МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ І. І. МЕЧНИКОВА

**Odesa National University Herald**

•

**Вестник Одесского национального университета**

•

# ВІСНИК ОДЕСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ

Серія: *Біологія*
Науковий журнал
Виходить 4 рази на рік
Серія заснована у липні 2007 р.

**Том 18, випуск 2(31) 2013**

Одеса
ОНУ
2013

Засновник та видавець:
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова

Редакційна колегія журналу:
І. М. Коваль *(головний редактор)*, О. В. Запорожченко *(заступник головного редактора)*, В. О. Іваниця (*заступник головного редактора)*, С. М. Андрієвський, Ю. Ф. Ваксман, В. В. Глєбов, Л. М. Голубенко, Л. М. Дунаєва, В. В. Заморов, В. Є. Круглов, В. Г. Кушнір, В. В. Менчук, О. В. Сминтина, В. І. Труба, О. В. Тюрін, Є. А. Черкез, Є. М. Черноіваненко

Редакційна колегія серії:
В. О. Іваниця, д.б.н, професор; Б. М. Галкін, д.б.н, професор; Л. М. Карпов, д.б.н, професор; О. М. Слюсаренко, д.б.н, професор; В. П. Стойловський, д.б.н, професор; С. А. Петров, д.б.н, професор; Ф. П. Ткаченко, д.б.н, професор; В. М. Тоцький, д.б.н, професор; Т. О. Філіпова, д.б.н, професор; С. В. Чеботар, д.б.н., член-кор. НАНУ; І. Л. Вовчук, д.б.н.; Л. Б. Котлярова, к.філол.наук, доцент; Б. Г. Александров, д.б.н, професор *(науковий редактор)*; Г. В. Майкова, к.б.н., доцент – *(відповідальний секретар)*

Відповідно до постанови Президії ВАК України №1-05/6 від 14.06.2007 р.
науковий журнал «Вісник Одеського національного університету. Біологія»
входить до Переліку наукових фахових видань України

Українською, російською та англійською мовами

Свідоцтво про державну реєстрацію друкованого засобу інформації
Серія КВ № 11455-328Р від 7.07.2006 р.

Затверджено до друку Вченою радою
Одеського національного університету
імені І. І. Мечникова.

**Адреса редакції:** 65082, м. Одеса, вул. Дворянська, 2
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
Тел: (+38-0482) 68-79-32
E-mail:gerald.biology.onu@gmail.ru

© Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2013

# ЗМІСТ


## ОГЛЯД

**Начичко В. О.**

ОГЛЯД СИСТЕМ РОДУ *THYMUS* L. (*LABIATAE* JUSS.) ..... 7

## БІОХІМІЯ

**Андриевський О. А. М., Олейник Ю. М.**

МОЛЕКУЛЯРНІ ФОРМИ КАРБОКСИЕСТЕРАЗ ОРГАНІВ І ТКАНИН ХОВРАХ КРАПЧАСТОГО *SPERMOHILUS SUSLICUS* (GULD.) У ЕМБРІОНАЛЬНИЙ ТА РАННІЙ ПОСТНАТАЛЬНИЙ ПЕРІОД ..... 25

## БОТАНІКА

**Микитин Т. В.**

КОМПЛЕКСИ МІРМЕКОХОРНИХ РОСЛИН, ЯКІ ПОШИРЮЮТЬСЯ МУРАХАМИ *FORMICA RUFA* І *F. POLYCTENA* В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ ..... 41

**Ситніков Д. М., Бабенко Л. М., Щербатюк М. М.**

ФОТОСИНТЕТИЧНІ ПІГМЕНТИ І ОНТОГЕНЕЗ *EQUISETUM ARVENSE* L. ..... 50

## ГЕНЕТИКА

**Корецька О. Ю.**, **Білоконь С. В.**, **Лунга М. І.**

РОЗПОВСЮДЖЕНІСТЬ ГРУП КРОВІ *AB0* І *RH* СЕРЕД НАСЕЛЕННЯ КІЛІЙСЬКОГО РАЙОНУ ОДЕСЬКОЇ ОБЛАСТІ ..... 63

**Матійців Н. П.**, **Могиляк І. І.**, **Труш О. І.**, **Черник Я. І.**

РУХОВА АКТИВНІСТЬ НЕЙРОДЕГЕНЕРАТИВНИХ МУТАНТІВ DROSOPHILA MELANOGASTER ..... 70

## ЗООЛОГІЯ

**Синица М. В.**

СОНІ (GLIRIDAE, RODENTIA) З ПІЗНЬОМІОЦЕНОВИХ МІСЦЕЗНАХОДЖЕНЬ ЄГОРІВКА 1 ТА ЄГОРІВКА 2 НА ПІВДНІ УКРАЇНИ ..... 79

## ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

**Васильєва Н. О.**

ХАРАКТЕРИСТИКА ЗОНАЛЬНОГО РОЗПОДІЛУ НОРМОВАНОЇ СПЕКТРАЛЬНОЇ ПОТУЖНОСТІ ОСНОВНИХ ЧАСТОТНИХ ДІАПАЗОНІВ НА ЕЕГ ХЛОПЧИКІВ ДОШКІЛЬНОГО ВІКУ ПІД ЧАС ВІДКРИВАННЯ ОЧЕЙ ..... 97

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ ..... 106

## СОДЕРЖАНИЕ


### ОБЗОР

**Начычко В. А.**

ОБЗОР СИСТЕМ РОДА *THYMUS* L. (*LABIATAE* JUSS.)..... 7

### БИОХИМИЯ

**Андриевский А. М., Олейник Ю. Н.**

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ФОРМЫ КАРБОКСИЭСТЕРАЗ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ СУСЛИКА КРАПЧАТОГО *SPERMOPHILUS SUSLICUS* (GULD.) В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ И РАННИЙ ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ..... 25

### БОТАНИКА

**Микитин Т. В.**

КОМПЛЕКСЫ МИРМЕКОХОРНИХ РАСТЕНИЙ, РАСПРОСТРАНЯЮЩИХСЯ *FORMICA RUFA* И *F. POLYCTENA* В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ ..... 41

**Сытников Д. М., Бабенко Л. М., Щербатюк Н. Н.**

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ И ОНТОГЕНЕЗ *EQUISETUM ARVENSE* L. ..... 50

### ГЕНЕТИКА

**Корецкая О. Ю., Белоконь С. В., Лунга Н. И.**

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ГРУП КРОВИ *AB0* И *RH* СРЕДИ НАСЕЛЕНИЯ КИЛИЙСКОГО РАЙОНА ОДЕССКОЙ ОБЛАСТИ..... 63

**Матийцив Н. П., Могиляк И. И, Труш Е. И., Черник Я. И.**

ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ НЕЙРОДЕГЕНЕРАТИВНЫХ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ..... 70

### ЗООЛОГИЯ

**Синица М. В.**

СОНИ (GLIRIDAE, RODENTIA) ИЗ ПОЗДНЕМИОЦЕНОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ЕГОРОВКА 1 И ЕГОРОВКА 2 НА ЮГЕ УКРАИНЫ ..... 79

### ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

**Васильева Н. О.**

ХАРАКТЕРИСТИКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НОРМИРУЕМОЙ СПЕКТРАЛЬНОЙ МОЩНОСТИ ОСНОВНЫХ ЧАСТОТНЫХ ДИАПАЗОНОВ НА ЭЭГ МАЛЬЧИКОВ ДОШКОЛЬНОГО ВОЗРАСТА ВО ВРЕМЯ ОТКРЫВАНИЯ ГЛАЗ..... 97

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ..... 106

# ОГЛЯД

УДК 582.929.4(091)

**В. О. Начичко**, аспірант
Львівський національний університет імені Івана Франка, кафедра ботаніки,
вул. Грушевського, 4, Львів, 79005, Україна,
тел.: +38 (098) 976-64-65, e-mail: nachichko@rambler.ru

# ОГЛЯД СИСТЕМ РОДУ *THYMUS* L. *(LABIATAE* JUSS.*)*

Наведено критичний огляд систем роду *Thymus* L., запропонованих з моменту валідного опублікування родової назви К. Ліннеєм (1753). З'ясовано, що, не зважаючи на тривалий період дослідження представників роду, на сьогодні немає довершеної системи, яка б чітко відображала напрямки еволюції в межах роду *Thymus*. Висловлюються деякі міркування з приводу номенклатурних питань.
**Ключові слова:** *Thymus* L., філогенетична система, таксономія, номенклатура.

Рід *Thymus* L. або чебрець (*Labiatae* Juss.) – критична для таксономії група рослин. Для представників цього роду характерні високий рівень поліморфізму, жіноча дводомність (гінодіецiя), здатність до міжвидової гібридизації. Прояв цих явищ, а також незначна кількість надійних діагностичних ознак для диференціації видів, зумовлюють складнощі таксономічної обробки цього роду. Мала кількість діагностичних ознак та їх паралельна мінливість навіть у неспоріднених груп видів ускладнюють також розуміння основних напрямків еволюції в межах роду. Це яскраво простежується у поглядах на систему роду *Thymus*, яка ще й сьогодні далека до завершеності. Тому, у зв'язку з наявністю розбіжностей у трактуванні об'єму окремих таксонів та їх рангів, появою нової фактичної інформації, доцільно здійснити критичний огляд систем роду *Thymus*.

Систематика роду *Thymus* L. бере свій початок з моменту валідного опублікування родової назви у праці К. Ліннея «Species plantarum» (1753) [28]. У цій роботі автор наводить вісім видів чебреців. Для розмежування окремих видів він застосовує формальні ознаки загального габітусу рослин: тип розташування пагонів, форма суцвіття, форма стеблових та приквіткових листків. Уже з моменту опублікування праці К. Ліннея окреслюються основні тенденції до виділення природних груп видів у межах роду *Thymus*. Так, I. A. Scopoli (1772) п'ять видів роду *Thymus* флори Крайни (Словенія) за кількістю квіток на квітконосах розділяє на дві групи без таксономічного рангу: **Calamintha* Scop. (квітконоси розгалужені) та ***Serpylla* Scop. (квітконоси одноквіткові) [42]. У роботі J.-B. Lamarck та A. P. de Candolle (1805) пропонується поділ представників роду *Thymus* флори Франції на групи *Thymus* Lam. та *Calamintha* Lam. [27]. В основу такого поділу покладені особливості будови середньої лопаті нижньої губи віночка квітки. Зокрема, у представників групи *Thymus* середня лопать нижньої губи віночка – цілісна, а у представників групи *Calamintha* – із виїмкою. C. H. Persoon (1807) як діагностичну ознаку для виділення груп у межах роду пропонує використовувати особливості будови

© В. О. Начичко, 2013

чашечки квітки [38]. З відомих на той час 27-ми представників роду *Thymus* 21 він об'єднує у складі групи **Serpyllum* Pers. Для цих представників характерна двогуба дзвонико- або яйцеподібна чашечка квітки з неоднаковими за будовою зубцями верхньої та нижньої губи. Інші шість видів роду, яким властиві яйцевидно-округлі чашечки квіток з майже однаковими зубцями, об'єднуються у групі ***Zygis* Pers.

Вперше чітко визначену систему надвидових таксонів роду *Thymus* запропонував у 1828 р. J. E. Duby [16]. Усе різноманіття чебреців флори Франції він відносить до чотирьох секцій (табл. 1). Для розмежування секцій використовуються такі діагностичні ознаки, як форма чашечки квітки, особливості будови середньої лопаті нижньої губи віночка та способи розміщення квіток у суцвітті. В системі J. E. Duby власне рід *Thymus* представляє лише секція *Serpyllum*, яку автор приймає в об'ємі групи **Serpyllum* Pers. Решта секцій об'єднують таксони близькоспоріднених родів, що на початку XIX століття розглядались в складі роду *Thymus.*

Іншу систему роду запропонував G. Bentham у 1834 р. [11]. За ознаками будови зубців чашечки квітки та приквіткових листків у представників роду *Thymus* автор розрізняє три секції (табл. 1). Секція *Serpyllum* приймається G. Bentham майже у тому ж об'ємі, що і група **Serpyllum* Pers., за винятком семи видів. Два з цих видів: *T. mastichina* L. та *T. cephalotos* L. автор відносить до секцій *Mastichina* та *Pseudothymbra* відповідно, а решту п'ять виключає з роду *Thymus*. В іншій роботі дослідник розглядає секцію *Serpyllum* більш широко, включаючи до неї представників секції *Mastichina* [12]. В складі секції *Serpyllum* розглядається також вид *T. capitatus* (L.) Hoffmanns. & Link, положення якого в системі роду *Thymus* є неоднозначним і трактується по-різному.

C. F. Nyman (1855) різноманіття європейських представників роду *Thymus* розділяє на сім груп невизначеного таксономічного рангу (табл. 1) [35]. При цьому не вказані ознаки, за якими виділяються ці групи. У більш пізній роботі [36] автор замість назв груп *Capitati* та *Cephaloti* використовує, відповідно, назви *Thymastra* та *Pseudothymbrae*. Група *Pseudothymbrae* об'єднує представників групи *Cephaloti* та вид *T. capitatus*. В складі групи *Thymastra* розглядається об'єм групи *Capitati* з виключенням *T. capitatus*, а також два нових види.

Чітку систему надвидових таксонів роду *Thymus*, яка об'єднала різноманіття чебреців флори Іспанії, запропонував у 1870 р. M. Willkomm [45]. За ознакою співвідношення довжин трубки віночка та чашечки квітки автор виділяє в складі роду дві великі групи (табл. 1). Представники першої з цих груп характеризуються трубкою віночка, що повністю оточена чашечкою або незначно виступає з неї. Вони об'єднані у чотири секції (табл. 1). Для представників другої групи, яка представлена однією секцією, характерна дуже видовжена трубка віночка, що виступає далеко за межі чашечки. Об'єм секцій *Mastichina*, *Serpyllum* та *Pseudothymbra*, загалом, приймається згідно з поглядами G. Bentham [11, 12]. Виняток становлять деякі види секції *Serpyllum*, які M. Willkomm відносить до секцій *Zygis* і *Piperella*.

Таблиця 1

**Системи роду *Thymus* L., запропоновані в XIX – XX століттях**

| J. E. Duby, 1828 [16] | G. Bentham, 1834 [11] | C. F. Nyman, 1855 [35] | M. Willkomm, 1870 [45] |
|---|---|---|---|
| Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *pulegiastrum* d uby<br>2. Sect. *Serpyllum* (Pers.) d uby<br>3. Sect. *Acinos* (Moench.) d uby<br>4. Sect. *c alamintha* (Lam.) d uby | Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *Mastichina* Benth.<br>2. Sect. *Serpyllum* Benth.<br>3. Sect. *p seudothymbra* Benth. | Gen. *Thymus* L.<br>**Mastichinae*<br>***vulgares*<br>****p iperellae*<br>*****Serpylla*<br>******Serpyllastra*<br>*******c apitati*<br>********c ephaloti* | Gen. *Thymus* L.<br>§ 1.<br>1. Sect. *Mastichina* Willk.<br>2. Sect. *Zygis* Willk.<br>3. Sect. *p iperella* Willk.<br>4. Sect. *Serpyllum* Benth.<br>§ 2.<br>5. Sect. *p seudothymbra* Benth. |
| **V. Borbás, 1890 [13]** | **J. Briquet, 1897 [15]** | **J. Velenovský, 1906 [44]** | **М. Клоков, 1954 [4]** |
| Gen. *Thymus* L.<br>I. Subg. *c oridothymus* (Rchb. f.) Borbás (*'c orido thymus'*)<br>II. Subg. *Euthymus* Borbás<br>A) *vulgares* Nyman<br>B) *Serpylla* Nyman<br>Aa) *Hyphodromi* A. Kern.<br>$a_1$) *Heterolepides* Borbás<br>$a_2$) *Isolepides* Borbás<br>Bb) *c amptodromi* A. Kern.<br>I. A.) *g oniotrichi* Borbás<br>I. B.) *Holotrichi* Borbás<br>Cc) *Marginati* A. Kern. | Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *p seudothymbra* Benth.<br>2. Sect. *Serpyllum* Benth.<br>§ 1. *Bracteatae* Briq.<br>§ 2. *Serpylla* Briq.<br>§ 3. *p iperellae* Briq.<br>§ 4. *vulgares* Briq.<br>§ 5. *Mastichinae* Briq. | Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *c oridothymus* (Rchb. f.) Velen.<br>2. Sect. *vulgares* Nyman ex Velen.<br>3. Sect. *o rientales* Velen.<br>4. Sect. *Anomali* Rouy<br>5. Sect. *Mastichina* Willk. (*'Mastichinae'*)<br>6. Sect. *Thymastrum* Nyman ex Velen. (*'Thymastra'*)<br>7. Sect. *p seudothymbra* Benth.<br>8. Sect. *p iperella* Velen.<br>9. Sect. *Micantes* Velen.<br>10. Sect. *Serpyllum* Benth. | Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *g oniothymus* Klokov<br>a) Subsect. *Alternantes* Klokov (3 ser.)<br>b) Subsect. *g oniotrichi* (Borbás) Klokov (3 ser.)<br>2. Sect. *verticillati* (Klokov & d es.-Shost.) Klokov (3 ser.)<br>3. Sect. *Euserpyllum* Klokov (8 ser.)<br>4. Sect. *Kotschyani* Klokov (5 ser.)<br>5. Sect. *Subbracteati* Klokov (5 ser.) |

| M. Guşuleac, 1961 [18] | M. Machule, 1963 [30] | B. Pawłowski, 1966 [37] |
|---|---|---|
| Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *vulgares* Nyman ex Velen.<br>2. Sect. *Serpyllum* Benth.<br>a) Subsect. *c amtodromi* (A. Kern.) Guşul. (3 ser.)<br>b) Subsect. *Marginati* (A. Kern.) Guşul. (2 ser.) | Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *Thymus*<br>2. Sect. *Serpyllum* Benth.<br>a) Subsect. *Marginati* (A. Kern.) Machule<br>b) Subsect. *c amptodromi* (A. Kern.) Machule (3 ser., 4 subser.) | Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *Thymus*<br>a) Subsect. *Serpylla* Briq. (4 ser., 5 subser.)<br>b) Subsect. *Bracteati* Briq.<br>c) Subsect. *vulgares* Briq. |

Також з секції *Serpyllum* виключається вид *T. capitatus*, що розглядається у роді *Coridothymus* Rchb. f.

Оригінальний підхід до виділення надвидових таксонів у межах роду *Thymus* застосував A. Kerner (1874), взявши до уваги характер жилкування листків [25]. На основі цього критерію він розділяє види роду *Thymus*, споріднені з *T. serpyllum* L. (фактично – секцію *Serpyllum* Benth.), на три групи невизначеного таксономічного рангу: *Hyphodromi* (*'Hyphodromae'*; на листках помітна килеподібна центральна жилка, бічні жилки непомітні), *Camptodromi* (*'Camptodromae'*; чітко помітні бічні жилки потоншуються і зникають біля краю листкової пластинки), *Marginati* (*'Marginatae'*; бічні жилки зливаються біля краю листкової пластинки у спільну крайову жилку, яка оточує пластинку по колу). У більш пізній роботі [26] дослідник надає групам *Marginati* та *Camptodromi* таксономічний ранг секції. H. Braun (1887) доповнює диференціацію A. Kerner групою *Pseudomarginati* (потужні бічні жилки зближуються біля краю листкової пластинки, але чіткої крайової жилки не утворюють) [за 13].

Погляди A. Kerner і H. Braun знаходять своє логічне продовження та деталізацію у роботі V. Borbás (1890) [13]. В складі роду *Thymus* автор розрізняє два підроди (табл. 1). До монотипного підроду *Coridothymus* належить *T. capitatus*. У підроді *Euthymus* виділяються дві групи невизначеного таксономічного рангу: *Vulgares* та *Serpylla*; в складі останньої розглядаються групи, запропоновані A. Kerner. У групі *Hyphodromi*, за ознаками відмінності або подібності в будові приквіткових та стеблових листків, V. Borbás розрізняє, відповідно, підгрупи *Heterolepides* та *Isolepides*. У групі *Camptodromi*, за ознаками форми поперечного перерізу і характеру опушення стебла генеративного пагона, пропонується поділ на підгрупи: *Goniotrichi* (стебло 4-гранне, опушене по ребрах граней або по двох протилежних гранях, поперемінно від міжвузля до міжвузля) та *Holotrichi* (стебло округле, навколо опушене). Всі підгрупи в межах груп у системі V. Borbás зазнають подальшої диференціації на підпорядковані групи видів. Зокрема, групу *Pseudomarginati* H. Braun ex Borbás автор розглядає в складі підгрупи *Holotrichi* групи *Camptodromi*.

Своєрідну систему роду *Thymus*, що є розвитком більш пізніх варіантів систем G. Bentham [12] та C. F. Nyman [36], запропонував у 1897 р. J. Briquet [15]. У ній рід *Thymus* поділяється на дві секції (табл. 1). В складі секції *Serpyllum*, за ознаками будови суцвіття, приквіткових та стеблових листків, розрізняються п'ять груп невизначеного таксономічного рангу. Групи *Serpylla*, *Piperellae*, *Vulgares* та *Mastichinae* за своїм об'ємом, загалом, відповідають аналогічним безранговим групам у системі C. F. Nyman [36]. Натомість група *Bracteatae* об'єднує представників, які C. F. Nyman відносив до груп *Thymastra* та *Serpyllastra*. Вид *T. capitatus* розглядається в складі роду *Coridothymus*.

Досить вагомий внесок у систематику роду *Thymus* зробив на початку XX століття J. Velenovský [43, 44]. Він запропонував якісно нову діагностичну ознаку

видів – тип орієнтації генеративних та вегетативних пагонів. Беручи до уваги цю ознаку, J. Velenovský критично переглянув відоме на той час різноманіття чебреців та запропонував у 1906 р. свою систему роду *Thymus* [44]. У цій системі рід поділяється на десять секцій (табл. 1). Найбільшу за кількістю видів та критичну в плані систематики секцію *Serpyllum*, за ознакою орієнтації вегетативних та генеративних пагонів, автор поділяє на три безрангові групи: *Repentes* (вегетативні пагони на наступний рік не формують термінального суцвіття, а продовжують наростати верхівкою), *Pseudorepentes* (вегетативні пагони, які виникають з минулорічних фрагментів, є повзучими пагонами, на наступний рік вони формують термінальне суцвіття), *Suberecti* (вегетативні пагони, які виникають з минулорічних фрагментів, підводяться вгору, на наступний рік вони формують термінальне суцвіття).

Представлені варіанти систем роду *Thymus*, запропоновані в першій половині XIX – на початку XX століть, до певної міри були штучними, оскільки базувались переважно на одній ознаці, яка могла зазнавати паралельної мінливості навіть у неспоріднених груп. Тому ці системи, загалом, не відображали реальних філогенетичних зв'язків між окремими видами. На цю особливість звернув увагу дослідник роду *Thymus* K. Lyka [29], який намагався використовувати для побудови системи комплексний підхід з врахуванням якомога більшої кількості діагностичних ознак та особливостей географічного поширення представників роду. Власне, роботи K. Lyka та інших дослідників, таких як K. Ronniger [39, 40], М. Клоков та Н. Десятова-Шостенко [2, 3, 9], в 20-30-х рр. XX століття стали основою для пошуку та відбору комплексу надійних консервативних діагностичних ознак з метою побудови на їх основі вичерпної філогенетичної системи роду. Паралельно з цим у згаданий період набувають розвитку дві тенденції трактування об'єму окремих видів, засновані на політипному та монотипному стандартах виду. Послідовним прихильником політипного стандарту виду був K. Lyka. Так, для території центральної Європи автор наводить гігантський вид *T. serpyllum* s. l., в складі якого розглядає велику кількість підвидів, різновидностей та форм. Таксони, яким надавався ранг підвиду, зазвичай, були описані раніше різними дослідниками як окремі види [29].

Прихильником монотипного стандарту виду був М. В. Клоков. У своїх роботах він ототожнює вид з географічною расою, описуючи велику кількість «дрібних» видів [5]. Це знаходить вираження і в системі роду *Thymus*, яку запропонував вчений [4]. Ця система охоплює представників флори колишнього Радянського Союзу в об'ємі підсекції *Serpylla* (Briq.) Des.-Shost. секції *Serpyllum* Benth. Однак М. Клоков пропонує поділ цього різноманіття чебреців на п'ять нових секцій (табл. 1). Нова секція *Goniothymus*, у свою чергу, поділяється на дві підсекції. В межах секцій та підсекцій у системі М. Клокова представлено 27 рядів. Ця система відносно добре ілюструє філогенетичні зв'язки між багатьма видами і, справедливо, може називатись філогенетичною системою. Її недоліком є надмірна «дробність», що, зрештою, становить закономірний наслідок прийнятого у ній

монотипного стандарту виду. Також система М. Клокова не є повною, оскільки репрезентує лише різноманіття чебреців флори СРСР, відокремлено від західноєвропейських представників роду *Thymus*. З цієї причини багато назв надвидових таксонів досить часто є зайвими в номенклатурному сенсі і розглядаються сьогодні як синоніми пріоритетних назв.

Крайні випадки об'єднання таксонів у види-агрегати, як і сильне їх «дроблення» до рівня географічних рас, не дають змоги чітко відобразити реальні філогенетичні зв'язки між групами всередині роду, а відтак унеможливлюють побудову довершеної його системи. Тому в другій половині XX століття спостерігається тенденція до помірного об'єднання та «дроблення» таксонів роду *Thymus.* При цьому основний акцент робиться на найбільш «надійні» діагностичні ознаки. Як наслідок, створюється консенсусна формально-логічна категорія таксономічного виду, окреслена комплексом певних діагностичних ознак. Ця категорія сприймається більше інтуїтивно, аніж об'єктивно, і зазнає певних варіацій у поглядах різних дослідників.

Одним із перших своєрідну консенсусну категорію таксономічного виду запропонував K. Ronniger [41, за 19]. Він виступає проти крайнього об'єднання таксонів у агрегати. Усе різноманіття чебреців центральної Європи, яке, згідно з поглядами K. Lyka, представлене *T. serpyllum* s. l., дослідник розділяє на п'ять «основних типів». В основу цього поділу покладений комплекс ознак, що включає особливості будови стебла генеративного пагона (форма поперечного перерізу, характер опушення), орієнтацію пагонів та тип наростання пагонової системи. В складі трьох «основних типів», за характером опушення листків, розрізняються пари паралельних видів, відповідно, з опушеними та неопушеними листками [за 19].

Погляди K. Ronniger знайшли своє логічне продовження у роботах M. Machule, в одній із яких наведено варіант системи (1963), побудований для австрійських представників роду *Thymus* (табл. 1) [30]. Оригінальні фрагменти систем запропонували також M. Guşuleac (1961) та B. Pawłowski (1966) (табл. 1) [18, 37]. Однак усі ці варіанти систем, як і система М. Клокова, є фрагментарними та неповними, оскільки стосуються різноманіття чебреців певних локальних територій.

Спроба інтерпретації філогенетичної системи роду *Thymus* загалом була здійснена у роботах J. Jalas і K. Kaleva [21] та J. Jalas [22]. У системі, яку пропонують ці автори (1970, 1971), рід *Thymus*, як і в системі V. Borbás [13], поділяється на два підроди (табл. 2). Типовий підрід *Thymus* включає вісім секцій; деякі секції зазнають подальшої диференціації на підсекції (табл. 2). В більш пізній роботі J. Jalas розглядає підрід *Coridothymus* як однойменний монотипний рід [24]. Система J. Jalas та K. Kaleva є логічним розвитком системи J. Velenovský [44]. Однак, не зважаючи на якісно нові доповнення, вона остаточно не довершена і залишається в значній мірі робочим варіантом. В початковій версії цієї системи [21] нові номенклатурні комбінації, а також назви секцій та підсекцій, що пропонуються

авторами, фігурують як *combinationes invalidae* та *nomina nuda* відповідно і тому не є придатними для використання згідно з чинним Міжнародним кодексом номенклатури водоростей, грибів та рослин (далі – МКН) [20]. Також абсолютно непредставленою є синоніміка таксономічних назв, які використовують автори. Пізніше J. Jalas [22] значно покращив цю систему, провівши ґрунтовну номенклатурну ревізію надвидових таксонів європейських представників роду. В рамках цієї роботи ним були подані першоописи деяких секцій і підсекцій та запропоновані нові номенклатурні комбінації. Однак і надалі дійсно неопублікованими (nom. nud.), а отже незаконними, залишились назви чотирьох підсекцій; деякі назви підсекцій є неправильними згідно з МКН (табл. 2).

Досить оригінальну і, в певній мірі, альтернативну систему роду *Thymus* запропонував Ю. Л. Мєніцкий у 1973 р. [6, 7]. У цій системі рід *Thymus* об'єднує одинадцять секцій (табл. 2). Єдиного представника підроду *Coridothymus* автор розглядає в складі роду *Thymbra* L. *(T. capitata* (L.) Cav.*)*. Ю. Мєніцкий, як і J. Velenovský [44], виділяє секцію *Orientales*, представники якої у системі J. Jalas та K. Kaleva належать до типової секції *Thymus* та секції *Serpyllum* (підсекція *Haussknechtii*). Відповідно, секція *Thymus* приймається Ю. Мєніцким у дещо вужчому обсязі, ніж у системі J. Jalas та K. Kaleva. Секції *Teucrioides* та *Piperella* в обох системах є монотипними. В секцію *Mastichina* Ю. Мєніцкий, як і J. Velenovský, включає вид *T. fontanesii* Boiss. et Reut., який J. Jalas та K. Kaleva без будь-яких обґрунтувань відносять до монотипної підсекції *Fontanesii* (секція *Hyphodromi*). Погляди Ю. Мєніцкого стосовно об'єму секції *Pseudothymbra*, загалом, відповідають поглядам J. Jalas та K. Kaleva; додатково сюди відноситься вид *T. cilicicus* Boiss., який останні автори розглядають у складі підсекції *Thymbropsis* (секція *Hyphodromi*). В межах секції *Pseudothymbra* Ю. Мєніцкий виділяє три групи видів, що відповідають трьом підсекціям в системі J. Jalas та K. Kaleva [21]. У своїй системі автор наводить три секції, описані ним вперше: *Thymbropsis*, *Saturejoides* та *Serrulatus* (табл. 2). Секція *Thymbropsis* Menitsky, за виключенням двох видів, відповідає підсекції *Thymbropsis* Jalas & Kaleva (секція *Hyphodromi*), що запропонована J. Jalas та K. Kaleva без діагнозу. Підсекції *Saturejoides* та *Serrulatus* є монотипними. Їх представляють види *T. saturejoides* Coss. & Bal. та *T. serrulatus* Hochst., які, на думку Ю. Мєніцкого, становлять окремі напрямки еволюції роду.

Іншим, у розумінні автора, є об'єм секції *Serpyllum*. Вона поділяється на чотири підсекції (табл. 2). Підсекція *Micantes*, за виключенням *T. saturejoides*, відповідає секції *Micantes* Velen. у системі J. Jalas та K. Kaleva. Підсекцію *Serpyllastrum* Ю. Мєніцкий розглядає у межах секції *Serpyllum*, а не *Hyphodromi*, як це роблять J. Jalas та K. Kaleva [21]. До цієї підсекції додатково відноситься *T. holosericeus* Čelak., який останні автори розглядають в складі своєї підсекції *Thymbropsis*. Об'єм підсекції *Isolepides* приймається Ю. Мєніцким згідно з поглядами V. Borbás [13]; відповідно, група видів, споріднена з *T. pannonicus* All., не включається у підсекцію.

ISSN 2077-1746 Вісник ОНУ. Сер.: Біологія. 2013. Т. 18, вип. 2(31)

Таблиця 2

**Сучасні системи роду *Thymus* L.**

| J. Jalas & K. Kaleva, 1970; J. Jalas, 1971 [21, 22] | Ю. Меніцкий, 1973 [6, 7] | R. Morales, 1986, 1989, 1997 [31-33] |
|---|---|---|
| Gen. *Thymus* L.<br>I. Subg. *c oridothymus* (Rchb. f.) Borbás<br>II. Subg. *Thymus*<br>1. Sect. *Mastichina* (Mill.) Benth.<br>2. Sect. *Micantes* Velen.<br>3. Sect. *p iperella* Willk.<br>4. Sect. *Teucrioides* Jalas<br>5. Sect. *p seudothymbra* Benth.<br>a) Subsect. *c ephaloti* Jalas & Kaleva (nom. nud.)<br>b) Subsect. *Anomali* (Rouy) Jalas & Kaleva (comb. inval.) (*'Anomalae'*)<br>c). Subsect. *Angustifolii* (H. del Villar) Jalas & Kaleva (comb. inval.)<br>6. Sect. *Thymus*<br>a) Subsect. *Serpyllastroides* Jalas & Kaleva (nom. illeg.)<br>b) Subsect. *Thymastrum* (Nyman ex Velen.) Jalas & Kaleva (comb. inval.) (*'Thymastra'*)<br>7. Sect. *Hyphodromi* (A. Kern.) Halácsy<br>a) Subsect. *Thymbropsis* Jalas & Kaleva (nom. nud.)<br>b) Subsect. *Fontanesii* Jalas & Kaleva (nom. nud.)<br>c) Subsect. *Serpyllastrum* H. del Villar<br>d) Subsect. *Subbracteati* (Klokov) Jalas<br>8. Sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth.<br>a) Subsect. *Isolepides* (Borbás) Halácsy<br>b) Subsect. *p seudopiperella* Jalas (*'p seudopiperellae'*)<br>c) Subsect. *Insulares* Jalas<br>d) Subsect. *Kotschyani* (Klokov) Jalas<br>e) Subsect. *Haussknechtii* Jalas & Kaleva (nom. nud.)<br>f) Subsect. *p seudomarginati* (H. Braun ex Borbás) Jalas<br>g) Subsect. *Alternantes* Klokov<br>h) Subsect. *Serpylla* (Briq.) d es.-Shost. | Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *Thymus*<br>2. Sect. *o rientales* Velen.<br>3. Sect. *Teucrioides* Jalas<br>4. Sect. *Mastichina* (Mill.) Benth.<br>5. Sect. *p seudothymbra* Benth.<br>Група 1 Група 2 Група 3<br>6. Sect. *Thymbropsis* Menitsky<br>7. Sect. *Saturejoides* Menitsky<br>8. Sect. *Serrulatus* Menitsky<br>9. Sect. *p iperella* Willk.<br>10. Sect. *Serpyllum* Benth.<br>a) Subsect. *Micantes* (Velen.) Menitsky<br>b) Subsect. *Serpyllastrum* H. del Villar<br>c) Subsect. *Isolepides* (Borbás) Halácsy<br>Група *T. striatus* Група *T. guberlinensis*<br>Група *T. pallasianus* Група *T. sipyleus*<br>d) Subsect. *Serpyllum*<br>Група *T. mongolicus* Група *T. mandshuricus*<br>Група *T. serpyllum* Група *T. sibiricus*<br>Група *T. baicalensis* Група *T. dahuricus*<br>Група *T. quinquaecostatus*<br>11. Sect. *Marginati* (A. Kern.) A. Kern.<br>a) Subsect. *Marginati*<br>Група *T. herba barona* Група *T. praecox*<br>Група *T. kotschyanus* Група *T. comosus*<br>Група *T. nummularius*<br>b) Subsect. *verticillati* (Klokov & d es.-Shost.) Menitsky<br>Група *T. marschallianus* Група *T. glabrescens* | Gen. *Thymus* L.<br>1. Sect. *Micantes* Velen.<br>2. Sect. *Mastichina* (Mill.) Benth.<br>3. Sect. *p iperella* Willk.<br>4. Sect. *Teucrioides* Jalas<br>5. Sect. *p seudothymbra* Benth.<br>a) Subsect. *p seudothymbra*<br>b) Subsect. *Anomali* (Rouy) R. Morales<br>6. Sect. *Thymus*<br>a) Subsect. *Thymastrum* (Nyman ex Velen.) R. Morales (*'Thymastra'*)<br>b) Subsect. *Thymus*<br>7. Sect. *Hyphodromi* (A. Kern.) Halácsy<br>a) Subsect. *Subbracteati* (Klokov) Jalas<br>b) Subsect. *Serpyllastrum* H. del Villar<br>c) Subsect. *Thymbropsis* Jalas ex R. Morales<br>8. Sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth.<br>a) Subsect. *Insulares* Jalas<br>b) Subsect. *Kotschyani* (Klokov) Jalas<br>c) Subsect. *p seudopiperella* Jalas<br>d) Subsect. *Isolepides* (Borbás) Halácsy<br>e) Subsect. *Alternantes* Klokov<br>f) Subsect. *p seudomarginati* (H. Braun ex Borbás) Jalas<br>g) Subsect. *Serpyllum* |

Натомість сюди Ю. Мєніцкий відносить всіх представників підсекції *Subbracteati* (секція *Hyphodromi*), а також деяких представників підсекцій *Kotschyani, Pseudomarginati* (секція *Serpyllum*) та *Angustifolii* (секція *Pseudothymbra*) системи J. Jalas та K. Kaleva. В підсекції *Isolepides* виділяються чотири групи близькоспоріднених видів (табл. 2). Типова підсекція *Serpyllum*, загалом, відповідає підсекції *Serpylla* (Scop.) Klokov & Des-Shost. в системі J. Jalas та K. Kaleva. Вона об'єднує сім груп споріднених видів (табл. 2).

