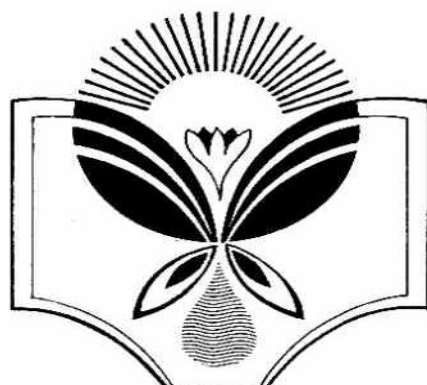




# **Наукові закиски**

**Тернопільського національного  
педагогічного університету  
імені Володимира Гнатюка  
Серія: Біологія**

**Scientific Issues  
Ternopil Volodymyr Hnatiuk  
National Pedagogical University  
Series: Biology**



**85 (4)  
2025**

*Друкується за рішенням вченої ради  
Тернопільського національного педагогічного університету  
імені Володимира Гнатюка  
від 23.12.2025 р. (протокол № 8)*

**РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ:**

**Головний редактор:**

**Н. М. Дробик** – д.б.н., проф., Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна

**Заступники головного редактора:**

**В. В. Грубінко** – д.б.н., проф., Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна

**О. Б. Столяр** – д.б.н., проф., Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна

**Члени редакційної колегії:**

**І. В. Азізов** – д.б.н., проф., Інститут молекулярної біології і біотехнології Національної академії наук Азербайджану, Баку; **О. І. Боднар** – д.б.н., проф., Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна; **В. І. Бумейстер** – д.б.н., проф., Сумський державний університет, Україна; **С. Н. Вадзюк** – д.мед.н., проф., Тернопільський національний медичний університет ім. І. Я. Горбачевського, Україна; **А. І. Герц** – к.б.н., доцент, Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна; **Н. В. Герц** – к.б.н., доцент, Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна; **Г. М. Голіней** – к.с.-г.н., доцент, Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна (*відповідальний секретар*); **Л. Р. Грицак** – д.б.н., проф., Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна; **П. Жимські** – д.мед.н. (біологія), доцент, Познанський медичний університет, Польща; **І. Я. Капрусь** – д.б.н., проф., Державний природознавчий музей НАН України, Львів; **В. З. Курант** – д.б.н., проф., Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна; **В. Г. Кур'ята** – д.б.н., проф., Вінницький державний педагогічний університет ім. М. Коцюбинського, Україна; **О. В. Лукаш** – д.б.н., проф., Національний університет «Чернігівський колегіум» ім. Т. Г. Шевченка, Україна; **Н. В. Пасечко** – д.мед.н., проф., Тернопільський національний медичний університет ім. І. Я. Горбачевського, Україна; **С. В. Пида** – д.с.-г.н., проф., Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна; **С. В. Поливаний** – к.б.н., доцент, Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського, Україна; **М. М. Федоряк** – д.б.н., проф., Чернівецький національний університет ім. Ю. Федьковича, Україна; **В. О. Хоменчук** – к.б.н., доцент, Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка, Україна

Коректори: О. С. Вербовецька

Т. І. Белей

Комп'ютерна верстка: О. Б. Мацюк

**Адреса редакції:**

*Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. Максима Кривоноса, 2  
м. Тернопіль, 46027  
E-mail: journal@chem-bio.com.ua  
http://journals.chem-bio.com.ua*

Збірник включено до Переліку фахових видань України  
(категорія "Б", наказ МОН України від 2.07.2020 року № 886).

*Свідоцтво про держреєстрацію: КВ № 15884-4356Р від 27.10.2009.*

Українські та латинські назви рослин і тварин наведені за авторським текстом

За зміст, авторську позицію та достовірність наведених у статтях фактів, цитувань відповідальність несуть автори.

© Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка

UDC 57(062.552)  
H 34

Scientific Issues of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University.  
Series: Biology. 2025. T. 85, № 4. 112 p.

*Published by the decision of the Academic Council  
of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University  
from 23.12.2025 (protocol № 8)*

**EDITORIAL BOARD:**

**Editor-in-Chief**

**N. M. Drobyk** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

**Deputy editors**

**V. V. Hrubinko** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

**O. B. Stoliar** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

**Editorial board**

**I. V. Azizov** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Institute of Molecular Biology and Biotechnologies of Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku; **O. I. Bodnar** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine; **V. I. Bumeister** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Sumy State University, Ukraine; **M. M. Fedoriak** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Chernivtsi Yurii Fedkovych National University, Ukraine; **A. I. Herts** – PhD. in Biol., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine; **N. V. Herts** – PhD. in Biol., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine; **H. M. Holinei** – PhD. in Agr., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine (*Responsible secretary*); **L. R. Hrytsak** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine; **I. J. Kaprus** – Dr. Sci. in Biol., Prof., National Museum of Natural History of NAS of Ukraine Lviv; **V. O. Khomenchuk** – PhD. in Biol., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine; **V. Z. Kurant** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine; **V. G. Kuryata** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Vinnytsia Mykhailo Kotsiubynskyi State Pedagogical University, Ukraine; **O. V. Lukash** – Dr. Sci. in Biol., Prof., National Taras Shevchenko University “Chernihiv Collegium”, Ukraine; **N. V. Pasyechko** – Dr. Sci. in Med., Prof., I. Horbachevsky Ternopil National Medical University, Ukraine; **S. V. Polyvanyi** – PhD. in Biol., Vinnytsia Mykhailo Kotsiubynskyi State Pedagogical University, Ukraine; **S. V. Pyda** – Dr. Sci. in Agr., Prof., Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine; **P. Rzymiski** – Dr. Sci. in Biol., Prof., Poznan University of Medical Sciences, Poland; **S. N. Vadzyuk** – Dr. Sci. in Med., Prof., I. Horbachevsky Ternopil National Medical University, Ukraine

Proofreader:

O. S. Verbovetska

T. I. Belei

Computer editing:

O. B. Matsiuk

Editorial office address:

*Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University*

*2 M. Kryvonosa Str. Ternopil,*

*46027 Ukraine*

*E-mail: journal@chem-bio.com.ua*

*http://journals.chem-bio.com.ua*

The journal is included in the list of Research Works of Ukraine  
(category B, order of ministry of education and science of Ukraine, July 2, 2020 № 886).

*Certificate KB № 15884-4356P, October 27, 2009.*

Ukrainian and Latin plant and animal terms are cited according to the author's version

Responsibility for the information and views set out in these publications lies entirely with the authors.

© Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University

## ЗМІСТ

### БІОТЕХНОЛОГІЯ

- Ю. М. ТАРАС, О. В. СОРОКА, М. З. ПРОКОП'ЯК, Л. Р. ГРИЦАК, Н. М. ДРОБИК  
ОСОБЛИВОСТІ КУЛЬТИВУВАННЯ *IN VITRO* ВИДІВ РОДУ *ARNICA L.*  
ФЛОРИ УКРАЇНИ ..... 6

### БІОХІМІЯ

- О. І. БОДНАР, А. В. ДОВБУШ, А. І. РАКОЧИЙ, Р. В. КОЛЕСНИЦЬКИЙ,  
В. В. ГРУБІНКО  
СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ЗМІНИ У КЛІТИНАХ *CHLORELLA VULGARIS*  
ЗА ДОДАТКОВОЇ ДІЇ МІКРОЕЛЕМЕНТІВ\_ ..... 13

### ЕКОЛОГІЯ

- С. Ю. СІДАК, І. Я. КАПРУСЬ  
ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ДЕРЕВНИХ МІКРОСЕЛИЩ СТАРОВІКОВИХ  
ЛІСІВ СХІДНИХ КАРПАТ: МОРФОМЕТРІЯ, ГІДРОТЕРМІЧНИЙ РЕЖИМ  
І КИСЛОТНІСТЬ СУБСТРАТУ ..... 23

### ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

- О. В. ГУЛЬКА  
СТАН ЦЕНТРАЛЬНОЇ ГЕМОДИНАМІКИ СТУДЕНТІВ ПІД ЧАС НАВЧАННЯ  
(ЛОНГІТЮДНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ) ..... 31
- О. В. ГУЛЬКА, В. І. ШЕЙКО, Н. М. ГРАБИК, І. Я. ГРУБАР, В. Г. ОМЕЛЬЯНЕНКО  
ДИНАМІКА ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНИХ ФУНКЦІЙ СТУДЕНТІВ РІЗНИХ  
СПЕЦІАЛЬНОСТЕЙ ПІД ЧАС НАВЧАННЯ ..... 41
- Н. О. КОЗАЧУК, О. А. СКУРІДІН  
ІНТЕГРАТИВНІ ГЕМОДИНАМІЧНІ ІНДЕКСИ У СТУДЕНТІВ  
З РІЗНОЮ СТАТУРОЮ ..... 49
- А. С. СВЕРСТЮК, Г. Б. ГУМЕНЮК, О. С. ВОЛОШИН  
ВИКОРИСТАННЯ ШТУЧНОГО ІНТЕЛЕКТУ В СИСТЕМАХ БІОМЕТРИЧНОЇ  
АУТЕНТИФІКАЦІЇ НА ОСНОВІ ДИНАМІЧНОГО ПІДПISУ ..... 54
- В. І. ШЕЙКО, О. С. ВОЛОШИН, АЛ-ХАШМІ САДАД ХАЛАФ ТАМІР  
ВІДТЕРМІНОВАНИЙ ВПЛИВ МІЖКОНТИНЕНТАЛЬНИХ ПОДОРОЖЕЙ  
НА СТАН НЕЙРОДИНАМІЧНИХ ФУНКЦІЙ ТА НЕСПЕЦИФІЧНУ  
РЕЗИСТЕНТНІСТЬ ОРГАНІЗМУ ЛЮДИНИ ..... 64

### ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

- С. В. ПИДА, І. І. ОПАЦЬКИЙ, А. Ю. ДЗЕНДЗЕЛЬ, О. В. ТРИГУБА  
ДИНАМІКА НАКОПИЧЕННЯ ПІГМЕНТІВ У ЛИСТКАХ БОБІВ (*FAVA VONA*  
*MEDIC.*) ЗА ВПЛИВУ МІКРОБНИХ ПРЕПАРАТІВ ..... 72

### ОГЛЯДИ

- Л. Р. ГРИЦАК, Х. М. КОЛІСНИК, Н. М. ДРОБИК  
ГЕНЕРАЦІЯ НИЗЬКОВУГЛЕЦЕВОЇ ЕНЕРГІЇ В СИСТЕМАХ БІОЛОГІЧНОГО  
ОЧИЩЕННЯ СТИЧНИХ ВОД ..... 80
- Г. Б. ГУМЕНЮК, Б. Б. СОКІЛ, Р. М. ДУХ  
ЯКІСТЬ ВОДНИХ РЕСУРСІВ У СИСТЕМІ ІНДИКАТОРІВ СТАЛОГО  
РОЗВИТКУ: МЕТОДИ МОДЕЛЮВАННЯ ТА ПРОГНОЗУВАННЯ ..... 87
- Б. М. ПЕТРУШКА, Б. О. ІВАНЦЬКИЙ, С. Б. ПЕТРУШКА, В. О. ХОМЕНЧУК,  
В. З. КУРАНТ  
КАДМІЙ У ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМАХ: ВМІСТ, ФОРМИ ЗНАХОДЖЕННЯ  
ТА ТОКСИЧНІСТЬ ДЛЯ РИБ ..... 93
- І. В. ЩУР, Л. Р. ГРИЦАК, Х. М. КОЛІСНИК, Д. А. БОЙКО, Н. М. ДРОБИК  
СТРАТЕГІЇ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН:  
ОРГАНІЗМОВИЙ, ПОПУЛЯЦІЙНИЙ ТА ЕКОСИСТЕМНИЙ РІВНІ ..... 104

## CONTENTS

### BIOTECHNOLOGY

- Yu. M. TARAS, O. V. SOROKA, M. Z. PROKOPIAK, L. R. HRYTSAK, N. M. DROBYK  
PECULIARITIES OF *IN VITRO* CULTIVATION OF SPECIES OF THE GENUS  
*ARNICA* L. IN THE FLORA OF UKRAINE ..... 6

### BIOCHEMISTRY

- O. I. BODNAR, A. V. DOVBUSH, A. I. RAKOCHII, R. V. KOLESNYTSKIY,  
V. V. HRUBINKO  
STRUCTURAL AND FUNCTIONAL VARIATIONS IN *CHLORELLA VULGARIS*  
CELLS UNDER ADDITIONAL EXPOSURE TO MICROELEMENTS ..... 13

### ECOLOGY

- S. Yu. SIDAK, I. Ya. KAPRUS  
ECOLOGICAL FEATURES OF TREE-RELATED MICROHABITATS IN OLD-  
GROWTH FORESTS OF THE EASTERN CARPATHIANS: MORPHOMETRY,  
HYDROTHERMAL REGIME, AND SUBSTRATE ACIDITY ..... 23

### PHYSIOLOGY OF HUMANS AND ANIMALS

- O. V. HULKA  
THE STATE OF CENTRAL HEMODYNAMICS IN STUDENTS DURING  
LEARNING (LONGITUDINAL STUDY) ..... 31
- O. V. HULKA, V. I. SHEIKO, N. M. GRABIK, I. Ya. HRUBAR, V. H. OMELIANENKO  
DYNAMICS OF PSYCHOPHYSIOLOGICAL FUNCTIONS OF STUDENTS  
OF DIFFERENT SPECIALTIES DURING THE EDUCATIONAL PROCESS ..... 41
- N. O. KOZACHUK, O. A. SKURIDIN  
INTEGRATIVE HEMODYNAMIC INDICES IN STUDENTS WITH VARYING  
LEVELS OF STABILITY ..... 49
- A. S. SVERSTYUK, H. B. HUMENIUK, O. S. VOLOSHYN  
USE OF ARTIFICIAL INTELLIGENCE IN BIOMETRIC AUTHENTICATION  
SYSTEMS BASED ON DYNAMIC SIGNATURE ..... 54
- V. SHEIKO, O. VOLOSHYN, AL-HASHIMI SADAD KHALAF TAMIR  
DELAYED IMPACT OF INTERCONTINENTAL TRAVEL ON THE STATE  
OF NEURODYNAMIC FUNCTIONS AND NON-SPECIFIC RESISTANCE  
OF THE HUMAN ORGANISM ..... 64

### PLANT PHYSIOLOGY

- S. V. PYDA, I. I. OPATSKYI, A. Yu. DZENDZEL, O. V. TRYHUBA  
DYNAMICS OF PIGMENT ACCUMULATION IN THE LEAVES OF FABA  
BEANS (*FABA BONA* MEDIC.) UNDER THE INFLUENCE  
OF MICROBIAL PREPARATIONS ..... 72

### REVIEWS

- L. R. HRYTSAK, Kh. M. KOLISNYK, N. M. DROBYK  
LOW-CARBON ENERGY GENERATION IN BIOLOGICAL WASTEWATER  
TREATMENT SYSTEMS ..... 80
- H. B. HUMENIUK, B. B. SOKIL, R. M. DUKH  
WATER RESOURCE QUALITY IN THE SYSTEM OF SUSTAINABLE  
DEVELOPMENT INDICATORS: MODELING AND FORECASTING METHODS ..... 87
- B. M. PETRUSHKA, B. O. IVANITSKYI, S. B. PETRUSHKA, V. O. KHOMENCHUK,  
V. Z. KURANT  
CADMIUM IN AQUATIC ECOSYSTEMS: CONTENT, FORMS OF FINDING  
AND TOXICITY FOR FISH..... 93
- I. V. SHCHUR, L. R. HRYTSAK, Kh. M. KOLISNYK, D. A. BOIKO, N. M. DROBYK  
PLANT ADAPTATION STRATEGIES TO CLIMATE CHANGE:  
ORGANISMAL, POPULATION, AND ECOSYSTEM LEVELS..... 104

# БІОТЕХНОЛОГІЯ

УДК 582.998.16:57.086.83

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.1

Ю. М. ТАРАС , О. В. СОРОКА , М. З. ПРОКОП'ЯК , Л. Р. ГРИЦАК ,  
Н. М. ДРОБИК 

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027  
E-mail: drobyk.n@gmail.com

## ОСОБЛИВОСТІ КУЛЬТИВУВАННЯ *IN VITRO* ВИДІВ РОДУ *ARNICA L.* ФЛОРИ УКРАЇНИ

---

У статті висвітлено результати досліджень особливостей культивування *in vitro* видів роду *Arnica L.* флори України на прикладі *Arnica montana L.* – цінної лікарської рослини з високим вмістом біологічно активних сполук. Досліджено умови стерилізації та пророщування насіння, вплив різноманітних чинників на схожість, сезонну динаміку проростання, а також особливості вегетативного розмноження та калюсогенезу з різних типів експлантів. Встановлено оптимальні режими введення рослин у культуру *in vitro*, підібрано ефективні комбінації регуляторів росту для мікроклонального розмноження та індукції калюсоутворення.

Отримані результати створюють наукове підґрунтя для наступних досліджень щодо культивування рослин цього виду *in vitro*, масового розмноження, збереження генофонду та подальших біотехнологічних досліджень *A. montana*.

*Ключові слова:* *Arnica montana L.*, культура *in vitro*, проростання насіння, мікроклональне розмноження, калюсогенез.

Збереження рослинної біорізноманітності є одним із пріоритетних напрямів сучасних біотехнологічних досліджень. Особливої уваги потребують види лікарських рослин, природні популяції яких зазнають інтенсивного антропогенного впливу, що призводить до скорочення їх чисельності та фрагментації ареалів. До таких належать види роду *Arnica L.*, поширені у флорі України та відомі високою фармакологічною цінністю завдяки вмісту біологічно активних речовин (БАР) [3, 6].

Традиційні способи заготівлі сировини з природних популяцій не забезпечують сталого використання цих ресурсів і створюють загрозу їх повного зникнення. У зв'язку з цим актуальним є застосування методів культури рослинних тканин *in vitro*, які відкривають можливості для збереження генофонду, масового розмноження та отримання стандартизованого рослинного матеріалу незалежно від природних умов [4].

Незважаючи на наявність окремих праць [1, 4, 5, 7, 15], питання оптимізації умов культивування *in vitro* видів роду *Arnica* флори України залишаються недостатньо вивченими, що зумовлює необхідність проведення комплексних експериментальних досліджень у цьому напрямі.



©2025 Ю. М. Тарас та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

До цінних лікарських рослин, що широко застосовуються в офіційній та народній медицині, належить арніка гірська (*Arnica montana* L.). З лікувальною метою використовують передусім її суцвіття – кошики, а також кореневища й корені, рідше – листки. Відомо, що екстракти *A. montana* входять до складу низки лікарських засобів, зокрема «Аркален», «Просталад», «Кардіолін», «Стоматофіт», «Іов-венум», «Мазь арніки Др. Тайс» та інших. Препарати на основі арніки виявляють широкий спектр фармакологічної дії: кровоспинну, жовчогінну, протизапальну, бактерицидну, ранозагоювальну, знеболювальну, судинорозширювальну, тонізуючу, антиоксидантну, заспокійливу та інші ефекти [10].

Лікувальні властивості *A. montana* зумовлені високим вмістом біологічно активних речовин. У суцвіттях накопичується до 4% арніцину – суміші арнідіолу, фарадіолу та вуглеводної складової. З листків і квіткових кошиків виділено арніфолін, каротиноїди, холін, бетаїн, цинарин, ефірну олію, а також інші сполуки [10, 11]. У квітках містяться олії, вуглеводи, смолисті речовини та пігмент лютеїн, виявлено органічні кислоти (фумарову, яблучну, молочну) і значну кількість аскорбінової кислоти. Корені містять ненасичені вуглеводи, фітостерини, ефірну олію та органічні кислоти (ізомасляну, мурашину, ангелікову) [4, 8, 13].

Метою статті є дослідження особливостей культивування *in vitro* рослин видів роду *Arnica* флори України з метою оптимізації умов отримання та росту асептичних рослин, підбору умов для мікроклонального розмноження, індукції та проліферації калюсу.

### Матеріали та методи досліджень

Вихідним матеріалом слугувало насіння *A. montana*, зібране на горі Пожижевській (1450 м н. р. м., хребет Черногора, Івано-Франківська область).

Для одержання асептичних проростків насіння стерилізували 15–20%-ми розчинами  $H_2O_2$  упродовж 20–45 хв, після чого висаджували в стерильні чашки Петрі на агаризоване живильне середовище МС [7, 9, 13] із половинним вмістом макро- та мікросолей (МС/2). Пророщування здійснювали як за освітлення (3000 лк) при температурі +20–22°C і відносній вологості 80%, так і в термостатованих умовах за тієї ж температури без доступу світла.

Для підбору оптимальних умов вегетативного розмноження використовували асептичні рослини віком 1,5–2 місяці, отримані з насіння. Їх розділяли на живці та культивували на агаризованому і рідкому (на паперових містках) середовищі МС/2 з додаванням регуляторів росту: індолілоцтової кислоти (ІОК), кінетину (Кін), 1-нафтилоцтової кислоти (НОК) та гіберелової кислоти (ГК<sub>3</sub>).

Для індукції калюсоутворення використовували експланти з листкових пластинок, черешків листків і коренів, які культивували на середовищах МС, МС/2 та В<sub>5</sub> із половинною концентрацією солей (В5/2), доповнених різними комбінаціями регуляторів росту (Кін, БАП, 2,4-Д, НОК, ІОК). Частоту калюсогенезу визначали через три тижні як відсоткове співвідношення кількості експлантів, що утворили калюс, до їх загальної кількості. Культури інкубували в темряві за температури +25–26,5°C із субкультивуванням кожні три тижні.

### Результати досліджень та їх обговорення

Ефективним способом введення рослин у культуру *in vitro* є одержання асептичних рослин шляхом пророщування попередньо стерилізованого насіння.

Відомо, що оптимальні температури проростання зазвичай відповідають кліматичним умовам природного ареалу виду [4, 6, 12], однак для активації проростання насіння часто потребує впливу знижених температур. Обробка гібереліном у багатьох рослин прискорює цей процес. За літературними даними, для успішного проростання насіння *A. montana* необхідні короточасна холодова стратифікація, передпосівна обробка гібереловою кислотою (ГК<sub>3</sub>) протягом кількох діб або механічне порушення покривів; також встановлено, що насіння краще проростає за наявності освітлення [4, 6, 7, 12].

З урахуванням цих відомостей було досліджено вплив строків висівання, обробки розчинами ГК<sub>3</sub> (100 і 1000 мг/л) та умов освітлення на схожість насіння *A. montana*. Під час відпрацювання режиму стерилізації оптимальною виявилася обробка 15%-м розчином  $H_2O_2$  протягом 20 хв, що забезпечувала ефективність стерилізації 99%. Результати досліджень засвідчили, що насіння найкраще проростає за освітлення. Холодова стратифікація при +5–7°C

упродовж 1,5–2 місяців у поєднанні з передпосівною обробкою розчинами ГК<sub>3</sub> протягом доби підвищує його схожість, причому концентрація 1000 мг/л є ефективнішою для подолання періоду спокою – у цьому випадку показники проростання збільшувалися у 1,5–2 рази.

Сезонна динаміка проростання насіння *A. montana* в умовах *in vitro* показала, що найвищі показники на середовищі МС/2 без регуляторів росту спостерігали у серпні (45 %), у вересні вони становили близько 20 %, у жовтні – 10 %, а в листопаді знижувалися до 5 % (рис. 1). Зимові місяці були несприятливими для проростання, і лише у лютому схожість підвищувалася до 12–13 %. Появу перших проростків у всіх випадках було зафіксовано на 7–12 добу культивування.

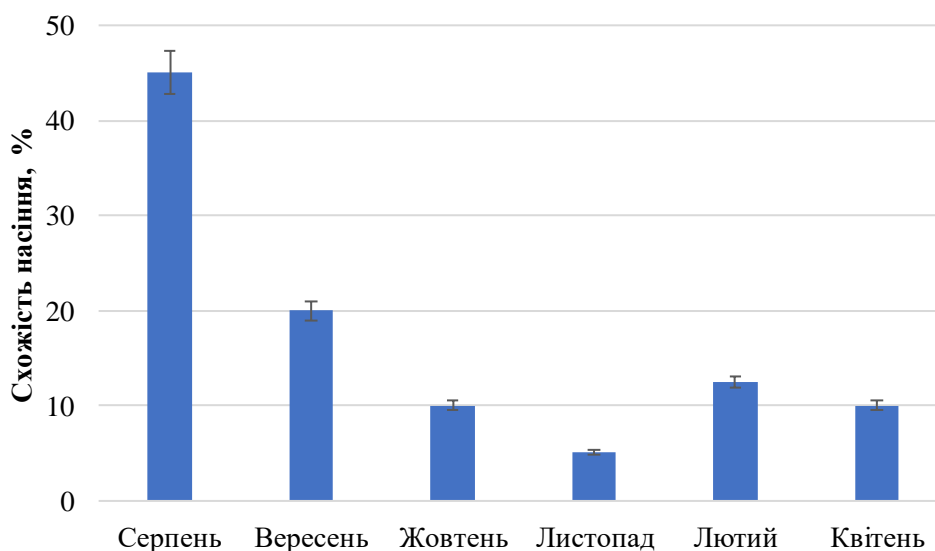


Рис. 1. Динаміка проростання насіння *A. montana in vitro*.

Встановлено, що найбільш сприятливі умови для росту рослин *A. montana in vitro* забезпечувало агаризоване живильне середовище з додаванням 0,1 мг/л НОК (рис. 2). Оскільки *A. montana* є рослиною з прикореневою розеткою листків, це ускладнює процес живцювання в культурі *in vitro*. З метою стимулювання цього процесу до складу середовища вводили гіберелову кислоту, яка сприяє подовженню міжвузлів. Застосування ГК<sub>3</sub> активувало інтеркалярний ріст *A. montana*: за 30 діб культивування на середовищі з 0,5 мг/л ГК<sub>3</sub> довжина рослин збільшувалася у 2,7 рази, тоді як у варіанті без додавання ГК<sub>3</sub> – лише у 1,9 рази.



Рис. 2. Асептична рослина *A. montana* на агаризованому живильному середовищі МС/2, доповненому 0,1 мг/л НОК.

З метою підвищення ефективності вегетативного розмноження живильне середовище МС/2 доповнювали різними поєднання регуляторів росту – ІОК, Кін, НОК та ГК<sub>3</sub>. Найоптимальнішим для мікроклонального розмноження *A. montana* виявилось середовище МС/2 з додаванням 0,2 мг/л ІОК, 0,5 мг/л ГК<sub>3</sub> та 0,1 мг/л НОК.

Іншими дослідниками встановлено, що використання живильних середовищ із додаванням цитокінінів у поєднанні з низькими концентраціями ауксинів (НОК – 5,3 мкМ і 2iP (6- $\gamma$ , $\gamma$ -диметилаліламіно)пурін) – 5,0 мкМ; ІОК – 0,1 мг/л та БАП – 1,0 мг/л; ІОК – 0,1 мг/л та зеатин – 1,0 мг/л; ІОК – 0,1 мг/л, ІМК – 0,5 мг/л та 2-iP – 1,0 мг/л) забезпечувало високий рівень індукції пагонів та значний коефіцієнт розмноження *A. montana*, що істотно перевищує ефективність традиційних способів вегетативного розмноження [7, 15].

За результатами порівняльного аналізу живильних середовищ МС та МС/2 із додаванням різних регуляторів росту встановлено, що найінтенсивніший калюсогенез забезпечувало використання 2,4-Д у концентраціях 0,1–1,0 мг/л. Виявлено, що за наявності 0,1 мг/л 2,4-Д формування калюсу на листових і черешкових експлантах *A. montana* розпочиналося вже на 4–5 добу культивування на середовищі МС та на 2–3 добу – на МС/2. На корневих експлантах індукція калюсогенезу спостерігалася дещо пізніше – через 6–8 діб. Підвищення концентрації 2,4-Д до 0,5 і 1,0 мг/л знижувало ефективність процесу: утворення калюсу відзначали лише на 23–25 добу культивування.

У роботах інших вчених калюс *A. montana* отримували на живильному середовищі МС за освітлення 2000 люксів за 16-годинного фотоперіоду та температури +23 °С упродовж 50 діб. Для отримання та підтримання культури тканин використовували ІОК у концентрації 2,0 мг/л, НОК – 0,1 мг/л та кінетин – 0,5 мг/л; НОК – 1–5 мг/л, КІН – 0,5 мг/л, БАП – 1 мг/л [13–15].

Отримані калюсні та суспензійні культури *A. montana*, які характеризувалися інтенсивним ростом, автори пропонують використовувати для подальших біотехнологічних розробок, зокрема у біореакторних системах. Це створює передумови для масштабованого виробництва цінних метаболітів незалежно від природних популяцій [10, 13].

У проведених нами дослідженнях найвищий відсоток калюсогенезу на всіх типах експлантів *A. montana* зафіксовано на середовищі МС із 0,1 мг/л 2,4-Д; зі зростанням концентрації ауксину цей показник зменшувався (рис. 3). Аналогічну тенденцію відзначено і на середовищі МС/2. Серед досліджених експлантів найбільшу калюсогенну здатність за різних концентрацій 2,4-Д на обох середовищах проявили листові експланти.

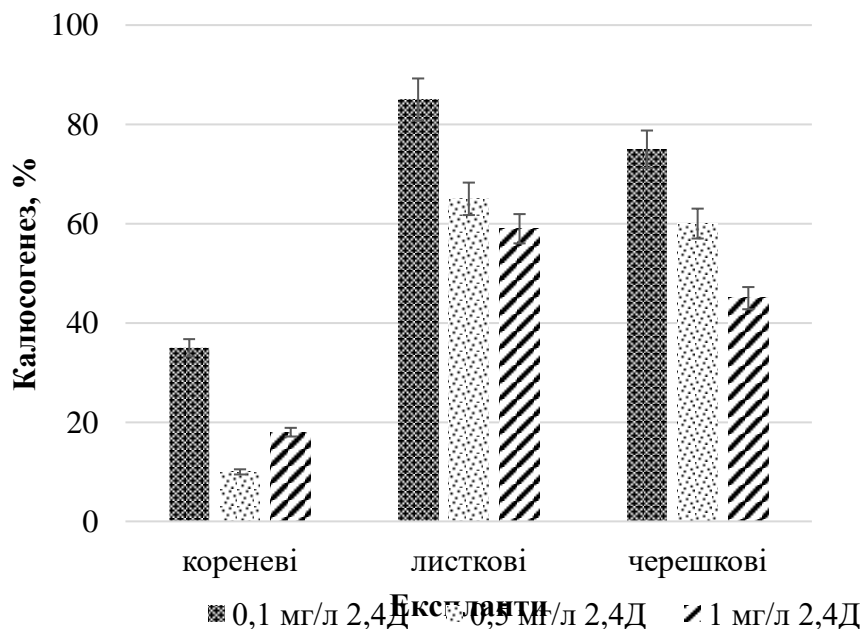


Рис. 3. Індукція калюсоутворення з експлантів рослин *A. montana* на живильному середовищі МС, доповненому різними концентраціями 2,4-Д.

За внесення 0,1 мг/л 2,4-Д до середовищ МС і МС/2 сформований калюс мав світло-жовте забарвлення та пухку консистенцію, тоді як за вищих концентрацій він набував жовто-коричневого кольору і щільної структури. Подальше пасажування отриманого калюсу на тих самих середовищах виявилось малоефективним: проліферативна активність була низькою, а тканина піддавалася некрозу через 7–8 діб (за 0,5–1,0 мг/л 2,4-Д) та через 10–12 діб (за 0,1 мг/л 2,4-Д).

У деяких випадках на початкових етапах проліферації (1–3 пасажі) культури кореневого і листового походження поряд з наростанням калюсу ми спостерігали спонтанну регенерацію коренів.

Підбір оптимальних умов для індукції та проліферації калюсу дозволить отримати рослинну сировину – потенційне джерело БАР. Саме цим і визначаються перспективи наших подальших досліджень. Адже відомо, що дослідниками приділяється значна увага вивченню біосинтетичного потенціалу культур *in vitro*. Встановлено, що калюсні та клітинні культури здатні синтезувати широкий спектр БАР. Поряд із цим, виявлено низку обмежень, серед яких генотипова залежність морфогенетичних реакцій, варіабельність накопичення вторинних метаболітів та ризик соматоклональної мінливості. Це зумовлює необхідність подальшої оптимізації умов культивування та поглибленого вивчення фізіолого-біохімічних механізмів, що регулюють процеси росту і розвитку культур *in vitro* [7, 13–15].

### Висновки

Проведені дослідження підтвердили перспективність застосування методів культури *in vitro* для збереження та раціонального використання цінної лікарської рослини – *A. montana*. Оптимізовано основні етапи введення виду в асептичну культуру, мікроклонального розмноження та індукції калюсогенезу. Це дозволить, з одного боку, отримувати велику кількість рослин *in vitro*, а з іншого – калюсні культури як потенційне джерело БАР.

Розроблені та оптимізовані умови культивування *in vitro* створюють наукове підґрунтя для збереження генофонду *A. montana*, її масового розмноження, подальших біотехнологічних досліджень і отримання стандартизованої лікарської сировини незалежно від природних популяцій, що має важливе природоохоронне та фармакологічне значення.

1. Дубляк А. В., Різничук Н. І., Гнезділова В. І. Оптимізація умов культивування та фармакологічна ефективність *Arnica montana* L. *Ecological Sciences*. 2025. Вип. 6 (63). С. 239–241. <https://doi.org/10.32846/2306-9716/2025.eco.6-63.37>.
2. Кириленко О. М. Оптимізація умов культивування рідкісних лікарських рослин. *Вісник аграрної науки*. 2021. № 5. С. 45–52. <https://doi.org/10.32846/2306-9716/2025.eco.6-63.37>.
3. Мірутенко В. Поширення арніки гірської (*Arnica montana* L.) на Закарпатті та ценотична характеристика угруповань. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. 2022. № 53. С. 13–16. <https://doi.org/10.24144/1998-6475.2022.53.13-16>.
4. Надь Б. Б. Біоекологічні та біотехнологічні основи збереження генофонду *Arnica montana* L. в Закарпатті: монографія. Берегове: Закарпатський угорський інститут ім. Ференца Ракоці ІІ. Ужгород: ТИМРАНІ, 2014. 148 с.
5. Паляничко Н. І., Ольхович С. Я., Крохтяк О. В. Сучасний стан виробництва лікарської рослинної сировини в Україні. *Збалансоване природокористування*. 2019. № 2. С. 81–88. <https://doi.org/10.33730/2310-4678.2.2019.184161>.
6. Петріна Р.О., Маснюк Я.Т. Калюсогенез у культурі *in vitro* арніки гірської. *Вісник Національного університету «Львівська політехніка»*. 2008. Вип. 609. С. 151–155.
7. Vuthuc-Keul A. L., Deliu C. Clonal propagation of *Arnica montana* L., a medicinal plant. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2001. Vol. 37, no. 5. P. 581–585. <https://doi.org/10.1007/s11627-001-0102-2>.
8. Jurkiewicz A., Ryszka P., Anielska T., Waligórski P., Białońska D., Góralska K., Tsimilli-Michael M., Turnau K. Optimization of culture conditions of *Arnica montana* L.: effects of mycorrhizal fungi and competing plants. *Mycorrhiza*. 2009. Vol. 20, no. 5. P. 293–306. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0280-z>.
9. Kostyk Kh V., Lupiy Kh V., Mykytyuk V. S., Krvavych A. S., Petrina R. O. Optimization of the process of extraction of flavonoids from callus biomass of *Arnica montana*. *Chemistry, Technology and Application of Substances*. 2018. Vol. 1, no. 1. P. 83–87. <https://doi.org/10.23939/ctas2018.01.083>.

10. Krauze-Baranowska M., Kimel K. *Arnica montana* and its medicinal value in the light of scientific research. *Farmacja Polska*. 2022. Vol. 78, no. 9. P. 491–502. <https://doi.org/10.32383/farmpol/156952>.
11. McCreath S. B., Clement Y. N. *Pharmacognosy*. 2nd ed. Academic Press, 2023. 819 p.
12. *Medicinal Plants and their Bioactive Compounds in Human Health: Volume 2* / ed. by M. A. Ansari, S. Shoaib, M. A. Barkat. Singapore : Springer Nature Singapore, 2026. 602 p. <https://doi.org/10.1007/978-981-95-3620-7>.
13. Nichterlein K. *Arnica montana* (Mountain Arnica): *In Vitro* Culture and the Production of Sesquiterpene Lactones and Other Secondary Metabolites. *Medicinal and Aromatic Plants VIII*. Berlin, Heidelberg, 1995. P. 47–61. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-08612-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-662-08612-4_4).
14. Nieto-Trujillo A., Cruz-Sosa F., Luria-Pérez R., Gutiérrez-Rebolledo G. A., Román-Guerrero A., Burrola-Aguilar C., Zepeda-Gómez C., Estrada-Zúñiga M. E. *Arnica montana* Cell Culture Establishment, and Assessment of Its Cytotoxic, Antibacterial,  $\alpha$ -Amylase Inhibitor, and Antioxidant *In Vitro* Bioactivities. *Plants*. 2021. Vol. 10, no 11. P. 2300. <https://doi.org/10.3390/plants10112300>.
15. Petrova M., Zayova E., Geneva M., Dimitrova L., Vitkova A., Stanilova M. Multiplication and Conservation of Threatened Medicinal Plant *Arnica montana* L. by *in vitro* Techniques. *Agric. conspec. sci*. 2021. Vol. 86, no. 1. P. 57–65.

## References

1. Dubliak A. V., Riznychuk N. I., Hniezdiłova V. I. Optymizatsiia umov kultyvuvannia ta farmakolohichna efektyvnist *Arnica montana* L. *Ecological Sciences*. 2025. Vyp. 6 (63). S. 239–241. <https://doi.org/10.32846/2306-9716/2025.eco.6-63.37>. [in Ukrainian]
2. Kyrlyenko O. M. Optymizatsiia umov kultyvuvannia riddkysnykh likarskykh roslyn. *Visnyk ahrarnoi nauky*. 2021. № 5. S. 45–52. <https://doi.org/10.32846/2306-9716/2025.eco.6-63.37>. [in Ukrainian]
3. Mirutenko V. Poshyrennia arniky hirskei (*Arnica montana* L.) na Zakarpatti ta tsenotychna kharakterystyka uhrupovan. *Naukovyi visnyk Uzhhorodskoho universytetu. Serii Biolohiia*. 2022. № 53. S. 13–16. <https://doi.org/10.24144/1998-6475.2022.53.13-16>. [in Ukrainian]
4. Nad B. B. Bioekolohichni ta biotekhnolohichni osnovy zberezhennia henofondu *Arnica montana* L. v Zakarpatti: monohrafiia. Berehove: Zakarpatskyi uhorskyi instytut im. Ferentsa Rakotsi II. Uzhhorod: TIMPANI, 2014. 148 s. [in Ukrainian]
5. Palianychko N. I., Olkhovych S. Ya., Krokhtiak O. V. Suchasnyi stan vyrobnytstva likarskei roslynnoi syrovyny v Ukraini. *Zbalansovane pryrodokorystuvannia*. 2019. № 2. S. 81–88. <https://doi.org/10.33730/2310-4678.2.2019.184161>.
6. Petrina R. O., Masniuk Ya. T. Kalusohenez u kulturi *in vitro* arniky hirskei. *Visnyk Natsionalnoho universytetu «Lvivska politekhnikha»*. 2008. Vyp. 609. S. 151–155. [in Ukrainian]
7. Buthuc-Keul A. L., Deliu C. Clonal propagation of *Arnica montana* L., a medicinal plant. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2001. Vol. 37, no. 5. P. 581–585. <https://doi.org/10.1007/s11627-001-0102-2>.
8. Jurkiewicz A., Ryszka P., Anielska T., Waligórski P., Białońska D., Góralska K., Tsimilli-Michael M., Turnau K. Optimization of culture conditions of *Arnica montana* L.: effects of mycorrhizal fungi and competing plants. *Mycorrhiza*. 2009. Vol. 20, no. 5. P. 293–306. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0280-z>.
9. Kostyk Kh V., Lupiy Kh V., Mykytyuk V. S., Krvavych A. S., Petrina R. O. Optimization of the process of extraction of flavonoids from callus biomass of *Arnica montana*. *Chemistry, Technology and Application of Substances*. 2018. Vol. 1, no. 1. P. 83–87. <https://doi.org/10.23939/ctas2018.01.083>.
10. Krauze-Baranowska M., Kimel K. *Arnica montana* and its medicinal value in the light of scientific research. *Farmacja Polska*. 2022. Vol. 78, no. 9. P. 491–502. <https://doi.org/10.32383/farmpol/156952>.
11. McCreath S. B., Clement Y. N. *Pharmacognosy*. 2nd ed. Academic Press, 2023. 819 p.
12. *Medicinal Plants and their Bioactive Compounds in Human Health: Volume 2* / ed. by M. A. Ansari, S. Shoaib, M. A. Barkat. Singapore : Springer Nature Singapore, 2026. 602 p. <https://doi.org/10.1007/978-981-95-3620-7>.
13. Nichterlein K. *Arnica montana* (Mountain Arnica): *In Vitro* Culture and the Production of Sesquiterpene Lactones and Other Secondary Metabolites. *Medicinal and Aromatic Plants VIII*. Berlin, Heidelberg, 1995. P. 47–61. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-08612-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-662-08612-4_4).
14. Nieto-Trujillo A., Cruz-Sosa F., Luria-Pérez R., Gutiérrez-Rebolledo G. A., Román-Guerrero A., Burrola-Aguilar C., Zepeda-Gómez C., Estrada-Zúñiga M. E. *Arnica montana* Cell Culture Establishment, and Assessment of Its Cytotoxic, Antibacterial,  $\alpha$ -Amylase Inhibitor, and Antioxidant *In Vitro* Bioactivities. *Plants*. 2021. Vol. 10, no 11. P. 2300. <https://doi.org/10.3390/plants10112300>.

15. Petrova M., Zayova E., Geneva M., Dimitrova L., Vitkova A., Stanilova M. Multiplication and Conservation of Threatened Medicinal Plant *Arnica montana* L. by *in vitro* Techniques. *Agric. conspec. sci.* 2021. Vol. 86, no. 1. P. 57–65.

*Yu. M. Taras, O. V. Soroka, M. Z. Prokopiak, L. R. Hrytsak, N. M. Drobyk*

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

PECULIARITIES OF *IN VITRO* CULTIVATION OF SPECIES OF THE GENUS *ARNICA* L.  
IN THE FLORA OF UKRAINE

This article focuses on the study of the peculiarities of *in vitro* cultivation of species of the genus *Arnica* L. in the flora of Ukraine, with a specific focus on *Arnica montana* L. – a valuable medicinal plant facing significant anthropogenic pressure in its natural habitats. Given the species' high pharmacological value and limited natural resources, the use of biotechnological methods for plant material conservation and reproduction is crucial.

The goal of the study was to optimize conditions for plant introduction into sterile culture, seed germination, microclonal propagation, and induction of callus formation. The initial material consisted of seeds collected from the Ukrainian Carpathians under natural conditions. To obtain aseptic seedlings, seeds were sterilized with a 15 % hydrogen peroxide solution for 20 minutes before being sown on MS/2 medium.

It was found that seeds germinate better under light conditions. Cold stratification (+5–7°C for 1.5–2 months) combined with pre-sowing treatment using gibberellic acid (1000 mg/L) increased germination rates by 1.5–2 times. Seasonal dynamics of germination were observed, with the highest rates in August and the lowest during winter.

To stimulate plant growth and cutting propagation, MS/2 medium supplemented with growth regulators was used. The most favorable conditions for growth were found in the medium containing 0.1 mg/L NAA. The addition of 0.5 mg/L gibberellic acid promoted internode elongation and increased the efficiency of vegetative propagation. The optimal combination for microclonal propagation was 0.2 mg/L IAA, 0.5 mg/L GA<sub>3</sub>, and 0.1 mg/L NAA.

The induction of callus formation from leaf, petiole, and root explants was studied on MS and MS/2 media supplemented with different concentrations of 2,4-D. The highest frequency of callus formation was achieved at 0.1 mg/L 2,4-D, with leaf explants showing the highest callusogenic activity. Increasing the auxin concentration led to reduced tissue proliferative capacity and rapid necrosis.

The results demonstrate the potential for efficient *in vitro* cultivation of *A. montana*, providing a foundation for gene pool conservation, large-scale propagation, and the production of standardized medicinal raw materials regardless of the state of natural populations.

*Keywords: Arnica montana* L., *in vitro* culture, seed germination, microclonal propagation, callus formation.

Надійшла до редакції: 05.12.2025

Прийнята до друку: 19.12.2025

Опублікована: 29.12.2025

# БІОХІМІЯ

УДК 576.314:576.344:582

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.2

<sup>1</sup>О. І. БОДНАР , <sup>2</sup>А. В. ДОВБУШ , <sup>1</sup>А. І. РАКОЧИЙ , <sup>1</sup>Р. В. КОЛЕСНИЦЬКИЙ ,  
<sup>1</sup>В. В. ГРУБІНКО 

<sup>1</sup>Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. М. Кривоноса 2, Тернопіль, 46015

<sup>2</sup>Тернопільський національний медичний університет імені Івана Горбачевського  
майдан Волі, 1, Тернопіль, 46001

E-mail: bodnar@tnpu.edu.ua

## **СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ЗМІНИ У КЛІТИНАХ CHLORELLA VULGARIS ЗА ДОДАТКОВОЇ ДІЇ МІКРОЕЛЕМЕНТІВ**

У статті досліджено структурні та функціональні зміни мембран одноклітинної водорості *Chlorella vulgaris* за впливу мікроелементів Селену, Цинку та Хрому. Мембрани розглянуто як первинну ланку адаптації, що забезпечує гомеостаз у стресових умовах. Експерименти проводили на альгологічно чистій культурі за додавання натрію селеніту окремо та у поєднанні з солями Zn і Cr. Морфологічні зміни оцінювали методами світлової мікроскопії та морфометрії, а функціональний стан – за загальною АТФ-азною активністю.

Визначено, що досліджувані мікроелементи обумовлюють достовірне потовщення мембран (ймовірно, через формування вторинних концентричних систем) та зростання зернистості цитоплазми. Порівняно з контролем, товщина мембран збільшилася у 1,5 раза за дії Se (IV), у 1,6 раза – Se (IV)+Zn (II) та у 2,2 раза – Se (IV)+Cr (III). Ці модифікації супроводжувалися зміною активності мембранних АТФ-аз, із максимальним зростанням на 28,4 % за спільної дії Se та Cr. Відсутність порушень іонного транспорту свідчить про адаптивний, а не токсичний характер реакцій. Результати підтверджують ефективність мембранно-опосередкованих механізмів адаптації *Ch. vulgaris*, що дозволяє використовувати її для біоіндикації стану водного середовища та різноманітних біотехнологічних цілей.

*Ключові слова:* *Chlorella vulgaris*, клітинні мембрани, мікроелементи, АТФ-ази, адаптація.

Будова клітинних компонентів та процеси транспорту речовин крізь мембрани мають безпосередній взаємозв'язок і виступають тригерним інструментом під час зміни метаболічних режимів усередині клітини. У зв'язку з цим, трансформації в біомембранах обумовлюють життєдіяльність клітин і вважаються ключовим методом корекції життєвих процесів клітини чи організму загалом у випадку коливання умов зовнішнього середовища [2, 22, 32].

Що стосується поверхневого апарату та мембранних систем рослин, то, попри універсальність базових закономірностей їхньої побудови, їм властива специфічність на рівні видів за морфологічними та біохімічними ознаками. Подекуди така варіативність виявляється навіть у межах окремих популяцій одного виду, будучи зумовленою чинниками навколишнього середовища [22, 23] та маючи адаптивний характер. З огляду на зазначене, мембранний склад і



©2025 О. І. Боднар та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

архітектоніка відіграють бар'єрну та регулюючу функції, запускаючи послідовність перетворень у будові всієї клітини загалом та її окремих структур, що, зрештою, визначає вектор та швидкість метаболічних реакцій [1, 33].

Так, одним із результатів захисно-компенсаторної адаптації клітин водоростей та водних рослин до несприятливих чинників є унікальне явище потовщення мембрани та утворення «вторинної клітинної стінки» («мультиплікація мембран»). Цей процес раніше спостерігали у деяких водних рослин, риб і грибів за дії чинників середовища [7, 18, 29, 30], а згодом виявили за дії іонів Цинку та Плюмбуму і дизельного палива у прісноводних водоростей *Chlorella vulgaris* та вищих водних рослин *Elodea canadensis* і *Lemna minor* [4, 13].

Тому, враховуючи важливість збереження цілісності і функціональності мембран й транспортних процесів, особливо в одноклітинних водоростей, які є основою сталості і біопродукційності водних екосистем та перспективним об'єктом різноаспектних біотехнологій, ми дослідили морфологічні зміни, ймовірність формування системи вторинних мембран та активність АТФ-ази у *Chlorella vulgaris* за дії мікроелементів Селену, Цинку та Хрому. Ці мікроелементи мають особливу вагу з погляду біотехнологій та біоремедіації, а також їх прояву як важливих фізіологічних компонентів за норми та небезпечних чинників у надлишку.

### Матеріали та методи досліджень

Об'єктом лабораторного дослідження слугувала альгологічно чиста культура одноклітинної зеленої водорості *Chlorella vulgaris* Beij., HPDP-119, отримана із колекцій Інституту гідробіології НАН України.

Водорість культивували у стандартних умовах на середовищі Фітцджеральда в модифікації Цендера і Горема № 11, за температури 22–25°C та освітлення лампами денного світла (інтенсивність 2500–3000 лк) упродовж 16 годин на добу.

В експериментальних умовах у культуральне середовище додавали водні розчини натрію селеніту ( $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ ) у розрахунку на кількість Se (IV) – 10,0 мг/дм<sup>3</sup>; цинку сульфату ( $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ) у розрахунку на кількість Zn (II) – 5,0 мг/дм<sup>3</sup> та хрому хлориду ( $\text{CrCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ ) у розрахунку на вміст Cr (III) – 5,0 мг/дм<sup>3</sup>.

Біомасу живих мікроводоростей *Chlorella vulgaris* вилучали на сьому добу культивування після моменту додавання мікронутрієнтів з метою подальшого аналізу та вивчення морфометричних та біохімічних параметрів клітин за дії останніх. Роль контрольного зразка відіграла популяція клітин, що була інкубувана на стандартному живильному середовищі без присутності селеніту натрію чи сполук металів (у досліджуваних концентраціях). Переважну частину вимірювань проводили у чотирьох повторностях (варіантах): I – контроль – водорості вирощені за стандартних умов культивування; II – водорості вирощені за стандартних умов культивування з додаванням натрію селеніту (Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup>); III – спільно з натрію селенітом (Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup>) і цинком сульфатом (Zn (II) 5,0 мг/дм<sup>3</sup>) та IV – спільно з натрію селенітом (Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup>) і хромом хлоридом (Cr (III) 5,0 мг/дм<sup>3</sup>).

#### Виділення клітинних мембран

Клітинні мембрани виділяли згідно з методикою [4, 13] за допомогою двофазної системи, яку готували, змішуючи розчини 0,25 М сахарози і 30 % поліетиленгліколю (ПЕГ) з 0,2 М фосфату натрію та дистильованою водою. Приготовлену суспензію з гомогенатом клітин хлорели залишали на 24 год при 4°C, після цього осад ресуспензували у верхній фазі та розділяли рівномірно в три полікарбонатні пробірки об'ємом 50 мл. У кожену з них додавали 10 мл нижньої фази, змішували і центрифугували при 3500 об/хв протягом 15 хв в горизонтальному роторі. Збирали мембранний матеріал з поверхні поділу фаз за допомогою шприца.

#### Фарбування клітинних мембран та їх мікроскопічне дослідження

Фарбування мембран здійснювали згідно з методикою [4], забарвлюючи суспензію, яка їх містила, «Хлор-Цинк-Йод» реактивом (50 г цинк хлориду, 16 г калій йодиду розчиняли в 17 мл води й додавали в надлишку йод), та проводили мікроскопію [3, 13].

Морфометричні та кількісні дослідження змін у мембранах *Ch. vulgaris* проводили, використовуючи систему аналізу для гістологічних препаратів. Зображення на монітор комп'ютера виводили з мікроскопу ЛОМО Біолам за допомогою відеокамери Vision CCD Camera і програми InterVideoWinDVR при збільшенні x900. Морфометричні дослідження

проведені за допомогою програм UTHSCSA Image Tool та Microsort Exel на персональному комп'ютері.

