізації зарядів білка та максимального наближення системи до природніх умов був доданий NaCl у фізіологічній концентрації (156 mM).

Також щоб переконатись, що система не має занадто напружених ділянок (перекривань, жорстких стеричних обмежень, тощо), була проведена мінімізація енергії. Тут був використаний дуже поширений алгоритм найшвидшого спуску.

Перед процедурою врівноваження розчинника була додана група закріплення, до якої входили ліганд та білок. Саме врівноваження було проведено стандартно в дві фази. Спочатку система розглядалась як ізотермічно-ізохорична за температури в 300K. Далі як ізотермічно-ізобарична за тієї ж температури.

Після усіх підготовчих етапів система була запущена в утиліті "mdrun" для моделювання на 50 нс з ітерацією в 2 фс.

Результати дослідження та їх обговорення.

Оскільки найбільш далекодіючими є кулонівські взаємодії, доцільніше почати саме із їх аналізу, адже саме ці сили будуть орієнтувати ліганд відносно білка в реальному розчині.

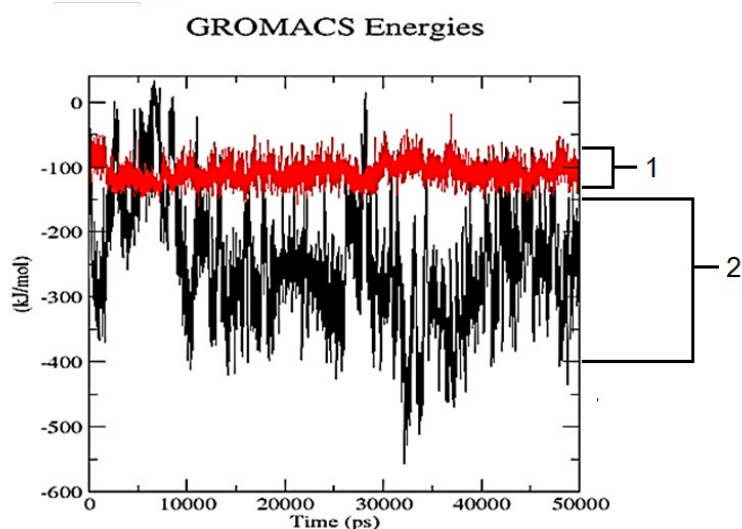


Рис. 1. Графік зміни енергії кулонівських (2) та вандервальсових(1) взаємодій комплексу в часі

На графіку видно, що кулонівські сили є нестабільними в даному комплексі (рис. 1.,2). Спочатку енергія електростатичної взаємодії росте, проте згодом, на восьмій наносекунді, починає падати. Надалі прослідковується поступове посилення іонної взаємодії. В певні періоди спостерігаються значні флуктуації, як в сторону посилення взаємодії, так і в сторону її послаблення. Цілком можливо, що в даному комплексі електрос-

татичні взаємодії є важливими на значних відстанях. Вони можуть виконувати орієнтувальну функцію, оскільки, хоч і мають значний ступінь свободи, характеризуються достатньо значною силою взаємодії, із середнім падінням вільної енергії в ~ -122 кДж/моль.

Якщо на дальніх відстанях значний внесок мають іонні взаємодії, то на рівні кількох ангстрем великого значення набувають водневі та вандерваальсові взаємодії.

Hydrogen Bonds

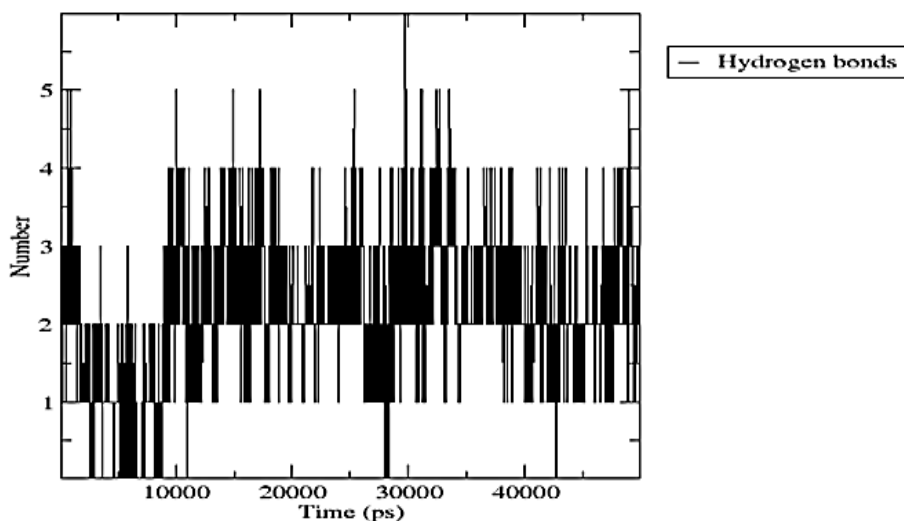


Рис. 2. Графік динаміки утворення водневих зв'язків між каліксареном та кіназою легких ланцюгів міозину

Як згадувалось раніше, значний внесок у взаємодію білок-ліганд даного комплексу можуть мати водневі зв'язки (рис. 2). Тенденцію до такого типу взаємодії можна було спрогнозувати вже на рівні докінгу. Так і виявилось. Середнє значення кількості водневих зв'язків коливається на рівні 2-3, що є достатньо непоганим показником. Враховуючи, що середнє значення енергії розриву водневого зв'язку коливається в межах 25 кДж/моль, на близьких відстанях загальна енергія системи ще сильніше падає і буде становити ~ 200 кДж/моль.

Крім водневих зв'язків на близькій відстані великого значення набувають вандерваальсові взаємодії (рис. 1.,1). Незважаючи на незначну силу даного типу зв'язку, із графіку видно, що достатньо значна частина падіння загальної вільної енергії системи припадає саме на ці взаємодії. Їх середня енергія дорівнює в даному випадку ~ -109 кДж/моль. Що в сумі із попередніми типами взаємодій дає достатньо значну енергію зв'язування в ~ -300 кДж/моль за фізіологічних умов.

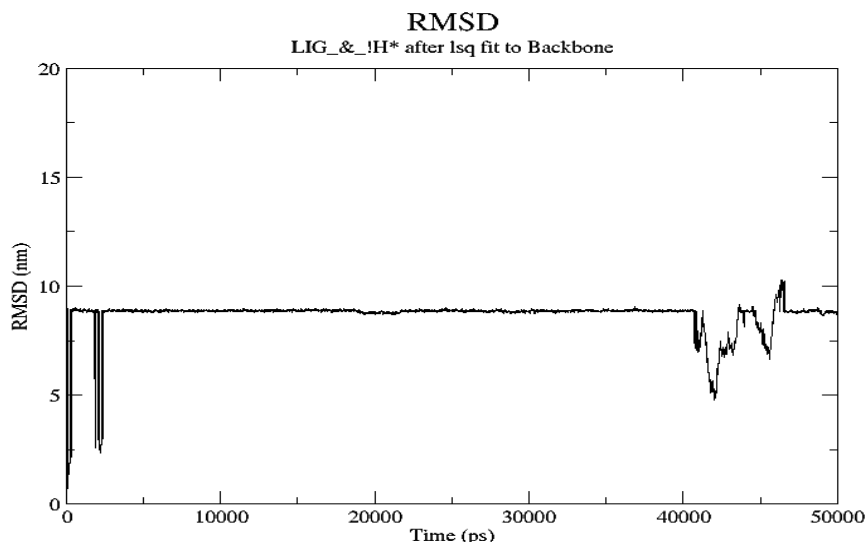


Рис. 3. Графік RMSD

Для підсумування попередніх результатів та створення більш наглядної картини, був використаний графік середньоквадратичного відхилення координат атомів ліганду (RMSD) (рис. 3.). Він дозволяє побачити як змінювалось положення ліганду відносно його початкового положення з часом.