Секцію *Marginati* Ю. Мєніцкий поділяє на дві підсекції (табл. 2). До типової підсекції *Marginati* належать п'ять груп споріднених видів, які J. Jalas та K. Kaleva [21] і J. Jalas [22] розглядають в складі секції *Serpyllum*. Підсекція *Verticillati* включає представників, споріднених з *T. pannonicus*. Тут, у свою чергу, виділяються дві групи видів (табл. 2), що об'єднують, відповідно, суберектні та псевдорепентні форми. На наш погляд, такий поділ на групи в межах підсекції *Verticillati* є досить умовним, оскільки її представники характеризуються значною пластичністю в будові пагонової системи. Як наслідок, в особин одного і того ж виду, залежно від умов оселища, може формуватись різний габітус. Яскравим прикладом є *T. pannonicus*. В системі Ю. Мєніцкого цей вид розглядається у вузькому розумінні, без включення до його складу форм *T. marschallianus* Willd. Як формальну ознаку для розмежування згаданих видів Ю. Мєніцкий наводить загальні особливості організації пагонової системи. Згідно з цією ознакою *T. pannonicus* s. str. характеризується псевдорепентним габітусом, а *T. marschallianus* – суберектним [7]. Як свідчать наші польові спостереження, а також дані літературних джерел [1], форми *T. marschallianus* можуть мати як суберектний, так і псевдорепентний, габітус. Тому ця ознака не є ефективною для розмежування таксонів *T. marschallianus* та *T. pannonicus*, що додатково підтверджує правомірність їх ототожнення. Таким чином, доцільно прийняти погляди J. Jalas [23] і розглядати видову назву *T. marschallianus* таксономічним синонімом назви *T. pannonicus*. Остання назва є пріоритетною і повинна бути прийнята відповідно до МКН.

Недоліки системи J. Jalas та K. Kaleva були усунуті в роботах R. Morales [31–34]. В одній із ранніх робіт [31] автор валідно опублікував нову номенклатурну комбінацію *T.* subsect. *Anomali* (Rouy) R. Morales, розділивши секцію *Pseudothymbra* Benth. на дві підсекції (табл. 2). У секції *Thymus* він виділяє дві підсекції; з них типова підсекція *Thymus* об'єднує групу видів, яку J. Jalas та K. Kaleva розглядали як підсекцію *Serpyllastroides* (табл. 2). В межах секції *Hyphodromi* (A. Kern.) Halácsy R. Morales [32] виділяє підсекцію *Thymbropsis* Jalas ex R. Morales, наводячи її діагноз; аналогічно до поглядів J. Jalas [22] тут також розрізняються ще дві підсекції (табл. 2) [33]. Підсекція *Thymbropsis* об'єднує представників підсекцій *Thymbropsis* Jalas et Kaleva та *Fontanesii* Jalas & Kaleva системи J. Jalas та K. Kaleva [21]; також сюди включається *T. laconicus* Jalas, який J. Jalas [22] відносить до підсекції *Serpyllastrum*. В складі підсекції *Subbracteati* розглядаються, відповідно,

представники підсекції *Angustifolii* (H. del Villar) Jalas & Kaleva (секція *Pseudothymbra*), додатково тут наводяться два види, які J. Jalas [22] розглядає у підсекції *Isolepides* (секція *Serpyllum*). Деякі види переносяться із підсекції *Subbracteati* у підсекцію *Serpyllastrum*. В склад останньої включаються також всі представники підсекції *Haussknechtii* Jalas & Kaleva, яку J. Jalas та K. Kaleva розглядали в складі секції *Serpyllum*. Відповідно, в межах секції *Serpyllum* R. Morales, як і J. Jalas [22], виділяє сім підсекцій (табл. 2). Об'єми цих підсекцій у системах R. Morales та J. Jalas – K. Kaleva майже ідентичні. Секції *Micantes, Mastichina* та *Piperella* за видовим складом тотожні в обох системах, тоді як секція *Teucrioides* в системі R. Morales уже не монотипна, а включає три види [33]. Єдиного представника підроду *Coridothymus* автор розглядає в складі роду *Thymbra* [31].

Побудовані на основі морфологічних ознак, сучасні системи роду *Thymus*, що представлені у роботах J. Jalas і K. Kaleva [21], J. Jalas [22], Ю. Мєніцкого [6, 7] та R. Morales [31–34], є дуже відмінними в трактуванні об'єму певних надвидових таксонів. Це залежить від ознак, яким автори надають вирішального значення для характеристики тих чи інших груп видів. Кардинально різними у цих системах є погляди стосовно об'єму секцій *Hyphodromi* та *Serpyllum.* В системах J. Jalas – K. Kaleva та R. Morales, які широко використовуються у найновіших таксономічних ревізіях роду [10, 34], ці групи, вірогідно, не є монофілетичними, а становлять собою гетерогенні конгломерати, що не відображають чітко напрямки еволюції у межах роду. В цьому випадку, напевно, більш правильними є погляди Ю. Мєніцкого, хоча їх також не можна вважати остаточними. Запропоновані автором діагностичні ознаки будови чашечки квітки, яким, поряд з іншими, надається провідна (а іноді і вирішальна) роль для розмежування секцій, є досить консервативними і однаково еволюціонують у споріднених груп видів. Тому обґрунтованою є позиція автора щодо розмежування секцій *Serpyllum* і *Marginati*, які є дериватами предків із двох рівновікових груп, відповідно секцій *Pseudothymbra* та *Thymus* [6, 7]. З цих же причин вважаємо правомірним і повне розформування Ю. Мєніцким секції *Hyphodromi*.

Можливо, чітке розуміння напрямків еволюції в межах роду *Thymus* та побудову довершеної його системи принесе використання молекулярно-генетичних методів досліджень, які значно поширились в останнє десятиліття. Стосовно роду *Thymus* поки що є невелика кількість досліджень у цьому напрямку [14, 17], тому робити остаточні висновки зарано. Однак уже сьогодні молекулярно-генетичними методами підтверджена чітка відособленість виду *T. capitatus* від решти представників роду *Thymus* та правомірність віднесення його до роду *Thymbra* [14].

Як підсумок цього огляду, вважаємо за необхідне навести також деякі критичні зауваження стосовно номенклатури надвидових таксонів, які прийняті в сучасних системах роду *Thymus*. J. Jalas [22], а згодом і інші дослідники [10, 31, 33, 34], назви секцій *Mastichina* та *Serpyllum*, запропоновані G. Bentham [11], цитують наступним

чином: *T.* sect. *Mastichina* (Mill.) Benth. та *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth. Подане в дужках скорочення прізвища автора, згідно з МКН, є посиланням на базионіми назв секцій, якими є назви таксонів, запропоновані P. Miller: *Mastichina* Mill. 1754, Gard. d ict. Abr. ed. 4, 2: 332 та *Serpyllum* Mill. 1754, Gard. d ict. Abr. ed. 4, 3: 286 відповідно. В оригінальній роботі G. Bentham [11] немає жодного посилання на ці базионіми P. Miller. Тому назви секцій, на перший погляд, слід приписувати G. Bentham і наводити їх як *T.* sect. *Mastichina* Benth. та *T.* sect. *Serpyllum* Benth. ц е робить і сам автор у більш пізній публікації [12]; аналогічно цитується секція *Serpyllum* і у роботі Ю. Мєніцкого [6]. Втім, незважаючи на те, що назви секцій, опубліковані G. Bentham як назви нових таксонів, їх все ж потрібно розглядати як нові комбінації, оскільки існують потенційні базионіми (назви, запропоновані P. Miller), які застосовувалися до тих самих таксонів (МКН: ст. 41.4). Тому правильною є позиція J. Jalas [22] і назви секцій слід цитувати як *T.* sect. *Mastichina* (Mill.) Benth. та *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth.

Однак назва *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth. 1834, Labiat. Gen. Spec.: 340 опублікована пізніше від аналогічної назви таксону того ж рангу *T.* sect. *Serpyllum* (Pers.) d uby, 1828, Bot. Gall., pars prima: 372. На цю особливість вперше звернув увагу Ю. Мєніцкий в обробці роду *Thymus* у «Флорі європейської частини СРСР» [8]. У цій роботі автор помилково вважає назви *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth. та *T.* sect. *Serpyllum* (Pers.) d uby (Ю. Мєніцкий наводить як *T.* sect. *Serpyllum* (Pers.) d C) омонімами [8, с. 194], тобто назвами, що пишуться однаково, але ґрунтуються на різних номенклатурних типах (МКН: ст. 53.1). Тоді використання назви *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth., згідно з МКН, є неприпустимим, оскільки вона виступає більш пізнім омонімом і тому незаконна (ст. 53.4); назва *T.* sect. *Serpyllum* (Pers.) d uby не може використовуватись як назва секції, що замінює попередню назву, оскільки, за визначенням омоніма (ст. 53.1), ґрунтується на іншому типі, відмінному від типу *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth. Для вирішення цієї номенклатурної проблеми Ю. Мєніцкий, діючи відповідно до МКН, замінює назву секції *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth. на *T.* sect. *c amptodromi* (A. Kern.) A. Kern. [8, с. 194]. ц е призводить, у свою чергу, до заміни назви підсекції *T.* subsect. *Serpyllum* на пріоритетну, у цьому випадку, назву *T.* subsect. *Serpylla* (Briq.) d es.-Shost. [8, с. 198].

Насправді, назви *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth. та *T.* sect. *Serpyllum* (Pers.) d uby ґрунтуються на одному і тому ж номенклатурному типі. Справа в тому, що в розумінні J. d uby [16], як і в розумінні G. Bentham [11], *T.* sect. *Serpyllum* об'єднує, загалом, ті ж самі види, що і безрангова група * *Serpyllum* Pers. 1807, Syn. Pl. 2: 130, запропонована C. Persoon [38]. J. d uby біля назви *T.* sect. *Serpyllum* навіть цитує скорочення прізвища «Pers.», яке виступає непрямим посиланням на базионім *T. Serpyllum* Pers. і робить валідним оприлюднення нової комбінації *T.* sect. *Serpyl lum* (Pers.) d uby (МКН: ст. 38.14; чт. 41.3). Всі ці підрозділи роду *Thymus*, запропоновані C. Persoon, J. d uby та G. Bentham, включають до свого складу *T. serpyllum* L.,

номенклатурний тип якого одночасно слід розглядати в якості номенклатурного типу назви кожного з цих підрозділів (МКН: ст. 22.6). Таким чином, назви секцій *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth. та *T.* sect. *Serpyllum* (Pers.) Duby, що ґрунтуються на одному і тому ж номенклатурному типі, є не омонімами, а ізонімами. Згідно з МКН (ст. 6.3, Примітка 2), більш пізній ізонім ігнорується, а найбільш ранній (тобто *T.* sect. *Serpyllum* (Pers.) Duby) має номенклатурний статус. Тому пропозиція Ю. Мєніцкого стосовно заміни назви секції *Serpyllum* на *Camptodromi* є неправомірною. Назва секції повинна бути збережена і наводитись не як *T.* sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth., а як *T.* sect. *Serpyllum* (Pers.) Duby. Повинна зберігатись також і назва підсекції *T.* subsect. *Serpyllum*.

Інший випадок спостерігається із застосуванням назви підрозділу роду *Thymus* – *Thymbropsis*. Ю. Л. Мєніцкий [6] описав під цією назвою таксон в ранзі секції: *T.* sect. *Thymbropsis* Menitsky, 1973, Бот. журн. 58, 6: 798. При цьому автор позначив *T. broussonettii* Boiss. як тип цієї назви. Пізніше R. Morales [32] описав таксон в ранзі підсекції: *T.* subsect. *Thymbropsis* Jalas ex R. Morales, 1989, Anales Jard. Bot. Madrid, 45(2): 562 з номенклатурним типом *T. maroccanus* Ball. В цьому випадку, незалежно від того, що ранги таксонів різні, назва *T.* subsect. *Thymbropsis* Jalas ex R. Morales є більш пізнім омонімом назви *T.* sect. *Thymbropsis* Menitsky і повинна бути відхилена як незаконна назва (МКН: ст. 21.1, Примітка 1; ст. 53.4). Тому для таксону, описаного R. Morales в ранзі підсекції, необхідно запропонувати нову назву, типом якої буде *T. maroccanus* (МКН: ст. 6.11; ст. 7.4).

**Список використаної літератури**


1. *Гогина Е. Е.* Изменчивость и формообразование в роде Тимьян / Е. Е. Гогина. –М.: Наука, 1990. – 208 с.
2. *Клоков М.* Чебреці України / М. Клоков, Н. Десятова-Шостенко // Вісник Київ. ботан. саду. – 1932. – Вип. 16. – С. 77–97.
3. *Клоков М. В.* Чебрецы европейской части СССР / М. В. Клоков, Н. А. Десятова-Шостенко // Учен. зап. Харк. держ. унів. – 1938. – № 14. – С. 281–310.
4. *Клоков М. В.* Род 1299. Тимьян – *Thymus* L. / М. В. Клоков // Флора СССР / гл. ред. Б. К. Шишкин. – Т. 21 / под ред. В. Л. Комарова. – Москва [и др.]: Изд.-во АН СССР, 1954. – С. 470–591.
5. *Клоков М. В.* Расообразование в роде тимьянов – *Thymus* L. на территории Советского Союза / М. В. Клоков. – Киев: Наукова думка, 1973. – 190 с.
6. *Меницкий Ю. Л.* Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. *(Labiatae)*. I / Ю. Л. Меницкий // Бот. журн. – 1973. – Т. 58, № 6. – С. 794–805.
7. *Меницкий Ю. Л.* Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. *(Labiatae)*. II / Ю. Л. Меницкий // Бот. журн. – 1973. – Т. 58, № 7. – С. 988–994.
8. *Меницкий Ю. Л.* Род 35. Тимьян – *Thymus* L. / Ю. Л. Меницкий // Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан. А. Федоров. – Т. 3 / ред. Ю. Л. Меницкий. – Ленинград: Наука, 1978. – С. 191–204.
9. *Шостенко-Десятова Н. О.* До питання про філогенію видів роду *Thymus* L. підсекції *Serpylla* Briquet / Н. О. Шостенко-Десятова // Уч. зап. Харк. держ. унів. – 1936. – Кн. 6–7. – С. 287–304.

10. *Bartolucci F.* Verso una revisione biosistematica del genere *Thymus* L. (*Lamiaceae* Martinov) in Italia: considerazioni nomenclaturali, sistematiche e criticità tassonomica / F. Bartolucci // Ann. Bot. (Roma). – 2010. – Suppl. 2009. – P. 135–148.
11. *Bentham G.* Labiatarum genera et species / G. Bentham. – London: J. Moyes, 1832–1836. – LXVIII, 783 p.
12. *Bentham G.* XXXV. *Thymus* Linn. / G. Bentham // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis… (DC.): [in 17 part.]. – Parisii: Treuttel et Würtz, 1824–1873. – Pars 12. – 1848. – P. 197–208.
13. *Borbás V.* Symbolae ad Thymos Europae mediae, praecipue Hungariae cognoscendos / V. Borbás // Math. Term. Közlem. – 1890. – V. 24. – P. 37–116.
14. *Bräuchler C.* Molecular phylogeny of *Menthinae* (*Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae*) – taxonomy, biogeography and conflicts / C. Bräuchler, H. Meimberg, G. Heubl // Mol. Phylogenet. Evol. – 2010. – V. 55, iss. 2. – P. 501–523.
15. *Briquet J.* 108. *Coridothymus* Reichb. f., 109. *Thymus* L. / J. Briquet // Die natürlichen Pflanzenfamilien. – Bd. 4, Abt. 3 a. – Leipzig: W. Engelmann, 1897. – S. 310–313.
16. *Duby J. E.* Aug. Pyrami de Candolle Botanicon gallicum: [in 2 part.] / J. E. Duby. – Ed. 2. – Paris: Desray, 1828–1830. – Pars 1. – 1828. – P. I–XII, I–LVIII, 1–544.
17. *Federici S.* DNA barcoding to analyse taxonomically complex groups in plants: the case of *Thymus* (*Lamiaceae*) / S. Federici, A. Galimberti, F. Bartolucci [et al.] // Bot. J. Linn. Soc. – 2013. – V. 171, iss. 4. – P. 687–699.
18. *Guşuleac M.* Genul 480. *Thymus* L. / M. Guşuleac // Flora Republicii populare Romîne / red. pr. T. Săvulescu. – T. 8 / red. E. I. Nyárády. – Bucureşti: Editura Academiei Republicii populare Romîne, 1961. – P. 301–334.
19. *Hegnauer R.* Beitrag zur chemischen und morfologischen Kenntnis der schweizerischen Thymusformen / R. Hegnauer // Ber. Schweiz. Bot. Ges. – 1948. – Bd. 48. – S. 391–462.
20. *International* Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code), Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011 [Електронний ресурс] / ed. by J. McNeill, F. R. Barrie, W. R Buck [et al.]. – Bratislava, 2012. – Режим доступу: http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php.
21. *Jalas J.* Supraspezifische Gliederung und Verbreitungstypen in der Gattung *Thymus* L. *(Labiatae)* / J. Jalas, K. Kaleva // Feddes Repert. – 1970. – Bd. 81. – S. 93–106.
22. *Jalas J.* Notes on *Thymus* L. *(Labiatae)* in Europe I. Supraspecific classification and nomenclature / J. Jalas // Bot. J. Linn. Soc. – 1971. – V. 64, iss. 2. – P. 199–215.
23. *Jalas J.* Notes on *Thymus* L. *(Labiatae)* in Europe II. Comments on species and subspecies / J. Jalas // Bot. J. Linn. Soc. – 1971. – V. 64, iss. 3. – P. 247–271.
24. *Jalas J.* 36. *Thymus* L. & 37. *Coridothymus* Reichb. fil. / J. Jalas // Flora of Turkey / ed. by P. H. Davis. – V. 7. – Edinburgh: Univ. Press, 1982. – P. 349–382.
25. *Kerner A.* Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgends. LXXI / A. Kerner // Österr. Bot. Z. – 1874. – Jg. 24, № 6. – S. 182–185.
26. *Kerner A.* Schedae ad Floram exsiccatam Austro-Hungaricam / A. Kerner. – Fasc. 1. – Vindobonae: A. Eurich, 1881. – [1], 136, [3] p.
27. *Lamarck J.-B. de.* Flore française: [in 5 t.] / J.- B. de Lamarck, A. P. de Candolle. – 3d ed. – Paris, 1805–1815. – V. 3. – 1805. – 731 p.
28. *Linnaeus C.* Species plantarum: [in 2 t.] / C. Linnaeus. – Holmiae: L. Salvii, 1753. – V. 2. – P. 561–1200, [1–31].
29. *Lyka K. Thymus* L. / K. Lyka, H. Gams // Illustrierte Flora von Mitteleuropa / G. Hegi. – Bd. 5, Tl. 4. – München: J. F. Lehmann, 1927. – S. 2306–2327.
30. *Machule M.* Österreichs *Thymus*-Sippen / M. Machule // Phyton. – 1963. – Bd. 10. – S. 128–144.
31. *Morales R.* Taxonomía de los géneros *Thymus* (excluida la sección *Serpyllum*) y *Thymbra* en la península Ibérica / R. Morales // Ruizia. – 1986. – V. 3. – P. 1–324.

32. *Morales R. Thymus neurophyllus* (Rech. fil.) R. Morales, comb. nov. / R. Morales // Anales Jard. Bot. Madrid. – 1989. – V. 45(2). – P. 562.
33. *Morales R.* Synopsis of the genus *Thymus* L. in the Mediterranean area / R. Morales // Lagascalia. – 1997. – V. 19(1–2). – P. 249–261.
34. *Morales R.* 21. *Thymus* L. / R. Morales // Flora iberica: plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares / ed. by S. Castroviejo [et al.]. – Madrid: Real Jardín Botánico, 1986–. – (1. Flora Península Ibérica). V. 12: Verbenaceae–Labiatae–Callitrichaceae. – 2010. – P. 349–409.
35. *Nyman C. F.* Sylloge florae Europaeae / C. F. Nyman. – Oerebroae: N. M. Lindh, 1854–1855. – XXII, 441, [1] p.
36. *Nyman C. F.* Conspectus florae Europaeae / C. F. Nyman. – Örebro Sueciae: Typis Officinae Bohlinianae, 1878–1882. – [6], 858 p.
37. *Pawłowski B.* Observationes ad *Thymos* polonicos et nonnulus ucrainicos pertinentes / B. Pawłowski // Fragm. Flor. et Geobot. – 1966. – Ann. 12 (4). – P. 387–412.
38. *Persoon C. H.* Synopsis plantarum: [in 2 part.] / C. H. Persoon. – Parisiis Lutetiorum, 1805–1807. – Pars 2. – 1807. – 657, [2] p.
39. *Ronniger K.* Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Thymus* L. I. 1. Die britischen Arten und Formen / K. Ronniger // Feddes Repert. – 1924. – Bd. 20. – S. 321–332.
40. *Ronniger K.* Beiträge zur Kenntnis der *Thymus*-Flora der Balkanhalbinsel / K. Ronniger // Feddes Repert. – 1924. – Bd. 20. – S. 334–336, 385–390.
41. *Ronniger K.* Bestimmungstabelle für die *Thymus*-Arten des Deutschen Reiches / K. Ronniger // Ber. Bayer. Bot. Ges. – 1954. – Bd. 30. – S. 103–108.
42. *Scopoli I. A.* Flora Carniolica: [in 2 t.] / I. A. Scopoli. – 2d ed. – Vindobonae: J. P. Krauss, 1772. – V. 1. – [72], 448 p.
43. *Velenovský J.* Nachträge zur Flora von Bulgarien / J. Velenovský // Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl. – 1903. – S. 1–28.
44. *Velenovský J.* Vorstudien zu einer Monographie der Gattung *Thymus* L. / J. Velenovský // Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2. – 1906. – Bd. 19. – S. 271–287.
45. *Willkomm M.* D. *Thymus* L., DI. *Coridothymus* Rchb. f. / M. Willkom // Prodromus florae hispanicae: [in 3 vol.] / M. Willkom, J. Lange. – Stuttgartiae: E. Schweizerbart, 1861–1880. – V. 2. – 1870. – P. 399–408.

Стаття надійшла до редакції 20.06.13

**В. А. Начычко**
Львовский национальный университет имени Ивана Франко,
кафедра ботаники,
ул. Грушевского, 4, Львов, 79005, Украина

## ОБЗОР СИСТЕМ РОДА *THYMUS* L. (*LABIATAE* JUSS.)

**Резюме**
Приведен критический обзор систем рода *Thymus* L., предложенных с момента валидного опубликования родового названия К. Линнеем (1753). Выяснено, что, несмотря на длительный период исследования представителей рода, в настоящее время нет совершенной системы, которая бы четко отражала направления эволюции в пределах рода *Thymus*. Высказываются некоторые соображения по поводу номенклатурных вопросов.
**Ключевые слова:** *Thymus* L., филогенетическая система, таксономия, номенклатура.

**V. O. Nachychko**
Ivan Franko National University of Lviv,
Department of Botany,
4, Hrushevskiy Str., Lviv, 79005, Ukraine

## SURVEY OF THE SYSTEMS OF GENUS *THYMUS* L. (*LABIATAE* JUSS.)

**Summary**
The paper contains a critical survey of the systems of genus *Thymus* L. proposed since the date of generic name's valid publication by C. Linnaeus (1753). It was found that, despite the long period of studies of the genus representatives today, there is no perfect system reflected clearly the evolutionary trends within genus *Thymus*. Some considerations on the questions of nomenclature are made.
**Key words:** *Thymus* L., phylogenetic system, taxonomy, nomenclature.

# БІОХІМІЯ

УДК 577.152.31:591.33:591.35:599.322.2

**А. М. Андриевский**[1], канд. биол. наук, доцент,
**Ю. Н. Олейник**[2], канд. биол. наук, доцент
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
[1] – кафедра генетики и молекулярной биологии,
[2] – кафедра зоологии;
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина,
e-mail: andriev_scar@mail.ru

# МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ФОРМЫ КАРБОКСИЭСТЕРАЗ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ СУСЛИКА КРАПЧАТОГО *SPERMOPHILUS SUSLICUS* (GULD.) В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ И РАННИЙ ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ

В ходе проведения исследований получены данные о распределении групп карбоксиэстераз в цельной крови, печени, сердце, желудке, кишечнике, щитовидной железе, головном мозге, семеннике (яичнике), придатке семенника. Установлена локализация, характер проявления и видоспецифичность карбоксиэстераз в отдельных органах эмбрионов и детёнышей крапчатого суслика в эмбриональный и ранний постнатальный период.
**Ключевые слова:** эстеразы, эмбриональное развитие, раннее постнатальное развитие, *Spermophilus suslicus*.

Крапчатый суслик относится к незрелорождающим млекопитающим, у детёнышей которых формирование многих морфофункциональных характеристик оказывается незавершённым. В результате этого фаза постнатального развития до полового созревания подразделяется ещё на два, а у некоторых видов млекопитающих (малая пищуха) даже на три периода [6, 11, 13]. Согласно классификации И. А. Аршавского [4] эти этапы можно отнести к раннему постнатальному периоду и периоду от начала реализации антигравитационных реакций до наступления половозрелости. Первый период характеризуется переходом от внутриутробного развития к наземно-воздушному существованию. Во втором – осуществляется полная перестройка пищевых связей, изменяются формы поведения, увеличивается двигательная активность, далее происходит расселение молодых особей.

Приспособление организма в постнатальный период к окружающей среде предполагает, в соответствии с принципом системности, способность к динамичному изменению, как отдельных систем органов, так и параметров отдельных органов при изменении среды обитания [8–10, 16]. В этих условиях изменения метаболической активности тканей могут быть особенно заметны. Некоторые ферменты, очевидно, отсутствуют у эмбрионов (их не удаётся обнаружить) и появляются в постнатальный период в различных органах в разное время [7]. Значительны и различия между отдельными органами, обусловленные различием их функций, соста-

© А. М. Андриевский, Ю. Н. Олейник, 2013 

вом и активностью тканеспецифичных агентов, обеспечивающих метаболическую активность тканей этих органов [2, 3, 15].

Отсутствие сведений относительно разнообразия тканеспецифичных ферментов в эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды развития представителей рода *Spermophilus* (*Citellus*) определило цель данной работы – изучить полиморфизм карбоксиэстераз крапчатого суслика *Spermophilus suslicus*.

**Материал и методы исследования**

Исходным материалом служили ткани и органы 20 эмбрионов и детёнышей суслика крапчатого: цельная кровь, печень, сердце, желудок, кишечник, щитовидная железа, головной мозг, семенник (яичник), придаток семенника.

Для разделения карбоксиэстераз кислой природы в работе использовали метод щелочного электрофореза в полиакриламидном геле с помощью аппарата для электрофореза с вертикально расположенными пластинами [1, 14]. Путём проведения реакции одновременного азосочетания нафтолов с прочным синим идентифицировали молекулярные формы тканевых карбоксиэстераз. Индивидуальный анализ тканей, полученных от разных особей, проводили не объединяя их в одной пробе.

Для получения экстрактов 100 – 200 *мг* навески ткани или органа гомогенизировали в 600 – 1 200 *мкл* буфера (соотношение 1 : 6) глицин-*NaOH* 0,1 *M* (*pH* = 9,0) + 1 *%* тритона *X*-100. Гомогенаты центрифугировали в течение 15 *мин* при 10 000 *g*. Надосадочную жидкость собирали и хранили в морозильной камере. Полученные экстракты использовали для электрофоретического разделения содержащихся в них карбоксиэстераз.

Разделяющая фаза носителя представляла собой пластинчатый блок (140 × 120 × 1 *мм*) с концентрацией полиакриламидного геля 10 *%*. Для приготовления геля использовали реактивы фирмы “*Reanal*”.

Полученные экстракты вносили в промытые электродным буфером слоты в объёме 20 *мкл* с добавкой 5 *мкл* 60 *%* раствора сахарозы с 0,01 *%* бромфеноловим синим, применяемым в качестве лидирующего красителя. Сразу после нанесения проб на стартовую поверхность геля устанавливали электрический ток силой 5 *мА* (на 10 *мин*) и 10 *мА* (на 20 *мин*), затем 20 *мА* в расчёте на один гелевый блок. После достижения красителем финишного уровня (через 3–4 часа) электрофорез прекращали, высвобождали гелевые блоки, многократно отмывали их от «внутреннего» буфера (исходное значение *pH* = 8,9) и использовали для гистохимического выявления карбоксильных эстераз. После нейтрализации внутригелевой среды каждый отдельный блок выдерживали в 50 *мл* нейтрального буфера в течение 10 – 15 *мин*.

Инкубационную среду для фиксированных в геле ферментов готовили на 0,1 *M* фосфат-фосфатном буфере (*pH* = 7,4). Каждую гелевую пластину помещали в

пенопластовую кювету и заливали 50 *мл* буфера, содержащего смеси субстратов в количестве 25 *мг* соответственно, а также прочный синий *RR* в количестве 50 *мг*.

Использовали два вида субстрата: $\alpha$-нафтилацетат и $\beta$-нафтилацетат. Различия в окраске продуктов реакции азосочетания нафтолов с диазонием дали возможность идентифицировать изучаемые карбоксиэстеразы по их стереохимической субстратной специфичности.

Все субстраты, а также прочный синий перед введением в буфер растворяли в 100 *мкл* диметилформамида. Реакции гидролиза субстрата и одновременного азосочетания при +25 *°С* длились в течение одного часа. После экспозиции реакционные смеси удаляли, а гели многократно промывали дистиллированной водой и, в случае необходимости, очищали от мелкодисперсного осадка азокрасителя с помощью мягкой кисти.

Отмытые гелевые блоки сканировали, а затем денситометрировали и обрабатывали с помощью компьютерной программы – анализатора изображений спектров «*АнаИС*» [12]. Оптическую плотность (*Od*) ферментных фракций, отражающую количество конечного продукта реакции (азокрасителя) в зоне локализации фермента в гелевом блоке, выражали в относительных единицах. О степени выраженности, или экспрессивности изучаемых эстераз судили по интенсивности окраски наблюдаемых полос на электрофореграмме.

По коэффициенту относительной электрофоретической подвижности (*Rf*) полученные спектры тканевых карбоксиэстераз разделяли на три основные группы. Группу, обладающую наибольшей электрофоретической подвижностью (дальше всех располагается от линии «старта»), обозначали под № 1 (её нижняя граница достигает от 0,510 и выше), а фракции эстераз, прошедшие наименьший путь – как № 3 (до 0,250). В рамках этой группы электрофоретические фракции образуют две подгруппы: первая – с нижней границей до 0,130, и вторая – до 0,250. Между первой и третьей *Rf*-группами располагается комплекс фракций карбоксиэстераз № 2 (0,260 – 0,500).

Все операции, связанные с препарированием подопытных животных, проводили соблюдая этические нормы обращения с животными.

**Результаты исследования и обсуждение**

В натальный период развития на стадии плода нами были взяты пробы только печени и головного мозга. Установлено, что ткань этих органов содержит следовые количества карбоксиэстераз: головной мозг содержал минимальные количества $\alpha$-фильных карбоксиэстераз, печень – следы ферментов двух типов – $\alpha$- и $\beta$-фильных карбоксиэстераз.

Несмотря на крайне слабую выраженность ферментов в печени плода и у половозрелых особей, здесь обнаружены все три группы фракций, различающиеся по коэффициенту подвижности (*Rf*): группа № 1 – от 0,560 до 0,590; № 2 – от

0,320 до 0,340; № 3 – от 0,038 до 0,140 (рис. 1; табл. 1). В то же время в головном мозге плода обнаружены следы всех трёх *r f*-групп, тогда как у половозрелых особей [3] – всего одна (самая медленно подвижная) группа эстераз (рис. 1; табл. 1, 2).

Наибольшим числом фракций характеризуются группы самых «медленных» эстераз. В них количество фракций варьирует от 2-х (№ 3) до трёх (№ 1). электрофоретический спектр группы № 2 представлен всего одной фракцией карбоксиэстераз. Общее разнообразие спектров карбоксиэстераз в натальный период на стадии плода представлено 5-ю фракциями в печени и 4-мя – в головном мозге.

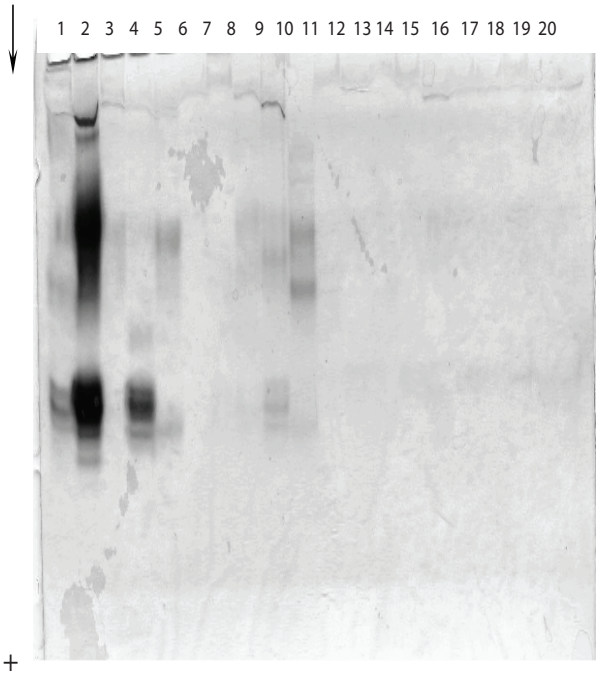



Рис. 1. **электрофоретический спектр карбоксиэстераз органов и тканей взрослой самки и эмбрионов суслика крапчатого:** Субстраты: $\alpha$-нафтилацетат + $\beta$-нафтилацетат; 1 – кровь; 2 – печень; 3 – сердце; 4 – желудок; 5 – кишечник; 6 – щитовидная железа; 7 – головной мозг; 8 – яичник; 9 – плацента; 10 – поджелудочная железа; 11 – головной мозг эмбриона № 1; 12 – печень эмбриона № 1; 13 – головной мозг эмбриона № 2; 14 – печень эмбриона № 2; 15 – печень эмбриона № 3; 16 – печень эмбриона № 4; 17 – печень эмбриона № 5; 18 – печень эмбриона № 6; 19 – печень эмбриона № 7; 20 – печень эмбриона № 8.