*Дослідження загальної АТФ-азної активності (КФ 3.6.1.3)*

Дослідження здійснювали згідно з методикою [1, 12]. Як середовище для інкубації використовували суміш у складі 0,2 мл ензимної суспензії, 40 мМ трис-НСl, 5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 50 мМ КСl, 0,1 мМ СаСl<sub>2</sub>, 5 мМ АТФ, 100 мМ NaCl. Час її інкубації становив 40 хв. Для зупинення реакції додавали 10 % трихлороцтову кислоту і центрифугували при 4000 об/хв протягом 10 хв. До центрифугату для визначення вмісту неорганічного фосфату додавали 1 М ацетатний буфер, 2 % молібдат амонію і 2 % розчин аскорбінової кислоти, витримували 20 хв. і фотометрували за довжини хвилі 600 нм. Активність АТФ-аз розраховували за кількістю вивільненого неорганічного фосфору на мг протеїну/год за калібрувальною прямою.

Аналіз отриманих біологічних показників здійснювали з допомогою комп'ютерних програм Statistica v 12.0 та Exel для Windows-2016.

**Результати досліджень та їх обговорення**

Мікроскопічні морфометричні дослідження показали, що за дії натрію селеніту окремо товщина мембрани збільшилася в 1,5 раза порівняно з контрольними вимірами, за спільної дії селеніту з Цинком розміри збільшилися в 1,6 раза, а за спільної дії селеніту з Хромом – у 2,2 раза щодо контролю (рис. 1, табл. 1).

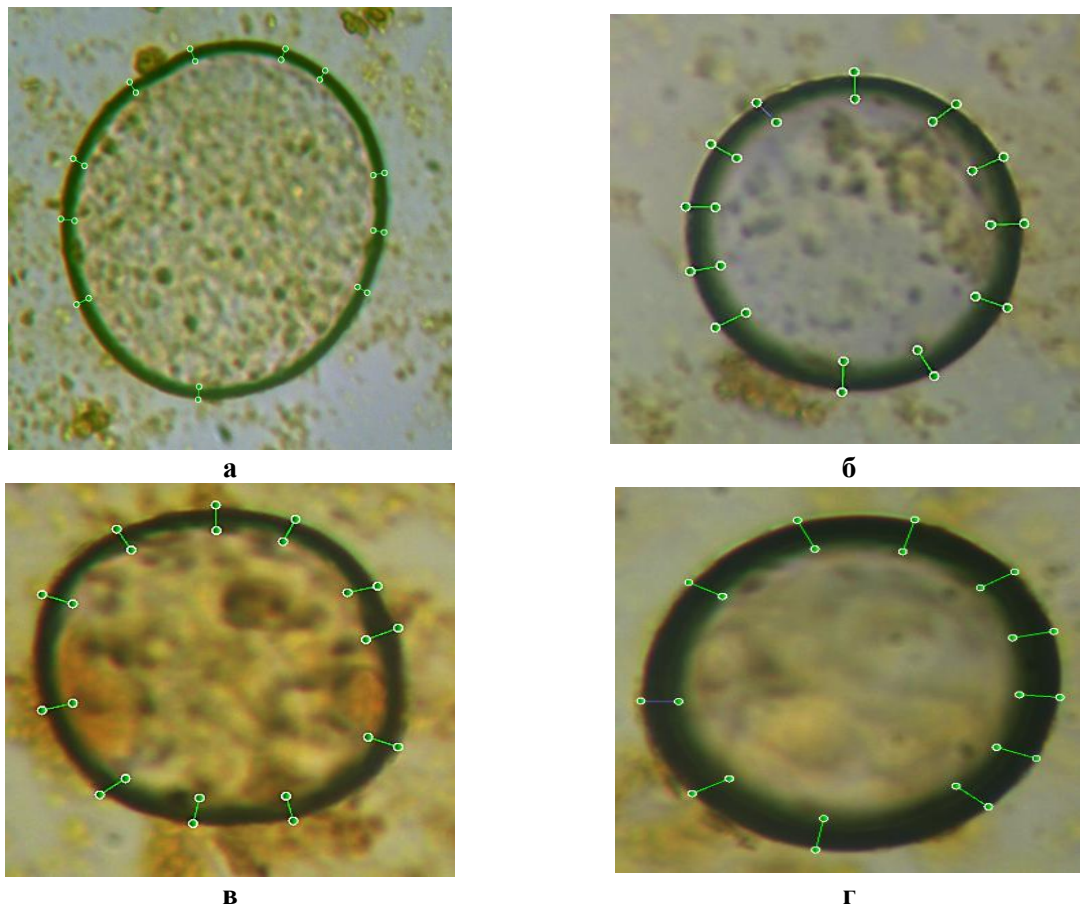


Рис. 1. Мікрофотографії клітинних мембран *Ch. vulgaris*: а – контроль, б – за додаткового внесення Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup>; в – за додаткового внесення Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup> та Zn (II) 5,0 мг/дм<sup>3</sup>; г – за додаткового внесення Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup> та Cr (III) 5,0 мг/дм<sup>3</sup>.

Паралельно з описаними явищами було зафіксовано виражене зростання гетерогенності та зернистості внутрішнього вмісту цитоплазми клітин (рис. 1). Якщо у контрольних зразках спостерігали переважно дрібнодисперсну структуру компонентів, то в експериментальних

групах відмічали поступове збільшення розмірів внутрішньоклітинних часток та компактне формування їхніх конгломератів. Ступінь агрегації цих включень та їхня оптична щільність закономірно зростали, демонструючи чітку тенденцію до укрупнення залежно від складу середовища. Цей процес посилювався у наступній послідовності: контрольна група < Se (IV) < Se (IV) + Zn (II) < Se (IV) + Cr (III). Таке структурування цитозолу може свідчити про активну перебудову метаболічного апарату клітини та формування специфічних комплексів у відповідь на комбіновану дію зазначених мікроелементів, що призводить до видимих морфологічних трансформацій органел та включень.

Таблиця 1

Товщина клітинних мембран *Ch. vulgaris* за дії натрію селеніту (Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup>) окремо та спільно з Zn (II) і Cr (III) – по 5,0 мг/дм<sup>3</sup>, мкм, M±m, n=5

	контроль	Se (IV)	Se (IV) + Zn (II)	Se (IV) + Cr (III)
розміри мембран, мкм	0,196±0,005	0,290±0,008*	0,315±0,006*	0,429±0,012**

Примітка.\* – p<0,05, \*\* – p<0,01 різниця вірогідна, порівнюючи з контролем.

Варто зазначити, що схожі закономірності були зафіксовані стосовно структурних перебудов та інтенсивної мультиплікації мембранних комплексів у представників водної флори (клітини *Chlorella* та *Micrococcus*) під час інкубації у середовищах із вмістом важкої радіоактивної води в концентраціях від 6 % до 9 % (H- та D-варіанти). За таких умов експерименту клітини хлорели характеризувалися значно більшою товщиною клітинної оболонки, як порівняти з контрольними зразками. Водночас на мікрофотографіях біооб'єктів, що зазнали впливу дейтерію, ідентифіковано ущільнені та електронно-прозорі зони зі компактною упаковкою мембран, які морфологічно нагадували мезосоми [19, 20]. Окремі мембранні фрагменти при цьому демонстрували відмінності від контролю за складом жирних кислот, похідних від D-ліпідів.

Крім того, було встановлено, що у певних видів, зокрема *Arthroderma vanbreuseghemii* та *Arthroderma simii*, за дії стресогенних чинників у процесі аскоспорогенезу спостерігалось потовщення та множинна фрагментація клітинних мембран, що візуально набували форми концентричних кіл [17, 29, 30]. Процес утворення «подвійної концентричної мембрани» також раніше виявляли і в *Ch. vulgaris* за дії Mn<sup>2+</sup> (0,1; 0,2 та 0,5 мг/дм<sup>3</sup>), Zn<sup>2+</sup> (5 мг/дм<sup>3</sup>), Cu<sup>2+</sup> (0,001; 0,002 та 0,005 мг/дм<sup>3</sup>), Pb<sup>2+</sup> (0,1 мг/дм<sup>3</sup> і 0,5 мг/дм<sup>3</sup>), що висвітлено у роботах [4, 13, 19].

Авторами [27] за допомогою трансмісійної електронної мікроскопії показано, що в одноклітинній зеленій водорості *Dictyosphaerium chlorelloides* за дії Cr (III) у концентрації 112 мкМ (≈ 5,0 мг/дм<sup>3</sup>) мали місце ультраструктурні зміни – посилення вакуолізації та потовщення клітинної стінки, які більше проявлялися у дикого штаму, ніж у Cr (III)-толерантного штаму. Водночас, адаптовані до Хрому водорості накопичували та розподіляли метал переважно у клітинній стінці (біоадсорбція) у вигляді електронно-щільних везикул, а також деяка кількість цих везикул була знайдена у складі цитоплазми, вакуолях та хлоропласті (біоаккумуляція) [27].

Існує думка, що під час формування вторинної мембрани здійснюється глибока молекулярна реорганізація у клітині, яка зумовлює кількісні та якісні трансформації її компонентів (зокрема, зміна співвідношення між протеїнами і ліпідами, а також перерозподіл між окремими ліпідними класами та жирними кислотами). Цей процес додатково корелює з варіаціями її ензиматичної активності (наприклад, АТФ-ази чи лужної фосфатази) показників проникності та інтенсивності іонних потоків. У результаті таких перетворень відбуваються фундаментальні зсуви у метаболічних циклах та загальному функціонуванні клітинної системи [13, 19, 20, 24].

Зазначимо, що у водоростей *Synechocystis* і *Synechococcus sp.* за дії абіотичних чинників виявлені зміни фізичних характеристик плазматичних мембран, а саме плинність і жорсткість, які проявлялися за експресії генів *desA*, *desB*, *desC* і *desD* [16, 22]. Вказані гени кодували ензими десатураз жирних кислот, які забезпечують перетворення насичених жирних кислот у ненасичені з чотирма подвійними зв'язками, тим самим сприяли включенню у мембранні

ліпіди ненасичених жирних кислот і відновленню функціональної активності мембран за зниження температури та гіперосмотичному стресі. Регулятором експресії генів, що кодують десатурази, є трансмембранний сенсорний комплекс гістидинкінази *Hik33*, у якої зовнішні подразники викликають міжмолекулярну взаємодію та міжмолекулярну димеризацію протеїнів [5]. Інші автори [25] виявили можливість рецепторного комплексу *Hik33* контролювати різні групи генів, які дозволяють у *Synechocystis* у такий спосіб швидше реагувати на різні стреси – окисний, холодний, високотемпературний чи осмотичний, а саме – швидко та ефективно змінювати склад мембран і їх функції відповідно до вимог середовища зростання.

Очевидно, у клітинах водоростей еволюційно сформовані та ефективно працюють генетично детерміновані механізми адаптації до нових умов існування за рахунок потовщення і мультиплікативної фрагментації клітинних мембран, які зумовлюють якісні і кількісні зміни її ліпідного складу [16, 23, 26]. Припускають, що подальші детальні вивчення цих процесів, дозволять використовувати мутовані за цими генами мікроорганізми з підвищеною синтетичною активністю жирних кислот та ліпідів для практичних цілей.

Таким чином, вивчення дії мікроелементів Селену, Цинку та Хрому в обраних дозах і концентраціях дозволило констатувати факт зростання лінійних параметрів мембранних структур у клітинах *Ch. vulgaris* у 1,5–2,2 рази. Отримані дані підтверджують виявлену раніше тенденцію до утворення систем концентрично розташованих мембран у представників водної флори як адаптивну відповідь на трансформацію фізико-хімічних характеристик середовища їхнього існування.

Відомо, що іонотранспортні системи біологічних мембран безпосередньо пов'язані з гомеостазом клітин та є вирішальними у формуванні адаптивних процесів у зміненому середовищі. Показником функціональної цілісності та ефективності клітинних мембран є активність АТФ-аз – інтегральних мембранних протеїнів, які забезпечують транспортні процеси та підтримують гомеостаз клітин як окремої системи, здійснюючи безпосередній і прямий зв'язок клітин з середовищем існування [6, 8, 12, 32, 33].

Так, Ujї T. з авторами ідентифікували ген, який кодує мембранну  $\text{Na}^+$ -АФТ-азу РукРА2 з морської червоної водорості *Porphyra yezoensis*. Амінокислотна послідовність РукРА2 мала 65 % ідентичність з вже раніше виявленим у *P. yezoensis* РукРА1. Подібно до РукРА1, РукРА2 містить консервативні послідовності для таких функцій, як фосфорилування, зв'язування АТФ та катіонів. Аналіз полімеразної ланцюгової реакції показав регуляцію транскрипції РукРА1 та РукРА2 за дії лужного та холодного температурного стресу, що підтверджує важливість мембранних ензимів в адаптації і формуванні толерантності до чинників середовища існування [31].

Зазначимо, що описані вище морфологічні трансформації в мембранах здатні викликати міжфазні ліпід-протеїнові перебудови, а відтак функціональні зміни мембранних ензимів, які забезпечують інтенсивність метаболізму клітини та його контроль [21, 28]. Тому нами проведено дослідження активності мембранних АТФ-аз у *Ch. vulgaris* за дії натрію селеніту, цинку сульфату та хрому хлориду у визначених концентраціях (рис. 2).

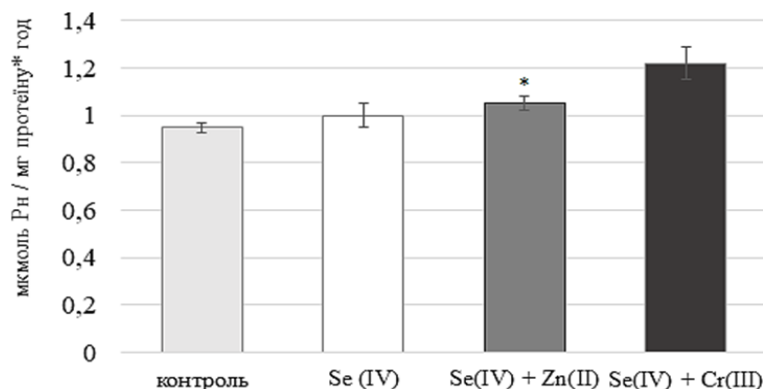


Рис. 2. Загальна АТФ-азна активність у *Chlorella vulgaris* за дії натрію селеніту окремо та спільно з іонами Цинку і Хрому, 7 діб, мкмоль Рн/мг протеїну\*год,  $M \pm m$ ,  $n=5$ ; \* –  $p < 0,05$  різниця вірогідна, порівнюючи з контролем.

Так, у разі впливу селеніту натрію (Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup>) окремо рівень ензимної активності зріс лише на 5,2 % відносно показників контрольної групи. Разом з тим, комбінована дія селеніту з іонами Цинку (Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup> + Zn (II) 5,0 мг/дм<sup>3</sup>) обумовила статистично значуще підвищення сумарної АТФ-азної активності на 10,5 %. Найбільш виражений ефект виявлено при поєднанні з іонами Хрому (Se (IV) 10,0 мг/дм<sup>3</sup> + Cr (III) 5,0 мг/дм<sup>3</sup>), де збільшення активності склало 28,4 %, як порівняти з параметрами контролю.

Раніше, нами виявлена чутливість мембранних АТФ-азу у зелених одноклітинних водоростей до дії сполук металів [3, 4]. Показано, що початкове пригнічення (протягом 1–5 діб) цього ензиму іонами Цинку і Плюмбуму надалі змінювалося його активацією – на 10 добу на 28,9 % за дії Zn (II) 2,0 мг/дм<sup>3</sup> та на 15,1 % за дії Zn (II) 5,0 мг/дм<sup>3</sup>, на 15 добу на 24,5 % за дії Zn (II) 2,0 мг/дм<sup>3</sup> та на 13,2 % за дії Zn (II) 5,0 мг/дм<sup>3</sup> щодо контролю, а за дії Pb (II) 0,15 мг/дм<sup>3</sup> активність ензиму на 5 і 10 доби відповідно збільшувалася на 13,4 % та 31,7 %, порівнюючи з контрольними значеннями. Окрім цього, було констатовано, що за дії Цинку та інших хімічних сполук у *Ch. vulgaris* практично не змінювалася проникність мембран [19], що свідчило про збереження їхньої структурної цілісності. Також у цих дослідженнях було зафіксовано стабільну концентрацію внутрішньоклітинного Кальцію та Магнію, які відіграють визначальну роль у забезпеченні функціональної активності мембранних АТФ-аз, і, як наслідок, у підтримці стабільності процесів клітинних мембран [24, 32].

Слід зазначити, що механізм впливу Цинку на мембрани подібний до Кальцієвого – іони Zn<sup>2+</sup> потрапляють у клітини тим самим шляхом, що і Ca<sup>2+</sup> [9, 15], тому у цьому випадку, можливо, має місце додаткове активування АТФ-аз.

Щодо літературних даних, то переважна кількість досліджень підтверджує опосередкований вплив Селену в біологічно прийнятних концентраціях на активність мембранних АТФ-аз. Так, з'ясовано позитивний вплив селенових добавок на активність Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> - АТФ-ази у нейронах мозку щурів, що позитивно корелювало зі зменшенням продуктів пероксидації ліпідів у цих клітинах [10]. Припускають, що Селен забезпечував зниження утворення вільних радикалів, які б могли порушити загальний окисно-відновний потенціал клітин. Також, за дії Se, у дослідженнях [11] показано достовірне збільшення активності не тільки каталази і супероксиддисмутази, а й ензимів Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-АТФ-ази, Ca<sup>2+</sup>-АТФ-ази і Ca<sup>2+</sup>-Mg<sup>2+</sup>-АТФ-ази та засвідчено високі значення кореляції між показниками антиоксидантної системи та активністю мембранних АТФ-аз.

Таким чином, вплив хімічних чинників середовища на мембранний апарат водоростей має багатоаспектний характер, охоплюючи трансформації структури, компонентного складу та фізико-хімічних властивостей. Усі ці зміни спрямовані на активацію захисних механізмів у відповідь на дію екзогенних агентів і сприяють стабілізації життєво важливих функцій, зокрема транспортних систем. Попри високу чутливість до коливань зовнішніх умов, мембранні АТФ-ази демонструють значну лабільність та динамічність. Це дозволяє реалізовувати внутрішньомолекулярні стратегії адаптації через модифікацію функціонування ензимного апарату – корекцію їхніх кінетичних параметрів і біохімічної активності, а також через експресію нових ізоформ [14, 20, 32].

З огляду на це, можна стверджувати, що на рівні мембранного транспорту водорості володіють багатокомпонентними і складними системами контролю, які є невід'ємною частиною загальних еволюційних адаптацій, і забезпечують формування нових функціональних якостей у специфічних екологічних нішах. Отримані нами результати підтверджують, що мікроелементи Селен, Цинк та Хром у досліджених концентраціях і поєднаннях не виявляють інгібуючого впливу на АТФ-азні комплекси *Ch. vulgaris*. Як наслідок, транспортні потоки в клітині залишаються стабільними, що гарантує підтримання належного метаболічного статусу та життєздатності організмів.

## Висновки

За результатами морфометричного мікроскопічного аналізу було зафіксовано потовщення мембранних структур *Ch. vulgaris* та трансформацію стану цитоплазматичного матриксу за впливу досліджуваних мікроелементів. Зокрема, за присутності Se (IV) лінійні розміри мембран зросли в 1,5 раза, порівнюючи з контролем. Комбінована дія Se (IV) та Zn (II) призвела до

потовщення в 1,6 раза, тоді як поєднання Se (IV) із Cr (III) зумовило найбільш суттєвий приріст – у 2,2 раза, порівнюючи контрольними показниками.

Паралельно спостерігалось посилення гетерогенності (зернистості) цитоплазми, інтенсивність якої зростала у такій послідовності: контроль < Se (IV) < Se (IV) + Zn (II) < Se (IV) + Cr (III). Відповідно, виявлені структурні зміни мембран у присутності селеніту натрію, сульфату цинку та хлориду хрому в обраних концентраціях корелювали зі зміною активності мембранних АТФ-аз у діапазоні від 5,2 % до 28,4 %. Такі показники свідчать про відсутність пригнічувального впливу мікроелементів на внутрішньоклітинні транспортні механізми, що забезпечують стабільну життєдіяльність організмів у цілому.

1. Бойко Н. М., Целевич М. В., Санагурський Д. І. Активність  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФ-ази мембран зародків в'юна за дії катіонів важких металів. *The Ukrainian Biochemical Journal*. 2004. Т. 76, № 2. С. 59–63.
2. Грубінко В. В. Адаптивні стратегії токсикорезистентності до металів у гідробіонтів. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. 2017. № 2 (69). С. 129–149.
3. Костюк К. В., Боднар О. І., Грубінко В. В. Вплив іонів  $\text{Zn}^{2+}$  та  $\text{Pb}^{2+}$  на активність АТФ-аз у одноклітинній водорості *Desmodesmus communis* (=Scenedesmus quadricauda Brev.). *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. 2008. № 2 (36). С. 143–148.
4. Andrusyshyn T. V., Kostiuk K. V., Grubinko V. V. Structural modifications in cell membranes of *Lemna minor* from the Zbruch River (Ukraine) as indicator of pollution by heavy metals. *Hydrobiological Journal*. 2015. Vol. 51, no. 6. P. 48–52. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v51.i6.50>.
5. Aravind L., Anantharaman V., Iyer L. M. Evolutionary connections between bacterial and eukaryotic signaling systems: a genomic perspective. *Current Opinion in Microbiology*. 2003. Vol. 6, no. 5. P. 490–507. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2003.09.003>.
6. Arguello J. M., Eren E., Gonzalez-Guerrero M. The structure and function of heavy metal transport P1B-ATP-ases. *Biometals*. 2007. Vol. 20, no. 3–4. P. 233–248 <https://doi.org/10.1007/s10534-006-9055-6>
7. Baerwald R. J., Delcarpio J. B. Double membrane-bounded intestinal microvilli in *Oncopeltus fasciatus*. *Cell and Tissue Research*. 1983. Vol. 232, no. 3. P. 593–600. <https://doi.org/10.1007/BF00216431>.
8. Barrero-Gil J., Garcíadeblas B., Benito B. Sodium, potassium-ATP-ases in algae and oomycetes. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes*. 2005. Vol. 37, no. 4. P. 269–278. <https://doi.org/10.1007/s10863-005-6637-x>.
9. Barron M. G., Albeke S. Calcium control of zinc uptake in rainbow trout. *Aquatic Toxicology*. 2000. Vol. 50, no. 3. P. 257–264. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(99\)00099-5](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(99)00099-5).
10. Bekpınar S., Gurdol F., Altug T. Selenium-induced activation of brain  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase in rats. *In Vivo*. 1995. Vol. 9, no. 2. P. 145–148.
11. Cao C., Zhao X., Fan R. et al. Dietary selenium increases the antioxidant levels and ATP-ase activity in the arteries and veins of poultry. *Biological Trace Element Research*. 2016. Vol. 172, no. 1. P. 222–227. <https://doi.org/10.1007/s12011-015-0584-0>.
12. Dang Z., Lock R. A. C., Flik G.  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATP-ase immunoreactivity in branchial chloride cells of *Oreochromis mossambicus* exposed to copper. *Journal of Experimental Biology*. 2000. Vol. 203, no. 2. P. 379–387. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.2.379>.
13. Grubinko V. V., Lutsiv A. I., Kostyuk K. V. Structural reconstruction of a membrane at absorption of  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{Cu}^{2+}$ , and  $\text{Pb}^{2+}$  with green algae *Chlorella vulgaris* Beij. *Heavy Metal Pollutants and Other Pollutants In the Environment. Biological Aspects* / Eds.: C. F. Nourani et al. Waretown (USA) : Apple Academic Press Inc., 2017. Ch. 14. P. 273–291.
14. Hanikenne M., Baurain D. Origin and evolution of metal P-type ATP-ases in Plantae (Archaeplastida). *Frontiers in Plant Science*. 2014. Vol. 4. P. 544–559. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00544>.
15. Hogstrand C., Webb N., Wood C. M. Covariation in regulation of affinity for branchial zinc and calcium uptake in freshwater rainbow trout. *Journal of Experimental Biology*. 1998. Vol. 201, no. 11. P. 1809–1815. <https://doi.org/10.1242/jeb.201.11.1809>.
16. Inaba M., Suzuki I., Szalontai B. et al. Gene-engineered rigidification of membrane lipids enhances the cold inducibility of gene expression in *Synechocystis*. *Journal of Biological Chemistry*. 2003. Vol. 278, no. 14. P. 12191–12198. <https://doi.org/10.1074/jbc.M212204200>.
17. Ito H., Hanyaku H., Harada T., Tanaka S. Fine structure in ascosporeogenesis of freeze-substituted *Arthroderma simii*. *Biology of Dermatophytes and Other Keratinophilic Fungi* / eds.: R. K. S. Kushwaha, J. Guarro. Bilbao (Spain) : Revista Iberoamericana de Micología, 2000. P. 13–16.

18. Kang X., Ge Sh., Guo M. et al. A transmission electron microscopy investigation: the membrane complex in spermatogenesis of *Fenneropenaeus chinensis*. *Cytotechnology*. 2008. Vol. 56, no. 2. P. 113–122. <https://doi.org/10.1007/s10616-008-9132-5>.
19. Kostiuk K. V., Grubinko V. V. Ion processes in the cell membranes of the aquatic plants under the toxic substances impact. *Hydrobiological Journal*. 2014. Vol. 50, no. 3. P. 80–89. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v50.i3.90>.
20. Kostiuk K. V., Grubinko V. V. Role of membrane ATP-ases in adaptation of aquatic organisms to environmental factors (a Review). *Hydrobiological Journal*. 2010. Vol. 46, no. 6. P. 45–56. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v46.i6.50>.
21. Li Y., Liu S., Ji Z. et al. Distinct responses of *Chlorella vulgaris* upon combined exposure to microplastics and bivalent zinc. *Journal of Hazardous Materials*. 2023. Vol. 442. Art. 130137. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.130137>.
22. Los D. A., Murata N. Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2004. Vol. 1666, no. 1–2. P. 142–157. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2004.08.002>.
23. Lu M. M., Gao F., Li C., Yang H. L. Response of microalgae *Chlorella vulgaris* to Cr stress and continuous Cr removal in a membrane photobioreactor. *Chemosphere*. 2021. Vol. 262. Art. 128422. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128422>.
24. Metzler D. E. *Biochemistry: The Chemical Reactions of Living Cells*. 2<sup>nd</sup> ed. New York ; London : Academic Press, 2003. 1973 p. <https://doi.org/10.1021/ed081p646>.
25. Mikami K., Suzuki I., Murata N. Sensors of abiotic stress in *Synechocystis*. *Plant Responses to Abiotic Stress* / eds.: H. Hirt, K. Shinozaki. Berlin : Springer-Verlag, 2003. Vol. 4. P. 103–119. (Topics in Current Genetics). [https://doi.org/10.1007/978-3-540-39402-0\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-540-39402-0_5).
26. Nowicka B. Heavy metal-induced stress in eukaryotic algae-mechanisms of heavy metal toxicity and tolerance with particular emphasis on oxidative stress in exposed cells and the role of antioxidant response. *Environmental Science and Pollution Research*. 2022. Vol. 29, no. 12. P. 16860–16911. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-18419-w>.
27. Pereira M., Bartolome C. M., Sanchez-Fortun S. Photosynthetic activity and protein overexpression found in Cr(III)-tolerant cells of the green algae *Dictyosphaerium chlorelloides*. *Chemosphere*. 2014. Vol. 108. P. 274–280. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.01.052>.
28. Rodriguez-Navarro A., Benito B. Sodium or potassium efflux ATPase: A fungal, bryophyte, and protozoal ATP-ase. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2010. Vol. 1798, no. 10. P. 1841–1853. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2010.07.009>.
29. Tanaka S., Mochizuki T., Saito Y. et al. Wall ultrastructure of *Arthroderma vanbreuseghemii* ascospores. *Journal of Medical and Veterinary Mycology*. 1989. Vol. 27, no. 3. P. 187–191.
30. Tiwari S. C., Polito V. S., Webster B. D. In dry pear (*Pyrus communis* L.) pollen, membranes assume a tightly packed multilamellate aspect that disappears rapidly upon hydration. *Protoplasma*. 1990. Vol. 153, no. 3. P. 157–168.
31. Uji T., Hirata R., Mikami K. et al. Molecular characterization and expression analysis of sodium pump genes in the marine red alga *Porphyra yezoensis*. *Molecular Biology Reports*. 2012. Vol. 39, no. 8. P. 7973–7980. <https://doi.org/10.1007/s11033-012-1643-7>.
32. Xiao X., Li W., Jin M. et al. Responses and tolerance mechanisms of microalgae to heavy metal stress: A review. *Marine Environmental Research*. 2023. Vol. 183. Art. 105805. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105805>.
33. Zsiros O., Nagy G., Patai R. et al. Similarities and Differences in the Effects of Toxic Concentrations of Cadmium and Chromium on the Structure and Functions of Thylakoid Membranes in *Chlorella variabilis*. *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. Art. 1006. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01006>.

## References

1. Boyko N. M., Tselevych M. V., Sanahurskyi D. I. Aktyvnist Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATP-azy membran zarodkiv viuna za dii kationiv vazhkykh metaliv. *The Ukrainian Biochemical Journal*. 2004. T. 76, No 2. S. 59–63. [in Ukrainian]
2. Hrubinko V. V. Adaptivni stratehii toksykorezystentnosti do metaliv u hidrobiontiv. *Naukovi zapysky Ternopilskoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Serii: Biolohiia*. 2017. No 2 (69). S. 129–149. [in Ukrainian]
3. Kostiuk K. V., Bodnar O. I., Hrubinko V. V. Vplyv ioniv Zn<sup>2+</sup> ta Pb<sup>2+</sup> na aktyvnist ATF-az u odnoklitynnoi vodorosti *Desmodesmus communis* (= *Scenedesmus quadricauda* Brev.). *Naukovi zapysky Ternopilskoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Serii: Biolohiia*. 2008. No 2 (36). S. 143–148. [in Ukrainian]

4. Andrusyshyn T. V., Kostiuk K. V., Grubinko V. V. Structural modifications in cell membranes of *Lemna minor* from the Zbruch River (Ukraine) as indicator of pollution by heavy metals. *Hydrobiological Journal*. 2015. Vol. 51, no. 6. P. 48–52. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v51.i6.50>.
5. Aravind L., Anantharaman V., Iyer L. M. Evolutionary connections between bacterial and eukaryotic signaling systems: a genomic perspective. *Current Opinion in Microbiology*. 2003. Vol. 6, no. 5. P. 490–507. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2003.09.003>.
6. Arguello J. M., Eren E., Gonzalez-Guerrero M. The structure and function of heavy metal transport PIB-ATP-ases. *Biometals*. 2007. Vol. 20, no. 3–4. P. 233–248 <https://doi.org/10.1007/s10534-006-9055-6>
7. Baerwald R. J., Delcarpio J. B. Double membrane-bounded intestinal microvilli in *Oncopeltus fasciatus*. *Cell and Tissue Research*. 1983. Vol. 232, no. 3. P. 593–600. <https://doi.org/10.1007/BF00216431>.
8. Barrero-Gil J., Garcia-deblas B., Benito B. Sodium, potassium-ATP-ases in algae and oomycetes. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes*. 2005. Vol. 37, no. 4. P. 269–278. <https://doi.org/10.1007/s10863-005-6637-x>.
9. Barron M. G., Albeke S. Calcium control of zinc uptake in rainbow trout. *Aquatic Toxicology*. 2000. Vol. 50, no. 3. P. 257–264. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(99\)00099-5](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(99)00099-5).
10. Bekpinar S., Gurdol F., Altug T. Selenium-induced activation of brain Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-ATPase in rats. *In Vivo*. 1995. Vol. 9, no. 2. P. 145–148.
11. Cao C., Zhao X., Fan R. et al. Dietary selenium increases the antioxidant levels and ATP-ase activity in the arteries and veins of poultry. *Biological Trace Element Research*. 2016. Vol. 172, no. 1. P. 222–227. <https://doi.org/10.1007/s12011-015-0584-0>.
12. Dang Z., Lock R. A. C., Flik G. Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATP-ase immunoreactivity in branchial chloride cells of *Oreochromis mossambicus* exposed to copper. *Journal of Experimental Biology*. 2000. Vol. 203, no. 2. P. 379–387. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.2.379>.
13. Grubinko V. V., Lutsiv A. I., Kostyuk K. V. Structural reconstruction of a membrane at absorption of Mn<sup>2+</sup>, Zn<sup>2+</sup>, Cu<sup>2+</sup>, and Pb<sup>2+</sup> with green algae *Chlorella vulgaris* Beij. *Heavy Metal Pollutants and Other Pollutants In the Environment. Biological Aspects* / Eds.: C. F. Nourani et al. Waretown (USA) : Apple Academic Press Inc., 2017. Ch. 14. P. 273–291.
14. Hanikenne M., Baurain D. Origin and evolution of metal P-type ATP-ases in Plantae (Archaeplastida). *Frontiers in Plant Science*. 2014. Vol. 4. P. 544–559. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00544>.
15. Hogstrand C., Webb N., Wood C. M. Covariation in regulation of affinity for branchial zinc and calcium uptake in freshwater rainbow trout. *Journal of Experimental Biology*. 1998. Vol. 201, no. 11. P. 1809–1815. <https://doi.org/10.1242/jeb.201.11.1809>.
16. Inaba M., Suzuki I., Szalontai B. et al. Gene-engineered rigidification of membrane lipids enhances the cold inducibility of gene expression in *Synechocystis*. *Journal of Biological Chemistry*. 2003. Vol. 278, no. 14. P. 12191–12198. <https://doi.org/10.1074/jbc.M212204200>.
17. Ito H., Hanyaku H., Harada T., Tanaka S. Fine structure in ascosporeogenesis of freeze-substituted *Arthroderma simii*. *Biology of Dermatophytes and Other Keratinophilic Fungi* / eds.: R. K. S. Kushwaha, J. Guarro. Bilbao (Spain) : Revista Iberoamericana de Micología, 2000. P. 13–16.
18. Kang X., Ge Sh., Guo M. et al. A transmission electron microscopy investigation: the membrane complex in spermatogenesis of *Fenneropenaeus chinensis*. *Cytotechnology*. 2008. Vol. 56, no. 2. P. 113–122. <https://doi.org/10.1007/s10616-008-9132-5>.
19. Kostiuk K. V., Grubinko V. V. Ion processes in the cell membranes of the aquatic plants under the toxic substances impact. *Hydrobiological Journal*. 2014. Vol. 50, no. 3. P. 80–89. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v50.i3.90>.
20. Kostiuk K. V., Grubinko V. V. Role of membrane ATP-ases in adaptation of aquatic organisms to environmental factors (a Review). *Hydrobiological Journal*. 2010. Vol. 46, no. 6. P. 45–56. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v46.i6.50>.
21. Li Y., Liu S., Ji Z. et al. Distinct responses of *Chlorella vulgaris* upon combined exposure to microplastics and bivalent zinc. *Journal of Hazardous Materials*. 2023. Vol. 442. Art. 130137. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.130137>.
22. Los D. A., Murata N. Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2004. Vol. 1666, no. 1–2. P. 142–157. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2004.08.002>.
23. Lu M. M., Gao F., Li C., Yang H. L. Response of microalgae *Chlorella vulgaris* to Cr stress and continuous Cr removal in a membrane photobioreactor. *Chemosphere*. 2021. Vol. 262. Art. 128422. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128422>.
24. Metzler D. E. Biochemistry: The Chemical Reactions of Living Cells. 2<sup>nd</sup> ed. New York ; London : Academic Press, 2003. 1973 p. <https://doi.org/10.1021/ed081p646>.
25. Mikami K., Suzuki I., Murata N. Sensors of abiotic stress in *Synechocystis*. *Plant Responses to Abiotic Stress* / eds.: H. Hirt, K. Shinozaki. Berlin : Springer-Verlag, 2003. Vol. 4. P. 103–119. (Topics in Current Genetics). [https://doi.org/10.1007/978-3-540-39402-0\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-540-39402-0_5).

26. Nowicka B. Heavy metal-induced stress in eukaryotic algae-mechanisms of heavy metal toxicity and tolerance with particular emphasis on oxidative stress in exposed cells and the role of antioxidant response. *Environmental Science and Pollution Research*. 2022. Vol. 29, no. 12. P. 16860–16911. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-18419-w>.
27. Pereira M., Bartolome C. M., Sanchez-Fortun S. Photosynthetic activity and protein overexpression found in Cr(III)-tolerant cells of the green algae *Dictyosphaerium chlorelloides*. *Chemosphere*. 2014. Vol. 108. P. 274–280. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.01.052>.
28. Rodriguez-Navarro A., Benito B. Sodium or potassium efflux ATPase: A fungal, bryophyte, and protozoal ATP-ase. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2010. Vol. 1798, no. 10. P. 1841–1853. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2010.07.009>.
29. Tanaka S., Mochizuki T., Saito Y. et al. Wall ultrastructure of *Arthroderma vanbreuseghemii* ascospores. *Journal of Medical and Veterinary Mycology*. 1989. Vol. 27, no. 3. P. 187–191.
30. Tiwari S. C., Polito V. S., Webster B. D. In dry pear (*Pyrus communis* L.) pollen, membranes assume a tightly packed multilamellate aspect that disappears rapidly upon hydration. *Protoplasma*. 1990. Vol. 153, no. 3. P. 157–168.
31. Uji T., Hirata R., Mikami K. et al. Molecular characterization and expression analysis of sodium pump genes in the marine red alga *Porphyra yezoensis*. *Molecular Biology Reports*. 2012. Vol. 39, no. 8. P. 7973–7980. <https://doi.org/10.1007/s11033-012-1643-7>.
32. Xiao X., Li W., Jin M. et al. Responses and tolerance mechanisms of microalgae to heavy metal stress: A review. *Marine Environmental Research*. 2023. Vol. 183. Art. 105805. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105805>.
33. Zsiros O., Nagy G., Patai R. et al. Similarities and Differences in the Effects of Toxic Concentrations of Cadmium and Chromium on the Structure and Functions of Thylakoid Membranes in *Chlorella variabilis*. *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. Art. 1006. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01006>.

<sup>1</sup>O. I. Bodnar, <sup>2</sup>A. V. Dovbush, <sup>1</sup>A. I. Rakochii, <sup>1</sup>R. V. Kolesnytskiy, <sup>1</sup>V. V. Hrubinko

<sup>1</sup>Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

<sup>2</sup>I. Horbachevsky Ternopil National Medical University, Ukraine

#### STRUCTURAL AND FUNCTIONAL VARIATIONS IN *CHLORELLA VULGARIS* CELLS UNDER ADDITIONAL EXPOSURE TO MICROELEMENTS

This article investigates the structural and functional variations in the cell membranes of the unicellular green alga *Chlorella vulgaris* under the influence of the microelements selenium, zinc, and chromium applied individually and in combinations. Cell membranes are considered a key component of adaptive cellular responses that regulate metabolism and maintain cellular homeostasis under altered environmental conditions. Experimental studies were carried out using an algologically pure culture of *Ch. vulgaris* grown under standard conditions with the addition of sodium selenite alone and in combination with zinc sulfate or chromium chloride. Membrane structural changes were assessed using light microscopy and morphometric analysis, while membrane functionality was evaluated based on total ATPase activity.

The results demonstrated significant membrane thickening and the formation of secondary concentric membrane systems in algal cells exposed to microelements. Membrane thickness increased 1.5-fold under Se (IV) treatment, 1.6-fold under combined Se (IV) and Zn (II) exposure, and 2.2-fold under combined Se (IV) and Cr (III) exposure compared to the control. An increase in cytoplasmic granularity was also observed, indicating profound structural rearrangements within the cells. Functional analysis revealed that these structural modifications were accompanied by changes in membrane ATPase activity, with the highest increase (up to 28.4%) recorded under the combined action of selenium and chromium. Importantly, the applied concentrations of microelements did not disrupt ion transport processes, indicating an adaptive rather than toxic cellular response. The findings confirm the presence of efficient membrane-mediated adaptive mechanisms in *Chlorella vulgaris* and highlight the potential of this alga for use in environmental bioindication and further biotechnological applications.

**Keywords:** *Chlorella vulgaris*, cell membranes, microelements, ATPases, adaptation.

Надійшла до редакції: 01.12.2025

Прийнята до друку: 16.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

# ЕКОЛОГІЯ

УДК 63018:630114:502.1 (234.421.1)

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.3

<sup>1</sup>С. Ю. СІДАК , <sup>2</sup>І. Я. КАПРУСЬ 

<sup>1</sup>Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Університетська, 1, Львів, 79000

<sup>2</sup>Державний природознавчий музей НАН України  
вул. Театральна, 18, Львів, 79008  
E-mail: St.sidak@gmail.com

## **ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ДЕРЕВНИХ МІКРООСЕЛИЩ СТАРОВІКОВИХ ЛІСІВ СХІДНИХ КАРПАТ: МОРФОМЕТРІЯ, ГІДРОТЕРМІЧНИЙ РЕЖИМ І КИСЛОТНІСТЬ СУБСТРАТУ**

Сучасні підходи до оцінки структурної складності лісових екосистем дедалі частіше базуються на аналізі деревних мікрооселищ (Tree-related Microhabitats, TreMs), які розглядають як індикатори екологічної цілісності лісу. Незважаючи на активізацію досліджень у цьому напрямі, дані щодо структури TreMs у пралісових екосистемах Українських Карпат залишаються фрагментарними.

Метою дослідження було описати типологічну, морфометричну та екологічну характеристики деревних мікрооселищ у старовікових букових і смерекових лісах Карпат та проаналізувати їх мікрокліматичні параметри. Польові дослідження проведено у 2024 році на чотирьох ділянках старовікових лісів: у межах НПП «Карпатський» (Говерляньський ПОНДВ, 2 ділянки), НПП «Бойківщина» (схили хребта Бучок), а також пралісовій пам'ятці природи «Праліси і квазіпраліси Ганьковицького лісництва». Об'єктами дослідження були мікрооселища на буку звичайному (*Fagus sylvatica* L.) та ялині європейській (*Picea abies* (L.) H.Karst.).

Усього виявлено 72 деревні мікрооселища, які віднесено до 8 типів. Переважали порожнини в кореневих лапах, тріщини стовбура, отвори в стовбурі (без контакту з ґрунтом), злами стовбура та первинний ґрунт по 16,7 % кожне мікрооселище. Великі кормові дупла дятлів виявлені виключно на стовбурах ялини європейської (ДВН 39–79 см, стадія розкладу III), тоді як дендротельми характерні переважно для бука європейського (IV-V стадія розкладу).

Морфометричний аналіз показав, що формування більшості мікрооселищ пов'язане з деревами значного діаметра (переважно понад 50 см ДВН) та пізніми стадіями деструкції деревини (IV-V), що узгоджується з концепцією структурної зрілості лісів. Температурний режим TreMs характеризувався вузькою амплітудою (13–17°C), що підтверджує їх буферну функцію. Мінімальні температури зафіксовано у порожнинах, які контактують з ґрунтом, максимальні – у відкритих тріщинах стовбура.

Водневий показник варіював у межах 4,29–7,44, що відображає складні біохімічні процеси мінералізації та гуміфікації. Кислі значення рН характерні для зламів і тріщин (активність ксилотрофних грибів), тоді як нейтральні показники спостерігали у мікрооселищах



©2025 С. Ю. Сідак та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

із ґрунтовим контактом, що зумовлено буферною дією мінерального субстрату. Відносна вологість демонструвала максимальні значення у дендротельмах та порожнинах із ґрунтовим контактом, тоді як у кормових дуплах дятлів зафіксовано низьку вологість та високу аерацію.

*Ключові слова:* деревні мікрооселища (TreMs), сапроксильні організми, старовікові ліси, фауна, таксономічний склад, біорізноманіття, угруповання, Українські Карпати, охорона безхребетних тварин, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*.

Після публікації фундаментальної праці М. Спейта [17], присвяченої сапроксильним безхребетним і питанням їх збереження, у природоохоронній науці суттєво зросло розуміння ролі мертвої деревини як одного з найважливіших оселищ для рідкісних і зникаючих лісових видів у глобальному масштабі [11, 16]. Це сприяло впровадженню різноманітних підходів до збільшення кількості мертвої деревини в лісах, а також виділенню спеціальних охоронних територій не лише в природних екосистемах бореальних і помірних лісових зон, але й у лісах господарського призначення [8, 18].

Дослідження показують, що деревні мікрооселища можуть формуватися як на живих деревах, так і на мертвій деревині. Мікрооселища на деревах поділяють на сапроксильні та епіксиллові. Серед сапроксильних мікрооселищ виділяють такі: дупла дятла, отвори у стовбурах, дупла на гілках, дендротельми і подібні порожнини; серед мікрооселищ, що є епіксилловими – порожнини у кореневих лапах, омела, ракові та інші нарости, плодові тіла грибів, гнізда птахів, мікроґрунти [9]. Особливо важливу роль відіграють старовікові дерева, які здатні поєднувати кілька типів мікрооселищ і тим самим формувати екологічно різноманітне та функціонально автономне середовище [14, 20]. Формування деревних мікрооселищ є типовим явищем для пралісів і найчастіше відбувається у повалених деревах чи у стовбурах, пошкоджених природним шляхом або внаслідок діяльності комах і грибів, а також у процесі старіння дерев.

З огляду на відмінності між деревами щодо тривалості життя та стійкості до кліматичних чинників і шкідників, швидкість їх розкладання й, відповідно, формування (TreMs) може істотно змінюватися навіть у межах одного виду й вікової групи, а також може залежати від умов місцезростання [12, 13]. Водночас через відносну новизну досліджень, присвячених TreMs, і обмежену кількість даних із пралісових екосистем, сучасні уявлення про різноманіття та структуру цих мікрооселищ у господарських і природних лісах залишаються фрагментарними [8, 12, 13].

### Матеріали та методи досліджень

Польові дослідження деревних мікрооселищ проведено на таких чотирьох острівних ділянках старовікових лісів: схили гори Бучок Боринського лісового господарства (травень, 2024), Ганьковицьке лісництво (червень, 2024) та дві ділянки на території Карпатського національного природного парку, а саме територія Говерляньського ПОНДВ неподалік метеостанції «Пожижевська» та біля Черногірського географічного стаціонару (серпень-вересень, 2024) [2, 3, 4].

Деревні мікрооселища відбирали за принципом наявності в них субстрату або в місці контакту з ґрунтом. Рівень деградації мертвої деревини фіксували за п'ятибальною шкалою [19], яка ґрунтується на фізичному опорі й описує 5 стадій розкладання деревини.

На дослідних ділянках визначали види живих дерев та вимірювали діаметр стовбура на висоті 1,3 м (DBH – Diameter at breast height) [10].

Для кожного типу деревних мікрооселищ проводили вимірювання основних екологічних параметрів: рН, температуру (°C) та відносну вологість (%). Заміри проводили цифровим детектором ґрунту [21].

### Результати досліджень та їх обговорення

Усього на чотирьох дослідних ділянках було зафіксовано 72 деревні мікрооселища які належать до 8 типів (табл. 1). До прикладу, у статті, присвяченій порівнянню деревних мікрооселищ лісів Українських Карпат та Каспійсько-Гірканських мішаних лісів, було виділено 11 підгруп мікрооселищ на деревах та 47 типів [15].

Зазначаємо, що у процесі дослідження мікрооселищ бука (*Fagus sylvatica*) та ялини (*Picea abies*) виявлено, що великі кормові дупла дятлів були тільки на ялині і формуються вони на

деревах значного діаметру. А дендротельми притаманні для бука через специфіку архітектури крони та здатність кори утримувати воду, на відміну від хвойних дерев (рис. 1).

Таблиця 1

Характеристика досліджених деревних мікрооселищ

Код мікрооселища	Назва типу мікрооселища та шифр	Кількість
<b>Карпатський НПП (Говерлянський ПОНДВ)</b>		
CV14	Великі кормові дупла дятлів (К.Д.Д.)	3
GR12	Порожнини в корневих лапах (К.Л.)	6
IN32	Тріщини стовбура (Т. С.)	6
CV22	Отвори (порожнини) у стовбурі, що контактують з ґрунтом (О.С. з.к.)	6
CV24	Отвори (порожнини) у стовбурі, що не контактують з ґрунтом (О.С. б.к.)	6
IN22	Злам стовбура (З.С.)	6
OT22	Первинний (піонерний) ґрунт (П.С.)	6
<b>НПП Бойківщина (схили гори Бучок)</b>		
GR12	Порожнини в корневих лапах (К.Л.)	3
IN32	Тріщини стовбура (Т. С.)	3
CV24	Отвори (порожнини) у стовбурі, що не контактують з ґрунтом (О.С. б.к.)	3
IN22	Злам стовбура (З.С.)	3
OT22	Первинний (піонерний) ґрунт (П.С.)	3
<b>Ганьковицьке лісництво (Свяляське ЛГ)</b>		
GR12	Порожнини в корневих лапах (К.Л.)	3
IN32	Тріщини стовбура (Т. С.)	3
CV24	Отвори (порожнини) у стовбурі, що не контактують з ґрунтом (О.С. б.к.)	3
IN22	Злам стовбура (З.С.)	3
OT22	Первинний (піонерний) ґрунт (П.С.)	3
CV42	Дендротельма (Д.)	3
<b>Всього</b>	<b>8</b>	<b>72</b>

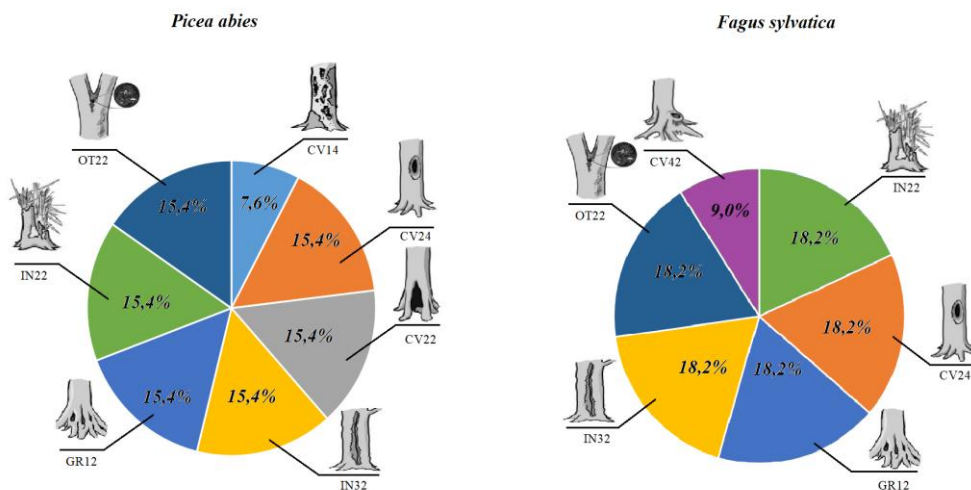


Рис. 1. Розподіл деревних мікрооселищ за типами для бука звичайного (*Fagus sylvatica*) та ялини європейської (*Picea abies*).

Результати проведеного дослідження свідчать про високу гетерогенність екологічних умов у деревних мікрооселищах *Fagus sylvatica* та *Picea abies*. Морфометричні параметри, зокрема діаметр стовбура та стадія розкладу, є визначальними факторами для формування мікрокліматичного режиму (табл. 2).

Характеристика деревних мікрооселищ за типами для бука звичайного (*Fagus sylvatica*) та ялини європейської (*Picea abies*)

Шифр деревного мікрооселища	<i>Fagus sylvatica</i>			<i>Picea abies</i>		
	Висота над рівнем поверхні, см	Діаметр стовбура дерева, см	Стадія розкладу деревини/ ґрунт	Висота над рівнем поверхні, см	Діаметр стовбура дерева, см	Стадія розкладу деревини/ ґрунт
К.Д.Д.	-	-	-	105–164	39–79	III
К.Л.	0–8	52–78	ґрунт	0	35–62	ґрунт
Т.С.	0–315	48–86	IV	0–200	39–64	V-IV
О.С. з.к.	-	-	-	0	66–86	ґрунт + V
О.С. б.к.	0–124	54–78	V	48–160	49–88	IV
З.С.	6–27	-	III-V	2–25	-	III-V
П.С.				36–66		V
Д	26–58	52–71	IV-V	3–21	-	-

Наявність великих кормових дупел дятлів виключно на ялині (*Picea abies*) на висоті понад 100 см узгоджується з літературними даними про вибірковість дятлових (Picidae) щодо хвойних порід із ознаками внутрішньої гнилі [7]. Стадія розкладу деревини IV-V у більшості порожнин вказує на тривалий процес трансформації органічної речовини, що сприяє накопиченню первинного ґрунту. Згідно з дослідженнями, такі мікрооселища стають стабільними осередками біорізноманіття, що підтверджено нашими спостереженнями у Карпатському регіоні [5, 6].