Як видно з графіку, система достатньо швидко стабілізувалась і вже на третій наносекунді відхилення ліганду становили не більше 0,1 ангстрема, що є дуже гарним значенням для будь-якої стабільної структури, включаючи і протеїн-лігандні комплекси.

На сороковій наносекунді можна спостерігати достатньо значні аберації. За умови відсутності достатньо стабільної ділянки в 35нс можна було б сказати, що система дуже нестабільна, проте це твердження є хибним. У даному випадку утиліта "energy" розпізнала перехід ліганду через стінку боксу як аберацію. Про це свідчить і надзвичайно швидка стабілізація ліганду у вихідному положенні на 48мій наносекунді.

Висновки. З огляду на все вище сказане можна стверджувати, що утворення комплексу між калікс[4]арентетрасульфатом та КЛЛМ є достатньо ймовірним. Значна енергія далекодіючих кулонівських та близькодійючих вандерваальсових взаємодій, велика кількість водневих зв'язків і, як наслідок, висока стабільність комплексу нашовають саме на таку думку.

Крім того, отримані результати свідчать про те, що ліганд зв'язується із КЛЛМ у каталітичній кишені, тому можна припустити вплив калікс [4] арентетрасульфату на її каталітичну активність. Зміна ферментативної активності кінази, в свою чергу, може впливати на фармакологічну картину цільового препарату. Тому можна стверджувати, що використання даного каліксарену як системи для доставки ліків є недоцільним.

Список використаних джерел:

1. Киназа легких цепей миозина mylk1: анатомия, взаимодействия, функции и механизмы регуляции / А. Хапчаев, В. Ширинский // Успехи биологической химии. – 2016. – Т. 56. – С. 211–258.

2. The ZEB1/miR-200c feedback loop regulates invasion via actin interacting proteins MYLK and TKS5 / V. Sundararajan, N. Gengenbacher, M. Stemmler et al. // *Oncotarget*. – 2015. – Vol. 6(29). – P. 27083–27096.

3. Wenchao H. Myosin Light Chain Kinase Is Involved in the Mechanism of Gastrointestinal Dysfunction in Diabetic Rats / H. Wenchao, F. Ping // *Digestive Diseases and Sciences*. – 2012. – Vol. 57(5). – P. 1197–1202.

4. Caveolin-1-dependent occludin endocytosis is required for TNF-induced tight junction regulation in vivo / A. Marchiando, L. Shen, W. Graham et al. // *J. Cell Biol.* – 2010. – Vol. 189(1). – P. 111–126.

5. Wray S. Insights from physiology into myometrial function and dysfunction / S. Wray // *Experimental physiology*. – 2015. – Vol. 100(12). – P. 1468–1476.

6. Фосфорилирование миозина как основной путь регуляции сокращения гладких мышц / А. Воронников, О. Щербаклова, Т. Кудряшова и др. // Российский физиологический журн. им. И.М.Сеченова. – 2009. – Т. 95(10). – С. 1058–1073.

7. Yue Z. Controlled drug delivery systems based on calixarenes / Z. Yue, L. Hui, Y. Ying-Wei // *Chinese Chemical Letters*. – 2015. – Vol. 26(7). – P. 825–828.

Reference

1. Hapchaev A., Shirinskiy V. Myosin light chain kinase mylk1: anatomy, interactions, functions and regulatory mechanisms. *Uspehi biologicheskoy himii*. 2016; 56:211–258.

2. Sundararajan V., Gengenbacher N., Stemmler M., Kleemann J., Brabletz T., Brabletz S. The ZEB1/miR-200c feedback loop regulates invasion via actin interacting proteins MYLK and TKS5. *Oncotarget*. 2015; 6(29): 27083–27096.

3. Wenchao H., Ping F. Myosin Light Chain Kinase Is Involved in the Mechanism of Gastrointestinal Dysfunction in Diabetic Rats. *Digestive Diseases and Sciences*. 2012; 57(5): 1197–1202.

4. Marchiando A., Shen L., Graham W., Weber C., Schwarz B., Austin J., Raleigh D., Guan Y., Watson A., Montrose M., Turner J. Caveolin-1-dependent occludin endocytosis is required for TNF-induced tight junction regulation in vivo. *J. Cell Biol.* 2010; 189(1): 111–126.

5. Wray S. Insights from physiology into myometrial function and dysfunction. *Experimental physiology*. 2015; 100(12): 1468–1476.

6. Voronnikov A., Scherbakova O., Kudryashova T., Tarasova O., Shirinskiy V., Pfittser G., Tkachuk V. Myosin phosphorylation as the main pathway for the regulation of smooth muscle contraction. *Rossiyskiy fiziologicheskiy zhurnal. I.M. Sechenova*. 2009; 95(10): 1058–1073.

7. Yue Z., Hui L., Ying-Wei Y. Controlled drug delivery systems based on calixarenes. *Chinese Chemical Letters*. 2015; 26(7): 825–828.

Надійшла до редколегії 13.05.19

Отримано виправлений варіант 14.06.19

Підписано до друку 14.06.19

Received in the editorial 13.05.19

Received a revised version on 14.06.19

Signed in the press on 14.06.19

А. Заремба, студ.
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
М. Платонов, канд. біол. наук
Інститут молекулярної біології та генетики НАН України, Київ, Україна

ПОИСК САЙТА СВЯЗЫВАНИЯ КАЛИКС [4] АРЕНОВ С КИНАЗОЙ ЛЕГКИХ ЦЕПЕЙ МИОЗИНА МЕТОДОМ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ДИНАМИКИ

Нарушение функциональной активности гладких мышц человека связывают с большим количеством патологических состояний человеческого организма. Киназа легких цепей миозина является ключевым ферментом сигнального каскада передачи нейрогуморальных сигналов в гладкомышечных клетках. Особенно важна ее роль в длительном тоническом сокращении. Нарушение её киназной активности способно привести к ослаблению межклеточного взаимодействия эпителиальных и эндотелиальных клеток, нарушению работы гладких мышц кишечника и сосудов, осложнению родовой деятельности.

На данный момент проводится поиск эффекторов данного фермента. Проблема в том, что большинство лекарств отсеивается на общеорганизменном уровне в связи с токсическим влиянием на другие ткани (органы) или неблагоприятными химическими и физическими свойствами. Такие вещества требуют адаптеров (переносчиков), лишенных этих недостатков и инертных *in vivo*. Наиболее перспективными являются каликсарены.

В данном исследовании был использован метод молекулярной динамики для определения стабильности комплекса калликса [4] арентетразульфата и каталитического домена киназы легких цепей миозина. Сначала путем докинга было определено наиболее благоприятное положение каликсарена, им оказался каталитический карман киназы. После этого был проведен собственно молекулярно-динамический эксперимент для определения энергии взаимодействия. Оказалось, что общая энергия взаимодействия составляет около -300 кДж/моль. Этот показатель свидетельствует о достаточно высокой стабильности комплекса. Учитывая размещение лиганда, можно предположить его влияние на ферментативную активность киназы, поэтому использование, как минимум, этого каликсарена в качестве системы доставки лекарств представляется нецелесообразным.