экспрессивность изоформ плода по сравнению с взрослой особью выражена слабо. В печени она составляет до 0,331 единицы оптической плотности, что значительно меньше, чем у половозрелых особей [3]. При этом показатели экспрессивности эстераз головного мозга (до 0,271) сопоставимы с соответствующими значениями у половозрелых особей (рис. 1).

Таблица 1

**Характеристика изоформ карбоксиэстераз у крапчатого суслика натального и раннего постнатального периодов по коэффициенту относительной электрофоретической подвижности (*Rf*)**

| Ткани, органы | Группы по *Rf* | Натальный период (*n* = 8) (*min – max*) | Постнатальный период (*n* = 12) | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | 14 сутки (*min – max*) | 21 сутки (*min – max*) | 25 сутки (*min – max*) |
| Кровь | 1 | – | 0,580 – 0,670 (1) | 0,580 – 0,590 (1) | 0,630 – 0,957 (1) |
| | 2 | | 0,280 – 0,460 (3) | 0,270 – 0,400 (2) | – |
| | 3 | | 0,072 – 0,210 (2) | 0,034 – 0,170 (3) | 0,170 – 0,180 (1) |
| Печень | 1 | 0,560 – 0,590 (1) | 0,550 – 0,700 (4) | 0,520 – 0,610 (3) | 0,540 – 0,630 (5) |
| | 2 | 0,320 – 0,340 (1) | 0,280 – 0,400 (3) | 0,320 – 0,370 (2) | – |
| | 3 | 0,046 – 0,140 (3) | 0,190 – 0,210 (2) | 0,170 – 0,210 (2) | 0,150 (1) |
| Сердце | 1 | – | 0,610 (1) | 0,580 – 0,600 (1) | 0,620 – 0,650 (1) |
| | 2 | | 0,280 (1) | 0,270 (1) | – |
| | 3 | | 0,190 – 0,200 (1) | 0,120 – 0,180 (2) | 0,190 (1) |
| Желудок | 1 | – | 0,590 – 0,600 (1) | 0,540 – 0,610 (3) | 0,590 – 0,640 (2) |
| | 2 | | 0,280 (1) | 0,290 – 0,380 (2) | – |
| | 3 | | 0,190 (1) | 0,170 – 0,220 (2) | 0,180 (1) |
| Кишечник | 1 | – | 0,600 – 0,610 (1) | 0,600 – 0,650 (2) | 0,670 – 0,680 (1) |
| | 2 | | 0,270 – 0,460 (3) | 0,290 – 0,460 (3) | – |
| | 3 | | 0,068 – 0,210 (4) | 0,170 – 0,220 (3) | 0,190 – 0,200 (1) |
| Головной мозг | 1 | 0,580 – 0,590 (1) | – | – | – |
| | 2 | 0,340 (1) | 0,270 (1) | 0,270 – 0,380 (2) | – |
| | 3 | 0,038 – 0,130 (2) | 0,190 (1) | 0,062 – 0,190 (3) | 0,190 (1) |
| Половые железы | 1 | – | – | – | – |
| | 2 | | 0,280 (1) | 0,270 – 0,350 (2) | – |
| | 3 | | 0,170 – 0,180 (1) | 0,180 – 0,190 (1) | 0,190 (1) |
| Придаток семенника | 1 | – | – | – | – |
| | 2 | | 0,280 (1) | | – |
| | 3 | | 0,180 (1) | | 0,190 (1) |

Примечание: «–» – данные отсутствуют; в скобках указано число фракций карбоксиэстераз.

В ранний постнатальный период (14-е сутки), в период молочного вскармливания наличие карбоксиэстераз установлено во всех исследованных нами органах и тканях детёнышей (рис. 2).

В крови, печени, сердце, желудке и кишечнике детёнышей на этом этапе постнатального развития обнаружены все три *Rf*-группы эстераз. В головном мозге, семенниках, придатках семенников на электрофореграммах установлено присутствие 2-х более медленных групп карбоксиэстераз: второй и третьей. Более подвижных фракций из группы № 1, отмеченных для позднего натального периода (на стадии плода) в этих органах, обнаружено не было.

Диапазоны коэффициента подвижности (*Rf*) для всех трёх групп у детёнышей в возрасте 14-ти суток (рис. 2) примерно совпадают с таковыми взрослых половозрелых особей.

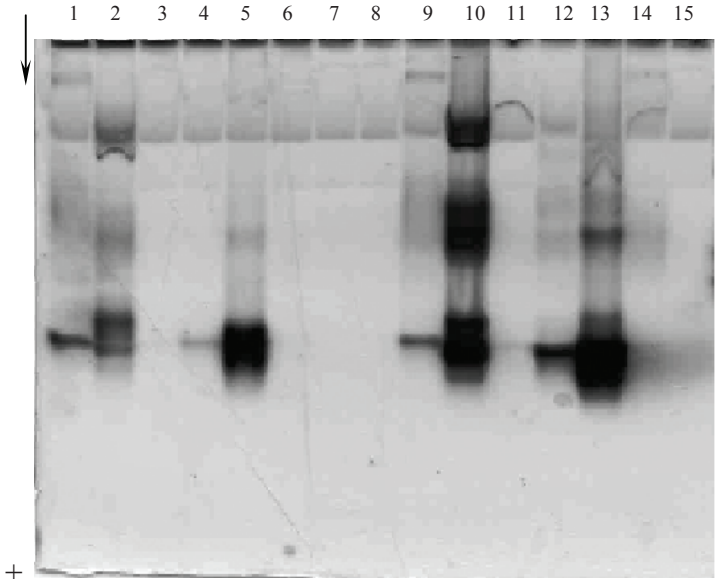



Рис. 2. **Электрофоретический спектр карбоксиэстераз органов и тканей детёнышей суслика крапчатого в возрасте 14-ти (♂ – № 2) и 21-ых суток (♀ – № 4):** Субстраты: $\alpha$-нафтилацетат + $\beta$-нафтилацетат; 1 – кровь, ♂; 2 – печень, ♂; 3 – сердце, ♂; 4 – желудок, ♂; 5 – кишечник, ♂; 6 – головной мозг, ♂; 7 – семенник, ♂; 8 – придаток семенника, ♂; 9 – кровь, ♀; 10 – печень, ♀; 11 – сердце, ♀; 12 – желудок, ♀; 13 – кишечник, ♀; 14 – головной мозг, ♀; 15 – яичник, ♀.

Не отличаются детёныши от взрослых особей и количественным составом отдельных групп фракций карбоксиэстераз. Так, в группах № 2 и 3 количество фракций варьирует соответственно от 1 до 3-х и от 1 до 4-х. И только в группе самых «быстрых» фракций, количество последних скорее ближе к таковому половозрелых самок (1–4), нежели самцов.

Таблица 2

**Характеристика изоформ карбоксиэстераз у крапчатого суслика натального и постнатального периодов по показателям экспрессивности ферментных фракций (*Od*)**

| Ткани, органы | Группы по *Rf* | Натальный период (*n* = 8) (*min – max*) | Постнатальный период (*n* = 12) | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | 14 сутки (*min – max*) | 21 сутки (*min – max*) | 25 сутки (*min – max*) |
| Кровь | 1 | – | 0,127 – 1,390 (1) | 1,150 – 1,270 (1) | 0,957 – 1,140 (1) |
| | 2 | | 0,330 – 0,479 (3) | 0,205 – 0,425 (2) | – |
| | 3 | | 0,176 – 0,450 (2) | 0,285 – 0,523 (3) | 0,555 – 0,674 (1) |
| Печень | 1 | 0,129 – 0,213 (1) | 0,588 – 2,110 (4) | 1,750 – 3,910 (3) | 0,740 – 1,610 (5) |
| | 2 | 0,222 – 0,304 (1) | 0,315 – 0,796 (3) | 0,543 – 3,070 (2) | – |
| | 3 | 0,197 – 0,331 (3) | 0,425 – 1,020 (2) | 0,660 – 2,420 (2) | 0,552 – 1,090 (1) |
| Сердце | 1 | – | 0,208 (1) | 0,236 – 0,406 (1) | 0,369 – 0,533 (1) |
| | 2 | | 0,184 (1) | 0,233 (1) | – |
| | 3 | | 0,284 – 0,379 (1) | 0,272 – 0,504 (2) | 0,336 (1) |
| Желудок | 1 | – | 0,522 – 0,664 (1) | 0,338 – 2,840 (3) | 0,474 – 1,430 (2) |
| | 2 | | 0,188 (1) | 0,223 – 0,460 (2) | – |
| | 3 | | 0,292 – 0,419 (1) | 0,232 – 0,480 (2) | 0,349 (1) |
| Кишечник | 1 | – | 3,280 – 3,870 (1) | 2,730 – 3,960 (2) | 0,702 – 1,870 (1) |
| | 2 | | 0,209 – 0,381 (3) | 0,234 – 1,200 (3) | – |
| | 3 | | 0,210 – 0,445 (4) | 0,281 – 0,572 (3) | 0,350 – 0,421 (1) |
| Головной мозг | 1 | 0,156 – 0,172 (1) | – | – | – |
| | 2 | 0,247 – 0,264 (1) | 0,230 (1) | 0,205 – 0,463 (2) | – |
| | 3 | 0,238 – 0,271 (2) | 0,280 – 0,435 (1) | 0,247 – 0,416 (3) | 0,292 – 0,378 (1) |
| Половые железы | 1 | – | – | – | – |
| | 2 | | 0,212 (1) | 0,180 – 0,310 (2) | – |
| | 3 | | 0,277 – 0,398 (1) | 0,269 – 0,378 (1) | 0,303 – 0,362 (1) |
| Придаток семенника | 1 | – | – | – | – |
| | 2 | | 0,231 (1) | | – |
| | 3 | | 0,274 – 0,415 (1) | | 0,305 (1) |

Примечание: обозначения те же, что и в таблице 1.

Электрофоретический спектр фракций карбоксиэстераз наиболее разнообразен в печени и кишечнике (9 и 8 фракций соответственно). Несколько меньшее их число в крови – всего 6. Наименее разнообразный спектр карбоксиэстераз на этом этапе постнатального развития характерен для головного мозга, семенников и придатков семенников – здесь обнаружено всего лишь по 2 ферментные фракции.

У детёнышей на 14-е сутки развития наибольшие значения оптической плотности получены по фракциям крови (до 1,390), печени (до 2,110), желудка (до 0,664), кишечника (до 3,870) (рис. 2; табл. 2). Также, как и у взрослых особей, значения оптической плотности электрофоретических фракций эстераз головного мозга невелики и не превышают 0,435 единицы. В отличие от половозрелых самцов, у которых наибольшая экспрессивность ферментов наблюдается в тканях семенника и его придатка, в тех же органах детёнышей аналогичные показатели намного меньше и составляют 0,398 и 0,415 единицы, соответственно.

Таким образом, на стадии раннего постэмбрионального развития у суслика наибольшая экспрессия карбоксиэстераз, судя по оптической плотности электрофоретических фракций, установлена в крови, печени, желудке и кишечнике. Это может быть связано со вскармливанием детёнышей молоком, богатым жирами и требующим повышения активности карбоксиэстераз.

У детёнышей в возрасте 21-суток (перед открытием глаз), так же как и на предыдущем этапе (14-е сутки), в крови, печени, сердце, желудке, кишечнике установлено наличие трёх групп эстераз, представленных в соответствии с коэффициентом электрофоретической подвижности: первая группа (№ 1) – с диапазоном от 0,520 до 0,650; группа № 2 – с диапазоном от 0,270 до 0,460 и группа № 3 – с диапазоном от 0,034 до 0,220. Судя по электрофоретической подвижности фракций карбоксиэстераз из проб головного мозга и яичников, в этих органах обнаружены только две группы ферментов – вторая и третья.

В возрасте 21-х суток группу органов, характеризующуюся наибольшим числом фракций карбоксиэстераз (печень, кишечник), дополняет желудок. На этом этапе развития в его тканях насчитывается до 7-ми фракций эстераз. При этом их спектр в крови и сердце не изменяется. Существенно увеличивается (почти в 2,5 раза) число фракций в головном мозге – до 5-ти. Причину этого, видимо, следует искать в ускоренном завершении в этот период формирования органов чувств (прежде всего зрительного анализатора) [11]. Развитие половых органов ещё только начинается, что видимо, находит отражение в малочисленности фракций эстераз (3 формы).

Как и у детёнышей в возрасте 14-ти суток, в этот период развития наиболее высокая экспрессивность изучаемых ферментов в крови (до 1,270), печени (до 3,910), сердце (до 0,504), желудке (до 2,840) и кишечнике (до 3,960). В головном мозге и яичниках, судя по показателям оптической плотности, уро-

вень выраженности ферментов существенно не изменяется (до 0,416 и до 0,378 единицы, соответственно).

Однако следует отметить, что на 21-сутки в целом наблюдается увеличение экспрессии ферментов. В наибольшей степени это выражено в печени и кишечнике. Заметно увеличивается экспрессия карбоксиэстераз и в желудке. При этом показатели относительной электрофоретической подвижности (*Rf*) обнаруживаемых фракций ферментов остаются практически неизменными. На этом этапе постнатального развития экспрессия исследуемых ферментов, также как на 14-е сутки, остаётся более высокой, чем у большинства взрослых половозрелых особей.

У детёнышей на 25-е сутки развития (после открытия глаз) первую группу *Rf* составляют фракции карбоксиэстераз, выявляемые в диапазоне от 0,540 до 0,957 (рис. 2; табл. 1). В данной группе энзимный спектр представлен либо одной, либо пятью фракциями. Вторая *Rf*-группа у исследованных особей не обнаружена. Третью *Rf*-группу составляют ферменты, входящие в диапазон от 0,150 до 0,200. Спектр карбоксиэстераз в данной группе представлен во всех пробах только одной фракцией.

В отличие от половозрелых особей и детёнышей в возрасте 14-ти и 21-х суток в крови, печени, сердце, желудке и кишечнике у 25-суточных сусликов обнаружены только две *Rf*-группы: первая и третья. В половых железах и придатках семенников выявлена только третья *Rf*-группа. В головном мозге детёнышей в возрасте 25-ти суток также выявлена только третья *Rf*-группа, как и у половозрелых особей. На более ранних этапах развития (14-е и 21-е сутки) выявлены две *Rf*-группы (вторая и третья), а в головном мозге плода – следовые количества всех трёх групп.

Спектр карбоксиэстераз детёнышей в возрасте 25-ти суток наиболее разнообразен по количеству фракций в печени (6) и в желудке (3). По две фракции карбоксиэстераз были выявлены в крови, сердце и кишечнике. Одиночными фракциями карбоксиэстеразы представлены в головном мозге, половых железах и придатках семенников. В целом, следует отметить существенное сокращение числа фракций во всех исследуемых органах и тканях по сравнению с предыдущими периодами. Происходит это, прежде всего, за счёт отсутствия «среднеподвижных» фракций (*Rf*-группа № 2).

Как и в предшествующие периоды развития, у детёнышей в возрасте 25-ти суток экспрессивность фракций эстераз наибольших значений достигает в крови (до 1,140 единицы относительной оптической плотности), печени (до 1,610), сердце (до 0,533), желудке (до 1,430) и кишечнике (до 1,870). Однако максимальные значения выраженности ферментных фракций печени, желудка и кишечника в этот период сравнимы с показателями у суслят 2-недельного возраста, но заметно меньше, чем у детёнышей на 21-е сутки постнатального развития. В головном мозге, половых железах и придатках семенников показатели оптической плотности, как

и у детенышей других возрастных категорий, остаются невысокими: до 0,378, до 0,362 и 0,305 единицы, соответственно.

Следует отметить, что наиболее характерные изменения в экспрессии ферментов в ходе онтогенеза наблюдаются в пищеварительной и половой системах.

В пищеварительной системе активность карбоксиэстераз впервые отмечается в печени в плодном периоде. Это может быть обусловлено необходимостью расщепления липидных компонентов, поступающих с кровью самки в организм плода. После рождения, в ранний постнатальный период (на 14-е сутки), в печени выявлено повышение экспрессии карбоксиэстераз. Также высока экспрессия в крови и желудочно-кишечном тракте. По прошествии трёх недель (21-е сутки) происходит увеличение экспрессии исследуемых ферментов в печени и желудочно-кишечном тракте, которая оказывается значительно выше, чем у детёнышей 14-ти суток и половозрелых особей. Это связано с подготовкой организма к новому этапу индивидуального развития – открытию глаз и переходу от норного образа жизни к выходу на поверхность, что сопровождается активизацией обменных процессов. Причиной повышения экспрессии эстераз может быть и смена типа питания: «молочного» – в гнездовой период – на питание преимущественно растительной пищей. С момента открытия глаз (22 – 25 сутки постнатального развития) и до начала расселения сусликов у последних наблюдается увеличение подвижности, прорезываются нижние резцы и начинается постепенный переход к питанию пищей взрослых особей [5]. В этот период развития происходит замедление скорости увеличения как массы, так и длины тела [11], уменьшается число корреляционных связей между морфометрическими параметрами щитовидной железы суслика [8 – 10]. Такие процессы (раскоррелированность параметров, снижение скорости роста), как считает В. А. Межжерин с соавторами [17], предшествует физиологической перестройке (дифференцировке), которая при этом может быть осуществлена в кратчайшее время и требует от животного минимальных энергозатрат. Все это характеризует данный период в жизни сусликов как переходный. Именно в этот период (на 25 сутки) происходит и уменьшение экспрессии карбоксиэстераз на разных участках пищеварительной системы (печень, желудок, кишечник). Понижение роли эстераз в этот период проявляется и в уменьшении числа групп карбоксиэстераз в органах и тканях. Так, в отличие от половозрелых особей и детёнышей крапчатого суслика (возраст 14-е, 21-е сутки) в крови, печени, сердце, желудке и кишечнике сусликов в возрасте 25-ти суток обнаружены только две группы *Rf*: первая и третья, хотя, в следовых количествах присутствие трёх электрофоретических групп отмечалось даже в плодный (натальный) период развития.

В половой системе наблюдается обратная картина: уровень экспрессии ферментов, низкий на ранних этапах развития (поздний натальный и ранний постнатальный периоды), по достижению сусликами половозрелости существенно увеличивается

[3]. Поступательность в развитии роли эстераз в организме, если судить по числу групп электрофоретических фракций в половых органах, прерывается в возрасте 25-ти суток. На этом этапе в половых железах, придатках семенников обнаруживается только одна (третья) группа эстераз. В то же время, как на более ранних, так и на более поздних этапах развития сусликов их число несколько больше (2 и 3 соответственно).

Карбоксиэстеразы головного мозга, начиная с плодного периода и до достижения сусликами половозрелости, отличаются слабой экспрессивностью. Однако при этом, наиболее разнообразным электрофоретический спектр эстераз оказывается в натальный период. В дальнейшем он уменьшается по числу фракций, достигая минимума к 25 суткам. В головном мозге 25-суточных сусликов установлено присутствие только одной (третьей) группы изучаемых ферментов. Также одна группа отмечена на электрофореграммах проб головного мозга и у половозрелых особей.

Таким образом, на отдельных стадиях индивидуального развития у суслика крапчатого наблюдаются существенные изменения в системе карбоксиэстераз, отражающие специфику биохимических процессов, происходящих в различных органах и тканях. Это в свою очередь может быть связано с изменением уровня экспрессии соответствующих генов карбоксиэстераз в ходе онтогенеза изучаемого организма.

**Выводы**

1. Карбоксиэстеразы у крапчатого суслика представлены двумя группами ферментов: $\alpha$-фильными и $\beta$-фильными, которые проявляются уже на поздних стадиях натального периода.
2. По коэффициенту относительной электрофоретической подвижности выявлено 3 группы карбоксиэстераз. Наиболее широко спектр карбоксиэстераз представлен в электрофоретически «быстрых» и «медленных» группах этих ферментов.
3. Число фракций эстераз изменяется в ходе натального и постнатального развития при переходе от одних условий существования организма к совершенно иным (внутриутробное развитие – развитие в гнезде – самостоятельное существование).

**Список использованной литературы**

1. *Андрієвський О. М.* Фізико-хімічні методи дослідження білків / О. М. Андрієвський. – Одеса: Вознесенська друкарня, 2003. – 39 с.
2. *Андриевский А. М.* Спектр тканевых карбоксиэстераз в онтогенезе суслика крапчатого (*Spermophilus suslicus* Guld.) / А. М. Андриевский, Ю. Н. Олейник, В. А. Кучеров, А. С. Асманская // Генетика в современном обществе. Конф., посвящ. 70-летию каф. генетики и цитологии Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина. г. Харьков, 14 – 15 октября 2004 г. – Харьков, 2004. – С. 12.

3. *Андриевский А. М.* Молекулярные формы карбоксиэстераз органов и тканей суслика крапчатого *Spermophilus suslicus* (Guld.) в позднем постнатальном периоде онтогенеза / А. М. Андриевский, Ю. Н. Олейник, А. С. Асманская // Вісник ОНУ. – 2012. – Т. 17. – Вип. 3 (28). – Сер. Біологія. – С. 7–18.
4. *Аршавский И. А.* Физиологические механизмы внутривидовой изменчивости онтогенетических процессов у млекопитающих / И. А. Аршавский // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. – М.: Наука, 1980. – С. 19–44.
5. *Бажанов В. С.* Вопросы эмбриогенеза и возрастная изменчивость большого суслика / В. С. Бажанов // Зоол. журн. – 1948. – Т. 27. – Вып. 6. – С. 547–554.
6. *Варшавский С. Н.* Экологические особенности популяции малого суслика (*Citellus pygmaeus*) в разные периоды жизни / С. Н. Варшавский, К. Т. Крылова // Зоол. журн. – 1939. – Т. 18. – Вып. 6. – С. 1026–1046.
7. *Диксон М.* Ферменты / М. Диксон, Э. Уэбб. – М: Мир, 1982. – Т. 3. – 1120 с.
8. *Олійник Ю. М.* Щитовидна залоза крапчастого ховраха (*Citellus suslicus* G.) в постнатальний період в різних умовах його існування / Ю. М. Олійник // Автореф. дис. канд. біол. наук. – Київ, 1995. – 21 с.
9. *Олейник Ю. Н.* Динамика корреляционных связей в щитовидной железе крапчатого суслика в постнатальный период / Ю. Н. Олейник // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. об-ва). Матер. Междунар. совещ. 6–7 февраля 2003 г. – Москва, 2003. – С. 242.
10. *Олейник Ю. Н.* Структурная организация и развитие щитовидной железы крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld.) в раннем постнатальном периоде / Ю. Н Олейник // Вісник ОНУ. – 2003. – Т. 8. – Вип. 1. – Сер. Біологія. – С. 139–144.
11. *Олейник Ю. Н.* Постнатальное развитие крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld.) / Ю. Н. Олейник, В. А. Лобков // Вісник ОНУ. – 2003. – Т. 8. – Вип. 6. – Сер. Біологія. – С. 131–137.
12. *Поджарский М. А., Рыбалка Д.Г.* АнаИС – Анализатор изображений спектров [Електронный ресурс] / Поджарский М. А., Рыбалко Д. Г. – 2004. Режим доступу до сайта: http://anaispro.narod.ru/Index.htm
13. *Смирнов П. К.* Постэмбриональный рост и развитие малой пищухи (*Ochotona pusilla* Pall.) / П. К. Смирнов // Вест. Ленингр. ун-та. – 1981. – № 9. – Вып. 2. – С. 17–22.
14. *Остерман Л. А.* Методы исследования белков и нуклеиновых кислот: Электрофорез и ультрацентрифугирование (практическое пособие). – М.: Наука, 1981. – 288 с.
15. *Соколовская Л. Г.* Семейство биосенсорных анализаторов для оценки «эстеразного статуса» организма / Л. Г. Соколовская, Л. В. Сиголаева, А. В. Ерёменко, И. Н. Курочкин, Г. Ф. Махаева, В. В. Малыгин, И. Е. Зыкова, В. И. Холстов, Н. В. Завьялова, С. Д. Варфоломеев // Химич. и биологич. безопасность. – 2004. – № 1 – 2 (13 – 14). – С. 21–31.
16. *Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды / И. И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1982. – С. 12–228.
17. *Межжерин В. А.* Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих / В. А. Межжерин, И. Г. Емельянов, О. А. Михалевич. – Киев: Наукова думка, 1991. – 204 с.

Статья поступила в редакцию 25.05.13

**О. М. Андрієвський [1], Ю. М. Олійник [2]**
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
[1] – кафедра генетики і молекулярної біології,
[2] – кафедра зоології;
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна,
e-mail: andriev_scar@mail.ru

## МОЛЕКУЛЯРНІ ФОРМИ КАРБОКСИЕСТЕРАЗ ОРГАНІВ І ТКАНИН ХОВРАХА КРАПЧАСТОГО *SPERMOPHILUS SUSLICUS* (GULD.) У ЕМБРІОНАЛЬНИЙ ТА РАННІЙ ПОСТНАТАЛЬНИЙ ПЕРІОД

**Резюме**
В ході проведення досліджень були отримані дані про розподіл груп карбоксиестераз в крові, печінці, серці, шлунку, кишечнику, щитовидній залозі, головному мозку, сім'янику (яєчнику), придатку сім'яника. Встановлена локалізація, характер прояву і видоспецифічність карбоксиестераз в окремих органах крапчастого ховраха в ембріональний та ранній постнатальний періоди розвитку.
**Ключові слова:** естерази, ембріональний розвиток, ранній постнатальний розвиток, *Spermophilus suslicus*.

**A. M. Andrievskii [1], Yu. N. Oleinik [2]**
Odesa National Mechnykov University,
[1] – Department of Genetics and Molecular Biology,
[2] – Department of Zoology;
2, Dvoryanskaya str., Odessa, 65082, Ukraine,
e-mail: andriev_scar@mail.ru

## MOLECULAR FORMS OF CARBOXYLESTERASES OF THE ORGANS AND TISSUE OF GROUND SQUIRREL *SPERMOPHILUS SUSLICUS* (GULD.) IN THE EMBRYONIC AND A EARLY POSTNATAL PERIOD

**Summary**
There were obtained the information concerning distributing of carboxylesterases groups in blood, liver, heart, stomach, intestine, thyroid, cerebrum, testicle (ovary), appendage of testicle during the test researches conducting. Localization, the character of the display and species-specificity of carboxylesterases, was determined in the separate organs of pubertal individuals of the ground squirrel in embryonic and early postnatal development.
**Key words**: esterases, embryonic development, early postnatal development, *Spermophilus suslicus*.

# БОТАНІКА

УДК 595.796:58(477.8)

**Т. В. Микитин**, асистент кафедри біології та екології
Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника
вул. Галицька, 201, Івано-Франківськ, 76000, Україна
e-mail: mukutuntanja@rambler.ru

# КОМПЛЕКСИ МІРМЕКОХОРНИХ РОСЛИН, ЯКІ ПОШИРЮЮТЬСЯ МУРАХАМИ *FORMICA RUFA* І *F. POLYCTENA* В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Проаналізовано комплекси мірмекохорних рослин та мурашок на 3 дослідних територіях, які розміщені в різних типах лісу на території Українських Карпат. Для *F. rufa* у хвойному лісі виявлено 24 види мірмекохорів, для *F. polyctena* – 26; у широколистяному – 13 і 16 відповідно; а в мішаному – 2 і 16 видів рослин-мірмекохорів.
**Ключові слова:** рослина-мірмекохор, *F. rufa, F. polyctena,* тип лісу.

Розповсюдження плодів та насіння – важливий біологічний етап в життєвому циклі рослин. Процес дисперсії діаспор (зачатків) зумовлює динаміку ареалу виду, впливає на формування, структуру та зміну рослинних угруповань, сприяє перехресному запиленню. Мірмекохорні види часто є важливим компонентом місцевої флори, в окремих біотопах їх кількість може досягати 40–50 % видового складу рослин [2].

Дослідження Р. Зернандера [7] показали, що насіння багатьох, якщо не більшості рослин поширюються мурахами. Виявилося, що в Європі мурашки переносять насіння більше 220 родів. У багатьох рослин (з родів *Carex, Asarum, Allium, Melampyrum* і т. д.) є спеціальні вирости, що носять назву «мюллерових тілець» або елайосом, що містять велику кількість поживних речовин. Р. Зернандер [7] докладно описує будову цих виростів та інших утворень. Мурахи приносять насіння в гнізда, відгризають у них елайосоми і потім викидають насіння з мурашника [1].

Дослідження мірмекохорії в лісах Українських Карпат практично не проводились. Питанням мірмекохорії в лісах України присвячено всього декілька публікацій [1, 4]. З огляду на це, а також зважаючи на велику кількість мірмекохорів в хвойних, широколистяних та мішаних лісах помірної зони, темою дослідження було встановлення мірмекохорних рослин, які пов'язані з *Formica rufa* та *F. polyctena,* в різних типах лісу на території Українських Карпат.

## Матеріали та методи дослідження

Спостереження проводили протягом польового сезону 2009–2011 років в околицях мурашників двох видів комах: *Formica rufa* Linnaeus, 1761 і *F. polyctena* Forster, 1850 на територіях:

1. Хвойний ліс Ворохтянського лісництва, що знаходиться в с.м.т. Ворохта, міста Яремче, Івано-Франківської області на висоті 850–900 м над рівнем моря. Тип

© Т. В. Микитин, 2013

лісу – волога ялицева діброва, вік 50 років, зімкнутість 0,8, бонітет I, тип ґрунтів – бурі гірські лісові.

2. Мішаний ліс Надвірнянського лісництва, що знаходиться в с. Надвірна, Івано-Франківської області на висоті 350–400 м над рівнем моря. Тип лісу – волога букова судіброва, вік 80 років, зімкнутість 0,7, бонітет II, тип ґрунтів – буроземно-підзолисті.

3. Широколистяний ліс Берегівського лісництва, що розташований в Берегівському районі в південно-західній частині Закарпатської області на висоті 100–140 м над рівнем моря. Тип лісу – волога грабова діброва, вік 65 років, зімкнутість 0,7, бонітет I, тип ґрунтів – дерново-підзолисті.

На дослідних територіях закладали пробні ділянки 3×3 м навколо мурашників *F. rufa* і *F. polyctena* (по 6 для кожного типу лісу і виду мурах) [3] і проводили збір, огляд та опис рослин-мірмекохорів, які визначали, використовуючи визначник [5]. Всього було закладено 36 пробних ділянок. Для порівняння комплексів рослин-мірмекохорів *F. rufa* і *F. polyctena* в різних типах лісу Українських Карпат використовувався коефіцієнт видової подібності Жаккара ($K_J$) та індекс подібності Серенсена (QS) [6].

$$K_J = \frac{c}{a+b-c},$$

де *a* — кількість видів на першій дослідній ділянці, *b* — кількість видів на другій дослідній ділянці, *c* — кількість видів, спільних для 1-ої та 2-ої пробної території.

$$QS = \frac{2C}{A+B},$$

де *A* і *B* — число видів на пробних ділянках A і B, відповідно. *C* — число видів, які є спільними для двох пробних територій.

**Результати дослідження та їх обговорення**

На дослідних ділянках виявлено 53 види мірмекохорних рослин, які належать до 30 родин, 26 порядків і 5 класів (табл. 1). В хвойному лісі мірмекохорами для *F. rufa* є 24 види, а для *F. polyctena* – 26. 50 % видів рослин є спільними для обох видів мурашок, що вказує на подібність живлення елайосомами насіння нижченаведених видів рослин. В широколистяному лісі траплялось 16 мірмекохорів біля мурашників *F. polyctena* та 13 – біля гнізд *F. rufa*. Спільними є 38 % рослин-мірмекохорів для обох видів мурашок.

У мішаному лісі біля мурашників виявлено 16 мірмекохорів для *F. polyctena*, а біля оселища *F. rufa* – тільки 2 види. Спільними є лише 12 % рослин-мірмекохорів (табл. 1).

Найбільша кількість рослин-мірмекохорів є в хвойних лісах, в листяних і мішаних їх менше.