Температурний режим у мікрооселищах залишається відносно стабільним (13–17°C), виконуючи функцію «термічного буфера» (рис. 2). Максимальні температури зафіксовані у тріщинах стовбура на другій ділянці КНПП, що може бути пов'язано з південною експозицією. Мінімальні значення температури у порожнинах, що контактують з ґрунтом, та первинному ґрунті на стовбурі підтверджують охолоджувальний вплив ґрунту на пристовбурні мікрооселища [18].

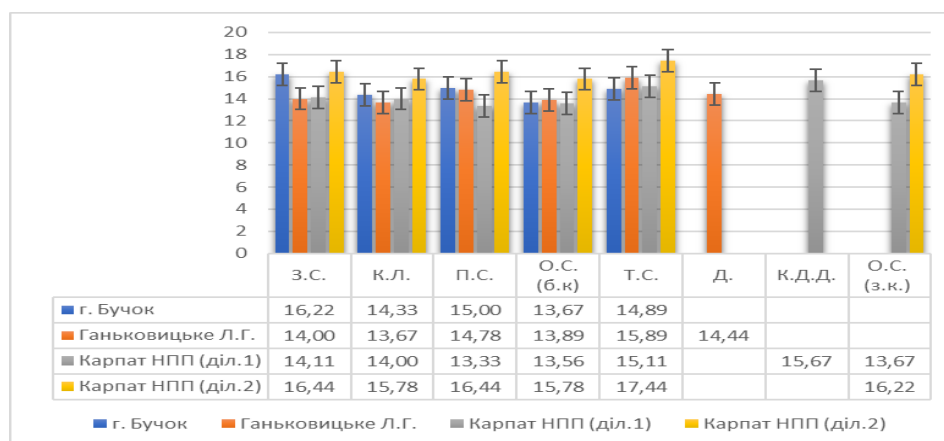


Рис. 2. Температурний показник деревних мікрооселищ.

Варіабельність рН (від 4,29 до 7,44) відображає складні біохімічні процеси в субстраті (рис. 3). Низькі значення рН у зламах стовбурів та отворах на окремих ділянках можуть бути наслідком інтенсивної діяльності ксилотрофних грибів, які виділяють органічні кислоти в процесі розкладу целюлози та лігніну. Високі показники рН у порожнинах кореневих лап та отворах із контактом з ґрунтом пояснюють буферною дією ґрунтових мінералів, які нівелюють природну кислотність трухлявої деревини [1].

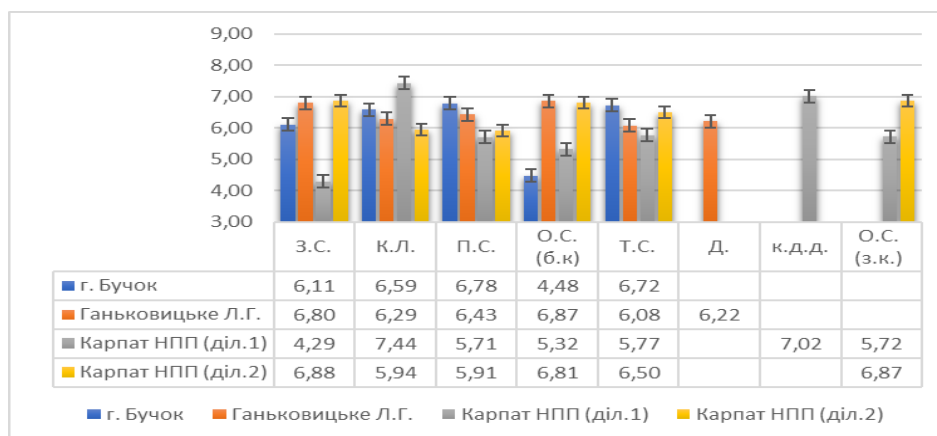


Рис. 3. Водневий показник деревних мікрооселищ.

Екстремально низька вологість у кормових дуплах дятлів (0,71 %) свідчить про високий рівень аерації та відсутність вологоутримувального субстрату в цьому типі мікрооселищ (рис. 4). Натомість дендротельми та отвори, які контактують із ґрунтом, демонструють стабільно високе зволоження (87,78–88,00%), що є необхідним для розвитку вологолюбних видів безхребетних [9].

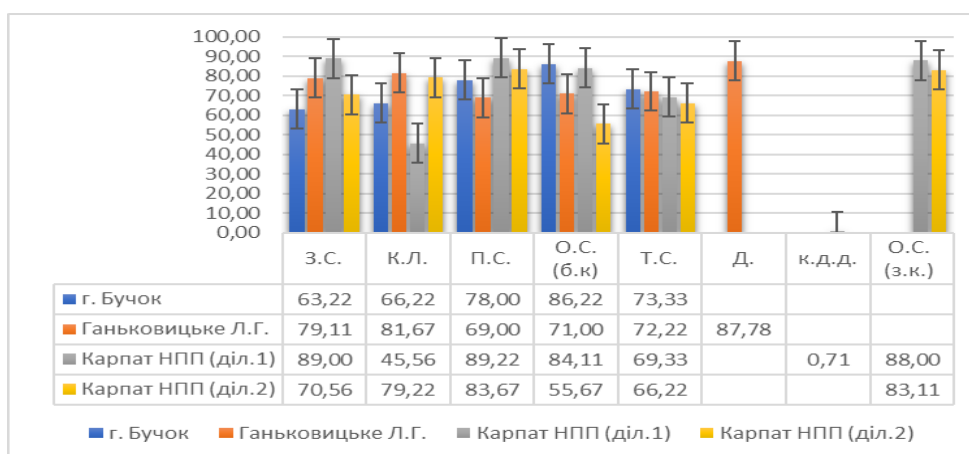


Рис. 4. Показник відносної вологості деревних мікрооселищ.

### Висновки

У старовікових лісах Українських Карпат зафіксовано 8 типів деревних мікрооселищ (72 об'єкти), що свідчить про високу структурну складність пралісових екосистем. Формування таких оселищ безпосередньо пов'язане з діаметром дерева та стадією розкладу деревини: найбільша кількість мікрооселищ приурочена до дерев із DBH > 50 см та IV-V стадії деструкції.

Існує виражена породно-специфічна диференціація: великі кормові дупла дятлів характерні для *Picea abies*, а дендротельми – для *Fagus sylvatica*. Деревні мікрооселища виконують функцію мікрокліматичних буферів: температурна амплітуда є незначною (13–17°C), а вологість (0,71–89,22 %) і рН (4,29–7,44) варіюють залежно від контакту з ґрунтом і стадії розкладу. Мікрооселища з контактом із ґрунтом характеризуються стабільнішими температурними та хімічними параметрами, що створює сприятливі умови для формування первинного ґрунту та розвитку сапроксильних угруповань. Отримані дані підтверджують, що збереження великих старовікових дерев та повного спектра стадій розкладу є ключовою умовою підтримання біорізноманіття лісових екосистем Карпат.

1. Бондаренко Ю., Топтун А. Розробка комплексного методу визначення санітарного стану деревних насаджень. *Вісник Черкаського державного технологічного університету. Технічні науки*. 2020. Вип. 2. С. 5–13. <https://doi.org/10.24025/2306-4412.2.2020.198238>.
2. Департамент екології та природних ресурсів Закарпатської ОДА. Праліси та квазіпраліси Ганьковицького лісництва. Пралісова пам'ятка природи місцевого значення [Електронний ресурс]. 2021. URL: <https://www.ecozakarp.net.ua/parks/pralisova-pamiatka-prirodi-mistsievogho-znachiennia-pralisi-ta-kvazipralisi-gankovitskogho-lisnitstva> (дата звернення: 20.03.2025).
3. Максимюк Г. В., Пригула І. М., Сенчина Б. В. Пралісові екосистеми Чорногори (у межах Карпатського НПП): сучасний стан, шляхи використання і збереження. *Фізична географія та геоморфологія*. 2017. Вип. 3 (87). С. 87–94.
4. Марискевич О. Г., Земан В. В. Старовікові ліси на території НПП «Бойківщина» (Українські Карпати). *Старовікові ліси як модель відновлення функціональної суті карпатських лісів: тези доп. міжнар. наук.-практ. конф. (23–24 черв. 2021 р.)*. Львів, 2021. С. 46–48.
5. Сідак С., Гуштан Г. Таксономічна структура населення орібатид (Acari: Oribatida) деревних мікрооселищ Українських Карпат. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2025. Вип. 94. С. 54–60. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2025.94.06>.
6. Сідак С. Ю., Капрусь І. Я. Населення колембол деревних мікрооселищ старовікових лісів Східних Карпат. *Наукові записки Державного природознавчого музею*. 2025. Вип. 41. С. 39–50. <https://doi.org/10.36885/nzdpn.2025.41.39-50>.
7. Станкевич-Волосянчук О., Шпарик Ю., Глеб Р., Дедусь В., Покин'череда В., Волосянчук Р. Мертва деревина як складова лісових екосистем: навч.-метод. посіб. / за ред. Я. С. Гасинець, Р. Т. Волосянчук, О. І. Станкевич-Волосянчук. Ужгород : РІК-У, 2022. 128 с.
8. Asbeck T., Pyttel P., Frey J., Bauhus J. Predicting abundance and diversity of tree-related microhabitats in Central European montane forests from common forest attributes. *Forest Ecology and Management*. 2019. Vol. 432. P. 400–408. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.043>.
9. Büttler R., Lachat T., Krumm F., Kraus D., Larrieu L. Field Guide to Tree-related Microhabitats. Descriptions and Size Limits for Their Inventory in Temperate and Mediterranean Forests. 2nd rev. ed. Birmensdorf: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, 2024. 64 p.
10. Commarmot B., Brändli U.-B., Hamor F., Lavnyy V. Inventory of the Largest Primeval Beech Forest in Europe. A Swiss-Ukrainian Scientific Adventure. Birmensdorf: Swiss Federal Research Institute WSL; Lviv: Ukrainian National Forestry University; Rakhiv: Carpathian Biosphere Reserve, 2013. 69 p.
11. Grove S. The influence of forest management history on the integrity of the saproxylic beetle fauna in an Australian lowland tropical rainforest. *Biological Conservation*. 2002. Vol. 104. P. 149–171. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00140-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00140-9).
12. Larrieu L., Cabanettes A. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 2012. Vol. 42. P. 1433–1445. <https://doi.org/10.1139/x2012-077>.
13. Larrieu L., Paillet Y., Winter S., Büttler R., Kraus D., Krumm F., Lachat T., Michel A. K., Regnery B., Vandekerckhove K. Tree-related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: a hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*. 2018. Vol. 84. P. 194–207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>.
14. Möller G. Struktur- und Substratbindung holzbewohnender Insekten, Schwerpunkt Coleoptera-Käfer. Berlin: Freie Universität Berlin, 2009. 297 p.
15. Rafiei-Jahed R., Kavousi M., Farashiani M., Sagheb-Talebi K., Babanezhad M., Courbaud B., Wirtz R., Müller J., Larrieu L. A comparison of the formation rates and composition of tree-related microhabitats in beech-dominated primeval Carpathian and Hyrcanian forests. *Forests*. 2020. Vol. 11. Article 144. <https://doi.org/10.3390/f11020144>.
16. Seibold S., Bässler C., Brandl R., Gossner M. M., Thorn S., Ulyshen M. D., Müller J. Experimental studies of dead-wood biodiversity – a review identifying global gaps in knowledge. *Biological Conservation*. 2015. Vol. 191. P. 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006>.
17. Speight M. C. D. Saproxylic invertebrates and their conservation. Strasbourg: Council of Europe, 1989. 79 p.
18. Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. 509 p.
19. Tinner R., Streit K., Commarmot B., Brang P. Stichprobeninventur in schweizerischen Naturwaldreservaten – Anleitung zu Feldaufnahmen. Version 1.3 vom 3.2.2010. Birmensdorf: Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, 2010. 45 S.
20. Vuidot A., Paillet Y., Archaux F., Gosselin F. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*. 2011. Vol. 144. P. 441–450. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.030>.

21. Yieryi Digital Soil pH Meter [Electronic resource]. URL: <https://www.yieryi.com/products/yieryi-digital-soil-ph-meter> (accessed: 20.03.2025).

## References

1. Bondarenko Yu., Toptun A. Rozrobka kompleksnoho metodu vyznachennia sanitarnoho stanu derevnykh nasadzen. *Visnyk Cherkaskoho derzhavnoho tekhnolohichnoho universytetu. Tekhnichni nauky*. 2020. Vyp. 2. S. 5–13. <https://doi.org/10.24025/2306-4412.2.2020.198238>. [in Ukrainian]
2. Departament ekolohii ta pryrodnykh resursiv Zakarpatskoi ODA. Pralisy ta kvazipralisy Hankovytskoho lisnytstva. Pralisova pamiatka pryrody mistsevoho znachennia [Elektronnyi resurs]. 2021. URL: <https://www.ecozakarpat.net.ua/parks/pralisova-pamiatka-prirodi-mistsievogho-znachiennia-pralisi-ta-kvazipralisi-gankovitskogho-lisnytstva> (data zvernennia: 20.03.2025). [in Ukrainian]
3. Maksymiuk H. V., Prytula I. M., Senchyna B. V. Pralysovi ekosystemy Chornohory (u mezhakh Karpatskoho NPP): suchasnyi stan, shliakhy vykorystannia i zberezhenia. *Fizychna heohrafiia ta heomorfolohiia*. 2017. Vyp. 3 (87). S. 87–94. [in Ukrainian]
4. Maryshevych O. H., Zeman V. V. Starovikovi lisy na terytorii NPP «Boikivshchyna» (Ukrainski Karpaty). *Starovikovi lisy yak model vidnovlennia funktsionalnoi suti karpatskykh lisiv: tezy dop. mizhnar. nauk.-prakt. konf. (23–24 cherv. 2021 r.)*. Lviv, 2021. S. 46–48. [in Ukrainian]
5. Sidak S., Hushtan H. Taksonomichna struktura naselennia oribatyd (Acari: Oribatida) derevnykh mikrooselyshch Ukrainykykh Karpat. *Visnyk Lvivskoho universytetu. Serii biologichna*. 2025. Vyp. 94. S. 54–60. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2025.94.06>. [in Ukrainian]
6. Sidak S. Yu., Kaprus I. Ya. Naseleння kolembol derevnykh mikrooselyshch starovikovykh lisiv Skhidnykh Karpat. *Naukovi zapysky Derzhavnoho pryrodnoznavchoho muzeiu*. 2025. Vyp. 41. S. 39–50. <https://doi.org/10.36885/nzdp.2025.41.39-50>. [in Ukrainian]
7. Stankevych-Volosianchuk O., Shparyk Yu., Hleb R., Diedus V., Pokynchereda V., Volosianchuk R. Mertva derevyna yak skladova lisovykh ekosystem: navch.-metod. posib. / za red. Ya. S. Hasynets, R. T. Volosianchuk, O. I. Stankevych-Volosianchuk. Uzhhorod : RIK-U, 2022. 128 s. [in Ukrainian]
8. Asbeck T., Pyttel P., Frey J., Bauhus J. Predicting abundance and diversity of tree-related microhabitats in Central European montane forests from common forest attributes. *Forest Ecology and Management*. 2019. Vol. 432. P. 400–408. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.043>.
9. Büttler R., Lachat T., Krumm F., Kraus D., Larrieu L. Field Guide to Tree-related Microhabitats. Descriptions and Size Limits for Their Inventory in Temperate and Mediterranean Forests. 2nd rev. ed. Birmensdorf: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, 2024. 64 p.
10. Commarmot B., Brändli U.-B., Hamor F., Lavnyy V. Inventory of the Largest Primeval Beech Forest in Europe. A Swiss-Ukrainian Scientific Adventure. Birmensdorf: Swiss Federal Research Institute WSL; Lviv: Ukrainian National Forestry University; Rakhiv: Carpathian Biosphere Reserve, 2013. 69 p.
11. Grove S. The influence of forest management history on the integrity of the saproxylic beetle fauna in an Australian lowland tropical rainforest. *Biological Conservation*. 2002. Vol. 104. P. 149–171. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00140-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00140-9).
12. Larrieu L., Cabanettes A. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 2012. Vol. 42. P. 1433–1445. <https://doi.org/10.1139/x2012-077>.
13. Larrieu L., Paillet Y., Winter S., Büttler R., Kraus D., Krumm F., Lachat T., Michel A. K., Regnery B., Vandekerckhove K. Tree-related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: a hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*. 2018. Vol. 84. P. 194–207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>.
14. Möller G. Struktur- und Substratbindung holzbewohnender Insekten, Schwerpunkt Coleoptera-Käfer. Berlin: Freie Universität Berlin, 2009. 297 p.
15. Rafiei-Jahed R., Kavousi M., Farashiani M., Sagheb-Talebi K., Babanezhad M., Courbaud B., Wirtz R., Müller J., Larrieu L. A comparison of the formation rates and composition of tree-related microhabitats in beech-dominated primeval Carpathian and Hyrcanian forests. *Forests*. 2020. Vol. 11. Article 144. <https://doi.org/10.3390/f11020144>.
16. Seibold S., Bässler C., Brandl R., Gossner M. M., Thorn S., Ulyshen M. D., Müller J. Experimental studies of dead-wood biodiversity – a review identifying global gaps in knowledge. *Biological Conservation*. 2015. Vol. 191. P. 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006>.
17. Speight M. C. D. Saproxylic invertebrates and their conservation. Strasbourg: Council of Europe, 1989. 79 p.
18. Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. 509 p.

19. Tinner R., Streit K., Commarmot B., Brang P. Stichprobeninventur in schweizerischen Naturwaldreservaten – Anleitung zu Feldaufnahmen. Version 1.3 vom 3.2.2010. Birmensdorf: Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, 2010. 45 S.
20. Vuidot A., Paillet Y., Archaux F., Gosselin F. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*. 2011. Vol. 144. P. 441–450. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.030>.
21. Yieryi Digital Soil pH Meter [Electronic resource]. URL: <https://www.yieryi.com/products/yieryi-digital-soil-ph-meter> (accessed: 20.03.2025).

<sup>1</sup>S. Yu. Sidak, <sup>2</sup>I. Ya. Kaprus

<sup>1</sup>Ivan Franko National University of Lviv, Ukraine

<sup>2</sup>State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine

#### ECOLOGICAL FEATURES OF TREE-RELATED MICROHABITATS IN OLD-GROWTH FORESTS OF THE EASTERN CARPATHIANS: MORPHOMETRY, HYDROTHERMAL REGIME, AND SUBSTRATE ACIDITY

Modern approaches to assessing the structural complexity of forest ecosystems increasingly rely on analyzing tree-related microhabitats (TreMs), which serve as indicators of forest ecological integrity. Despite the growing number of studies in this field, data on the structure of TreMs in the primeval forest ecosystems of the Ukrainian Carpathians remain limited and fragmented.

This study aimed to characterize the typological, morphometric, and ecological features of tree-related microhabitats in old-growth beech and spruce forests of the Carpathians and to analyze their microclimatic parameters. Field investigations were conducted in 2024 at four old-growth forest sites: within the Carpathian National Nature Park (Hoverla Protected Research Department, two plots), Boikivshchyna National Nature Park (slopes of the Buchok Ridge), and the primeval forest natural monument “Primeval and Quasi-Primeval Forests of the Hankovytske Forestry.” The study focused on microhabitats occurring on *Fagus sylvatica* and *Picea abies*.

A total of 72 tree-related microhabitats were identified and categorized into eight types. The most common types were root buttress cavities, trunk cracks, trunk holes (without soil contact), trunk breakages, and primary soil accumulations, each accounting for 16.7 % of the total. Large woodpecker feeding cavities were recorded exclusively on Norway spruce trunks (DBH 39–79 cm, decay stage III), while dendrotelms were predominantly associated with European beech (decay stages IV–V).

Morphometric analysis revealed that the formation of most microhabitats is associated with trees of substantial diameter (primarily >50 cm DBH) and advanced stages of wood decomposition (IV–V), consistent with the concept of structural forest maturity. The temperature regime of TreMs exhibited a narrow range (13–17°C), confirming their buffering function. Minimum temperatures were recorded in cavities in contact with the soil, while maximum temperatures were observed in open trunk cracks.

The pH ranged from 4.29 to 7.44, reflecting the complex biochemical processes of mineralization and humification. Acidic pH values were typical of trunk breakages and cracks, which are associated with xylotrophic fungal activity, while neutral pH values were recorded in soil-contact microhabitats due to the buffering effect of the mineral substrate. Relative humidity reached its highest levels in dendrotelms and soil-contact cavities, whereas woodpecker feeding cavities were characterized by low humidity and high aeration.

*Keywords:* tree-related microhabitats (TreMs); saproxylic organisms; old-growth forests; fauna; taxonomic composition; biodiversity; communities; Ukrainian Carpathians; invertebrate conservation; *Fagus sylvatica*; *Picea abies*.

Надійшла до редакції: 02.12.2025

Прийнята до друку: 17.12.2025

Опублікована: 29.12.2025

# ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

УДК 612.17:612.821-057.875

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.4

О. В. ГУЛЬКА 

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027  
E-mail: olhahulka@ukr.net

## СТАН ЦЕНТРАЛЬНОЇ ГЕМОДИНАМІКИ СТУДЕНТІВ ПІД ЧАС НАВЧАННЯ (ЛОНГІТЮДНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ)

У статті проаналізовано особливості формування адаптаційних реакцій серцево-судинної системи студенток різних спеціальностей у процесі навчання та проходження педагогічної практики. Встановлено, що на I курсі в усіх групах спостерігалися підвищені ЧСС, ХОК, КЕК й АП та ІР. У студенток факультету іноземних мов найбільших змін за час навчання зазнали ЧСС, ХОК, СІ і КЕК, які на IV курсі достовірно зменшилися ( $p \leq 0,001$ ) на тлі підвищення ЗПО і ППО ( $p \leq 0,01$ ). У жінок фізичного виховання виражені зрушення стосувалися зниження СТ, ПТ, ЧСС, ХОК, СІ, АП, ІР ( $p \leq 0,001$ ), а після практики – підвищення ЧСС, ХОК і зниження ЗПО, ППО ( $p \leq 0,001$ ). У студенток фізики і математики на IV курсі домінували зміни судинного компоненту регуляції – підвищення ЗПО і ППО при зменшенні ХОК і СІ ( $p \leq 0,001$ ), тоді як після практики відмічалось зростання ЧСС і ХОК, сек.об'єму крові, СІ ( $p \leq 0,001$ ). У жінок хімії та біології протягом навчання спостерігали відносно стабільні гемодинамічні показники ( $p \geq 0,05$ ). Найбільш істотними були зниження ЧСС і СІ ( $p \leq 0,01$ ) на IV курсі та зменшення СТ ( $p \leq 0,01$ ), ДТ ( $p \leq 0,001$ ) і ЗПО ( $p \leq 0,05$ ) після практики.

*Ключові слова:* серцево-судинна система, гемодинаміка, навчальне навантаження, студенти.

Навчальний процес у закладі вищої освіти (ЗВО) супроводжується значним психоемоційним навантаженням, яке виступає джерелом як гострого, так і хронічного стресу для студентів [13, 16]. Академічний стрес може виникати через інтенсивність навчальних програм, часті контрольні заходи, іспити, конкуренцію серед студентів та високі вимоги до особистої успішності [11, 13]. Встановлено, що навчальне навантаження впливає не лише на психоемоційний стан студентів, але й на функціонування серцево-судинної системи, змінюючи частоту серцевих скорочень, артеріальний тиск та інші гемодинамічні показники [7, 12, 15, 16]. Зміни в стані центральної гемодинаміки є одними із перших фізіологічних реакцій організму на дію стресових чинників. Індивідуальні відмінності у гемодинамічній відповіді можуть визначати рівень реактивності організму та здатності адаптуватися до навчального навантаження [10].

Дослідження показали, що під час підготовки до іспитів і безпосередньо в екзаменаційний період відбувається активація симпатичної ланки вегетативної нервової системи, що супроводжується підвищенням пульсу, систолічного та діастолічного артеріального тиску, середнього артеріального тиску та індексу Робінсона, який відображає



©2025 О. В. Гулька. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

навантаження на міокард [8, 12]. Подібні зміни розглядають як маркери термінової адаптації до психоемоційного напруження [3, 18]. За умов гострого стресу зміни гемодинамічних показників зазвичай є нетривалими, оскільки серцево-судинна система функціонує як саморегульована система з високим рівнем пластичності [9, 10].

Водночас дослідники відзначають, що вплив стресогенних факторів позначається на стані гемодинаміки студентської молоді [4, 8, 12]. Хронічний стрес, який виникає протягом місяців або років, може призвести до кумулятивних несприятливих наслідків для здоров'я. Окрім впливу на нейрогормональну активність, він може бути причиною ендотеліальної дисфункції, яка лежить в основі змін судинної реактивності та підвищенні коагуляції [17]. Також, як результат розвитку адаптацій, набута короткозорість в умовах інформаційного стресу тісно пов'язана із станом серцево-судинної системи [4].

Опанування фаху є тривалим процесом, протягом якого студенти систематично зазнають повторюваних когнітивних та емоційних навантажень. У таких умовах короточасні стрес-реакції можуть трансформуватися у стійкі патерни функціонування серцево-судинної системи, що відображають процеси довготривалої адаптації [3, 8].

Незважаючи на значну кількість досліджень щодо впливу на організм стресових умов навчання, більшість із них має поперечний дизайн і не дозволяє простежити індивідуальні зміни центральної гемодинаміки у зв'язаних вибірках студентів під час навчання. У зв'язку з цим особливої актуальності набувають лонгітюдні дослідження, спрямовані на аналіз стану гемодинамічних показників та інтегральних індексів. Такий скринінг дозволить дати оцінку механізмів формування довготривалої адаптації під впливом хронічного стресора, яким для студентів є навчальне навантаження.

**Мета** дослідження – проаналізувати зміни гемодинамічних показників студентів різних спеціальностей під час навчання та проходження практики.

#### **Матеріали та методи досліджень**

У дослідженні взяли участь студенти (125 жінок) Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка, які навчалися за такими напрямками: іноземні мови (ІМ, n=33), фізичне виховання (ФВ, n=32), фізика і математика (ФМ, n=30), хімія та біологія (ХБ, n=30). Студентки різних спеціальностей обрані через те, що навчальний процес на кожному факультеті передбачає різне когнітивне навантаження.

Для оцінки стану центральної гемодинаміки вимірювали у стані фізіологічного спокою: частоту серцевих скорочень (ЧСС, уд./хв), артеріальний тиск систолічний (СТ, мм рт. ст.) та діастолічний (СД, мм рт. ст.). ЧСС реєстрували пальпаторно: затиснувши променевою артерією підраховували кількість ударів пульсу за 1 хв. Артеріальний тиск визначали за допомогою механічного тонометра MicroLife BP AG 1–30 методом Короткова. Також були виміряні маса тіла (за допомогою підлогової ваги, кг) та ріст (за допомогою ростоміра, см).

На основі отриманих масо-ростових даних, ЧСС та артеріального тиску розраховували показники центральної гемодинаміки: пульсовий тиск (ПТ, мм рт. ст.), систолічний об'єм крові (СОК, мл), хвилинний об'єм крові (ХОК, л/хв), секундний об'єм крові (Сек. об'єм крові, мл/с), серцевий індекс (СІ, л/хв/м<sup>2</sup>), загальний периферичний опір (ЗПО, дин×с×см<sup>-0,5</sup>), питомий периферичний опір (ППО, дин×с×см<sup>-0,5</sup>×м<sup>2</sup>), коефіцієнт економічності кровообігу (КЕК, ум. ом.), індекс Робінсона (ІР, ум. од.), адаптаційний потенціал (АП, ум. од.) [5].

Вимірювання проводили у дні з найвищим навчальним навантаженням (вівторок, середа, четвер) у першій половині дня – з 9.30 по 12.30 год.

Обстежували студенток під час навчання на I курсі через місяць після початку навчального семестру (у жовтні), щоб вони пройшли адаптацію до умов ЗВО. Середній вік першокурсниць становив 17,54±0,05 років. Вони були повторно обстежені на IV курсі через місяць після початку навчального семестру (у жовтні). Середній вік – 20,12±0,05 років. Після проходження практики у школі ми ще раз обстежили цих же студенток (у кінці березня – на початку квітня), щоб виявити як впливають умови самостійної практичної діяльності на стан їх організму.

Отримані дані були опрацьовані за допомогою програми STATISTICA 6.0. Результати вимірювань та обрахованих показників перевіряли на нормальність розподілу за допомогою критерію Шапіро-Уїлке. Оскільки майже усі показники мали ненормальний розподіл, то

описували дані медіаною (Me) та верхнім і нижнім квантилями (25 %; 75 %). Достовірність відмінностей зв'язаних вибірок перевіряли непараметричним критерієм Вілкоксона.

### Результати досліджень та їх обговорення

За результатами обстежень першокурсниць ІМ (табл. 1) видно, що більшість показників були в межах норми. Високе ЧСС зумовило високі ХОК, секундний об'єм крові та КЕК, порівнюючи з референтними значеннями [5]. АП свідчив про напруження механізмів адаптації, а ІР – про низький стан систолічної роботи серця.

Під впливом навчального навантаження (на IV курсі до практики) у студенток ІМ спостерігали значне зниження СТ, ЧСС ( $p \leq 0,001$ ), які зумовили достовірне зменшення ХОК, сек.об'єму крові, КЕК, СІ ( $p \leq 0,001$ ). При цьому зростання ЗПО та ППО ( $p \leq 0,01$ ) вказувало на включення механізмів перерозподілу крові, що забезпечувало підтримку гомеостазу під впливом інформаційного стресу. Зниження АП і ІР ( $p \leq 0,001$ ) свідчили про розвиток задовільної адаптації та хороший стан функціональних резервів.

Таблиця 1

Зміни показників гемодинаміки студентів ІМ (Me (25 %; 75 %), n=33)

Показники	Студенток 1 курсу	Студенток 4 курсу до пед. практики	Студенток 4 курсу після пед. практики
СТ, мм.рт.ст.	123 (118; 131) ***	117 (114; 125) ***	125 (115; 130)
ДТ, мм.рт.ст.	74 (63; 78)	72 (64; 75)	70 (67; 80)
ПТ, мм.рт.ст.	50 (48; 57)	47 (42; 51)	48 (45; 57)
ЧСС, уд/хв	83 (74; 89) ***	71 (64; 78) *** ♦	76 (75; 81) ♦
СОК, мл	73,3 (65,7; 78,5)	69,2 (66,0; 71,3)	70,0 (66,4; 74,5)
ХОК, л	6,0 (5,4; 6,6) ***	4,9 (4,6; 5,4) ***	5,5 (4,7; 5,7)
Сек. об'єм крові, мл/с	100,0 (90,3; 110,0) ***	82,2 (76,0; 90,2) ***	91,0 (77,8; 94,8)
КЕК, ум. од.	4450 (3705; 4815) ***	3360 (2958; 3956)***	3621 (3280; 4408)
СІ, л/хв/м <sup>2</sup>	3,6 (3,4; 4,4) ***	3,0 (2,9; 3,2) ***	3,3 (2,9; 3,5)
ЗПО, дин×с×см <sup>-0,5</sup>	1223 (1007; 1364) **	1377 (1312; 1430) **	1333 (1156; 1479)
ППО, дин×с×см <sup>0,5</sup> ×м <sup>2</sup>	1977 (1587; 2170) **	2221 (2089; 2506) **	2182 (1851; 2312)
АП, ум. од.	2,17 (2,07; 2,42) ***	2,00 (1,81; 2,12) ***	2,15 (2,01; 2,35)
ІР, ум. од.	98 (92; 114) ***	84 (69; 96) *** ♦	95 (82; 102) ♦

Примітки: \* – достовірні відмінності при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$ , \*\*\* – при  $p \leq 0,001$  між показниками студентів на 1 та 4 курсі (критерій Вілкоксона);

♦ – достовірні відмінності при  $p \leq 0,05$ , ♦♦ – при  $p \leq 0,01$ , ♦♦♦ – при  $p \leq 0,001$  між показниками студентів 4 курсу до та після проходження педагогічної практики (критерій Вілкоксона).

Після проходження практики достовірно змінилися лише ЧСС та ПД ( $p \leq 0,05$ ). На розвиток напруження вказували тільки знижений рівень енергопотенціалу (ІР зріс з 84 (69; 96) до 95 (82; 102) ум. од.,  $p \leq 0,05$ ) та незначне напруження адаптаційних механізмів (АП  $p \geq 0,05$ ). Проте це швидше свідчить про індивідуальні зміни гемодинамічних характеристик, ніж про закономірність у цій групі.

У студенток-першокурсниць ФВ високі СТ і ПТ (табл. 2) позначилося на високих ХОК, КЕК відносно референтних значень [5]. Показники АП та ІР вказували, що жінки групи характеризувалися напруженням механізмів адаптації за низької систолічної роботи серця. Під час навчання на IV курсі до практики майже усі гемодинамічні показники значно змінилися ( $p \leq 0,001$ ): зниження СТ зменшило ПТ, що сприяло зменшенню СОК; сповільнився пульс у стані спокою, що разом із зниженим СОК зменшило ХОК; нижчі ЧСС і ПТ сприяли покращенню економічності кровообігу, підвищення ЗПО і ППО свідчило про покращення перерозподілу крові; зміни АП і ІР вказували на задовільну адаптацію та хороші функціональні резерви серцево-судинної системи.

Зміни показників гемодинаміки студентів ФВ (Ме (25 %; 75 %), n=32)

Показники	Студенток 1 курсу	Студенток 4 курсу до пед. практики	Студенток 4 курсу після пед. практики
СТ, мм.рт.ст	131 (124; 138)***	124 (120; 128)***	124 (118; 129)
ДТ, мм.рт.ст.	71 (64; 79)	70 (68; 76)	72 (68; 73)
ПТ, мм.рт.ст.	61 (52; 64)***	52 (48; 55)***	52 (50; 56)
ЧСС, уд/хв	77 (65; 82)***	63 (56; 71)***♦♦	75 (71; 79)♦♦
СОК, мл	75,6 (70,1; 83,0)***	71,7 (68,3; 73,7)***	71,9 (70,3; 72,6)
ХОК, л	5,7 (5,2; 6,0)***	4,4 (4,0; 5,0)***♦♦	5,4 (5,1; 5,8)♦♦
Сек. об'єм крові, мл/с	95,6 (86,8; 100,6)***	75,0 (67,4; 83,4)***♦♦	90,0 (85,3; 96,0)♦♦
КЕК, ум. од.	4717 (3705; 4981)***	3306 (2849; 3780)***♦♦	3995 (3744; 4288)♦♦
СІ, л/хв/м <sup>2</sup>	3,4 (3,1; 3,8)***	2,7 (3,0; 3,1)***♦♦	3,3 (3,1; 3,6)♦♦
ЗПО, дин×с×см <sup>-0,5</sup>	1333 (1246; 1443)***	1599 (1469; 1763)***♦♦	1325 (1232; 1420)♦♦
ППО, дин×с×см <sup>-0,5×м<sup>2</sup></sup>	2115 (1951; 2345)***	2638 (2307; 2889)***♦♦	2182 (1978; 2377)♦♦
АП, ум. од.	2,20 (1,96; 2,44)***	1,86 (1,75; 2,06)***♦♦	2,00 (1,97; 2,11)♦♦
ІР, ум. од.	98 (86; 114)***	79 (68; 90)***♦♦	91 (87; 100)♦♦

Примітки: \* – достовірні відмінності при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$ , \*\*\* – при  $p \leq 0,001$  між показниками студентів на 1 та 4 курсі (критерій Вілкоксона);

♦ - достовірні відмінності при  $p \leq 0,05$ , ♦♦ – при  $p \leq 0,01$ , ♦♦♦ – при  $p \leq 0,001$  між показниками студентів 4 курсу до та після проходження педагогічної практики (критерій Вілкоксона).

Після проходження практики підвищилися ЧСС, ХОК, сек. об'єм крові, КЕК, СІ при цьому знизилися ЗПО та ППО ( $p \leq 0,001$ ). Хоча показники залишалися в межах норм, але суттєвий приріст може вказувати на залучення функціональних резервів для підтримки оптимального стану організму за дії стресу від практичної діяльності. АП залишився на рівні по задовільній адаптації ( $p \leq 0,001$ ) при підвищенні ІР ( $p \leq 0,01$ ).

Студентки ФМ на I курсі характеризувалися середніми показниками гемодинаміки, які відповідали референтним значенням [5]. Високий показник КЕК був зумовлений підвищеним ЧСС (табл. 3). АП вказував на незначне напруження механізмів адаптації, ІР – на середній рівень енергетично-обмінних процесів в організмі. На IV курсі спостерігали зниження ЧСС ( $p \leq 0,05$ ), яке зумовило зменшення ХОК ( $p \leq 0,01$ ), що у свою чергу сприяло зменшенню сек.об'єму крові ( $p \leq 0,01$ ) та СІ ( $p \leq 0,001$ ). АП та ІР залишилися без змін і вказували на напруження механізмів адаптації за середнього рівня функціональних можливості серцево-судинної системи.

Таблиця 3

Зміни показників гемодинаміки студентів ФМ (Ме (25 %; 75 %), n=30)

Показники	Студенток 1 курсу	Студенток 4 курсу до пед. практики	Студенток 4 курсу після пед. практики
СТ, мм.рт.ст	124 (118; 136)	124 (119; 136)	121 (118; 128)
ДТ, мм.рт.ст.	75 (72; 87)	78 (72; 81)♦	75 (68; 79)♦
ПТ, мм.рт.ст.	48 (41; 55)	47 (46; 59)	46(44; 56)
ЧСС, уд/хв	79 (72; 89) *	70 (62; 79) ♦♦	80 (68; 85) ♦♦
СОК, мл	67,1 (62,1; 71,8)	64,2 (62,3; 72,4)	66,0 (62,6; 72,8)
ХОК, л	5,3 (5,0; 5,8)♦♦	4,6 (4,2; 5,2)♦♦♦	5,4 (4,4; 5,8)♦♦
Сек. об'єм крові, мл/с	88,2 (83,2; 96,2)♦♦	76,2 (69,2; 86,2)♦♦♦	89,3 (72,7; 96,2)♦♦
КЕК, ум. од.	3842 (3312; 4410)	3348 (2990; 3762)	3859 (3036; 4160)
СІ, л/хв/м <sup>2</sup>	3,2 (3,0; 3,8)***	2,8 (2,7; 3,1)***♦♦	3,1 (3,0; 3,4)♦♦
ЗПО, дин×с×см <sup>-0,5</sup>	1387 (1362; 1505)***	1551 (1517; 1787)***♦♦	1361 (1231; 1654)♦♦
ППО, дин×с×см <sup>-0,5×м<sup>2</sup></sup>	2285 (2155; 2463)***	2606 (2543; 2777)***♦♦	2407 (2140; 2575)♦♦
АП, ум. од.	2,18 (2,01; 2,62)	2,14 (2,09; 2,36)	2,11 (2,05; 2,31)
ІР, ум. од.	94 (85; 122)	86 (81; 95)	92 (80; 106)

Примітки: \* – достовірні відмінності при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$ , \*\*\* – при  $p \leq 0,001$  між показниками студентів на 1 та 4 курсі (критерій Вілкоксона);

♦ – достовірні відмінності при  $p \leq 0,05$ , ♦♦ – при  $p \leq 0,01$ , ♦♦♦ – при  $p \leq 0,001$  між показниками студентів 4 курсу до та після проходження педагогічної практики (критерій Вілкоксона).

## ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

Після практики у жінок ФМ спостерігали зниження ДТ ( $p \leq 0,05$ ) та підвищення ЧСС ( $p \leq 0,01$ ). Це зумовило зростання ХОК ( $p \leq 0,001$ ), яке сприяло підвищенню сек.об'єму крові, СІ ( $p \leq 0,001$ ). Збільшення ДТ разом із ХОК привело до закономірного зниження ЗПО та ППО ( $p \leq 0,01$ ). АП і ІР залишалися без змін.

У студенток ХБ на І курсі показники гемодинаміки відповідали нормам. Про напруження регуляторних механізмів свідчили дещо підвищений ЧСС, що зумовлював високий КЕК, та показники АП і ІР, які вказували на напруження механізмів адаптації і знижений рівень енергопотенціалу. При обстеженні під час навчання на ІV курсі, виявили зміни показників гемодинаміки: знизилась ЧСС, СІ ( $p \leq 0,01$ ) та зріс ППО ( $p \leq 0,01$ ) (табл. 4). Такі явища є закономірними регуляторними впливами на судинний тонус – при посиленні хронотропної функції серця зростає периферичний опір судин [20]. Після практики спостерігали достовірне зниження СТ ( $p \leq 0,01$ ), ДТ ( $p \leq 0,001$ ), ЗПО і АП ( $p \leq 0,05$ ). Це може вказувати на зменшення регуляторних впливів судинного тону при формуванні пристосувальних реакцій.

Таблиця 4

Зміни показників гемодинаміки студентів ХБ (Ме (25 %; 75 %), n=30)

Показники	Студенток 1 курсу	Студенток 4 курсу до пед. практики	Студенток 4 курсу після пед. практики
СТ, мм.рт.ст.	123 (119; 133)	126 (117; 133) **	117 (112; 127) **
ДТ, мм.рт.ст.	78 (69; 81)	74 (68; 82) ***	68 (65; 76) ***
ПТ, мм.рт.ст.	48 (42; 56)	49 (45; 59)	49 (46; 51)
ЧСС, уд/хв	80 (76; 97) **	74 (70; 85) **	76 (68; 84)
СОК, мл	68,2 (63,5; 71,9)	68,5 (65,1; 73,5)	71,7 (66,5; 75,7)
ХОК, л	5,7 (5,1; 6,1)	5,1 (4,7; 6,0)	5,1 (4,9; 5,9)
Сек.об'єм крові, мл/с	95,7 (84,5; 102)	84,8 (78,3; 99,3)	85,3 (82,3; 98,0)
КЕК, ум. од.	4081 (3360; 4692)	3672 (3136; 4514)	3876 (3520; 4128)
СІ, л/хв/м <sup>2</sup>	3,6 (3,2; 3,9) **	3,0 (2,7; 3,7) **	3,1 (2,9; 3,6)
ЗПО, дин×с×см <sup>-0,5</sup>	1368 (1127; 1441)	1362 (1294; 1530) *	1221 (1110; 1509) *
ППО, дин×с×см <sup>-0,5</sup> ×м <sup>2</sup>	2106 (1826; 2231)**	2341 (2108; 2424)**	1994 (1822; 1509)
АП, ум. од.	2,20 (1,98; 2,48)	2,24 (1,93; 2,50) *	2,13 (1,99; 2,25) *
ІР, ум. од.	97 (91; 124)	93 (83; 114)	94 (87; 98)

*Примітки:* \* – достовірні відмінності при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$ , \*\*\* – при  $p \leq 0,001$  між показниками студентів на 1 та 4 курсі (критерій Вілкоксона);

\* – достовірні відмінності при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$ , \*\*\* – при  $p \leq 0,001$  між показниками студентів 4 курсу до та після проходження педагогічної практики (критерій Вілкоксона).

Як видно із результатів вимірювань, навчальне навантаження по-різному впливало на стан організму студенток різних спеціальностей, що проявилось у формуванні різних патернів функціонування серцево-судинної системи при розвитку адаптивних реакцій. Студентки на І курсі характеризувалися нераціональним забезпеченням пристосувальних реакцій до умов навчання, оскільки високі значення ХОК формувалися при високому ЧСС, що посилювало сек.об'єм крові та зумовило низьку економічність кровообігу. Під час навчання на ІV курсі регуляторні впливи були менш вираженими, що проявилось у достовірному покращенні гемодинамічних показників, які характеризують роботу лівого шлуночка (СТ, ХОК, сек.об'єм крові,  $p \leq 0,001$ ), судинний тонус (ЗПО, ППО  $p \leq 0,01$ ) та серцеву діяльність (ЧСС, СІ, КЕК,  $p \leq 0,001$ ). Проходження практики не мало негативного впливу на організм жінок ІМ – гемодинамічні показники залишилися в межах норм при зниженні функціональних можливостей серцево-судинної системи (ІР зріс до 91 (87;100) ум. од.,  $p \leq 0,05$ ). Такі зміни швидше вказують на розвиток втоми при дії психоемоційних чинників практично-прикладної діяльності.

Подібна картина спостерігалась і у жінок ФВ: на І курсі вплив регуляторних механізмів проявився у високих показниках СТ, ПТ, ХОК, КЕК, СІ, що вказувало на посилення роботи серця, а саме лівого шлуночка [6]. Це можна пояснити особливостями навчального навантаження жінок даної групи: висока рухова активність поєднується із розумовим

навантаженням, що посилює стресовий вплив на організм [19]. На старших курсах навчання у студенток спостерігали суттєве покращення усіх досліджуваних гемодинамічних показників ( $p \leq 0,001$ ), крім ДТ, який знаходився у межах норми. Пояснити це можна тим, що у формуванні регулюючих впливів гемодинаміки більший вклад мають показники, які характеризують роботу серця та судин під час систоли. У молодих людей судини є еластичними і зміни судинного тонуусу та кровонаповнення під час діастолі не мають суттєвих відхилень. Після практики більшість гемодинамічних показників ФВ підвищилися ( $p \leq 0,001$ ), проте залишалися в межах норм, що може швидше вказувати на індивідуальні прояви регулюючих впливів на організм при дії стресових чинників.

Студентки I курсу навчання ФМ та ХБ мали показники гемодинаміки, які не виходили за межі референтних значень. На IV курсі у студенток ФМ спостерігали підвищення ДТ ( $p \leq 0,05$ ), ЗПО і ППО ( $p \leq 0,001$ ) при зниженні показників, які вказують на роботу серця. Тобто формування пристосувальних реакцій до навчального навантаження відбувалося при підвищенні регуляторних впливів судинного тонуусу. Після практики зросли показники ЧСС ( $p \leq 0,01$ ), ХОК, сек.об'єм крові, СІ ( $p \leq 0,001$ ) – отже, регулюючі механізми мали більший вклад показників серцевої діяльності.

Студентки IV курсу мали відносно стабільні показники гемодинаміки, що свідчило про оптимальне функціонування організму при напруженні механізмів адаптації та середньому рівні обмінно-енергетичних процесів як під час навчання, так і під час практики.

Отже, можемо констатувати, що студенти під час адаптації до змінених умов навчання на I курсі відчували гострий стрес, що проявився у високих показниках ЧСС та артеріального тиску. Це підтверджує дані науковців, які зазначають, що зміни ЧСС та артеріального тиску є фізіологічною регуляцією емоційних станів як захисних реакцій організму [11]. При дії гострого стресу організм спрямовує ресурси на підтримання гомеостазу і включає активацію симпатичної ланки регуляції з вивільненням адреналіну, що зумовлює підвищення частоти серцевих скорочень та зміну артеріального тиску [14]. Також отримані нами дані узгоджуються із даними Л. А. Сарафінюк і співавторів, що достовірно вищі показники гемодинаміки, які характеризують роботу лівого шлуночка і потужність енерговитрат на переміщення крові [6], вказують на формування нераціональної адаптації у першокурсників при дії гострого стресу.

На старших курсах спостерігали зниження показників гемодинаміки, що вказувало на підвищення тонуусу парасимпатичної іннервації і вдосконалення координаційних механізмів, які визначають рівень артеріального тиску та інших показників гемодинаміки, як результат розвитку довготривалої адаптації студентів до навчального навантаження. Отримані нами результати узгоджуються із даними науковців, які показали, що тривалий академічний стрес впливає на кардіоваскулярну регуляцію у здорових молодих людей [12], і для жінок з низькою руховою активністю характерні нижчий артеріальний тиск та переважно еукінетичний тип гемодинаміки при дещо вищому периферичному опорі судин та меншій економічності кровообігу [2].

Сучасні дослідження показали, що  $\beta$ -адренергічна вазодилатація компенсує вазоконстрикторні ефекти  $\alpha$ -адренергічної вазоконстрикції, що може сприяти загальному зниженню артеріального тиску у молодих жінок. Підвищення артеріального тиску пов'язане зі зміненою чутливістю  $\alpha$ - та  $\beta$ -адренорецепторів, ендотеліальною дисфункцією, підвищеним судинним опором та ремоделюванням функцій судин [20]. Тому підвищення ЧСС, СТ та ДТ під впливом навчального навантаження можна пояснити розвитком симптоадреналової реакції на стрес через активацію барорецепторного рефлексу, а зниження даних показників свідчить про зменшення серцевого викиду як результат формування компенсаторних реакцій.

Зростання ЗПО пов'язують із значним статичним навантаженням [1]. Можемо припустити, що підвищення ЗПО та ППО під час навчання є результатом алоstaticких змін при тривалих статичних навантаженнях, коли студенти змушені довго сидіти готуючись до академічних занять. Якщо проаналізувати таблиці показників гемодинаміки студенток усіх спеціальностей, то видно, що після проходження практики ЗПО та ППО знизилися при підвищенні ЧСС, СОК та інших гемодинамічних показників, які характеризують роботу серця. Пояснити такі зміни можна тим, що після тривалих статичних навантажень в організмі формуються компенсаторні реакції для підтримки адекватного рівня венозного повернення

крові і належного забезпечення насосної функції серця. Адже, як зазначають дослідники, «статичне навантаження може призвести до зменшення об'єму крові у венозній ділянці великого кола кровообігу» [1]. Такі зміни циркуляторного русла вимагають компенсаторних реакцій, які будуть проявлятися у підвищенні ЧСС і СОК.

### Висновки

Лонгітюдне дослідження показників гемодинаміки у студентів різних спеціальностей показало, що під впливом навчання, яке відрізняється інформаційним навантаженням, формуються адаптивні реакції із різними патернами показників серцево-судинної системи.

На I курсі студентки ІМ характеризувалися неекономічним типом кровообігу з підвищеним ЧСС і ХОК та напруженням адаптаційних механізмів. На IV курсі у них відбулося достовірне покращення показників серцевої діяльності та судинного тону, що свідчило про формування ефективної довготривалої адаптації, тоді як педагогічна практика спричинила лише помірні, переважно індивідуальні зрушення.

Першокурсники ФВ мали ознаки підвищеної систолічної роботи серця і напруження регуляторних механізмів. На старших курсах навчання у них сформувався економічніший тип гемодинаміки з добрими функціональними резервами, а після практики спостерігалася активація серцевої діяльності при збереженні показників гемодинаміки у межах норм.

У жінок ФМ гемодинамічні показники на I курсі навчання відповідали віковим нормам із помірним напруженням адаптації. На IV курсі пристосувальні зміни відбувалися через підвищення судинного тону при зниженні серцевого викиду. Після практики відзначено переорієнтацію регуляції із залученням серцевих механізмів.

У студенток першого курсу ХБ виявили ознаки помірного напруження регуляції при зниженому енергетичному потенціалі. На IV курсі зміни були мінімальними і свідчили про оптимальну довготривалу адаптацію, а після практики зниження артеріального тиску і периферичного опору вказувало на формування компенсаторних пристосувальних реакцій без ознак перевантаження.