Ключевые слова: киназа легких цепей миозина, КЛЦМ, каликсарены, калликс [4] арентетразульфат, молекулярная динамика, докинг, Gromacs.

A. Zarembo, stud.
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine,
M. Platonov, Ph.D
Institute of Molecular Biology and Genetics, NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

SEARCH OF THE BINDING SITE OF THE CALIX [4] ARENE WITH THE MYOSIN LIGHT-CHAIN KINASE BY MOLECULAR DYNAMICS METHOD

Disruptions of the functional activity of human smooth muscle are associated with a significant number of pathological conditions of the human body. The myosin light-chain kinase is the key enzyme of the signaling cascade of neurohumoral signals in smooth muscle cells. Especially it is important in the long-term tonic contraction. Disruption of its kinase activity can lead to a weakening of the intercellular interaction of the epithelial and endothelial cells, disruption of functioning of the intestinal smooth muscles and vessels, complication of labor activity.

At the moment the search for effectors of this enzyme is being carried out. The problem is that most drugs are removed at the general body level due to toxic effects on other tissues (organs) or adverse chemical and physical properties. Such substances require adapters (carriers) devoid of these defects and inert *in vivo*. The most promising are calixarenes.

In this study, the molecular dynamics method was used to determine the stability of the calix [4] arenetetrazulphate complex and the myosin light-chain kinase catalytic domain. Initially, by means of docking, the most favorable position of calixarene was determined; it turned out to be a catalytic kinase pocket. After that, the molecular-dynamic experiment was conducted to determine the energy of interaction. It turned out that the total energy of the interaction is about -300 kJ/mol. This indicates the high stability of the complex. Due to the location of the ligand, its effect on the enzymatic activity of the kinase can be assumed, therefore, the use of this calixarene as a drug delivery system seems inappropriate.

Key words: myosin light-chain kinase, MLCK, calixarene, calix [4] arenetetrazulphate, molecular dynamics, docking, Gromacs.

УДК 612,35:616.36

В. Андрусак, студ.,
В. Кравченко, канд. біол. наук
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

АНАЛІЗ ЕФЕКТИВНОСТІ ЗАСВОЄННЯ ІНФОРМАЦІЇ ЗАЛЕЖНО ВІД ІНДИВІДУАЛЬНОГО НАВЧАЛЬНОГО СТИЛЮ

У роботі вивчали особливості засвоєння інформації людьми з різними індивідуальними навчальними стилями згідно з популярною в освітній сфері класифікацією VARK (Visual, Auditory, Reading, Kinesthetic) шляхом проведення порівняльного аналізу запам'ятовування змісту художнього та наукового текстів, а також електричної активності мозку при читанні чи прослуховуванні тексту у 103 студентів. Виявлено, що спосіб подачі тексту, який відповідає індивідуальному навчальному стилю, не підвищує ефективності його запам'ятовування. Аудіали краще засвоювали зміст художнього тексту, презентованого візуально, ніж візуали. Аудіали та кінестетики виявили гіршу доготривалу пам'ять щодо деталей художнього тексту як після читання, так і прослуховування. Установлено, що, незалежно від домінуючого навчального стилю, прослуховування текстів супроводжується більшим мозковим когнітивним навантаженням порівняно з читанням, що відображувалось генералізованим збільшенням спектральної потужності в тета-діапазоні ЕЕГ. Читання супроводжувалось більшою спектральною потужністю в дельта-діапазоні порівняно із прослуховуванням для представників усіх навчальних стилів, окрім візуалів. У кінестетиків під час читання художнього уривка збільшувалась спектральна потужність високочастотного бета-діапазону ЕЕГ у лівих скроневопотилічних ділянках, що вказує на їх високий рівень емоційної напруги при читанні порівняно із прослуховуванням. Мозкові механізми забезпечення уваги та робочої пам'яті під час сприйняття інформації мали специфічні ЕЕГ кореляції в обстежуваних із різним індивідуальним стилем навчання, що однак не позначалося на відмінностях в ефективності засвоєння інформації представниками зазначених груп.

Ключові слова: ЕЕГ, засвоєння інформації, пам'ять, текстовий формат, аудіоформат, індивідуальний навчальний стиль.

Вступ. У сучасному освітньому середовищі здобувачі освіти стикаються із прогресивно зростаючими обсягами інформації, потрібної для засвоєння. При цьому завдяки розвитку освітніх технологій форма по-

дачі інформації з кожним роком стає все більш різноманітною. Процес навчання давно вийшов за межі класичної аудиторії і відбувається фактично всюди, де є доступ до інтернету та використання цифрових носіїв

інформації. У цьому "океані" різних навчальних додатків і пристроїв викладачі весь час вирішують завдання, як зробити подачу матеріалу ефективнішою, використовуючи усі доступні нині способи, і при цьому не перевантажити учнів. Великою популярністю в сучасній педагогіці користується індивідуальний підхід до навчання, докладаються зусилля для створення навчальних матеріалів з урахуванням типологічних особливостей учнів. Наші дослідження показали, що ефективність засвоєння інформації не залежить від способу її презентації [Андрусак В., 2017]; більше значення для опанування матеріалу мали характер електричної активності під час читання та деякі особистісні риси студентів. Важливим є питання, які саме індивідуальні особливості мають ключове значення для навчання, оскільки часто освітяни підхоплюють науково недоведені типологічні концепції і впроваджують їх в освітній процес. Зокрема, чи не найпопулярнішою в освіті є концепція про індивідуальні навчальні стилі (ІНС), згідно з якою кожній людині притаманні найбільш типові способи сприйняття інформації – через візуальний, аудіальний, текстовий чи кінестетичний канал, використання яких у навчанні покращує засвоєння інформації [Fleming N. 2013]. Та попри широке використання педагогами цього підходу, існує дуже невелика кількість наукових досліджень, які б підтвердили доцільність його застосування в освітньому процесі.

Завданням цього дослідження було проаналізувати ефективність засвоєння тексту особами з різними індивідуальними навчальними стилями залежно від способу його подачі (візуального чи слухового). Для цього проведено порівняння точності засвоєння, амплітудно-частотних показників ЕЕГ під час читання відносно прослуховування у представників різних домінуючих навчальних стилів; кореляційний аналіз амплітудно-частотних показників ЕЕГ із точністю короткочасної та довготривалої пам'яті у групах із різними індивідуальними стилями навчання.