Таблиця 1

**Мірмекохори *F. rufa* і *F. polyctena* в різних типах лісу Українських Карпат**

| Таксони | Хвойний ліс | | Мішаний ліс | | Широколист. Ліс | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ***F.rufa*** | ***F.polyctena*** | ***F.rufa*** | ***F.polyctena*** | ***F.rufa*** | ***F.polyctena*** |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| **Папоротевидні (*Polypodiopsida)*** | | | | | | |
| Папоротеві *(Polypodiales)* | | | | | | |
| Багатоніжкові *(Dryopteridaceae)* | | | | | | |
| 1)Безщитник жіночий *(Athyrium filix-femina* (L.) Roth ex Mert) | | + | | | | |
| 2)Орляк звичайний *(Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) | | + | | + | | |
| **Хвощевидні *(Equisetopsida)*** | | | | | | |
| Хвощі *(Equisetales)* | | | | | | |
| Хвощові *(Equisetaceae)* | | | | | | |
| 3)Хвощ лісовий *(Equisetum sylvaticum* L.) | + | | | | | |
| **Хвойні *(Coniferopsida)*** | | | | | | |
| Хвойні *(Coniferales)* | | | | | | |
| Кипарисові *(Cupressaceae)* | | | | | | |
| 4)Ялівець звичайний *(Juniperus communis* L.) | + | + | | | | |
| **Дводольні *(Magnoliopsida)*** | | | | | | |
| Айстроцвіті *(Asterales)* | | | | | | |
| Складноцвіті *(Asteraceae)* | | | | | | |
| 5) Деревій звичайний *(Achillea millefolium* L.) | + | + | | | | |
| 6) Нечуйвітер волохатенький *Hieracium pilosella* L.) | + | + | | | | |
| 7) Жовтозілля звичайне *(Senecio vulgaris* Huds.) | | | | + | | |
| Аралієцвіті *(Araliales)* | | | | | | |
| Зонтичні *(Apiaceae)* | | | | | | |

ISSN 2077-1746 Вісник ОНУ. Сер.: Біологія. 2013. Т. 18, вип. 2(31)

Продовження таблиці 1

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 8) Яглиця звичайна *(Aegopodium podagraria* L.) | + | + | + | + | + | + |
| Березоцвіті *(Betulales)* | | | | | | |
| Ліщинові *(Corylaceae)* | | | | | | |
| 9) Граб звичайний *(Carpinus betulus* L.) | | | | | + | |
| Бобовоцвіті *(Fabales)* | | | | | | |
| Бобові *(Fabaceae)* | | | | | | |
| 10) Конюшина гірська *(Trifolium montanum* L.) | + | | | | | |
| Вересоцвіті *(Ericales)* | | | | | | |
| Брусничні *(Vacciniaceae)* | | | | | | |
| 11) Чорниця звичайна *(Vaccinium myrtillus* L.) | + | + | | + | | |
| Гвоздикоцвіті *(Caryophyllales)* | | | | | | |
| Гвоздикові (*Caryophyllaceae)* | | | | | | |
| 12) Зірочник гайовий *(Stellaria nemorum* L.) | | + | | + | + | + |
| 13) Коронарія зозуляча *(Lychnis flos-cuculi* L.) | | + | | | | |
| Амарантові *(Amaranthaceae)* | | | | | | |
| 14) Щириця (щариця) звичайна *(Amaranthus retroflexus* L.) | | | | | + | |
| Геранієцвіті *(Geraniales)* | | | | | | |
| Геранієві *(Geraniaceae)* | | | | | | |
| 15) Герань Робертова *(Geranium robertianum* L.) | | + | | | | |
| Квасеницеві *(Oxalidaceae)* | | | | | | |
| 16) Квасениця звичайна *(Oxalis acetosella* L.) | + | + | | | | |
| Губоцвіті *(Lamiales)* | | | | | | |
| Губоцвіті *(Lamiaceae)* | | | | | | |
| 17) Шавлія залозиста *(Salvia glutinosa* L.) | + | | | | | |

Продовження таблиці 1

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 18) Материнка звичайна *(Origanum vulgare* L.) | + | | | | | |
| 19) Чебрець звичайний *(Thymus serpyllum* L.) | + | | | | | |
| 20) Суховершки звичайні *(Prunella vulgaris* L.) | + | | | | + | + |
| 21) Розхідник звичайний *(Glechoma hederacea* L.) | + | + | | + | | + |
| Ранникоцвіті (*Scrophulariales)* | | | | | | |
| Ранникові *(Scrophulariaceae)* | | | | | | |
| 22) Вероніка лікарська *(Veronica officinalis* L.) | + | | | | | |
| 23) Перестріч гайовий *(Melampyrum nemorosum* L.) | | + | | | | |
| Подорожникові *(Plantaginaceae)* | | | | | | |
| 24) Подорожник ланцетолистий *(Plantago lanceolata* L.) | | + | | | | |
| Жовтецевоцвіті *(Ranunculales)* | | | | | | |
| Жовтецеві *(Ranunculaceae)* | | | | | | |
| 25) Анемона дібровна *(Anemone nemorosa* L.) | | | | + | | + |
| 26) Печіночниця звичайна *(Hepatica nobilis* Mill.) | | | | + | | |
| Фіалкові *(Violales)* | | | | | | |
| Фіалкові *(Violaceae)* | | | | | | |
| 27) Фіалка собача *(Viola canina* L.) | + | | | | | + |
| Чайоцвіті *(Theales)* | | | | | | |
| Звіробійні *(Hypericaceae)* | | | | | | |
| 28) Звіробій гірський *(Hypericum montanum* L.) | | + | | | + | + |
| Миртоцвіті *(Myrtales)* | | | | | | |
| Онагрові *(Onagraceae)* | | | | | | |
| 29) Зніт гірський *(Epilobium montanum* L.) | | | | + | | |

Продовження таблиці 1

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Первоцвіті *(Primulales)* | | | | | | |
| Первоцвіті (Primulaceae) | | | | | | |
| 30) Вербозілля лучне *(Lysimachia nummularia* L.) | | | | | + | |
| Хвилівникоцвіті *(Aristolochiales)* | | | | | | |
| Хвилівникові *(Aristolochiaceae)* | | | | | | |
| 31) Копитняк європейський *(Asarum europaeum* L.) | + | + | | + | | + |
| Кропивоцвіті (*Urticales*) | | | | | | |
| Кропивові *(Urticaceae)* | | | | | | |
| 32) Кропива дводомна *(Urtica dioica* L.) | + | | | | | |
| Розоцвіті *(Rosales)* | | | | | | |
| Розові *(Rosaceae)* | | | | | | |
| 33) Ожина сиза *(Rubus caesius* L.) | + | + | + | + | + | + |
| 34) Глід криваво-червоний *(Crataegus sanguinea* Pall.) | + | | | | | |
| 35) Перстач прямостоячий *(Potentilla erecta* L.) | + | | | | | |
| 36) Малина *(Rubus idaeus* L.) | + | + | | + | + | |
| 37) Суниця лісова *(Fragaria vesca* L.) | | + | | | | + |
| 38) Приворотень звичайний *(Alchemilla vulgaris* L.) | | + | | | | |
| 39) Черешня (*Prunus avium* L.) | | | | | + | |
| 40) Шипшина собача *(Rosa canina* L.) | | | | | | + |
| 41) Горобина звичайна *(Sorbus aucuparia* L.) | | | | + | | |
| Синюхоцвіті *(Polemoniales)* | | | | | | |
| Шорстколисті *(Boraginaceae)* | | | | | | |
| 42) Незабудка болотяна *(Myosotis palustris* L.) | | | | | + | + |
| 43) Медунка лікарська *(Pulmonaria officinalis* L.) | | | | | | + |

Закінчення таблиці 1

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Тирличецвіті *(Gentianales)* | | | | | | |
| Маренові *(Rubiaceae)* | | | | | | |
| 44) Підмаренник чіпкий *(Galium aparine* L.) | + | + | | + | | + |
| 45) Маренка запашна *(Galium odoratum* L.) | + | + | | | + | |
| Черсакоцвіті *(Dipsacales)* | | | | | | |
| Жимолостеві *(Caprifoliaceae)* | | | | | | |
| 46) Бузина чорна *(Sambucus nigra* L.) | | | | | | + |
| **Однодольні *(Liliopsida)*** | | | | | | |
| Лілійні *(Liliales)* | | | | | | |
| Лілійні (*Liliaceae)* | | | | | | |
| 47) Вороняче око звичайне *Paris quadrifolia* L.) | | + | | | | |
| 48) Чемериця Лобеля *(Veratrum lobelianum* Bernh.) | | | | | | + |
| Осокові *(Cyperales*) | | | | | | |
| Осокові (*Cyperaceae*) | | | | | | |
| 49) Осока волосиста (*Carex pilosa* Scop.) | | + | | | | |
| 50) Пухівка піхвова *(Eriophorum vaginatum* L.) | | + | | | | |
| Тонконогоцвіті *(Poales)* | | | | | | |
| Злакові *(Poaceae)* | | | | | | |
| 51) Перлівка поникла *(Melica nutans* L.) | | | | + | | |
| Холодкоцвіті *(Asparagales)* | | | | | | |
| Конвалієві *(Convallariaceae)* | | | | | | |
| 52) Веснівка дволиста *(Majanthemum bifolium* L.) | + | | | + | + | |
| 53) Купина лікарська *(Polygonatum officinale* L.) | | + | | | | |
| **Всього** | **24** | **26** | **2** | **16** | **13** | **16** |

Видова подібність рослин-мірмекохорів *F. rufa* і *F. polyctena* в різних типах лісу є низькою (табл. 2).

Таблиця 2

**Коефіцієнти видової подібності Жаккара та Серенсена рослин-мірмекохорів *F. rufa* і *F. polyctena* в різних типах лісу Українських Карпат**

| Тип лісу і вид мурашок | | Хвойний ліс | | Мішаний ліс | | Широколистяний ліс | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *F.rufa* | *F.polyctena* | *F.rufa* | *F.polyctena* | *F.rufa* | *F.polyctena* |
| **Хвойний ліс** | *F.rufa* | - | 0,32/0,48 | 0,08/0,15 | 0,25/0,40 | 0,19/0,32 | 0,21/0,35 |
| | *F.polyctena* | 0,32/0,48 | – | 0,08/0,14 | 0,27/0,42 | 0,18/0,31 | 0,24/0,38 |
| **Мішаний ліс** | *F.rufa* | 0,08/0,15 | 0,08/0,14 | – | 0,13/0,22 | 0,15/0,27 | 0,13/0,22 |
| | *F.polyctena* | 0,25/0,40 | 0,27/0,42 | 0,13/0,22 | – | 0,21/0,35 | 0,28/0,44 |
| **Широко-листяний ліс** | *F.rufa* | 0,19/0,32 | 0,18/0,31 | 0,15/0,27 | 0,21/0,35 | – | 0,26/0,41 |
| | *F.polyctena* | 0,21/0,35 | 0,24/0,38 | 0,13/0,22 | 0,28/0,44 | 0,26/0,41 | – |

*Примітка: в чисельнику поданий коефіцієнт Жаккара; в знаменнику – коефіцієнт Серенсена.

В хвойному лісі для обох видів мурашок коефіцієнт видової подібності є найвищим (0,32), а коефіцієнт Серенсена дорівнює 0,48. Найменша видова подібність спостерігається для рослин-мірмекохорів у хвойному та мішаному лісах, що зумовлено абіотичними чинниками, коефіцієнт Серенсена дорівнює 0,14 .

**Висновки**

1. У трьох досліджених типах лісу виявлено 53 види мірмекохорних рослин, які відносяться до 30 родин, 26 порядків і 5 класів. Найбільша кількість мірмекохорів належить до порядків *Rosales* і *Lamiales* (відповідно 19,6 та 13,5 %).
2. У хвойному та широколистяному лісах у представників *F. polyctena* і *F. rufa* не було помічено різкої зміни у кількості видів мірмекохорних рослин, а ось у мішаному лісі у *F. rufa* було знайдено тільки 2 види мірмекохорів: ожина сиза (*Rubus caesius*) та яглиця звичайна (*Aegopodium podagraria*).
3. *Aegopodium podagraria* і *Rubus caesius* є універсальними мірмекохорами для мурашок на досліджених територіях, незалежно від типу лісу.
4. У хвойному лісі з *F. rufa* пов'язано 24 види мірмекохорів, з *F. polyctena* – 26; у широколистяному – 13 і 16 відповідно; а в мішаному – 2 і 16.

## Список використаної літератури


1. *Горб О. В.* Мірмекохорія в широколистяному лісі (адаптації, механізми, селективні переваги): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня, канд. біол. наук: 03.00.05 "Ботаніка" / О. В. Горб. – К., 1999. – 19 с.
2. *Длусский Г.* М. Муравьи рода Формика / Г. М. Дулусский – М, 1967. – 236 с.
3. *Дунаев Е. А.* Муравьи Подмосковья: методы экологических исследований/ Е. А. Дунаев. –- М.: МосгорСЮН, 1999. – 96 с.
4. *Новиков В. П.* Диаспоры, распространяемые муравьями/ В. П. Новиков // Уч. зап. / Ленингр. пед. ин-т им. А. И. Герцена, 1939. – Т. 25. – С. 43–45.
5. *Определитель* высших растений Украины/ Д. Н. Доброчаева, М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин и др. – К.: Наукова думка, 1987. – 548 с.
6. *Сёмкин Б. И.* Об аксиоматическом подходе определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств // Информационные методы в системах управления измерения и контроля. – Т. 1. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – С. 23–26.
7. *Sernander R.* Entwurf einer Monographie der europaischen Myrmekochoren// Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps Akad. Hadlingar. 1906. – V. 41. – P. 140.


Стаття надійшла до редакції 29.01.2013

**Т. В. Микитин**
Прикарпатский национальный университет имени Василия Стефаника,
кафедра биологии и экологии
ул. Галицкая, 201, Ивано-Франковск, 76000, Украина
e-mail: mukutuntanja@rambler.ru

## КОМПЛЕКСЫ МИРМЕКОХОРНЫХ РАСТЕНИЙ, РАСПРОСТРАНЯЕМЫХ МУРАВЬЯМИ *FORMICA RUFA* И *F. POLYCTENA* В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

**Резюме**
Проанализированы комплексы мирмекохорних растений и муравьев на 3 исследовательских территориях, расположенных в различных типах леса на территории Украинских Карпат. Для *F. rufa* в хвойном лесу обнаружено 24 вида мирмекохоров, для *F. polyctena* – 26; в широколиственных – 13 и 16 соответственно, а в смешанном – 2 и 16 видов растений-мирмекохоров.
**Ключевые слова:** растение-мирмекохор, *F. rufa*, *F. polyctena*, тип леса.

**T. Mykytyn**
Vasil Stefanik Precarpathians National University, Department of Biology and Ecology
201, Galitcka St, Ivano-Frankivsk 76000, Ukraine, e-mail: mukutuntanja@rambler.ru

## COMPLEXES OF MYRMECOPHYTES DISTRIBUTED BY ANTS *FORMICA RUFA* AND *F. POLYCTENA* IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

**Summary**
Complexes of myrmecophytes and ants on the 3 research areas located in different types of the forests in the Ukrainian Carpathians are analyzed. For *F. rufa* there were found 24 species of myrmecophytes in coniferous forest, for *F. polyctena* – 26, in deciduous – 13 and 16 respectively, and in mixed – 2 and 16 species of myrmecophytes.
**Keywords:** plant-myrmecophyte, *F. rufa, F. polyctena*, forest type.

УДК 581.1/8

**Д. М. Сытников** [1, 2], к.б.н., старший научный сотрудник
**Л. М. Бабенко** [1], к.б.н., старший научный сотрудник
**Н. Н. Щербатюк** [1], к.б.н., научный сотрудник
[1] Институт ботаники имени Н. Г. Холодного НАН Украины, ул. Терещенковская, 2, Киев, 01601, Украина
[2] Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, Биотехнологический научно-учебный центр, ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, e-mail: sytnikov@list.ru

# ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ И ОНТОГЕНЕЗ *EQUISETUM ARVENSE* L.

Изучена динамика содержания хлоропластных пигментов в различных органах хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.) в онтогенезе и ультраструктурные особенности его фотосинтезирующих тканей. Показано, что содержание хлорофилла *a* и *b* в различных органах хвоща полевого зависит от периода онтогенеза и фазы развития растения. Установлена ведущая роль хлоренхимы нижних ветвей вегетативных побегов хвоща в накоплении максимального количества хлорофилла. В клетках хлоренхимы нижних ветвей идентифицировано скопление дифференцированных хлоропластов. Обсуждается роль структуры и физиологического состояния фотосинтетического аппарата хвоща полевого в его способности эффективно накапливать вегетативную массу и запасные питательные вещества за короткий период активного развития.
**Ключевые слова:** *Equisetum arvense* L., хлорофилл, ультраструктура тканей, онтогенез.

Семейство *Equisetáceae* (хвощёвые) преимущественно представлено ископаемыми формами. Эти растения появились в девоне и достигли своего расцвета в каменноугольном периоде. Современные хвощёвые насчитывают около 30 видов, 9 из которых произрастают на территории Украины. Наиболее распространенным видом является хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.) – многолетнее травянистое растение [4, 10].

В ходе фенологических наблюдений установлено, что генеративные (спороносные) побеги хвоща полевого появляются ранней весной, на верхушках они несут яйцевидно-цилиндрические стробилы со спорангиями, в которых формируются споры [4, 5, 14]. Эти побеги буровато-розовые, не ветвистые, обычно толще вегетативных побегов, состоят из 6–7 междоузлий и коротких узлов, от которых отходят расположенные кольцами листья, образующие сросшиеся мутовки с 8–10 черно-бурыми зубцами. После спороношения генеративные побеги большей частью отмирают, а вместо них развиваются вегетативные (ассимилирующие). Вегетативные побеги достигают 15–50 см в высоту и состоят из 14–15 междоузлий. Они стерильны, зеленого цвета, шероховатые, с бороздами и цилиндрическими мутовками, образующими влагалища, которые неплотно прилегают и заканчиваются ланцетовидными, заострёнными, черно-бурыми, узко-бело-окаймлёнными

 © Д. М. Сытников, Л. М. Бабенко, Н. Н. Щербатюк, 2013

листьями, как правило, не участвующими в процессе фотосинтеза. Зубцевидные листовые пластинки обычно короткие и содержат очень мало хлоренхимы. Ветви первого порядка трех-четырехгранные, располагаются мутовчато, со временем, начиная с нижнего яруса, на них начинают формироваться ветви второго порядка и так далее. Стебли хвоща полевого обладают ярко выраженной метамерией, ассимиляционную функцию здесь выполняют зелёные стебли и ветви. Корневище у хвоща полевого двух типов – горизонтальное и вертикальное, буровато-черного цвета, ползущее и членистое, с длинными междоузлиями и короткими узлами, несет на себе листовые влагалища и формирует клубни, которые служат местом отложения запасных веществ, а также органами вегетативного размножения.

Хвощ полевой, как дикий вид, обладает высокой биологической эффективностью в распределении продуктов фотосинтеза, характеризуется способностью накапливать запасные вещества в наземной части растения, корневище и клубнях за короткий период активного роста побегов [19]. Хлорофилл и его интермедиаты играют важную роль в функционировании растительных организмов, обеспечивая протекание в клетках световых реакций фотосинтеза. Содержание фотосинтетических пигментов и динамика их изменений в ходе вегетации зависят от соотношения многих факторов. Эти показатели характеризуют физиологическое состояние и адаптационные возможности растений, связаны как с их продукционным процессом, так и с накоплением различных биологически активных веществ [6, 9].

Представители ныне живущего рода *Equisetum* характеризуются очень большой морфологической пластичностью, представляют интерес в фармакогнозии и в изучении экологических особенностей пионерной растительности. Хвощ является также объектом исследований в поиске эфективных средств борьбы с корневищными сорняками и как индикатор кислых почв [4, 8, 9, 19]. Тем не менее, несмотря на общую биологическую изученность и актуальность некоторых практических аспектов его применения, не до конца выясненными остаются вопросы физиологии хвоща полевого, относящиеся, в частности, к особенностям его онтогенеза и способности за короткое время эффективно накапливать вегетативную массу и запасные питательные вещества [13, 19, 20].

Целью настоящей работы явилось изучение содержания хлорофиллов в различных органах хвоща полевого в онтогенезе, а также особенностей ультраструктуры его фотосинтезирующих тканей.

**Материалы и методы исследования**

В работе использовали генеративные (спороносные) и вегетативные (ассимилирующие) побеги хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.), произрастающего на научно-производственной базе Института ботаники имени Н. Г. Холодного НАН Украины “Феофания” (г. Киев) в условиях Северной Лесостепи Украины.

Фенологические наблюдения за растениями производили по общепринятой методике [1] в период с марта по август (2009–2012 гг.). Спороносные побеги хвоща исследовали в фазу меристематического побега, в фазах закрытого и открытого стробилов, при этом они были разделены по следующим органам – стробил, междоузлия и мутовки листьев (рис. 1).

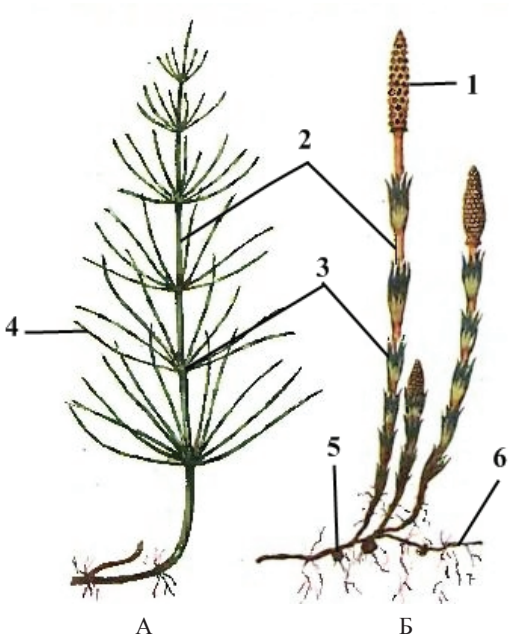



Рис. 1. Общий вид хвоща полевого, *Equisetum arvense* L. [11]:
**А** – ассимилирующий побег, **Б** – спороносный побег; 1 – стробил, 2 – междоузлия, 3 – редуцированные листья, 4 – ветви, 5 – клубень, 6 – корневище.

Ассимилирующие побеги хвоща для анализа заготавливали в фазах развития, которые соответствовали их следующим линейным размерам – 15, 25, 30 и 40 см. При этом побеги разделяли на междоузлия и ветви (первого порядка) нижней (1–6 междоузлие) и верхней (11–15 междоузлие) части растения (рис. 1). Фазы развития растений были выделены в ходе проводившихся наблюдений.

*Определение содержания фотосинтетических пигментов* производили путем предварительного экстрагирования хлорофилла 96 % этиловым спиртом в течение суток с последующим определением оптической плотности полученных экстрактов на спектрофотометре ПЭ 5400УФ (Россия) при 665 и 649 нм. Для измерений отбирали средние пробы измельченного растительного материала соответствующего органа нескольких рендомизированных растений. Измерения проводили в трехкратной повторности.

Для расчета содержания хлорофиллов *a* и *b* использовали следующие формулы [12]:

$C_{хл\ a,}$ мг/л = 13,70 × $D_{665}$ – 5,76 × $D_{649}$;

$C_{хл\ b,}$ мг/л = 25,80 × $D_{649}$ – 7,60 × $D_{665}$,

где C – концентрация пигментов, мг/л; D – длина волны.

После определения концентрации пигмента в экстракте, по формуле Винтерманс, Де Мотс рассчитывали его содержание в исследуемом растительном материале с учётом объема вытяжки и массы пробы [12]. Полученные результаты обрабатывали статистически, в таблице и тексте представлены средние арифметические и их стандартные ошибки.

Для *исследования ультраструктуры* клеток побегов хвоща отбирали фрагменты тканей размером 1 × 2 мм, которые фиксировали 3 %-ным раствором глютарового альдегида (“Serva”, США) на фосфатном буфере (pH 7,2) в течение 2 ч. Постфиксацию осуществляли 1 %-ным раствором тетроксида осмия при комнатной температуре в течение 3 ч. Материал обезвоживали восходящими концентрациями этилового спирта по общепринятой методике и заливали смесью (эпон и аралдит) эпоксидных смол (“Serva”, США) [15]. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме LKB-3 (LKB, Швеция) и контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу [3] в течение 7 мин. Срезы тканей исследовали на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1230 (JEOL, Япония).

*Изучение структурных особенностей поверхностных тканей* проводили на сканирующем микроскопе JSM-6060 LA (JEOL, Япония). Замороженные при температуре жидкого азота образцы высушивали при температуре –40 ºС, в вакууме, затем покрывали слоем золота в ионном напылителе ION Sputer JFC-1100 (JEOL, Япония).

*Размеры клеток и органелл* рассчитывали на электронных микрофотографиях при помощи программы UTHSCSA Image Tool 3.0.

**Результаты и их обсуждение**

По результатам фенологических наблюдений за хвощом полевым, обитающим в естественных условиях, в ходе его онтогенеза чётко выделяются: 1) генеративный период (спороносные побеги), включающий в себя фазу меристематического побега и побеги в фазах закрытого и открытого стробилов; 2) вегетативный период, в котором фазы развития дифференцируются по размеру ассимилирующего побега (см. материалы и методы); 3) период покоя, наступающий после отмирания надземной части растения. Рост спороносных побегов в генеративный период развития хвоща протекал медленно (начиная с конца марта – средины апреля); с переходом к вегетативному периоду, в начале мая, формировались ассимилирующие побеги, достигающие максимального роста в июле.

Размеры стебля хвощей сильно варьируют не только у разных видов, но и в пределах одного достаточно обширного клона в зависимости от условий окружающей среды [4]. В генеративный период развития меристематический побег исследуемых растений состоял из 6–7 полноценных междоузлий. Клетки междоузлий растений в эту фазу ещё не перешли к росту растяжением. Длина побега составляла 4,5 ± 0,1 см. Длина спороносного побега в фазу закрытого стробила составляла 23,6 ± 1,5 см, его диаметр находился в пределах 0,2–0,4 мм, длина усреднённого кольцевого листа (от основания узла до зубца) – 1,2 ± 0,02 см, а междоузлия – 3,8 ± 0,1 см. Непосредственно перед высыпанием спор масса усреднённого стробила была 560,1 ± 8,6 мг, после высыпания – 542,2 ± 6,4 мг, а длина – 4,2 ± 0,3 см. Влажность закрытого стробила находилась на уровне 62 %, а открытого – 48 %, что свидетельствовало о постепенном обезвоживании генеративного побега вследствие завершения спороношения и о начале его отмирания.

В вегетативный период развития хвоща на ассимилирующих побегах формируются ветви. Длина ветвей первого порядка в фазу 15 см составляла – 1,5 ± 0,04 см, в фазу 25 см – 4,0 ± 0,1 см (появляются ветви второго порядка длиной 0,8 ± 0,01 см), в фазу 30 см – 6,5 ± 0,3 см (ветви второго порядка – 1,5 ± 0,1 см) и в фазу 40 см – 14,4 ± 1,5 см (ветви второго порядка – 2,2 ± 0,1 см). Вариабельность морфометрических параметров побегов хвоща полевого, очевидно, была обусловлена условиями их естественного произрастания.

Исследование фотосинтетических пигментов показало, что максимальное количество хлорофилла *a* и *b* содержится в ветвях и междоузлиях нижней части ассимилирующих побегов (1–6 междоузлие) хвоща полевого (таблица). При этом прослеживается тенденция увеличения содержания пигментов в ветвях при последовательном развитии от побегов 15 см до побегов 40 см. Содержание пигментов в междоузлиях изменялось менее выражено, достигая своего максимума в фазу побегов 30 см.

Известно, что основная функциональная роль в фотосистемах принадлежит хлорофиллу *a*, в то время как хлорофилл *b* и каротиноиды выполняют вспомогательную (расширяют поглощение) и защитную функции. Максимальная эффективность фотосинтетического аппарата нормально развитых растений достигается при соотношении хлорофиллов (*a/b*) на уровне 2,5–3,0 [16]. В нашем случае соотношение *a/b* междоузлий и ветвей ассимилирующего побега хвоща было стабильным в различных фазах его развития и находилось в пределах 2,53–3,17 (см. таблицу), что свидетельствует об отсутствии влияния на растения неблагоприятных факторов, как показано в работах других авторов [2, 7, 17]. Постепенное увеличение соотношения *a/b* в междоузлиях (до фазы 30 см) и в ветвях (до фазы 40 см) указывает на снижение роли хлорофилла *b* с наступлением более поздних этапов развития хвоща полевого.

Принято считать, что спороносный побег, как правило, не содержит хлорофилла и поэтому не участвует в процессе фотосинтеза [4]. Так, в стробиле, междоузлиях и листьях (на всех фазах развития спороносного побега) нами были обнаружены незначительные количества хлорофилла. Очевидно, что для активного протекания фотосинтетических реакций в различных органах спороносного побега этого было не достаточно.

Таблица

**Содержание хлоропластных пигментов в ассимилирующих побегах хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.), мг/г сырой массы**

| Фаза развития побега, см | Нижняя часть растения (1–6 междоузлие) | | | | | | Верхняя часть растения (11–15 междоузлие) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Междоузлия | | | Ветви | | | Междоузлия | | | Ветви | | |
| | *a* | *b* | *a / b* | *a* | *b* | *a / b* | *a* | *b* | *a / b* | *a* | *b* | *a / b* |
| 15 | 0,33 ± 0,018 | 0,12 ± 0,007 | 2,75 | 0,67 ± 0,035 | 0,26 ± 0,013 | 2,58 | 0,22 ± 0,009 | 0,08 ± 0,003$^{+}$ | 2,75 | 0,43 ± 0,019$^{+}$ | 0,17 ± 0,007$^{+}$ | 2,53 |
| 25 | 0,34 ± 0,017 | 0,12 ± 0,006 | 2,83 | 0,65 ± 0,031 | 0,24 ± 0,014 | 2,71 | 0,25 ± 0,011 | 0,09 ± 0,005$^{+}$ | 2,77 | 0,45 ± 0,021$^{+}$ | 0,16 ± 0,005$^{+}$ | 2,81 |
| 30 | 0,45 ± 0,024 | 0,15 ± 0,006 | 3,00 | 1,76 ± 0,091* | 0,62 ± 0,028* | 2,83 | 0,38 ± 0,017* | 0,12 ± 0,01*$^{+}$ | 3,16 | 1,19 ± 0,069* | 0,41 ± 0,019*$^{+}$ | 2,90 |
| 40 | 0,38 ± 0,018 | 0,14 ± 0,005 | 2,71 | 2,00 ± 0,112* | 0,69 ± 0,031* | 2,90 | 0,25 ± 0,009 | 0,09 ± 0,005$^{+}$ | 2,78 | 1,49 ± 0,071* | 0,47 ± 0,024*$^{+}$ | 3,17 |

Примечание: «*» – достоверность рассчитана относительно данных первой фазы развития побега (15 см); «$^{+}$» – достоверность рассчитана относительно данных нижней части растения (1–6 междоузлие); *a* – хлорофилл *a*, *b* – хлорофилл *b*.

Известно, что фотосинтезирующая ткань, или хлоренхима стебля (обычные фотосинтезирующие органы, листья, у хвощей редуцированы), подстилает в первую очередь те участки эпидермы, в которых находятся устьица, но хлоренхима может также находиться под гребнями или располагаться сплошным кольцом [4]. В ходе цитологических исследований ассимилирующих побегов хвоща полевого (фаза 40 см), в клетках хлоренхимы нижних ветвей первого порядка (площадь клетки 401,87 ± 17,45 мкм$^2$), были идентифицированы скопления высокодифференцированных хлоропластов, в которых отчётливо прослеживается хорошо развитая система тилакоидных мембран, мелкозернистая строма и чётко очерченный электронноплотный матрикс (рис. 2).

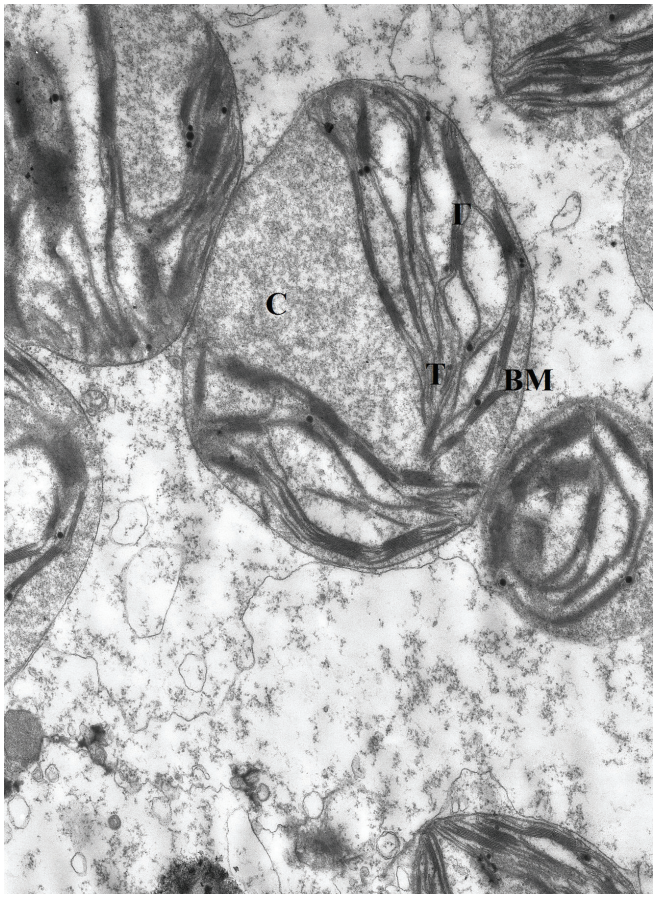
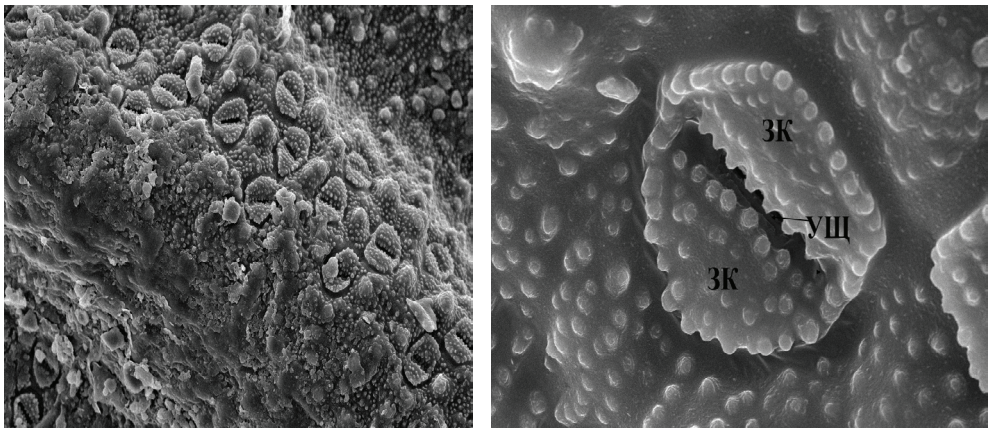



Рис. 2. Группа хлоропластов в клетке хлоренхимы нижней ветви (фаза 40 см) хвоща полевого, *Equisetum arvense* L.: С – строма, ВМ – внешняя мембрана хлоропласта, Т – тиллакоиды, Г – грана (увеличение – 8000×).

На представленной микрофотографии хлоропласты имеют округлую, слегка сдавленную по боковым сторонам форму, внутренняя мембранная система хлоропластов расположена в периферических слоях стромы. Тилакоиды гран здесь имеют специфическую структуру, отличающуюся от гранальных систем высших растений [11, 18]. На профиль изученных клеток хлоренхимы приходится 6,31 ± 0,87 хлоропласта, площадь одного хлоропласта при этом составляет – 13,50 ± 1,08 мкм$^2$.

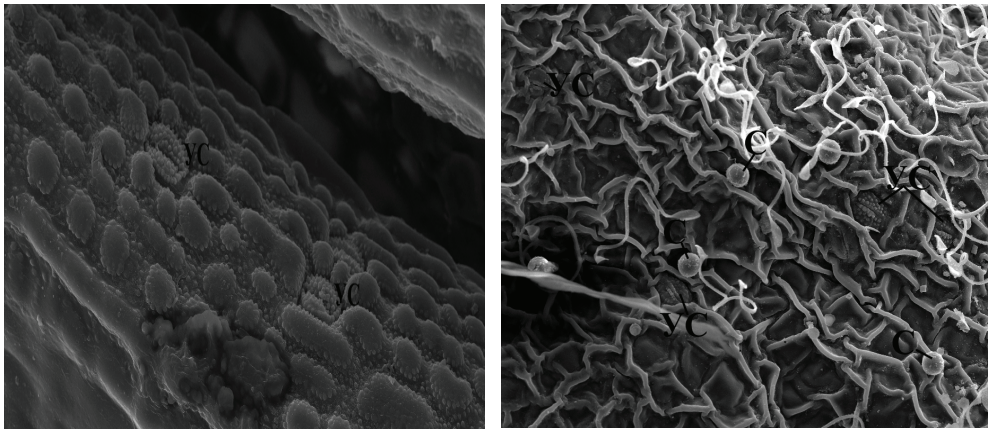
Кроме того, показано, что практически вся поверхность боковых ребер изученных ветвей хвоща была плотно усеяна устьицами, которые анатомически находятся над хлоренхимой (рис. 3).




А Б

Рис. 3. Локализация устьичного аппарата поверхности ребра нижней ветви (фаза 40 см) хвоща полевого, *Equisetum arvense* L.: **А** – скопление устьиц (увеличение – 250×), **Б** – отдельное устьице (увеличение – 500×); ЗК – замыкающие клетки, УЩ – устьичная щель.

Обращает на себя внимание тот факт, что в спороносных побегах, не содержащих необходимого количества фотосинтетических пигментов, подобная структурная организация устьичного аппарата отсутствовала (рис. 4). Так, при исследовании междоузлий, стробила и листьев спороносного побега на их поверхности идентифицировались лишь единичные устьица, что свидетельствует об отсутствии активно функционирующей фотосинтетической ткани.