1. Бакуновський О. М., Лук'янцева Г. В., Малога С. С., Котляренко Л. Т. Зміни центральної гемодинаміки у період раннього відновлення після різних режимів фізичного навантаження. *Фізіол. журн.*, 2021, Т. 67, № 6. С. 13–20. <https://doi.org/10.15407/fz67.06.013>.
2. Бергтраум Д., Вовканич Л., Свищ Я., Дунець-Лесько А., Крась С. Гендерні особливості центральної гемодинаміки студентів-фізіотерапевтів. *Науковий дискурс у фізичному вихованні і спорті*. 2025. № 1. С. 3–11. <https://doi.org/10.69468/2786-7544-2025-1-1>.
3. Задорожня В., Кучковський О., Ковальова О. Особливості вегетативного статусу й адаптаційні можливості студентської молоді залежно від типу саморегуляції кровообігу. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2020. № 83. С. 83–97. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2020.83.10>.
4. Івасенко А., Шейко В. Показники центральної гемодинаміки на тлі набутої короткозорості. *Актуальні проблеми сучасної медицини: Вісник Української медичної стоматологічної академії*. 2024. Вип. 24 (2). С. 27–30. <https://doi.org/10.31718/2077-1096.24.2.27>.
5. Маліков М. В., Богдановська Н. В., Сватєв А. В. Функціональна діагностика у фізичному вихованні і спорті. Навчальний посібник. Запоріжжя, 2006. 182 с.
6. Сарафінюк Л. А., Лижньова О. В., Качан В. В. Центральна гемодинаміка та прогнозування їх належних величин у футболістів юнацького віку. *Вісник проблем біології і медицини*. 2017. Вип. 3. Том 3 (138). С. 154–159.
7. Шушковська Ю. Ю., Афанасюк О. І., Шмалій В. І. Стрес і діяльність серцево-судинної системи: сучасний стан проблеми (огляд літератури). *Вісник Вінницького національного медичного університету*. 2023. Т. 27, № 3. С. 489–494. [https://doi.org/10.31393/reports-vnmedical-2023-27\(3\)-22](https://doi.org/10.31393/reports-vnmedical-2023-27(3)-22).
8. al'Absi M. Stress and Addiction: When a Robust Stress Response Indicates Resiliency. *Psychosom Med*. 2018. 80 (1). P. 2–16. <https://doi.org/10.1097/PSY.0000000000000520>.
9. Berhtraum D. I., Vovkanych L. S., Svyshch Y. S., Dukh T. I., Dunets-Lesko A. V. The impact of moderate physical loads on central hemodynamics of physical therapy students. *Світ медицини та біології*. 2024. № 2 (88). С. 15–19. <https://doi.org/10.26724/2079-8334-2024-2-88-15-19>.
10. Boylan J. M., Cundiff J. M., Matthews K. A. Socioeconomic Status and Cardiovascular Responses to Standardized Stressors: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Psychosom Med*. 2018. 80 (3). P. 278–293. <https://doi.org/10.1097/PSY.0000000000000561>.
11. Charles R. L., Nixon J. Measuring mental workload using physiological measures: A systematic review. *Appl Ergon*. 2019. 74. P. 221–232. <https://doi.org/10.1016/j.apergo.2018.08.028>. Epub 2018 Sep 13.

12. Fejes I., Ábrahám G., Légrády P. The effect of an exam period as a stress situation on baroreflex sensitivity among healthy university students. *Blood Pressure*. 2020. 29 (3). P. 175–181. <https://doi.org/10.1080/08037051.2019.1710108>.
13. Ginty A. T., Tyra A. T., Young D. A., Brindle R. C., de Rooij S. R., Williams S. E. Cardiovascular reactions to acute psychological stress and academic achievement. *Psychophysiology*. 2022. 59 (10):e14064. <https://doi.org/10.1111/psyp.14064>.
14. Godoy L. D., Rossignoli M. T., Delfino-Pereira P., Garcia-Cairasco, N., de Lima Umeoka, E. H. A comprehensive overview on stress neurobiology: Basic concepts and clinical implications. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2018. 12. P. 127. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00127>.
15. Mahdavi N., Tapak L., Darvishi E., Doosti-Irani A., Shafiee Motlagh M. Unraveling the interplay between mental workload, occupational fatigue, physiological responses and cognitive performance in office workers. *Sci Rep*. 2024. 14 (1). P. 17866. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-68889-4>.
16. Nath S. K., Bhowmik P., Roy S., Pallathadka H. Cardiovascular Responses to Academic Stress in Allied Health Students: A Comprehensive Narrative Review. *Asian Journal of Cardiology Research*. 2025. 8 (1). P. 805–817. <https://doi.org/10.9734/ajcr/2025/v8i1342>.
17. Osborne M. T., Shin L. M., Mehta N. N., Pitman R. K., Fayad Z. A., Tawakol A. Disentangling the Links Between Psychosocial Stress and Cardiovascular Disease. *Circ Cardiovasc Imaging*. 2020. 13 (8):e010931. <https://doi.org/10.1161/CIRCIMAGING.120.010931>.
18. Senn O., Bullerjahn C., Kilchenmann L., von Georgi R. Rhythmic Density Affects Listeners' Emotional Response to Microtiming. *Front. Psychol*. 2017. 8. P. 1709. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.01709>.
19. Sutton N., Martaindale H. M., Uriegas S., Dillard C. C., McAllister J. M. Virtual reality based active shooter training: Added physical stress increases anxiety but not stress biomarkers. *Psychoneuroendocrinology*. 2025. 182. P. 107628. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2025.107628>.
20. Taşkin S. Altered autonomic functions in exam stress: Cardiovascular-pulmonary interactions. *Harran Üniversitesi Tıp Fakültesi Dergisi*. 2021. 18. P. 138–144. <https://dergipark.org.tr/en/download/article-file/1642854>.

## References

1. Bakunovskiy O. M., Lukiantseva H. V., Maliuha S. S., Kotliarenko L. T. Zminy tsentralnoi hemodynamiky u period rannoho vidnovlennia pislia riznykh rezhymiv fizychnoho navantazhennia. *Fiziol. zhurn.*, 2021, T. 67, No 6. S. 13–20. <https://doi.org/10.15407/fz67.06.013>. [in Ukrainian]
2. Berhtraum D., Vovkanych L., Svyshch Ya., Dunets-Lesko A., Kras S. Henderni osoblyvosti tsentralnoi hemodynamiky studentiv-fizioterapevtiv. *Naukovyi dyskurs u fizychnomu vykhovanni i sporti*. 2025. No 1. S. 3–11. <https://doi.org/10.69468/2786-7544-2025-1-1>. [in Ukrainian]
3. Zadorozhnia V., Kuchkovskiy O., Kovalova O. Osoblyvosti vehetatyvnogo statusu y adaptatsiyni mozhlyvosti studentskoi molodi zalezno vid typu samorehuliatcii krovoobihu. *Visnyk Lvivskoho universytetu. Seriiia biolohichna*. 2020. No 83. S. 83–97. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2020.83.10>. [in Ukrainian]
4. Ivasenko A., Sheyko V. Pokaznyky tsentralnoi hemodynamiky na tli nabutoi korotkozorosti. *Aktualni problemy suchasnoi medytsyny: Visnyk Ukrainkoi medychnoi stomatolohichnoi akademii*. 2024. Vyp. 24 (2). C. 27–30. <https://doi.org/10.31718/2077-1096.24.2.27>. [in Ukrainian]
5. Malikov M. V., Bohdanovska N. V., Svatiev A. V. Funktsionalna diahnostyka u fizychnomu vykhovanni i sporti. Navchalnyi posibnyk. Zaporizhzhia, 2006. 182 s. [in Ukrainian]
6. Sarafiniuk L. A., Lyzhnova O. V., Kachan V. V. Tsentralna hemodynamika ta prohnozuvannia ikh nalezhnykh velychyn u futbolistiv iunatskoho viku. *Visnyk problem biolohii i medytsyny*. 2017. Vyp. 3. Tom 3 (138). S. 154–159. [in Ukrainian]
7. Shushkovska Yu. Yu., Afanasiuk O. I., Shmalii V. I. Ctres i diialnist sertsevo-sudynnoi systemy: suchasnyi stan problemy (ohliad literatury). *Visnyk Vinnytskoho natsionalnoho medychnoho universytetu*. 2023. T. 27, No 3. S. 489–494. [https://doi.org/10.31393/reports-vnmedical-2023-27\(3\)-22](https://doi.org/10.31393/reports-vnmedical-2023-27(3)-22). [in Ukrainian]
8. al'Absi M. Stress and Addiction: When a Robust Stress Response Indicates Resiliency. *Psychosom Med*. 2018. 80 (1). P. 2–16. doi: 10.1097/PSY.0000000000000520.
9. Berhtraum D. I., Vovkanych L. S., Svyshch Y. S., Dukh T. I., Dunets-Lesko A. V. The impact of moderate physical loads on central hemodynamics of physical therapy students. *Світ медицини та біології*. 2024. № 2 (88). C. 15–19. <https://doi.org/10.26724/2079-8334-2024-2-88-15-19>.
10. Boylan J. M., Cundiff J. M., Matthews K. A. Socioeconomic Status and Cardiovascular Responses to Standardized Stressors: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Psychosom Med*. 2018. 80 (3). P. 278–293. <https://doi.org/10.1097/PSY.0000000000000561>.
11. Charles R. L., Nixon J. Measuring mental workload using physiological measures: A systematic review. *Appl Ergon*. 2019. 74. P. 221–232. <https://doi.org/10.1016/j.apergo.2018.08.028>. Epub 2018 Sep 13.

12. Fejes I., Ábrahám G., Légrády P. The effect of an exam period as a stress situation on baroreflex sensitivity among healthy university students. *Blood Pressure*. 2020. 29 (3). P. 175–181. <https://doi.org/10.1080/08037051.2019.1710108>.
13. Ginty A. T., Tyra A. T., Young D. A., Brindle R. C., de Rooij S. R., Williams S. E. Cardiovascular reactions to acute psychological stress and academic achievement. *Psychophysiology*. 2022. 59 (10):e14064. <https://doi.org/10.1111/psyp.14064>.
14. Godoy L. D., Rossignoli M. T., Delfino-Pereira P., Garcia-Cairasco, N., de Lima Umeoka, E. H. A comprehensive overview on stress neurobiology: Basic concepts and clinical implications. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2018. 12. P. 127. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00127>.
15. Mahdavi N., Tapak L., Darvishi E., Doosti-Irani A., Shafiee Motlagh M. Unraveling the interplay between mental workload, occupational fatigue, physiological responses and cognitive performance in office workers. *Sci Rep*. 2024. 14 (1). P. 17866. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-68889-4>.
16. Nath S. K., Bhowmik P., Roy S., Pallathadka H. Cardiovascular Responses to Academic Stress in Allied Health Students: A Comprehensive Narrative Review. *Asian Journal of Cardiology Research*. 2025. 8 (1). P. 805–817. <https://doi.org/10.9734/ajcr/2025/v8i1342>.
17. Osborne M. T., Shin L. M., Mehta N. N., Pitman R. K., Fayad Z. A., Tawakol A. Disentangling the Links Between Psychosocial Stress and Cardiovascular Disease. *Circ Cardiovasc Imaging*. 2020. 13 (8):e010931. <https://doi.org/10.1161/CIRCIMAGING.120.010931>.
18. Senn O., Bullerjahn C., Kilchenmann L., von Georgi R. Rhythmic Density Affects Listeners' Emotional Response to Microtiming. *Front. Psychol*. 2017. 8. P. 1709. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.01709>.
19. Sutton N., Martaindale H. M., Uriegas S., Dillard C. C., McAllister J. M. Virtual reality based active shooter training: Added physical stress increases anxiety but not stress biomarkers. *Psychoneuroendocrinology*. 2025. 182. P. 107628. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2025.107628>.
20. Taşkin S. Altered autonomic functions in exam stress: Cardiovascular-pulmonary interactions. *Harran Üniversitesi Tıp Fakültesi Dergisi*. 2021. 18. P. 138–144. <https://dergipark.org.tr/en/download/article-file/1642854>.

*O. V. Hulka*

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

#### THE STATE OF CENTRAL HEMODYNAMICS IN STUDENTS DURING LEARNING (LONGITUDINAL STUDY)

The article examines the characteristics of adaptive cardiovascular responses in female students from various specialties during their training and pedagogical practice under conditions of chronic academic stress. The study involved 125 women from V. Hnatiuk Ternopil National Pedagogical University, specializing in foreign languages (FL, n = 33), physical education (PE, n = 32), physics and mathematics (PM, n = 30), and chemistry and biology (CB, n = 30). This longitudinal study was conducted during the first year, in the fourth year before practice, and after its completion. Heart rate (HR), systolic blood pressure (SBP), and diastolic blood pressure were measured, and integral indicators of central hemodynamics were calculated, including minute blood volume (MBV), stroke volume, cardiac index (CI), total peripheral vascular resistance (TPVR), specific peripheral vascular resistance (SPVR), Robinson index (IR), blood circulation efficiency coefficient (BCEC), and adaptation potential (AP). Statistical analysis was performed using the Shapiro-Wilk test and the nonparametric Wilcoxon test; data are presented as medians and quartiles.

In the first year, all groups exhibited signs of an acute adaptive response, characterized by increases in heart rate (HR), mean blood volume (MBV), and blood cell energy consumption (BCEC), alongside a strain on adaptive potential. Among FL students, the most significant changes during their studies were observed in HR, MBV, cardiac index (CI), and BCEC, all of which significantly decreased by the fourth year ( $p \leq 0.001$ ). This decrease occurred concurrently with increases in total peripheral vascular resistance (TPVR) and systemic peripheral vascular resistance (SPVR) ( $p \leq 0.001$ ), indicating the development of a more economical type of blood circulation. In women studying physical education (PE), the most notable changes included decreases in systolic blood pressure (SBP), pulse pressure, HR, MBV, CI, and arterial pressure (AP) ( $p \leq 0.001$ ). After practical training, there was an increase in HR and MBV, accompanied by a decrease in vascular resistance ( $p \leq 0.001$ ), reflecting the mobilization of functional reserves. Among fourth-year preventive medicine (PM) students, vascular regulatory changes predominated, with increases in TPVR and SPVR and decreases in MBV and CI ( $p \leq 0.001$ ). Following practical training, HR, MBV, and secondary blood volume

increased significantly ( $p \leq 0.001$ ). In female CB students, hemodynamic parameters remained relatively stable throughout training; the most pronounced changes were decreases in HR and CI ( $p \leq 0.01$ ) in the fourth year, and reductions in blood pressure and vascular resistance after practical training ( $p \leq 0.05$ ), indicating optimization of regulatory mechanisms.

The results indicate that the academic workload, which varies across faculties, generates distinct patterns of long-term adaptation in the cardiovascular system. These adaptations are primarily influenced by the differing contributions of cardiac and vascular regulatory mechanisms.

*Key words: cardiovascular system, hemodynamics, educational load, students.*




Надійшла до редакції: 27.11.2025

Прийнята до друку: 15.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

УДК 612.821.2:378.17

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.5

О. В. ГУЛЬКА , В. І. ШЕЙКО , Н. М. ГРАБИК , І. Я. ГРУБАР ,  
В. Г. ОМЕЛЬЯНЕНКО Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027  
E-mail: olhahulka@ukr.net

## **ДИНАМІКА ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНИХ ФУНКЦІЙ СТУДЕНТІВ РІЗНИХ СПЕЦІАЛЬНОСТЕЙ ПІД ЧАС НАВЧАННЯ**

У статті досліджено зміни психофізіологічних функцій студенток різних спеціальностей як прояв функціональної адаптації центральної нервової системи до навчання. Встановлено, що характер динаміки уваги й короткочасної пам'яті має відмінності залежно від специфіки навчального навантаження: у студенток ІМ спостерігали погіршення пам'яті на слова при відносній стабільності уваги; у жінок ФВ навчальне навантаження у поєднанні з руховою активністю сприяло мобілізації процесів уваги та пам'яті; студентки ФМ характеризувалися підвищенням стійкості уваги та вибіркоким зниженням окремих видів пам'яті; у студенток ХБ тривале навчальне навантаження зумовлювало ознаки когнітивної втоми зі зниженням якості уваги при збереженні її обсягу.

*Ключові слова:* психофізіологічні функції, увага, короткочасна пам'ять, навчальний стрес, функціональна адаптація, центральна нервова система, студенти.

Адаптація є фундаментальною властивістю, що забезпечує збереження функціональної цілісності організму в мінливих умовах середовища та реалізується через інтеграцію біологічних, психофізіологічних і поведінкових реакцій. Пристосування до умов навчальної діяльності у вищій школі є складним психофізіологічним процесом, який включає активацію нейроендокринних, вегетативних і когнітивних механізмів регуляції для підтримки функціональної стабільності під впливом академічних вимог [18]. Результатом активації різних рівнів та ланок регуляторних механізмів є розвиток як адаптивних реакцій в організмі, так і дезадаптивні зміни [2].

Адаптивні зміни під впливом навчального навантаження мають прямі наслідки для здоров'я студентів: хронічна активація стрес-реакцій пов'язана з навантаженням на фізіологічні системи, що веде до дисфункцій, втоми та зниження загальної продуктивності [10]. Тривале психофізіологічне напруження зумовлює порушення адаптаційних механізмів, що може бути маркером підвищеного алостатичного навантаження, тобто «зносу» організму під впливом стресів [14].

Згідно з теорією нейровісцеральної інтеграції нейронні мережі мозку, які регулюють автономну функцію, також пов'язані з виконавчою функцією та контролем уваги [15]. Стрес-реакції спричиняють зміни в координації уваги і пам'яті, що відображає зниження ефективності нейронних мереж, відповідальних за обробку інформації, та мобілізацію регуляторних механізмів центральної нервової системи для збереження функціональної стабільності [21]. У цьому аспекті увага виступає механізмом «вибіркового регулювання», що дозволяє організму фільтрувати релевантні стимули та підтримувати продуктивну діяльність у стресових умовах [4].

Психофізіологічна регуляція уваги та пам'яті є частиною механізмів адаптації, які визначають здатність особистості ефективно функціонувати в умовах стресу [19]. Під впливом навчання у здобувачів зростає рівень тривожності та нервово-психічної напруги, що супроводжується зниженням здатності до ефективної концентрації уваги і погіршенням пам'яті [11].



©2025 О. В. Гулька та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

У контексті навчального навантаження особливе значення має взаємодія когнітивних і фізіологічних адаптаційних механізмів. Коли студент стикається з інтенсивним академічним стресом, активуються гомеостатичні реакції, що підтримують ресурсну мобілізацію організму. Проте тривала активація без включення ефективних регуляторних механізмів веде до функціонального перенапруження нервової системи, що проявляється зниженням уваги, пам'яті та погіршенням здоров'я [5].

Чимало дослідників вивчали вплив навчального навантаження на когнітивні функції студентської молоді [1–2, 4–5, 7–12, 16–19, 21]. Проте не в повній мірі розкрита проблема змін психофізіологічних функцій у студентів різних спеціальностей, які становлять зв'язані вибірки, протягом усього періоду навчання. В основі відмінностей прояву уваги та пам'яті лежать особливості активації нейронних мереж та структур мозку, які залежать від ревалентності стимулів специфічної навчальної діяльності.

**Мета** дослідження – охарактеризувати психофізіологічні функції студентів різних спеціальностей на різних етапах навчання.

### Матеріали та методи досліджень

Для оцінки динаміки психофізіологічних функцій у експеримент було залучено 125 студентів (жінок) Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка різних факультетів: іноземних мов (ІМ, n=32), фізичного виховання (ФВ, n=33), фізико-математичного (ФМ, n=30), хіміко-біологічного (ХБ, n=30). Студентки різних спеціальностей обрані через відмінності реалізації психофізіологічних функцій, які залежать від специфіки навчального навантаження.

Для оцінки психофізіологічних функцій визначали властивості уваги та короткочасної пам'яті. Показники уваги отримали за допомогою коректурної таблиці Анфімова: обсяг, стійкість, продуктивність уваги. За методикою відшукування чисел визначали розподіл уваги. Показник її переключення отримали, використовуючи «червоно-чорні» таблиці Шульте [3].

Для дослідження функції пам'яті використовували методику визначення обсягу короткочасної зорової пам'яті на склади, слова, цифри і фігури [3].

Тестування психофізіологічних функцій проводили у дні із найвищим навчальним навантаженням (вівторок, середа, четвер) у першій половині дня – з 9.30 по 12.00 год.

Збір даних щодо властивостей уваги і короткочасної пам'яті проводили тричі: під час навчання жінок на I курсі через місяць після початку навчального року; у тих же студенток на IV курсі через місяць після початку навчального року; ці ж студентки IV курсу пройшли тестування після проходження практики. Отримані результати становили дані зв'язаних вибірок.

Статистичний аналіз отриманих результатів проводили за допомогою програми Statistica 12 (StatSoft Inc., США). Нормальність розподілу визначали за критерієм Шапіро–Уїлка. Показники описували середнім арифметичним та похибкою ( $X \pm m$ ), достовірність відмінностей визначали за t-критерієм Стьюдента. Відмінності між вибірками вважали достовірними за  $p \leq 0,05$ .

### Результати досліджень та їх обговорення

Зміни показників психофізіологічних функцій протягом навчання свідчать про розвиток адаптації під впливом стресових чинників, якими для студентів є специфічні умови навчальної діяльності. Стимули, які постають під час фахової підготовки, вимагають прояву властивостей уваги та пам'яті, які будуть відрізнятися у студентів різних спеціальностей [1].

Як видно з табл. 1, у студенток ІМ під впливом навчання на IV курсі достовірно змінився лише показник пам'яті на слова – зменшився  $p \leq 0,05$ , проте залишився досить високим [3]. Решта показників уваги та пам'яті суттєво не змінилися ( $p \geq 0,05$ ). Така вибіркковість є характерною для мовленнєвого перевантаження і може свідчити про конкуренцію між робочою пам'яттю та довготривалим вербальним кодуванням [9].

Під впливом умов практичної діяльності у дівчат ІМ знизилась стійкість, продуктивність, розподіл уваги та значно зросла кількість допущених помилок ( $p \leq 0,05$ ), при цьому показники пам'яті суттєво не змінилися ( $p \geq 0,05$ ). Це може вказувати на перевищення адаптаційних ресурсів ЦНС та зниження ефективності виконавчого контролю при алоstaticкому навантаженні [20].

Зміни психофізіологічних показників студенток ІМ ( $X \pm m$ ),  $n=32$

Психофізіологічні функції		1 курс	4 курс до пед. практики	4 курс після пед. практики
увага	обсяг, знаків	778±21,2	792±26,1	777±21,1
	стійкість, %	0,93±0,008	0,94±0,009	0,89±0,015 ♦
	продуктивність, знаків	726±21,0	747±25,0	687±18,9 ♦
	к-сть помилок, знаків	10,1±1,2	8,7±1,2	17,4±2,4 ♦
	розподіл, знаків	19,5± 0,6	19,7±0,6	17,6±0,6 ♦
	переключення, с	241,2±7,3	244,8 ±8,3	252±11,8
пам'ять	на склади	5,1±0,22	4,4±0,30	4,7±0,29
	на слова	7,9±0,16*	7,2±0,17*	7,3±0,27
	на цифри	5,6±0,31	5,8±0,26	5,6±0,33
	на фігури	6,3±0,18	6,1±0,29	5,9±0,21

Примітки: \* – статистично достовірні відмінності показників на I та IV курсі при  $p \leq 0,05$  (t-критерій Стьюдента); ♦ – статистично достовірні відмінності показників на IV курсі до практики та після практики при  $p \leq 0,05$  (t-критерій Стьюдента).

Студентки факультету фізичного виховання мали найменші показники психофізіологічних функцій серед досліджуваних (табл. 2). Покращення властивостей уваги та пам'яті на старших курсах підтверджує позитивний вплив систематичної рухової активності на когнітивні функції [16].

Таблиця 2

Зміни психофізіологічних показників студентів ФВ ( $X \pm m$ ),  $n=32$

Психофізіологічні функції		1 курс	4 курс до пед. практики	4 курс після пед. практики
увага	обсяг, знаків	662±36,9	882±16,3*	767± 23,5 ♦
	стійкість, %	0,91±0,013	0,92± 0,011	0,95± 0,004 ♦
	продуктивність, знаків	596± 33,8	806± 12,9*	693± 23,9 ♦
	к-сть помилок, знаків	11,9± 1,6	10,0± 1,02	6,8± 0,65 ♦
	розподіл, знаків	18,2±0,51	21,2±0,38 *	20,0±0,45 ♦
	переключення, с	302,1±7,8	252± 11,5 *	277±9,27 ♦
пам'ять	на склади	2,6±0,21	5,5±0,24 *	5,1±0,39
	на слова	6,6±0,24	9,1±0,11*	7,5±0,24 ♦
	на цифри	5,2±0,26	7,6±0,30*	5,9±0,27 ♦
	на фігури	5,2±0,12	6,7±0,22*	5,9±0,31 ♦

Примітки: \* – статистично достовірні відмінності показників на I та IV курсі при  $p \leq 0,05$  (t-критерій Стьюдента); ♦ – статистично достовірні відмінності показників на IV курсі до практики та після практики при  $p \leq 0,05$  (t-критерій Стьюдента).

Зростання обсягу, стійкості, продуктивності, розподілу та переключення уваги на IV курсі ( $p \leq 0,05$ ) при незмінності кількості допущених помилок ( $p \geq 0,05$ ) свідчило про адаптаційне підсилення психофізіологічних функцій на тлі розвитку втоми. Значне покращення пам'яті за всіма показниками ( $p \leq 0,05$ ) характеризувало ефективну мнемічну адаптацію при систематичній руховій активності [17].

Після педагогічної практики увага погіршилась (знизилися обсяг, продуктивність, розподіл), але при цьому кількість помилок істотно зменшилась ( $p \leq 0,05$ ), покращився час переключення уваги ( $p \leq 0,05$ ). Це може свідчити про тимчасове функціональне перенавантаження нервової системи без критичного погіршення для успішного виконання завдань. Це узгоджується з даними про ефекти хронічного стресу на когнітивні процеси: тривалий стрес поступово призводить до зниження продуктивності уваги, проте сприяє частковій мобілізації функціональних ресурсів для підтримки оптимального стану організму [9, 22]. Показники пам'яті на слова, цифри, фігури знизилися ( $p \leq 0,05$ ), що може бути наслідком впливу стресу на мнемічні процеси, коли тривале навантаження тимчасово пригнічує здатність ефективно закріплювати й відтворювати інформацію [6, 22].

Зміни показників психофізіологічних функцій студентів ФМ ( $X \pm m$ ),  $n=30$

Психофізіологічні функції		1 курс	4 курс до пед. практики	4 курс після пед. практики
увага	обсяг, знаків	746±26,4	750±28,5	844±24,1 ♦
	стійкість, %	0,94±0,012	0,96±0,004*	0,97±0,003
	продуктивність, знаків	691±28,0	724±28,6	818±24,2 ♦
	к-сть помилок, знаків	10,7±1,4	5,6±0,64 *	4,8±0,52
	розподіл, знаків	20,2±0,39	20,6±0,58	21,0±0,47
	переключення, с	246,6±7,91	272,7±6,9 *	272,2±5,9
пам'ять	на склади	4,0±0,23	3,6±0,25	4,4±0,20 ♦
	на слова	7,3±0,36	6,6±0,19	6,8±0,18
	на цифри	6,3±0,42	5,4±0,17 *	6,6±0,17 ♦
	на фігури	7,6±0,28	5,8±0,33 *	6,5±0,26

Примітки: \* – статистично достовірні відмінності показників на I та IV курсі при  $p \leq 0,05$  (t-критерій Стьюдента); ♦ – статистично достовірні відмінності показників на IV курсі до практики та після практики при  $p \leq 0,05$  (t-критерій Стьюдента).

У студенток ФМ (табл. 3) на 4-му році навчання відзначали покращення стійкості уваги ( $p \leq 0,05$ ) та зменшення кількості помилок ( $p \leq 0,05$ ), що свідчить про формування високого рівня когнітивного контролю. Водночас збільшення часу переключення уваги ( $p \leq 0,05$ ) може вказувати на зростання когнітивної ригідності, характерної для осіб із домінуванням аналітичного стилю мислення [12]. Динаміка пам'яті досліджуваних осіб характеризувалася зниженням на IV курсі навчання, особливо щодо цифрового та просторово-зорового матеріалу ( $p \leq 0,05$ ). Проявляється функціональна вибірковість при високому рівні уваги, погіршується специфічні види робочої пам'яті [6, 22].

Після практики спостерігали достовірне підвищення обсягу та продуктивності уваги ( $p \leq 0,05$ ) разом із зростанням мнемічних властивостей – покращилась пам'ять на склади та цифри ( $p \leq 0,05$ ). Це узгоджується з сучасними уявленнями, що інтенсивна когнітивна діяльність сприяє нейропластичним адаптаціям фронтально-тім'яної зони. [7].

Згідно з даними табл. 4 студенти ХБ характеризувалися відносною стабільністю досліджуваних психофізіологічних функцій ( $p \geq 0,05$ ), які були досить високими [3]. Можемо сказати, що навчальне навантаження для студенток даної спеціальності відповідало їх очікуванням та не викликало стресових психофізіологічних реакцій.

Таблиця 4

Зміни показників психофізіологічних функцій студентів ХБ ( $X \pm m$ ),  $n=30$

Психофізіологічні функції		1 курс	4 курс до пед. практики	4 курс після пед. практики
увага	обсяг, знаків	821±24,1	824±27,8 ♦	936±37,2 ♦
	стійкість, %	0,94±0,007	0,92±0,012 ♦	0,86±0,003 ♦
	продуктивність, знаків	770±22,6	753±24,7	783±26,7
	к-сть помилок, знаків	10,3±1,3	10,3±1,09 ♦	21,7±3,59 ♦
	розподіл, знаків	20,5±0,64	20,5±0,47	20,5±0,52
	переключення, с	255,4±5,91	237,9±8,13	250,6±8,2
пам'ять	на склади	4,2±0,30	3,9±0,33	3,7±0,33
	на слова	7,4±0,32	6,9±0,27	6,4±0,35
	на цифри	6,6±0,28	6,4±0,26	5,7±0,39
	на фігури	6,7±0,32	6,1±0,25	6,2±0,19

Примітки: \* – статистично достовірні відмінності показників на I та IV курсі при  $p \leq 0,05$  (t-критерій Стьюдента); ♦ – статистично достовірні відмінності показників на IV курсі до практики та після практики при  $p \leq 0,05$  (t-критерій Стьюдента).

Після практики підвищився обсяг уваги ( $p \leq 0,05$ ), проте суттєво знизилася стійкість та удвічі зросла кількість допущених помилок ( $p \leq 0,05$ ), що свідчить про розвиток втоми та зниження концентрації уваги при перенапруженні корково-лімбічних регуляторних механізмів. Це може бути пояснено як прояв інформаційного перенасичення, коли система утримує багато стимулів, але втрачає контроль якості [2, 10].

Функціональна адаптація ЦНС до стресових навчальних впливів має двоякий характер: короточасний стрес може стимулювати когнітивну активність, тоді як тривалий або надмірний стрес призводить до зниження когнітивних показників, зокрема порушення пам'яті та уваги [13, 22]. Цей феномен узгоджується з відомим законом Yerkes-Dodson, згідно з яким оптимальний рівень збудження сприяє продуктивності, але при перевищенні цього рівня збудження когнітивні функції знижуються [8].

Отримані нами результати підтверджують дослідження науковців, що при високому рівні збудження увага зосереджується на підмножині інформації, а не на події в цілому [23]. Посилення стресу зумовлювало підвищення стійкості уваги при зниженні її обсягу під час навчання у студенток ФМ та практично-прикладної діяльності у студенток ФВ.

Науковцями показано, що стресова індукція спонукає кращому запам'ятовуванню предметів релевантних до стресора [22]. Тобто стрес під час навчання допомагає запам'ятовувати специфічні події. У нашому дослідженні такими релевантними стимулами виступають: мовленева діяльність для ІМ, висока рухова активність для ФВ, аналітична робота з цифрами та символами – ФМ, лабораторно-прикладна діяльність – ХБ. Погіршення видів пам'яті на специфічні для кожної спеціальності символи свідчить про посилення стресовості. Збільшення тривалості впливу стресорів викликають довгострокові зміни гіпокампу, що підвищує реактивність на стрес [23].

З позицій теорії нейровісцеральної інтеграції, виявлені зміни уваги та пам'яті відображають порушення узгодженої роботи фронтальних відділів кори, таламічних структур і нейромодуляторних систем, що забезпечують когнітивний контроль та адаптивну поведінку [6, 15].

### Висновки

Динаміка психофізіологічних показників у студенток ІМ свідчила про формування вибіркового механізму адаптації до навчального навантаження. Зміни пам'яті на слова ( $p \leq 0,05$ ) при незмінності інших функцій відображали перерозподіл когнітивних ресурсів за стресових впливів навчальної діяльності. Умови педагогічної практики супроводжувалися погіршенням параметрів уваги ( $p \leq 0,05$ ), що може бути ознакою зниження ефективності регуляторних механізмів при підвищеному психоемоційному навантаженні.

У жінок ФВ простежувалася позитивна динаміка когнітивних функцій у процесі професійної підготовки, що, ймовірно, пов'язано з регулярною руховою активністю. До 4-го року навчання у них сформувалася ефективна психофізіологічна адаптація, яка проявилася у підвищенні функцій уваги та пам'яті ( $p \leq 0,05$ ). Після проходження педагогічної практики спостерігали зниження показників обсягу, продуктивності розподілу уваги та пам'яті ( $p \leq 0,05$ ) при покращенні стійкості, переключенні уваги та зменшенні кількості помилок ( $p \leq 0,05$ ), що вказувало на розвиток втоми без втрати когнітивного контролю.

Динаміка психофізіологічних показників студенток ФМ характеризувалася поступовим підвищенням ефективності контролю пізнавальної діяльності, що проявлялося у зростанні стійкості уваги та зменшенні кількості помилок ( $p \leq 0,05$ ). Збільшення часу переключення уваги ( $p \leq 0,05$ ) свідчило про розвиток когнітивної ригідності, характерної для аналітичного стилю мислення. Після педагогічної практики фіксували покращення обсягу та продуктивності уваги ( $p \leq 0,05$ ), пам'яті на склади та цифри ( $p \leq 0,05$ ), що свідчить про розвиток адаптації.

Функціональні характеристики уваги та пам'яті протягом навчання залишалися відносно стабільними ( $p \geq 0,05$ ). Після педагогічної практики спостерігали зростання обсягу уваги на тлі зниження її стійкості та різкого збільшення кількості помилок ( $p \leq 0,05$ ), що свідчить про розвиток втоми та зниження ефективності механізмів когнітивного контролю за умов інтенсивного інформаційного навантаження.

Таким чином, психофізіологічні функції виступають важливим регуляторним механізмом адаптації організму студентів до навчального навантаження, а їх динаміку можна розглядати як об'єктивний маркер функціонального стану ЦНС та ризику дезадаптації.

1. Гулька О. В. Психофізіологічні зміни в організмі студентів під впливом навчального навантаження. *Вісник Черкаського університету. Серія: Біологічні науки*. 2018. № 1. С. 17–24.
2. Пундев В. В. Динаміка впливу інформаційного стресу на здобувачів вищої освіти. *Ментальне здоров'я*. 2024. № 1. С. 62–70. <https://doi.org/10.32782/3041-2005/2024-1-10>.
3. Ровний А. С., Лизогуб В. С. Психосенсорні механізми управління рухами спортсменів. Харків: ХНАДУ. 2016. 359 с.
4. Соловійова С. Т., Максименко О. В., Літвін В. І., Цикало Б. М. Вплив стресу на когнітивні функції. *Topical aspects of modern scientific research : Proceedings of the 9th International scientific and practical conference, Tokyo, Japan, 16–18 May, 2024*. Токуо, 2024. Р. 211–216.
5. Хатунцев О. О., Расторгуєва І. С. Адаптація та фізіологічні резерви організму людини. *Теоретичні та прикладні аспекти фундаментальних медико-біологічних наук : матеріали Всеукраїнської студентської науково-практичної конференції*. (м. Львів, 18 травня 2023 р.). Львів : Видавництво Львівської політехніки, 2023. С. 120–124.
6. Agorastos A., Chrousos G. P. The neuroendocrinology of stress: the stress-related continuum of chronic disease development. *Mol Psychiatry*. 2022. 27 (1). P. 502–13. <https://doi.org/10.1038/s41380-021-01224-9>.
7. al'Absi M. Stress and Addiction: When a Robust Stress Response Indicates Resiliency. *Psychosom Med*. 2018. 80 (1) P. 2–16. <https://doi.org/10.1097/PSY.0000000000000520>.
8. Almarzouki A. F. Stress, working memory, and academic performance: a neuroscience perspective. *Stress*. 2024. 27 (1). <https://doi.org/10.1080/10253890.2024.2364333>.
9. Benítez-Agudelo J. C., Restrepo D., Navarro-Jimenez E., Clemente-Suárez J. V. Longitudinal effects of stress in an academic context on psychological well-being, physiological markers, health behaviors, and academic performance in university students. *BMC Psychology*. 2025. 13 (753). <https://link.springer.com/article/10.1186/s40359-025-03041-z>.
10. Brata W.W.W., Susanto H., Zubaidah S. Theoretical underpinnings and future research on academic stress in biological and educational perspectives. *Humanit Soc Sci Commun*. 2025. 12. 146. <https://doi.org/10.1057/s41599-025-04484-w>.
11. Córdova A., Caballero-García A., Drobnic F., Roche E., Noriega D. C. Influence of Stress and Emotions in the Learning Process: The Example of COVID-19 on University Students: A Narrative Review. *Healthcare (Basel)*. 2023. 11 (12):1787. <https://doi.org/10.3390/healthcare11121787>.
12. Ivanova I. Psychological characteristics of thinking style of youth students. *Humanities Studios: Pedagogy, Psychology, Philosophy*, 2023. 11 (1). P. 135–148. [https://doi.org/10.31548/hspedagog14\(1\).2023.135-148](https://doi.org/10.31548/hspedagog14(1).2023.135-148).
13. Goldfarb E. V. Enhancing memory with stress: Progress, challenges, and opportunities. *Brain Cogn*. 2019. 133 P. 94–105. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2018.11.009>.
14. Guidi J., Lucente M., Sonino N., Fava G. A. Allostatic Load and Its Impact on Health: A Systematic Review. *Psychother Psychosom*. 2021. 90 (1). P. 11-27. <https://doi.org/10.1159/000510696>.
15. Jennings J. R., Allen B., Gianaros P. J., Thayer J. F., Manuck S. B. Focusing neurovisceral integration: cognition, heart rate variability, and cerebral blood flow. *Psychophysiology*. 2015. 52 (2). P. 214–224. <https://doi.org/10.1111/psyp.12319>.
16. Kekäläinen T., Luchetti M., Terracciano A. et al. Physical activity and cognitive function: moment-to-moment and day-to-day associations. *Int J Behav Nutr Phys Act* 2023. 20. 137. <https://doi.org/10.1186/s12966-023-01536-9>.
17. Kong S., Qiu L., Su, Y. Mindfulness, cognitive load, and performance: examining the interplay of stress and self-regulation in physical education. *BMC Psychol* . 2025. 13 (518). <https://doi.org/10.1186/s40359-025-02794-x>.
18. Lindsay G. W. Attention in Psychology, Neuroscience, and Machine Learning. *Front Comput Neurosci*. 2020. 14 (29). <https://doi.org/10.3389/fncom.2020.00029>.
19. Marakushin D., Chernobay L., Vasylieva O., Morozov O., Korobchanskij P. Brain integrated activity in medical students under conditions of adaptation to psychoemotional stress. *Georgian Medical News*. 2019. 3 (288). P. 135–139.
20. McEwen B. S. Stress, adaptation, and disease: Allostasis and allostatic load. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2016. 840 (1). P. 33–44.
21. Oliveira Silva G, Carneiro P. R. C, Aredes N. D. A, Nascimento L. R. Determinants of academic adaptation and quality of life of university students in the Brazilian Amazon region. *Front. Educ*. 2025. 10:1530882. <https://doi.org/10.3389/feduc.2025.1530882>.
22. Shields G. S., Sazma M., McCullough A. C., & Yonelinas A. P. The effects of stress on memory: A meta-analysis and integrative review. *Psychological Bulletin*. 2017. 143. P. 636–675. <https://doi.org/10.1037/bul0000100>.
23. Thomas A. K., Wulff A. N. What the Acute Stress Response Suggests about Memory. *Top Cogn Sci*. 2024. 16 (4). P. 691–706. <https://doi.org/10.1111/tops.12664>.

References

1. Hulka O. V. Psykhofiziologichni zminy v orhanizmi studentiv pid vplyvom navchalnoho navantazhennia. *Visnyk Cherkaskoho universytetu. Serii: Biologichni nauky*. 2018. No 1. S. 17–24. [in Ukrainian]
2. Pundiev V. V. Dynamika vplyvu informatsiynoho stresu na здобувачив vyshchoi osvity. *Mentalne zdorovia*. 2024. No 1. S. 62–70. <https://doi.org/10.32782/3041-2005/2024-1-10>. [in Ukrainian]
3. Rovnyi A. S., Lyzohub V. S. Psykhosensorni mekhanizmy upravlinnia rukhamy sportsmeniv. Kharkiv: KhNADU. 2016. 359 s. [in Ukrainian]
4. Soloviova Ie. T., Maksymenko O. V., Litvin V. I., Tsykalo B. M. Vplyv stresu na kohnityvni funktsii. *Topical aspects of modern scientific research : Proceedings of the 9th International scientific and practical conference*, Tokyo, Japan, 16–18 May, 2024. Tokyo, 2024. P. 211–216. [in Ukrainian]
5. Khatuntsev O. O., Rastorhuieva I. S. Adaptatsiia ta fiziologichni rezervy orhanizmu liudyny. *Teoretychni ta prykladni aspekty fundamentalnykh medyko-biologichnykh nauk : materialy Vseukrainskoi studentskoi naukovo-praktychnoi konferentsii*. (m. L'viv, 18 travnia 2023 r.). Lviv : Vydavnytstvo Lvivskoi politekhniki, 2023. S. 120–124. [in Ukrainian]
6. Agorastos A., Chrousos G. P. The neuroendocrinology of stress: the stress-related continuum of chronic disease development. *Mol Psychiatry*. 2022. 27 (1). P. 502–13. <https://doi.org/10.1038/s41380-021-01224-9>.
7. al'Absi M. Stress and Addiction: When a Robust Stress Response Indicates Resiliency. *Psychosom Med*. 2018. 80 (1) P. 2–16. <https://doi.org/10.1097/PSY.0000000000000520>.
8. Almarzouki A. F. Stress, working memory, and academic performance: a neuroscience perspective. *Stress*. 2024. 27 (1). <https://doi.org/10.1080/10253890.2024.2364333>.
9. Benítez-Agudelo J. C., Restrepo D., Navarro-Jimenez E., Clemente-Suárez J. V. Longitudinal effects of stress in an academic context on psychological well-being, physiological markers, health behaviors, and academic performance in university students. *BMC Psychology*. 2025. 13 (753). <https://link.springer.com/article/10.1186/s40359-025-03041-z>.
10. Brata W.W.W., Susanto H., Zubaidah S. Theoretical underpinnings and future research on academic stress in biological and educational perspectives. *Humanit Soc Sci Commun*. 2025. 12. 146. <https://doi.org/10.1057/s41599-025-04484-w>.
11. Córdova A., Caballero-García A., Drobnic F., Roche E., Noriega D. C. Influence of Stress and Emotions in the Learning Process: The Example of COVID-19 on University Students: A Narrative Review. *Healthcare (Basel)*. 2023. 11 (12):1787. <https://doi.org/10.3390/healthcare11121787>.
12. Ivanova I. Psychological characteristics of thinking style of youth students. *Humanities Studios: Pedagogy, Psychology, Philosophy*, 2023. 11 (1). P. 135–148. [https://doi.org/10.31548/hspedagog14\(1\).2023.135-148](https://doi.org/10.31548/hspedagog14(1).2023.135-148).
13. Goldfarb E. V. Enhancing memory with stress: Progress, challenges, and opportunities. *Brain Cogn*. 2019. 133 P. 94–105. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2018.11.009>.
14. Guidi J., Lucente M., Sonino N., Fava G. A. Allostatic Load and Its Impact on Health: A Systematic Review. *Psychother Psychosom*. 2021. 90 (1). P. 11–27. <https://doi.org/10.1159/000510696>.
15. Jennings J. R., Allen B., Gianaros P. J., Thayer J. F., Manuck S. B. Focusing neurovisceral integration: cognition, heart rate variability, and cerebral blood flow. *Psychophysiology*. 2015. 52 (2). P. 214–224. <https://doi.org/10.1111/psyp.12319>.
16. Kekäläinen T., Luchetti M., Terracciano A. et al. Physical activity and cognitive function: moment-to-moment and day-to-day associations. *Int J Behav Nutr Phys Act* 2023. 20. 137. <https://doi.org/10.1186/s12966-023-01536-9>.
17. Kong S., Qiu L., Su, Y. Mindfulness, cognitive load, and performance: examining the interplay of stress and self-regulation in physical education. *BMC Psychol* . 2025. 13 (518). <https://doi.org/10.1186/s40359-025-02794-x>.
18. Lindsay G. W. Attention in Psychology, Neuroscience, and Machine Learning. *Front Comput Neurosci*. 2020. 14 (29). <https://doi.org/10.3389/fncom.2020.00029>.
19. Marakushin D., Chernobay L., Vasylieva O., Morozov O., Korobchanskij P. Brain integrated activity in medical students under conditions of adaptation to psychoemotional stress. *Georgian Medical News*. 2019. 3 (288). P. 135–139.
20. McEwen B. S. Stress, adaptation, and disease: Allostasis and allostatic load. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2016. 840 (1). P. 33–44.
21. Oliveira Silva G, Carneiro P. R. C, Aredes N. D. A, Nascimento L. R. Determinants of academic adaptation and quality of life of university students in the Brazilian Amazon region. *Front. Educ*. 2025. 10:1530882. <https://doi.org/10.3389/educ.2025.1530882>.
22. Shields G. S., Sazma M., McCullough A. C., & Yonelinas A. P. The effects of stress on memory: A meta-analysis and integrative review. *Psychological Bulletin*. 2017. 143. P. 636–675. <https://doi.org/10.1037/bul0000100>.
23. Thomas A. K., Wulff A. N. What the Acute Stress Response Suggests about Memory. *Top Cogn Sci*. 2024. 16 (4). P. 691–706. <https://doi.org/10.1111/tops.12664>.

*O. V. Hulka, V. I. Sheiko, N. M. Grabik, I. Ya. Hrubar, V. H. Omelyanenko*

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

**DYNAMICS OF PSYCHOPHYSIOLOGICAL FUNCTIONS OF STUDENTS OF DIFFERENT SPECIALTIES DURING THE EDUCATIONAL PROCESS**

This article examines the dynamics of psychophysiological functions in female students across various specialties as manifestations of functional adaptation of the central nervous system to educational stress. The relevance stems from the increasing intensity of academic demands in higher education, which act as chronic stressors and lead to both adaptive and maladaptive changes in cognitive regulation. It was found that changes in attention and short-term memory are not uniform but vary depending on the professional training profile and the specific nature of the educational activities.

The study involved 125 female students from Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, representing four faculties: Foreign Languages (FL), Physical Education (PE), Physics and Mathematics (PM), and Chemistry and Biology (CB). Psychophysiological assessment was conducted at three stages: during the first year of study, in the fourth year before pedagogical practice, and in the fourth year after practice. Attention properties—including volume, stability, productivity, distribution, switching, and number of errors—were evaluated using Anfimov's correction tables, number-search tasks, and Schulte tables. Short-term visual memory for syllables, words, digits, and figures was assessed using standardized methods.

The results demonstrated that educational stress exerts a dual effect on cognitive functions. In students studying foreign languages (FL), learning stress predominantly affected verbal memory processes ( $p \leq 0.05$ ), while attention indicators remained relatively stable, indicating a selective redistribution of cognitive resources under linguistic load. In students of physical education (PE), moderate educational stress combined with systematic motor activity promoted a general mobilization of attention and memory ( $p \leq 0.05$ ), reflecting effective psychophysiological adaptation supported by regular physical activity. Students of project management (PM) were characterized by increased stability of attention and reduced error rates, suggesting high cognitive control ( $p \leq 0.05$ ); however, this was accompanied by selective declines in certain types of short-term memory ( $p \leq 0.05$ ), indicating functional specialization and cognitive rigidity associated with analytical thinking. In students of computer science and business (CB), prolonged academic load led to signs of cognitive fatigue, manifested by reduced quality of attention control ( $p \leq 0.05$ ) despite preservation or even an increase in attention volume ( $p \leq 0.05$ ).

Pedagogical practice served as an additional stressor, intensifying psychophysiological load and revealing the limits of adaptive mechanisms. Short-term stress contributed to the mobilization of cognitive resources and improved certain attention parameters, whereas prolonged or excessive stress was associated with decreased attention and memory efficiency, an increased number of errors, and signs of mental fatigue. These findings align with the concept of allostatic load, which posits that optimal levels of activation enhance performance, while excessive activation leads to cognitive decline.

In conclusion, psychophysiological functions serve as sensitive indicators of the central nervous system's functional adaptation to educational stress. Their dynamics reflect both the specificity of professional training and the balance between adaptive mobilization and cognitive fatigue, which can be considered objective markers of functional state and potential risk of maladaptation in students.

*Keywords: psychophysiological functions, attention, short-term memory, educational stress, functional adaptation, students.*

Надійшла до редакції: 26.11.2025

Прийнята до друку: 18.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

<sup>1</sup>Н. О. КОЗАЧУК , <sup>2</sup>О. А. СКУРІДІН <sup>1</sup>Волинський національний університет імені Лесі Українки  
вул. Банкова, 9, корпус С, Луцьк, 43025<sup>2</sup>Київський професійний коледж з посиленою військовою та фізичною підготовкою  
бульв. Шевченка, 56, Київ, 01032  
E-mail: Kozachuk.Nataliya@vnu.edu.ua

## ІНТЕГРАТИВНІ ГЕМОДИНАМІЧНІ ІНДЕКСИ У СТУДЕНТІВ З РІЗНОЮ СТАТУРОЮ

Сучасний розвиток фізіологічної, медичної та педагогічної науки характеризується підвищенням науковим інтересом до вивчення співвідношення загальної та локальної конституцій організму людини, що створює фундамент для прогнозування перебігу реактивних процесів, які протікають у будь-якій біологічній системі, зокрема і в людському організмі. Серед фізіологічних показників ССС (серцево-судинної системи) особливе місце посідають показники центральної гемодинаміки та інтегративні гемодинамічні індекси, які характеризують ступінь та рівень адаптаційно-компенсаторних реакцій цілісного організму.

Метою нашого дослідження стало вивчення показників інтегративних гемодинамічних індексів у представників різних соматотипів (конституцій тіла).

У дослідженні взяла участь група волонтерів – 150 чоловік, які були студентами Київського професійного коледжу з посиленою військовою та фізичною підготовкою (80 студентів), Волинського національного університету імені Лесі Українки (70 студентів), середній вік учасників становив  $19,2 \pm 1,8$  років. Визначення типів статури студентів здійснювали на основі антропометричних обстежень і виділяли наступні типи: дігестивного, м'язового, торакального, астеноїдного. У процесі виконання роботи студенти, які мають астеноїдний і торакальний типи статури, були об'єднані в одну групу. У результаті цього всі дослідження проводили з урахуванням розподілу волонтерів на три категорії: астено-торакального (56 осіб, що становить 37 % від загального числа волонтерів), м'язовий тип (46 осіб, що становить 31 %) і дігестивний тип (48 осіб, що становить 32 %).

Представники м'язового типу статури характеризувалися мінімальними значеннями ЧСС, САТ, ДАТ та ПАТ, що може вказувати на ознаки високих резервних можливостей до впливу ендогенних та екзогенних факторів середовища. Показники інтегративних гемодинамічних індексів вказують на наявність функціонально-фізіологічного напруження в діяльності ССС та зниженні адаптаційних можливостей у представників дігестивного соматотипу.

Представники дігестивного соматотипу мають менші адаптаційні резерви в порівнянні з представниками астено-торакального та м'язового типу статури.

*Ключові слова:* ЧСС, артеріальний тиск, СОК, ХОК, інтегративні гемодинамічні індекси.

Сучасний розвиток фізіологічної, медичної та педагогічної наук характеризується підвищенням науковим інтересом до вивчення співвідношення загальної та локальної конституцій організму людини, що створює фундамент для прогнозування перебіг реактивних процесів, які протікають у будь-якій біологічній системі, зокрема і в людському організмі органів [7–11].

Наукова зацікавленість до вивчення конституціональних особливостей людини обумовлена її зв'язком з різноманітними реакціями цілісного організму на вплив ендогенних та екзогенних факторів середовища. Взаємозв'язок конституціональних характеристик і здоров'я є однією з головних сторін конституціології [7–11].