Матеріали та методи. У дослідженні брали участь 103 студенти, серед яких було 52 дівчат і 51 хлопець, віком 17–21 рік. Обстежуваних поділено на дві групи: учасники, які читали тексти з екрана або паперу ($n=53$), та учасники, які прослуховували тексти в аудіоформаті ($n=50$). Було підібрано два уривки тексту (із художньої та науково-популярної літератури), що були презентовані в PDF-файлі електронної книги/друкованому примірнику та в MP3-форматі, які мали прочитати/прослухати обстежувані. Оскільки раніше нами не виявлено різниці в електричній активності мозку та ефективності засвоєння текстів при читанні в паперовому та електронному форматах [Андрусак В., 2017], для подальшого аналізу ми об'єднали ці дві групи в одну, яка отримувала інформацію шляхом візуальної презентації матеріалу (читання). Після сприйняття інформації зазначеними способами обстежуваним одразу ж давали тестові запитання до змісту тексту, чим перевіряли розуміння та рівень короткочасного засвоєння прочитаної інформації. Через два тижні проводились повторні тести, що містили інші запитання до прочитаних текстів для оцінювання ефективності довготривалого запам'ятовування матеріалу. У всіх обстежуваних визначали тип індивідуального навчального стилю VARK (візуальний, слуховий, читання/нотатки, кінестетичний) за допомогою опитувальника [Fleming N., 2009]. За ре-

зультатами визначення домінуючого навчального стилю VARK студентів поділено на чотири групи:

V – обстежувані з домінуючим "візуальним" навчальним стилем ($n=24$),

A – обстежувані з домінуючим "аудіальним" навчальним стилем ($n=27$),

R – обстежувані з домінуючим навчальним стилем типу "читання/запис", або "рідери" ($n=25$),

K – обстежувані з домінуючим кінестетичним навчальним стилем ($n=27$).

Далі в межах кожної групи були сформовані підгрупи обстежуваних, які читали (ч) або слухали (сл) тексти. Таким чином отримано 8 підгруп із наступною кількістю обстежуваних: Vч ($n=12$), Vсл ($n=12$), Aч ($n=13$), Aсл ($n=14$), Rч ($n=12$), Rсл ($n=13$), Kч ($n=12$), Kсл ($n=15$).

Обладнання та частотні діапазони аналізу ЕЕГ.

Під час дослідження відбувалась реєстрація ЕЕГ за такою схемою: у стані спокою (закриті очі) – 1 хв, читання або слухання художнього тексту – 3 хв, стан спокою (закриті очі) – 1 хв, пригадування (тестування) – індивідуально. Така ж схема використовувалась для наукового тексту. Для роботи застосовували діагностичний комплект "Нейрон-Спектр" (ООО "Нейрософт", Росія). Реєстрацію ЕЕГ проводили монополярно у 16 симетричних відведеннях. Як референтний електрод використовували іпсілатеральний вушний електрод. Електроди розміщувались за міжнародною системою 10–20 % у 16 симетричних точках поверхні голови: префронтальних (Fp1/Fp2), середньо-фронтальних (F3/F4), латерально-фронтальних (F7/F8), центральних (C3/C4), передніх (T3/T4) та задніх скроневих (T5/T6), тім'яних (P3/P4) та потиличних (O1/O2). Для аналізу ЕЕГ-показників використовувались лише безартефактні фрагменти запису. Обчислювали амплітудно-частотні характеристики ЕЕГ у таких діапазонах: дельта (0,5–3 Гц), тета (4–7 Гц), альфа (8–12 Гц), бета низькочастотний (13–9 Гц), бета високочастотний (20–35 Гц). Порівнювали спектральну потужність (СП) у зазначених вище діапазонах ЕЕГ у стані спокою, під час читання/прослуховування з різних носіїв та під час відповідей на запитання загалом по групах та між представниками різних домінуючих навчальних стилів. Також порівнювали СП при читанні художнього та наукового текстів.

Статистичний аналіз проводився за допомогою пакету STATISTICA 10.0 (Statsoft, USA, 2011). Для опису вибіркового розподілу вказували медіани та міжквартильний розкид (Me [25 %; 75 %]). При порівнянні залежних вибірок застосовували непараметричний Т-критерій знакових рангів Вілкоксона, при порівнянні незалежних – критерій Манна-Вітні. Критичний рівень значущості міжгрупових відмінностей при перевірці статистичної гіпотези приймався рівним $p=0,05$.

Результати та їх обговорення. Згідно з уявленням теорії про індивідуальні навчальні стилі, ефективність навчання підвищується за умови, якщо людині подавати інформацію способом, що відповідає її навчальному стилю. На сьогодні існує до 70 класифікацій ІНС, але найпоширенішим серед освітян є поділ згідно з домінуючим сенсорним каналом, що позначається аббревіатурою VARK (від перших літер назв сенсорних каналів англ. – visual, audial, reading, kinesthetic). Людина може визначити свій індивідуальний тип навчання, відповівши на ряд питань про те, в який спосіб вона зазвичай отримує інформацію. З точки зору фізіології виявляється сумнівною ідея із приводу того, що інформація в мозку зберігалася окремо у вигляді зорових,

слухових чи м'язових енграм, які мають пріоритет у повторній активації залежно від ІНС людини. Для того, щоб підтвердити цю концепцію, потрібно порівняти ефективність засвоєння інформації, поданої різними сенсорними каналами, у людей, що належать до різних типів VARK. У нашому дослідженні ми обрали два найбільш поширені способи представлення інформації – у текстовому форматі та звуковому. Підтвердженням доцільності застосування поділу студентів за ІНС було б краще запам'ятовування текстової версії групами рідерів та візуалів порівняно аудіалами та кінестетиками. Тоді як прослуховування аудіоверсії текстів мало б дати перевагу у засвоєнні аудіалам над іншими групами обстежуваних.

Для оцінювання ефективності засвоєння інформації спочатку розглянемо результати засвоєння обраних текстів обстежуваними різними групами. Загалом усім учасникам дослідження, незалежно від ІНС та способу подачі тексту, було притаманно краще зберігання деталей наукового тексту порівняно з художнім, оскільки через два тижні результати тестування не відрізнялись від отриманих одразу після тестування (рис. 1). Для обстежуваних візуалів та аудіалів запам'ятовування наукового тексту порівняно з художнім було дещо гіршим одразу після сприйняття (у середньому давалося на дві менше правильні відповіді), що можна пояснити більшою складністю структури наукового тексту.