А Б

Рис. 4. Фрагменты поверхности спороносного побега хвоща полевого, *Equisetum arvense* L.: **А** – боковая поверхность междоузлия (увеличение – 230×), **Б** – поверхность стробила (увеличение – 150×); УС – устьице, С – спора.

Из полученных результатов следует, что относительно высокое содержание фотосинтетических пигментов в нижних ветвях ассимилирующих побегов хвоща полевого (фаза 40 см) обусловлено наличием полностью сформированного фотосинтетического аппарата и свидетельствует о максимальной ассимиляционной способности растений на данном этапе онтогенеза.

Ранее, в условиях вегетационного опыта, было показано, что рост побегов хвоща полевого медленно усиливается с момента посадки в марте, достигая максимального роста в июле, максимальной длины побегов в августе и их количества в сентябре [19]. При этом была установлена способность растений за короткий период времени (июль) накапливать максимальное количество сухой массы и следовательно запасных питательных веществ. Результаты исследований указывают (табл., рис. 2, 3), что основой такого явления служит структура и физиологическое состояние фотосинтетического аппарата растений на данном этапе онтогенеза (фаза 40 см). В дальнейшем полученные данные будут использованы в изучении особенностей углеводного обмена хвоща полевого, что имеет значение в понимании особенностей его физиологии, а также для фармакогнозии и разработки эффективных методов борьбы с этим корневищным сорняком.

**Выводы**

1. Содержание хлорофилла *a* и *b* в различных органах хвоща полевого зависит от генеративного и вегетативного периодов онтогенеза и фаз развития растения. Установлена тенденция увеличения содержания хлорофиллов в ветвях и междоузлиях ассимилирующих побегов при последовательном прохождении растениями фаз своего развития.

2. Относительно высокое содержание фотосинтетических пигментов в нижних ветвях ассимилирующих побегов хвоща полевого (фаза 40 см) обусловлено наличием полностью сформированного фотосинтетического аппарата и свидетельствует о максимальной ассимиляционной способности растений на данном этапе онтогенеза.

3. Способность хвоща полевого накапливать за короткий период активного развития вегетативную массу и запасные питательные вещества может обеспечиваться структурой (скопление высокодифференцированных хлоропластов) и физиологическим состоянием (содержание пигментов в ветвях и междоузлиях) фотосинтетического аппарата его ассимилирующих побегов.

**Список использованной литературы**


1. *Бейдеман И.Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск: Наука, 1974. – 156 с.
2. *Вплив* високотемпературного стресу на пігментний комплекс видів роду *Solidago* L. в репродуктивний період / Д. М. Станецька, І. В. Коваль, Н. І. Джуренко [та ін.] // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2011. – Вип. 30. – С. 192–196.
3. *Гайер Г.* Электронная гистохимия / Гайер Г. – М.: Мир, 1974. – 488 с.
4. *Жизнь* растений: [в 6-ти томах] / гл. ред.: Федоров Ал. А. – М.: Просвещение, 1974–1981. – Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / [Тахтаджан А. Л., Лазаренко А. С., Грушвицкий И. В. и др.]; под. ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина, 1978. – 447 с.
5. *Ідентифікація* ліпоксигеназної активності в спороносних пагонах *Equisetum arvense* L. / Л. М. Бабенко, Л. В. Войтенко, Т. Д. Скатерна [та ін.] // Доповіді НАН України. – 2012. – № 12. – С. 163–167.
6. *Киризий Д. А.* Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений / Киризий Д. А. – Киев: Логос, 2004. – 192 с.
7. *Кобилецька М.* Вплив саліцилової кислоти на вміст фотосинтетичних пігментів у рослинах кукурудзи за дії кадмій хлориду / М. Кобилецька, У. Маленька // Вісник Львівського університету. Серія Біологія. – 2012. – Вип. 8. – С. 300–308.
8. *Коломиец Н. Э.* Растения рода хвощ / Н. Э. Коломиец // Фармация. – 2006. – № 3. – С. 46–48.
9. *Коломиец Н. Э.* Сравнительное исследование химического состава видов рода хвощ флоры Сибири / Н. Э. Коломиец, Г. И. Калинкина // Химия растительного сырья. – 2010. – № 1. – С. 149–154.
10. *Кучерява Л. Ф.* Систематика вищих рослин. І. Архегоніати / Кучерява Л. Ф., Войтюк Ю. О., Нечитайло В. А. – Київ: Фітосоціоцентр, 1997. – 136 с.
11. *Лотова Л. И.* Морфология и анатомия высших растений / Лотова Л. И. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 529 с.
12. *Мусієнко М. М.* Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин / Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Славний П. С. –Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 200 с.
13. *Рейвн П.* Современная ботаника. Т. 2 / Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. – М.: Мир, 1990. – 344 с.
14. *Флора* УСРР // Голов. ред. акад. Фомін О. В. – том 1. – Київ: Видавництво АН УСРР, 1936. – С. 110–113.
15. *Фурст Г. Г.* Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Фурст Г. Г. – М.: Наука, 1979. – 155 с.
16. *Шлык А. А.* Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев / Шлык А. А. // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1975. – С. 154-170.
17. *Drążkiewicz M.* Interference of nickel with the photosynthetic apparatus of *Zea mays* / M. Drążkiewicz, T. Baszyński // Ecotoxicol. Environ. Saf. – 2010. – Vol. 73, N 5. – P. 982–986.
18. *Evert R. F.* Esau's Plant Anatomy. Third edition. / Evert R. F. – Hoboken, New Jersey: Wiley Interscience, 2007. – 607 p.
19. *Marshall G.* Growth and Development of Field Horsetail (*Equisetum arvense* L.) / G. Marshall // Weed Science. – 1986. – Vol. 34. – P. 271–275.
20. *Stern K. R.* Introductory Plant Biology / Stern K. R., Jansky S., Bidlack J. E. – New York: McGraw-Hill, 2003. – 624 p.


Статья поступила в редакцию 11.04.2013

**Д. М. Ситніков[1, 2], Л. М. Бабенко[1], М. М. Щербатюк[1]**
[1] Інститут ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна
[2] Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, Біотехнологічний науково-навчальний центр, вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

## ФОТОСИНТЕТИЧНІ ПІГМЕНТИ І ОНТОГЕНЕЗ *EQUISETUM ARVENSE* L.

**Резюме**
Досліджено динаміку вмісту хлоропластних пігментів у різних органах хвоща польового (*Equisetum arvense* L.) в онтогенезі і ультраструктурні особливості його фотосинтезуючих тканин. Показано, що вміст хлорофілу *a* і *b* в різних органах хвоща польового залежить від періоду онтогенезу і фази розвитку рослини. Встановлено провідну роль хлоренхіми нижніх гілок вегетативних пагонів хвоща польового в накопиченні максимальної кількості хлорофілу. В клітинах хлоренхіми нижніх гілок ідентифіковані скупчення диференційованих хлоропластів. Обговорюється роль структури і фізіологічного стану фотосинтетичного апарату хвоща польового у його здатності до ефективного накопичення вегетативної маси і запасних поживних речовин за короткий період активного розвитку.
**Ключові слова:** *Equisetum arvense* L., хлорофіл, ультраструктура тканин, онтогенез.

**D. M. Sytnikov[1, 2], L. M. Babenko[1], M. M. Shcherbatyuk[1]**
[1]N. G. Kholodnyi Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine,
2, Tereschenkivska Str., Kyiv, Ukraine
[2]Odesa National Mechnykov University, Biotechnology Research and Training Center, 2, Dvoryanska Str., Odessa, 65082, Ukraine

## PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS AND ONTOGENESIS OF *EQUISETUM ARVENSE* L.

**Summary**
The dynamic of content of chloroplast pigments from different organs of horsetail (*Equisetum arvense* L.) during ontogenesis and ultrastructure characteristics of its photosynthetic tissues were studied. It was shown that chlorophyll *a* and *b* content of different organs of horsetail depended on the ontogenesis period as well as the plant development phase. The key role of chlorenchima from vegetative shoots (lower branches) of the horsetail in chlorophyll accumulation was found. In chlorenchima cells of lower branches there were identified the clusters of chloroplasts with differentiated structure. The role of structure and physiological state of photosynthetic complex of the horsetail in its ability effectively accumulate vegetative mass and reserved nutritive materials in a short period of active development is discussing.
**Key words:** *Equisetum arvense* L., chlorophyll, tissue ultrastructure, ontogenesis.

# ГЕНЕТИКА

УДК 575.17:575.126:612.118.221.2

**О. Ю. Корецька**[1], бакалавр
**С. В . Білоконь**[1], к. б. н., доц.
**М. І. Лунга**[2], Головний лікар Кілійського району Одеської обл.
[1] Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, кафедра генетики та молекулярної біології, вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна
[2] Кілійська центральна районна лікарня, вул. Перемоги, 67, Кілія, 68302, Кілійський район, Одеська обл., Україна

# РОЗПОВСЮДЖЕНІСТЬ ГРУП КРОВІ *AB0* І *RH* СЕРЕД НАСЕЛЕННЯ КІЛІЙСЬКОГО РАЙОНУ ОДЕСЬКОЇ ОБЛАСТІ

В роботі проаналізовано дані з розподілу фенотипів *AB0* і *Rh* у 2 500 людей (980 чоловіків та 1 520 жінок) із випадкової вибірки Кілійської популяції віком від 17 до 94 років. Фенотип $Rh^+$ виявлено у 82,6 % обстежених, а фенотип $Rh^-$ у 17,4 % осіб. Частота фенотипів *0, A, B, AB* становила: 34,0 %, 37,2 %, 20,2 % і 8,6 % відповідно. При вивченні зв'язку між комбінаціями фенотипів *AB0* і *Rh* і віком, встановлено різнонаправлений характер у різних вікових групах чоловіків та жінок.
**Ключові слова**: фенотипи, групи крові систем *AB0* і *Rh*, вік, людина.

Групи крові системи *AB0* відносяться до імунної системи організму з чіткою та простою, не пов'язаною із статтю спадковістю, вони незмінні протягом життя і використовуються в клінічних дослідженнях як генетичні маркери. Вивчення цих антигенів дозволило з'ясувати певний зв'язок між антигенами системи *AB0* та багатьма патологічними станами людини (рак, виразкова хвороба та багато ін.) [3, 5, 8]. Відомо про асоціацію між групами крові *AB0* і *Rh* та рівнем у сироватці крові холестерину, білкових фракцій, сечовини та сечової кислоти [4, 11]. Встановлено зв'язок генотипів *AB0* та *Rh* із соматотипами, багатьма антропометричними показниками, темпом постаріння [6, 7].

У зв'язку з вищевикладеним, метою дослідження було встановити особливості розподілу комбінацій фенотипів систем *AB0* і *Rh* у людей різного віку Кілійського району Одеської області. Для досягнення мети ставили такі завдання:

1. Встановити частоту фенотипів *0, A, B, AB* та *Rh* в Кілійській популяції.
2. Виявити вікові та статеві особливості розподілу фенотипів *AB0* і *Rh* в досліджуваній популяції.

## Матеріали і методи дослідження

Робота виконана у клініко-діагностичній лабораторії Кілійської Центральної районної лікарні. Обстежено 2 500 людей (980 чоловіків та 1 520 жінок) із випадкової вибірки мешканців Кілійського району віком від 17 до 94 років.

Віковий розподіл був таким: 17–44 роки – 1062 особи, 45–59 років – 820 осіб, 60–74 роки – 483 особи, 75–94 роки – 135 осіб.

© О. Ю. Корецька, С. В . Білоконь, М. І. Лунга, 2013

У всіх обстежених визначали групи крові в системах *AB0* і *Rh* методом гемаглютинації за допомогою стандартних сироваток [9]. За системою *Rh* виявляли тільки два загальних фенотипи – $Rh^+$ та $Rh^-$ [4].

Аналізували частоту зустрічальності наступних комбінацій фенотипів систем *AB*0 та Резус: ($0Rh^+$, $0Rh^-$, $ARh^+$, $ARh^-$, $BRh^+$, $BRh^-$, $ABRh^+$, $ABRh^-$ ).

Очікувані частоти зустрічальності груп крові за системою *AB0* розраховували за формулою Харді – Вайнберга [1].

Статистичне опрацювання матеріалу проводилось з використанням стандартних і спеціалізованих програм (*Statistica*) методами, прийнятими в біології і медицині [2].

**Результати дослідження та їх обговорення**

В результаті дослідження встановлено, що в обстежених осіб зустрічаються чотири основні фенотипи груп крові системи *AB0*.

Групу крові *0* мали 850 обстежених, що складало 34,0 %, група крові *A* була відмічена у 930 осіб, що складало 37,2 %, *B* – у 505 (20,2 %) осіб і фенотип *AB* – у 8,6 % обстежених (215 осіб) (рис. 1).

Очікувана частота стрівальності фенотипів груп крові за системою *AB0* була наступною: *0* – 36 %, *A* – 40 %, *B* – 17 % і *AB* – 7 %.

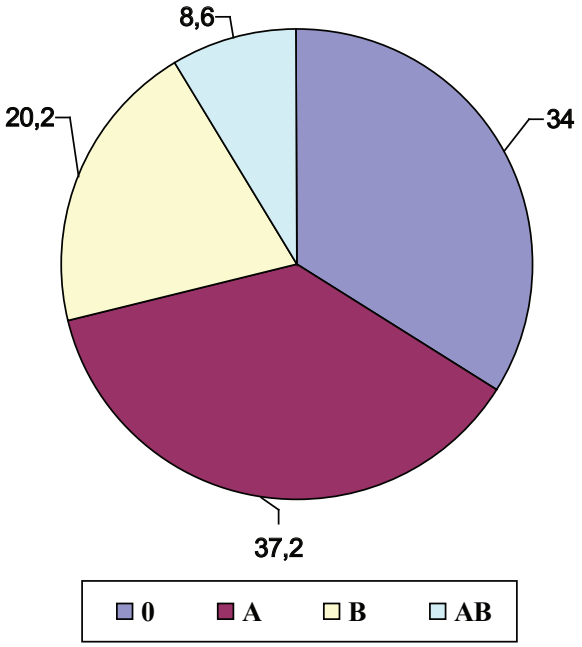



Рис. 1. Розподіл груп крові в системі *AB0* серед населення Кілійського району

Фенотип $Rh^+$ виявили у 2 065 осіб (82,6 %) обстежених, а фенотип $Rh^-$ — у 435 осіб (17,4 %).

Отримані результати в загальних групах фенотипів істотно не відрізняються від загальних даних інших дослідників жителів по Україні [6, 9, 10].

Частота зустрічальності окремих груп крові в системі *AB0* та «резус» у людей різного віку представлена в таблицях 1–4.

У чоловіків віком від 17 до 59 років зберігалася середньо-популяційна частота фенотипів груп крові, тоді як в віковій групі 60–74 років виявилася тенденція до зменшення кількості носіїв фенотипу *0* та збільшення кількості носіїв *A* порівняно з даними щодо чоловіків віком 17–44 років (табл. 1).

Таблиця 1

**Частота зустрічальності груп крові у чоловіків різного віку, n / %**

| Група крові | 17–44 роки | 45–59 років | 60–74 роки | 75–94 роки | Всього |
|---|---|---|---|---|---|
| *0* | 200<br>35,5 ± 1,4 | 84<br>32,8 ± 2,4 | 31<br>27,9 ± 2,0* | 18<br>36,7 ± 2,2 | 333<br>34 ± 1,6 |
| *A* | 216<br>38,3 ± 2,1 | 104<br>40,6 ± 2,2 | 52<br>46,8 ± 1,9* | 18<br>36,7 ± 2,5 | 390<br>39,8 ± 1,8 |
| *B* | 102<br>18,1 ± 1,8 | 46<br>18,0 ± 1,6 | 16<br>14,4 ± 2,1 | 9<br>18,4 ± 1,7 | 173<br>17,7 ± 1,4 |
| *AB* | 46<br>8,2 ± 1,7 | 22<br>8,6 ± 1,2 | 12<br>10,8 ± 1,3 | 4<br>8,2 ± 1,8 | 84<br>8,6 ± 0,8 |
| **Всього** | **564** | **256** | **111** | **49** | **980** |

Примітка: * – відмінності порівняно з віковою групою 17–44 роки достовірні при $p \leq 0,05$.

У жінок відмічалося вірогідне зменшення зустрічальності фенотипу *A* і збільшення фенотипу *B* в віковій групі 75–94 роки порівняно з наймолодшою віковою групою 17–44 роки (табл. 2).

Таблиця 2

**Частота зустрічальності груп крові у жінок різного віку, n / %**

| Група крові | 17–44 роки | 45–59 років | 60–74 роки | 75–94 роки | Всього |
|---|---|---|---|---|---|
| *0* | 174<br>34,9 ± 2,2 | 189<br>33,5± 1,5 | 123<br>33,1 ± 1,9 | 31<br>36,1± 2,4 | 517<br>34 ± 1,8 |
| *A* | 185<br>37,1 ± 1,8 | 204<br>36,2 ± 1,7 | 126<br>33,9 ± 1,5 | 25<br>29,1 ± 1,2 * | 540<br>35,5 ± 1,4 |
| B | 98<br>19,7 ± 1,6 | 125<br>22,2 ± 1,3 | 86<br>23,1 ± 1,1 | 23<br>26,7 ± 0,8* | 332<br>21,8± 2,1 |
| *AB* | 41<br>8,2 ± 1,3 | 46<br>8,2 ± 1,2 | 37<br>9,9 ± 1,00 | 7<br>8,1 ±1,4 | 131<br>8,6± 0,6 |
| **Всього** | **498** | **564** | **372** | **86** | **1520** |

Примітка: * – відмінності порівняно з віковою групою 17–44 роки достовірні при $p \leq 0,05$.

При аналізі частоти зустрічальності комбінацій груп крові системи *AB0* з резус-фактором, встановлено, що частота комбінації фенотипів крові $0Rh^+$ у віковій групі чоловіків 75–94 років мала тенденцію до зменшення, а частота комбінації фенотипів крові $0Rh^-$ мала тенденцію до збільшення відносно даних чоловіків віком 17–44 років (табл. 3). Також частота комбінації фенотипів $ABRh^+$ у найстаршій віковій групі мала тенденцію до збільшення, а частота комбінації фенотипів $ABRh^-$ мала тенденцію до зменшення, але це може бути пов'язано з недостатньо великою вибіркою (4 чоловіка).

Таблиця 3

**Частота розподілу фенотипів за групами крові в системах AB0 та резус у чоловіків різного віку, %**

| Група крові | 17 – 44 роки | 45 – 59 років | 60 – 74 роки | 75 – 94 роки |
|---|---|---|---|---|
| $0\ Rh^+$ | 89,5 | 84,5 | 83,9 | 83,3* |
| $0\ Rh^-$ | 10,5 | 15,5 | 16,1 | 16,7* |
| $A\ Rh^+$ | 93,5 | 92,3 | 88,5* | 88,8 |
| $A\ Rh^-$ | 6,5 | 7,7 | 11,5* | 11,2 |
| $B\ Rh^+$ | 87,3 | 84,8 | 87,5 | 88,9 |
| $B\ Rh^-$ | 12,7 | 15,2 | 12,5 | 11,1 |
| $AB\ Rh^+$ | 89,1 | 90,6 | 83,3 | 100* |
| $AB\ Rh^-$ | 10,9 | 9,4 | 16,7* | 0* |

Примітка: * – відмінності з контролем достовірні при $p \leq 0,05$ порівняно з віковою групою 17–44 роки.

Стосовно розподілу *Rh*-фактора у жінок можна виділити такі особливості: у вікових групах 45–59 років та 60–74 років відмічено тенденцію до збільшення частоти зустрічальності фенотипу $ARh^+$ і зменшенню фенотипу $ARh^-$ порівняно з наймолодшою віковою групою (табл. 4.). В групі жінок старше за 75 років відбулося збільшення фенотипу $0Rh^+$ та зменшення частоти зустрічальності фенотипу $0Rh^-$.

Серед жінок найстаршої вікової групи не було виявлено резус-негативних з групою крові *AB*, і це може бути пояснено малою вибіркою (7 жінок).

Проведені дослідження виявили вікові особливості змін частоти фенотипів системи *Rh* у чоловіків і жінок різного віку. Так, у чоловіків по відношенню до жінок у віковій групі 17–44 років встановлено вірогідне збільшення частоти $ARh^+$ та відповідне зменшення частоти $ARh^-$. В цій же віковій групі встановлено вірогідне зменшення фенотипу $BRh^+$ і збільшення фенотипу $BRh^-$ порівняно з жінками.

Таблиця 4

**Частота розподілу фенотипів за групами крові в системах АВ0 та резус у жінок різного віку, %**

| Група крові | 17–44 роки | 45–59 років | 60–74 роки | 75–94 роки |
|---|---|---|---|---|
| *0 Rh*$^+$ | 89,7 | 92,0 | 94,3 | 93,5* |
| *0 Rh*$^-$ | 10,3 | 8,0 | 7,7 | 6,5* |
| *A Rh*$^+$ | 84,3 | 90,6* | 94,4* | 88,0 |
| *A Rh*$^-$ | 15,7 | 9,4* | 5,6* | 12 |
| *B Rh*$^+$ | 92,8 | 91,2 | 90,7 | 91,3 |
| *B Rh*$^-$ | 7,2 | 8,8 | 9,3 | 8,7 |
| *AB Rh*$^+$ | 92,6 | 91,3 | 91,8 | 100* |
| *AB Rh*$^-$ | 7,4 | 8,7 | 8,2 | 0* |

Примітка: * – відмінності з контролем достовірні при $p \leq 0,05$ порівняно з віковою групою 17–44 роки.

У чоловіків віком 45–59 років було відмічено зменшення частоти *0Rh*$^+$, *BRh*$^+$ та збільшення *0Rh*$^-$ та *BRh*$^-$ у порівнянні з такими у жінок.

У той же час встановлено, що у групі чоловіків 60–74 років та 75–94 років порівняно з жінками кількість носіїв комбінації фенотипів 0*Rh*$^+$ має тенденцію до зменшення і, відповідно, тенденцію до збільшення комбінації фенотипів 0*Rh*$^-$ .

Порівняно з чоловіками у групі жінок 60–74 років спостерігається вірогідне збільшення кількості носіїв комбінації *ARh*$^+$ і вірогідне зменшення носіїв комбінації *ARh* $^-$.

Можна припустити, що цей процес частково пов'язаний із заниженою життєздатністю людей з певними групами крові *AB0* і *Rh* та їх елімінацією із популяції.

При вивченні зв'язку між комбінаціями фенотипів *AB0* і *Rh* із віком, встановлено різнонаправлений характер у різних вікових групах чоловіків та жінок.

Пов'язана з віком зміна частот окремих генотипів груп крові та їх асоціацій є свідченням впливу генів, визначаючих групи крові, на життєздатність, захворюваність та тривалість життя; тому спадковий фактор при вікових змінах необхідно враховувати при профілактиці раннього старіння та пропонувати комплекс профілактичних заходів, які попереджували б його прискорення.

**Висновки**

1. В Кілійській популяції частота фенотипів *0, A, B, AB* становила: 34,0 %, 37,2 %, 20,2 % і 8,6 % відповідно. Фенотип *Rh*$^+$ виявлено у 82,6 % обстежених, фенотип *Rh* $^-$ – у 17,4 % осіб.

2. У чоловіків вікової групи 60–74 років виявлено тенденцію до зменшення кількості носіїв фенотипу *0* та тенденцію до збільшення кількості носіїв *A* порівняно з віковою групою 17–44 років. Відмінностей в розподілі фенотипів *AB0* в старшій віковій групі у чоловіків не виявлено.

3. У жінок старшої вікової групи (75–94 роки) встановлено вірогідне зменшення зустрічальності фенотипу *A* і збільшення фенотипу *B* порівняно з наймолодшою групою.

4. При вивченні зв'язку між комбінаціями фенотипів *AB0*, *Rh* і віком встановлено різнонаправлений характер у різних вікових групах чоловіків та жінок.

**Список використаної літератури**


1. *Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях – Москва: Академкнига, 2003. – 431 с.
2. *Атраментова Л. А., Утевская О.М.* Статистические методы в биологии / Л. А. Атраментова, О. М. Утевская – Горловка: Ліхтар, 2008. – 248 с.
3. *Дранник Г. Н.* Генетические системы крови человека и болезни / Г. Н. Дранник, Г. М. Дизик. – Киев: Здоровья, 1990. – 198 с.
4. *Зуй В. Д.* Взаємозв'язок між групами крові системи АВ0, резус-фактором та білковими фракціями сироватки крові людини / В. Д. Зуй, В. С. Полетюк // Вісн. Київського ун-ту. Сер. біол. – 1975. – № 17. – С. 36–41.
5. *Кныш И. Т.* Продолжительность жизни больных остеогенной саркомой в связи с принадлежностью к фенотипам систем АВ0 и резус / И. Т. Кныш, В. П. Колодченко // Первый Всесоюзный съезд медицинских генетиков: Тез. докл. (Киев, 16 – 18 апреля 1984 г.). – М., 1983. – С. 46.
6. *Колодченко В. П.* Поширеність груп крові системи АВ0 у людей різного віку / В. П. Колодченко // Пробл. старения и долголетия. – 2011. – Т. 20, № 4. – С. 458–463.
7. *Колодченко В. П.* Розподіл комбінацій еритроцитарних антигенів крові систем АВ0 та Rh у людей різного віку / В. П. Колодченко // Пробл. старения и долголетия. – 2012. – Т. 21, № 2. – С. 163–170.
8. *Прокоп О.* Группы крови человека / О. Прокоп, В. Гелер – М.: Медицина, 1991. – 512 с.
9. *Старовойтова Р. А.* Этническая геногеография Украинской ССР / Р. А. Старовойтова. – Киев: Наук. думка, 1979. – 142 с.
10. *Чень І. Б.* Генетичні закономірності розподілу населення території Трускавець-Східниця (Львівська обл.) за групами крові / І. Б. Чень, В. В. Грубінко // Наук. записки ТДПУ ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2003. – № 2 (21). – С. 58–61.
11. *Vij S. C.* Genetic influence on serum creatinine, urea and uric acid / S. C. Vij, B. B. Maitrya, S. L. Mali // Indian J. Physiol. Pharmacol. – 1978. – № 3. – P. 1853−1856.


Стаття надійшла до редакції 25.05.2013

**О. Ю. Корецкая, С. В. Белоконь, Н. И. Лунга**
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина
Килийская центральная районная больница,
ул. Победы, 67, Килия, 68302, Килийский район, Одесская обл., Украина

## РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ГРУП КРОВИ *AB0* И *RH* СРЕДИ НАСЕЛЕНИЯ КИЛИЙСКОГО РАЙОНА ОДЕССКОЙ ОБЛАСТИ

**Резюме**
В работе проанализированы данные по распределению фенотипов *AB0* и *Rh* у 2500 человек (980 мужчин и 1520 женщин) случайной выборки Килийской популяции в возрасте от 17 до 94 лет. Фенотип *Rh* + выявлен у 82,6 % обследованных, а фенотип Rh- у 17,4 % лиц. Частота фенотипов *0, A, B, AB* составила: 34,0 %, 37,2 %, 20,2 % и 8,6 % соответственно. При изучении взаимосвязи между комбинациями фенотипов *AB0* и *Rh* и возрастом, установлен разнонаправленный характер в разных возрастных группах мужчин и женщин.
**Ключевые слова**: фенотипы, группы крови систем *AB0, Rh*, возраст, человек.

**O. U. Koretskaya, S. V. Belokon, N. I. Lunga**
Odesa National Mechnykov University,
Department of Genetics and Molecular Biology,
2, Dvoryanska Str., Odesa, 65082, Ukraine
Kiliya Central District Hospital, 67, Pobedi str., Kiliya, 68302,
Kiliyskiy district, Odesa region, Ukraine

## THE PREVALENCE OF BLOOD GROUPS *AB0* AND *RH* IN THE POPULATION OF KILIA DISTRICT OF ODESA REGION

**Summary**
This paper analyzes the data on the distribution of phenotypes in AB0 and Rh at 2500 people (980 men and 1 520 women) of Kilia district samples of those people who are aged from 17 to 94 years old. Rh + phenotype was found in 82.6 % of the patients, and Rh-phenotype in 17.4 % of the individuals. Frequency of phenotypes 0, A, B, AB, was: 34.0 %, 37.2 %, 20.2 % and 8.6 % respectively. In the study of the interconnection between combinations of *AB0* and *Rh* phenotype and age, the diverse character was determined in different age groups of men and women.
**Keywords**: phenotypes, *AB0* blood group system, *Rh*, age, a man.

УДК 575.162:57.024:591.185.1

**Н. П. Матійців**, к.б.н., доцент,
**І. І. Могиляк**, аспірант,
**О. І. Труш**, аспірант,
**Я. І. Черник**, к.б.н., доцент
Львівській національний університет імені І. Франка,
кафедра генетики і біотехнології,
вул. Грушевського, 4, Львів, 79005, Україна, e-mail:m.n.p@mail.ru

# РУХОВА АКТИВНІСТЬ НЕЙРОДЕГЕНЕРАТИВНИХ МУТАНТІВ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Використовуючи різні методичні підходи вивчено рухову активність мутантів *Drosophila melanogaster* із дегенерацією клітин мозку. Встановлено відмінність локомоторної поведінки мутантів від лінії дикого типу. Поведінкові відхилення корелювали з генотипом і функціональними змінами у мозку.
**Ключові слова:** нейродегенерація, поведінка, рухова активність, дрозофіла.

Мутації, що зумовлюють дегенеративні зміни в нервових клітинах є й причиною порушень поведінки. Гени контролюють не безпосередньо поведінкові реакції, а особливості організації мозку, його структури і складових, і вже через особливості цієї організації успадковується специфіка поведінки. Тому важливим є дослідження генетичного контролю як нормальних поведінкових реакцій, так і патологічних форм, які, зокрема, зумовлені нейродегенеративними змінами мозку. Спадкові нейродегенеративні хвороби людини супроводжуються деменцією та порушеннями поведінки [4, 8]. Однак вивчення природи нейродегенеративних хвороб людини та поведінкових змін під час перебігу захворювання ускладнюється низкою методичних та етичних проблем. Останнє десятиліття досліджень нейродегенерації у модельних об'єктів підтвердило важливу роль вивчення цих процесів у *Drosophila melanogaster* [9, 12]. Еволюційно високо організована нервова система дрозофіли, короткий період генерації, наявність у геномі багатьох генів-ортологів людини доводять доцільність вивчення генетично зумовленої дегенерації мозку та поведінкових змін, що її супроводжують, у *D. melanogaster.* Метою дослідження було вивчити особливості рухової поденки у особин різних мутантних ліній *D. melanogaster*, що характеризувались дегенеративними змінами мозку, в порівнянні з лінією дикого типу. При цьому поставлено завдання визначити індекс рухової активності у «клаймбінг тесті» та довільну рухливість у «відкритому полі» мутантних особин із різними механізмами дегенерації мозку.

## Матеріали та методи дослідження

Матеріалом дослідження служили нейродегенеративні Х-зчеплені мутанти: лінії 76-15 та 72-7, одержані в лабораторії шляхом хімічного мутагенезу [1; 3], лінія

 © Н. П. Матійців, І. І. Могиляк, О. І. Труш, Я. І. Черник, 2013

$sws^{olfE}$ отримана з музею Bloomington Drosophila Stock Center (США), лінія $sws^{1}$ люб'язно надана Д. Кречмар (Dr. Doris Kretzschmar) [10, 11] та лінія $sni^{1}$ люб'язно надана професором Ш. Шнеулі (Prof. Stephan Schneuwly) [6]. Як контроль використовували лінію дикого типу *Oregon-R*. Мух утримували на стандартному середовищі при температурі +25 °C в затемненому термостаті. Аналізували поведінку самців. Всі поведінкові тести проводили у той же самий час доби за однакових умов освітлення лампою денного світла та при кімнатній температурі (+22 – +24 °C). Досліджувані особини перед тестуванням не піддавались ефірізації як мінімум протягом доби.

Індекс рухової активності визначали, проводячи "клаймбінг тест" (climbing test) з використанням установки для визначення фототаксису [5] із деякими модифікаціями [9]. Установка представляє собою п'ять послідовних пробірок. Підраховували кількість самців, що переповзли у верхню пробірку за 30 секунд. Не даючи часу на відпочинок, струшували мух з п'ятої пробірки у першу і через 30 секунд підраховували кількість самців, які залишились в ній. Ті особини, які переповзли у верхню, п'яту пробірку, знову без відпочинку перекидали у наступну пробірку, і так аж до останньої пробірки в установці. Цей тест проводили для 1–3, 4–6, 10–12, 16–18-денних імаго, тестували по 160 особин кожного генотипу. Індекс рухової активності розраховували за формулою:

$$\frac{(n_1)+(n_2\times 2)+(n_3\times 3)+(n_4\times 4)+(n_5\times 5)}{n\times 5},$$

де $n_x$ – кількість мух в x пробірці.

Для оцінки рухової активності методом "відкритого поля" використовували виготовлену нами установку, яка складалась із скляної чашки Петрі діаметром 7 см, дно якої розграфлене на квадрати зі стороною 0,5 см. Чашку накривали плоскою скляною накривкою із такого ж скла. Дослідники [8, 15, 16], які використовували подібні методи у різних варіаціях, зазначили, що мухам потрібно кілька хвилин для адаптації до нового середовища. Надалі вони демонструють типову для себе поведінку впродовж тривалого часу, тому для оцінки типової поведінки достатньо спостерігати за особинами лінії короткий час. Протягом експерименту проводили 10 хв відеозапис після 2 хв адаптації мух. Відзнятий матеріал аналізували на комп'ютері, оцінювали довжину пробігу в сантиметрах, при цьому перетин одного квадрата рахували пробігом 0,5 см. В кожному досліді аналізували молодих (3–5-денних) та старих (18–20-денних) самців індивідуально, не менше 25 особин кожного генотипу та вікової категорії.

Статистичне опрацювання даних було проведено за допомогою програмного забезпечення «Excel». Достовірність отриманих результатів перевіряли за допомогою критеріїв Пірсона або Ст'юдента. Позначали (***) – достовірну різницю при рівні значущості $p \leq 0{,}001$; (**) – $p \leq 0{,}01$; (*) – $p \leq 0{,}05$.

**Результати досліджень та обговорення**

Для дослідження особливостей рухової поведінки використали лінії з нейродегенеративними змінами мозку, що були зумовлені мутаціями у різних генах, а отже, мали відмінні механізми відмирання клітин, функціональні та морфологічні особливості. Є деякі відомості щодо генетичних та морфологічних характеристик досліджуваних мутантів, однак системного вивчення поведінкових реакцій у них не проводилось.

Відомо, що мутації в гені *sws* є причиною появи нейродегенерації, в основі якої відмирання нейронів та патологія гліальних клітин. Досліджували три різні лінії мутантні за геном *sws*, кожна з яких представляє відмінну алельну форму цього гена – $sws^{olfE}$, $sws^{1}$ та 76-15 ($sws^{76\text{-}15}$) [1; 3; 10; 11]. Зміни у клітинах мозку, зумовлені мутаціями в гені *sws,* можуть визначати порушення поведінкових реакцій, зокрема, ольфакторної поведінки, що описано для мутанта $sws^{olfE}$ [10]. Мутація в гені *sniffer* ушкоджує НАДФ(Н)-залежну карбонілредуктазу, яка зумовлює відмирання клітин мозку внаслідок оксидативного стресу [13], та супроводжується деякою млявістю у мутантів $sni^{1}$. У ліній 72-7 та $sws^{olfE}$ вперше описано специфічну, прогресуючу з віком дегенерацію дофамінових нейронів, тоді як особини лінії 76-15, які несли мутацію, що ушкоджує білок SWS-A, не мали значної дегенерації дофамінових нейронів [2]. Функції нейротрансмітера дофаміна є еволюційно консервативними у нервовій системі багатьох видів, зокрема, у дрозофіли і ссавців, та є визначальними перш за все у контролі моторної активності. Рухова активність є універсальною поведінковою реакцією, а також складовою майже всіх складніших поведінкових реакцій, таких як статева активність, фото- і геотаксиси, ольфакторна поведінка та інші. Отже для її дослідження потрібно оцінити показники декількох локомоторних проявів.