Дослідження складових морфофункціонального розвитку та функціонально-фізіологічних властивостей у представників різної статури створюють основу для технологій та методів диференціального підходу в оцінці адаптаційних резервів та механізмів людського організму [7–12]. Саме показники серцево-судинної системи є маркером, який визначає рівень адаптаційних резервів та ступінь активації компенсаторних механізмів. Серед фізіологічних показників ССС (серцево-судинної системи) особливе місце посідають показники центральної гемодинаміки та інтегративні гемодинамічні індекси, які і характеризують ступінь та рівень адаптаційно-компенсаторних реакцій цілісного організму [4, 7, 10, 11].

**Метою** нашого дослідження стало вивчення показників інтегративних гемодинамічних індексів у представників різних соматотипів (конституцій тіла).

### Матеріали та методи досліджень

У дослідженні взяла участь група волонтерів зі 150 осіб, які були студентами Київського професійного коледжу з посиленою військовою та фізичною підготовкою (80 студентів), Волинського національного університету імені Лесі Українки (70 студентів), середній вік учасників становив  $19,2 \pm 1,8$  років. Усі волонтери дали письмову згоду на участь у дослідженні.

Визначали наступні інтегративні гемодинамічні індекси: коефіцієнт економичності кровообігу (КЕК), індекс Робінсона (ІР), загальний периферійний опір судин (ЗПО). Для визначення згаданих індексів проводили вимірювання частота серцевих скорочень (ЧСС), артеріальний тиск (систоличний та діастолічний), пульсовий тиск (ПАТ або ПТ), середній артеріальний тиск, систолічний об'єм крові (СОК), хвилинний об'єм крові (ХОК) [2, 5, 6].

Таблиця 1

Оцінка функціональних резервів серцево-судинної системи за індексом Робінсона [5]

Індекс	Оцінка стану	
69 і менше	Відмінне	Функціональні резерви серцево-судинної системи у відмінній формі
70–84	Хороше	Функціональні резерви серцево-судинної системи в нормі
85–94	Середнє	Можна говорити про недостатність функціональних можливостей серцево-судинної системи
95–110	Погане	Є ознаки порушення регуляції діяльності серцево-судинної системи
111 і більше	Дуже погане	Регуляція діяльності серцево-судинної системи порушена

Визначення типів статури студентів здійснювалося на основі антропометричних обстежень і виділяли дигестивний, м'язовий, торакальний, астеноїдний типи [8].

У процесі виконання роботи студенти, які мають астеноїдний і торакальний типи статури, були об'єднані в одну групу. У результаті цього всі дослідження проводилися з урахуванням розподілу волонтерів на три категорії: астено-торакального, м'язового і дигестивного типу статури.

У процесі дослідження використовували загальноприйняті параметричні та непараметричні методи статистичного аналізу. При статистичній обробці використані комп'ютерні програми Microsoft Excel і STATISTICA.

Роботу виконували у відповідності до біоетичних норм з дотриманням відповідних принципів Гельсінської декларації прав людини, Конвенції ради Європи про права людини і біомедицини та відповідних законів України [1, 3].

### Результати досліджень та їх обговорення

Спираючись на антропологічні дослідження, волонтерів було поділено на три групи: астено-торакальний тип статури (56 осіб, що становить 37 % від загального числа волонтерів), м'язовий тип (46 осіб, що становить 31 %) і дигестивний тип (48 осіб, що становить 32 %). У кожній групі було проведено вимірювання показників центральної гемодинаміки та проведено обрахунок інтегративних гемодинамічних індексів. Результати наших досліджень представлені в таблиці 2.

Достовірно більші значення ЧСС були у представників астено-торакального соматотипу в порівнянні з представниками м'язового та дигестивного типів. Величина САТ у представників дигестивного типу була достовірно більшою в порівнянні з представниками інших соматотипів. Значення ДАТ у представників різних соматотипів не мали вірогідної різниці. Представники дигестивного соматотипу мали достовірно більше значення ПАТ в порівнянні з астено-торакальним та м'язовим соматотипами.

Показники інтегративних гемодинамічних індексів центральної гемодинаміки студентів різних типів статури

Показники	Типи статури		
	Астено-торакальний (n=56)	М'язовий (n=46)	Дигестивний (n=48)
ЧСС, уд/хв	87,9±2,8	76,2±1,8*	78,1±1,8*
САТ, мм рт.ст.	114,9±4,6	107,9±2,5	126,5±2,7*
ДАТ, мм рт.ст.	75,18±3,54	71,4±1,8	75,3±2,3
ПАТ, мм рт.ст.	39,72±4,2	36,51±1,8	51,3±2,2*
ХОК, л/хв	5,4±0,17	4,73±0,18*	5,32±0,15
СОК, мл	61,2±2,33	62,1±1,84	66,8±2,73*
КЕК, у.о.	3491,5±96,12	2782,1±73,5*	4006,6±61,2*
ІР, у.о.	101,1±2,7	82,3±2,2*	98,8±2,1
ЗПО, у.о.	1702,2±25,63	1825,4±27,4*	1902,7±27,9*

Примітка. \* – Статистично достовірні відмінності при  $P < 0,05$ .

СОК у представників дигестивного типу статури був достовірно більший, порівнюючи з представниками астено-торакального та м'язового соматотипів. Збільшення СОК у дигестивного соматотипу було зумовлене достовірним збільшенням ПАТ, що може вказувати на деяке функціональне навантаження на серцевий м'яз. Для представників м'язового типу було виявлено достовірне менше значення ХОК, порівнюючи з астено-торакальним та дигестивним соматотипами. Саме представники м'язового типу статури характеризувалися мінімальними значеннями ЧСС, САТ, ДАТ та ПАТ, що може вказувати на ознаки високих резервних можливостей до впливу ендогенних та екзогенних факторів середовища. Отримані нами результати переగుкуються з науковими доробком В. І. Шейко, О. С. Львова, О. Б. Кучменко [7, 10].

Значення інтегративних гемодинамічних індексів у представників різних соматотипів мали різнонаправлені вектори змін. Так, КЕК у представників м'язового типу був достовірно менший, як порівняти з іншими соматотипами, а у представників дигестивним соматотипу КЕК був достовірно більший, порівнюючи з астено-торакальним та м'язовими типом. Таким чином, у представників дигестивного соматотипу нашим дослідженням виявлено максимальні енергетичні затрати для забезпечення кровотоку по судинах, а в представників м'язового соматотипу енергетичні затрати для забезпечення циркуляції крові по судинах були найменші, порівнюючи з дигестивним та астено-торакальним типом.

ІР у представників м'язового типу вказував на нормальний рівень функціональних резервів серцево-судинної системи, що підтверджується достовірно меншим значенням ІР, як порівняти з іншими соматотипами. У представників астено-торакального та дигестивного соматотипів значення ІР вказувало на формування ознак порушення регуляції діяльності серцево-судинної системи. Таким чином, у представників астено-торакального та дигестивного соматотипів формуються ознаки порушення регуляції діяльності ССС.

Величина ЗПО у представників м'язового та дигестивного соматотипів були достовірно більші, порівнюючи з астено-торакальним соматотипом, що, можливо, зумовлене низьким рівнем тонуусу кровеносних судин. Представники дигестивного соматотипу мали достовірно більше значення ЗПО, порівнюючи з астено-торакальним та м'язовим типами статури, що, можливо, зумовлене високим тонуусом кровеносних судин.

Таким чином, показники інтегративних гемодинамічних індексів вказують на наявність функціонально-фізіологічного напруження в діяльності ССС та зниженні адаптаційних можливостей у представників дигестивного соматотипу.

### Висновки

Отримані нами результати вказують на функціональне навантаження в роботі серцевого м'язу в представників дигестивного соматотипу, що супроводжується формуванням ознаки порушення

регуляції діяльності ССС, підвищеним тонусом кровоносних судин та значними енергетичними затратами для забезпечення руху крові по судинах.

Таким чином, представники дигестивного соматотипу мають менші адаптаційні резерви, порівнюючи з представниками астено-торакального та м'язового типу статури.

1. Гельсінська декларація Всесвітньої медичної асоціації «Етичні принципи медичних досліджень за участю людини у якості об'єкта дослідження». [Інтернет]. Документ 990\_005, редакція від 01.10.2008. URL: [https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/990\\_005](https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/990_005) (дата звернення: 02.10.2024).
2. Жарінова О. Функціональна діагностика / за ред. О. Жарінова, Ю. Іваніва, В. Куця. Київ, «Четверта хвиля», 2021. 784 с.
3. Загальна декларація про біоетику та права людини. Організація Об'єднаних Націй з питань освіти, науки і культури: відділ етики науки і технологій: сектор соціальних і гуманітарних наук [Інтернет]. 2005 жов. 19; 12 с. URL: <http://unesdoc.unesco.org/images/0014/001461/146180r.pdf> (дата звернення: 02.10.2024).
4. Казначеев Д. А., Шейко В. І. Вплив регулярних занять спортом на показники центральної гемодинаміки у юнаків з вродженими вадами зору. *Наукові записки. Біологічні науки (Ніжинський державний університет імені Миколи Гоголя)*. 2024. № 4. С. 51–59. <https://doi.org/10.31654/2786-8478-2024-BN-4-51-59>.
5. Мальцева О. Б., Ляховець Л. О. Функціональна та клініко-лабораторна діагностика: навчальний посібник. Ужгород : Вид. ТОВ Прінтлайн, 2022. 213 с.
6. Функціональна діагностика при фізичній реабілітації та оцінці її ефективності: Навчальний посібник / В. В. Клапчук, А. В. Єрмолаєва. Запоріжжя : Національний університет «Запорізька політехніка», 2022. 75 с.
7. Шейко В. І., Боярчук О. Д., Кучменко О. Б., Гавій В. М., Глазков Е. О. Особливості центральної гемодинаміки у студентів з різною статурою. *Acta Carpatica*. 2023. № 1. С. 59–65. <https://doi.org/10.32782/2450-8640.2023.1.7>.
8. Шейко В. І., Глазков Е. О., Львов О. С. Співвідношення конституції тіла та порушень у показниках здоров'я студентів спеціальних медичних груп. *Вісник проблем біології і медицини*. 2015. Т. 4, № 1. С. 319–322.
9. Шейко В. І., Казімірко Н. Л., Львов О. С. Розвиток рухових якостей студентів спеціальної медичної групи та їх залежність від морфофункціональної типології. *Вісник проблем біології і медицини*. 2014. № 1. С. 260–264.
10. Шейко В. І., Кучменко О. Б., Боярчук О. Д., Глазков Е. О., Мхітарян Л. С., Журавльов О. А. Особливості діяльності серцево-судинної системи молодших школярів, які перехворіли на ГРВІ. *Український журнал природничих наук*. 2023. Т. 1, № 4. С. 64–71. <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.4.2023.8>.
11. Trends and prospects of scientific thought in medicine: collective monograph [ISBN – 978-1-68564-513-7] Lysytsya A., – etc. – International Science Group. – Boston : Primedia eLaunch, 2022. 383 p. Розд. : Особливості впливу фізичних навантажень на основні показники організму студентів спеціальної медичної групи різних типів статури С. 47–67. / Шейко В. І., Львов О. С., Кучменко О. Б. <https://doi.org/10.46299/ISG.2022.MONO.MED.1>.

## References

1. Helsinska deklaratsiia Vsesvitnoi medychnoi asotsiatsii «Etychni pryntsyipy medychnykh doslidzhen za uchastiu liudyny u iakosti obieкта doslidzhennia». [Internet]. Dokument 990\_005, redaktsiia vid 01.10.2008. URL: [https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/990\\_005](https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/990_005) (data zvernennia: 02.10.2024). [in Ukrainian]
2. Zharinova O. Funktsionalna diahnostryka / za red. O. Zharinova, Yu. Ivaniva, V. Kutsia. Kyiv, «Chetverta khvyliya», 2021. 784 s. [in Ukrainian]
3. Zahalna deklaratsiia pro bioetyku ta prava liudyny. Orhanizatsiia Obiednanykh Natsii z pytan osvity, nauky i kultury: viddil etyky nauky i tekhnolohii: sektor sotsialnykh i humanitarnykh nauk [Internet]. 2005 zhov. 19; 12 s. URL: <http://unesdoc.unesco.org/images/0014/001461/146180r.pdf> (data zvernennia: 02.10.2024). [in Ukrainian]
4. Kaznacheiev D. A., Sheiko V. I. Vplyv rehuliarnykh zaniat sportom na pokaznyky tsentralnoi hemodynamiky u iunakiv z vrodzhenymy vadamy zoru. *Naukovi zapysky. Biolohichni nauky (Nizhynskyi derzhavnyi universytet imeni Mykoly Hoholia)*. 2024. No 4. S. 51–59. <https://doi.org/10.31654/2786-8478-2024-BN-4-51-59>. [in Ukrainian]
5. Maltseva O. B., Liakhovets L. O. Funktsionalna ta kliniko-laboratorna diahnostryka: navchalnyi posibnyk. Uzhhorod : Vyd. TOV Printlayn, 2022. 213 s. [in Ukrainian]

6. Funktsionalna diahnozyka pry fizychnii reabilitatsii ta otsyntsi ii efektyvnosti: Navchalnyi posibnyk / V. V. Klapchuk, A. V. Iermolaieva. Zaporizhzhia : Natsionalnyi universytet «Zaporizka politekhnika», 2022. 75 s. [in Ukrainian]
7. Sheiko V. I., Boiarchuk O. D., Kuchmenko O. B., Havii V. M., Hlazkov E. O. Osoblyvosti tsentralnoi hemodynamiky u studentiv z riznoi staturou. *Acta Carpatica*. 2023. No 1. S. 59–65. <https://doi.org/10.32782/2450-8640.2023.1.7>. [in Ukrainian]
8. Sheiko V. I., Hlazkov E. O., Lvov O. S. Spivvidnoshennia konstytutsii tila ta porushen u pokaznykakh zdorovia studentiv spetsialnykh medychnykh hrup. *Visnyk problem biolohii i medytsyny*. 2015. T. 4, No 1. S. 319–322. [in Ukrainian]
9. Sheiko V. I., Kazimirko N. L., Lvov O. S. Rozvytok rukhovyykh iakosti studentiv spetsialnoi medychnoi hrupy ta ikh zalezhnist vid morfofunktsionalnoi typolohii. *Visnyk problem biolohii i medytsyny*. 2014. No 1. S. 260–264. [in Ukrainian]
10. Sheiko V. I., Kuchmenko O. B., Boiarchuk O. D., Hlazkov E. O., Mkhitarian L. S., Zhuravlov O. A. Osoblyvosti diialnosti sertsevo-sudynnoi systemy molodshykh shkolariv, iaki perekhvorily na HRVI. *Ukrainskyi zhurnal pryrodnychykh nauk*. 2023. T. 1, No 4. S. 64–71. <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.4.2023.8> [in Ukrainian]
11. Trends and prospects of scientific thought in medicine: collective monograph [ISBN – 978-1-68564-513-7] Lysytsya A., – etc. – International Science Group. – Boston : Primedia eLaunch, 2022. 383 r. Rozd. : Osoblyvosti vplyvu fizychnykh navantazhen na osnovni pokaznyky orhanizmu studentiv spetsialnoi medychnoi hrupy riznykh typiv statury C. 47–67. / Sheiko V. I., Lvov O. S., Kuchmenko O. B. <https://doi.org/10.46299/ISG.2022.MONO.MED.1>.

<sup>1</sup>N. O. Kozachuk, <sup>2</sup>O. A. Skuridin

<sup>1</sup>Lesia Ukrainka Volyn National University, Ukraine

<sup>2</sup>Kyiv Professional College with Enhanced Military and Physical Training, Ukraine

#### INTEGRATIVE HEMODYNAMIC INDICES IN STUDENTS WITH VARYING LEVELS OF STABILITY

The modern advancement of physiological, medical, and pedagogical sciences is marked by a growing scientific interest in exploring the relationship between the general and local constitutions of the human body. This research provides a foundation for predicting the course of reactive processes occurring in any biological system, including the human body. Among the physiological indicators of the cardiovascular system, central hemodynamics and integrative hemodynamic indices hold a special place, as they characterize the degree and level of adaptive and compensatory responses of the entire organism.

Our study aimed to examine the indicators of integrative hemodynamic indices in individuals with different somatotypes (body constitutions).

The study involved 150 volunteers, comprising students from the Kyiv Professional College with Enhanced Military and Physical Training (80 students) and Lesia Ukrainka Volyn National University (70 students). The average age of the participants was  $19.2 \pm 1.8$  years. The students' body types were determined based on anthropometric examinations, identifying the following categories: digestive, muscular, thoracic, and asthenic. During the study, students with asthenic and thoracic body types were combined. Consequently, all analyses were conducted considering three groups: astheno-thoracic (56 individuals, 37% of the total), muscular (46 individuals, 31%), and digestive (48 individuals, 32%).

Representatives of the muscular body type exhibited minimal values of heart rate, systolic, diastolic, and pulse pressure, which may indicate a high reserve capacity to withstand the influence of endogenous and exogenous environmental factors. Indicators of integrative hemodynamic indices reveal the presence of functional and physiological stress in cardiovascular system activity and a reduction in adaptive capacity among individuals with the digestive somatotype.

Representatives of the digestive somatotype have smaller adaptive reserves compared to those of the astheno-thoracic and muscular body types.

*Keywords: heart rate, blood pressure, systolic and minute blood volume, integrative hemodynamic indices.*

Надійшла до редакції: 24.11.2025

Прийнята до друку: 08.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

## ВИКОРИСТАННЯ ШТУЧНОГО ІНТЕЛЕКТУ В СИСТЕМАХ БІОМЕТРИЧНОЇ АУТЕНТИФІКАЦІЇ НА ОСНОВІ ДИНАМІЧНОГО ПІДПISУ

У статті розглянуто сучасні підходи до використання технологій штучного інтелекту в системах біометричної аутентифікації на основі динамічного підпису. Проаналізовано тенденції розвитку наукових досліджень у цій галузі за даними бази Scopus за 2004–2025 рр. Встановлено зростання наукового інтересу до застосування методів глибинного навчання, зокрема рекурентних (RNN) та згорткових (CNN) нейронних мереж, які забезпечують підвищення точності, швидкості та надійності процесів автентифікації. Визначено провідні наукові центри та джерела фінансування досліджень у сфері біометрії. Проведено систематизацію типів наукових публікацій і галузей, у яких використовують біометричні технології. Показано, що гібридні архітектури нейронних мереж (CNN–LSTM) мають високу ефективність у розпізнаванні динамічного підпису, перевищуючи класичні алгоритми за точністю на 10–15%. Окреслено основні ризики використання ШІ – питання захисту персональних даних, можливості підробки цифрових шаблонів і етичні аспекти автоматизованого прийняття рішень. Запропоновано напрями подальших досліджень, зокрема створення мультибіометричних систем, адаптивного навчання моделей і поєднання технологій динамічного підпису з блокчейном для підвищення безпеки.

Дослідження також враховує біологічну основу формування динамічного підпису, підкреслюючи роль нейрофізіологічних і моторних процесів у формуванні індивідуальних почеркових патернів. Показано, що характеристики динамічного підпису визначаються функціонуванням центральної нервової системи, моторною координацією та м'язовою пам'яттю, які забезпечують унікальність підпису кожної людини. Інтеграція біологічних і поведінкових ознак у моделі штучного інтелекту сприяє підвищенню точності, адаптивності та надійності систем біометричної аутентифікації.

*Ключові слова:* штучний інтелект, біометрична аутентифікація, динамічний підпис, глибинне навчання, нейронні мережі, CNN, RNN, інформаційна безпека, блокчейн.

Перевірка рукописних підписів є важливою для автентифікації особи, щоб захиститися від шахрайства та гарантувати безпеку на різних платформах. У той час як онлайн-методи використовують динамічну інформацію, таку як порядок і швидкість штрихів, зібрану спеціалізованими пристроями, офлайн-перевірка використовує скановані фотографії підписів. Навіть якщо технології все більше рухаються в напрямку онлайн-підходів, офлайн-системи все ще потрібні, особливо в умовах, де широко використовують папір [8].

Офлайн-розпізнавання рукописного тексту має комплексну структуру, яка включає фази вилучення ознак, класифікації та попередньої обробки. Динамічний підпис як поведінковий біометричний параметр базується на аналізі рухів руки під час підписання – швидкості, прискорення, натиску та ритму. Під час створення динамічного підпису система фіксує часову послідовність дій користувача, що дозволяє відтворити індивідуальний «руховий почерк».



Спираючись на результати обчислювальної моделі навчання та виконання почерку, вводиться поняття стабільності, щоб пояснити різницю між фактичними рухами, що виконують під час багаторазового виконання підпису суб'єкта, та, припускаємо, що найстабільніші частини підпису повинні відігравати першорядну роль в оцінці подібності між сумнівним підписом та еталонними під час перевірки підпису [10].

Автоматичну перевірку рукописних підписів в автономному режимі досліджували протягом останніх кількох десятиліть з різних точок зору, використовуючи знання з графології, комп'ютерного зору, обробки сигналів тощо. Незважаючи на досягнення в цій галузі, створення класифікаторів, які можуть розрізняти справжні підписи та підробки (підробки, створені з метою виявлення певного підпису), все ще залишається складним завданням [6].

В останні роки разом із надзвичайним поширенням Інтернету та зростаючою потребою в особистій перевірці в багатьох повсякденних програмах автоматичну перевірку підписів розглядають з новим інтересом [5]. Оскільки підпис особи слугує основним методом автентифікації та авторизації в юридичних операціях, існує більша ніж будь-коли потреба в ефективних автоматизованих рішеннях для перевірки підписів. Той факт, що підписи вже визнані популярним способом перевірки особи, дає системам перевірки підписів значну перевагу над іншими типами технологій. Методи, що використовують для вирішення цієї проблеми, та системи перевірки підписів можна розділити на дві категорії: онлайн та офлайн. Електронний планшет та ручку, підключені до комп'ютера, використовують в онлайн-методі для вилучення інформації про підпис та з метою збору динамічних даних для цілей перевірки, таких як тиск, швидкість та швидкість письма. Офлайн-перевірка підпису, з іншого боку, використовує зображення підпису, записані сканером або камерою, і передбачає менше електронного управління. Вилучені ознаки, взяті зі сканованого зображення підпису, використовують в офлайн-системі перевірки підписів [9]. У нашому цифровому світі потреба в надійних методах автентифікації неухильно зростає. Біометричні методи автентифікації поділяють на дві основні категорії: фізіологічні та поведінкові. У той час як фізіологічна біометрія включає такі ознаки, як обличчя, райдужка ока та відбиток пальця, поведінкова охоплює динаміку, таку як хода, мовлення та підпис. Більшість цих методів вимагають спеціалізованого обладнання, тоді як підписи можна легко отримати без додаткових інструментів, що робить їх ідеальними для перевірки законності документів. Хоча ручне розпізнавання підпису є неефективним, воно ресурсоємне, повільне та схильне до помилок. З розвитком технологій потреба в автоматизації процесу розпізнавання підпису для підвищення точності та ефективності стає дедалі важливішою [3].

Традиційні алгоритми розпізнавання підписів часто стикаються з проблемами точності через варіації рухів користувача, умови середовища чи тип пристрою введення. Інтеграція методів глибинного навчання, таких як рекурентні (RNN) та згорткові (CNN) нейронні мережі, дозволяє ефективніше аналізувати часові ряди та підвищувати точність автентифікації навіть при мінімальних змінах у динаміці підпису. Окрім безпеки, динамічний підпис має й психологічну складову, оскільки почерк та ритм підпису частково відображають індивідуальні особливості людини. Поєднання поведінкових характеристик із методами машинного навчання створює умови для побудови стійких, персоналізованих систем автентифікації, які можуть застосовувати у банківських, медичних, військових та освітніх інформаційних системах.

Біометрична автентифікація на основі динамічного підпису має виражену біологічну складову, оскільки базується на індивідуальних нейрофізіологічних та моторних характеристиках людини [13]. Процес формування підпису пов'язаний із діяльністю центральної нервової системи, зокрема моторної кори головного мозку, яка координує точність рухів, швидкість, ритм і силу натиску [12]. Індивідуальні відмінності в роботі нервово-м'язового апарату [11], а також сформовані умовні рефлексії та моторна пам'ять зумовлюють унікальність динамічного підпису кожної особи. Крім того, на варіабельність підпису можуть впливати фізіологічний стан організму, рівень стресу, втома та вікові зміни [12], що необхідно враховувати при розробці адаптивних моделей штучного інтелекту. Таким чином, інтеграція біологічних та поведінкових характеристик користувача є важливим чинником підвищення точності та надійності біометричних систем автентифікації [7].

**Мета** роботи – дослідити ефективність застосування алгоритмів штучного інтелекту в системах біометричної аутентифікації користувачів за динамічним підписом з урахуванням біологічних основ формування підпису; оцінити можливості підвищення точності, швидкості та надійності таких систем шляхом аналізу індивідуальних нейрофізіологічних, моторних та поведінкових характеристик особи. Дослідження базується на релевантному аналізі наукової літератури, відібраній із наукометричних баз Scopus, IEEE Xplore, PubMed та ScienceDirect.

### Матеріали та методи досліджень

Наведено приклад оптимізації аналітичного огляду літературних джерел під час дослідження тематики біометричної аутентифікації користувачів за динамічним підписом.

Систематичний огляд наукової літератури було здійснено в базах даних Scopus, IEEE Xplore, PubMed та ScienceDirect [1, 2].

Для пошуку було використано наступну формулу:

(TITLE-ABS-KEY("Dynamically entered signature") OR TITLE-ABS-KEY("authentication features") OR TITLE-ABS-KEY("biometric personal authentication") OR TITLE-ABS-KEY("deterministic, stochastic mathematical models of dynamic signature") OR TITLE-ABS-KEY("signature scaling") OR TITLE-ABS-KEY("statistical processing of dynamic signature segments") OR TITLE-ABS-KEY("dynamic signature simulation") OR TITLE-ABS-KEY("graphology")) AND (TITLE-ABS-KEY("psychological characteristics of handwriting") OR TITLE-ABS-KEY("machine learning") OR TITLE-ABS-KEY("neural networks") OR TITLE-ABS-KEY("Behavioral biometrics")) AND (TITLE-ABS-KEY("artificial intelligence") OR TITLE-ABS-KEY("deep learning"))

У вибірку включали дослідження, у яких алгоритми штучного інтелекту застосовували для розпізнавання або аналізу динамічного підпису з оцінкою точності, швидкості та стійкості системи до підробок.

### Результати досліджень та їх обговорення

На рис. 1 представлено динаміку кількості наукових публікацій, що відповідають заданим критеріям пошуку у базі Scopus за період 2004–2025 рр.

Видно чітку тенденцію до зростання кількості праць, особливо після 2020 року, що свідчить про різке підвищення інтересу наукової спільноти до проблеми біометричної аутентифікації та використання штучного інтелекту у цій сфері.

Найбільша кількість публікацій припадає на останні 4 роки. Зокрема, у 2021 – 69, 2022 – 81, 2023 – 90 і 2024 – 63, що підтверджує актуальність дослідження проблеми та невпинне зростання інтересу до неї в усьому світі (рис. 1)

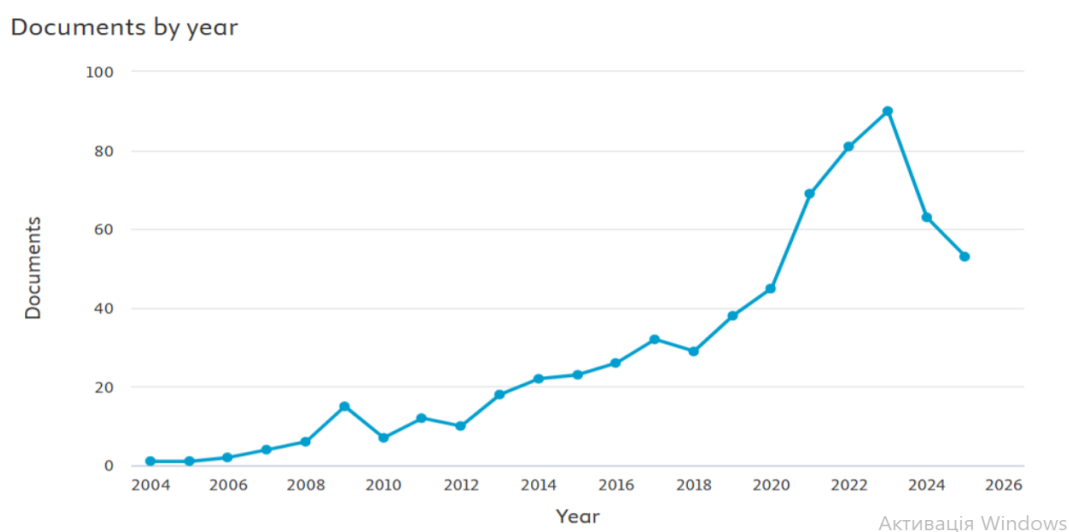


Рис. 1. Результати пошукового запиту в базі Scopus – кількість праць за роками.

На рис. 2 зображено розподіл наукових публікацій за провідними джерелами публікації у вибраній тематиці. До основних джерел належать:

- IEEE Access,
- Mathematical Problems in Engineering, Advances in Intelligent Systems and Computing,
- Communications in Computer and Information Science,
- Lecture Notes in Computer Science Including Subseries,
- Lecture Notes in Artificial Intelligence and Lecture Notes in Bioinformatics.

Відзначається загальна тенденція до зростання кількості робіт у більшості журналів, проте інтенсивність цього зростання є нерівномірною. Деякі видання, зокрема Mathematical Problems in Engineering, демонструють пікові значення публікацій у 2021, інші – у 2023–2024 роках, що свідчить про лідерство цих журналів у сфері біометричних досліджень.

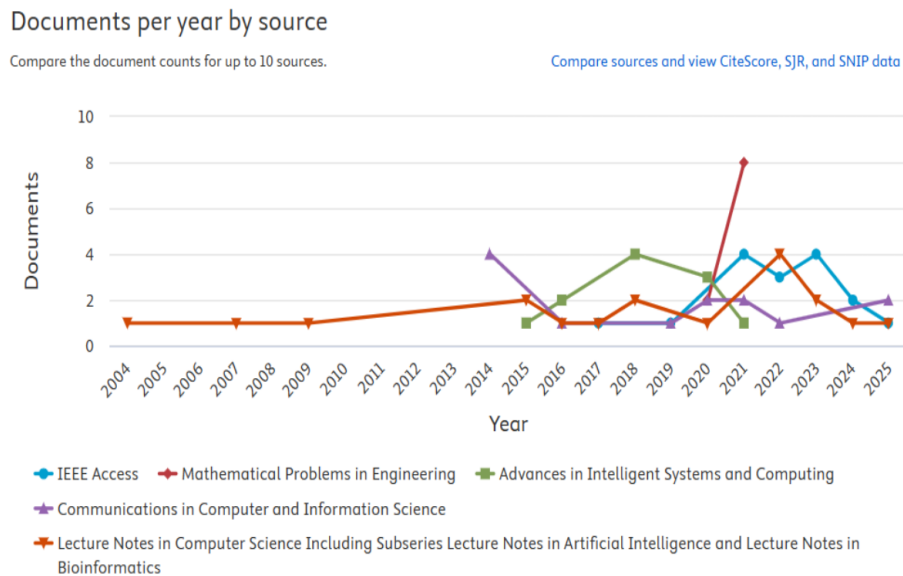


Рис. 2. Динаміка кількості наукових публікацій за джерелами у галузі біометрії та штучного інтелекту 2004–2025 рр.

На діаграмі зображено кількість наукових робіт, виконаних провідними авторами у сфері біометричних досліджень. По осі абсцис розміщені прізвища авторів, а по осі ординат – кількість публікацій.

Лідери наукової активності мають значну кількість робіт, що свідчить про сталі наукові школи та міждисциплінарні команди, які системно працюють над удосконаленням методів розпізнавання підпису.

Список авторів і кількість їх публікацій зображено на рис. 3. На ньому представлено розподіл наукових публікацій за авторами у сфері досліджень, пов'язаних із застосуванням методів штучного інтелекту та машинного навчання для біометричної аутентифікації, зокрема розпізнавання підпису. Діаграма відображає порівняння кількості наукових документів, індексованих у наукометричній базі даних Scopus, що дозволяє оцінити рівень наукової активності провідних дослідників у цій галузі. Аналіз отриманих результатів свідчить, що найбільшу кількість наукових публікацій має М. Каг (15 документів), що вказує на високий рівень дослідницької активності автора у зазначеному напрямі. Значний внесок у розвиток досліджень також здійснили D. Singh (14 публікацій) та С. Y. Suen (12 публікацій), роботи яких присвячені розвитку алгоритмів розпізнавання рукописних підписів та застосуванню методів машинного навчання у біометричних системах. Серед інших авторів варто відзначити R. Sabourin, С. Djeddi, V. Kumar, Н. N. Lee та L. S. Oliveira, які мають від 6 до 7 публікацій і активно працюють над удосконаленням алгоритмів обробки зображень, аналізу поведінкових біометричних характеристик та впровадженням глибоких нейронних мереж у системи

аутифікації. Найменшу кількість робіт серед представлених авторів мають S. Agarwal та J. B. Alonso, які опублікували приблизно по 5 наукових праць.

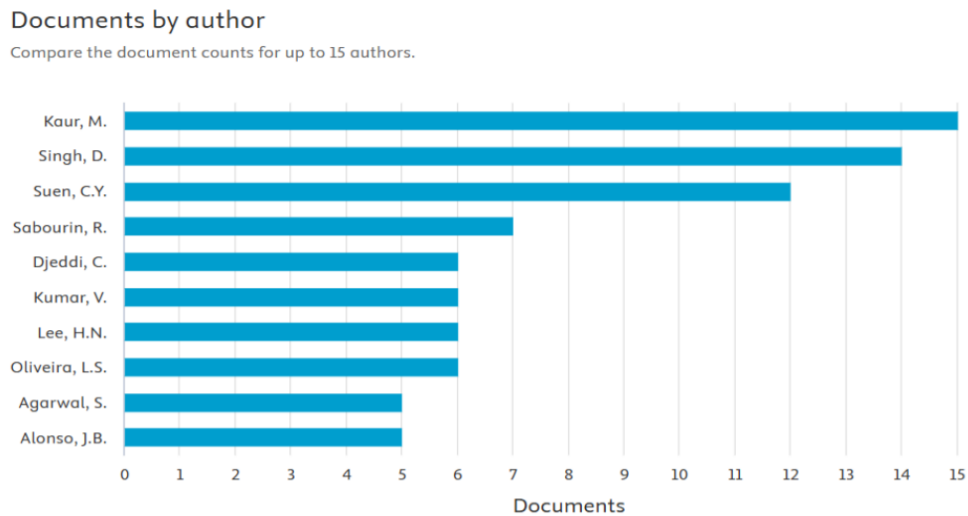


Рис. 3. Результати пошукового запиту в наукометричній базі Scopus (персональні наукові публікації).

На рис. 4 відображено кількість наукових публікацій, створених у провідних університетах і дослідницьких центрах світу.

- Manipal University Jaipur – Індія, Джайпур,
- Concordia University – Канада, Монреаль,
- Bennett University – Індія, Грейтера Нойда,
- King Saud University – Саудівська Аравія, Ер-Ріяд,
- Gwangju Institute of Science and Technology (GIST) – Південна Корея, Кванджу,
- Taif University – Саудівська Аравія, Таїф,
- Chinese Academy of Sciences / University of Chinese Academy of Sciences (UCAS) – Китай, Пекін,
- Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (ULPGC) – Іспанія, Канарські острови (Лас-Пальмас-де-Гран-Канарія).

Позиції лідера займають університети Китаю, Індії, Канади та Саудівської Аравії, які демонструють стабільно високий рівень активності у сфері біометричних технологій.

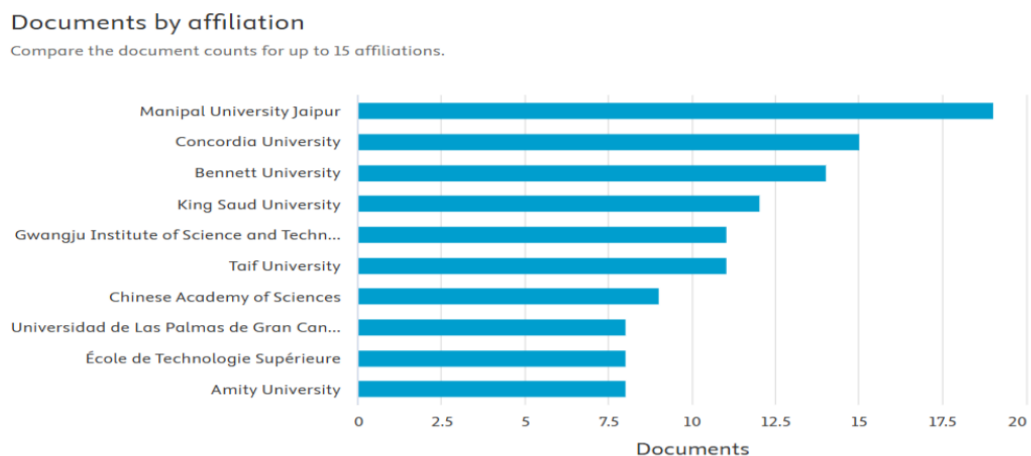
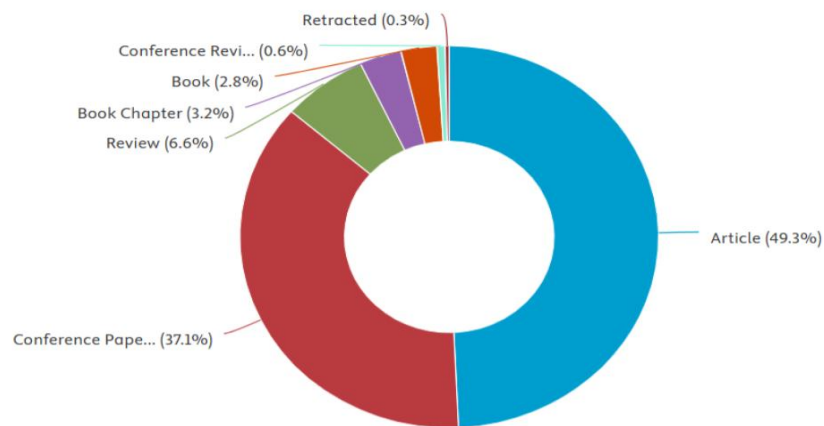


Рис. 4. Результати пошукового запиту в наукометричній базі Scopus (розподіл праць в наукових закладах країн світу).

На рис. 5 представлено розподіл публікацій з питання використання біометричної аутентифікації за типами документів. Проведено аналіз типу наукових праць, серед яких переважають такі: статті – 319 (що є основною формою публікації результатів наукових досліджень), огляди – 43, розділи книги – 21, матеріали конференцій – 240, книги – 18. За процентним співвідношенням серед наукових праць статті становлять 49,3 %, оглядові статті – 6,6 %, розділи книги – 3,2 %, матеріали конференцій – 37,1 %, книги – 2,8 %.

Documents by type



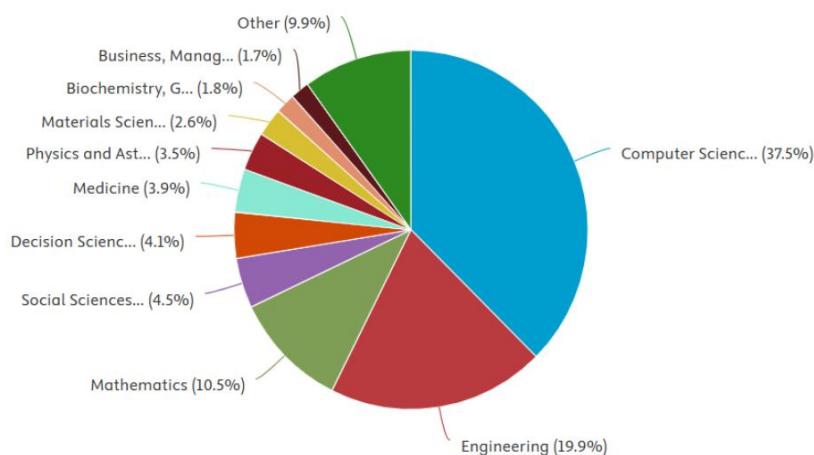
Article	319
Conference Paper	240
Review	43
Book Chapter	21
Book	18
Conference Review	4
Retracted	2

Рис. 5. Результати пошукового запиту в наукометричній базі Scopus (види публікацій).

Серед наукових праць переважали дослідницькі статті у таких наукових рубриках: біохімія – 1,8 %, інженерія – 19,9 %, медицина – 3,9 %, комп’ютерні науки – 37,5 % та матеріалознавство – 2,6 % (рис 6).

Результати проведеного аналізу підтвердили ефективність застосування методів штучного інтелекту в біометричних системах аутентифікації та концентрацію дослідницьких зусиль у великих наукових центрах, що поєднують академічні й прикладні розробки у галузі машинного навчання та безпеки цифрових підписів.

Documents by subject area



Computer Science	498
Engineering	264
Mathematics	140
Social Sciences	60
Decision Sciences	55
Medicine	52
Physics and Astronomy	46
Materials Science	34
Biochemistry, Genetics and Molecular Biology	24

Рис. 6. Результати пошукового запиту в наукометричній базі Scopus (рубрики наукових публікацій).

## Висновки

Проведений систематичний аналіз наукових публікацій у базах даних Scopus, IEEE Xplore, PubMed та ScienceDirect дозволив встановити основні тенденції розвитку досліджень у сфері біометричної аутентифікації на основі динамічного підпису із застосуванням технологій штучного інтелекту. Отримані результати свідчать про стійке зростання наукового інтересу до цієї тематики, особливо після 2020 року, що підтверджується значним збільшенням кількості публікацій у провідних міжнародних журналах. Аналіз динаміки публікацій показав, що найбільш інтенсивний розвиток досліджень відбувається у сфері комп'ютерних наук та інженерії, де активно впроваджуються методи машинного та глибинного навчання. Серед сучасних підходів найбільш ефективними виявилися архітектури нейронних мереж, зокрема згорткові (CNN), рекурентні (RNN) та гібридні моделі типу CNN–LSTM, які забезпечують високий рівень точності розпізнавання динамічного підпису та дозволяють ефективно аналізувати часові та просторові характеристики руху під час підпису.

Результати наукометричного аналізу також показали, що провідні позиції у дослідженнях даної проблематики займають наукові центри Китаю, Індії, Канади та Саудівської Аравії, що свідчить про концентрацію дослідницьких ресурсів у великих університетах та міждисциплінарних наукових групах. Основними платформами для поширення результатів досліджень є міжнародні журнали та конференційні видання у галузі комп'ютерних наук і штучного інтелекту. Отримані результати підтверджують, що використання алгоритмів штучного інтелекту значно підвищує ефективність систем біометричної аутентифікації, зменшує кількість помилкових спрацьовувань та підвищує стійкість до підробок. Водночас актуальними залишаються питання забезпечення захисту персональних біометричних даних, етичного використання технологій штучного інтелекту та запобігання можливим загрозам підробки цифрових шаблонів підпису.

Перспективними напрямками подальших досліджень є розробка мультибіометричних систем автентифікації, інтеграція технологій блокчейну для захисту біометричних даних, а також створення адаптивних моделей глибинного навчання, здатних враховувати індивідуальні поведінкові особливості користувачів та зміну їхніх біометричних характеристик у часі. Водночас важливим є врахування біологічної природи динамічного підпису, зокрема ролі нейрофізіологічних процесів, моторної координації та м'язової пам'яті у формуванні індивідуальних ознак підпису. Урахування впливу фізіологічного стану, вікових змін та психоемоційних факторів дозволить підвищити точність і адаптивність систем біометричної аутентифікації, а також забезпечить більш глибоку персоналізацію моделей штучного інтелекту.

1. Марценюк В. П., Сверстюк А. С., Багрій-Заяць О. А., Никитюк С. О., Продан А. М. Науковий аналітичний пошук досліджень із використання біосенсорів у громадському здоров'ї. *Вісник соціальної гігієни та організації охорони здоров'я України*. 2025. Т. 96, № 3. С. 183–189. <https://doi.org/10.11603/1681-2786.2025.3.15667>.
2. Паничев В. О., Сверстюк А. С., Кучвара О. М., Багрій-Заяць О. А., Майхрук З. В. Науковий аналітичний пошук дослідження проблем поширення гострих респіраторних захворювань, грипу та COVID-19. *Вісник соціальної гігієни та організації охорони здоров'я України*. 2024. Т. 92, № 3. С. 76–83. <https://doi.org/10.11603/1681-2786.2024.3.14950>.
3. Çiftçi B., Tekin R. Deep learning based offline handwritten signature recognition. *Bitlis Eren Univ. J. Sci.* 2024. Vol. 13, № 3. P. 871–884. <https://doi.org/10.31591/buefad.13619>.
4. Danna J., Velay J. L. Basic and supplementary sensory feedback in handwriting. *Frontiers in Psychology*. 2015. Vol. 6. Article 169. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00169>.
5. Ferrer M. A., Diaz M., Impedovo D., Pirlo G. Offline signature verification: Current state of the art and future trends. *Pattern Recognition*. 2021. Vol. 111. P. 107731. <https://doi.org/10.1016/j.patcog.2020.107731>.
6. Hafemann L. G., Sabourin R., Oliveira L. S. Writer-independent feature learning for offline signature verification using deep convolutional neural networks. *Pattern Recognition*. 2020. Vol. 103. P. 107321. <https://doi.org/10.1016/j.patcog.2020.107321>.
7. Impedovo D., Pirlo G. Dynamic handwriting analysis for the assessment of neurodegenerative diseases: A pattern recognition perspective. *IEEE Reviews in Biomedical Engineering*. 2019. Vol. 12. P. 209–220. <https://doi.org/10.1109/RBME.2018.2875019>.
8. Jatav M., Soni S. CNN-BiLSTM architectures for handwritten signature verification: Insights and innovations. *Journal of Image Processing & Pattern Recognition Progress*. 2025. Vol. 12, № 2. P. 43–50. <https://doi.org/10.1234/jippr.2025.12.2.43>.
9. Kumar R., Sharma R. Deep learning approaches for dynamic signature verification: A review. *IEEE Access*. 2021. Vol. 9. P. 130123–130145. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2021.3094136>.
10. Parziale A., Diaz M., Ferrer M. A., Marcelli A. Stability modulated dynamic time warping for signature verification. *Pattern Recognition Letters*. 2024, Vol. 178. P. 12–18. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2024.03.009>.
11. Plamondon R., Srihari S. N. Online and offline handwriting recognition: A comprehensive survey. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 2000. Vol. 22, № 1. P. 63–84. <https://doi.org/10.1109/34.824821>.
12. Rosenblum S., Weiss P. L., Parush S. Product and process evaluation of handwriting difficulties. *Educational Psychology Review*. 2003. Vol. 15. P. 41–81. <https://doi.org/10.1023/A:1021371425220>.
13. Van Galen G. P. Motor control of handwriting: I. Theoretical framework. *Acta Psychologica*. 1991. Vol. 77. P. 69–88. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(91\)90004-G](https://doi.org/10.1016/0001-6918(91)90004-G).

References

1. Martseniuk V. P., Sverstiuk A. S., Bahriy Zaiats O. A., Nykytiuk S. O., Prodan A. M. Naukovyi analitychnyi poshuk doslidzhen iz vykorystannia biosensoriv u hromadskomu zdorovi. *Visnyk sotsialnoi hihieny ta orhanizatsii okhorony zdorovia Ukrainy*. 2025. T. 96, No 3. S. 183–189. <https://doi.org/10.11603/16812786.2025.3.15667> [in Ukrainian]
2. Panychev V. O., Sverstiuk A. S., Kuchvara O. M., Bahriy Zaiats O. A., Maykhruk Z. V. Naukovyi analitychnyi poshuk doslidzhennia problem poshyrennia hostrykh respiratornykh zakhvoriuvan, hrypu ta COVID 19. *Visnyk sotsialnoi hihieny ta orhanizatsii okhorony zdorovia Ukrainy*. 2024. T. 92, No 3. S. 76–83. <https://doi.org/10.11603/1681-2786.2024.3.14950> [in Ukrainian]
3. Çiftçi B., Tekin R. Deep learning based offline handwritten signature recognition. *Bitlis Eren Univ. J. Sci.* 2024. Vol. 13, № 3. P. 871–884. <https://doi.org/10.31591/buefad.13619>.
4. Danna J., Velay J. L. Basic and supplementary sensory feedback in handwriting. *Frontiers in Psychology*. 2015. Vol. 6. Article 169. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00169>.
5. Ferrer M. A., Diaz M., Impedovo D., Pirlo G. Offline signature verification: Current state of the art and future trends. *Pattern Recognition*. 2021. Vol. 111. P. 107731. <https://doi.org/10.1016/j.patcog.2020.107731>.
6. Hafemann L. G., Sabourin R., Oliveira L. S. Writer-independent feature learning for offline signature verification using deep convolutional neural networks. *Pattern Recognition*. 2020. Vol. 103. P. 107321. <https://doi.org/10.1016/j.patcog.2020.107321>.
7. Impedovo D., Pirlo G. Dynamic handwriting analysis for the assessment of neurodegenerative diseases: A pattern recognition perspective. *IEEE Reviews in Biomedical Engineering*. 2019. Vol. 12. P. 209–220. <https://doi.org/10.1109/RBME.2018.2875019>.
8. Jatav M., Soni S. CNN-BiLSTM architectures for handwritten signature verification: Insights and innovations. *Journal of Image Processing & Pattern Recognition Progress*. 2025. Vol. 12, № 2. P. 43–50. <https://doi.org/10.1234/jippr.2025.12.2.43>.
9. Kumar R., Sharma R. Deep learning approaches for dynamic signature verification: A review. *IEEE Access*. 2021. Vol. 9. P. 130123–130145. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2021.3094136>.
10. Parziale A., Diaz M., Ferrer M. A., Marcelli A. Stability modulated dynamic time warping for signature verification. *Pattern Recognition Letters*. 2024, Vol. 178. P. 12–18. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2024.03.009>.
11. Plamondon R., Srihari S. N. Online and offline handwriting recognition: A comprehensive survey. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 2000. Vol. 22, № 1. P. 63–84. <https://doi.org/10.1109/34.824821>.
12. Rosenblum S., Weiss P. L., Parush S. Product and process evaluation of handwriting difficulties. *Educational Psychology Review*. 2003. Vol. 15. P. 41–81. <https://doi.org/10.1023/A:1021371425220>.
13. Van Galen G. P. Motor control of handwriting: I. Theoretical framework. *Acta Psychologica*. 1991. Vol. 77. P. 69–88. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(91\)90004-G](https://doi.org/10.1016/0001-6918(91)90004-G).

<sup>1</sup>A. S. Sverstyuk, <sup>2</sup>H. B. Humeniuk, <sup>2</sup>O. S. Voloshyn

<sup>1</sup>Ivan Horbachevsky Ternopil National Medical University, Ukraine

<sup>2</sup>Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

USE OF ARTIFICIAL INTELLIGENCE IN BIOMETRIC AUTHENTICATION SYSTEMS BASED ON DYNAMIC SIGNATURE

The article explores contemporary approaches to applying artificial intelligence (AI) technologies in biometric authentication systems based on dynamic signatures. A scientometric analysis of research trends in this field was conducted using data from the Scopus database covering the period from 2004 to 2025. The results reveal a steady increase in scientific interest in employing AI methods for behavioral biometric authentication, particularly after 2020. Special emphasis is placed on deep learning techniques, including convolutional neural networks (CNNs) and recurrent neural networks (RNNs), which significantly enhance the accuracy, reliability, and speed of signature verification systems. The study also identifies leading research institutions, authors, and publication sources contributing to advancements in biometric technologies. A classification of scientific publications and the primary subject areas where biometric authentication is applied was performed. The findings indicate that hybrid neural network architectures, especially CNN-LSTM models, demonstrate superior efficiency in dynamic signature recognition, outperforming classical algorithms by approximately 10-15% in accuracy. The paper discusses the role of dynamic signatures as a behavioral biometric characteristic that reflects individual motor and psychological features of handwriting.