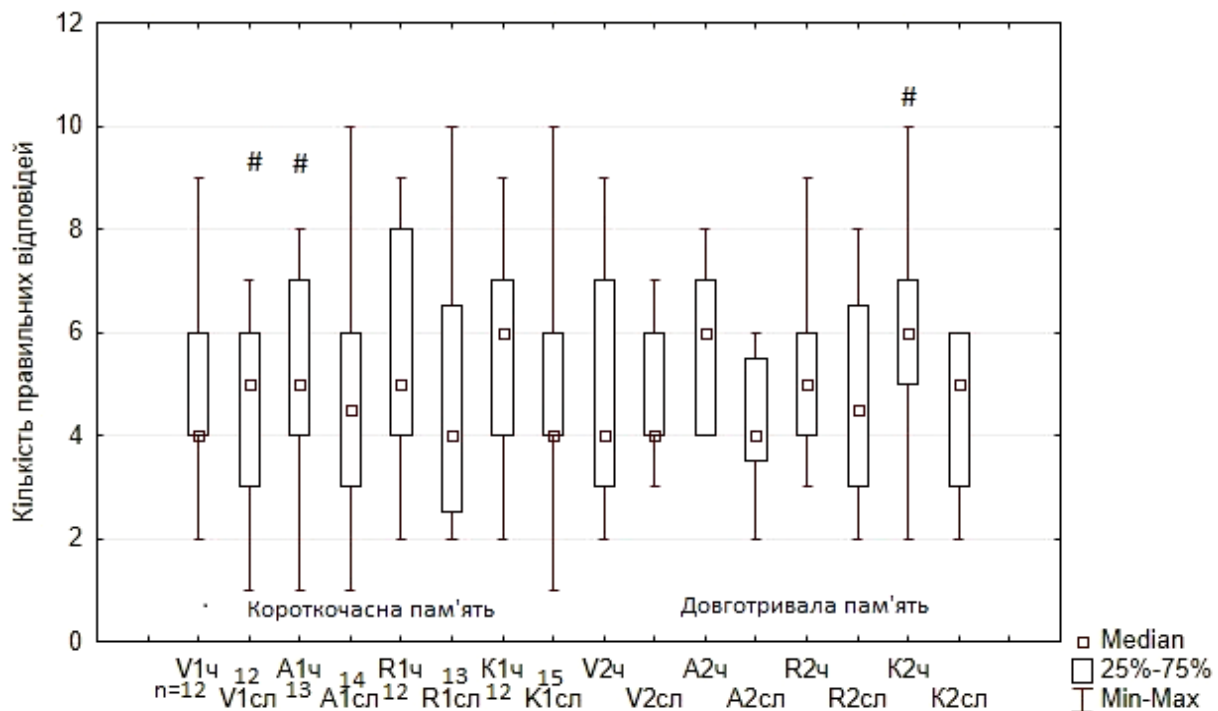


Рис. 1. Результати тестування короткочасного (1) та довготривалого (2) засвоєння інформації з наукового тексту в осіб з різним індивідуальним навчальним стилем залежно від способу його презентації

Примітки.

V – обстежувані з домінуючим "візуальним" навчальним стилем,

A – обстежувані з домінуючим "аудіальним" навчальним стилем,

R – обстежувані з домінуючим навчальним стилем типу "читання/запис", або "рідери",

K – обстежувані з домінуючим кінестетичним навчальним стилем,

1 – тестування одразу після читання/слухання текстів; 2 – тестування через два тижні після читання/слухання текстів;

ч – читання тексту, сл – прослуховування тексту; цифрами внизу позначена кількість обстежуваних у кожній групі.

#- $p < 0,05$ – значуща різниця порівняно з аналогічними результатами тестування художнього тексту (рис. 2) під час того ж періоду опитування.

Деталі художнього тексту гірше зберігалися в довготривалій пам'яті обстежуваних. Як видно з рис. 2, прослуховування художнього тексту було менш ефективним, ніж читання, оскільки у всіх групах відтворення за два тижні погіршилось. Для аудіалів та кінестетиків згадання пам'ятного сліду щодо деталей художнього текс-

ту було характерне незалежно від способу подачі тексту. Щодо основного питання цієї роботи, чи впливає спосіб подачі інформації на ефективність її засвоєння представниками різних індивідуальних навчальних стилів, то наше дослідження вказує на неправомірність таких тверджень.

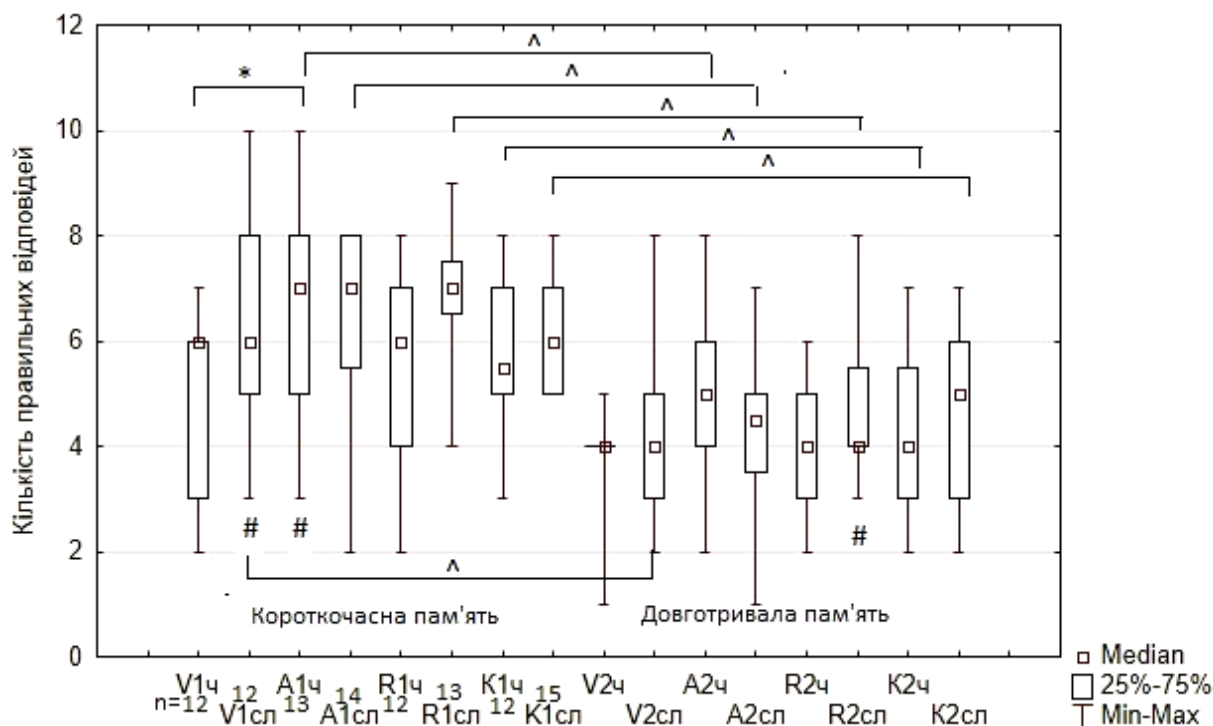


Рис. 2. Результати тестування короткочасного (1) та довготривалого (2) засвоєння інформації з художнього тексту в осіб із різним індивідуальним навчальним стилем залежно від способу його презентації

Примітки.

V – обстежувані з домінуючим "візуальним" навчальним стилем,

A – обстежувані з домінуючим "аудіальним" навчальним стилем,

R – обстежувані з домінуючим навчальним стилем типу "читання/запис", або "рідери",

K – обстежувані з домінуючим кінестетичним навчальним стилем,

ч – читання тексту, сл – прослуховування тексту;

1 – тестування одразу після читання/слухання текстів; 2 – тестування через два тижні після читання/слухання текстів;

цифрами внизу позначена кількість обстежуваних у кожній групі.

* – $p < 0,05$ – значуща різниця відтворення в "аудіалів" порівняно з "візуалами" одразу після читання тексту;

^ – $p < 0,05$ – значуща різниця порівняно з результатами тестів через два тижні в тієї ж групи тим самим способом;

– $p < 0,05$ – значуща різниця порівняно з аналогічними результатами тестування наукового тексту (рис. 1) під час того ж періоду опитування.

Як видно з рис. 2, ми отримали значущу різницю в точності засвоєння інформації під час читання художнього тексту тільки між групами з домінуючим візуальним та аудіальним навчальним стилями. І ця відмінність не відповідала ІНС обстежуваних: аудіали, які читали уривки текстів, тобто сприймали інформацію у візуальній модальності, відтворили інформацію по художньому тексту одразу після прочитання значуще краще, ніж обстежувані візуали, а не навпаки, як передбачає концепція домінуючих навчальних стилів. Рідери, для яких, згідно з концепцією VARK, текст мав бути найбільш прийнятним способом сприйняття, не виявили жодних переваг у запам'ятовуванні ні художнього, ні наукового тексту порівняно із представниками інших домінуючих навчальних стилів. Неефективність цього підходу була підтверджена й іншими дослідженнями [Newton P., 2017], про що останнім часом наголошується у відповідній літературі. Та попри це, за даними опитувань, все ще 58 % педагогів продовжують вірити у потребу доносити інформацію у відповідному стилі і 33 % застосовує спеціальні методичні підходи під час занять [Dekker et al., 2012].