Визначення індексу локомоторної активності виявило безпосередній зв’язок між віком і руховою активністю особин проаналізованих ліній із тенденцією до суттєвого зниження рухливості (рис. 1). Молоді імаго $sni^{1}$ мали найнижчий рівень активності, однак у 10–18 денному віці активність співпадала з рівнем контролю. У ліній *sws* до 12-денного віку суттєвої відмінності порівняно з диким типом не було, а зниження активності у 16–18-денних особин відбувалось значно сильніше, ніж в контролі.

У лінії 72-7 індекс рухової активності відрізнявся від загальної тенденції у бік значного підвищення з віком. Показник становив 0,66 для 1–3 денних і 0,518 для 16–18-денних самців лінії 72-7, тоді як у контрольної лінії він становив 0,68 і 0,21 відповідно. Вищий індекс рухової активності у “клаймбінг тесті” в особин лінії 72-7, порівняно із контролем та іншими дослідними лініями, можна пояснити неадекватною реакцією на процес “реактивації” – посилення рухової активності при механічному струшуванні мух, а таке струшування й лежить в основі цього тесту. Виявлене відхилення від норми може свідчити також про порушення передачі

сигналів до мотонейронів в результаті патологічного стану дофамінових нейронів або загальної нестачі нейромедіатора дофаміна у лінії 72-7. Подібні хаотичні рухи та стан гіперкінезії описано у людей із деякими нейродегенеративними розладами, зокрема у разі хореї Гентінгтона, що супроводжується зниженням рівня дофаміну [14].

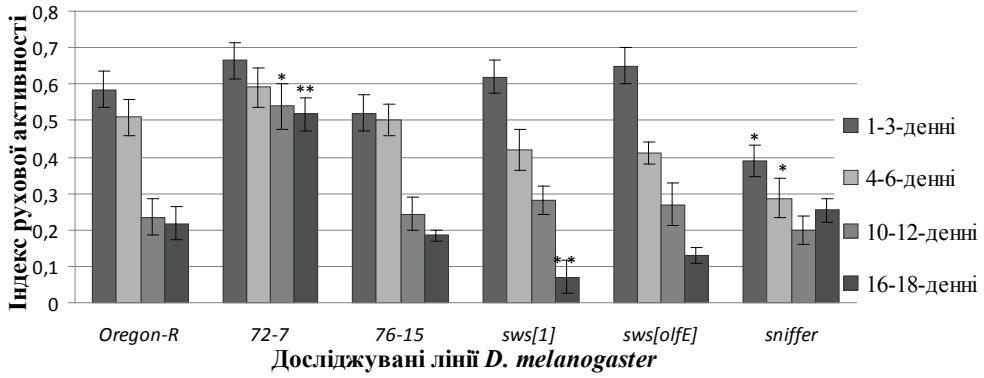



Рис. 1. Індекс рухової активності (“клаймбінг тест”) досліджуваних ліній *D. melanogaster*. Лінія *Oregon-R* є контролем.

На відміну від “клаймбінг тесту”, метод “відкритого поля” не передбачає жодного втручання чи додаткового стимулювання досліджуваних особин. Це фіксація довільної поведінки за стандартних умов. Загалом, як і у попередньому тесті, спостерігалось зниження відносної рухової активності особин всіх ліній з віком (рис. 2).

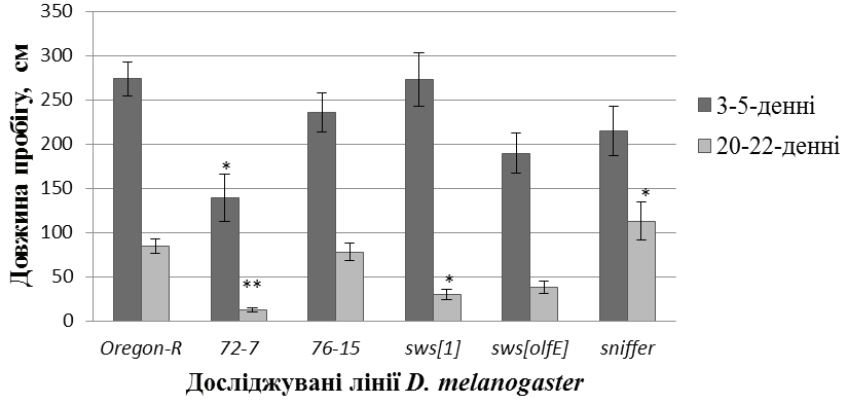



Рис. 2. Рухова активність самців імаго досліджуваних ліній *D. melanogaster* у “відкритому полі”. Лінія *Oregon-R* є контролем.

Найнижчою серед мутантів та значно нижчою, ніж у дикого типу була рухова активність у "відкритому полі" у лінії 72-7, в той час як індекс рухової активності в "клаймбінг тесті" у цієї лінії був високим. Такі дані добре корелюють між собою, доводячи, що без додаткового стимулювання особини з відмираючими дофаміновими нейронами відмовляються від активного руху.

Крім того, нами був проаналізований такий вид активності як стрибки (рис. 3), які також є проявом довільної локомоторної активності. Як свідчать досліди, найспокійнішою виявилась лінія дикого типу – 2–3 стрибки за десять хвилин – як у молодих так і у старих особин. Порівняно з нею мутантна лінія $sws^{olfE}$ характеризувалась значним збільшенням цього показника – в два рази вищим у 3–5 денних особин та втричі у 18–20 денних мух. Подібну активність виявила лінія 76-15. Найменше стрибали особини $sni^1$ у віці 18–20 днів.

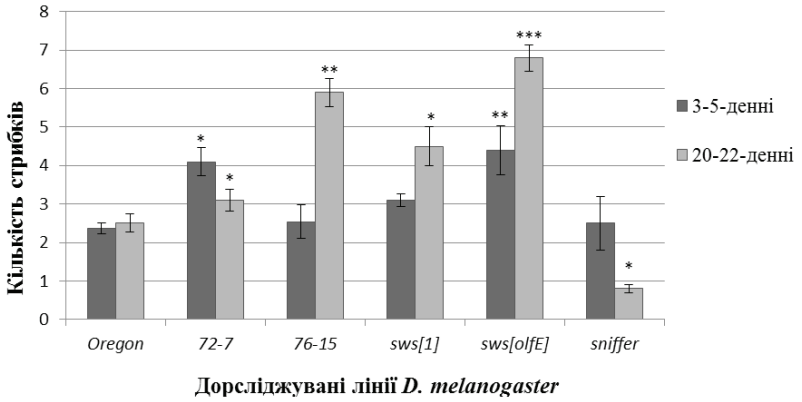



Рис. 3. Кількість стрибків самців імаго досліджуваних ліній *D. melanogaster* у "відкритому полі". Лінія *Oregon-R* є контролем.

Таким чином, всі досліджувані лінії проявили відхилення у показниках рухової активності порівняно з особинами дикого типу із спільними закономірностями змін у ліній із спільною природою розвитку нейродегенерації.

**Висновки**

1. Найвищий індекс рухової активності у "клаймбінг тесті" виявлено у лінії 72-7, для якої характерне відмирання дофамінових нейронів; найнижчий – для лінії $sni^1$, нейродегенеративні зміни якої зумовлені порушенням антиоксидантної системи.
2. Загальний пробіг у "відкритому полі" був найнижчий у старих особин лінії 72-7, натомість у старих самців $sni^1$ був найбільшим.
3. Мутанти (76-15, $sws^1$, $sws^{olfE}$) з різними алельними форми гена *sws*, мали подібні профілі рухових характеристик з віком у всіх тестах – значне зниження індексу рухової активності та загального пробігу, а також збільшення стрибків порівняно з контролем.

## Список використаної літератури


1. *Матійців Н. П.* Молекулярно-генетичний аналіз нейродегенеративних мутацій *Drosophila melanogaster*, локалізованих в Х-хромосомі : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.15 «генетика» / Матійців Наталія Петрівна. – Львів, 2009. – 20 с.
2. *Могиляк І. І.* Чутливість нейродегенеративних мутантів *Drosophila melanogaster* групи *swiss cheese* до умовоксидативного стресу / *І. І. Могиляк, Н.* П. Матійців, Н. І. Груник, Я. І. Черник // Biopolymers and Cell. – 2011. – V. 27, № 6. – P. 453–458.
3. *Щербата Г. Р.* Генетический анализ нейродегенеративных мутантов *Drosophila melanogaster* по Х-хромосоме, индуцированных этилметансульфонатом и нитрозоэтилмочевиной / Г. Р. Щербата, Н. П. Матийцив, Я. И. Черник, А. С. Яценко, В. В. Радыш, М. М. Кучеренко, Д. В. Максимив // Генетика. – 2004. – Т. 40, № 9. – С. 1286–1292.
4. *Ahmed Z.* The neuropathology, pathophysiology and genetics of multiple system atroph y / Z. Ahmed, Y. Asi, A. Sailer, A. Lees et al. // Neuropathol Appl Neurobiol. – 2012 – V. 38. – P. 4–24.
5. *Benzer S.* Genetic dissection of behavior / S. Benzer // Sci. Am. – 1973. – V. 229. – P. 24–37.
6. *Botella J.* The *Drosophila* Carbonyl Reductase Sniffer Prevents Oxidative Stress-Induced Neurodegeneration / J. Botella, J. Ulschmid, C. Gruenewald et al // Current Biology. – 2004. – V. 14. – P. 782–786.
7. *Cookson M.* Evolution of neurodegeneration / M. Cookson // Curr Biol. – 2012. – V. 11. – P. 753–761.
8. *Hirth F. Drosophila melanogaster* in the Study of Human Neurodegeneration / F. Hirth // CNS Neurol Disord Drug Targets. – 2010. – V. 9. – P. 504–23.
9. *Greene J.* Mitochondrial pathology and apoptotic muscle degeneration in *Drosophila* parkin mutants / J. Greene, A. Whitworth, I. Kuo et al // Proc Natl Acad Sci USA. – 2003. – V. 100. – P. 4078–4083.
10. *Kretzschmar D.* The *swiss cheese* mutant cause glial hyperwrapping and brain degeneration in *Drosophila* / D. Kretzschmar, G. Hasan, S. Sharma, M. Heisenberg // J. Neurosci. – 1997. – Vol. 17, N 19. – P. 7425–7432.
11. *Kretzschmar D.* Neurodegenerative mutants in *Drosophila*: a means to identify genes and mechanisms involved in human disease? / D. Kretzschmar // Invert. Neurosci. – 2005. – Vol. 3. – P. 97–109.
12. *Kretzschmar D.* Swiss cheese et allii, some of the first neurodegenerative mutants isolated in Drosophila // J Neurogenet. – 2009. – Vol. 23. – P. 34–41.
13. *Martin H.* The *Drosophila* carbonyl reductase sniffer is an efficient 4-oxonon-2-enal (4ONE) reductase / H. Martin, M. Ziemba, M. Kisiela et al. // Chem Biol Interact. – 2010. – Vol. 191. – P. 48–54.
14. *Roos R.* Huntington's disease: a clinical review / R. Roos // Orphanet J Rare Dis. – 2010 – Vol. 20. – P. 5–40.
15. *Soibam B.* Open-field arena boundary is a primary object of exploration for *Drosophila /* B. Soibam, M. Monica, L. Lingzhi, et al. *//* Brain Behav. – 2012 – Vol. 2. – P. 97–108.
16. *Valente D.* Analysis of the Trajectory of Drosophila melanogaster in a Circular Open Field Arena. / D. Valente, I. Golani, P. Mitra // PLoS ONE – Vol. 2. – P. 1083.


Стаття надійшла до редакції 28.06.2013

**Н. П. Матийцив, И. И. Могиляк, Е. И. Труш, Я. И. Черник**
Львовский национальный университет имени И. Франко,
кафедра генетики и биотехнологии,
ул. Грушевского, 4, Львов, 79005, Украина

## ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ НЕЙРОДЕГЕНЕРАТИВНЫХ МУТАНТОВ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

**Резюме**
Используя различные методические подходы, изучали двигательную активность мутантов *Drosophila melanogaster* с дегенерацией клеток мозга. Установлено отличие локомоторного поведения мутантов от линии дикого типа. Поведенческие отклонения коррелировали с генотипом и функциональными изменениями в мозге.
**Ключевые слова:** нейродегенерация, поведение, двигательная активность, дрозофила.

**N. P. Matiytsiv, I. I. Mohylyak, O. I. Truhs, Y. I. Chernik**
Ivan Franko National University of Lviv, Department of Genetics and Biotechnology, 4, Hrushevsky Str., Lviv, 79005, Ukraine

## MOTOR ACTIVITY OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* NEURODEGENERATIVE MUTANTS

**Summary**
Motor activity of *Drosophila melanogaster* mutants with brain cells degeneration using different methodological approaches was studied. There were found out the difference in locomotor behaviour of mutants compare with wild type flies. Behavioural abnormalities correlated with genotype and functional changes in brain.
**Key words:** neurodegeneration, behavior, motor activity, *Drosophila*.

# ЗООЛОГІЯ

УДК 569.32.118.2(477)

**М. В. Синица**, младший научный сотрудник
Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601, Украина, e-mail: Sinitsamax@gmail.com

# СОНИ (GLIRIDAE, RODENTIA) ИЗ ПОЗДНЕМИОЦЕНОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ЕГОРОВКА 1 И ЕГОРОВКА 2 НА ЮГЕ УКРАИНЫ

Описаны остатки сонь (Mammalia, Rodentia) из новых позднемиоценовых (средний туролий, MN 12) местонахождений Егоровка 1 и Егоровка 2 на юге Украины (Одесская обл.). Сони Егоровки 2 представлены тремя таксонами: *Muscardinus* cf. *pliocaenicus*, *Vasseuromys* aff. *pannonicus* и *Myomimus maritsensis*. В Егоровке 1 обнаружен только один вид – *Myomimus maritsensis*. Приведено описание и сравнение с близковозрастными сообществами сонь Европы. *Vasseuromys aff. pannonicus* из Егоровки 2 представляет наиболее молодые находки рода. Относительная многочисленность остатков *Myomimus* свидетельствует в пользу широкого распространения открытых биотопов. Находки *Muscardinus* и *Vasseuromys* в Егоровке 2 указывает на присутствие редких лесных биотопов.
**Ключевые слова:** Gliridae, миоцен, туролий, Восточная Европа, Украина, Егоровка.

Сони (Gliridae) представляют одну из древнейших и многочисленных групп грызунов. Появившись в палеонтологической летописи в раннем эоцене (MP 10) и испытав пик разнообразия в раннем и среднем миоцене, их численность неуклонно снижалась. В современной фауне семейство представлено восемью родами с четырнадцатью-пятнадцатью видами, подавляющая часть которых населяет Европу и Азию. Только один род *Graphiurus* Smuts, 1832 известен из Африканского континента [8].

В миоцене Европы костные остатки сонь очень многочисленны, порой количественно превосходят другие группы грызунов. Общее число описанных видов миоценовых сонь Европы превышает сотню. Древнейшее и наиболее богатое сообщество Gliridae на территории Украины известно из позднемиоценового (ранний валлезий, MN 9) карстового местонахождения Грицев [25]. Сони Грицева представлены современными родами *Glis* Brisson, 1762 (*G. vallesiensis* Agusti, 1981), *Muscardinus* Kaup, 1829 (*M. topachevskii* Nesin et Kowalski, 1997), а также вымершими в миоцене *Myoglis* Baudelot, 1965 (*M. ucrainicus* Nesin et Kowalski, 1997), *Miodyromys* Kretzoi, 1943 (*M. grycivensis* Nesin et Kowalski, 1997) и *Paraglirulus* Engesser, 1972 (*P.* cf. *werenfelsi* Engesser, 1972). Значительную часть сообщества Gliridae Грицева составляют формы, широко распространенные в позднем астарации – валлезии Европы. Некоторые из новоописанных видов, например *Myoglis ucrainicus*, впоследствии были обнаружены во многих близковозрастных местонахождениях Австрии (Richardhof-Golfplatz, Götzendorf, Richardhof-Wald, Schernham) и Венгрии (Rudabanya) [9, 12]. Поздневаллезийский

© М. В. Синица, 2013 

этап слабо представлен остатками сонь. Только из местонахождения Михайловка 1 известны единичные экземпляры *Ramys gipanensis* Nesin, 2004 и *R. multicrestatus* (de Bruijn, 1966) [1].

Все сведения о сонях туролия (MN 11-12) Украины очень фрагментарны и ограничиваются исключительно списочными составами, которые, к сожалению, далеко не всегда соответствуют действительности. В предлагаемой работе описаны дентальные остатки сонь из позднемиоценовых местонахождений Егоровка 1 и Егоровка 2 на юге Одесской области, фауны которых датируются второй половиной среднего туролия (MN 12). Данные о расположении, геологическом строении, тафономии и сопутствующей фауне местонахождений приведены автором ранее [3, 4].

**Материалы и методы исследования**

Материал собран в полевые сезоны 2007 – 2013 гг., для чего применялись стандартные методики промывки костеносной породы на мелкоячеистых ситах (d=0,5 мм). Измерения производились при помощи окуляр-микрометра с точностью до 0,01 мм. Рисунки выполнены автором с использованием камеры-люциды “Wild TYP 308700” к стереомикроскопу “Wild M3C”. Изображения зубов представлены со стороны жевательной поверхности, кроме случаев, когда это оговорено специально. Обозначения элементов жевательной поверхности зубов приняты по Daxner-Höck G., Höck E. [12]. Последовательность и объем стратиграфических подразделений приняты согласно региональной стратиграфической схеме верхнего неогена юга Восточной Европы [26].

**Результаты исследований**

В местонахождениях Егоровка 1 и Егоровка 2 сони составляют самую малочисленную группу грызунов, суммарная доля их остатков составляет 0,58 % и 1,70 % соответственно. Невелико и таксономическое разнообразие, особенно в Егоровке 1, где обнаружен только один вид – *Myomimus maritsensis*. В Егоровке 2 Gliridae представлены тремя родами и видами – *Muscardinus* cf. *pliocaenicus*, *Vasseuromys* aff. *pannonicus* и *Myomimus maritsensis*.

Семейство **GLIRIDAE** Thomas, 1897
Подсемейство **GLIRINAE** Thomas, 1897
**Род *Muscardinus* Kaup, 1829**
***Muscardinus* cf. *pliocaenicus* Kowalski, 1963**

**Типовое местонахождение:** Podlesice (Польша), ранний плиоцен, русциний, MN 14.

**Материал.** Егоровка 2: изолированный m2.

**Геологический возраст и распространение**. Поздний миоцен – средний плиоцен; ранний туролий – ранний вилланий (MN 11–16) Центральной, Южной и Восточной Европы. На территории Украины: поздний миоцен, вторая половина среднего туролия (MN 12), континентальные аналоги среднего мэотиса.

**Описание**

Размеры зуба мелкие (L – 1,20; W – 1,15 мм). Очертания коронки прямоугольные (рис. 1, N).

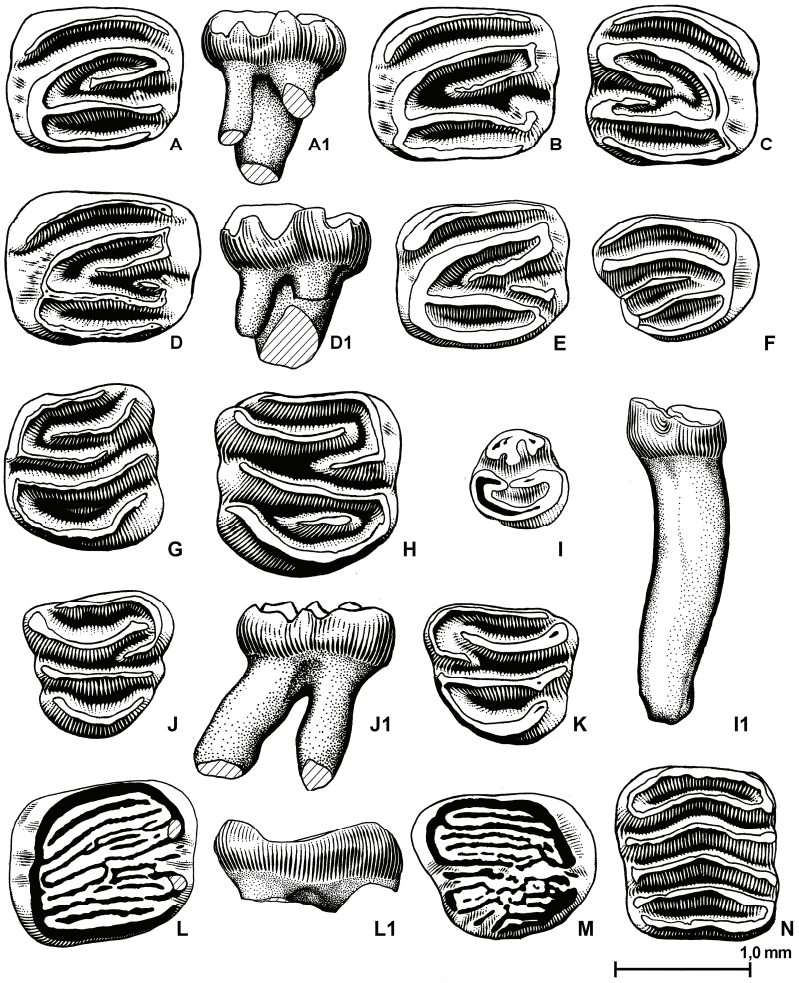



Рис. 1. *Myomimus maritsensis*, Егоровка 1 (C, D, G, H, K), Егоровка 2 (A, B, E, F, I, J): A-E –M1-2; A1, D1 – он же, вид снаружи, F – M3; G – m1; H – m2; I – p4, I1 – он же, вид с внутренней стороны, J-K – m3, K1 – он же, вид снаружи. *Vasseuromys* aff. *pannonicus*, Егоровка 2: L – M1-2, L1 – он же, вид снаружи, M – M3. *Muscardinus* cf. *pliocaenicus*, Егоровка 2: N – m2.

Жевательную поверхность пересекают шесть поперечных гребней. Бугорковидные расширения на лингвальных и лабиальных концах гребней умеренно выражены. Срединные гребни, особенно 2-й, 3-й и 4-й, значительно изогнуты, 1-й и 2-й гребни слиты. Также слиянию подвергнуты лингвальные ветви 9-го и 10-го гребней. Сохранилась корневая система зуба, представленная четырьмя короткими и узкими корнями одинакового размера.

**Сравнение**

m2 из Егоровки 2 мельче *M. cyclopeus* Agusti, Moya Sola et Pons-Moya, 1982; *M. dacicus* Kormos, 1930; *M. meridionalis* Garcia-Alix, 2008; *M. helleri* Fejfar et Storch, 1990*; M. topachevskii*; *M. vireti* Hugueney et Mein, 1965; *M. heintzi* Aguilar, 1982 и крупнее *M. thaleri* de Bruijn, 1966 (табл. 1). m2 *M. hispanicus* de Bruijn, 1966 из Pedreguras 2C, а также *M. pliocaenicus* Kowalski, 1963 из Podlesice, Rebielice и Węże примерно соответствует по размерам экземпляру из Егоровки 2. Одноименные моляры *M. vallesiensis* Hartenberger, 1967 из Can Llobateres при совпадающей длине значительно шире (табл. 1). Присутствие четырех корней отличает экземпляр из Егоровки 2 от *M. hispanicus*, *M. vallesiensis*, *M. thaleri* и *M. topachevskii*, для которых характерны трехкорневые m2. От *M. vallesiensis* также отличается наличием шести полных поперечных гребней жевательной поверхности. По всем отмеченным параметрам m2 *Muscardinus* из Егоровки 2 сходен *M. pliocaenicus* и должен быть отнесен к этому виду.

**Замечания**

Орешниковые сони (*Muscardinus*), несомненно, представляют персистирующую группу достаточно примитивных Gliridae, присутствие которых в современной фауне можно считать реликтовым. Как и у большинства сонь, расцвет группы приходится на вторую половину миоцена (астараций-валлезий) [7, 18]. В фауне Украины орешниковые сони известны начиная с раннего валлезия Грицева (MN 9) [25]. На протяжении второй половины валлезия их остатки отсутствуют и отмечаются только для раннетуролийских местонахождений (Палиево, Новоелизаветовка 2) [5, 29]. Во всех случаях, за исключением *Muscardinus topachevskii* из Грицева, видовая принадлежность этих остатков остается невыясненной. m2 *M. pliocaenicus* из Егоровки 2 представляет собой первые достоверно определенные остатки вида на территории Украины. Немногочисленные остатки *M.* aff. et cf. *pliocaenicus* из других позднемиоценовых местонахождений Украины (Палиево, Кубанка 2, Третья Круча 2, Алтестово 2, Алтестово 3) указывают на присутствие вида в раннем, среднем и, вероятно, позднем туролии центра Восточной Паратетиды (MN11-13).

Таблица 1

**Промеры m2 различных видов рода *Muscardinus*, мм**

| Местонахождение | L | | | | W | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n | min | S | max | n | min | S | max |
| *M. avellanarius* | | | | | | | | |
| Современные | 50 | 1,26 | 1,36 | 1,44 | 50 | 1,18 | 1,26 | 1,31 |
| Kozi Grzbiet | 13 | 1,21 | 1,34 | 1,40 | 13 | 1,16 | 1,23 | 1,34 |
| *M. helleri*(MN 15) | | | | | | | | |
| Gundersheim* | 1 | 1,48 | – | – | 1 | – | 1,44 | – |
| *M. pliocaenicus* (MN 11-16) | | | | | | | | |
| Tegelen | 11 | 1,20 | 1,32 | 1,39 | 11 | 1,13 | 1,19 | 1,29 |
| Podlesice* | 18 | 1,17 | 1,26 | 1,35 | 18 | 0,98 | 1,08 | 1,25 |
| Rębielice | 1 | – | 1,29 | – | 1 | – | 1,19 | – |
| Weze 1 | 4 | 1,12 | 1,24 | 1,27 | 4 | 1,03 | 1,06 | 1,11 |
| Maramena | 1 | – | 1,34 | – | 1 | – | 1,22 | – |
| **Егоровка 2 (Egorovka 2)** | 1 | – | 1,20 | – | 1 | – | 1,15 | – |
| Eichkogel | 3 | 1,15 | 1,28 | 1,35 | 3 | 1,10 | 1,13 | 1,15 |
| Kohfidisch | 24 | 1,20 | 1,28 | 1,45 | 24 | 1,15 | 1,22 | 1,30 |
| Schernham | 16 | 1,25 | 1,36 | 1,60 | 16 | 1,00 | 1,24 | 1,35 |
| *M. meridionalis* (MN 13-14) | | | | | | | | |
| Purcal 4* | 10 | 1,37 | 1,43 | 1,53 | 10 | 1,37 | 1,41 | 1,47 |
| Purcal 24A | 1 | – | 1,35 | – | – | – | 1,41 | – |
| *M. vireti*(MN 13) | | | | | | | | |
| Lissieu* | 7 | 1,25 | 1,31 | 1,40 | 7 | 1,22 | 1,28 | 1,37 |
| *M. heintzi* (MN 10) | | | | | | | | |
| Montredon* | 6 | 1,41 | 1,46 | 1,51 | 6 | 1,28 | 1,38 | 1,49 |
| *M. vallesiensis* (MN 9) | | | | | | | | |
| Can Llobateres* | 5 | 1,20 | – | 1,37 | 5 | 1,32 | – | 1,50 |
| *M. topachevskii* (MN 9) | | | | | | | | |
| Грицев (Grytsev)* | 2 | 1,27 | 1,31 | 1,34 | 2 | 1,13 | 1,21 | 1,29 |
| *M. hispanicus* (MN 9-10) | | | | | | | | |
| Pedregueras 2C* | 20 | 1,00 | 1,21 | 1,29 | 20 | 1,04 | 1,11 | 1,20 |
| *M. thaleri* (MN 9) | | | | | | | | |
| Armantes* | 1 | – | 1,19 | – | 1 | – | 1,23 | – |
| Manchones | 1 | – | 1,05 | – | 1 | – | 1,03 | – |
| *M. sansaiensis* (MN 7-8) | | | | | | | | |
| Felsötárkány 3/2 | 4 | 1,16 | 1,22 | 1,39 | 4 | 1,02 | 1,16 | 1,26 |

Примечание: * Типовое местонахождение.

## Род *Vasseuromys* Baudelot & Bonis, 1966
## *Vasseuromys* aff. *pannonicus* (Kretzoi, 1978)

**Типовое местонахождение:** Eichkogel (Австрия), поздний миоцен, ранний туролий, MN11.

**Материал.** Егоровка 2: M1-2 – 1 экз., M3 – 1 экз.

**Геологический возраст и распространение**. Поздний миоцен; ранний – средний туролий (MN 11–12) Европы. На территории Украины: поздний миоцен; вторая половина среднего туролия (MN 12), континентальные аналоги среднего мэотиса.

### Описание

Среднего размера соня. Коронки зубов низкие, с вогнутой жевательной поверхностью (рис. 1, L1), пересекаемой многочисленными узкими поперечными гребнями.

M1-2. Очертания коронки овально-четырехугольное (рис. 1, L). Жевательная поверхность вогнутая. Бугорки не выражены. Все поперечные гребни, включая протолоф и металоф, прерывистые. Антеролоф полностью слит с протолофом и основанием паракона. Передний центролофид хорошо развит и, сливаясь с добавочным гребнем, достигает лабиального края коронки. Задний центролоф короткий. Передний добавочный гребень занимает долинку между протолофом и антеролофом. Задний добавочный гребень один. Общее количество добавочных гребней достигает 10–12. Постеролоф не слит с метаконом, прерываясь у лингвальной части металофа. Судя по сохранившемуся основанию коронки, зуб имел три корня.

M3. Форма коронки треугольно-прямоугольная (рис. 1, M). Антеролоф, протолоф и металоф ориентированы перпендикулярно по отношению к продольной оси зуба. Добавочные лофы часто прерываются и формируют многочисленные гребни, которые еще больше усложняют структуру жевательной поверхности зуба. Антеролоф полностью слит с протолофом. Передний добавочный гребень соединен с лингвальным краем антеролофа. Передний центролоф достигает середины жевательной поверхности. Постеролоф отделен от эндолофа долинкой.

### Сравнение

Низкокоронковые брахиодонтные моляры и премоляры с вогнутой жевательной поверхностью и многочисленными эмалевыми гребнями отличают соню из Егоровки 2 от подавляющего большинства известных групп Gliridae за исключением *Vasseuromys* и *Ramys* Garcia-Moreno et Lopez-Martinez, 1986. От последнего рода отличается значительно большим количеством добавочных гребней и отсутствием эндолофа M3.

В состав рода *Vasseuromys* включен один позднемиоценовый вид – *V. pannonicus*, известный из местонахождений Kohfidisch и Eichkogel (MN 11) в Австрии, Széchenyi-hegy (MN 11) в Венгрии, Dionay (MN 10-11) и Cucuron (MN 12) во Франции, Cioburciu, Cimişlia (MN 12) в Молдове, а также Палиево, Отрадово (MN 11), Белка и Кубанка 2 (MN 12) в Украине [12, 22–24, 29]. Экземпляры из Егоровки отличаются от указанного вида более крупными размерами и усложненной структурой жевательной поверхности M1 – M3 (табл. 2).

Таблица 2

**Промеры верхних (DP4, P4, M1, M2, M3) и нижних моляров (dp4, p4, m1, m2, m3)**

***Vasseuromys pannonicus*, мм**

| Признак | L | | | | W | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n | Min | S | max | n | min | S | max |
| Kohfidisch (MN 11) | | | | | | | | |
| P4 | 38 | 0,65 | 0,74 | 0,80 | 38 | 0,75 | 0,91 | 1,05 |
| M1-2 | 66 | 1,00 | 1,15 | 1,30 | 66 | 1,20 | 1,29 | 1,45 |
| M3 | 13 | 0,90 | 0,99 | 1,05 | 13 | 1,05 | 1,12 | 1,18 |
| dp4 | 1 | – | 0,80 | – | 1 | – | 0,65 | – |
| p4 | 11 | 0,75 | 0,81 | 0,90 | 11 | 0,70 | 0,77 | 0,80 |
| m1 | 33 | 1,05 | 1,20 | 1,35 | 33 | 0,95 | 1,08 | 1,20 |
| m2 | 48 | 1,05 | 1,21 | 1,35 | 48 | 1,05 | 1,16 | 1,35 |
| m3 | 19 | 1,00 | 1,09 | 1,20 | 19 | 0,85 | 1,03 | 1,15 |
| Eichkogel (MN 11)* | | | | | | | | |
| DP4 | 2 | 0,63 | – | 0,65 | 2 | 0,75 | – | 0,80 |
| P4 | 7 | 0,70 | 0,74 | 0,85 | 7 | 0,85 | 0,93 | 1,05 |
| M1-2 | 13 | 1,05 | 1,17 | 1,40 | 13 | 1,20 | 1,35 | 1,45 |
| M3 | 4 | 0,95 | 1,04 | 1,10 | 4 | 1,00 | 1,08 | 1,15 |
| dp4 | 1 | – | 0,80 | – | 1 | – | 0,70 | – |
| p4 | 7 | 0,75 | 0,82 | 0,90 | 7 | 0,65 | 0,77 | 0,85 |
| m1 | 6 | 1,20 | 1,28 | 1,35 | 6 | 1,10 | 1,13 | 1,20 |
| m2 | 5 | 1,20 | 1,23 | 1,25 | 5 | 1,20 | 1,21 | 1,25 |
| m3 | 2 | 1,05 | – | 1,15 | 2 | 1,00 | – | 1,05 |
| Егоровка 2 (Egorovka 2) (MN 12) | | | | | | | | |
| M1-2 | 1 | – | 1,24 | – | 1 | – | 1,46 | – |
| M3 | 1 | – | 1,15 | – | 1 | – | 1,37 | – |

Примечание: * Типовое местонахождение.

В целом, для щечных зубов *V. pannonicus* характерна значительная изменчивость основных и добавочных гребней. Усложнение структуры жевательной поверхности *V. pannonicus* описано для асинхронных популяций из Eichkogel и Kohfidisch [12]. Отличия экземпляров из Егоровки 1 и 2 от типовой серии из Eichkogel, очевидно, не превышают ранга видовых и, по сути, отражают генеральное направление изменчивости вида во времени. Тем не менее, малочисленность материала предполагает использование открытой номенклатуры.

**Замечания**

Род *Vasseuromys* известен из длительного временного промежутка, охватывающего практически весь миоцен от агения (MN 1) до туролия (MN 12) [7, 28]. Наивысшего видового разнообразия род достигает в раннем миоцене: подавляющее большинство видов регистрируются в местонахождениях агения и орлеания (MN 1 – MN 3) юга Европы и Турции [7, 28].