Integrating AI with biometric authentication systems facilitates the development of adaptive, personalized, and more secure identity verification mechanisms applicable in banking, healthcare, military, and educational information systems. Simultaneously, the study highlights several challenges associated with using AI in biometric authentication, including personal data protection, potential falsification of digital biometric templates, and ethical concerns related to automated decision-making systems. Prospective research directions are proposed, including the development of multibiometric authentication systems, adaptive model training techniques, and the integration of dynamic signature verification with blockchain technologies to enhance security and data integrity.

The study also examines the biological basis of dynamic signature formation, emphasizing the role of neurophysiological and motor processes in shaping individual handwriting patterns. It demonstrates that dynamic signature characteristics are determined by the functioning of the central nervous system, motor coordination, and muscle memory, which together ensure the uniqueness of each individual's signature. Incorporating biological and behavioral features into artificial intelligence models enhances the accuracy, adaptability, and reliability of biometric authentication systems.

*Keywords: artificial intelligence, biometric authentication, dynamic signature, deep learning, neural networks, CNN, RNN, information security, blockchain.*

Надійшла до редакції: 04.12.2025

Прийнята до друку: 18.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

УДК: 612.122

doi: 10.25128/2078-2357.24.1.6

<sup>1</sup>В. І. ШЕЙКО , <sup>1</sup>О. С. ВОЛОШИН , <sup>2</sup>АЛ-ХАШІМІ САДАД ХАЛАФ ТАМІР <sup>1</sup>Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка

вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

<sup>2</sup>Коледж університету Ал-Нукхба

м. Багдад, Республіка Ірак

E-mail: interliycin@ukr.net

## **ВІДТЕРМІНОВАНИЙ ВПЛИВ МІЖКОНТИНЕНТАЛЬНИХ ПОДОРОЖЕЙ НА СТАН НЕЙРОДИНАМІЧНИХ ФУНКЦІЙ ТА НЕСПЕЦИФІЧНУ РЕЗИСТЕНТНІСТЬ ОРГАНІЗМУ ЛЮДИНИ**

Наявність швидкісного транспорту (літаки, швидкісні потяги, гелікоптери, швидкісні траси та швидкісні авто) і його входження в повсякденне життя людей створює умови для достатньо швидкого подолання значних відстаней за короткий час, що супроводжується зміною часових, кліматичних, географічних поясів та природних зон. Проблема адаптаційних реакцій та механізмів в цілісному організмі посідає одне із перших місць в фізіологічних та патофізіологічних дослідженнях.

Проблемі впливу міжконтинентальних подорожей на стан нейродинамічних функцій та неспецифічної резистентності присвячено незначну кількість публікацій, у яких міститься інформація про зміни в показниках системного імунітету та нейродинамічних функцій, але відсутні дані про відтермінований вплив на неспецифічну резистентність та нейродинамічні функції.

Метою нашого дослідження стало вивчення відтермінованого впливу міжконтинентальних подорожей на показники нейродинамічних функцій та неспецифічної резистентності організму людини.

У дослідженні взяли 50 волонтерів, яких було розподілено на дві групи: перша контрольна – 25 осіб, друга дослідна – 25 осіб. Усі волонтери були практично здоровими людьми віком від 25 до 45 років. Учасники дослідної групи подолали 6500 км за 8 годин та 40 хвилин, вилетівши літаком з міжнародного аеропорту «Бориспіль» (Україна), і прилетіли до міжнародного аеропорту «Шоуду» м. Пекін (Китайська Народна Республіка).

Величини латентних періодів ПЗМР та ЛПРВ2-3 відразу після перельоту були достовірно більші з контрольними та вихідними значеннями (9 %, 24 мс та 6,7 %, 18,1 мс відповідно). ФРНП відразу після перельоту характеризувалось достовірним збільшенням часу проходження тесту на 2,5 % (1,8 с). Латентні періоди сенсомоторних реакцій різної складності та значення ФРНП на 14 добу після перельоту повертаються до вихідних значень, що може вказувати на формування відтермінованої адаптації до впливу екзогенних та ендогенних факторів середовища, генезисом яких був міжконтинентальний переліт.

Відразу після перельоту спостерігається зниження загальної імунної реактивності (за рахунок неспецифічного захисту організму), підвищена вірогідність алергізації від інтоксикацій, як інфекційного так і не інфекційного генезису, зменшення ІЗЛ вказує на вірогідність формування запальних процесів, зменшення ІСНМ вказує на наявність дисбалансу між складовими фагоцитарної системи організму, збільшення ІСЛМ супроводжується формуванням ознак порушення взаємодії між афекторною та ефекторною ланками системного імунітету.



©2025 В. І. Шейко та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

Через 14 днів після перельоту всі показники неспецифічної резистентності не відрізнялись від вихідних та контрольних величин, винятком були індекс алергізації та індекс імунної реактивності, які були достовірно менші, що вказує на збереження підвищених алергічних реакцій та знижену імунореактивність організму.

*Ключові слова: нейродинаміка, латентні періоди сенсомоторних реакцій, функціональна рухливість основних нервових процесів, лейкоцити, нейтрофіли, моноцити, неспецифічна резистентність, гематологічні індекси.*

Сучасне суспільство характеризується високим темпом життя, значними інформаційними потоками, соціальними навантаженнями, а також можливостями швидкого переміщення (подолання) людей з одного регіону держави, материка в інший регіон держави, материка або на інший материк з мінімальними затратами часу. Швидке переміщення людей з одного в інше місце (регіон країни) або з одного материка на інший материк зумовлене наявністю швидкісних транспортних засобів та швидкісних магістралей (автобанів). Наявність швидкісного транспорту (літаки, швидкісні потяги, гелікоптери, швидкісні траси та швидкісні авто) та його входження в повсякденне життя людей створює умови для достатньо швидкого подолання значних відстаней за короткий час, що супроводжується зміною часових, кліматичних, географічних поясів та природних зон. Саме швидке переміщення людини з одного кліматично-географічного та часового поясу створює підґрунтя щодо впливу поліфакторів різного генезису (ендогенних та екзогенних), що супроводжується формуванням адаптаційно-компенсаторних реакцій, які викликають функціональні перебудови в фізіологічних системах людського організму та формування термінованої та відкладеної адаптацій [9, 10, 13].

Проблема адаптаційних реакцій та механізмів в цілісному організмі посідає одне із перших місць в фізіологічних та патофізіологічних дослідженнях. Адаптаційні реакції характеризуються двома протилежними процесами: перший процес характеризується значними функціональними змінами в діяльності органів та систем, забезпечуючи термінову адаптацію; другий процес супроводжується функціональними змінами, які забезпечують сталість гомеостазу та перебіг фізіологічних процесів відповідно до умов існування, які сформовані ендogenousними та екзогенними факторами, зберігаючи динамічну рівновагу всіх фізіологічних характеристик (що відповідає стану відтермінованої адаптації). Термінова адаптація не формує досконалі адаптаційні реакції, а створює короткотривалу адаптацію; довготривала генералізована адаптація базується на залученні функціональних резервів та адаптаційних потенціалів окремих органів та цілісних фізіологічних систем. Момент переходу від термінової адаптації до довготривалої є провідним та визначає ефективність адаптаційних реакцій до стрес-факторів різного генезису [7, 8].

Проблемі впливу міжконтинентальних подорожей на стан нейродинамічних функцій та неспецифічної резистентності присвячено незначна кількість публікацій, у яких міститься інформація про зміни в показниках системного імунітету та нейродинамічних функцій, але відсутні дані про відтермінований вплив на неспецифічну резистентність та нейродинамічні функції [9, 10, 13].

**Метою** нашого дослідження стало вивчення відтермінованого впливу міжконтинентальних подорожей на показники нейродинамічних функцій та неспецифічної резистентності організму людини.

### **Матеріали та методи досліджень**

Об'єктом дослідження стали 50 волонтерів, які було розподілено на дві групи: перша контрольна – 25 осіб, друга дослідна – 25 осіб. Усі волонтери були практично здоровими людьми віком від 25 до 45, які дали письмову згоду на участь у дослідженні. Його проводили в період листопад-грудень з 2017 по 2022 рік.

Учасники дослідної групи подолали 6500 км за 8 годин та 40 хвилин, вилетівши літаком з міжнародного аеропорту «Бориспіль» (Україна) і прилетіли до міжнародного аеропорту «Шоуду» м. Пекін (Китайська Народна Республіка). Тривалість польоту становила 14–15 годин. Пекін розташований в мусонно-субтропічному поясі та в 8-му часовому поясі, для якого характерне спекотне вологе літо завдяки впливу східних мусонів і холодна вітряна суха зима, що формується під впливом сибірських антициклонів. Середня температура в січні становить

-7...-4 °С, у липні – 25...26 °С. За рік випадає понад 600 міліметрів опадів, 75 % з яких випадає влітку, тому в Пекіні часто взимку може бути нижче за -10 °С і при цьому відсутній сніг. Київ розташований в помірно-континентальному кліматичному поясі та в 2-му часовому поясі. Клімат помірно континентальний, із м'якою зимою і теплим літом. Середньомісячні температури січня -3.2 °С, липня +21.3 °С. Абсолютний мінімум – -32,2 °С (7, 9 лютого 1929 року), абсолютний максимум – +39,9 °С (серпень 1898 року) (за іншими даними: +39,4 °С, 30 липня 1936 року). Середньорічна кількість опадів – 616 мм, максимум опадів припадає на червень (72 мм), мінімум – на січень (37 мм). Узимку в Києві утворюється сніговий покрив, середня висота покриву в лютому – 20 см, максимальна – 440 см. Середньорічна загальна хмарність – 6,4 бала, максимум припадає на грудень (8,1), мінімум – на серпень (4,9). Середня вологість повітря – від 64 % (травень) до 85 % (листопад). Різниця в часі між Києвом та Пекіном становить +6 годин [1].

Для отримання інформації про стан нейродинамічних властивостей ми використовували методику М. В. Макаренка [6, 11]. За нею досліджували латентні періоди сенсомоторних реакцій різної складності: проста зоровомоторна реакція (ПЗМР), реакція вибору 1 із 3 подразників (ЛПРВ1-3), реакція вибору 2 із 3 (ЛПРВ2-3), подразник фігури (коло, квадрат, трикутник). Функціональну рухливість нервових процесів (ФРНП) визначали шляхом найвищого темпу диференціювання позитивних та гальмівних подразників при мінімальній експозиції їх пред'явлення в режимі «зворотного зв'язку». Рівень функціональної рухливості визначали часом, який необхідний для виконання тесту: чим менший час проходження тесту, тим вищий рівень функціональної рухливості і навпаки [6, 11]. Для уникнення суб'єктивного фактору тестування стану нейродинамічних властивостей проводили тричі, кращий результат використовували для статистичної обробки.

Під час дослідження у нас не було можливості врахувати зміни розумової працездатності на початку робочого дня і тижня, дослідження здійснювали у дні високої розумової працездатності – у вівторок, середу, четвер з 09.00 до 11.00 ранку, коли спостерігається оптимальний рівень фізіологічних функцій, що зумовлено розкладом та тривалістю польоту [2].

Дослідження показників периферійної крові в обох групах були проведені перед початком перельоту, відразу після перельоту та на 7 і 14 добу після перельоту.

Про стан неспецифічної резистентності судили за такими показниками: загальна кількість лейкоцитів, лейкоцитарна формула, відносна та абсолютна кількість моноцитів, нейтрофілів (всіх субпопуляцій), лімфоцитів, базофілів та еозинофілів [5].

Проводили розрахунки інтегративних гематологічних індексів, що характеризують неспецифічну резистентність організму людини: індекс зрушень лейкоцитів (ІЗЛ) як маркер реактивності при запальному процесі (референтне значення  $1,96 \pm 0,56$ ); лейкоцитарний індекс (ЛІ), який вказує на порушення взаємодії між гуморальною та клітинною ланкою імунітету (референтні значення  $0,41 \pm 0,03$ ); індекс співвідношення нейтрофілів/лімфоцитів (ІСНЛ), що вказує на порушення в системі компонентів неспецифічного та специфічного захисту (референтні значення  $2,47 \pm 0,65$ ); індекс співвідношення нейтрофілів/моноцитів (ІСНМ), який характеризує наявність чи відсутність дисбалансу компонентів фагоцитарної (мікро- та макрофагальної) системи (референтні значення  $11,83 \pm 1,31$ ); індекс співвідношення лейкоцитів/моноцитів (ІСЛМ), який характеризує взаємовідношення афекторного та ефекторного компонентів імунної системи (референтні значення  $5,34 \pm 0,59$ ); лімфоцитарно-гранулоцитарний індекс (ЛГІ) як критерій для диференціації аутоінтоксикації від інфекційної інтоксикації організму (референтні значення  $4,56 \pm 0,37$ ); індекс алергізації – це співвідношення лімфоцитів до суми нейтрофільних лейкоцитів та базофілів, вказує на наявність алергічних процесів (референтні значення  $0,88 \pm 0,09$ ); індекс імунної реактивності відношення суми лімфоцитів та еозинофілів до моноцитів, який вказує на ступінь імунних реакцій; індекс адаптації (ІА), або індекс стресової активності за Л. Х. Гаркаві: відношення лімфоцитів до сегментоядерних нейтрофілів – відображає рівень адаптаційних реакцій; у таблиці 1 наведено значення цього індексу та їх інтерпретація [5].

Усі гематологічні дослідження були проведені на базі медичного сервісу фірми «Eurasia Erlebnisreisen» GmbH, лабораторія (Німеччина) була розташована в аеропорту «Бориспіль» (Україна) та «Шоуду» м. Пекін (Китайська Народна Республіка).

Інтерпретація значення індексу адаптації за Л. Х. Гаркаві

Тип адаптаційної реакції	Індекс	Подразник
Стрес	<0,3	Сильний
Стан підвищеної активації	>0,7	Вище середнього
Стан спокійної активації	>0,5-0,69	Середній
Тренування	>0,3-0,49	Слабкий

Статистичну обробку результатів проводили за пакетом програм Microsoft Excel.

Робота була виконана у відповідності до біоетичних норм з дотриманням відповідних принципів Гельсінської декларації прав людини, Конвенції ради Європи про права людини і біомедицини та відповідних законів України [3, 4].

**Результати досліджень та їх обговорення**

Результати досліджень нейродинамічних функцій представлені в таблиці 2. Величини латентних періодів ПЗМР та ЛПРВ2-3 відразу після перельоту були достовірно більші, порівнюючи з контрольними та вихідними значеннями (9 %, 24 мс та 6,7 %, 18,1 мс відповідно). Вони вказують на сповільнення проведення нервового імпульсу в ЦНС, що, можливо, викликано генералізованим процесом гальмування в ЦНС, який спричинений впливом геохронокліматичних факторів та адаптаційними реакціями до їхньої дії. ФРНП відразу після перельоту було достовірно меншим в порівнянні з вихідними значеннями. Так, ФРНП відразу після перельоту характеризувалось достовірним збільшенням часу проходження тесту на 2,5 % (1,8 с), що вказує на сповільнення зміни одного процесу збудження іншим, яке може вказувати на формування загального процесу гальмування або сповільнення в роботі ЦНС.

Таблиця 2

Показники нейродинамічних функцій

Показники	Контроль	Друга група (n=25)			
		вихідні дані до перельоту	вихідні дані відразу після перельоту	вихідні дані на 7 день після перельоту	вихідні дані на 14 день після перельоту
ПЗМР, мс	264,5±5,5	270,4±4,1	288,5±4,4* #	273,5±2,4^	271,6±4,8
ЛПРВ <sub>1-3</sub> мс	391,3±5,4	400,1±5,7	415,7±6,6*#	405,5±3,1*#	402,6±6,7
ЛПРВ <sub>2-3</sub> мс	410,9±6,5	411,0±5,9	458,6±4,3* #	428,9±1,9*#^	411,2±5,6
ФРНП с	73,0±0,5	72,9±0,7	74,7±0,5* #	73,8±0,3^	72,8±0,6

*Примітки.* \* – достовірні зміни по відношенню до контрольної групи  $p < 0,05$ ; # – достовірні зміни по відношенню до вихідних даних  $p < 0,05$ ; ^ – достовірні зміни по відношенню до величин, отриманих відразу після перельоту  $p < 0,05$ .

Латентні періоди ПЗМР, РВ<sub>1-3</sub>, РВ<sub>2-3</sub> на 7 добу були більші на 7 % (3,1 мс), 5,3 % (5,4 мс), 11,7 % (17,9 мс), порівнюючи з вихідними показниками відповідно. На 7 добу після перельоту відмічається покращення показників латентних періодів сенсомоторних реакцій різної складності. Такі зміни вказують на процес повернення швидкості проведення нервових імпульсів до вихідних значень. ФРН на 7 добу мало достовірно більший час проходження тесту, порівнюючи з вихідними даними на 1,3 % (0,9 с). Такі зміни в ФРНП вказують на деякі ознаки сповільнення основних нервових процесів, порівнюючи з вихідними даними, а як порівняти із значеннями відразу після перельоту, то відбулось покращення рухливості основних нервових процесів.

Отримані результати перегукуються з результатами наукового доробку В. І. Шейко, С. П. Весельського [14].

## ФІЗІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

На 14 добу латентні періоди сенсомоторних реакцій різної складності не мали достовірних відмінностей від вихідних величин, така ж закономірність відмічалась і в показниках функціональної рухливості основних нервових процесів.

Таким чином, латентні періоди сенсомоторних реакцій різної складності та значення ФРНП на 14 добу після перельоту повертаються до вихідних значень, що може вказувати на формування адекватної відтермінованої адаптації до впливу екзогенних та ендогенних факторів середовища, генезисом яких був міжконтинентальний переліт.

У таблиці 3 представлені результати неспецифічної резистентності.

Таблиця 3

### Показники не специфічної резистентності

Показники	Контроль	Друга група (n=25)			
		вихідні дані до перельоту	вихідні дані відразу після перельоту	вихідні дані на 7 день після перельоту	вихідні дані на 14 день після перельоту
ІЗЛ, у.о.	1,6±0,05	1,7±0,06	1,32±0,08*	1,8±0,07	1,75±0,04
ЛІ, у.о.	0,6±0,1	0,58±0,08	0,62±0,05	0,56±0,08	0,59±0,05
ІСНЛ, у.о.	1,8±0,07	1,76±0,13	1,9±0,11	1,6±0,12#	1,75±0,12
ІСНМ, у.о.	10,9±0,13	10,15±0,42	7,53±0,44*	7,4±0,56*	10,2±0,61
ІСЛМ, у.о.	6,02±0,18	6,33±0,15	9,6±0,54*	11,4±0,74*#	8,24±0,35
ІЛГ, у.о.	5,31±0,11	5,14±0,11	5,4±0,18	5,34±0,22	5,2±0,13
Індекс Гаркаві, у.о.	0,52±0,1	0,49±0,08	0,92±0,14*	0,5±0,05#	0,53±0,08
Індекс алергізації, у.о.	0,92±0,13	0,87±0,15	0,31±0,18*	0,21±0,16*	0,57±0,11*
Індекс імунної реактивності, у.о.	6,4±0,2	6,55±0,11	4,9±0,24*	3,03±0,12*#	5,1±0,28*

*Примітки:* \* – достовірні зміни по відношенню до контрольної групи  $p < 0,05$ ; # – достовірні зміни по відношенню до вихідних даних  $p < 0,05$ ; ^ – достовірні зміни по відношенню до величин, отриманих відразу після перельоту  $p < 0,05$ .

Відразу після перельоту достовірні зміни були в значеннях ІЗЛ, ІСНМ індексу алергізації та індексу імунної реактивності, а саме їх зменшення, порівнюючи з контролем та вихідними значеннями, на 17,5 % (0,28 у.о.) та 22,4 % (0,38 у.о.); 31 % ( 3,37 у.о.) та 26 % (2,6 у.о.); 66 % (0,61 у.о.) та 64,4 % (0,56 у.о.); 23,4 % (1,5 у.о.) та 25,2 % (1,65 у.о.) відповідно. Величини ІСЛМ та індексу Гаркаві були достовірно більші відразу після перельоту, порівнюючи з контролем та вихідними значеннями, на 59,5 % (3,58 у.о.) та 51,7 % (3,27 у.о.); 77 % (0,4 у.о.) та 88 % (0,43 у.о.).

Таким чином, відразу після перельоту виявлено зниження загальної імунної реактивності (за рахунок неспецифічного захисту організму), підвищена вірогідність алергізації від інтоксикацій як інфекційного, так і неінфекційного генезису, зменшення ІЗЛ вказує на вірогідність формування запальних процесів в організмі, зменшення ІСНМ – на наявність дисбалансу між складовими фагоцитарної системи організму, збільшення ІСЛМ супроводжується формуванням ознак порушення взаємодії між афекторною та ефекторною ланками системного імунітету.

Через 7 діб після перельоту достовірно менші значення були ІСНМ, індексу алергізації та індексу імунної реактивності, а саме їх зменшення, порівнюючи з контролем та вихідними значеннями, на 32 % (3,5 у.о.) та 27 % (2,75 у.о.); 77 % (0,71 у.о.) та 75,9 % (0,66 у.о.); 52,7 % (3,37 у.о.) та 53,7 % (3,5 у.о.) відповідно. Величина ІСЛМ через 7 діб після перельоту була достовірно більшою, порівнюючи з контролем та вихідними значеннями, на 89 % (5,38 у.о.) та 80,1 % (5,07 у.о.). Значення ІЗЛ, ЛІ, СНЛ, ІЛГ індексу Гаркаві через 7 днів після перельоту не мали вірогідної різниці, порівнюючи з контрольними та вихідними величинами.

Таким чином, через 7 днів після перельоту більшість показників неспецифічної резистентності не відрізнялась від контрольних та вихідних значень, але значення індексу алергізації, індексу імунореактивності та ІСНМ залишалися меншими, порівнюючи з контролем та вихідними значеннями. Отримані результати вказують, що через 7 днів після

перельоту спостерігається зниження загальної імунореактивності, підвищення можливості алергічної інтоксикації, скоріше за все це зумовлене значною кількістю молодих імуннокомпетентних клітин в периферійній крові, які ще не завершили функціональне дозрівання. Отримані нами результати переగుууються з науковим доробком В. І. Шейко, О. Б. Кучменко, В. М. Гавій [13].

Через 14 днів після перельоту майже всі показники неспецифічної резистентності не відрізнялись від вихідних та контрольних величин, винятком були індекс алергізації та індекс імунної реактивності, які були достовірно менші. Так, індекс алергізації та індекс імунної реактивності були менші, порівнюючи з контролем та вихідними даними, на 38,1 % (0,35 у.о.) та 34,5 % (0,3 у.о.); 20,3 % (1,3 у.о.) та 22,1 % (1,45 у.о.) відповідно.

Отже, через 14 днів після перельоту індекс алергізації та імунної реактивності достовірно менші, порівнюючи з контролем та вихідними значеннями, що вказує на збереження підвищених алергічних реакцій та знижену імунореактивність організму. Стосовно всіх інших індексів неспецифічної резистентності, то їх значення не мали вірогідної відмінності від контрольних та вихідних величин.

### Висновки

Спіраючись на отримані нами результати, можна констатувати, що міжконтинентальні подорожі мають негативний вплив на стан нейродинамічних функцій та неспецифічної резистентності. Слід відмітити, що через 7 днів після міжконтинентальної подорожі показники нейродинамічних функцій майже повністю поверталися до вихідних значень, а через 14 днів після подорожі повністю відновлювалися. Показники неспецифічної резистентності через 7 днів після перельоту мали достовірну тенденцію до повернення до вихідних значень, а через 14 днів після перельоту лише індекс алергізації та імунної реактивності не поверталися до вихідних величин.

Таким чином, міжконтинентальні подорожі супроводжуються терміновою адаптацією, яка триває до 7 діб, а після 14 діб відбувається формування ознак генералізованої тривалої адаптації, але в системі імунних реакцій процес тривалої адаптації має більший часовий інтервал ніж 14 діб.

1. Вікіпедія [Електронний ресурс]. URL: [wikipedia.org/wiki/Київ](https://wikipedia.org/wiki/Київ) [wikipedia.org/wiki/Пекін](https://wikipedia.org/wiki/Пекін) (дата звернення: 05.09.2017).
2. Вікова фізіологія: підручник. / за ред. П. Д. Плахтія. Львів : Видавництво «Новий Світ-2000», 2020. 340 с.
3. Гельсінська декларація Всесвітньої медичної асоціації «Етичні принципи медичних досліджень за участю людини у якості об'єкта дослідження». [Інтернет]. Документ 990\_005, редакція від 01.10.2008. URL: [https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/990\\_005](https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/990_005). (дата звернення: 05.09.2017).
4. Загальна декларація про біоетику та права людини. Організація Об'єднаних Націй з питань освіти, науки і культури: відділ етики науки і технологій: сектор соціальних і гуманітарних наук [Інтернет]. 2005 жов. 19; 12 с. URL: <http://unesdoc.unesco.org/images/0014/001461/146180r.pdf>. (дата звернення: 05.09.2017).
5. Клінічна лабораторна діагностика / Л. Є. Лаповець, Г. Б. Лебедь, О. О. Ястремська та ін.; за ред. Л. Є. Лаповець. 2-е вид. (стер.). Київ : ВСВ «Медицина», 2021. 472 с.
6. Макаренко М. В., Панченко В. М. Сенсомоторна реактивність у людей з різними властивостями основних нервових процесів. *Вісник нац. унту оборони України*. 2012. Т. 4 (29) С. 188–193.
7. Поручинська Т. Ф., Пасичнюк І. Ф., Поручинський А. І. Екологічна фізіологія людини : навч. посіб. Луцьк : ВНУ ім. Лесі Українки. 2021. 272 с.
8. Філімонов В. І., Маракушин Д. І., Тарасова К. В. Клінічна фізіологія: підручник. Київ : «Медицина» 2022. 776 с.
9. Шейко В., Кучменко О., Мхітарян Л., Гавій В. Відтермінований вплив геохронокліматичних факторів на показники системного імунітету людини. *Наукові записки. Біологічні науки (Ніжинський державний університет імені Миколи Гоголя)*. 2024. № 3. С. 34–44. <https://doi.org/10.31654/2786-8478-2024-BN-3-34-44>.
10. Шейко В., Весельський С. Вплив геохронокліматичних факторів на стан нейродинамічних показників. *Наукові записки. Біологічні науки (Ніжинський державний університет імені Миколи Гоголя)*. 2024. № 3. С. 34–40. <https://doi.org/10.31654/2786-8478-2023-BN-3-4-34-40>.

11. Moderní aspekty vědy Svazek XLVIII / Díl mezinárodní Ekonomický Institut s.r.o.. Česká republika: Mezinárodní Ekonomický Institut s.r.o., 2024. str. 373. – Розд.: Вплив імуностимуляції на сприйняття та обробку інформації адресованої I та II сигнальним системам на фоні набуті короткозорості середнього ступеня / Стрельцова В. В. С. 154–173. <https://doi.org/10.52058/48-2024>.
12. Psychology, medicine and biology: the development of necessary technologies in the field of health care: collective monograph / Tashchuk V., Amelina T., Ivanchuk P., Al Salama M.V.O., Hinhuliak O. – etc. – International Science Group. – Boston : Prim., 2024. с. 276. – Розд.: Відтермінований вплив геохронокліматичних факторів на показники клітинної ланки системного імунітету організму людини / В. І. Шейко С. 206–214. <https://doi.org/10.46299/ISG.2024.MONO.MED.2>.
13. Sobol E. V., Sheiko V. H. The state of cellular link of systemic immunity under influence of geochronoclimatic factors. *Науковий журнал «Вісник проблем біології і медицини»*. 2018. Вип. 4, Т. 2 (147). С. 387–389.

## References

1. Wikipediia [Elektronnyi resurs]. URL: [wikipedia.org/wiki/Kyiv](http://wikipedia.org/wiki/Kyiv) [wikipedia.org/wiki/Pekin](http://wikipedia.org/wiki/Pekin) (data zvernennia: 05.09.2017). [in Ukrainian]
2. Vikova fiziologiia: pidruchnyk. / za red. P. D. Plakhtii. Lviv : Vydavnytstvo «Novyi Svit-2000», 2020. 340 s. [in Ukrainian]
3. Helsinska deklaratsiia Vsesvitnoi medychnoi asotsiatsii «Etychni pryntsyipy medychnykh doslidzhen za uchastiu liudyny u iakosti obiekta doslidzhennia». [Internet]. Dokument 990\_005, redaktsiia vid 01.10.2008. URL: [https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/990\\_005](https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/990_005). (data zvernennia: 05.09.2017). [in Ukrainian]
4. Zahalna deklaratsiia pro bioetyku ta prava liudyny. Orhanizatsiia Obiednanykh Natsii z pytan osvity, nauky i kultury: viddil etyky nauky i tekhnologii: sektor sotsialnykh i humanitarnykh nauk [Internet]. 2005 zhov. 19; 12 s. URL: <http://unesdoc.unesco.org/images/0014/001461/146180r.pdf>. (data zvernennia: 05.09.2017). [in Ukrainian]
5. Klinichna laboratorna diahnostyka / L. Ie. Lapovets, H. B. Lebed, O. O. Yastremska ta in.; za red. L. Ie. Lapovets. 2-e vyd. (ster.). Kyiv : VSV «Medytsyna», 2021. 472 s. [in Ukrainian]
6. Makarenko M. V., Panchenko V. M. Sensomotorna reaktyvnist u liudei z riznymy vlastyvostiamy osnovnykh nervovykh protsesiv. *Visnyk nats. untu oborony Ukrainy*. 2012. Т. 4 (29) S. 188–193. [in Ukrainian]
7. Poruchynska T. F., Pasychniuk I. F., Poruchynskiy A. I. Ekolohichna fiziologiia liudyny : navch. posib. Luts'k : VNU im. Lesi Ukrainky. 2021. 272 s. [in Ukrainian]
8. Filimonov V. I., Marakushyn D. I., Tarasova K. V. Klinichna fiziologiia: pidruchnyk. Kyiv : «Medytsyna» 2022. 776 c. [in Ukrainian]
9. Sheiko V., Kuchmenko O., Mkhitarian L., Havii V. Vidterminovanyi vplyv heokhronoklimatychnykh faktoriv na pokaznyky systemnoho imunitetu liudyny. *Naukovi zapysky. Biolohichni nauky (Nizhynskiy derzhavnyi universytet imeni Mykoly Hoholia)*. 2024. No 3. S. 34–44. <https://doi.org/10.31654/2786-8478-2024-BN-3-34-44>. [in Ukrainian]
10. Sheiko V., Vesels'kyii S. Vplyv heokhronoklimatychnykh faktoriv na stan neyrodynamichnykh pokaznykiv. *Naukovi zapysky. Biolohichni nauky (Nizhynskiy derzhavnyi universytet imeni Mykoly Hoholia)*. 2024. No 3. S. 34–40. <https://doi.org/10.31654/2786-8478-2023-BN-3-4-34-40>. [in Ukrainian]
11. Moderní aspekty vědy Svazek XLVIII / Díl mezinárodní Ekonomický Institut s.r.o.. Česká republika: Mezinárodní Ekonomický Institut s.r.o., 2024. str. 373. – Rozd.: Vplyv imunostymulatsii na spryniatia ta obrobku informatsii adresovanoi I ta II syhnalnym systemam na foni nabutoi korotkozorosti sredneho stupenia / Streltsova V. V. S. 154–173. <https://doi.org/10.52058/48-2024>.
12. Psychology, medicine and biology: the development of necessary technologies in the field of health care: collective monograph / Tashchuk V., Amelina T., Ivanchuk P., Al Salama M.V.O., Hinhuliak O. – etc. – International Science Group. – Boston : Prim., 2024. с. 276. – Rozd.: Vidterminovanyi vplyv heokhronoklimatychnykh faktoriv na pokaznyky klitynnoi lanky systemnoho imunitetu orhanizmu liudyny / V. I. Sheiko S. 206–214. <https://doi.org/10.46299/ISG.2024.MONO.MED.2>.
13. Sobol E. V., Sheiko V. H. The state of cellular link of systemic immunity under influence of geochronoclimatic factors. *Naukovyy zhurnal «Visnyk problem biolohii i medytsyny»*. 2018. Vyp. 4, Т. 2 (147). S. 387–389.

<sup>1</sup>V. Sheiko, <sup>1</sup>O. Voloshyn, <sup>2</sup>Al-Hashimi Sadad Khalaf Tamir

<sup>1</sup>Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

<sup>2</sup>Al-Nukhba University College, Baghdad, Republic of Iraq

DELAYED IMPACT OF INTERCONTINENTAL TRAVEL ON THE STATE  
OF NEURODYNAMIC FUNCTIONS AND NON-SPECIFIC RESISTANCE  
OF THE HUMAN ORGANISM

The presence of high-speed transport (planes, high-speed trains, helicopters, expressways, and high-speed cars) and its integration into people's daily lives create conditions for the rapid overcoming of significant distances in a short period. This is accompanied by changes in time zones, climate, geographical zones, and natural environments. The issue of adaptive reactions and mechanisms throughout the organism is a primary focus in physiological and pathophysiological research.

Few publications address the impact of intercontinental travel on neurodynamic functions and non-specific resistance, primarily reporting changes in systemic immunity and neurodynamic indicators. However, there is a lack of data on delayed effects on non-specific resistance and neurodynamic functions.

The aim of our study was to investigate the delayed effects of intercontinental travel on neurodynamic function indicators and non-specific resistance in the human organism.

The study involved 50 volunteers, divided into two groups: a control group of 25 individuals and an experimental group of 25 individuals. All participants were practically healthy, aged between 25 and 45 years. The experimental group traveled approximately 6,500 km in 8 hours and 40 minutes, departing from Boryspil International Airport, Ukraine, and arriving at Shoudu International Airport, Beijing, China.

Immediately after the flight, the values of the latent periods of PZMR and LPRV2-3 were significantly higher compared to both control and baseline values (by 9% and 24 ms, and 6.7% and 18.1 ms, respectively). The FRNP immediately after the flight showed a significant increase in test time by 2.5% (1.8 seconds). The latent periods of sensorimotor reactions of various complexities, as well as the FRNP values measured on the 14th day post-flight, returned to baseline levels, indicating the development of delayed adaptation to the influence of exogenous and endogenous environmental factors associated with intercontinental travel.

The latent periods of simple visual-motor reactions and choice reactions (2-3) immediately after the flight were significantly longer than control and baseline values (by 9% and 24 ms, and 6.7% and 18.1 ms, respectively). The functional mobility of nervous processes immediately after the flight increased significantly, with test times rising by 2.5% (1.8 seconds). By the 14th day post-flight, these reaction times and the functional mobility indices returned to baseline, suggesting the formation of delayed adaptive responses.

Immediately after the flight, there was a decrease in overall immune reactivity (reflecting the body's nonspecific defenses), along with an increased likelihood of allergization from both infectious and non-infectious intoxications. There was also a reduction in the leukocyte shift index, indicating a potential development of inflammatory processes; a decrease in the neutrophil/monocyte ratio, indicating an imbalance within the phagocytic system; and an increase in the leukocyte/monocyte ratio, suggesting impaired interaction between effector and effector components of systemic immunity.

Fourteen days after the flight, all indicators of nonspecific resistance returned to baseline and control values, except for the allergization index and immune reactivity index, which remained significantly lower. This persistence suggests ongoing increased allergic reactivity and decreased immunoreactivity of the body.

*Key words: neurodynamics, latent periods of sensorimotor reactions, functional mobility of the main nervous processes, leukocytes, neutrophils, monocytes, nonspecific resistance, hematological indices.*

Надійшла до редакції: 12.11.2025

Прийнята до друку: 15.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

# ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

УДК 581.192+631.8:633.35

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.9

<sup>1</sup>С. В. ПИДА , <sup>1</sup>І. І. ОПАЦЬКИЙ , <sup>1</sup>А. Ю. ДЗЕНДЗЕЛЬ , <sup>2</sup>О. В. ТРИГУБА 

<sup>1</sup>Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

<sup>2</sup>Кременецька обласна гуманітарно-педагогічна академія імені Тараса Шевченка  
пров. Лицейний, 1, Кременець, Тернопільська область, 47003

E-mail: pyda@chem-bio.com.ua, ivanopatskyii@gmail.com, andrijdzendzel@gmail.com, boratun1@ukr.net

## **ДИНАМІКА НАКОПИЧЕННЯ ПІГМЕНТІВ У ЛИСТКАХ БОБІВ (*FABA BONA* MEDIC.) ЗА ВПЛИВУ МІКРОБНИХ ПРЕПАРАТІВ**

У роботі наведено результати досліджень динаміки накопичення фотосинтетичних пігментів у листках *Faba bona* Medic. залежно від фаз росту й розвитку та передпосівної обробки насіння мікробними препаратами. Встановлено, що вміст хлорофілів і каротиноїдів суттєво змінюється впродовж онтогенезу рослин. Найвищий уміст суми хлорофілів виявлено у фазі зеленого бобу, тоді як мінімальні значення відмічено під час бутонізації. Максимальний вміст каротиноїдів у мезофілі листків спостерігався у фазі цвітіння, дещо менший – у фазі зеленого бобу, а найнижчий – під час бутонізації.

Передпосівна інокуляція насіння мікробними препаратами Ризобофіт і Ризогумін істотно впливала на накопичення фотосинтетичних пігментів у листках упродовж усього періоду вегетації. За дії Ризобофіту у фазі бутонізації вміст хлорофілу *a* статистично вірогідно зростав порівнюючи з контролем, на 12,2 %, тоді як застосування Ризогуміну забезпечувало ще вищі показники (на 17,9 %), зумовлені комплексним складом препарату. Під час цвітіння Ризобофіт і Ризогумін статистично вірогідно підвищували вміст хлорофілів *a*, *b* і каротиноїдів.

У фазі зеленого бобу та на початку досягання бобів обидва препарати достовірно підвищували вміст хлорофілу *a* та каротиноїдів, однак максимальні значення спостерігали за використання Ризогуміну. Збільшення частки хлорофілу *a* є важливим показником підвищення стійкості рослин до дії стресових чинників, зокрема в умовах кліматичних змін. Обробка насіння перед сівбою Ризогуміном суттєво знижувала параметр співвідношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b*, що вказує про інтенсивніший вплив Ризогуміну на накопичення хлорофілу *b* у мезофілі листків *Faba bona*, порівнюючи з Ризобофітом.

Інокуляція насіння мікробними препаратами сприяла поліпшенню азотного живлення рослин унаслідок активізації симбіотичної фіксації молекулярного нітрогену, що безпосередньо позначалося на інтенсивності біосинтезу фотосинтетичних пігментів. Отримані результати свідчать про доцільність використання мікробних препаратів у технології вирощування *Faba bona* для оптимізації фотосинтетичної діяльності рослин.

*Ключові слова:* *Faba bona* Medic., мікробні препарати, хлорофіли, каротиноїди, співвідношення пігментів.



©2025 С. В. Пида та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

Актуальною проблемою сьогодення є розробка технологій вирощування сільськогосподарських культур, які спрямовані на біологічну оптимізацію їх продукційного процесу. Особливу увагу привертають бактеріальні препарати, що здатні корегувати мікробні процеси у ризосфері рослин та позитивно впливати на їх урожайність [9].

В Україні представлено широкий асортимент мікробіологічних препаратів, призначених для різних груп рослин. За кількісним складом компонентів їх поділяють на моно та комплексні препарати. Їх основу становить біологічний агент – жива культура мікроорганізмів разом із продуктами їхнього метаболізму. Комплексні біопрепарати містять низку біологічних агентів, які синтезують власні метаболіти, а також до їх складу додатково введені біологічно активні речовини та мікроелементи [8]. Біоінокулянти використовують для обробки насіння, проростків, коренів та ґрунту, через свою пряму та опосередковану дію вони суттєво впливають на якість ґрунту та сталий розвиток агрофітоценозів [21, 22, 23].

Для формування активних азотфіксувальних симбіозів з бобовими культурами в Інституті сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН розроблено препарати Ризобофіт та Ризогумін, які у своєму складі містять специфічні для кожного виду бобової культури селекціоновані штами бульбочкових бактерій. Застосування зазначених вище препаратів для інокуляції насіння інтенсифікує засвоєння азоту з атмосфери, поліпшує азотний метаболізм у бобових рослинах, і відтак підвищує їх продуктивність та якість урожаю [11].

Завдяки біологічній фіксації азоту симбіотичними системами та якісному складу зерна бобові культури є цінними у сільському господарстві [1, 15, 20]. Вони широко використовуються у харчуванні людини, тваринництві та виконують важливу роль в екологічній безпеці: основне джерело рослинних білків; сівозміни на основі бобових виділяють менше парникових газів, оскільки знижується використання неорганічних добрив; покращують здоров'я ґрунту (органічна речовина від післяжнивних решток, доступність азоту та фосфору завдяки видільній діяльності коренів та викидання водню від час біологічної фіксації нітрогену) [18]. Важливим представником серед палітри бобових є боби (*Faba bona* Medic.).

Біологічна фіксація азоту симбіотичними системами бобових культур тісно пов'язана з процесом фотосинтезу [15]. Рослинні пігменти наземних екосистем мають вирішальне значення для існування життя на Землі, оскільки забезпечують перебіг фотосинтезу. Окрім цього, вони виконують захисні функції та слугують індикаторами фізіологічного стану рослин і рівня їхнього мінерального живлення [19]. Досліджено вміст пігментів у листках рослин сочевиці [5, 7], нуту [2, 16], гороху [4], сої [6], люпину [12, 15] та ін. Показано ефективність застосування бактеріальних препаратів Ризобофіту та Ризогуміну за параметрами водообміну та ростових процесів бобів [3, 14]. Формування пігментного складу листків рослин за застосування в технології вирощування бобів зазначених вище препаратів залишається недостатньо вивченим, що зумовлює актуальність і перспективність пропонованого дослідження.

Метою роботи було встановити вплив мікробних препаратів Ризобофіт та Ризогумін на динаміку вмісту пластидних пігментів у листках бобів (*Faba bona*) сорту Хоростківські за вирощування в ґрунтово-кліматичних умовах Західного Лісостепу України.

### Матеріали та методи досліджень

Польові дослід з бобами (*Faba bona*) сорту Хоростківські закладали у трьох варіантах (Контроль, Ризобофіт, Ризогумін) та трьох повтореннях на чорноземі типовому важкосуглинистому ділянок агробіолабораторії Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Насіння бобів контрольного варіанту за одну годину перед сівбою зволожували водою з розрахунку 2 % від його маси, а дослідні – мікробіологічними препаратами Ризобофітом (торф'яна форма) та Ризогуміном (рідка форма) під боби згідно з нормами виробника. Технологія вирощування бобів була типовою для Лісостепу України: норма висіву – 0,4 млн шт/га, ширина міжрядь – 45 см, глибина сівби – 3–4 см, строк сівби – третя декада квітня [13]. Мікробіологічні препарати отримали в Інституті сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН України (м. Чернігів), насіння – із Подільської дослідної станції Тернопільського інституту агропромислового виробництва НААН України (м. Хоростків).

Упродовж вегетації визначали вміст хлорофілів *a*, *b* і каротиноїдів у свіжозібраних листках середнього ярусу *Faba bona* методом їх екстрагування диметилсульфооксидом за Вельбурном [24]. Коефіцієнти екстинкції отриманих розчинів вимірювали на спектрофотометрі UIT SFU-0172 за довжини хвиль:  $\lambda = 649, 665, 480$ . Обробка статистичних даних здійснювалась за допомогою комп'ютерної програми *Microsoft Excel*.

### Результати досліджень та їх обговорення

У результаті досліджень встановлено, що найбільшим умістом хлорофілів характеризувалися листки *Faba bona* у фазі зеленого бобу, найменшим – під час бутонізації рослин (табл. 1). За вмістом суми хлорофілів у листках упродовж онтогенезу фази росту і розвитку бобів можна розмістити у такій послідовності: зелений біб > цвітіння > початок досягання бобів > бутонізація. Пік накопичення каротиноїдів у мезофілі листків визначено під час цвітіння рослин, дещо менше – у фазі зеленого бобу. Під час бутонізації бобів листки характеризувалися найнижчим умістом каротиноїдів. Показано, що формування фотосинтетичної системи рослин *Cicer arietinum* L. залежить також від його індивідуального розвитку. Листки нуту звичайного у фазі зеленого бобу характеризувалися максимальним умістом хлорофілів, а під час цвітіння – основних каротиноїдів [16]. Передпосівна обробка насіння мікробними препаратами суттєво впливала на накопичення фотосинтетичних пігментів у листках упродовж онтогенезу бобів. Зокрема, за впливу Ризобофіту вміст хлорофілу *a* у листках рослин у фазі бутонізації статистично вірогідно підвищився на 12,2 %, порівнюючи з контролем.

Таблиця 1

Вплив обробки насіння перед сівбою мікробними препаратами на накопичення фотосинтетичних пігментів (мг/г сирової маси) у мезофілі листків *Faba bona*,  $M \pm m$ ,  $n=4$

Варіант	Хлорофіл <i>a</i>	Хлорофіл <i>b</i>	Хлорофіли ( <i>a</i> + <i>b</i> )	Каротиноїди
Фаза бутонізації				
К	1,23±0,021	0,27±0,014	1,50	0,40±0,011
Ризобофіт	1,38±0,013*	0,29±0,013	1,67	0,43±0,016
Ризогумін	1,45±0,026*	0,36±0,012*	1,81	0,48±0,013*
Фаза цвітіння				
К	1,53±0,023	0,34±0,011	1,87	0,62±0,015
Ризобофіт	1,68±0,019*	0,40±0,014*	2,08	0,69±0,011*
Ризогумін	1,72±0,022*	0,43±0,017*	2,15	0,71±0,013*
Фаза зеленого бобу				
Контроль	1,81±0,024	0,39±0,011	2,20	0,53±0,014
Ризобофіт	1,92±0,021*	0,43±0,021	2,35	0,59±0,013*
Ризогумін	1,98±0,023*	0,48±0,011*	2,46	0,64±0,015*
Фаза початок досягання бобів				
К	1,51±0,021	0,35±0,012	1,86	0,41±0,013
Ризобофіт	1,63±0,011*	0,39±0,024	2,02	0,49±0,015*
Ризогумін	1,69±0,021*	0,42±0,012*	2,11	0,54±0,012*

Примітка.\* Відмінності порівняно з контролем достовірні при  $P \leq 0,05$ .

Варто зазначити, що у ґрунті дослідних ділянок наявні місцеві раси бульбочкових бактерій, які спонтанно інокулювали корені рослин контрольного варіанту. За впливу комплексного мікробного препарату Ризогумін кількість хлорофілу *a* в листках рослин у зазначеній вище фазі була вищою на 17,9 %, порівнюючи з контролем, та на 5,1 % – порівнюючи з варіантом Ризобофіт. Обробка насіння перед сівбою Ризогуміном статистично вірогідно підвищувала на 33,3 % вміст хлорофілу *b* та на 20,0 % основних каротиноїдів. Аналогічну закономірність виявлено і під час цвітіння бобів. Але за інокуляції насіння Ризобофітом у фазі цвітіння статистично вірогідно підвищувався вміст всіх фотосинтетичних пігментів: хлорофілу *a* на 9,8 %, хлорофілу *b* – 17,6 %, каротиноїдів – 11,3 %. За впливу Ризогуміну також суттєво зростав вміст хлорофілу *a* на 12,4 %, хлорофілу *b* – 26,5 %, каротиноїдів – 14,5 %. Застосування Ризогуміну в технології вирощування бобів суттєвіше

впливало на біосинтез фотосинтетичних пігментів у генеративних фазах росту і розвитку *Faba bona*, порівнюючи з Ризобофітом. Це пояснюється тим, що у його складі, крім бульбочкових бактерій бобів, наявні біологічно активні речовини, мікроелементи у хелатованій формі та стартові концентрації макроелементів [10].

У фазі зеленого бобу та на початку досягання бобів обидва мікробіологічні препарати статистично вірогідно підвищували вміст хлорофілу *a* відповідно на 6,1 % та 7,9 % (Ризобофіт), 9,4 % та 11,9 % (Ризогумін) і основних каротиноїдів – на 11,3 % та 19,5 % (Ризобофіт), 20,7 % та 31,7 % (Ризогумін). Відомо, що кількість хлорофілу *a* в хлоропластах мезофілу значно більша порівнюючи з хлорофілом *b*, а за дії стресових чинників різної природи знижується вміст саме хлорофілу *a* [17], тому збільшення його кількості за обробки насіння перед сівбою Ризобофітом і Ризогуміном сприяє підвищенню стійкості рослин бобів до несприятливих умов навколишнього середовища за зміни клімату. Інокуляція насіння мікробними препаратами поліпшила азотне живлення рослин *Faba bona* у результаті фіксації молекулярного нітрогену симбіотичними системами, утвореними інтродукованими штамми бульбочкових бактерій препаратів, що відповідно вплинуло на біосинтез фотосинтетичних пігментів. У зазначених вище фазах на накопичення хлорофілу *b* суттєво впливала лише передпосівна обробка насіння комплексним мікробним препаратом Ризогумін.

Показники співвідношення хлорофілів в онтогенезі бобів за використання у технології їх вирощування мікробних препаратів знижувалися, що пов'язано зі збільшенням кількості хлорофілу *b* (табл. 2). За інокуляції насіння Ризобофітом спостерігалася тенденція до зменшення параметрів співвідношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* порівнюючи з контролем. Обробка насіння перед сівбою Ризогуміном статистично вірогідно знижувала вищезазначений параметр, що вказує про інтенсивніший вплив Ризогуміну на накопичення хлорофілу *b* у мезофілі листків *Faba bona* порівнюючи з Ризобофітом.

Таблиця 2

Вплив обробки насіння перед сівбою мікробними препаратами на співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках *Faba bona*,  $M \pm m$ ,  $n=4$

Варіант	Хл. <i>a</i> / Хл. <i>b</i>	Хл. ( <i>a+b</i> ) / каротиноїди
Фаза бутонізації		
К	4,55±0,11	3,75±0,10
Ризобофіт	4,76±0,14	3,88±0,11*
Ризогумін	4,03±0,15*	3,77±0,13
Фаза цвітіння		
К	4,50±0,11	3,02±0,14
Ризобофіт	4,20±0,16	3,01±0,16
Ризогумін	4,00±0,12*	3,03±0,09
Фаза зеленого бобу		
К	4,64±0,12	4,15±0,13
Ризобофіт	4,46±0,08	3,98±0,15
Ризогумін	4,12±0,16*	3,84±0,14
Фаза початок досягання бобів		
К	4,31±0,11	4,54±0,09
Ризобофіт	4,18±0,16	4,12±0,12*
Ризогумін	4,02±0,11*	3,91±0,11*

Примітка. \*Відмінності достовірні при  $P \leq 0,05$ .

За показниками співвідношення суми хлорофілів (*a* + *b*) до каротиноїдів статистично вірогідної різниці між контрольним та дослідними варіантами майже не виявлено. Спостерігається тенденція до зниження вищезазначених показників, що пов'язано і суттєвим збільшенням каротиноїдів за впливу мікробних препаратів. Лише на початку досягання бобів мікробні препарати статистично вірогідно зменшували параметри співвідношення суми хлорофілів до каротиноїдів.

**Висновки**

Результати досліджень показують, що передпосівна обробка насіння бобів сорту Хоростківські мікробними препаратами Ризобофіт та Ризогумін статистично вірогідно впливає на накопичення фотосинтетичних пігментів у мезофілі листків упродовж генеративних фаз росту і розвитку рослин. Комплексний мікробіологічний препарат Ризогумін, порівнюючи з Ризобофітом, суттєвіше підвищував вміст пігментів хлоропластів у мезофілі листків *Faba bona*, що зумовлено наявністю у його складі, крім бульбочкових бактерій бобів, біологічно активних речовин, мікроелементів у хелатованій формі та стартових концентрацій макроелементів.

Вміст фотосинтетичних пігментів у листках бобів сорту Хоростківські залежить також від фази онтогенезу рослин. Найвищим умістом хлорофілів характеризувалися листки у фазі зеленого бобу, основних каротиноїдів – під час цвітіння рослин. За використання у технології вирощування Ризогуміну виявлено статистично вірогідну різницю, порівнюючи з контролем, за параметрами співвідношення хлорофілу *a* / хлорофілу *b* упродовж генеративних фаз росту і розвитку рослин. Визначено суттєву різницю за показником співвідношення хлорофілів (*a + b*) до каротиноїдів за використання Ризогуміну на початку досягання бобів.

Оскільки застосування Ризобофіту та Ризогуміну для передпосівної обробки насіння суттєво впливає на формування фотосинтетичної системи *Faba bona* сорту Хоростківські, то зазначені препарати є перспективними елементами в технології вирощування культури в умовах Західного Лісостепу України.