Наступним завданням було з'ясувати, чи існують якісь відмінності в роботі мозку під час сприйняття інформації різними способами у представників різних індиві-

дуальних навчальних стилів. Для цього ми порівняли амплітудно-частотні характеристики ЕЕГ у представників різних груп під час сприйняття текстів. Сумарні результати такого порівняння зображено на рис. 3, де фігури відображають значущі відмінності спектральної потужності під час читання відносно прослуховування обраних текстів у різних зонах мозку.

Як видно з рис. 3, спільною відмінністю у всіх чотирьох групах була знижена СП в тета-діапазоні під час читання відносно прослуховування тексту по всьому скальпу. Відомо, що високий рівень тета-активності характерний для активних операцій у корі, зокрема когнітивних процесах високого рівня на кшталт кодування пам'яті та відтворення, процесів обробки в робочій пам'яті, виявлення нових стимулів та низхідному top-down контролю [Amin H., 2013, Cavanagh J.F., 2014]. Відповідно, більш висока СП у тета-діапазоні при прослуховуванні текстів відображає більше когнітивне навантаження на системи робочої пам'яті при слуханні, ніж при читанні, імовірно через те, що читання залишається більш звичним типом сприйняття вербальної інформації.

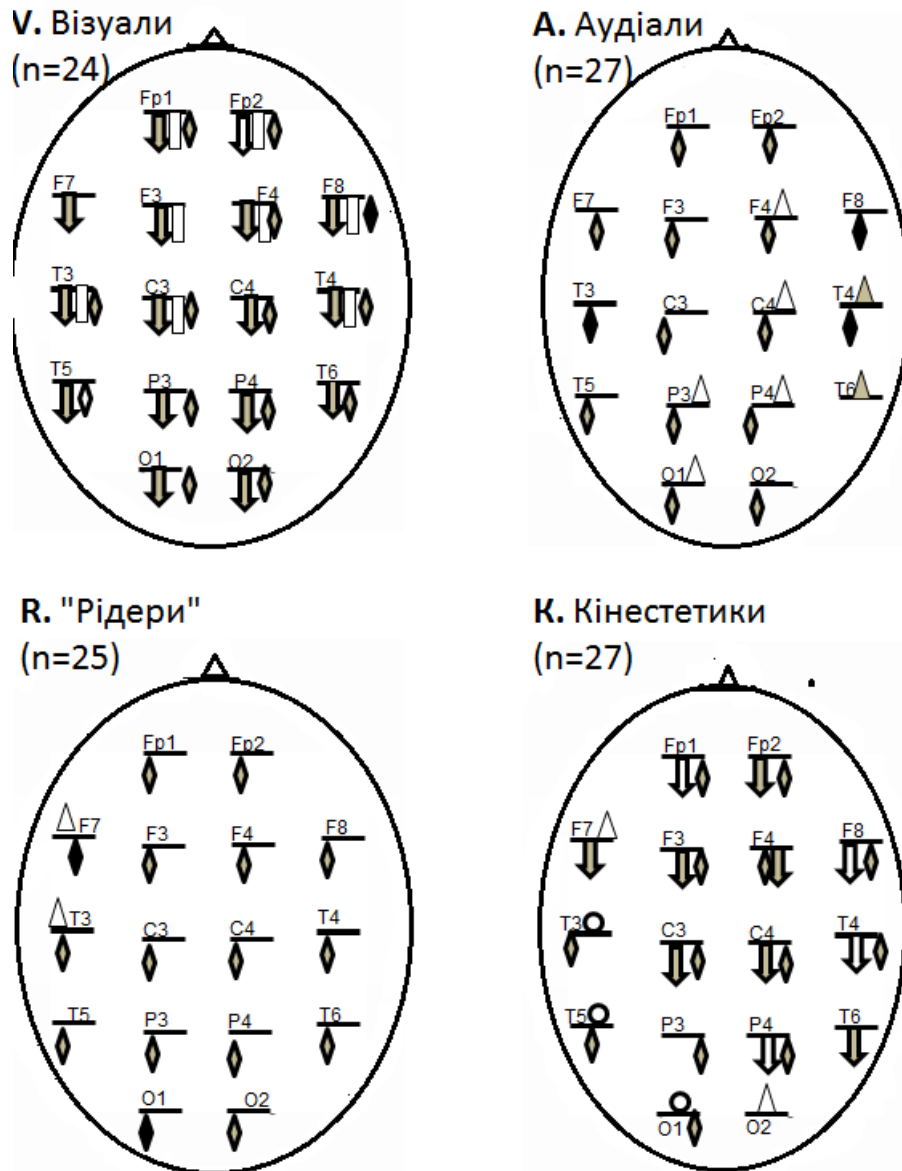


Рис. 3. Топокарти значущих відмінностей спектральної потужності ЕЕГ під час читання відносно прослуховування художнього (біла фігура), наукового (чорна фігура) та спільні для обох текстів (сіра фігура) у групах із різними домінуючими навчальними стилями

Примітки. Горизонтальною лінією вказана відсутність вірогідної різниці між значеннями СП у відповідних відведеннях. Знак над рисочкою – зростання показника, знак під рисочкою – зниження показника.

- ↑ – відмінності СП альфа-діапазону;
- – відмінності СП низькочастотного бета-діапазону;
- – відмінності СП високочастотного бета-діапазону;
- ◇ – відмінності СП тета-діапазону;
- ▲ – відмінності СП дельта-діапазону.

Для осіб із різним індивідуальним стилем навчання читання порівняно із прослуховуванням, окрім нижчої потужності тета-ритму, мало такі зональні особливості. У групі візуалів при читанні була знижена СП в альфа-, тета- і бета-1 (тільки для художнього тексту) діапазонах. Такі зміни можна трактувати як загальну неспецифічну активацію при меншому когнітивному навантаженні. Прослуховування текстів візуалами залучає різні зони мозку на різних частотах, що можна інтерпретувати як збільшення конективності між ділянками слухової, зорової та асоціативної кори.

Для рідерів відмінності під час читання зареєстровані тільки в нижчій потужності тета-коливань. Рівень активації і когнітивного навантаження ідентичний при обох способах подачі тексту. При читанні художнього

тексту спостерігається додатковий фокус дельта-активності в лівих лобно-скроневих ділянках, що може бути маркером селективної уваги у зонах семантичного аналізу. Підвищення дельта-ритму під час розумової діяльності інтерпретують як прояв активності гальмівних кортикальних мереж, що намагаються зменшити аферентні входи від незначущих у даний момент каналів [Knyazev G., 2007].

У групі аудіалів читання, окрім генералізованого зниження тета-ритму, характеризувалось локальними спалахами СП дельта-діапазону в центрально-тім'яних зонах мозку, що може свідчити про необхідність більш активного фокусування, ніж під час прослуховування. Це узгоджується з їх індивідуальним навчальним сти-

лем, оскільки особи цього типу більш звичні отримувати інформацію шляхом прослуховування.