Ближе к среднему миоцену остатки *Vasseuromys* встречаются сравнительно редко. Они принадлежат трем видам – *V. elegans* Wu, 1993 и *V. cristinae* Ruiz-Sánchez, Murelaga, Freudenthal, Larrasoaca et Garcés, 2012 из местонахождений Petersbuch 2, Erkertshofen 2 [35], Blanquatère 1 и Pico del Fraile 2 [28], датированных второй половиной орлеания (MN 4-5). Из среднего миоцена сони рода *Vasseuromys* неизвестны. Единственным позднемиоценовым видом считается *V. pannonicus*. До недавнего времени его находки ограничивались ранним туролием (MN 11) Центральной Европы и первой половиной среднего туролия (MN 12) Франции [6, 11, 12, 24]. Новые находки формы, близкой к *V. pannonicus*, были сделаны в местонахождениях раннего (Палиево, Отрадово) и среднего туролия (Белка, Кубанка 2, Cimişlia, Ciobruciu,) Украины и Молдовы [22, 23]. Экземпляры *V.* aff. *pannonicus* из Егоровки 2, датированные второй половиной среднего туролия (MN 12), отмечают LAD рода *Vasseuromys*.

**Род *Myomimus* Ognev, 1924**
***Myomimus maritsensis* de Bruijn, 1966**

**Типовое местонахождение:** Maritsa (Греция), ранний плиоцен, русциний, MN 14.

**Материал.** Егоровка 2: M1-2 – 3 экз., M3 – 1 экз., p4 – 1 экз., m1 – 2 экз., m2 – 1 экз., m3 – 1 экз. Егоровка 1: M1-2 – 2 экз., m1 – 1 экз., m2 – 2 экз., m3 – 1 экз.

**Геологический возраст и распространение**. Поздний миоцен – ранний плиоцен; средний туролий – ранний русциний (MN 12–14) Южной и Восточной Европы. На территории Украины: поздний миоцен; вторая половина среднего туролия (MN 12), континентальные аналоги среднего мэотиса.

**Описание**

M1-2. Коронка низкая и слегка вогнутая (рис. 1, A-E). Поперечные гребни достаточно высокие, рельефные. Антеролоф полностью пересекает передний край коронки. Лабиальные бугорки (паракон и метакон) незначительно превосходят по высоте бугорки внутреннего ряда. Протолоф, металоф и постеролоф связаны эндолофом на слабо- и среднестертых зубах. Передний центролоф всегда присутствует и достигает середины жевательной поверхности. Задний центролоф обнаружен на двух экземплярах из Егоровки 2 и только на одном из Егоровки 1. Постеролоф, как правило, отделен от металофа постеросинусом. У одного экземпляра из Егоровки 2 постеролоф полностью слит с металофом. Эмалевый слой лингвального края коронки в области эндолофа слегка неровный, но, тем не менее, не несет каких-либо следов цингулюма, характерного для *M. sinensis* Wu, 1985. Зуб имеет три корня – массивный внутренний и два укороченных, более тонких наружных (рис. 1, A1, D1).

p4. Коронка округло-треугольная (рис. 1, I). Тригонид редуцирован до бугорка, несущего широкий и короткий антеролофид. У одного экземпляра из Егоровки 2 к антеролофиду примыкает небольшой гребень, предположительно являющийся рудиментом металофида. Массивный постеролофид полностью обрамляет жевательную поверхность сзади. Лингвальная ветвь мезолофида слита с постеролофидом. На одном из экземпляров мезолофид полностью слит с постеролофидом, в результате чего постеросинусид замкнут в марку. Зуб имеет один массивный корень с неглубокой бороздкой, идущей вдоль лингвального края (рис. 1, I1).

m1. Задний край коронки шире переднего (рис. 1, G). Антеролофид не достигает лабиального края коронки. Его внутренняя ветвь, как правило, сливается с центролофидом. Металофид свободный, хорошо развит. Эндолофид отсутствует. Гребни талонида – мезолофид и постеролофид, полностью пересекают коронку поперек. Углубление между указанными гребнями несет следы рудиментарного заднего дополнительного гребня. Корня три.

m2 сходен с предыдущим зубом, от которого четко отличается прямоугольными очертаниями и крупными размерами, а также значительно сильнее развитым задним дополнительным гребнем (рис. 1, H).

m3. Коронка низкая, с высокими и четко очерченными поперечными гребнями (рис. 1, J, K). Антеролофид плавно, без переходов, сливается с коротким и низким центролофидом. Металофид хорошо развит. Постеросинусид полностью открыт с лабиальной стороны, лингвальное устье постеросинусида закрыто на одном экземпляре из Егоровки 1. Корневая система зуба представлена тремя хорошо развитыми корнями (рис. 1, J1).

**Сравнение**

Щечные зубы сонь рода *Myomimus* из местонахождений Егоровка 1 и 2 отличаются от *M. dehmi* de Bruijn, 1966 значительно более крупными абсолютными размерами и упрощенной структурой жевательной поверхности.

От плиоценового (MN 14) *M. complicidentatus* Popov, 2004 отличается частым отсутствием заднего центролофа M1-2 и развитого заднего добавочного гребня m1.

От *M.* (*Dryomimus*) *elyomyoides* Kretzoi, 1959 отличается, как и в случае с предыдущим видом, частым отсутствием заднего центролофа M1-2.

Отличается от *M. sinensis* из верхнего миоцена (Ertemte, Harr Obo 2) и раннего плиоцена (Bilike) Китая, главным образом, полным отсутствием лингвального цингулюма M1-2, а также слабым развитием заднего добавочного гребня m1.

Экземпляры из местонахождений Егоровка 1 и Егоровка 2 целиком сопоставимы как по морфологическим, так и по морфометрическим параметрам с видом *M. maritsensis*, известным из позднемиоценовых и раннеплиоценовых местонахождений Греции (Maritsa, Maramena, Monasteri, Kessani, Silata, Notio 1) и Молдовы (Cimişlia).

Остатки *M. maritsensis* из местонахождений Maritsa, Maramena, Monasteri, Silata и Cimişlia характеризуются значительной морфологической и размерной изменчивостью, которая, тем не менее, никогда не превышает ранга видовой [8]. Экземпляры из Егоровки 1 и 2 имеют несколько более крупные размеры в сравнении с *M. maritsensis* из Maritsa и Maramena (табл. 3). Морфологические отличия не столь очевидны и сводятся, главным образом, к сильнее выраженной неровности лингвального края зуба у восточноевропейских представителей вида.

**Замечания**

Ареал вида в основном ограничивается территориями современной островной Греции и, со значительным перерывом, распространяется на восток, вплоть до Северного Причерноморья. Находки *M. maritsensis*, известные из восточноевропейских местонахождений, древнее находок из Греции и обнаружены в составе сообществ мелких млекопитающих позднего (Новоукраинка 1, Андреевка) и среднего туролия (Егоровка 1, 2, Cimişlia, Кубанка 2, вероятно, Алтестово 3) [22]. Местонахождения островной Греции, содержащие остатки *M. maritsensis* (Maritsa, Maramena, Monasteri, Kessani, Silata, Notio 1), датированы концом миоцена – началом плиоцена, MN 13-14) [10, 14, 19, 32, 33].

**Обсуждение**

Местонахождения среднего туролия (MN 12), в составе которых обнаружены остатки сонь, сравнительно редки. Основная часть находок происходит из Южной и Восточной Европы.

Таблица 3

**Промеры верхних (DP4, P4, M1, M2, M3) и нижних моляров (dp4, p4, m1, m2, m3 *Myomimus maritsensis*, мм**

| Признак | L | | | | W | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n | Min | S | max | n | min | S | max |
| Maritsa (MN 13-14)* | | | | | | | | |
| DP4 | 4 | 0,68 | 0,72 | 0,76 | 4 | 0,75 | 0,83 | 0,90 |
| P4 | 10 | 0,73 | 0,8 | 0,90 | 10 | 0,87 | 0,95 | 1,00 |
| M1-2 | 30 | 0,92 | 1,04 | 1,12 | 29 | 1,08 | 1,21 | 1,33 |
| M3 | 17 | 0,81 | 0,86 | 0,90 | 16 | 1,00 | 1,08 | 1,15 |
| dp4 | 2 | 0,60 | 0,67 | 0,73 | 2 | 0,57 | 0,62 | 0,66 |
| p4 | 10 | 0,65 | 0,70 | 0,75 | 9 | 0,65 | 0,71 | 0,78 |
| m1 | 29 | 0,95 | 1,08 | 1,14 | 29 | 0,93 | 1,02 | 1,12 |
| m2 | 20 | 1,01 | 1,11 | 1,20 | 30 | 0,98 | 1,10 | 1,17 |
| m3 | 26 | 0,88 | 0,99 | 1,08 | 24 | 0,87 | 0,96 | 1,08 |
| Maramena (MN 13-14) | | | | | | | | |
| P4 | 22 | 0,63 | 0,72 | 0,90 | 22 | 0,79 | 0,89 | 1,08 |
| M1-2 | 94 | 0,90 | 1,04 | 1,12 | 94 | 1,15 | 1,27 | 1,40 |
| M3 | 18 | 0,76 | 0,85 | 0,97 | 18 | 0,97 | 1,12 | 1,22 |
| p4 | 5 | 0,65 | 0,68 | 0,72 | 5 | 0,72 | 0,74 | 0,79 |
| m1 | 28 | 0,97 | 1,10 | 1,19 | 28 | 0,90 | 1,02 | 1,12 |
| m2 | 37 | 0,94 | 1,11 | 1,22 | 37 | 0,94 | 1,10 | 1,22 |
| m3 | 23 | 0,88 | 0,93 | 1,04 | 23 | 0,83 | 0,92 | 1,03 |
| Monasteri (MN 13-14) | | | | | | | | |
| P4 | 7 | 0,84 | 0,89 | 0,92 | 7 | 0,92 | 1,00 | 1,04 |
| M1-2 | 13 | 1,04 | 1,14 | 1,24 | 13 | 1,18 | 1,36 | 1,50 |
| M3 | 6 | 0,92 | 0,98 | 1,02 | 6 | 1,14 | 1,28 | 1,38 |
| p4 | 4 | 0,76 | 0,80 | 0,82 | 4 | 0,80 | 0,84 | 0,90 |
| m1 | 8 | 1,10 | 1,21 | 1,28 | 8 | 1,04 | 1,13 | 1,20 |
| m2 | 5 | 1,12 | 1,18 | 1,24 | 5 | 1,16 | 1,19 | 1,20 |
| m3 | 8 | 1,00 | 1,11 | 1,20 | 8 | 1,04 | 1,13 | 1,24 |
| Егоровка 1(Egorovka 1) (MN 12) | | | | | | | | |
| M1-2 | 2 | 1,11 | – | 1,12 | 2 | 1,20 | – | 1,40 |
| m1 | 1 | – | 1,20 | – | 1 | – | 1,14 | – |
| m2 | 1 | – | 1,32 | – | 1 | – | 1,30 | – |
| m3 | 1 | – | 0,99 | – | 1 | – | 1,10 | – |
| Егоровка 2 (Egorovka 2) (MN 12) | | | | | | | | |
| M1-2 | 5 | 1,04 | 1,07 | 1,11 | 5 | 1,27 | 1,30 | 1,36 |
| M3 | 1 | – | 0,92 | – | 1 | – | 1,20 | – |
| p4 | 2 | 0,72 | – | 0,77 | 2 | 0,73 | – | 0,80 |
| m1 | 2 | 1,17 | – | 1,27 | 2 | 1,11 | – | 1,10 |
| m2 | 2 | 1,16 | – | 1,30 | 2 | 1,13 | – | 1,15 |
| m3 | 1 | – | 0,98 | – | 1 | – | 1,10 | – |

Примечание:* Типовое местонахождение.

Во Франции этот временной промежуток представлен фауной Cucuron, откуда известны *Vasseuromys pannonicus* и *Eliomys truci* Mein et Michaux, 1970 [24]. Род *Eliomys* Wagner, 1840 не обнаружен в миоценовых местонахождениях Украины, хотя его остатки обычны для неогена запада и юга Европы. В Испании уровень MN 12 представлен сообществом млекопитающих местонахождения Otura-4, где также отмечен лишь *Eliomys truci* [16]. Остатки *Antracoglis marinoi* Engesser, 1983 и гигантской формы сони неясного систематического положения известны из среднетуролийского местонахождения Baccinello V1 в Италии [15, 20]. Эти находки плохо коррелируются с близковозрастными сообществами Gliridae Европы, главным образом из-за высокой степени эндемизма островных фаун среднего туролия [20].

Дентальные остатки сонь отмечены в классическом местонахождении Pikermi (Chomateri) в Греция (MN 12). Сони Pikermi представлены *Myomimus* aff. *dehmi* и *Muscardinus* sp. [13]. Значительно ближе к фауне Егоровки 2 сообщество Gliridae из позднетуролийского местонахождения Maramena (Греция). Отсюда описаны *Muscardinus pliocaenicus*, *Myomimus maritsensis* и *Glis* cf. *minor* Kowalski, 1956 [10]. Последний вид в Егоровке 1 и 2 не обнаружен.

Наибольшим сходством с сообществами Gliridae Егоровки 1 и Егоровки 2 обладают фауны среднего и позднего туролия юга Украины и Молдовы. В составе сообщества грызунов местонахождения Кубанка 2 (MN 12) также определены *Muscardinus* cf. *pliocaenicus*, *Vasseuromys* aff. *pannonicus* и *Myomimus* cf. *maritsensis*. Однако, отсюда известны немногочисленные остатки *Glirulus* aff. *lissiensis* Hugueney et Mein, 1965 отсутствующие в Егоровке 2. В местонахождениях Новоукраинка 1 и Андреевка (MN 13) автором обнаружены *Myomimus* cf. *maritsensis* и *Muscardinus* cf. *pliocaenicus*. Род *Vasseuromys*, предположительно, исчезает на границе среднего и позднего туролия и его остатки в Новоукраинке 1 и Андреевке отсутствуют.

Сони из местонахождений Егоровка 1 и Егоровка 2 представлены современными родами или имеют рецентные аналоги, что позволяет составить представление об их экологии. Большая часть видов современных сонь, так или иначе, экологически связана с древесной растительностью. Лишь некоторые из них адаптированы к обитанию в пустынях, саваннах или на выходах скальных пород [2].

Орешниковые сони (*Muscardinus*) являются специализированными лесными грызунами и населяют лиственные и, реже, смешанные леса. Есть все основания предполагать, что указанные особенности современных орешниковых сонь практически полностью отражают биологию вымерших неогеновых *Muscardinus*. В составе сообщества мелких млекопитающих Егоровки 2 орешниковые сони крайне редки. Вместе с сонями рода *Vasseuromys* они составляют малочисленный лесной элемент фауны местонахождения.

Особенности строения зубной системы *Vasseuromys* достаточно четко характеризуют их как типично лесных животных, приспособившихся к питанию мягкой

растительной пищей (листья, соцветия и плоды мезофильных деревьев и кустарников) [31]. Остатки *V. pannonicus* известны, главным образом, из т.н. «прохладных и влажных центральноевропейских фаун» (Kohfidisch, Eichkogel) с высокой долей насекомоядных и лесных мышей [31].

Современные виды рода *Myomimus* населяют степные и опустыненые биотопы с редкой кустарниковой растительностью, чем резко отличаются от остальных европейских лесных Gliridae. По мнению большинства специалистов, такое экологическое своеобразие характерно и для вымерших представителей рода, хотя, стоит отметить, что подобные выводы, основанные исключительно на одонтологическом материале, вряд ли можно считать достаточно обоснованными. Очевидно, экологическим сходством с современными видами рода характеризовались поздненеогеновые *Myomimus*, включая *M. maritsensis*. Присутствие данной группы сонь в составе микротериокомплексов середины и второй половины туролия, по-видимому, связано с аридизацией климата и широким распространением открытых биотопов.

В местонахождениях Егоровка 1 и Егоровка 2 доминируют остатки *Myomimus maritsensis*, характеризующего открытые биотопы степного и саванного типа. Низкая численность лесных видов (в Егоровке 1 они вообще отсутствуют) свидетельствует о незначительной роли лесной растительности в формировании ландшафтов второй половины среднего туролия юга Украины.

**Выводы**

1. В составе сообществ мелких млекопитающих позднемиоценовых местонахождений Егоровка 1 и Егоровка 2 определены следующие представители семейства сонь (Gliridae): *Muscardinus* cf. *pliocaenicus*, *Vasseuromys* aff. *pannonicus*, *Myomimus maritsensis* (Егоровка 2) и *M. maritsensis* (Егоровка 1). Род *Vasseuromys* ранее не отмечался на территории Украины. Вид *Muscardinus* cf. *pliocaenicus* впервые зафиксирован для неогена Восточной Европы.

2. Установлен LAD рода *Vasseuromys*, соответствующий второй половине среднего туролия (MN 12).

3. Фаунистический состав сонь из местонахождений Егоровка 1 и Егоровка 2 указывает на доминирование открытых биотопов саванного и степного типа при незначительной доли лесной растительности в формировании ландшафтов второй половины среднего туролия юга Украины.

**Список использованной литературы**


1. *Несин В. А*. Сони рода Ramys (Rodentia, Gliridae) позднего валлезия Украины / В. А. Несин // Вестн. зоол. – 2004. – № 4. – С. 87–90.
2. *Россолимо О.Л*. Сони (Myoxidae) мировой фауны. / О. Л. Россолимо, Е. Г. Потапова, И. Я. Павлинов, С. В. Крускоп, О. В. Волцит. – М.: изд-во МГУ, 2001. – 229 стр.
3. *Синица М. В*. Микротериофауна мэотических отложений местонахождения Егоровка / М. В. Синица // Біостратиграфічні основи побудови стратиграфічних схем фанерозою України: зб. наук. праць ІГН НАНУ / Відп. ред. П. Ф. Гожик. – Київ : Нора-принт, 2007. – С. 285–289.
4. *Синица М. В*. Хомякообразные (Rodentia, Mammalia) из верхнемиоценового местонахождения Егоровка / М. В. Синица // Вестн. зоол. – 2010. – № 3. – С. 209–225.
5. *Топачевский В. А*. Биостратиграфическое распределение местонахождений остатков млекопитающих (Mammalia) в мэотисе и верхнем сармате новоелизаветовского разреза / В. А. Топачевский, В. А. Несин, А. Л. Чепалыга, И. В. Топачевский // Доп. НАНУ. – 2000. – Вип. 11. – С. 213–218.
6. *Bachmayer F*. Tertiary Gliridae (Dormice) of Austria / F. Bachmayer, R.W. Wilson // Ann. Naturhist. Mus. Wien. – 1983. – 85(A). – P. 129–134.
7. *Daams R*. Family Gliridae / R. Daams // The Miocene Land Mammals of Europe / Rosser W., Heissig K. – Munchen, 1999. – P. 301–318.
8. *Daams R.* The dental pattern of the dormice Dryomys, Myomimus, Microdyromys and Peridyromys / R. Daams // Utr. Micropal.Bull. Sp. Publ. – 1981. – 3. – P. 1–115.
9. *Daxner-Höck G*. Eomyidae and Gliridae from Rudabánya / G. Daxner-Höck // Palaeont. Italica. – 2005. – 90(2003). – P. 143–155.
10. *Daxner-Höck G*. Some Glirids and Cricetids from Maramena and other late Miocene localities in Northern Greece / G. Daxner-Höck // The vertebrate Locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian Boundary (Neogene). Schmidt-Kittler N. (ed.) / Munchner Geowiss. Abh. – 1995. – 28(A). – P. 103–120.
11. *Daxner-Höck G*. Gliridae (Rodentia, Mammalia) des Eichkogels bei Modling (Niederosterreich) / G. Daxner-Höck, H. de Bruijn // Palaont. Zeitschrift. – 1981. – 55(2). –P. 157–172.
12. *Daxner-Höck G.* New data on Eomyidae and Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Late Miocene of Austria / G. Daxner-Höck, E. Höck // Ann. Naturhist. Mus. Wien. – 2009. – 111(A). – P. 375–444.
13. *de Bruijn H.* Vallesian and Turolian rodents from Biotia, Attica and Rhodes (Greece). I and II / H. de Bruijn // Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. – 1976. – 79(5). – P. 361–384.
14. *de Bruijn H*. Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the isle of Rhodes (Greece). I, II and III / H. de Bruijn, M. R. Dawson, P. Mein // Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Ser. B. – 1970. – 73(5). – P. 535–584.
15. *Engesser B*. Die jungtertiären Kleinsäuger des Gebietes der Maremma (Toskana, Italien). 1. Teil: Gliridae (Rodentia, Mammalia) / B. Engesser // Eclogae Geol. Helvetiae, – 1983. – 76. – P. 763–780.
16. *García-Alix A*. Cricetidae and Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Miocene and Pliocene of southern Spain / A. García-Alix, R. Minwer-Barakat, E. Martín-Suárez, M. Freudenthal // Scripta Geol. – 2008. – 136. – P. 1–37.
17. *García-Alix A*. Muscardinus meridionalis sp. nov., a new species of Gliridae (Rodentia, Mammalia) and its implications for the phylogeny of Muscardinus / A. García-Alix, R. Minwer-Barakat, E. Martín-Suárez, M. Freudenthal // J. of Vert. Paleont. – 2008. – 28(2). – P. 568–573.
18. *Hoek Ostende L. W. van den*. Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Upper Pliocene of Tegelen (province of Limburg, The Netherlands) / L. W. van den Hoek Ostende // Scripta Geol. – 2003. – 126. – P. 203–215.

19. *Hordijk K*. The succession of rodent faunas from the Mio/Pliocene lacustrine deposits of the Florina-Ptolemais-Servia Basin (Greece) / K. Hordijk, H. de Bruijn // Hellenic J. of Geosc. – 2009, – 44, – P. 21–103.
20. *Kotsakis T*. Fossil glirids of Italy: the state of the art / T. Kotsakis // Col. de Paleontología. – 2003. – l(1). – P. 335–343.
21. *Kowalski K*. The Pliocene and Pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Poland / K. Kowalski // Acta Zool. Cracov. – 1963. – 8. – P. 533–567.
22. *Lungu A*. Les particularites des orictocenoses de la faune de Hipparion du site Cimislia / A. Lungu, A. Delinschi // Acta Palaeont. Roman. – 2008. – 6. – P. 187–193.
23. *Lungu A*. Faunal assemblages, stratigraphy and taphonomy of the Late Miocene localities in the Republic of Moldova / A. Lungu, B. Rzebik-Kowalska. – Kraków: Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, 2011. – 62 p.
24. *Mein P*. The Late Miocene small mammal succession from France, with emphasis on the Rhone Valley localities / P. Mein. – [In:] J. Agusti, L. Rook, P. Andrews (eds). – The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe. – Cambridge University Press, 1999. – P. 140–164.
25. *Nesin V. A*. Miocene Gliridae (Mammalia: Rodentia) from Grytsiv (Ukraine) / V. A. Nesin, K. Kowalski // Acta Zool. Cracov. – 1997. – 40. – P. 209–222.
26. *Nesin V. A*. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe / V. A. Nesin, A. Nadachowski // Acta Zool. Cracov. – 2001. – 44(2). – P. 107–135.
27. *Popov V. V*. Pliocene small mammals (Mammalia, Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from Muselievo (North Bulgaria) / V. V. Popov // Geodiversitas. – 2004. – 26(3). – P. 403–491.
28. *Ruiz−Sánchez F. J.* A new species of glirid rodent *Vasseuromys* from the Aragonian (Miocene) of the Ebro Basin (north−eastern Spain) / F. J. Ruiz−Sánchez, X. Murelaga, M. Freudenthal, J. C. Larrasoaca, M. Garcés // Acta Paleontol. Polonica. – 2012. – 57(2). – P. 225–239.
29. *Sinitsa M. V.* A new small mammal fauna from the Lower Turolian (MN 11) of the Southern Ukraine / M. V. Sinitsa // Materialele simpozionului jubiliar internaţional “Mediul şi dezvoltarea durabilă”. – Chişinău : Labirint. – 2009. – P. 181–182.
30. *Sulimski A.* Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Węże 1 (Poland) / A. Sulimski // Acta Paleontol. Polonica. – 1964. – 9(2). – P. 149–262.
31. *van Dam J. A*. Reconstruction of the Late Miocene climate of Spain using rodent palaeocommunity successions: an application of end-member modeling / J. A. van Dam, G. J. Welje // Palaeogeog., Palaeocl., Palaeoecol. – 1999. – 151. – P. 267–305.
32. *Vasileiadou K. V*. Silata, a new locality with micromammals from the Miocene-Pliocene boundary of the Chalkidiki peninsula, Macedonia, Greece / K. V. Vasileiadou, G. D. Koufos, G. E. Syrides // Reumer J. W. F., Wessels W. (eds.) – Distribution and migration of Tertiary Mammals in Eurasia / Deinsea. – 2003. – 10. – P. 549–562.
33. *Vasileiadou K. V*. New data on the micromammalian locality of Kessani (Thrace, Greece) at the Mio-Pliocene boundary / K. Vasileiadou, G. Konidaris, G. D. Koufos // Palaeobio. Palaeoenv. – 2012. – 92, – P. 211–237
34. *Wu W*. Dormice – Rodentia: Gliridae. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China / W. Wu // Senck. Lethaea. – 1985. – 66(1 2). – P. 69–88.
35. *Wu W*. Neuer Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus unter miozänen (orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands / W. Wu // Docum. Naturae. – 1993. – 81. – P. 1–149.

Статья поступила в редакцию 01.06.2013

**М. В. Синиця**,
молодший наук. співр.
Національний науково-природничий музей НАН України
вул. Б. Хмельницкого, 15, Київ, 01601, Україна, e-mail: Sinitsamax@gmail.com

## СОНІ (GLIRIDAE, RODENTIA) З ПІЗНЬОМІОЦЕНОВИХ МІСЦЕЗНАХОДЖЕНЬ ЄГОРІВКА 1 ТА ЄГОРІВКА 2 НА ПІВДНІ УКРАЇНИ

**Резюме**
Описано залишки сонь (Mammalia, Rodentia) з нових пізньоміоценових (середній туролій, MN 12) місцезнаходжень Єгорівка 1 та Єгорівка 2 на півдні України (Одеська обл.). Соні Єгорівки 2 представлені трьома таксонами: *Muscardinus* cf. *pliocaenicus*, *Vasseuromys* aff. *pannonicus* і *Myomimus maritsensis*. У Єгорівці 1 виявлений тільки один вид – *Myomimus maritsensis*. Наведено опис і порівняння з близькими за віком угрупованнями сонь Європи. *Vasseuromys* aff. *pannonicus* з Єгорівки 2 є молодими знахідками роду. Численність залишків *Myomimus* свідчить на користь широкого розповсюдження відкритих біотопів. Присутність *Muscardinus* and *Vasseuromys* в Єгорівці 2 вказує на присутність розріджених лісових біотопів.
**Ключові слова**: Gliridae, міоцен, туролій, Східна Європа, Україна, Єгорівка.

**M. V. Sinitsa**
National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine
15, Bohdan Khmelnytsky Str., Kyiv, 01601, Ukraine, e-mail: Sinitsamax@gmail.com

## DORMICE (GLIRIDAE, RODENTIA) FROM THE LATE MIOCENE LOCALITIES EGOROVKA 1 AND EGOROVKA 2, SOUTHERN UKRAINE

**Summary**
The dormice (Mammalia, Rodentia) from the new Late Miocene (Middle Turolian, MN 12) localities Egorovka 1 and Egorovka 2 (Odessa Region, Southern Ukraine) are presented. The locality Egorovka 2 has yielded a moderate diverse dormouse assemblage consisting of three taxa: *Muscardinus* cf. *pliocaenicus*, *Vasseuromys* aff. *pannonicus* and *Myomimus maritsensis*. Glirids of Egorovka 1 are represented only by *Myomimus maritsensis*. The species are discussed and compared with findings from the similar dormouse communities in Europe. *Vasseuromys* aff. *pannonicus* from Egorovka 2 represents the latest record (LAD) of the genus. The abundance of *Myomimus* indicates the dominating open habitats. The findings of *Muscardinus* and *Vasseuromys* in Egorovka 2, albeit scanty, suggest presence of rare woodland biotopes.
**Key words:** Gliridae, Miocene, Turolian, Eastern Europe, Ukraine, Egorovka.

# ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

УДК 616.831-073.93-71+161.89-008.434.35-053.4

**Н. О. Васильєва**, викладач
Херсонський державний університет,кафедра фізіології людини і тварин,
вул. 40 років Жовтня, 27, Херсон, 73003, Україна

# ХАРАКТЕРИСТИКА ЗОНАЛЬНОГО РОЗПОДІЛУ НОРМОВАНОЇ СПЕКТРАЛЬНОЇ ПОТУЖНОСТІ ОСНОВНИХ ЧАСТОТНИХ ДІАПАЗОНІВ НА ЕЕГ ХЛОПЧИКІВ ДОШКІЛЬНОГО ВІКУ ПІД ЧАС ВІДКРИВАННЯ ОЧЕЙ

Відповідь на світлову активацію у хлопчиків дошкільного віку з неврозоподібним заїканням є зниженою. Також відмічена низька реактивність та функціональна недостатність активуючої системи стовбуру головного мозку. Припущено, що це пов'язано із недостатнім гальмівним впливом кори на підкіркові структури.
**Ключові слова:** неврозоподібне заїкання, фонова електроенцефалограма, відкривання очей, спектральна потужність, дошкільний вік, порушення мовлення.

В останні роки в Україні зафіксовано значне збільшення кількості дітей, що мають розлади в розвитку мовлення. Згідно з віковими етапами розвитку дитини формування мовлення відіграє важливу роль в становленні його особистості [2]. Порушення мовлення негативно впливає на всі психічні прояви дитини, відображається на його діяльності та поведінці. Тяжкі порушення можуть впливати на розумовий розвиток, особливо на формування вищих рівнів пізнавальної діяльності. Це обумовлено тісним зв'язком мовлення та мислення, а також обмеженням соціальних, мовленнєвих контактів, в процесі яких здійснюється пізнання дитиною оточуючого світу [2, 8, 11].

В теперішній час неврозоподібне порушення процесу мовлення, зокрема заїкання, є важливою медико-біологічною проблемою. Не останню роль у збільшенні числа хворих з цим розладом серед жителів великих міст відіграють не тільки фактори, що визначають ураження ЦНС в пре- і постнатальному періоді, але і підвищення рівня психоемоційної напруги і зниження механізмів резистентності, несприятлива екологічна ситуація. За даними Британської асоціації заїкання (British stammering association), різноманітними видами неврологічних мовленнєвих розладів страждає від 1 до 3 % жителів Європи. Аналогічна ситуація спостерігається в Україні [1, 8, 11].

Не дивлячись на велику кількість електрофізіологічних методик з оцінки стану центральної нервової системи, пошук і розробка об'єктивних критеріїв морфофункціонального розвитку головного мозку дітей і формування його системної інтегративної діяльності в нормі і в умовах патології, не втратила своєї актуальності.

Мета дослідження – здійснити аналіз зонального розподілу нормованої спектральної потужності (СП) основних частотних діапазонів електроенцефалограми хлопчиків дошкільного віку з неврозоподібним заїканням.

© Н. О. Васильєва, 2013

**Матеріали та методи дослідження**

У дослідженні було задіяно 97 хлопчиків дошкільного віку. Згідно мети роботи даний контингент було поділено на дві групи: експериментальну – хлопчики з неврозоподібним заїканням та контрольну – хлопчики без порушення мовленнєвої функції. Групу дітей з діагнозом неврозоподібне заїкання склали 47 хлопчиків, які виховуються у дитячих садках № 9, 34, 36 м. Херсону. Для формування групи хлопчиків з неврозоподібним заїканням був проведений аналіз витягів з протоколу засідання психолого-медико-педагогічної консультації. Контрольну групу склали 50 хлопчиків дошкільного віку, що не мають порушення мовлення. Група формувалася на базі дошкільного навчального закладу № 34 м. Херсона. Усі обстежені діти були праворукими за самооцінкою та спеціально розробленими мануальними тестами (переплетіння пальців кисті, схрещування рук на грудях, аплодування, теппінг-тест, динамометрія). Комплексне дослідження проводилось на базі відділення функціональної діагностики Дитячої обласної клінічної лікарні м. Херсона та лікарні Дніпровського району імені О. С. Лучанського м. Херсона.

Вивчення біоелектричної активності головного мозку здійснювалось за допомогою системи комп'ютерної електроенцефалографії "Braintest" (Харків, Україна). Смуга частот була обмежена знизу 1 Гц зверху 30 Гц, стала часу складала 0,3 сек, а частота дискретизації сигналу 50 в сек. Швидкість прокрутки смуги – 30 мм/сек. Міжелектродний опір був меншим за 5 кОм. Кожен із зареєстрованих відрізків піддавався швидкому перетворенню Фур'є. Частотна вісь від 0 до 30 Гц розбивалась на відрізки різноманітної довжини з кроком 0,2 Гц на частотні діапазони: дельта (0,2 – 3,8 Гц), тета (4,0 – 7,8 Гц), альфа (8,0 – 12,8 Гц) і бета (13,0 – 30 Гц). У функціональних пробах аналізувались 60-секундні відрізки. Епоха аналізу складала 2000 мсек з 50 % перекриттям. Електроди накладали за загальноприйнятою міжнародною системою «10-20», у десяти симетричних проекціях: фронтальні електроди – Fs, і Fd, окципітальні – Os і Od, паріетальні електроди – Ps та Pd, темпоральні електроди – Ts та Td, центральні – Cs і Cd. Як референтний електрод використовувався об'єднаний вушний електрод, встановлений на мочці вуха. Електроди фіксувалися за допомогою резинового шолому. Під час запису ЕЕГ досліджувані знаходилися у світло- та звукоізольованій камері.

Перед проведенням дослідження усім обстежуваним пояснювали про нешкідливість та безболісність процедури, їм розповідали загальний порядок процедури і вказували її приблизну тривалість.

Відкривання очей проводилося таким чином: після 8–10 сек запису ЕЕГ досліджуваному пропонували на 4–5 сек відкрити очі. Ступінь пригнічення альфа-ритму визначався так: якщо амплітуда коливань після відкривання очей зменшувалась більше, ніж на 75 % (від фону), то пригнічення ритму вважали інтенсивним. Якщо амплітуда коливань зменшувалась більше, ніж на 50 %, але менше, ніж на 75 %, то

пригнічення ритму вважали помірним. І якщо амплітуда коливань зменшувалась менше, ніж на 25 %, то пригнічення ритму вважали слабким.

Методика зонального розподілу нормованої СП ритму основних частотних діапазонів ЕЕГ базується на визначені частки (%%) нормованої спектральної потужності електрогенезу у кожному з чотирьох основних діапазонів (дельта-, тета-, альфа-, бета-) від загальної спектральної потужності (сумарного значення). Вираховується за середньою Фур'є-реалізацією, яка складні за формою хвилі зводить до ряду синусоїдальних хвиль з різними амплітудами та частотами. Аналіз спектра потужності дає картину відносної потужності основних частот ЕЕГ, які залежать від амплітуд синусоїдальних складових. Дана методика відображує загальну перебудову електричної активності кори великих півкуль і пов'язаних з нею підкоркових структур. На відміну від оцінок абсолютної СП ЕЕГ, яка пов'язана з амплітудою коливань, нормована СП складників ЕЕГ у більшому ступені пов'язана з представленістю (індексом) коливань даної частоти [5]. Зональний розподіл нормованої СП частотних складників ЕЕГ при змінах функціонального стану головного мозку показує різні форми змін просторового розподілення ритмів в залежності від локалізації змін ЕЕГ [4].