1. Врожайність сої за впливу мікробних препаратів / О. О. Ходаніцька та ін. *Корми і кормовиробництво*. 2024. № 97. С. 77–84. <https://doi.org/10.31073/kormovyrobnytstvo202497-08>.
2. Гангур В. В., Єремко Л. С., Сокирко Д. П. Формування продуктивності нуту залежно від технологічних факторів в умовах лівобережного Лісостепу України. *Зернові культури*. 2017. Т. 1, № 2. С. 285–292.
3. Ефективність використання мікробіологічних препаратів у посівах бобів (*Faba bona* Medic.) / С. В. Пида та ін. *Екологічні науки : науково-практичний журнал*. 2022. № 2 (41). С. 38–42. <https://doi.org/10.32846/2306-9716/2022.eco.2-41.6>.
4. Карпенко В. П., Бойко Я. О. Вплив гербіциду Максі Мокс за сумісного використання з біологічними препаратами на вміст хлорофілу в рослинах гороху озимого. *Новини науки та прикладні наукові розробки*: мат. міжнар. наук.-практ. конф. (м. Львів, 28 жовтня 2018 р.). Львів, 2018. Т. 5. С. 76–78.
5. Карпенко В. П., Новікова Т. П., Притуляк Р. М., Гнатюк М. Г. Вміст пігментів у листках сочевиці за дії біологічних препаратів. *Наукові горизонти*. 2019. Т. 22. № 7. С. 41–47. <https://doi.org/10.33249/2663-2144-2019-80-7-41-47>.
6. Карпенко В. П., Притуляк Р. М., Івасюк Ю. І., Чорнега А. О. Формування листової поверхні рослин сої та кількості хлорофілів за інтегрованої дії гербіциду та біологічних препаратів. *Агробіологія*. 2018. № 1. С. 43–50.
7. Козак В. О., Чернік І. В., Пида С. В., Крижановська М. А. Фотосинтетичні пігменти листків сочевиці харчової (*Lens culinaris* Medik.) за впливу мікробних препаратів і протруйника Максим. *Український журнал природничих наук*. 2025. № 13. С. 77–86. <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.13.2025.6>.
8. Коць С. Я., Кукол К. П. Вплив пестицидів на бульбочкові бактерії у чистій культурі та реалізацію їх симбіотичного потенціалу. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. 53, № 3. С. 240–261. <https://doi.org/10.15407/frg2021.03.240>.
9. Курдиш І. К., Церковняк Л. С., Цвей Я. П., Черната Д. М. Перспективи і проблеми інтродукції мікроорганізмів у агроценози. *Наук. вісник Чернівецького ун-ту. Біологія*. 2005. Вип. 252. С. 126–131.
10. Методологія і практика використання мікробних препаратів у технологіях вирощування сільськогосподарських культур / В. В. Волкогон та ін.; за наук. ред. В. В. Волкогона. Київ : Аграр. наука, 2011. 156 с.
11. Мікроорганізми в стабілізації агроєкосистем / за ред. В. П. Патики і В. В. Волкогона. Ніжин : Видавець ПП Лисенко М. М., 2024. 352 с.
12. Панцирева Г. В. Функціонування асиміляційного апарату та продуктивність рослин люпину білого. *Наукові доповіді НУБіП України*. 2019. № 5 (81). 23 с.
13. Петриченко В. Ф., Лихочвор В. В. Рослинництво. Нові технології вирощування польових культур / 5-е вид., виправ., доповн. Львів : НВФ Українські технології, 2020. 806 с.
14. Пида С. В., Конончук О. Б., Тригуба О. В., Гурська О. В. Ефективність застосування мікробіологічних препаратів Ризобофіт та Ризогумін за біометричними показниками бобів (*Faba*

- bona Medic*). *Агробіологія*. 2021. № 1. С. 114–120. <https://doi.org/10.33245/2310-9270-2021-163-1-115-121>.
15. Піда С. В., Тригуба О. В. Функціонування симбіотичної системи люпин – *Bradyrhizobium* sp. (*Lupinus*) за сумісного застосування ризобіофіту та регуляторів росту рослин: монографія. Тернопіль : ТНПУ ім. Володимира Гнатюка, 2019. 172 с.
  16. Піда С. В., Чернік І. В., Тригуба О. В. Динаміка вмісту фотосинтетичних пігментів у листках *Cicer arietinum* L. за впливу бактеріальних препаратів. *Український журнал природничих наук*. 2024. № 9. С. 46–55. <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.9.2024.5>.
  17. Agathokleous E., Zhong Feng Z., Peñuelas J. Chlorophyll hormesis: Are chlorophylls major components of stress biology in higher plants?. *Science of The Total Environment*. 2020. Vol. 726. 138637. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138637>.
  18. Akbar H., Sagar M., Sharif A. et al. Chapter 6 – Legumes for nutrient management in the cropping system. *Advances in Legumes for Sustainable Intensification*. 2022. P. 93–112. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85797-0.00014-8>.
  19. Croft H., Chen M. J., Zhang Y. The applicability of empirical vegetation indices for determining leaf chlorophyll content over different leaf and canopy structures. *Ecological Complexity*. 2014. Vol. 17. P. 119–130. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.11.005>.
  20. Jabborova D., Kannepalli A., Davranov K. et al. Co-inoculation of rhizobacteria promotes growth, yield, and nutrient contents in soybean and improves soil enzymes and nutrients under drought conditions. *Scientific Reports*. 2021. № 11 (1). P. 22081. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01337-9>.
  21. Lalitha S. Plant growth-promoting microbes: a boon for sustainable agriculture. *Sustainable agriculture towards food security*. 2017. P. 125–128. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-6647-4\\_8](https://doi.org/10.1007/978-981-10-6647-4_8).
  22. Pal S., Singh H. B., Farooqui A., Rakshit A. Fungal biofertilizers in Indian agriculture: perception, demand and promotion. *J. Eco-friend. Agric*. 2015. 10. P. 101–113.
  23. Sandeep S., Nihar G., Sukhjinder K. et al. Soil microbial resources: Unlocking sustainable strategies for crop productivity and soil health. *Current Research in Microbial Sciences*. 2025. Vol. 9. 100468. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2025.100468>.
  24. Wellburn A. P. The spectral determination of chlorophyll a and b, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant. Physiol*. 1994. Vol. 144 (3). P. 307–313.

## References

1. Vrozhainist soi za vplyvu mikrobnnykh preparativ / O. O. Khodanitska ta in. *Kormy i kormovyrobnytstvo*. 2024. No 97. S. 77–84. <https://doi.org/10.31073/kormovyrobnytstvo202497-08>. [in Ukrainian]
2. Hanhur V. V., Ieremko L. S., Sokyрко D. P. Formuvannya produktyvnosti nutu zalezno vid tekhnolohichnykh faktoriv v umovakh livoberezhnoho Lisostepu Ukrainy. *Zernovi kultury*. 2017. T. 1, No 2. S. 285–292. [in Ukrainian]
3. Efektyvnist vykorystannia mikrobiolohichnykh preparativ u posivakh bobiv (*Faba bona Medic.*) / S. V. Pyda ta in. *Ekolohichni nauky : naukovo-praktychnyy zhurnal*. 2022. No 2 (41). S. 38–42. <https://doi.org/10.32846/2306-9716/2022.eco.2-41.6>. [in Ukrainian]
4. Karpenko V. P., Boyko Ya. O. Vplyv herbetsydu Maksi Moks za sumisnoho vykorystannia z biolohichnyimi preparatamy na vmist khlorofilu v roslynakh horokhu ozymoho. *Novyny nauky ta prykladni naukovy rozrobky: mat. mizhnar. nauk.-prakt. konf. (m. Lviv, 28 zhovtnia 2018 r.)*. Lviv, 2018. T. 5. S. 76–78. [in Ukrainian]
5. Karpenko V. P., Novikova T. P., Prytuliak R. M., Hnatiuk M. H. Vmist pihmentiv u lystkakh sochevytsi za dii biolohichnykh preparativ. *Naukovi horyzonty*. 2019. T. 22. No 7. S. 41–47. <https://doi.org/10.33249/2663-2144-2019-80-7-41-47>. [in Ukrainian]
6. Karpenko V. P., Prytuliak R. M., Ivasiuk Yu. I., Chorneha A. O. Formuvannya lystkovoї poverkhni roslын soi ta kilkosti khlorofiliv za intehrovanoi dii herbetsydu ta biolohichnykh preparativ. *Ahrobiolohiia*. 2018. No 1. S. 43–50. [in Ukrainian]
7. Kozak V. O., Chernik I. V., Pyda S. V., Kryzhanovska M. A. Fotosyntetychni pihmenty lystkiv sochevytsi kharchovoi (*Lens culinaris* Medik.) za vplyvu mikrobnnykh preparativ i protruynyka Maksym. *Ukrainskyi zhurnal pryrodnychyykh nauk*. 2025. No 13. S. 77–86. <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.13.2025.6>. [in Ukrainian]
8. Kots S. Ya., Kukol K. P. Vplyv pestytsydiv na bulbochkovi bakterii u chystii kulturi ta realizatsiiu ikh symbiotychnoho potentsialu. *Fiziolohiia roslын i henetyka*. 2021. 53, No 3. S. 240–261. <https://doi.org/10.15407/frg2021.03.240>. [in Ukrainian]

9. Kurdysh I. K., Tserkovniak L. S., Tsvei Ya. P., Chernata D. M. Perspektyvy i problemy introduksii mikroorhanizmv u ahrotsenozy. *Nauk. visnyk Chernivetskoho un-tu. Biologiya*. 2005. Vyp. 252. S. 126–131. [in Ukrainian]
10. Metodolohiia i praktyka vykorystannia mikrobykh preparativ u tekhnolohiiakh vyroshchuvannia silskohospodarskykh kultur / V. V. Volkohon ta in.; za nauk. red. V. V. Volkohona. Kyiv : Ahrar. nauka, 2011. 156 s. [in Ukrainian]
11. Mikroorhanizmy v stabilizatsii ahroekosystem / za red. V. P. Patyky i V. V. Volkohona. Nizhyn : Vydavets PP Lysenko M. M. 2024. 352 s. [in Ukrainian]
12. Pantsyreva H. V. Funktsionuvannia asimiliatsiynoho aparatu ta produktyvnist roslyn liupynu biloho. *Naukovi dopovidi NUBiP Ukrainy*. 2019. No 5 (81). 23 s. [in Ukrainian]
13. Petrychenko V. F., Lykhochvor V. V. Roslynnytstvo. Novi tekhnolohii vyroshchuvannia polovykh kultur. 5-e vyd., vyprav., dopovn. Lviv : NVF Ukrainski tekhnolohii, 2020. 806 s. [in Ukrainian]
14. Pyda S. V., Kononchuk O. B., Tryhuba O. V., Hurska O. V. Efektyvnist zastosuvannia mikrobiolohichnykh preparativ Ryzobofit ta Ryzohumin za biometrychnymi pokaznykamy bobiv (*Faba bona Medic*). *Ahrobiolohiia*. 2021. No 1. S. 114–120. <https://doi.org/10.33245/2310-9270-2021-163-1-115-121>. [in Ukrainian]
15. Pyda S. V., Tryhuba O. V. Funktsionuvannia symbiotychnoi systemy liupyn – *Bradyrhizobium* sp. (*Lupinus*) za sumisnogo zastosuvannia ryzobofitu ta rehulatoriv rostu roslyn: monohrafiia. Ternopil : TNPU im. Volodymyra Hnatiuka, 2019. 172 s. [in Ukrainian]
16. Pyda S. V., Chernik I. V., Tryhuba O. V. Dynamika vmistu fotosyntetychnykh pihmentiv u lystkakh *Cicer arietinum* L. za vplyvu bakterialnykh preparativ. *Ukrainskyi zhurnal pryrodnychykh nauk*. 2024. No 9. S. 46–55. <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.9.2024.5>. [in Ukrainian]
17. Agathokleous E., Zhong Feng Z., Peñuelas J. Chlorophyll hormesis: Are chlorophylls major components of stress biology in higher plants?. *Science of The Total Environment*. 2020. Vol. 726. 138637. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138637>.
18. Akbar H., Sagar M., Sharif A. et al. Chapter 6 – Legumes for nutrient management in the cropping system. *Advances in Legumes for Sustainable Intensification*. 2022. P. 93–112. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85797-0.00014-8>.
19. Croft H., Chen M. J., Zhang Y. The applicability of empirical vegetation indices for determining leaf chlorophyll content over different leaf and canopy structures. *Ecological Complexity*. 2014. Vol. 17. P. 119–130. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.11.005>.
20. Jabborova D., Kannepalli A., Davranov K. et al. Co-inoculation of rhizobacteria promotes growth, yield, and nutrient contents in soybean and improves soil enzymes and nutrients under drought conditions. *Scientific Reports*. 2021. № 11 (1). P. 22081. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01337-9>.
21. Lalitha S. Plant growth-promoting microbes: a boon for sustainable agriculture. *Sustainable agriculture towards food security*. 2017. P. 125–128. [https://doi.org/10.1007/978-981-10-6647-4\\_8](https://doi.org/10.1007/978-981-10-6647-4_8).
22. Pal S., Singh H. B., Farooqui A., Rakshit A. Fungal biofertilizers in Indian agriculture: perception, demand and promotion. *J. Eco-friend. Agric*. 2015. 10. P. 101–113.
23. Sandeep S., Nihar G., Sukhjinder K. et al. Soil microbial resources: Unlocking sustainable strategies for crop productivity and soil health. *Current Research in Microbial Sciences*. 2025. Vol. 9. 100468. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2025.100468>.
24. Wellburn A. P. The spectral determination of chlorophyll a and b, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant. Physiol*. 1994. Vol. 144 (3). P. 307–313.

<sup>1</sup>S. V. Pyda, <sup>1</sup>I. I. Opatskyi, <sup>1</sup>A. Yu. Dzendzel, <sup>2</sup>O. V. Tryhuba

<sup>1</sup>Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

<sup>2</sup>Kremenets Taras Shevchenko Regional Academy of Humanities and Pedagogy, Ukraine

#### DYNAMICS OF PIGMENT ACCUMULATION IN THE LEAVES OF FABA BEANS (*FABA BONA MEDIC.*) UNDER THE INFLUENCE OF MICROBIAL PREPARATIONS

This article examines the results of studies on the dynamics of accumulation of photosynthetic pigments in the leaves of *Faba bona* depending on the growth and development stages and pre-sowing seed treatment with microbial preparations. It was found that the contents of chlorophylls and carotenoids change significantly during plant ontogenesis. The highest total chlorophyll content was recorded at the green pod stage, while the lowest values were observed during the budding stage. The maximum carotenoid content in the leaf mesophyll was noted at the flowering stage, slightly lower at the green pod stage, and lowest during budding.

Pre-sowing inoculation of seeds with the microbial preparations Rhizobofit and Rhizohumin had a significant effect on the accumulation of photosynthetic pigments in the leaves throughout the entire growing period. Under the action of Rhizobofit at the budding stage, the chlorophyll *a* content increased statistically significantly by 12.2 % compared to the control, whereas the use of Rhizohumin ensured even higher values (by 17.9 %), which was due to the complex composition of the preparation. During flowering, both Rhizobofit and Rhizohumin statistically significantly increased the contents of chlorophylls *a*, *b*, and carotenoids.

At the green pod stage and at the beginning of pod maturation, both preparations significantly increased the contents of chlorophyll *a* and carotenoids; however, the maximum values were observed with the use of Rhizohumin. An increase in the proportion of chlorophyll *a* is an important indicator of enhanced plant resistance to stress factors, particularly under conditions of climate change.

Pre-sowing seed treatment with Rhizohumin significantly reduced the chlorophyll *a* to chlorophyll *b* ratio, indicating a more intensive effect of Rhizohumin on the accumulation of chlorophyll *b* in the leaf mesophyll of *Faba bona* compared to Rhizobofit.

Seed inoculation with microbial preparations contributed to improved nitrogen nutrition of plants as a result of activation of symbiotic fixation of molecular nitrogen, which directly affected the intensity of photosynthetic pigment biosynthesis. The obtained results indicate the expediency of using microbial preparations in the cultivation technology of *Faba bona* to optimize the photosynthetic activity of plants.

*Keywords: Faba bona Medic., microbial preparations, chlorophylls, carotenoids, pigment ratio.*

Надійшла до редакції: 14.11.2025

Прийнята до друку: 11.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

## ОГЛЯДИ

УДК 628.35:620.92:504.064

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.10

Л. Р. ГРИЦАК<sup>ID</sup>, Х. М. КОЛІСНИК<sup>ID</sup>, Н. М. ДРОБИК<sup>ID</sup>

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027  
E-mail: hrytsak1972@gmail.com

### **ГЕНЕРАЦІЯ НИЗЬКОВУГЛЕЦЕВОЇ ЕНЕРГІЇ В СИСТЕМАХ БІОЛОГІЧНОГО ОЧИЩЕННЯ СТІЧНИХ ВОД**

У статті розглянуто підходи до трансформації енергозалежних технологій очищення стічних вод у межах водно-енергетичного нексусу. Проаналізовано взаємозв'язок водного сектору з енергоспоживанням і залежність очисних споруд від викопних джерел енергії, що супроводжується викидами CO<sub>2</sub>. Висвітлено зростання обсягів стічних вод та екологічні ризики їх недостатнього очищення, зокрема погіршення якості вод, деградацію екосистем, забруднення ґрунтів і біокумуляцію токсичних речовин.

Висвітлено енергетичний потенціал стічних вод і ефективність технологій рекуперації енергії. Проаналізовано інноваційні рішення (мембранні й анаеробні біореактори, штучні водно-болотні угіддя, мікробні паливні елементи) та їх можливості інтеграції.

Зазначено, що анаеробні процеси забезпечують утворення біогазу, а біоелектрохімічні системи – вироблення електроенергії. Обґрунтовано перехід до енергоефективних і енергопозитивних систем. Узагальнено, що циркулярне управління ресурсами є ключовим для сталого розвитку та кліматичної нейтральності.

*Ключові слова:* екологічна безпека, водно-енергетичний нексус, стічні води, енергоефективність, мембранні біореактори, анаеробні процеси, мікробні паливні елементи, секвестрація вуглецю.

Технології, які пов'язують водний та енергетичний сектори, отримали назву «Водно-енергетичний нексус». Використання енергії у водному секторі значною мірою залежить від викопних джерел. Так само це збільшує викиди вуглекислого газу (CO<sub>2</sub>). На водний сектор припадає 4 % від загального споживання енергії, а на очисні споруди з високим рівнем енергоспоживання (ОСВ) – 25 % [13]. У світі щорічно утворюється майже 400 мільярдів м<sup>3</sup> стічних вод і очікується, що цей показник зросте на 25 % і 50 % до 2030 та 2050 років відповідно. Характеристики стічних вод безпосередньо залежать від джерела походження. Основними з-поміж них є атмосферні, промислові та побутові стічні води [1]. Недостатньо очищені стічні води погіршують якість поверхневих і ґрунтових вод, а також впливають на фізико-хімічні властивості ґрунту, забруднюючи їх токсичними вуглеводнями, важкими металами. Це призводить до деградації водного середовища існування, біокумуляції забруднювачів у харчових ланцюгах, погіршення структури ґрунту та в довгостроковій перспективі – до екологічного дисбалансу.



©2025 Л. Р. Грицак та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

У процесі очищення стічних вод відбувається не лише утворення осаду, але й споживається значна кількість енергії та виділяється CO<sub>2</sub>. Це потребує перегляду та модернізації очисних технологій та ефективнішого контролю викидів вуглецю. Приблизно 80 % муніципальних стічних вод у розвинених країнах очищається за допомогою аеробного процесу, відомого як процес активного мулу, для видалення органічних вуглецевих та азотних сполук [15]. Аерація забезпечує більшу частину (>60 %) енергії, необхідної для очищення, що залежить від характеристик стічних вод, схеми очищення та потужності споруди, при цьому середня електроємність становить 0,13–0,79 кВт·год на м<sup>3</sup> очищених стічних вод. Споживання енергії для очищення стічних вод також залежить від конфігурації технологій та фізико-географічних умов. Наприклад, середнє споживання енергії для очисних споруд активного мулу в Європі становить від 0,15 до 0,7 кВт·год/м<sup>3</sup>. Середні значення питомого споживання енергії в деяких розвинених країнах, таких як Німеччина, Італія, Нідерланди, Велика Британія та Сполучені Штати, становлять 0,67, 0,55, 0,47, 0,64 та 0,45 кВт·год/м<sup>3</sup> відповідно, на що впливають різні вищезгадані фактори [3, 5, 16].

Зазначають, що стічні води містять приблизно в п'ять разів більше енергії, ніж потрібно для їх очищення: ~80 % прихованої енергії у стічних водах є тепловою, ~20 % – хімічною, а <1 % потенціалу існує у гідравлічному виробництві [13]. Розуміння доступної енергії у стічних водах є критично важливим кроком до розробки схем рекуперації енергії та ресурсів на очисних спорудах. Завдяки передовим технологіям, вони можуть стати чистими виробниками енергії та, можливо, вважатися вуглецево-негативними об'єктами. Процес анаеробного розкладання генерує біогаз (CH<sub>4</sub>), який можна використовувати для компенсації частини (25–50 %) енергетичних потреб у процесі активного мулу, а інші модифікації установки також можуть значно зменшити енергетичні потреби [4]. Однак, якщо більше енергії, що міститься у стічних водах, буде використано для подальшого застосування, а ще менше – для очищення стічних вод, то очисні споруди можуть стати чистими виробниками енергії, а не споживачами.

Метою наших досліджень є аналіз розробок, які перетворюють енергозалежні технології очищення стічних вод на енергоефективні або енергопозитивні.

Типові процеси очищення стічних вод включають просіювання, видалення піску, первинне відстоювання, аерацію (або використання активного мулу), вторинне відстоювання, фільтрацію, дезінфекцію та обробку осаду. Усі ці етапи зазвичай є енергозалежними та вуглецевомісткими. Проте декілька технологій вилучення енергії можна адаптувати до очисних споруд. Перехід до сталого очищення стічних вод здійснюється завдяки передовим технологіям, таким як мембранні біореактори (МБР), анаеробні біореактори, штучні водно-болотні угіддя (ШВ) та мікробні паливні елементи (МПЕ), які підтримують системи рекуперації енергії, одночасно зменшуючи кількість відходів.

*Мембранні біореактори* – це передова технологія очищення води, яка поєднує біологічну обробку з мембранною фільтрацією для отримання високоякісних стічних вод [6]. МБР інтегрує технології використання активного мулу з мембранною фільтрацією, зазвичай використовуючи мікрофільтраційні або ультрафільтраційні мембрани для досягнення кращого видалення забруднюючих речовин, порівнюючи з традиційними методами [10]. У системі МБР початковий етап включає біологічну обробку стічних вод в аеротенку, де мікроорганізми розкладають органічні забруднювачі. Згодом об'єднаний розчин проходить через мембранний модуль, який ефективно відокремлює очищену воду від біомаси та інших твердих частинок [7]. Процес мембранної фільтрації ефективно видаляє частинки, бактерії та залишки органічних речовин, створюючи прозорий пермеат високої якості [17]. МБР має численні переваги, як порівняти з традиційними методами очищення. Вони досягають вищої якості стічних вод, підтримуючи низький рівень зважених частинок, патогенів та органічних забруднювачів, що робить їх придатними для скидання в екологічно чутливих районах або повторного використання води [18]. Системи МБР характеризуються компактністю конструкції, що забезпечує зменшення площі, необхідної для їх розміщення, та дозволяє ефективно очищувати значні обсяги стічних вод зі стабільними показниками ефективності. Крім того, зменшення потреби у вторинних відстійниках та менше утворення осаду спрощує експлуатацію та технічне обслуговування установок [14]. Однак, системи МБР, як правило, спричиняють вищі витрати. Це пов'язано з мембранами та більшими потребами в технічному обслуговуванні та очищенні.

Однак, досягнення в мембранних технологіях та проектуванні систем постійно підвищують їхню ефективність та знижують витрати, що робить МБР корисним активом у передових системах очищення води.

МБР ефективно утримує біомасу завдяки поєднанню біологічної обробки та мембранної фільтрації. Мікробні угруповання розвиваються ефективніше за тривалого часу утримання завдяки МБР, що дозволяє їм розщеплювати складні та стійкі органічні молекули. МРБ демонструють кращі результати видалення забруднюючих речовин, ніж типові системи активного мулу, завдяки біологічній обробці в поєднанні з мембранною фільтрацією, що забезпечує краще утримання біомаси шляхом подовження часу утримання мулу [14]. Досліджено, що чим тоншими є мембрани, тим ефективніше вони працюють. Атомарно тонкі мембрани зберігають свою структурну цілісність і за такої умови забезпечують мінімальний опір іонам. Активне використання мембран для вилучення енергії сприяє еволюції мембранних технологій.

*Анаеробні біореактори.* Анаеробне перероблення (АП) давно використовували на очисних спорудах для стабілізації осаду з одночасним виробництвом біогазу. У процесі спільного перероблення осаду з субстратами із високим вмістом органічних речовин, включаючи сільськогосподарські та харчові відходи, жири, олію та мастила, отримують значну частку електроенергії [3]. Наприклад, очисна споруда в Берні (Швейцарія) у процесі спільного перероблення осаду із рослинними та харчовими відходами виробляє вдвічі більше енергії, ніж споживає споруда [5]. Розроблено анаеробний біореактор, компактний мембранний блок якого забезпечує кращу якість стічних вод, низьке утворення осаду та виробляє значну кількість біогазу. Анаеробні динамічні мембранні біореактори можуть працювати за кімнатної температури та виробляти чисту енергію  $0,05\text{--}0,06 \text{ кВт}\cdot\text{м}^{-3}$  [2]. Вони дозволяють отримувати біогаз навіть за використання низькоконцентрованих стічних вод. Продуктивність таких реакторів об'ємом  $5 \text{ м}^3$  становить  $0,09\text{--}0,10 \text{ л}$  біогазу на  $1 \text{ літр}$  неочищених стічних вод за температури  $25^\circ\text{C}$ . Вміст метану в такому біогазі коливається у діапазоні  $75\text{--}81 \%$  [8].

Технології, пов'язані з анаеробним біореактором, – це приклад моделей циркулярної економіки, оскільки використання стічних вод дозволяє покривати енергетичні потреби комунальних підприємств та громад і сприяє ефективній експлуатації ресурсів. Ці технології активно впроваджують у біоенергетиці, однак більшість сучасних анаеробних біореакторів все ще потребують удосконалення своїх конструкцій та умов застосування.

*Штучні водно-болотні угіддя* – це технологія очищення стічних вод, запозичена з природи, яка відтворює водно-болотні екосистеми для очищення стічних вод. З невеликими витратами енергії ці системи видаляють забруднюючі речовини за допомогою поглинання рослинами мікробного розщеплення та фільтрації ґрунту [11]. Зі споживанням енергії менше ніж  $0,1 \text{ кВт}\cdot\text{год}/\text{м}^3$ , гібридні ШВ (поєднують вертикальний та горизонтальний потік) продемонстрували ефективність видалення забруднюючих речовин  $80\text{--}90 \%$  для БСК та  $60\text{--}80 \%$  для поживних речовин. У ШВ біомаса збільшується завдяки щільному росту водних та напівводних рослин, які поглинають атмосферний  $\text{CO}_2$  під час фотосинтезу та зберігають його у вигляді рослинної тканини. Після розкладу частина цієї органічної речовини включається до ґрунту водно-болотних угідь, забезпечуючи виведення вуглецю із системи на тривалий час. Цей механізм дозволяє ШВ ефективно захоплювати та поєднувати вуглець. Очікуваний потенціал процесу коливається від  $0,1$  до  $0,3 \text{ кг CO}_2 \text{ e}/\text{м}^3$  [9].

*Паливні елементи* – це інноваційні біоелектрохімічні системи, які використовують живі мікроорганізми, зокрема електрогенні бактерії, для прямого перетворення хімічної енергії біорозкладних органічних речовин на електричну енергію. Вони здобули популярність для виробництва електроенергії, водню та цінних хімічних речовин. Функціонально такі системи є протилежністю електролізної комірки. Вони є пристроєм, який може перетворювати хімічну енергію на електричну. Зазвичай він складається з анода та катода, які з'єднані через зовнішнє коло та хімічне паливо. Ці системи працюють так, що мікроорганізми розкладають органічні відходи в камері (анод), виробляючи електрони та протони як побічні продукти свого метаболізму. Електрони проходять через зовнішній ланцюг, щоб досягти катода, створюючи електричний струм, тоді як протони проходять через мембрану протонного обміну, щоб з'єднатися з киснем на катоді, утворюючи воду. Вперше мікробні паливні елементи (МПЕ)

були представлені в 1911 році М. К. Поттером [13]. На цей час використовують низку мікроорганізмів (наприклад, *Clostridium cellulolyticum*, *Enterobacter cloacae* та *Clostridium butyricum*), а також грибів (наприклад, *Aspergillus awamori* та *Phanerochaete chrysosporium*), які працюють як біокатализатори для зниження перенапруги активації певного окисно-відновного процесу, підвищуючи її ефективність та швидкість виробництва.

МПЕ мають численні переваги для відновлення енергії та секвестрації вуглецю. Вони ефективно перетворюють органічні відходи, такі як стічні води або сільськогосподарські відходи, на екологічно чисту електроенергію, зменшуючи залежність від викопного палива. Ця процедура допомагає зменшити викиди парникових газів, уникаючи виділення метану з необроблених органічних відходів. Крім того, МПЕ може допомогти у секвестрації вуглецю, перетворюючи органічний вуглець у більш стабільні форми, ефективно зменшуючи кількість  $\text{CO}_2$  в атмосфері [11].

Мікробні системи включають мікробні паливні елементи (МПЕ, як показано на рис. 1a), мікробні опріснювальні елементи (МПК, на рис. 1b) та рослинний мікробні електролізні елементи (МЕК, на рис. 1c).

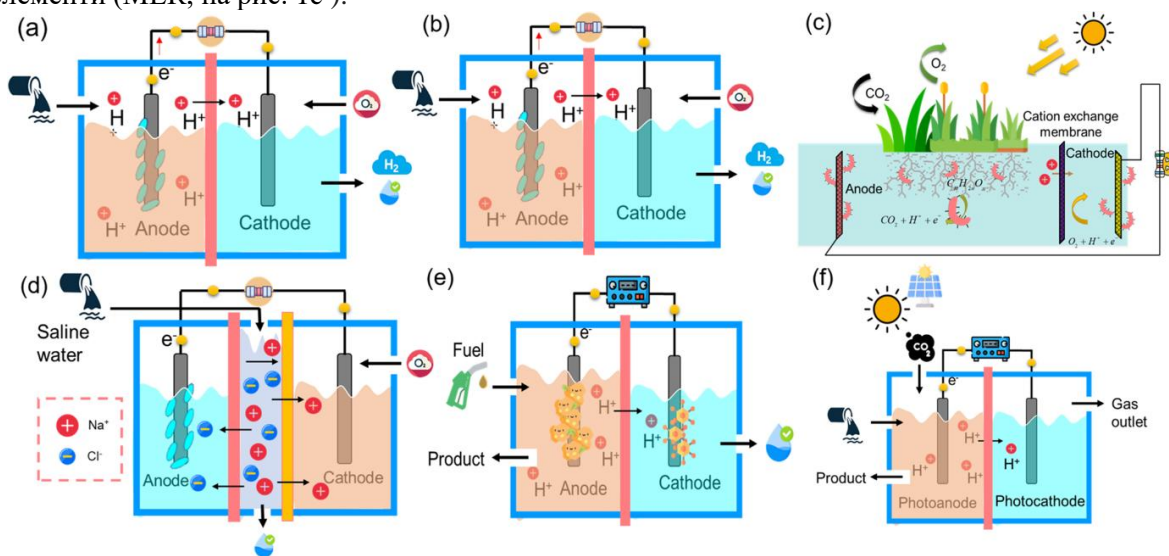


Рис. 1. Типові схематичні зображення паливних елементів [13].

*Примітки:* a – мікробний паливний елемент; b – мікробний електролізний елемент; c – рослинний мікробний паливний елемент або мікробний сонячний елемент; d – мікробний опріснювальний елемент; e – ферментативний паливний елемент; f – фотокаталітичний паливний елемент.

Фактично, окремий блок МПЕ пропонує відносно низьку щільність енергії. На практиці, здійснюють з'єднань кількох МПЕ для збільшення вихідної потужності. МПК є дешевшою альтернативою, яка могла б підтримувати технології опріснення (зворотний осмос, електродіаліз та емнісна деіонізація), які можуть опріснювати та очищувати (стічні) води, а також виробляти електроенергію за допомогою бактерій (екзоелектрогенів). Він має три камери, тобто анодну, опріснювальну та катодну, і використовується в лабораторних масштабах. Наприклад, гідравлічно з'єднаний МПК генерував щільність потужності  $0,86 \text{ Вт м}^{-2}$  [12], двокамерний МПК [13] виробляє  $2,0 \text{ Вт м}^{-2}$ . Окрім виробництва електроенергії, МПК мають інші переваги, а саме:  $>90\%$  видаляють нітратів,  $>80\%$  видаляють важких металів та карбонату кальцію,  $80\%$  – аміаку, а також виробляють  $\text{H}_2$ . МЕК здатний видаляти органічні речовини та одночасно генерувати  $\text{H}_2$ . Мікроорганізми використовуються як біокатализатори для зниження перенапруги активації певного окисно-відновного процесу та для підвищення ефективності напруги та швидкості виробництва. Ферментативний паливний елемент (ФПЕ, як показано на рис. 1e) – це відновлюване та екологічно чисте джерело енергії. Ферменти діють як катализатор, що перетворює вивільнену хімічну енергію (у результаті ферментативного окислення таких видів палива, як водень, спирти та цукри) на електричну енергію. Це

здійснюється у процесі транспорту електронів, що вивільняються в результаті хімічної реакції. ФПЕ, що працюють на стічних водах та використовують водень, отриманий з МЕК, можуть зменшити викиди приблизно на  $9,3 \text{ кг CO}_2^{-\text{екв}}$  на  $\text{кг H}_2$ , отриманого за допомогою традиційної технології парового риформінгу метану для виробництва  $\text{H}_2$  [13]. Фотокаталітичний паливний елемент (ФКЕ, синергетична інтеграція фотокаталізу та паливного елемента, як показано на рис. 1f) може розкласти органічні забруднювачі, присутні у стічних водах, та відновлювати хімічну енергію. Основні компоненти ФКЕ включають джерело світла, катод, фотоанод та органічні стічні води як хімічне паливо.

Паливні елементи функціонують подібно до акумуляторів і пропонують низку переваг, порівнюючи з технологіями на основі викопного палива. Мікробні та ферментативні системи є біоелектрохімічними розчинами. Застосування паливних елементів дозволяє мінімізувати вартість, підвищити продуктивність та довговічність, вдосконалити конструкції мембран і модулів.

Рівень готовності вище описаних технологій (ТРГ, за шкалою від 1 до 9: 1 – найнижчий, а 9 – найвищий) є показником зрілості конкретної з них та відображає впровадження реальної системи в робочому середовищі. Для анаеробних біореакторів АП вважається найзрілішою та широко застосовуваною технологією з ТРГ 9. АП використовуються як на невеликих, ізольованих об'єктах, так і найбільших у світі очисних спорудах. МБР все ще перебувають на рівні ТРГ 4 і можуть зрости до ТЗГ 6 до 2027 року. Для МПЕ загальний рівень ТРГ становить 3–4, оскільки існує потреба у збільшенні електричної потужності завдяки механізмам, що забезпечують перенесення позаклітинних електронів; використання економічно ефективних катодів; оптимізації конструкції для ефективної роботи та розширення технологій на інші складні субстрати зі специфічними бактеріями для забезпечення масштабнішого застосування. Однак очікується, що до 2035 року ТРГ для МПЕ досягне показника 6. Більшість інших технологій виробництва енергії перебувають на початковій стадії розвитку та потребують подальшого вдосконалення, щоб подолати свої недоліки або обмеження та покращити свої ТРГ.

Все більше країн долучаються до перегонів за досягнення нульових викидів. До 2021 року організація «Global Water Intelligence» виявила 65 водоканалів та очисних споруд, які зобов'язалися досягти цілей нульового рівня викидів або кліматичної нейтральності; 26 з них приєдналися до глобальної кампанії «Перегони до нульового рівня» Рамкової конвенції Організації Об'єднаних Націй про зміну клімату, щоб продемонструвати свою відданість та результати в усьому світі. За даними Агентства з охорони навколишнього середовища США (USEPA), на кожному етапі циклу водокористування існують можливості для енергоефективності, відновлюваної енергії та водоефективності. USEPA запропонувала семиетапний процес у документі «Забезпечення сталого майбутнього: Посібник з управління енергією для водоканалів та водовідведення» [13], заснований на циклічному еволюційному підході до систем управління «Плануйте-Виконуйте-Перевіряйте-Дійте», описаному в Керівних принципах ENERGY STAR® щодо управління енергією. Для досягнення нульових викидів вуглецю до 2050 року суспільству потрібні скоординовані інвестиції в дослідження, обмін передовим досвідом та спільне впровадження [13]. Сектори водопостачання з нульовим рівнем викидів також можуть сприяти досягненню кількох Цілей сталого розвитку та якості життя для всіх людей.

### Висновки

Отже, енергоємні та вуглецеві очисні споруди стічних вод можуть стати значними виробниками енергії та генераторами перероблених органічних і металевих матеріалів, тим самим сприяючи досягненню широких цілей сталого розвитку, циркулярної економіки та зв'язку між водою, енергією, санітарією, харчуванням та вуглецем. Розвинені країни з високим вуглецевим слідом вже почали рухатися до низьковуглецевої економіки. Наприклад, >50 % нових потужностей, доданих до мережі в США, є безвуглецевими, і очікується, що до 2035 року вони перейдуть на 90 % безвуглецевої енергії.

1. Alqahtani H. S. Lower-Carbon Hydrogen Production from Wastewater: A Comprehensive Review. *Sustainability*. 2024. Vol. 16, № 19. P. 8659. <https://doi.org/10.3390/su16198659>.
2. Aslam M., McCarty P. L., Shin C., Bae J., Kim J. Low energy single-staged anaerobic fluidized bed ceramic membrane bioreactor (AFCMBR) for wastewater treatment. *Bioresour. Technol.* 2017. Vol. 240. P. 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.03.017>.
3. Ghimire U., Sarpong G., Gude V. G. Transitioning wastewater treatment plants toward circular economy and energy sustainability. *ACS Omega*. 2021. Vol. 6, Iss. 18. P. 11794–11803. <https://doi.org/10.1021/acsomega.0c05827>.
4. Gude V. G. Energy and Water Autarky of Wastewater Treatment and Power Generation Systems. *Renewable Sustainable Energy Rev.* 2015. Vol. 45. P. 52–68. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.01.055>.
5. Holliger C., Fruteau de Lacroix H., Hack G. Methane production of full-scale anaerobic digestion plants calculated from substrate's biomethane potentials compares well with the one measured on-site. *Front. Energy Res.* 2017. Vol. 5. P. 12. <https://doi.org/10.3389/fenrg.2017.00012>.
6. Iorhemen O., Hamza R., Tay J. Membrane Bioreactor (MBR) Technology for Wastewater Treatment and Reclamation: Membrane Fouling. *Membranes*. 2016. Vol. 6, № 2. P. 33. <https://doi.org/10.3390/membranes6020033>.
7. Kanaujia D. K., Paul T., Sinharoy A., Pakshirajan K. Biological Treatment Processes for the Removal of Organic Micropollutants From Wastewater: A Review. *Current Pollution Reports*. 2019. Vol. 5. P. 112–128. <https://doi.org/10.1007/s40726-019-00110-x>.
8. Kong Z., Wu J., Rong C., Wang T. Large pilot-scale submerged anaerobic membrane bioreactor for the treatment of municipal wastewater and biogas production at 25 °C. *Bioresour. Technol.* 2021. Vol. 319. P. 124123. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.124123>.
9. Luko-Sulato K., Mounier S., Moreira Furlan L., Govone J. S., Taitson Bueno G., Rosolen V. Spatial Variation of Soil Organic Matter and Metal Mobility in Wetland Soils: Implications for Biogeochemical Processes in Lateritic Landscape. *CATENA*. 2024. Vol. 237. P. 107810. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2024.107810>.
10. Neoh C. H., Noor Z. Z., Mutamim N. S. A., Lim C. K. Green Technology in Wastewater Treatment Technologies: Integration of Membrane Bioreactor With Various Wastewater Treatment Systems. *Chemical Engineering Journal*. 2016. Vol. 283. P. 582–594. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2015.07.060>.
11. Pandiarajan S., Sankararajan V. A Review of Advanced Solutions in Constructed Wetlands for Sustainable Wastewater Management. *Physics of Fluids*. 2025. Vol. 37, № 1. <https://doi.org/10.1063/5.0244570>.
12. Qu Y., Feng Y., Liu J., He W., Shi X., Yang Q., Lv J., Logan B. E. Salt removal using multiple microbial desalination cells under continuous flow conditions. *Desalination*. 2013. Vol. 317. P. 17–22. <https://doi.org/10.1016/j.desal.2013.02.016>.
13. Rani A., Snyder S. W., Kim H. et al. Pathways to a net-zero-carbon water sector through energy-extracting wastewater technologies. *npj Clean Water*. 2022. Vol. 5. P. 49. <https://doi.org/10.1038/s41545-022-00197-8>.
14. Ravikumar Ja., Rajkumar S. Wastewater Treatment for Energy Conservation and Zero Carbon Footprint: A Review. *Energy Science & Engineering*. 2025. Vol. 13, Iss. 7. P. 3806–3820. <https://doi.org/10.1002/ese3.70142>.
15. Runze Xu, Li Y., Luo Y., Fang F., Feng Q., Cao J., Luo J. Prediction and Evaluation of Indirect Carbon Emission from Electrical Consumption in Multiple Full-Scale Wastewater Treatment Plants via Automated Machine Learning-Based Analysis. *ACS ES&T Engineering*. 2023. Vol. 3, № 3. P. 360–372. <https://doi.org/10.1021/acsestengg.2c00306>.
16. Shuo C., Hailong L. Achieving low-carbon and sustainable wastewater treatment by controlling the flow of pollutants: A pilot scale investigation on reducing greenhouse gas emissions and enhancing resource recovery. *Journal of Water Process Engineering*. 2024. Vol. 64. P. 105665. <https://doi.org/10.1016/j.jwpe.2024.105665>.
17. Skoczko I., Puzowski P., Szatyłowicz E. Experience From the Implementation and Operation of the Biological Membrane Reactor (MBR) at the Modernized Wastewater Treatment Plant in Wydminy. *Water*. 2020. Vol. 12, № 12. P. 3410. <https://doi.org/10.3390/w12123410>.
18. Tan X., Acquah I., Liu H., Li W., Tan S. A Critical Review on Saline Wastewater Treatment by Membrane Bioreactor (MBR) From a Microbial Perspective. *Chemosphere*. 2019. Vol. 220. P. 1150–1162. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.01.027>.

*L. R. Hrytsak, Kh. M. Kolisnyk, N. M. Drobyk*

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

## LOW-CARBON ENERGY GENERATION IN BIOLOGICAL WASTEWATER TREATMENT SYSTEMS

This article explores modern approaches to the transformation of energy-intensive wastewater treatment technologies within the framework of the water-energy nexus. It highlights the strong interdependence between water management systems and energy consumption, emphasizing that wastewater treatment plants remain highly reliant on fossil fuel energy sources, which significantly contribute to carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) emissions. The study also addresses the growing global volume of wastewater and the environmental risks associated with its insufficient treatment, including deterioration of surface and groundwater quality, degradation of aquatic ecosystems, soil contamination with toxic compounds, and the bioaccumulation of hazardous substances in food chains.

Special attention is given to the energy potential of wastewater as a source of renewable energy. It is shown that the implementation of energy recovery technologies can significantly increase the efficiency of wastewater treatment plants and reduce their carbon footprint. Innovative wastewater treatment technologies, including membrane bioreactors, anaerobic bioreactors, constructed wetlands, and microbial fuel cells, are analyzed. These technologies are characterized in terms of their operational principles, benefits, limitations, and technology readiness levels as well as the potential for integration into modern water treatment systems.

The findings demonstrate that integrating renewable energy systems into wastewater treatment processes can significantly reduce energy demand and carbon emissions. Moreover, such approaches enable the transition of wastewater treatment plants from energy consumers to energy-positive and potentially carbon-negative facilities. The study substantiates the importance of adopting circular economy principles in the water sector, promoting resource recovery, energy efficiency, and sustainable environmental management.

Overall, the implementation of advanced treatment technologies and integrated energy solutions is identified as a key pathway toward achieving climate neutrality and sustainable development goals in the context of increasing environmental challenges.

*Keywords: environmental safety, water–energy nexus, wastewater, energy efficiency, membrane bioreactors, anaerobic processes, microbial fuel cells, carbon sequestration.*




Надійшла до редакції: 02.12.2025

Прийнята до друку: 18.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

УДК 502.131.1:911.375.1

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.11

Г. Б. ГУМЕНЮК , Б. Б. СОКІЛ , Р. М. ДУХ 

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка

вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

E-mail: gumenjuk@chem-bio.com.ua

## ЯКІСТЬ ВОДНИХ РЕСУРСІВ У СИСТЕМІ ІНДИКАТОРІВ СТАЛОГО РОЗВИТКУ: МЕТОДИ МОДЕЛЮВАННЯ ТА ПРОГНОЗУВАННЯ

У публікації розглядаються сучасні методи оцінки та управління якістю поверхневих вод з акцентом на інтеграцію сенсорних технологій та методів машинного навчання. Зростання населення, урбанізація та зміни клімату підвищують тиск на водні ресурси і роблять ефективне управління ними глобальною проблемою. У статті підкреслено, що традиційні методи моніторингу води мають обмежену ефективність через трудомісткість, високу вартість та нестачу оперативних даних. Для подолання цих обмежень пропонується використання датчиків реального часу, автоматизованих систем збору даних та сучасних методів машинного навчання. Зокрема, розглянуто застосування штучних нейронних мереж (ANN), адаптивних нейронно-нечітких систем (ANFIS), регресії опорних векторів (SVR), дерев рішень, алгоритмів k-найближчих сусідів та методів глибокого навчання. Гібридні моделі, що поєднують штучний інтелект із природними оптимізаційними алгоритмами, дозволяють підвищити точність прогнозування якості води та ефективність управління водними ресурсами. Особлива увага приділяється моделюванню динаміки водних систем та інтегрованим інтелектуальним системам підтримки прийняття рішень. Такі системи забезпечують оцінку впливу змін клімату, антропогенних факторів та екстремальних погодних явищ на якість води, оптимізують процеси очищення, планування та реагування на кризові ситуації, а також сприяють прозорості та підзвітності прийняття рішень.

Досягнення Цілі сталого розвитку 6 «Забезпечити доступність та сталий менеджмент водних ресурсів і санітарії для всіх» є ключовим елементом глобальної стратегії забезпечення водної безпеки та сталого доступу до чистої води. Розробка адаптивних моделей та систем на основі штучного інтелекту сприяє підвищенню ефективності управління водними ресурсами та реалізації комплексного підходу до сталого розвитку.

*Ключові слова:* якість води, штучний інтелект, машинне навчання, моделювання, гібридні моделі, інтелектуальна система підтримки рішень, Цілі сталого розвитку, управління водними ресурсами.

Вода займає понад 70 % поверхні Землі, проте лише 3 % з неї – це прісна вода, і з неї дві третини утримуються у вигляді льодовиків, крижаних шапок та вічної мерзлоти або поховані глибоко під землею. Іншим джерелом прісної води є поверхневі води у вигляді річок, озер, дамб та струмків. Зі зростанням населення потреба в чистій воді та її заборі для життєзабезпечення посилилася, і тому доступ до неї та її збереження стали нагальним питанням. Для вирішення цієї проблеми Цілі сталого розвитку (ЦСР), прийняті як Порядок денний Організації Об'єднаних Націй (ООН) на період до 2030 року, є ЦСР 6 (одна з 17 глобальних цілей) «забезпечити доступність та стале управління водними ресурсами та санітарією для всіх до 2030 року». Було виявлено кілька недоліків традиційного методу моніторингу якості води: трудомісткість та вартість є основними перешкодами щодо відбору її проб через високі експлуатаційні витрати та обмежені ресурси. Проблеми, пов'язані з цими даними, полягають у тому, що вони розріджені як у просторі, так і в часі, і часто не надаються в



©2025 Г. Б. Гуменюк та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

режимі реального часу, що створює серйозну проблему для управління якістю води. Однак поточні проблеми можна вирішити за допомогою сучасних датчиків та нових розробок у машинному навчанні [19].

Якість води ілюструє фізичний, хімічний та біологічний стан водних об'єктів, прагнучи виявити та вирішити проблеми за допомогою комплексного підходу, адаптованого до конкретних потреб [9]. Критерії якості води, орієнтовані на здоров'я людини, визначають допустимі показники її безпечності з урахуванням усіх можливих шляхів впливу. До них належать споживання питної води, а також контакт із поверхневими водами під час побутового чи рекреаційного використання. [2]. Оскільки на якість води впливають як місцеві, так і глобальні процеси [2, 28], регулювання та управління якістю води вважається всесвітньою проблемою [7, 8]. Згідно зі звітом Всесвітнього економічного форуму (ВЕФ), водна криза, яка включає проблеми якості води, вважається однією з десяти найбільших глобальних криз [33]. Трансформація екстремальних погодних явищ створює нестаціонарну проблему [23], що ускладнює прогнозування майбутнього, оскільки кліматичні фактори тісно пов'язані з погіршенням якості води [6, 14, 32]. Крім того, на проектування, експлуатацію та обслуговування процесів очищення питної води можуть впливати фізичні, хімічні та біологічні фактори, що, відповідно, впливає на правила очищення води, дозування дезінфікуючих засобів та утворення їх побічних продуктів [27]. Аналіз часових рядів гідрохімічних та гідрофізичних показників у водних екосистемах має вирішальне значення для виявлення закономірностей їхніх змін, зокрема сезонних коливань. Точність таких аналізів значною мірою залежить від коректного визначення та врахування факторів, що впливають на якість води [18, 23]. Забруднювачі з різних джерел, таких як атмосферні опади та стік, також залежать від сезонних коливань [25].

Система сталого управління водними ресурсами складається з етапів планування, проектування, застосування та контролю, які ретельно враховують взаємозв'язок між різними фазами плану управління якістю води [3]. Ефективне управління навколишнім середовищем та планування значною мірою залежать від належного управління водними ресурсами, включаючи їх розподіл та використання для оцінки впливу на навколишнє середовище [20, 21]. Зміна клімату, зростання населення та урбанізація призводять до збільшення попиту на воду, що вимагає застосування сучасних технологій для ефективного управління водними ресурсами [22]. Традиційне управління ними часто спирається на встановлені технічні підходи [11]. Однак, методи штучного інтелекту пропонують динамічні можливості для гнучкості, моделювання та прогнозування якості води та попиту [34]. Отже, розробка інтелектуальної системи підтримки рішень, яка включає штучний інтелект для моніторингу та моделювання якості води, є особливо важливою. Інтерактивна комп'ютерна система інтелектуальної підтримки рішень може керувати користувачами прозорим та систематичним чином, сприяючи прийняттю рішень, ведучи детальний облік етапів прийняття рішень. Ведення обліку служить для забезпечення прозорості та підзвітності, дозволяючи тим, хто бере участь у процесі прийняття рішень, зрозуміти обґрунтування рішень, а іншим, хто не бере безпосередньої участі, дозволити визнати логіку, що лежить в основі цих рішень [3]. Інтелектуальна система підтримки рішень повинна бути ретельно розроблена та ефективно взаємодіяти між процесами; враховувати причинно-наслідкові зв'язки, явища, пов'язані з проблемою прийняття рішень, та інші відповідні показники. Система повинна бути здатною сприяти взаємодії між кінцевими користувачами та експертами в галузі [10, 13]. Потенціал машинного навчання в управлінні якістю води, особливо в критеріях прийняття рішень, був добре продемонстрований [31]. Точні прогнози гідрологічних змінних та якості води за допомогою штучного інтелекту можуть забезпечити більш ефективний моніторинг та використання водних ресурсів. Крім того, органи управління водними ресурсами можуть адаптувати довгострокові плани технічного обслуговування та експлуатації, розробляти ефективні стратегії реагування на екстремальні події та посилювати зусилля з моніторингу якості води. Для задоволення потреби в адаптивності, спричиненої кліматичними коливаннями, стандартизоване технічне керівництво може забезпечити найкраще рішення.