Для кінестетиків під час читання обох текстів, окрім зниженої СП в тета-діапазоні, додавалась депресія альфа-ритму в центральних ділянках. Читання ж художнього тексту супроводжувалось локальним збільшенням СП в дельта- і бета-2 діапазонах у лівих скроневих та потиличній зонах при зниженні альфа-ритму в правих скроневих зонах. Такі зміни на ЕЕГ свідчать про залучення додаткових ресурсів довільної уваги при читанні художнього тексту порівняно з прослуховуванням [Scharinger C. et. al., 2015]. Відомо, що вираженість бета-ритму зростає при пред'явленні нового несподіваного стимулу, при розумовій напрузі та емоційному збудженні. І якщо частоти бета-1 пов'язані з пізнавальними процесами, такими як вирішення проблем, прийняття рішень, розумова зібраність та активна робота, то високочастотний бета-ритм домінує в ЕЕГ людей, що перебувають у стані тривоги або занепокоєння [Angelidis A., 2018]. Тому можемо припустити, що для осіб із кінестетичним навчальним стилем читання викликало більше психоемоційне напруження, ніж для решти типів ІНС.

Зростання СП в альфа-діапазоні під час прослуховування текстів у візуалів та кінестетиків указує на їх більш глибоке абстрагування від візуального сенсорного потоку, згідно із сучасними уявленнями про значення альфа-ритму як механізму пригнічення відволікаючих сигналів у межах окремих сенсорних потоків [Toscani et al., 2010]. Для рідерів та аудіалів характерним ЕЕГ-маркером прослуховування текстів було тільки збільшення СП тета-коливань.

Як видно із поданих даних, представникам різних ІНС були притаманні специфічні патерни електричної активності мозку під час різної презентації текстів, проте це не відобразилося на ефективності засвоєння матеріалів. В літературі дуже мало робіт, які б порівнювали прояви роботи мозку у людей з ІНС. Лише в одній із доступних нам робіт щодо оцінювання ефективності застосування ІНС проведено порівняльний аналіз викликаних потенціалів мозку у представників візуалів і рідерів під час презентації їм стимульного матеріалу у вигляді картинок та тексту [Thepsatitporn S., 2016]. Автори отримали подібні до наших результати: вони виявили більшу амплітуду компонент P200 викликаних потенціалів у потиличних зонах візуалів порівняно з рідерами при пред'явленні зображень, але це не позначилось на засвоєнні інформації відповідно до ІНС. У цій роботі обидві групи продемонстрували краще утримання деталей матеріалу за умови, коли він був презентований у вигляді зображень, і гірше в текстовому форматі. Більшість досліджень фокусується на специфіці розподілу ІНС між студентами, ефективності засвоєння і показниках академічної успішності [Newton P. M., Miah M., 2017, Husmann and O'Loughlin, 2019], і вердикт науковців збігається з результатами нашого дослідження, за якими застосування в освітній практиці презентації матеріалу у відповідному до індивідуального навчального стилю форматі не виправдовує себе, оскільки це не починається на кращій ефективності засвоєння інформації.

Висновки.

1. Спосіб подачі тексту, що відповідає індивідуальному навчальному стилю, не підвищував ефективності ні короточасного, ні довготривалого запам'ятовування. Аудіали краще засвоювали зміст художнього тексту, презентованого візуально, ніж візуали. Аудіали та кінестетики виявили гіршу довготривалу пам'ять щодо деталей художнього тексту незалежно від способу його обробки.

2. Незалежно від типу індивідуального стилю навчання прослуховування текстів супроводжувалось генералізованим збільшенням потужності тета-ритму порівняно з читанням, що відображає більший рівень когнітивного навантаження при слуханні, імовірно, через менш звичний тип сприйняття вербальної інформації.

3. Читання супроводжувалось більшою потужністю в дельта-діапазоні порівняно із прослуховуванням для представників всіх навчальних стилів, окрім візуалів. У кінестетиків під час читання художнього тексту збільшувалась потужність високочастотного бета-діапазону в лівих скронево-потиличних ділянках, що вказує на високий рівень емоційної напруги при читанні порівняно із прослуховуванням.

4. Мозкові механізми забезпечення уваги та робочої пам'яті під час сприйняття інформації мали специфічні ЕЕГ кореляти в обстежуваних із різним індивідуальним стилем навчання, що, однак, не позначалося на ефективності засвоєння інформації представниками зазначених груп.

Список використаних джерел:

1. Андрусак В. Порівняльний ЕЕГ аналіз ефективності навчання при читанні тексту з паперових, електронних та аудіо книжок. / В. Андрусак, В. Кравченко // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія. – 2017. – 2(74). – С. 39–46.
2. Fleming N. How Do I Learn Best? A student's guide to improved learning / N.Fleming, C. Bonwell. – 2013. – P. 2–20.
3. Fleming N.D. VARK. A Guide to Learning Styles 2009 / N.D. Fleming // Available from: <http://www.vark-learn.com/english/page.asp?p=questionnaire>
4. Newton P. Evidence-Based Higher Education – Is the Learning Styles 'Myth' Important? / P. Newton, M. Miah // Frontiers in Psychology. – 2017. – Vol. 8. – P. 444.
5. Thepsatitporn S. Visual event-related potential studies supporting the validity of VARK learning styles' visual and read/write learners / S. Thepsatitporn, C. Pichitpornchai // Advances in Physiology Education. – 2016. – Vol. 40. – Issue 2. – P. 206–212.
6. Knyazev G. Motivation, emotion, and their inhibitory control mirrored in brain oscillations / G. Knyazev // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. – 2007. – Vol. 31. – P. 377–395.
7. Scharinger C. Pupil Dilation and EEG Alpha Frequency Band Power Reveal Load on Executive Functions for Link-Selection Processes during Text Reading / C. Scharinger, Y. Kammerer, P. Gerjets // Academic Journal PLoS ONE. – 2015. – Vol. 10. – Issue 6. – P. 1.
8. Amin H. Human memory retention and recall processes: a review of EEG and fMRI studies / H. Amin, A.S. Malik // Neurosciences. – 2013. – Vol. 18. – Issue 4. – P. 330–344.
9. Cavanagh J.F. Frontal theta as a mechanism for cognitive control / J.F. Cavanagh, M.J. Frank // Trends Cogn. Sci. – 2014. – Vol. 18. – Issue 8. – P. 414–421.
10. Dekker S. Neuromyths in Education: Prevalence and Predictors of Misconceptions among Teachers / S. Dekker, N.C. Lee, P. Howard-Jones, J. Jolles // Frontiers in Psychology. – 2012. – Vol. 3.
11. Husmann P.R. Another Nail in the Coffin for Learning Styles? Disparities among Undergraduate Anatomy Students' Study Strategies, Class Performance, and Reported VARK Learning Styles' / P.R. Husmann, V.D. O'Loughlin // Anatomical Sciences Education. – 2019. – Vol. 12. – Issue 1. – P. 6–19.
12. Do not look away! Spontaneous frontal EEG theta/beta ratio as a marker for cognitive control over attention to mild and high threat / A. Angelidis, M. Hagenaars, D. van Son et al. // Biological Psychology. – 2018. – Vol. 135. – P. 8–17.
13. Alpha waves: a neural signature of visual suppression / M. Toscani, T. Marzi, S. Righi et al. // Experimental Brain Research. 2010. – Vol. 207. – Issue 3–4. – P. 213–219.