Для опрацювання отриманих експериментальних даних використовували математичні методи кількісних розрахунків, за допомогою яких можна кількісні показники узагальнити та привести в системи, виявляючи певні закономірності, залежність між експериментальними даними, відмінність між експериментальними групами. Різницю між двома середніми величинами вважали достовірною при значеннях $p \leq 0,05$. Статистичне опрацювання даних буле проведене за допомогою програмних пакетів Microsoft Excel 2003 та „Statistica 6.0".

**Результати та їх обговорення**

В ході ЕЕГ – обстеження корково-підкоркові взаємодії досліджуються за допомогою функціональної проби „відкривання очей". Оцінюючи реакцію десинхронізації, яка спостерігається при цьому, можна судити про стан стовбурних структур головного мозку [1, 5, 6]. На певному етапі онтогенезу дозрівання регуляторних систем створює умови для структурно-функціонального формування кори, яка в свою чергу за рахунок еферентних впливів здійснює контроль над процесами регуляції [13].

У хлопчиків дошкільного віку з неврозоподібним заїканням вираженість дельта-активності на ЕЕГ під час відкривання очей у порівнянні зі станом функціонального спокою зменшилась по всьому скальпу ($p \leq 0,05$), окрім правої тім'яної зони кори головного мозку.

На ЕЕГ при відкриванні очей різниця між показниками нормованої спектральної потужності дельта-діапазону хлопчиків з неврозоподібним заїканням була достовірно вищою в лівій лобній та лівій скроневій зоні кори великих півкуль ($p \leq 0,05$; табл. 1).

Таблиця 1

**Зональний розподіл нормованої спектральної потужності (M ± m,%) дельта-діапазону на ЕЕГ досліджуваних хлопчиків під час відкривання очей**

| Зона | Контрольна група | Експериментальна група |
|---|---|---|
| Fs | 70,76 ± 6,40 | 68,95 ± 6,24 |
| Fd | 41,94 ± 4,12* | 53,29 ± 5,49 |
| Ts | 66,10 ± 9,10* | 48,60 ± 5,85 |
| Td | 40,18 ± 5,49* | 52,47 ± 6,10 |
| Ps | 63,35 ± 6,88* | 43,95 ± 17,21 |
| Pd | 59,63 ± 7,05 | 58,87 ± 5,70 |
| Os | 72,81 ± 7,87* | 54,69 ± 4,60 |
| Od | 66,16 ± 6,43* | 58,49 ± 6,02 |

Примітка: Відведення F – лобне, T – скроневе, P – тім'яне, O – потиличне; s – ліве, d – праве; * – вірогідність різниці при порівнянні показників між хлопчиками різних груп ($p \leq 0,05$); + – достовірні відмінності між зонами великих півкуль мозку, ($p \leq 0,05$).

Представленість дельта-активності на ЕЕГ у стані активації є достовірно нижчою у хлопчиків з неврозоподібним заїканням у порівнянні з однолітками без мовленнєвих порушень у правій скроневій, лівій тім'яній та симетричних потиличних зонах кори головного мозку ($p \leq 0,05$; табл. 1).

Нормована СП тета-ритму у хлопчиків з неврозоподібним заїканням у стані активації достовірно зменшилась у порівнянні з фоновою активністю по всьому скальпу ($p \leq 0,05$), окрім правої скроневої, лівої тім'яної та потиличної часток великих півкуль головного мозку.

Представленість нормованої СП тета-ритму на ЕЕГ хлопчиків з неврозоподібним заїканням при відкриванні очей (табл. 2) була достовірно нижчою у лівій лобній та скроневій зонах, а також в правій потиличній зоні кори головного мозку ($p \leq 0,05$).

Таблиця 2

**Зональний розподіл нормованої спектральної потужності (M±m,%) тета-діапазону на ЕЕГ досліджуваних хлопчиків під час відкривання очей**

| Зона | Контрольна група | Експериментальна група |
|---|---|---|
| Fs | 17,11 ± 3,13 | 16,32 ± 4,15 |
| Fd | 29,08 ± 4,40* | 21,23 ± 4,33 |
| Ts | 17,98 ± 4,40 | 22,14 ± 3,34 |
| Td | 27,40 ± 2,32* | 24,16 ± 3,70 |
| Ps | 19,44 ± 2,70 | 29,23 ± 4,06 |
| Pd | 20,10 ± 4,59 | 20,56 ± 4,55 |
| Os | 20,54 ± 3,01* | 15,71 ± 4,45 |
| Od | 21,01 ± 3,92 | 18,60 ± 4,21 |

Примітка: Відведення F – лобне, T – скроневе, P – тім'яне, O – потиличне; s – ліве, d – праве; * – вірогідність різниці при порівнянні показників між хлопчиками різних груп ($p \leq 0,05$); + – достовірні відмінності між зонами великих півкуль мозку, ($p \leq 0,05$).

Під час відкривання очей у хлопчиків обох досліджуваних груп відбулось зменшення нормованої СП альфа-ритму ($p \leq 0,05$) по всьому скальпу порівняно з аналогічними показниками у стані функціонального спокою.

В обох досліджуваних групах хлопчиків дошкільного віку у стані активації спостерігається спадаючий лобно-потиличний градієнт альфа-ритму. Встановлено, що у хлопчиків з неврозоподібним заїканням показники нормованої СП альфа-ритму достовірно вищі ($p \leq 0,05$) за аналогічні показники хлопчиків контрольної групи у правій півкулі головного мозку лобної, скроневої, тім'яної та потиличної зони (табл. 3).

Таблиця 3

**Зональний розподіл нормованої спектральної потужності (M±m,%) альфа-діапазону на ЕЕГ досліджуваних хлопчиків під час відкривання очей**

| Зона | Контрольна група | Експериментальна група |
|---|---|---|
| Fs | 10,57 ± 3,92* | 13,54 ± 1,64 |
| Fd | 13,10 ± 0,97 | 16,07 ± 4,79 |
| Ts | 10,03 ± 4,13* | 17,15 ± 1,92 |
| Td | 16,92 ± 3,94 | 13,53 ± 0,84 |
| Ps | 13,08 ± 3,45* | 17,22 ± 3,61 |
| Pd | 14,83 ± 4,01 | 14,60 ± 2,19 |
| Os | 8,56 ± 3,08* | 12,80 ± 1,05 |
| Od | 11,75 ± 2,84 | 12,01 ± 1,91 |

Примітка: Відведення F – лобне, T – скроневе, P – тім'яне, O – потиличне; s – ліве, d – праве;
* – вірогідність різниці при порівнянні показників між хлопчиками різних груп
($p \leq 0,05$); + – достовірні відмінності між зонами великих півкуль мозку, ($p \leq 0,05$).

З'ясовано, що у хлопчиків дошкільного віку з неврозоподібним заїканням відкривання очей не вплинуло на зміни показників нормованої СП бета-ритму ЕЕГ у порівнянні з аналогічними показниками фонової активності. У хлопчиків контрольної групи відбулось достовірне зменшення показників нормованої СП бета-риту у стані активації порівняно зі станом функціонального спокою ($p \leq 0,05$; рис. 4) в симетричних лобних та правій скроневій зонах півкуль головного мозку.

Представленість показників нормованої спектральної потужності бета-ритму при відкриванні очей на ЕЕГ хлопчиків з неврозоподібним заїканням є достовірно нижчою ($p \leq 0,05$), ніж на ЕЕГ хлопчиків без порушення мовленнєвої функції. У стані активації встановлено зменшення даного показника у хлопчиків експериментальної групи в лівій лобній, правій скроневій та тім'яних зонах кори, а також у симетричних потиличних зонах півкуль головного мозку (табл. 4).

За даними зміни нормованої СП електричної активності головного мозку хлопчиків з неврозоподібним заїканням при «відкриванні очей» спектр потужності

дельта-ритму показав зростання електрогенезу у порівнянні з фоном майже у всіх зонах півкуль головного мозку, крім центральних і потиличних зон (p ≤0,05) (рис. 1). У хлопчиків контрольної групи зниження потужності електрогенезу у порівнянні з станом функціонального спокою спостерігалось в симетричних лобних (при F8, F4, F7, F3 відведеннях) та скроневих зонах. В симетричних лобних зонах (при F1, F2 відведеннях ЕЕГ), лівій центральній та тім'яній зонах, а також в симетричних потиличних відбулось зростання потужності електрогенезу (p ≤0,05).

Таблиця 4

**Зональний розподіл нормованої спектральної потужності (M±m,%) бета-діапазону на ЕЕГ досліджуваних хлопчиків під час відкривання очей**

| Зона | Контрольна група | Експериментальна група |
|---|---|---|
| Fs | 2,33 ± 1,01 | 8,07 ± 3,00 |
| Fd | 25,70 ± 4,63* | 9,87 ± 3,07 |
| Ts | 18,95 ± 1,38* | 9,36 ± 2,55 |
| Td | 17,98 ± 1,90 | 8,82 ± 1,72 |
| Ps | 19,44 ± 2,15* | 9,99 ± 4,10 |
| Pd | 20,56 ± 1,18 | 5,84 ± 1,74 |
| Os | 15,71 ± 1,31* | 12,56 ± 3,02 |
| Od | 18,60 ± 0,76* | 9,36 ± 1,64 |

Примітка: Відведення F – лобне, T – скроневе, P – тім'яне, O – потиличне; s – ліве, d – праве;
* – вірогідність різниці при порівнянні показників між хлопчиками різних груп (p ≤0,05); + – достовірні відмінності між зонами великих півкуль мозку, (p ≤ 0,05).

Згідно з літературними даними [7], ріст нормованої СП ЕЕГ в дельта-діапазоні (при відкриванні очей) властивий дітям з більш високим розвитком мислення і інтелекту.

Також необхідно відмітити, що нормована СП ЕЕГ в тета-діапазоні найбільш виражена у хлопчиків з неврозоподібним заїканням. Нормована СП електрогенезу мозку в тета-діапазоні у хлопчиків дошкільного віку з НЗ зростає в лівій півкулі в скроневій та тім'яній частках і в правій півкулі у центральній та лобовій зонах головного мозку (p ≤0,05). По всіх інших коркових зонах при «відкриванні очей» на ЕЕГ відбувається зниження потужності тета-ритму у порівнянні зі станом функціонального спокою. У хлопчиків контрольної групи зареєстровано зниження СП електрогенезу в тета-діапазоні по всьому скальпу (p ≤0,05) (рис. 5).

Майже за всіма корковими зонами при «відкриванні очей» на ЕЕГ зареєстровано депресію альфа-ритму, що спостерігається у зниженні його нормованої СП, у порівнянні з фоновою активністю (рис. 5). Це явище спостерігається у хлопчиків обох досліджуваних груп. Депресія альфа-ритму у відповідь на світлове подразнення є більш вираженою у хлопчиків з неврозоподібним заїканням в обох

тім'яних частках великих півкуль, у обох лобних зонах, а також у лівій скроневій зоні та правій центральній зоні півкуль головного мозку (p ≤0,05, рис. 1). У хлопчиків контрольної групи пригнічення потужності альфа-ритму спостерігалось в симетричних лобних зонах, скроневих та центральних зонах півкуль (p ≤0,05).

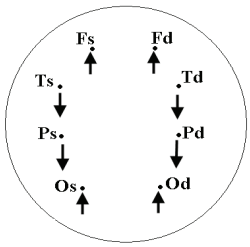
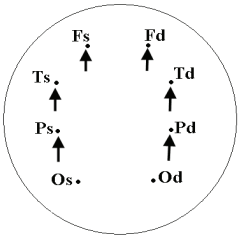
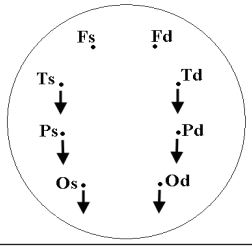
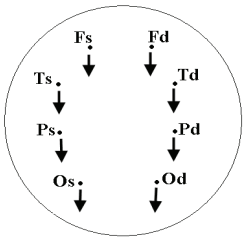
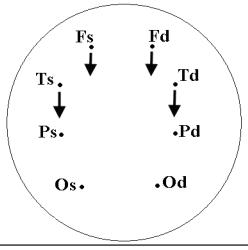
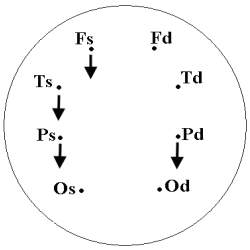
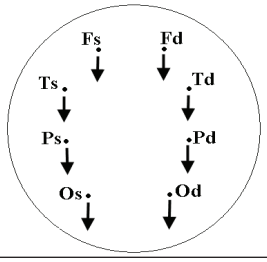
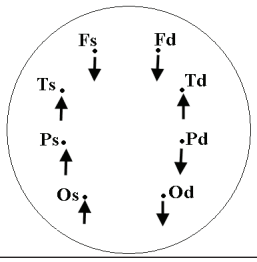
| Діапазон | Контрольна група | Експериментальна група |
|---|---|---|
| дельта |   |   |
| тета |   |   |
| альфа |   |   |
| бета |   |   |

Рис. 1. Зміни щільності нормованої спектральної потужності електрогенезу мозку в основних частотних діапазонах при „відкривання очей": стрілки вверх – зростання, стрілки вниз – зниження (p ≤ 0,05), порівняно зі станом функціонального спокою.

У хлопчиків з неврозоподібним заїканням відбувається зростання нормованої СП електрогенезу бета-діапазону в симетричних скроневих зонах, а також у лобній зоні правої півкулі та лівій потиличній зоні головного мозку ($p \leq 0,05$). В симетричних лобних зонах, центральних та лівій тім'яній зоні відбувається зниження СП електрогенезу порівнянні зі станом функціонального спокою. Нормована СП бета-ритму знижується у всіх відведеннях ЕЕГ у хлопчиків контрольної групи, порівняно із фоном (рис. 1).

**Висновки**

1. Виявлені специфічні зміни у топографічному картуванні нормованої спектральної потужності електричної активності головного мозку хлопчиків обох досліджуваних груп у відповідь на активацію світлом.

2. Зростання реакції активації у хлопчиків дошкільного віку обумовлене з одного боку підвищенням гальмівних впливів кори на нижче розташовані структури мозку, а з іншого боку – взаємодію різних ядер стовбуру та таламусу.

3. Встановлено, що відповідь на світлову активацію у хлопчиків дошкільного віку з неврозоподібним заїканням є недостатньою.

4. Відмічаємо знижену реактивність та функціональну недостатність активуючої системи стовбуру головного мозку у хлопчиків з неврозоподібним заїканням.

**Список використаної літератури**

1. *Благосклонова Н. К.* Детская клиническая электроэнцефалография: Руководство для врачей / Н. К. Благосклонова, Л. А. Новикова – М.: Медицина, 1994. – С. 131–148.
2. *Волкова Л. С.* Логопедия: Учебник для студ. дефект. фак. пед. вузов. – 5-е изд., перераб. и доп. / Л. С. Волкова – М.: ВЛАДОС, 2004. – 703 с.
3. *Дорохов В. Б.* Топографическое картирование электрической активности мозга. Методические аспекты / В. Б. Дорохов, М. Р. Нюер // Физиология человека. – 1992. – Т. 18. – № 6. – С. 16–21.
4. *Евтушенко С. К.* Клиническая электроэнцефалография у детей / С. К. Евтушенко, А. А. Омельяненко – Донецк, 2005. – 856 с.
5. *Зенков Л. Р.* Клиническая электроэнцефалография (с элементами эпилептологии) / Зенков Л. Р. – Таганрог: Изд-во ТРТУ, 1996. – 358 с.
6. *Зенков Л. Р.* Функциональная диагностика нервных болезней / Л. Р. Зенков, М. А. Ронкин – М.: Медицина, 1991. – 640 с.
7. *Кирой В. Н.* Электроэнцефалографические корреляты интеллектуальных способностей подростков / Кирой В. Н., Войнов В. Б., Васильева В. В. // Ж. ВНД. – 1995. – Т. 45, № 4. – С. 669–675.
8. *Кондратенко В.* Заїкання: феноменологія та основні напрями реабілітації: навчальний посібник / В. Кондратенко, В. Ломоносов. – К.: КНТ, 2006. – 69 с.
9. *Лохов М. И.* Заикание: неврология или логопедия? / Лохов М. И., Фесенко Ю. А., Щугарева Л. М. – СПб: «ЭЛБИ-СПб», 2005. – 600 с.
10. *Нюер М. Р.* Количественный анализ и топографическое картирование ЭЭГ: методики, проблемы, клиническое применение / М. Нюер // Успехи физиологических наук. – 1992. – Т. 23. – № 1. – С. 20–39.
11. *Селивестров В. И.* Заикание у детей: Психокоррекционные и дидактические основы логопедического воздействия / Селивестров В. И. – М.: ВЛАДОС, 2000. – 208 с.

12. *Статистические* методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel / С. Н. Лапач, А. В. Чубенко, П. Н. Бабич. – К.: МОРИОН, 2001. – 408 с.
13. *Шкловский В. М.* Патогенетические механизмы заикания / В. М. Шкловский, И. П. Лукашевич, Е. В. Воробьева, Р. И. Мачинская, Ю. В. Никитина, Е. Б. Полякова // Журнал неврологии и психиатрии имени С. С. Корсакова – 2000. – Т. 100. – № 4. – С. 50–53.

Стаття надійшла до редакції 01.02.2013

**Васильева Н. О.**
Херсонский государственный университет,
кафедра физиологии человека и животных,
ул. 40 лет Октября, 27, Херсон, 73003, Украина

## ХАРАКТЕРИСТИКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НОРМИРУЕМОЙ СПЕКТРАЛЬНОЙ МОЩНОСТИ ОСНОВНЫХ ЧАСТОТНЫХ ДИАПАЗОНОВ НА ЭЭГ МАЛЬЧИКОВ ДОШКОЛЬНОГО ВОЗРАСТА ВО ВРЕМЯ ОТКРЫВАНИЯ ГЛАЗ

**Резюме**
Ответ на световую активацию у мальчиков дошкольного возраста с неврозоподобным заиканием является недостаточным. Также отмечается пониженная реактивность и функциональная недостаточность активирующей системы ствола их головного мозга. Предположено, что это связано с недостаточным тормозным влиянием коры на подкорковые структуры.
**Ключевые слова**: неврозоподобное заикание, фоновая электроэнцефалограмма, открывание глаз, спектральная мощность, дошкольный возраст, нарушение речи.

**N. O. Vasilyeva**
Kherson State University, Department of Animal and Human Physiology,
27, 40 years of October Str, Kherson, 73003, Ukraine

## DESCRIPTION OF ZONALITY OF RATIONED SPECTRAL POWER OF THE BASIC FREQUENCY RANGES ON EEG OF PRESCHOOL AGE BOYS DURING EYES OPENING

**Summary**
The response to light activation of preschool age boys with neurosis-stuttering is not sufficient. It is also noted reduced reactivity and functional failure of activating system of their brain stem. It is suggested that this is due to insufficient braking effect of the cortex on the subcortical structures.
**Keywords**: neurosis stammer, base-line electroencephalogram, opening of eyes, spectral power, preschool age.

# ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ

## 1. ПРОФІЛЬ ЖУРНАЛУ

1.1. «Вісник Одеського національного університету» (серія «Біологія») здійснює такі публікації:

1. Наукові статті
2. Короткі повідомлення
3. Бібліографія.
4. Матеріали конференцій.
5. Рецензії
6. Матеріали з історії науки та університету

1.2. У певному конкретному випуску один автор має право надрукувати тільки одну самостійну статтю

1.3. Мова видання — українська, російська, англійська)

1.4. До редакції «Вісника...» подається відредагований і погоджений з редколегією текст статті, записаної на електронному носії у форматі *.doc (гарнітура Times New Roman (Cyr), кегль 14, відстань між рядками 1,5 інтервали; поля: ліве — 2,5 см, праве — 1,5 см, верхнє — 2 см, нижнє — 2 см), набраний без застосування функції «Розстановка переносів» та два екземпляри «роздруківки» з неї.

Резюме двома додатковими мовами (зразок оформлення публікації наведено наприкінці Правил).

Рекомендація кафедри або наукової установи до друку

## 2. ПІДГОТОВКА СТАТТІ — ОБОВ'ЯЗКОВІ СКЛАДОВІ

Оригінальна стаття має включати:

2.1. Вступ, в якому обговорюють актуальність проблеми, формулюють мету та основні завдання дослідження

2.2. Матеріали і методи дослідження

2.3. Результати дослідження

2.4. Аналіз результатів або їх обговорення

2.5. Висновки

2.6. Список літератури

2.7. Анотація (мовою оригіналу статті) і резюме

2.8. Ключові слова

## 3. ОФОРМЛЕННЯ РУКОПИСУ, ОБСЯГ. ПОСЛІДОВНІСТЬ ТА РОЗТАШУВАННЯ ОБОВ'ЯЗКОВИХ СКЛАДОВИХ СТАТТІ

3.1. Обсяг рукопису наукової статті (з урахуванням малюнків, таблиць і підписів до них. анотацій, резюме, списку літератури) — 8 — 12 сторінок друкованого тексту, оглядів — до 20 сторінок, рецензій — до 3 сторінок, коротких повідомлень — до 2 сторінок. Рукописи більшого обсягу приймаються до журналу тільки після попереднього узгодження з редколегією.

3.2. Послідовність друкування окремих складових наукової статті має бути такою:

1. УДК — в лівому верхньому кутку першого аркуша
2. Прізвище та ініціали автора (авторів) мовою статті, вчений ступінь та посада (скорочено)
3. Назва наукової установи (в тому числі відділу, кафедри, де виконано працю).
4. Повна поштова адреса (за міжнародним стандартом), телефон та електронна адреса (e-mail) для співпраці з авторами.
5. Назва статті. Вона повинна точно відбивати зміст праці, бути короткою (в межах 9 повнозначних слів), містити ключові слова.
6. Анотація мовою оригіналу друкується перед початком статті з відступом 20 мм від лівого поля.
7. Під анотацією друкуються ключові слова.
8. Далі йде текст статті, список літератури.
9. Таблиці та малюнки разом з підписами та необхідними поясненнями до них розміщуються у тексті статті.
10. На окремому аркуші подаються резюме (російською та англійською мовами для україномовних статей: українською та англійською — для російськомовних), оформлених таким чином: прізвище та ініціали автора (авторів), назва наукової установи, повна поштова адреса установи, назва статті, слово «Резюме» («Summary»), текст резюме, ключові слова.

3.3 Стаття повинна бути підписана автором (авторами).

## 4. МОВНЕ ОФОРМЛЕННЯ ТЕКСТУ: ТЕРМІНОЛОГІЯ. УМОВНІ СКОРОЧЕННЯ, ПОСИЛАННЯ. ТАБЛИЦІ, СХЕМИ, МАЛЮНКИ

4.1. Автори несуть повну відповідальність за бездоганне мовне оформлення тексту, за правильну українську наукову термінологію (її слід звіряти за фаховими термінологічними словниками).

4.2. Латинські біологічні терміни (назви видів, родів) подаються обов'язково латиницею і курсивом. За першого вживання латинської назви у дужках слід обов'язково подати український відповідник назви.

4.3. Якщо часто повторювані у тексті словосполучення автор вважає за потрібне скоротити, то такі абревіатури за першого вживання наводять у дужках. Наприклад: селекційно-генетичний інститут (далі СГІ).

4.4. Посилання на літературу подаються у тексті статті, обов'язково у квадратних дужках, цифрами. Цифра в дужках позначає номер праці у «Списку літератури». Назви праць у списку літератури розташовуються у алфавітному порядку і оформлюються за правилами ВАК (див. «Бюлетень ВАК України, 2009, № 5, с. 26-30).

4.5. Цифровий матеріал, по можливості, слід зводити у таблиці і не дублювати у тексті. Таблиці повинні бути компактними, мати порядковий номер; графи, колонки мають бути точно визначеними логічно і графічно. Цифровий матеріал таблиць слід обробити статистично. Матеріал таблиць (як і малюнків) повинен бути зрозумілим незалежно від тексту статті.

При об'єднанні декількох рисунків або фотографій в один рисунок рекомендується позначати кожен з них прописними літерами знизу. Наприклад:

*а* *б*

Рис. Підпис рисунку

4.6. Рисунки виконуються у програмах «Діаграма Microsoft Graph» або «Діаграма Microsoft Excel» та вставляються у текст. Кожна крива на рисунку повинна мати номер, зміст кривих пояснюється у підписах під рисунком. На осях абсцис і ординат рисунка зазначається лише величина, що вимірюється, і розмірність в одиницях СІ (%, мм, г і т.п.).

4.7. У розділі «Результати досліджень» (якщо цей розділ не поєднаний з «Аналізом результатів», див. 2.4) необхідно викласти лише виявлені ефекти без коментарів — всі коментарі та пояснення подаються в «Аналізі результатів». При викладі результатів слід уникати повторення змісту таблиць та рисунків, а звертати увагу на найважливіші факти та певні закономірності, що з них випливають. Математичні (хімічні) формули виконуються засобами внутрішнього редактора формул «Microsoft Equal» і, при потребі, нумеруються.

4.8. У розділі «Аналіз результатів» необхідно показати причинно-результативні зв'язки між встановленими ефектами, порівняти отриману інформацію з даними літератури і наголосити на виявлених нових даних. При аналізі слід посилатися на ілюстративний матеріал статті. Аналіз має закінчуватися відповіддю на питання, поставлені у вступі.

## 5. ЛІТЕРАТУРА

Список літератури друкується мовою оригіналу відповідної праці. Назви праць у списку літератури розташовуються у алфавітному порядку і оформлюються за правилами ВАКу.

### Приклади бібліографічних описань

**Книги, монографії, атласи, словники**

*Горячковский А. М.* Клиническая биохимия в лабораторной диагностике: [справочное пособие] / *А. М. Горячковский*. — Одесса: Екология, 2005. — 616 с.

*Эккерт Р.* Физиология животных. Механизмы и адаптация / Р. Эккерт, Д. Рэнделл, Дж. Огастин; пер. с англ. Н. Н. Алипова, М. И. Харченко. — М.: Мир, 1992. — 344 с. — (Т. 2)

*Поздеев О. К.* Медицинская микробиология: учебник для ВУЗов / под ред. В. И. Покровского. — М.: ГЭОТАР-МЕД, 2002. — 786 с.

*Определитель* высших растений Украины / Д. Н. Доброчаева, М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин и др. — К.: Наукова думка, 1987. — 548 с.

*Анатомія* пам'яті: атлас схем і рисунків провідних шляхів і структур нервової системи, що беруть участь у процесах пам'яті: посіб. для студ. та лікарів / О. Л. Дроздов, Л. А. Дзяк, В. О. Козлов, В. Д. Маковецький. — 2-ге вид, розшир. та доповн. – Дніпропетровськ: Пороги, 2005. — 218 с.

*Українсько*-німецький тематичний словник / [уклад. Н. Яцко та ін.]. — К.: Карпенко, 2007. — 219 с.

**Статті із журналів**

*Андриевский А. М.* Онтогенетические особенности пептидгидролазной активности экстрактов тканей Drosophila melanogaster / А. М. Андриевский, С. В. Катаненко, В. Н. Тоцкий // Укр. биохим. журн. — 1982. — Т.5 4, № 5. — С. 519–524.

*Zhou S.* Drug bioactivation, covalent binding to target proteins and toxicity relevance / S. Zhou, E. Chhan, W. Duan, F. Newmen // Drug Metab Rev. — 2005. — Vol. 37 (1) — P. 41–213.

**Збірки**

*Андриевский А. М.*Спектр тканевых карбоксиэстераз в онтогенезе суслика крапчатого (*Spermophilus suslicus* Guld.) / А. М. Андриевский, Ю. Н. Олейник, В. А. Кучеров, А. С. Асманская // Генетика в современном обществе: науч. конф., 3–5 окт. 2004 г.: тезисы докл. — Харьков, 2004. — С. 12.

Селекция in vitro генотипов пшеницы с комплексной устойчивостью к фузариозу злаков / Е. А. Клечковская, С. А. Игнатова, А. И. Слепченко и др. // Биология клеток растений in vitro, биотехнология и сохранение генофонда: VII междунар. симп.: труды. — Москва, 2001. — С. 372.

*De Man J. C.* Cell transfer and Interferon Studies / J. C. De Man, M. Rogosa, M. E. Sharpe // Abstracts of the V International symposium of immunopharmacology,17–21 May 2004: proc. of conf, Quebec, 2004. — P. 31.

**Дисертації, автореферати дисертації**

*Олярник О. О.* Дослідження процесів перекисного окислення ліпідів та активності ферментів антиоксидантного захисту при цукровому діабеті: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня, канд. біол. наук: 03.00.04 «Биохимия» / О. О. Олярник. — К., 2007. — 17 с.

*Олярник О. О.* Дослідження процесів перекисного окислення ліпідів та активності ферментів антиоксидантного захисту при цукровому діабеті: дис… канд. біол. наук: 03.00.04 / Олексій Олексійович Орляник. — Київ, 2007. — 117 с.

**Депоновані наукові роботи, патенти, авторськи свідотства**

*Рябушко Л. И.* Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова. – Севастополь: Деп. в ВИНИТИ 11.07.91 г., № 2981. — В91, 1991. — 28 с.

*Патент* України СО7Д 243/24 ФС № 953812. Способ отримання 3-окси-7-бром-5(орто-хлор)-бенздиазепина / И. И. Иванов; заявитель и патентообладатель Физико-химический институт им. А. В. Богатского. – № 19803; Заявл. 09.04.90; опубл. 22.06.92; НКИ 355/68. — 3 с.

**Скорочення назв міст при вказівці міста видання:** Київ – К.; Львів – Л.; Одеса – О.; Харків – Х.; Москва – М.; Ленінград – не скорочується; Санкт-Петербург – С.Пб.; Сімферополь – Сімф.; Дніпропетровськ – Д.; Ростов на Дону – Ростов н/Д.

## 6. АНОТАЦІЯ. РЕЗЮМЕ. КОЛОНТИТУЛИ

Анотація (коротка стисла характеристика змісту праці) подається мовою оригіналу статті, містить не більше 50 повнозначних слів і передує (окремим абзацом) основному тексту статті.

Резюме (короткий висновок з основними положеннями праці) подається російською та англійською мовами, містить не більше 50 повнозначних слів та друкується на окремому аркуші. Якщо стаття написана російською мовою, то резюме подається українською та англійською.

Колонтитул (скорочений заголовок статті для друкування зверху на кожній сторінці тексту праці) подається мовою оригіналу статті разом з прізвищем та ініціалами автора на окремому аркуші.

Редколегія має право редагувати текст статей, рисунків та підписів до них, погоджуючи відредагований варіант з автором, а також відхиляти рукописи, якщо вони не відповідають вимогам «Вісника ОНУ». Рукописи статей, що прийняті до публікування, авторам не повертаються.

## 7. ЗРАЗОК ОФОРМЛЕННЯ ПУБЛІКАЦІЇ

УДК 576.315:575.222.73:633.1

**Т. Г. Трочинська,** к.б.н., доцент
Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова,
кафедра генетики і молекулярної біології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

**ЕКСПРЕСІЯ ТА КОРЕЛЯЦІЙНІ ЗВ'ЯЗКИ ЦИТОМЕТРИЧНИХ ОЗНАК КЛІТИН ЧОЛОВІЧИХ ГЕНЕРАТИВНИХ СТРУКТУР ПШЕНИЦІ, ЖИТА ТА ЇХ ГІБРИДІВ В ОНТОГЕНЕЗІ РОСЛИН**

За допомогою комп'ютерної цитометрії визначено показники оптичної щільності ядерець і цитоплазми клітин чоловічих генеративних структур пшениці, жита та міжродових гібридів першого покоління за забарвлення на сумарний білок. Виявлено суттєвий видовий та сортовий поліморфізм у прояві досліджуваних кількісних ознак у батьківських форм. Встановлено наявність високого кореляційного зв'язку між вмістом білків у ядерці і цитоплазмі досліджуваних клітин усіх використаних злаків протягом мікроспорогенезу. Показано зміни кореляційних зв'язків між об'ємом ядерець і вмістом білків у ядерці і цитоплазмі в процесі мікроспорогенезу.

**Ключові слова:** мінливість, каріометричні ознаки, цитохімічні ознаки, кореляція, пшениця, жито, пшенично-житні гібриди

... Текст вступу до статті
Матеріали та методи
Текст матеріалів та методів роботи
Результати та їх обговорення
Викладення результатів та їх аналіз
Висновки
Список літератури

1. *Анатомія* пам'яті: атлас схем і рисунків провідних шляхів і структур нервової системи, що беруть участь у процесах пам'яті: посіб. для студ. та лікарів / О. Л. Дроздов, Л. А. Дзяк, В. О. Козлов, В. ДМаковецький. – 2-ге вид, розшир. та доповн. – Дніпропетровськ: Пороги, 2005. – 218 с.

2. …

**Т. Г. Трочинская**
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина

## ЭКСПРЕССИЯ И КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ СВЯЗИ ЦИТОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КЛЕТОК МУЖСКИХ ГЕНЕРАТИВНИХ СТРУКТУР ПШЕНИЦІ, РЖИ И ИХ ГИБРИДОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

**Резюме**
С помощью компъютерной цитофотометрии определены показатели оптической плотности ядрышек и цитоплазмы клеток мужских генеративных структур пшеницы, ржи и межродовых гибридов первого поколения при окрашивании на суммарный белок. Установлен существенный видовой и сортовой полиморфизм в проявлении изученных количественных признаков родительских форм. Показана высокая корреляционная связь между содержанием белков в ядрышках и цитоплазме изученных клеток всех использованных злаков на протяжении микроспорогенеза. Выявлены изменения корреляционных связей между объемом ядрышек и содержанием белков в ядрышках и цитоплазме в процессе микроспорогенеза.

**Ключевые слова:** изменчивость, кариометрические признаки, цитохимические признаки, корреляция, пшеница, рожь, пшенично-ржаные гибриды.

**T. G. Trochinskaya**
Odesa National Mechnykov University,
Department of Genetics and Molecular Biology,
2, Dvoryanska Str., Odesa, 65082, Ukraine

## EXPRESSION AND CORRELATION OF CYTOMETRICAL CHARACTERS OF WHEAT, RYE AND WHEAT-RYE HYBRIDS $F_1$ MALE GENERATIVE STRUCTURES CELLS

**Summary**
The optical density indices of nucleolei and cytoplasm of male generative structures cells of wheat, rye and $F_1$ intergeneric hybrids, stained for the detection of total protein have been estimated. The essential differences depending on the species and cultivar have been determined for investigated characters of parental forms cells. The close correlation between protein content in the nucleolei and cytoplasm of all studied cereals cells have been shown during microsporogenesis. The dynamics of correlation between nucleolei volumes and protein content of nucleolei and cytoplasm have been observed for cells of male generative structures in microsporogenesis

**Key words:** changeability, cariometrical characters, cytochemical characters, correlation, wheat, rye, wheat-rye hybrids.

Верстка *Вітвицька В. Г.*

Підписано до друку 04.12.2013 р. Формат 70×108/16.
Папір офсетний. Гарнітура Newton. Друк цифровий. Ум. друк. арк. 9,8.
Тираж 100 прим. Зам. № 813.

Видавець і виготовлювач
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.
Україна, 65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12
Тел.: (048) 723 28 39
e-mail: druk@onu.edu.ua