Reference

1. Andrusiak V. Comparative EEG analyses of learning effectiveness using paper books, e-books and audio books Andrusiak V., Kravchenko V. // Visnik of Taras Shevchenko National University of Kyiv. – 2017. – Vol. 2. – P. 39–46.
2. Fleming N. How Do I Learn Best? A student's guide to improved learning / N. Fleming, C. Bonwell. – 2013. – P. 2–20.
3. Fleming N.D. VARK. A Guide to Learning Styles 2009; Available from: <http://www.vark-learn.com/english/page.asp?p=questionnaire>
4. Newton, P. Evidence-Based Higher Education – Is the Learning Styles 'Myth' Important? / Newton, P. M., Miah, M. // Frontiers in Psychology. – 2017. V.8, P.444.
5. Thepsatitporn, S. Visual event-related potential studies supporting the validity of VARK learning styles' visual and read/write learners / Thepsatitporn, S., Pichitpornchai, C. // Advances in Physiology Education. – 2016. V.40. Issue 2, P.206–212.

6. Knyazev G. Motivation, emotion, and their inhibitory control mirrored in brain oscillations / Gennady G. Knyazev // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. - 2007. - Vol. 31. - P. 377-395.
7. Scharinger C. Pupil Dilation and EEG Alpha Frequency Band Power Reveal Load on Executive Functions for Link-Selection Processes during Text Reading / Scharinger C., Kammerer Y., Gerjets P. // Academic Journal PLoS ONE. - 2015. - Vol. 10. - Issue 6. - P. 1.
8. Amin H. Human memory retention and recall processes: a review of EEG and fMRI studies / Amin H., Malik A.S. // Neurosciences. 2013. - Vol. 18. - Issue 4. - P. 330-344.
9. Cavanagh J.F. Frontal theta as a mechanism for cognitive control / Cavanagh J.F., Frank M.J. // Trends Cogn. Sci. - 2014. - Vol. 18. - Issue 8. - P. 414-421.
10. Dekker, S. Neuromyths in Education: Prevalence and Predictors of Misconceptions among Teachers / Dekker, S., Lee, N. C., Howard-Jones, P., Jolles, J. // Frontiers in Psychology. - 2012. - Vol. 3.
11. Husmann P. R. Another Nail in the Coffin for Learning Styles? Disparities among Undergraduate Anatomy Students' Study Strategies, Class Performance, and Reported VARK Learning Styles' / Husmann P. R.,

O'Loughlin V. D. ', Anatomical Sciences Education. - 2019. - Vol. 12. - Issue 1. - P. 6-19.

12. Angelidis, A. Do not look away! Spontaneous frontal EEG theta/beta ratio as a marker for cognitive control over attention to mild and high threat / Angelidis, A., Hagenaars, M., van Son, D., van der Does, W., Putman, P. // Biological Psychology. - 2018. - Vol. 135. - P. 8-17.

13. Toscani, M. Alpha waves: a neural signature of visual suppression / Toscani, M., Marzi, T., Righi, S., Viggiano, M. P., & Baldassi, S. // Experimental Brain Research. 2010. - Vol. 207. - Issue 3-4. - P. 213-219.

Надійшла до редколегії 13.05.19
Отримано виправлений варіант 14.06.19
Підписано до друку 14.06.19

Received in the editorial 13.05.19
Received a revised version on 14.06.19
Signed in the press on 14.06.19

В. Андрусяк, студ.,
В. Кравченко, канд. биол. наук
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

АНАЛИЗ ЭФФЕКТИВНОСТИ УСВОЕНИЯ ИНФОРМАЦИИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИНДИВИДУАЛЬНОГО СТИЛЯ ОБУЧЕНИЯ

В работе исследовали особенности усвоения информации людьми с разными индивидуальными стилями обучения в соответствии с популярной в образовательной сфере классификации VARK (Visual, Auditory, Reading, Kinesthetic) при помощи сравнительного анализа запоминания деталей художественного и научного текстов, а также электрической активности мозга во время их чтения и прослушивания. Выявлено, что способ подачи текста соответствующий индивидуальному стилю обучения, не повышает эффективности запоминания его деталей. Аудиалы лучше, чем визуалы, усваивали содержание художественного текста при его визуальном восприятии. У аудиалов и кинестетиков отмечено сниженное запоминание деталей художественного текста как после чтения, так и после прослушивания. Показано, что независимо от доминирующего стиля обучения прослушивание текста сопровождается большей когнитивной нагрузкой в сравнении с чтением, что отображалось в генерализованном увеличении спектральной мощности в тета-диапазоне ЭЭГ. Чтение сопровождалось большей спектральной мощностью в дельта-диапазоне в сравнении с прослушиванием текстов для представителей всех стилей обучения, кроме визуалов. У кинестетиков во время чтения художественного отрывка росла спектральная мощность высокочастотного бета-диапазона ЭЭГ в левых височно-затылочных зонах, что указывает на более высокий уровень психоэмоционального напряжения в сравнении с прослушиванием.

Мозговые механизмы обеспечения внимания и рабочей памяти во время восприятия информации имели специфические корреляты в ЭЭГ испытуемых с разными индивидуальными стилями обучения, что однако не сказывалось на отличиях в эффективности усвоения информации представителями этих групп.

Ключевые слова: ЭЭГ, усвоение информации, память, текстовый формат, аудиоформат, индивидуальный стиль обучения.

V. Andrusiak, stud.,
V. Kravchenko, Ph.D
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

ANALYSIS OF EFFICIENCY OF PERCEPTION OF INFORMATION DEPENDING ON THE INDIVIDUAL LEARNING STYLE

The paper explored the features of information acquisition by people with different individual learning styles in accordance with the VARK classification (Visual, Auditory, Reading, Kinesthetic), which is popular in the educational field, using a comparative analysis of memorizing the details of fiction and scientific texts, as well as the brain's electrical activity during reading and listening. It is revealed that the way of presenting the text corresponding to the individual learning style does not increase the efficiency of memorizing its details. Audials, better than visuals, learned the content of a fiction text, when it is visually presented. Audials and kinesthetics demonstrated the worst long-term memorization of the details of a fiction text, regardless of how it was processed.

It is shown that, regardless of the dominant learning style, listening to the text is accompanied by a greater cognitive load compared to reading, which was reflected in a generalized increase in spectral power in the theta EEG range. Reading was accompanied by a greater spectral power in the delta range in comparison with listening to texts for representatives of all learning styles, except visuals. In the kinesthetics, the spectral power of the high-frequency beta range of the EEG increased in the left temporo-occipital zones, while reading a fiction fragment, which indicates higher level of psycho-emotional tension in comparison with listening.

The brain mechanism for maintaining attention and working memory during perception of information had specific EEG correlates in subjects with different individual learning styles, which, however, did not affect the differences in the efficiency of information assimilation by representatives of these groups.

Key words: EEG, information acquisition, memory, text format, audio format, individual learning style.

Наукове видання



ВІСНИК

КИЇВСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА

БІОЛОГІЯ

Випуск 2(78)

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.



Формат 60x84^{1/8}. Ум. друк. арк. 7,9. Наклад 300. Зам. № 219-9380
Гарнітура Arial. Папір офсетний. Друк офсетний. Вид. № Б 2.
Підписано до друку 17.07.19

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