Нещодавно машинне навчання стало інноваційним підходом до усунення обмежень традиційних статистичних методів, що використовують для дослідження складних екологічних

умов та прогнозування якості води [5, 16]. Серед цих методів штучні нейронні мережі широко використовуються для прогнозування якості води завдяки своїй простій структурі, сильним лінійним можливостям та здатності до апроксимації неперервної функції [15]. Інші алгоритми машинного навчання, зокрема дерево рішень, метод k-найближчих сусідів, регресія опорних векторів та випадковий ліс, також демонструють високу прогностичну точність навіть за використання відносно невеликої кількості вхідних параметрів [1]. Крім того, сучасні методи глибокого навчання, зокрема моделі довгої короткострокової пам'яті, характеризуються ще вищою прогностичною здатністю, порівнюючи з традиційними підходами моделювання [17].

Тіаша та ін. [30] провели комплексний огляд різних моделей штучного інтелекту, впроваджених для моделювання якості води в річках, охоплюючи дослідження, здійснені протягом останніх двох десятиліть, з 2000 по 2020 рік. В огляді у першу чергу розглядалися моделі машинного навчання, що враховують різні типи вхідних та вихідних даних як параметри якості води в річках. Розглянуті моделі включали штучну нейронну мережу (ANN), адаптивну нейронну нечітку систему висновків та машину опорних векторів разом з їх гібридними формами. В іншому огляді, пов'язаному з цим дослідженням [26], було переглянуто як окремі, так і гібридні моделі в контексті моделювання якості води в річкових водах. У цьому огляді також було запроваджено більш технічний підхід до попередньої обробки даних, який включав розділення та нормалізацію даних. Чанг та ін. [4] розробили модель машинного навчання під назвою платформа інтеграції гідроінформатики для онлайн-прогнозування повеней та глибини затоплення у регіональних районах. Модель складається з п'яти компонентів, включаючи доступ до даних, інтеграцію даних, управління послугами, функціональну підсистему та додатки для кінцевих користувачів. Карти Google були інтегровані в платформу для покращення передових систем прогнозування та оповіщення про повені.

Модгіл та ін. [24] започаткували каскадний моделювальний підхід для довгострокової стійкості водних ресурсів в умовах зміни клімату. Аналіз висвітлив поточні сценарії управління зрошуваним землеробством щодо майбутньої доцільності системи. Результати показали, що поточні стратегії управління водними ресурсами слід переглянути з урахуванням зміни клімату та її впливу.

Джадхав та Пінгль [12] розробили автоматичну модель прогнозування якості води, використовуючи температуру, рН та каламутність як ключові параметри якості води. Структура моделі складалася з базової станції, датчиків, системи сервера моніторингу та мікроконтролера. Дані збирали з базової станції за допомогою системи моніторингу глобальної системи мобільного зв'язку.

У дослідженні Саярі та ін. [29] було застосовано п'ять поширених моделей штучного інтелекту, зокрема штучну нейронну мережу (ANN), адаптивну нейронно-нечітку систему виведення (ANFIS), регресію опорних векторів (SVR), багатовимірну лінійну регресію (MLR) та груповий метод обробки даних (GMDH), а також їх інтеграцію з природним оптимізаційним алгоритмом Firefly (FA) для прогнозування інфільтрації води в системі зрошення. Для оцінювання ефективності моделей було використано п'ять показників точності: середньоквадратичну помилку (RMSE), середню абсолютну похибку (MAE), коефіцієнт детермінації ( $R^2$ ), коефіцієнт ефективності Неша–Саткліффа (NSE) та індекс узгодженості (IA). Отримані результати свідчать, що моделі, забезпечують найвищу точність прогнозування і можуть бути використані як ефективний інструмент для моделювання складних процесів інфільтрації води.

Юань та ін. [35] запропонували інтегровану систему оцінювання кліматичних умов і якості води, яка дозволяє аналізувати вплив кліматичних змін і антропогенної діяльності на динаміку якості водних ресурсів у басейні річки Міньцзян (Китай). Зв'язок між зміною клімату та якістю води інтерпретувався за допомогою коефіцієнтів реакції клімату та якості води. Динаміку якості води у взаємозв'язку з різними кліматичними чинниками досліджували протягом десятирічного періоду. Це забезпечило основу для кількісного аналізу факторів, що впливають на якість води, для підвищення ефективності управління якістю води.

Сян та ін. [34] запропонували адаптивне інтелектуальне динамічне планування водних ресурсів для покращення сталого управління водними ресурсами міст. Ця система

використовує адаптивний інтелектуальний підхід, який є спеціалізованою підмножиною штучного інтелекту та здатний вирішувати складності та невизначеності, пов'язані з управлінням водними ресурсами. Для оптимізації методів екологічного планування та управління було використано процес прийняття рішень Маркова. Модель сприяє розробці стратегій сталого управління водними ресурсами, які ефективно балансують постачання та попит на воду, мінімізуючи вплив на навколишнє середовище.

### Висновки

Водна безпека має бути однією з найважливіших цілей, яких потрібно досягти до 2030 року. Збереження та сталий доступ до чистої води має першорядне значення для виживання людства на планеті. Однак існує багато викликів та перешкод, які необхідно подолати для досягнення Цілі сталого розвитку 6 та реалізації права на чисту та доступну воду для кожного організму на землі.

Прісна вода є обмеженим ресурсом, а зростання населення та зміни клімату загострюють проблему її доступності та якості. Традиційні методи моніторингу поверхневих вод мають обмежену ефективність через трудомісткість, високі витрати та нестачу оперативних даних. Сучасні технології, включно з датчиками та методами машинного та глибокого навчання, дозволяють підвищити точність прогнозування та ефективність управління водними ресурсами. Інтелектуальні системи підтримки прийняття рішень забезпечують прозорість, адаптивність та інтеграцію даних для оптимального контролю за якістю води. Досягнення Цілі сталого розвитку 6 сприятиме забезпеченню сталого доступу до чистої води та реалізації глобальних цілей сталого розвитку.

1. Ahmed U., Mumtaz R., Anwar H., Shah A. A., Irfan R., García-Nieto J. Efficient water quality prediction using supervised machine learning. *Water*. 2019. Vol. 11. 2210. <https://doi.org/10.3390/w11112210>.
2. Alnahit A. O., Mishra A. K., Khan A. A. Evaluation of high-resolution satellite products for streamflow and water quality assessment in a Southeastern US watershed. *Journal of Hydrology: Regional Studies*. 2020. Vol. 27. 100660. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2019.100660>.
3. Behmel S., Damour M., Ludwig R., Rodriguez M. Intelligent decision-support system to plan, manage and optimize water quality monitoring programs: Design of a conceptual framework. *Journal of Environmental Planning and Management*. 2021. Vol. 64. P. 703–733. <https://doi.org/10.1080/09640568.2020.1782858>.
4. Chang L.-C., Chang F.-J., Yang S.-N., Kao I.-F., Ku Y.-Y., Kuo C.-L., Amin I. M. Z. Building an intelligent hydroinformatics integration platform for regional flood inundation warning systems. *Water*. 2018. Vol. 11. 9. <https://doi.org/10.3390/w11010009>.
5. Chen Z., Xu H., Jiang P., Yu S., Lin G., Bychkov I., Hmelnov A., Ruzhnikov G., Zhu N., Liu Z. A transfer learning-based LSTM strategy for imputing large-scale consecutive missing data and its application in a water quality prediction system. *Journal of Hydrology*. 2021. Vol. 602. 126573. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2021.126573>.
6. Delpla I., Jung A., Baures E., Clement M., Thomas O. Impacts of climate change on surface water quality in relation to drinking water production. *Environment International*. 2009. Vol. 35. P. 1225–1233. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2009.07.001>.
7. De Paul Obade V., Moore R. Synthesising water quality indicators from standardized geospatial information to remedy water security challenges: A review. *Environment International*. 2018. Vol. 119. P. 220–231. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2018.06.026>.
8. Destandau F., Zaiter Y. Spatio-temporal design for a water quality monitoring network maximising the economic value of information to optimise the detection of accidental pollution. *Water Resources and Economics*. 2020. Vol. 32. 100156. <https://doi.org/10.1016/j.wre.2020.100156>.
9. Giri S. Water quality prospective in Twenty First Century: Status of water quality in major river basins, contemporary strategies and impediments: A review. *Environmental Pollution*. 2021. Vol. 271. 116332. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.116332>.
10. Hahn B. M., Kofalk S., De Kok J. L., Berlekamp J., Evers M. Elbe DSS: A planning support system for strategic river basin planning. *Planning Support Systems Best Practice and New Methods*. Springer, 2009. P. 113–136. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8952-7\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8952-7_6).
11. How M. L., Cheah S. M., Chan Y. J., Khor A. C., Say E. M. P. Artificial intelligence-enhanced decision support for informing global sustainable development: A human-centric AI-thinking approach. *Information*. 2020. Vol. 11. 39. <https://doi.org/10.3390/info11010039>.
12. Jadhav S. B., Pingle N. S. Automatic measurement and reporting system of water quality based on GSM. *International Journal of Electrical and Electronics Research*. 2016. Vol. 4. P. 20–27.

13. Kautish S., Thapliyal M. Concept of decision support systems in relation with knowledge management – fundamentals, theories, frameworks and practices. *International Journal of Applied Innovation Engineering and Management*. 2012. Vol. 1. P. 9.
14. Khan S. J., Deere D., Leusch F. D., Humpage A., Jenkins M., Cunliffe D. Extreme weather events: Should drinking water quality management systems adapt to changing risk profiles? *Water Research*. 2015. Vol. 85. P. 124–136. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2015.08.018>.
15. Khan Y., Chai S. Ensemble of ANN and ANFIS for water quality prediction and analysis – a data-driven approach. *Journal of Telecommunication, Electronic and Computer Engineering*. 2017. Vol. 9. P. 117–122.
16. Kim S., Alizamir M., Zounemat-Kermani M., Kisi O., Singh V. P. Assessing the biochemical oxygen demand using neural networks and ensemble tree approaches in South Korea. *Journal of Environmental Management*. 2020. Vol. 270. 110834. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110834>.
17. Kostadinov S. Understanding GRU Networks. URL: <https://towardsdatascience.com/understanding-gru-networks> (дата звернення: 7.12.2025).
18. Lee H. W., Kim M., Son H. W., Min B., Choi J. H. Machine-learning-based water quality management of river with serial impoundments in the Republic of Korea. *Journal of Hydrology: Regional Studies*. 2022. Vol. 41. 101069. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2022.101069>.
19. Li H., Xue C., Song L., Yu Z., Zhang J., Xiao K. Application of comprehensive water quality labeling index method in water quality evaluation of Xiangjiang river. *Proceedings of the 4th International Conference on Computer, Big Data and Artificial Intelligence (ICCBD+AI)*. New York : IEEE, 2023. P. 147–151. <https://doi.org/10.1109/ICCBD-AI62252.2023.00033>.
20. Li S., Xiao W., Zhao Y., Xu J., Da H., Lv X. Quantitative analysis of the ecological security pattern for regional sustainable development. *Journal of Urban Planning and Development*. 2019. Vol. 145. 04019009. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)UP.1943-5444.0000508](https://doi.org/10.1061/(ASCE)UP.1943-5444.0000508).
21. Lin T., Fan W., Xiao C., Yao Z., Zhang Z., Zhao R., Pan Y., Chen Y. Energy management and operational planning of an ecological engineering for carbon sequestration in coastal mariculture environments in China. *Sustainability*. 2019. Vol. 11. 3162. <https://doi.org/10.3390/su11113162>.
22. Liu D., Zhang G., Li H., Fu Q., Li M., Faiz M. A., Ali S., Li T., Khan M. I. Projection pursuit evaluation model of a regional surface water environment. *Ecological Indicators*. 2019. Vol. 107. 105674. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105674>.
23. Milly P. C. et al. Stationarity is dead: Whither water management? *Science*. 2008. Vol. 319. P. 573–574. <https://doi.org/10.1126/science.1151915>.
24. Modgil S., Gupta S., Bhushan B. Building a living economy through modern information decision support systems and UN sustainable development goals. *Production Planning and Control*. 2020. Vol. 31. P. 967–987. <https://doi.org/10.1080/09537287.2019.1695916>.
25. Ouyang Y., Nkedi-Kizza P., Wu Q., Shinde D., Huang C. Assessment of seasonal variations in surface water quality. *Water Research*. 2006. Vol. 40. P. 3800–3810. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2006.08.030>.
26. Rajae T., Khani S., Ravansalar M. Artificial intelligence-based single and hybrid models for prediction of water quality in rivers: A review. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*. 2020. Vol. 200. 103978. <https://doi.org/10.1016/j.chemolab.2020.103978>.
27. Raseman W. J., Kasprzyk J. R., Rosario-Ortiz F. L., Stewart J. R., Livneh B. Emerging investigators series: A critical review of decision support systems for water treatment. *Environmental Science: Water Research & Technology*. 2017. Vol. 3. P. 18–36. <https://doi.org/10.1039/C6EW00121A>.
28. Rostami S., He J., Hassan Q. K. Riverine water quality response to precipitation and its change. *Environments*. 2018. Vol. 5. 8. <https://doi.org/10.3390/environments5010008>.
29. Saraiva M., Protas É., Salgado M., Souza C. Automatic mapping of center pivot irrigation systems from satellite images using deep learning. *Remote Sensing*. 2020. Vol. 12. 558. <https://doi.org/10.3390/rs12030558>.
30. Tiyasha T., Tung T. M., Yaseen Z. M. A survey on river water quality modelling using artificial intelligence models: 2000–2020. *Journal of Hydrology*. 2020. Vol. 585. 124670. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2020.124670>.
31. Varadharajan C. et al. Can machine learning accelerate process understanding and decision-relevant predictions of river water quality? *Hydrological Processes*. 2022. Vol. 36. e14565. <https://doi.org/10.1002/hyp.14565>.
32. Whitehead P. G., Wilby R. L., Battarbee R. W., Kernan M., Wade A. J. A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences Journal*. 2009. Vol. 54. P. 101–123. <https://doi.org/10.1623/hysj.54.1.101>.
33. World Economic Forum. *Global Risks 2015*. Geneva : World Economic Forum, 2015.
34. Xiang X., Li Q., Khan S., Khalaf O. I. Urban water resource management for sustainable environment planning using artificial intelligence techniques. *Environmental Impact Assessment Review*. 2021. Vol. 86. 106515. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2020.106515>.

35. Yuan W., Liu Q., Song S., Lu Y., Yang S., Fang Z., Shi Z. A climate-water quality assessment framework for quantifying the contributions of climate change and human activities to water quality variations. *Journal of Environmental Management*. 2023. Vol. 333. 117441. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117441>.

*H. B. Humeniuk, B. B. Sokil, R. M. Dukh*

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

#### WATER RESOURCE QUALITY IN THE SYSTEM OF SUSTAINABLE DEVELOPMENT INDICATORS: MODELING AND FORECASTING METHODS

Ensuring high water quality is a crucial aspect of sustainable development and effective environmental management. Population growth, rapid urbanization, and climate change significantly increase pressure on water resources, particularly surface waters, making their monitoring and management a global challenge. This study examines modern approaches to assessing and managing water quality, with a particular focus on integrating sensor technologies and machine learning methods.

Traditional water monitoring methods often demonstrate limited effectiveness due to their labor-intensive nature, high operational costs, and lack of real-time data. To address these limitations, the use of real-time sensors, automated data collection systems, and advanced machine learning algorithms is proposed. Specifically, the application of artificial neural networks (ANN), adaptive neuro-fuzzy inference systems (ANFIS), support vector regression (SVR), decision trees, k-nearest neighbors algorithms, and deep learning techniques-including long short-term memory (LSTM), bidirectional LSTM, and gated recurrent units (GRU)-is considered.

Hybrid models that combine artificial intelligence methods with nature-inspired optimization algorithms show enhanced predictive accuracy and efficiency in water quality management. Special attention is given to modeling the dynamics of surface water systems and developing integrated intelligent decision-support systems. These systems allow for assessing the impact of climate change, anthropogenic factors, and extreme weather events on water quality, while also optimizing water treatment processes, planning, and crisis response strategies.





Achieving Sustainable Development Goal 6 (SDG 6)-ensuring the availability and sustainable management of water and sanitation for all-is a critical element of global water security. The development of adaptive models and artificial intelligence-based systems significantly contributes to improving the management of surface waters and preserving water resources.

*Keywords: water quality, artificial intelligence, machine learning, modeling, hybrid models, intelligent decision support system, Sustainable Development Goals, water resources management.*

Надійшла до редакції: 03.12.2025

Прийнята до друку: 19.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

<sup>1</sup>Б. М. ПЕТРУШКА , <sup>1</sup>Б. О. ІВАНЦЬКИЙ , <sup>2</sup>С. Б. ПЕТРУШКА,  
<sup>1</sup>В. О. ХОМЕНЧУК , <sup>1</sup>В. З. КУРАНТ 

<sup>1</sup>Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

<sup>2</sup>Приватний фаховий навчальний заклад «Медичний коледж»

вулиця Текстильна, 8А, Тернопіль, 46000

E-mail: bodik\_p@ukr.net

## **КАДМІЙ У ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМАХ: ВМІСТ, ФОРМИ ЗНАХОДЖЕННЯ ТА ТОКСИЧНІСТЬ ДЛЯ РИБ**

В огляді проаналізовано вміст та форми знаходження кадмію в природних водах, особливості його накопичення та токсичності для риб. Відмічено, що метал може існувати у водних екосистемах у різних формах. Відзначено, що значною мірою впливає на токсичність забруднювача присутність у воді зважених та розчинених органічних речовин. Показано, що токсична дія сполук металу обумовлюється не тільки концентрацією та формами знаходження у водному середовищі, але й фізико-хімічними показниками води та фізіологічним станом організму риб, які суттєво впливають на біодоступність та швидкість акумуляції металу.

*Ключові слова:* риби, гідроекосистеми, кадмій, токсичність.

Важкі метали є домінуючими забруднювачами навколишнього водного середовища через їхню токсичність, стійкість у водних розчинах та здатність до біоаккумуляції [19, 29]. Ступінь впливу сполук металів, здебільшого токсикантів, на гідробіоти визначається ймовірністю попадання в гідросферу абіотичних важких металів, формою знаходження та концентрацією у воді, тривалістю впливу та токсикорезистентністю організмів [3, 17].

Природними джерелами важких металів є вивітрювання металовмісних порід та виверження вулканів, тоді як антропогенні джерела включають видобуток корисних копалин та різноманітну промислову та сільськогосподарську діяльність. Видобуток і переробка мінеральних ресурсів, а також їх подальше застосування у промисловості та сільському господарстві призвели до збільшення вивільнення цих елементів із природного середовища та порушення їх біогеохімічних циклів [6]. Слід зазначити також те, що важкі метали не розкладаються природним чином, на відміну від органічних сполук, а залишаються у компонентах гідроекосистем протягом тривалого часу [42]. Вони безперервно циркулюють у воді та накопичуються в донних відкладах у різних формах [7, 59].

Збільшення попиту на важкі метали створює тиск на водні екосистеми. Добування багатьох може призвести до підвищення їх концентрації та побічних продуктів, що пов'язані з отриманням металів, у ґрунтах та водних об'єктах [31].

Усі важкі метали за їх значенням для біоти можна розподілити на есенціальні (біогенні) та неесенціальні (токсичні), при цьому їх біологічна або токсична дія проявляється за дуже низьких концентрацій та є неоднаковою для різних видів гідробіонтів [42]. Есенціальні метали, такі як мідь, цинк, хром, нікель, кобальт, молібден, залізо та інші, виконують важливі біологічні функції, а їх дефіцит призводить до порушення функціонування метаболічних систем водних організмів. Неесенціальні метали, а саме кадмій, ртуть, олово, свинець не мають доведених біологічних функцій, разом з тим збільшення концентрації у воді понад норму як біогенних, так і токсичних металів може призвести до їх підвищеного акумулявання в тканинах і органах гідробіонтів, що зі свого боку обумовлює їх токсичну дію [19].



Кадмій є типовим токсикантом. Він відноситься до рідких, розсіяних елементів і міститься в складі ізоморфних домішок у багатьох мінералах, таких як грінокіт  $\text{CdS}$ , отавіт  $\text{CdCO}_3$ , монтепоніт  $\text{CdO}$  і кадмоселіт  $\text{CdSe}$ . Вміст кадмію в земній корі, ґрунті та природних водах коливається від  $10^{-5}$  до  $10^{-6}$  %. У товщі земної кори кадмій переміщується підземними водами разом з іншими халькофільними елементами. Його міграція в навколишньому середовищі залежить від виду його сполук та рН середовища. У лужних ґрунтах кадмій менш рухливий, ніж в кислих (особливо при  $\text{pH}=5$ ) [33].

*Вміст та форми знаходження в природних водах.* У навколишнє середовище кадмій найчастіше надходить зі стоками свинцево-цинкових заводів, підприємств гірничодобувної, збагачувальної та електролізної промисловості, низки хімічних підприємств, гальванічного виробництва. Значний внесок у забруднення навколишнього середовища кадмієм здійснюють стічні води з територій сільськогосподарських угідь при використанні фосфатних добрив [35].

У водне середовище кадмій поступає з такими мінеральними сполуками, як  $\text{CdO}$ ,  $\text{CdS}$ ,  $\text{CdCl}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ,  $3\text{CdSO}_4 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$  та деякими іншими. Потрапляючи у водойми, сполуки кадмію не піддаються деструкції і не виводяться з них природним шляхом, що веде до накопичення токсикантів в організмі гідробіонтів та донних відкладах. Кадмій легко вивільняється з мінеральних сполук за дії кислотних опадів, створюючи підвищені концентрації у воді, і становить високу екологічну небезпеку для навколишнього середовища [4].

Середня концентрація кадмію в морській воді складає  $0,11 \text{ мкг/дм}^3$ . У прісних водоймах України його вміст коливається в досить широких межах. Так, у Запорізькому водосховищі він складає  $0,30\text{--}10,40 \text{ мкг/дм}^3$ , а в Каховському складає  $0,30\text{--}4,80 \text{ мкг/дм}^3$ . У донних відкладах вміст кадмію значно вищий. Так, у верхньому 5-сантиметровому шарі донних відкладів Дніпровських водосховищ він коливається від  $0,6$  до  $3,9 \text{ мкг/дм}^3$  сухої маси [5]. Прісні підземні води містять більше вільних іонів  $\text{Cd}^{2+}$  (до 90 %), ніж стічні води (67–71 %). Стосовно комплексів кадмію з гуміновими кислотами, то їх кількість не перевищує 37–39 % [24].

Досліджуючи форми знаходження кадмію в прісних водах ріки Ярра в Австралії, було виявлено, що загальний вміст цього металу у воді змінювався від  $0,29$  до  $0,55 \text{ мкг/дм}^3$  [27]. Водночас розчинний кадмій (який пройшов через фільтр) складає  $0,21\text{--}0,47 \text{ мкг/дм}^3$  (середнє значення  $0,33 \text{ мкг/дм}^3$ ). За такої умови приблизно 75 % розчинного кадмію припадало на долю фракцій, здатних до іонного обміну. Понад 80 % склали вільні іони  $\text{Cd}^{2+}$ , і невелику частку –  $\text{CdCl}^+$ . Було також показано, що органічні ліганди здатні активно брати участь в комплексоутворенні з кадмієм при концентрації, яка перевищує  $10^{-6}$  моль.

Авторами [10] досліджено вміст кадмію у воді забруднених озер. Була показана відносно велика участь органічних комплексів кадмію у продукуванні автохтонних органічних речовин макрофітами та фітопланктоном. Дослідники прийшли до висновку, що наявність високих концентрацій ліганд, здатних зв'язувати кадмій, недостатня для зниження концентрації вільного кадмію в природному середовищі до рівня безпечного для гідробіонтів.

Щодо взаємодії з кадмієм хлоридів, то слід зазначити, що вони більш вибіркові, ніж органічні комплексоутворювачі [38]. У важких металах ступінь ковалентності зв'язку метал–хлорид значно змінюється. Саме тому хлоридні комплекси конкурують з органічними комплексами важких металів в наступній послідовності  $\text{Hg} > \text{Cd} > \text{Pb} > \text{Zn}$ . Крім того, хлоридні комплекси важких металів досить мобільні та стійкі, і вони, можливо, відіграють важливу роль в поширенні важких металів у навколишньому середовищі. Кадмій також активно реагує з сіркою, селеном, азотом, а також SH-групами. Органічні сполуки, які містяться в природних водах, такі як амінокислоти, аміноцукри, полісахариди, гідроксо- і карбоксильні кислоти аліфатичного та ароматичного ряду, також містять певні донорні атоми, які можуть утворювати сполуки з кадмієм [38].

Слід зазначити, що комплексоутворення для іонів  $\text{Cd}^{2+}$  виражене в меншій мірі, ніж для інших металів. Це видно із діаграм стосовно форм кадмію (II) в залежності від рН середовища в системах, які містять тільки неорганічні ліганди, а також суміш неорганічних та органічних ліганд [4]. У першому випадку значна частина кадмію (II) представлена вільними незакомплексованими іонами  $\text{Cd}^{2+}$ . Крім того, спостерігається наявність гідросокомплексу  $[\text{CdOH}]^+$  та карбонатного комплексу кадмію (II). Водночас вміст інших неорганічних комплексних сполук незначний.

Переважання в складі розчинених форм кадмію вільних іонів  $Cd^{2+}$  пояснюється малою стійкістю його комплексів з гуміновими та фульвокислотами, а також з іншими органічними комплексоутворюючими сполуками природних вод [4]. Так, авторами [8] було встановлено, що у водному розчині, який містив  $20 \text{ мг/дм}^3$  гумінових кислот, близько 37 % кадмію залишається незакомплексованим, тоді як мідь у тих же умовах повністю зв'язується в комплексах, навіть при значно нижчій концентрації гумінових кислот ( $2 \text{ мкг/дм}^3$ ). Більш слабкі комплексоутворюючі властивості кадмію, порівнюючи з іншими металами, були виявлені також у дослідях по визначенню комплексоутворюючих властивостей як природних вод [25, 45, 50], так і виділених препаратів фульвокислот [44].

Поряд з цим, деякі автори [60] вважають, що кадмій (II) утворює досить міцні комплексні сполуки з органічними лігандами природного походження. На підтвердження сказаного були отримані дані стосовно більш високого ступеня закомплексованості кадмія в природних водах [52]. Зокрема, дослідження різних форм кадмію у воді оз. Мічіган через 24 години контакту з водою дало змогу виявити наступний розподіл металу: 73 % його знаходилося в складі розчинених органічних комплексів, 13 % – в колоїдному розчині і 14 % – у підвищеному стані [9]. Низький вміст підвишених форм кадмію відмічено для вод деяких озер США [10]. У більшості випадків він не перевищував 8,3–31,7 %. Так, в озері Мічіган цей показник складав 14 %, а у воді озера Онтаріо він вже був на рівні 20–60 % [40]. В озерних водах Австралії на долю завислих форм кадмію припадає не більше, ніж 26,9 % [28].

Адсорбція кадмію (II) на підвишених часточках природних вод досліджена в роботах асторів [24, 43]. Було показано, що значна частина іонів  $Cd^{2+}$  адсорбується на поверхні глинистих часток [56], при цьому кількість адсорбованого металу зростає із підвищенням рН [43]. Результати досліджень кількості адсорбції кадмію на глинистих мінералах в присутності комплексоутворювачів (тарtrat, гліцин, ЕДТА) показали, що поглинання іонів  $Cd^{2+}$  у більшості випадків різко знижується в результаті утворення негативно заряджених комплексів [23]. Посилення адсорбції в присутності гліцину пояснюється існуванням позитивно заряджених комплексів кадмію з вказаними лігандами.

Додавання до суспензії глини фульвокислот веде до збільшення сорбції  $Cd^{2+}$ , а також і інших металів ( $Cu^{2+}$ ,  $Pb^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$ ), при значенні рН від 3,0 до 6,0. При більш високих значеннях рН поглинання деяких металів глинами знижується, що можна пояснити утворенням розчинних у воді фульватних комплексів [51].

Досліджено адсорбційні властивості суспензій гумінових кислот по відношенню до іонів  $Cd^{2+}$  [43]. Було показано, що адсорбція кадмію гуміновими кислотами значно зростає із збільшенням рН середовища. При цьому відзначено, що кадмій менш активно зв'язується з суспензією гумінових кислот, ніж інші метали ( $Cu$ ,  $Pb$ ,  $Zn$  та ін.). Встановлено, що близько половини адсорбованого кадмію переходить в розчин під дією ацетату амонію в концентрації  $1 \text{ моль/дм}^3$ .

Лабораторні дослідження адсорбції кадмію та інших важких металів на целюлозі показали, що максимум поглинання іонів металів досягається при рН 6,0–7,0 [22]. У той же час процес адсорбції на целюлозі має багато спільного із поглинанням іонів металів глинистими частками. Зокрема, аніонні комплекси практично не адсорбуються, а катіонні сорбуються в меншій мірі, ніж вільні гідратовані іони.

Таким чином, форми існування кадмію (II) в поверхневих прісних водах визначаються сукупністю низки чинників, а також хімічними властивостями елемента. Серед розчинених його форм у більшості випадків переважають вільні (незакомплесовані) іони, які складають не менше 50 % валового вмісту. Міцність його гуматних та фульватних комплексів набагато нижча, ніж у перерахованих вище металів. Під дією сильних комплексоутворювачів як природного, так і антропогенного походження, кадмій може десортуватися із донних відкладів та підвишених часток і переходити в товщу води, де він буде загрожувати життєдіяльності гідробіонтів.

*Вміст в організмі та токсичність для риб.* Кадмій є високо токсичним металом. Він є токсичним щодо гідробіонтів різних трофічних рівнів, зокрема риб [41, 48]. Уже при концентрації у воді  $0,02\text{--}1,0 \text{ мкг/дм}^3$  спостерігається пригнічення реакції фотосинтезу у водних рослин, а при концентрації  $0,003\text{--}0,5 \text{ мкг/дм}^3$  гинуть до 50 % прісноводних безхребетних. Що стосується риб, то в них уже при концентрації  $4 \text{ мкг/дм}^3$  значною мірою пригнічується ферментативна активність печінки, нирок та деяких інших органів [5].

Потрапляючи у водойми, сполуки кадмію не підлягають деструкції і не виводяться з них природним шляхом, що веде до накопичення токсикантів в організмі гідробіонтів і донних відкладках. Кадмій легко вивільняється з мінеральних сполук за дії кислотних опадів, утворюючи підвищену концентрацію у воді і тим самим спричинює високу екологічну небезпеку для навколишнього середовища [4, 38].

Як вже було відзначено, кадмій належить до неесенціальних металів та особливо небезпечних забруднювачів водних екосистем. Найбільшою мірою вплив кадмію на риб проявляється в низькомінералізованих і закислених з низьким значенням рН водах. Лососеві, порівнюючи з іншими видами риб, є найбільш вразливими до дії токсиканта [1, 12].

В організм риб кадмій надходить бронхіальним (через зябра) і аліментарним (зі споживаним кормом) шляхами. Роль першого знижується за присутності іонів цинку [1]. Надійшовши з їжею, кадмій поглинається всіма відділами кишківника, а також шлунком. Крім того, додатковим шляхом надходження токсиканта в організм риб є абсорбція його шкірою і нюховим епітелієм [36]. Проте їхня роль, порівнюючи з основними шляхами, досить незначна.

За надзвичайно високих концентрацій у воді кадмій осідає на зябрах риб, що призводить до задухи, а за більш тривалої дії – до розвитку гострої гіперплазії і некрозу зябрового епітелію. За більш наближених до екологічно реальних концентрацій гострий вплив кадмію виявляється у порушенні іонного гомеостазу, зокрема регуляції кальцію, що є прямою причиною токсичного ефекту [20, 46].

Крім зябер кадмій накопичується в тканинах внутрішніх органів риб. Водночас його вміст у м'язах незначний. Так, у дослідях на окунях було виявлено наступний розподіл цього металу: м'язи – 1,2 %, печінка – 43,4 %, нирки – 1,6 %, кишківник – 6,9 %, зябра – 11,3 %, кістки – 0,8 %, шкіра – 6,9 % [18]. Як бачимо, рівень накопичення кадмію в м'язовій тканині досить низький, тому він не є загрозою у використанні м'язів риб для харчування. Не більше ніж 4 % екземплярів риб, спійманих в континентальних водах США, містили кадмій в концентрації не більше ніж 0,5 мг/кг живої маси [57]. Водночас у різних індустриальних районах світу вміст кадмію в прісних водах досить значний. Так, в естуарії річки Севері (Великобританія) мерлани, які тут водяться, містять кадмій у м'язевій тканині до 2,5 мг/кг живої маси [11], а в водах північно-східного побережжя Великобританії у виловлених тут трісці і камбалі середній вміст кадмію в м'язах складав 1,3 і 1,4 мг/кг відповідно [61].

Загалом рівень кадмію в м'язах риб не може бути безпосередньо пов'язаний із його концентрацією у воді. Крім того, для більшості видів костистих риб часто відсутня кореляція між характером їжі та рівнем кадмію в організмі [38]. Хоча концентрація металу в тканинах риб може зростати із збільшенням їх розміру та віком, ученими встановлено низку виключень із цього правила. Так, за даними авторів [39], для 9 видів прісноводних риб твердість води не впливала на швидкість поглинання кадмію, у той час як присутність хелатоутворювача ЕДТА значно знижувала здатність накопичування кадмію організмом коропа [39]. У лабораторних умовах також було показано, що накопичення кадмію тканинами окуня прямо залежне від температури [18].

Пороги гострої токсичності кадмію ( $LC_{50}$ , 96 годин) змінюються від 0,09 до 105 мкг/дм<sup>3</sup> для прісноводних риб та від 8 до 85 мкг/дм<sup>3</sup> для морських. Молодь риб більш чутлива до кадмію, ніж статевозрілі особини та ікра [38]. Хоча мальки чавичі і райдужної форелі були досить стійкими до дії кадмію [1]. Крім того відомо, що репродуктивна функція збільшує чутливість деяких видів риб до цього металу [38].

Механізм токсичної дії кадмію за його хронічного впливу вивчений недостатньо. За тривалої дії метал через систему кровообігу переноситься в усі тканини організму риб, здійснюючи вплив на ембріональний розвиток, іонорегуляцію, енергетичний обмін, захисні функції організму, відтворення та стійкість до стресових ситуацій [36]. У форелі, підданій хронічному впливу кадмію (більше 178 діб) за концентрації 0,0032–0,0064 мг/дм<sup>3</sup>, спостерігалось зниження в плазмі крові рівня кальцію, натрію, калію і хлоридів, а за вищої концентрації – магнію. Разом з тим, за низького вмісту токсиканта зазначені ефекти виявляються незначною мірою [26]. Таку залежність було виявлено у дослідях з молоддю антарктичного лосося. Після 3-місячного витримування риб у воді за концентрації токсиканта на рівні 0,00087 мг/дм<sup>3</sup> у них відзначали зниження кальцію і калію в плазмі крові [49].

Дія кадмію на організм риб також понижує їх здатність до осмотичної регуляції. Хоча, за даними авторів [32], у райдужної форелі, яка піддавалася дії кадмію в концентрації 4 мкг/дм<sup>3</sup> протягом десяти днів, не спостерігали негативного впливу на ріст піддослідних особин, але при хронічній дії цього металу виявили послаблення ензиматичної активності в печінці та нирках.

Порушення механізмів іонорегуляції відбувається за класичною схемою: пошкодження – відновлення – аклімація [30, 34]. Процес відновлення включає два аспекти: синтез і мобілізацію сполук, таких як металотіонеїни або глутатіон, що зв'язують метали та беруть участь у процесах детоксикації, а також репараційні та компенсаційні процеси, спровоковані акумуляцією токсиканта [58]. Накопичення токсиканта спричиняє посиленню продукування активних форм кисню (пероксиду водню, гідроксил-радикалів, супероксиданіон-радикалів) та інших кисневмісних форм [2].

Кадмій інгібує мультиферментний мітохондріальний електротранспортний ланцюг, що призводить до інактивації ферментів, зокрема зниження активності АТФ-ази. Вільним радикалам властива висока реактивність та здатність порушувати структуру клітинних мембран та активність ферментів, що призводить до оксидативного стресу [13].

Досліджуючи вплив сполук кадмію на ріст і виживання риб, були проведені досліди з мальмою, витримування якої за концентрації токсиканта на рівні 0,0008 мг/дм<sup>3</sup> призводило до 37 %-ної смертності в перші 4 доби і зниження темпу росту в наступні 51 добу [53]. У трьохрічному експерименті з американською палією виявлені зниження темпу росту і смертність самців-плідників за вмісту 0,0034 мг/дм<sup>3</sup> металу у воді [55]. У райдужної форелі, підданій впливу розчину кадмію в концентрації 0,0055 мг/дм<sup>3</sup> протягом 65 тижнів, не було виявлено смертності або порушень у рості. Хоча, разом з тим, були зафіксовані затримки або зупинки репродуктивного розвитку, які спостерігали навіть за нижчого вмісту токсиканта (0,018 мг/дм<sup>3</sup>) [14].

Ефект впливу кадмію на ендокринну систему риб виявляється у зниженні рівнів кортизолу і тироксину, інгібуванні мРНК гепатоцитів, зниженні індукції вітелогеніну та затримці онтогенезу [21]. Поряд з цим відбуваються і гістологічні зміни у тканинах нирок, печінки та зябер [36].

Генетичними дослідженнями кадмієвої інтоксикації мальків райдужної форелі за короткотривалої експозиції (24–96 год.) в розчині токсиканта концентрацією 0,05–0,5 мг/дм<sup>3</sup> було встановлено підвищення експресії генів, що мають відношення до мітохондріальної активності, перетворення іонів металів та біосинтезу протеїнів, як активність генів, залучених у імунних і стресових реакціях, пригнічувалася [47].

Поведінкові зміни риб у відповідь на забруднення води кадмієм проявлялися в їх дезорієнтації, відхиленні у взаємовідносинах «хижак–жертва», зниженні споживання корму, порушенні ієрархічно обумовленої поведінки [37, 54].

Екскреція кадмію здійснюється, в основному, кишківником риб з фекаліями та слизовими виділеннями. Також участь у цьому процесі беруть печінка (з жовчю), нирки (з сечею) та зябра. Значення ниркового шляху виведення металу підвищується за хронічного аліментарного надходження токсиканта [15, 16].

Відзначаємо, що токсичність і біодоступність кадмію зумовлюється гідрохімічним розчином водойми. Чинником, що значною мірою впливає на зниження токсичності забруднювача, є присутність у воді зважених та розчинених органічних речовин (продуктів метаболізму гідробіонтів – органічних кислот, амінокислот, вуглеводів, ліпідів, білків, поліфенолів, біополімерів – гумінових кислот, фульвокислот, полісахаридів; органічних речовин антропогенного походження – танінів, синтетичних поверхнево-активних речовин). Вони зв'язують кадмій, утворюючи комплексні сполуки. Разом з тим, здатність до комплексоутворення у кадмію є набагато нижчою, ніж у інших важких металів. Токсичність кадмію знижується також із підвищенням твердості води (за рахунок конкуруючої дії іонів кальцію і магнію) та солоності води (за рахунок утворення хлоридних комплексів кадмію).

## Висновки

Отже, незважаючи на порівняно невелику кількість кадмію, яка міститься у водоймах, водна біота може піддаватися значному негативному впливу цього токсиканта. Тому для управління екологічними ризиками внаслідок токсичного впливу кадмію необхідно здійснювати постійний моніторинг цього металу як у водному середовищі, так і в організмі гідробіонтів, зокрема риб.

1. Грициняк І. І., Янович Л. О., Швець Т. М. Екотоксикологія лососевих риб. Київ : Видавництво ТОВ «ДІА». 2015. 472 с.
  2. Грубінко В. В. Адаптивні стратегії токсикорезистентності до металів у гідробіонтів. *Наукові записки ТНПУ. Серія: Біологія*. 2017. № 2 (69). С. 129–162.
  3. Грубінко В. В. Системна оцінка метаболічних адаптацій у гідробіонтів. *Наукові записки ТНПУ. Серія: Біологія*. 2001. № 4 (15). С. 36–39.
  4. Линник П. М., Искра І. В. Кадмій в поверхневих водах: вміст, форми знаходження, токсична дія. *Гідробіол. журн*. 1997. № 6. С. 72–87.
  5. Романенко В. Д. Основи гідроекології. Київ : Обереги, 2001. 728 с.
  6. A review on heavy metal-induced toxicity in fishes: Bioaccumulation, antioxidant defense system, histopathological manifestations, and transcriptional profiling of genes / M. Kumar et al. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*. 2023. P. 127377. <https://doi.org/10.1016/j.jtemb.2023.127377>.
  7. Accumulation of heavy metals (Ni, Cu, Cd, Cr, Pb, Zn, Fe) in the soil in water and water collected from Tanda Dam Kohat / Nazir R. et al. *J. Pharm. Sci. Res*. 2015. Vol. 7 (3). P. 89–97.
  8. Allen H. E. Studies of trace metals in aquatic environment using anodic stripping voltammetry. – In: Modern analytical polarography. Workshop Manual by PAR Corporation. New-Jersey. 1973. P. VIII. P. 1–14.
  9. Allen H. E., Boonlayangoor C., Noll K. E. Changes in physicochemical forms of lead and cadmium added to freshwater. *Environment International*. 1982. Vol. 7, no. 5. P. 337–341. [https://doi.org/10.1016/0160-4120\(82\)90126-x](https://doi.org/10.1016/0160-4120(82)90126-x).
  10. Aspects of the aquatic chemistry of cadmium and zinc in a heavy metal contaminated lake / B. K. Shephard et al. *Water Research*. 1980. Vol. 14, no. 8. P. 1061–1066. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(80\)90153-0](https://doi.org/10.1016/0043-1354(80)90153-0).
  11. Badsha K. S., Sainsbury M. Uptake of zinc, lead and cadmium by young whiting in the Severn Estuary. *Marine Pollution Bulletin*. 1977. Vol. 8, no. 7. P. 164–166. [https://doi.org/10.1016/0025-326x\(77\)90270-3](https://doi.org/10.1016/0025-326x(77)90270-3).
  12. Cadmium accumulation, gill Cd binding, acclimation, and physiological effects during long term sublethal Cd exposure in rainbow trout / L. Hollis et al. *Aquatic Toxicology*. 1999. Vol. 46, no. 2. P. 101–119. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(98\)00118-0](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(98)00118-0).
  13. Cadmium inhibits the electron transfer chain and induces Reactive Oxygen Species / Y. Wang et al. *Free Radical Biology and Medicine*. 2004. Vol. 36, no. 11. P. 1434–1443. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2004.03.010>.
  14. Cadmium toxicity to rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* walbaum and brown trout *Salmo trutta* L. over extended exposure periods / V. Brown et al. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1994. Vol. 29, no. 1. P. 38–46. [https://doi.org/10.1016/0147-6513\(94\)90028-0](https://doi.org/10.1016/0147-6513(94)90028-0).
  15. Chowdhury M. J., McDonald D. G., Wood C. M. Gastrointestinal uptake and fate of cadmium in rainbow trout acclimated to sublethal dietary cadmium. *Aquatic Toxicology*. 2004. Vol. 69, no. 2. P. 149–163. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2004.05.002>.
  16. Chowdhury M. J., Wood C. M. Renal function in the freshwater rainbow trout after dietary cadmium acclimation and waterborne cadmium challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*. 2007. Vol. 145, no. 3. P. 321–332. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2007.01.004>.
  17. Ecological Biomarkers: Indicators of Ecotoxicological Effects. Taylor & Francis Group, 2012. 464 p.
  18. Edgren M., Notter M. Cadmium uptake by fingerlings of perch (*Perca fluviatilis*) studied by Cd-115m at two different temperatures. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 1980. Vol. 24, no. 1. P. 647–651. <https://doi.org/10.1007/bf01608168>.
  19. Effect of heavy metals on fish larvae deformities: A review / D. G. Sfakianakis et al. *Environmental Research*. 2015. Vol. 137. P. 246–255. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2014.12.014>.
  20. Effects of chronic sublethal exposure to waterborne Cu, Cd or Zn in rainbow trout 2: tissue specific metal accumulation / J. C. McGeer et al. *Aquatic Toxicology*. 2000. Vol. 50, no. 3. P. 245–256. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(99\)00106-x](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(99)00106-x).
  21. Effects of Subchronic Exposure to Cadmium Chloride on Endocrine and Metabolic Functions in Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss* / A. C. Ricard et al. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 1998. Vol. 34, no. 4. P. 377–381. <https://doi.org/10.1007/s002449900333>.
  22. Farrah H., Pickering W. The effect of pH and ligands on the sorption of heavy metal ions by cellulose. *Australian Journal of Chemistry*. 1978. Vol. 31, no. 7. P. 1501–1509. <https://doi.org/10.1071/ch9781501>.
  23. Farrah H., Pickering W. The sorption of lead and cadmium species by clay minerals. *Australian Journal of Chemistry*. 1977. Vol. 30, no. 7. P. 1417–1422. <https://doi.org/10.1071/ch9771417>.
  24. Gardiner J. The chemistry of cadmium in natural water—I a study of cadmium complex formation using the cadmium specific-ion electrode. *Water Research*. 1974. Vol. 8, no. 1. P. 23–30. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(74\)90005-0](https://doi.org/10.1016/0043-1354(74)90005-0).
- 98 ISSN 2078-2357. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біол., 2025. Т. 85, № 4

25. Giesy J. P. Cadmium interactions with naturally occurring organic ligands. In: Cadmium in the environment. Part I. Ecological cycling. New York. Wiley Interscience publ. 1980. P. 237–256.
26. Giles M. A. Electrolyte and Water Balance in Plasma and Urine of Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*) during Chronic Exposure to Cadmium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1984. Vol. 41, no. 11. P. 1678–1685. <https://doi.org/10.1139/f84-206>.
27. Hart B. T., Davies S. H. R. Trace metal speciation in the freshwater and estuarine regions of the Yarra River, Victoria. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 1981. Vol. 12, no. 4. P. 353–374. [https://doi.org/10.1016/s0302-3524\(81\)80001-1](https://doi.org/10.1016/s0302-3524(81)80001-1).
28. Hart B., Davies S. Trace metal speciation in three Victorian lakes. *Marine and Freshwater Research*. 1981. Vol. 32, no. 2. P. 175–189. <https://doi.org/10.1071/mf9810175>.
29. Heavy metal pollution in the aquatic environment: efficient and low-cost removal approaches to eliminate their toxicity: a review / K. H. Hama Aziz et al. *RSC Advances*. 2023. Vol. 13, no. 26. P. 17595–17610. <https://doi.org/10.1039/d3ra00723e>
30. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. Oxford University Press, USA, 2002. 478 p.
31. Jenkins J. A., Musgrove M., White S. J. O. Outlining Potential Biomarkers of Exposure and Effect to Critical Minerals: Nutritionally Essential Trace Elements and the Rare Earth Elements. *Toxics*. 2023. Vol. 11, no. 2. P. 188. <https://doi.org/10.3390/toxics11020188>.
32. Kumada H., Kimura S., Yokote M. Accumulation and biological effects of cadmium in rainbow trout. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1980. Vol. 46, no. 1. P. 97–103. <https://doi.org/10.2331/suisan.46.97>.
33. Martin M. H., Nriagu J. O. Cadmium in the Environment. Part I. Ecological Cycling. *The Journal of Ecology*. 1981. Vol. 69, no. 3. P. 1071. <https://doi.org/10.2307/2259663>.
34. Mc Donald D.G., Wood C.M. Branchial mechanisms of acclimation to metals in freshwater fish. Fish Ecophysiology. London. Chapman and Hall. 1993. P. 197–321.
35. Mc Geer J. C., Niyogi S., Smith D. S. Cadmium /Homeostasis and toxicology of non-essential metals. London: Waltham: San-Diego/ Academic Press. 2012. P. 298–348.
36. Mc Geer J. C., Niyogi S., Smith D. S. Cadmium Homeostasis and toxicology of non-essential metals. London: Waltham: San Diego. Academic Press. 2012. P. 125–184.
37. McNicol R. E., Scherer E. Behavioral responses of lake whitefish (*coregonus clupeaformis*) to cadmium during preference-avoidance testing. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 1991. Vol. 10, no. 2. P. 225–234. [https://doi.org/10.1897/1552-8618\(1991\)10\[225:brolwc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1897/1552-8618(1991)10[225:brolwc]2.0.co;2).
38. Moore J. W., Ramamoorthy S. Heavy Metals in Natural Waters. New York, NY : Springer New York, 1984. 270 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5210-8>.
39. Muramoto S. Effect of complexans (EDTA, NTA and DTPA) on the exposure to high concentrations of cadmium, copper, Zinc and lead. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 1980. Vol. 25, no. 1. P. 941–946. <https://doi.org/10.1007/bf01985635>.
40. Nriagu J., Wong H., Coker R. Particulate and dissolved trace metals in Lake Ontario. *Water Research*. 1981. Vol. 15, no. 1. P. 91–96. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(81\)90188-3](https://doi.org/10.1016/0043-1354(81)90188-3).
41. Okocha R. C. Adedjeji O. B. Overview of Cadmium Toxicity in Fish. *J. of Appleid Sci. Reseach*. 2011. № 7 (7). P. 1195–1207.
42. Paschoalini A. L., Bazzoli N. Heavy metals affecting Neotropical freshwater fish: A review of the last 10 years of research. *Aquatic Toxicology*. 2021. Vol. 237. P. 105906. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2021.105906>.
43. Pickering W. F. Cadmium retention by claya and other soil or sediment components. In: Cadmium in the environment. Part I. Ecological cycling, New York. Wiley Interscience publ. 1980. P. 365–397.
44. Rainville D. P., Weber J. H. Complexing capacity of soil fulvic acid for Cu<sup>2+</sup>, Cd<sup>2+</sup>, Mn<sup>2+</sup>, Ni<sup>2+</sup>, and Zn<sup>2+</sup> measured by dialysis titration: a model based on soil fulvic acid aggregation. *Canadian Journal of Chemistry*. 1982. Vol. 60, no. 1. P. 1–5. <https://doi.org/10.1139/v82-001>.
45. Ramamoorthy S., Kushner D. J. Heavy Metal Binding Components of River Water. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1975. Vol. 32, no. 10. P. 1755–1766. <https://doi.org/10.1139/f75-209>.
46. Reid S. D., McDonald D. G. Effects of Cadmium, Copper, and Low pH on Ion Fluxes in the Rainbow Trout, *Salmo gairdneri*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1988. Vol. 45, no. 2. P. 244–253. <https://doi.org/10.1139/f88-029>.
47. Response of rainbow trout transcriptome to model chemical contaminants / H. Koskinen et al. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2004. Vol. 320, no. 3. P. 745–753. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2004.06.024>.
48. Review of Cadmium Bioaccumulation in Fish Exposed to Cadmium / J.-W. Lee et al. *Toxics*. 2024. Vol. 13, no. 1. P. 7–23. <https://doi.org/10.3390/toxics13010007>.

49. Rombough P. J., Garside E. T. Disturbed ion balance in alevins of Atlantic salmon *Salmo salar* chronically exposed to sublethal concentrations of cadmium. *Canadian Journal of Zoology*. 1984. Vol. 62, no. 8. P. 1443–1450. <https://doi.org/10.1139/z84-207>.
50. Saar R. A., Weber J. H. Complexation of cadmium(II) with water- and soil-derived fulvic acids: effect of pH and fulvic acid concentration. *Canadian Journal of Chemistry*. 1979. Vol. 57, no. 11. P. 1263–1268. <https://doi.org/10.1139/v79-206>.
51. Slavek J., Pickering W. F. The effect of pH on the retention of Cu, Pb, Cd, and Zn by clay-fulvic acid mixtures. *Water, Air, and Soil Pollution*. 1981. Vol. 16, no. 2. P. 209–221. <https://doi.org/10.1007/bf01046855>.
52. Steinberg C. Species of dissolved metals derived from oligotrophic hard water. *Water Research*. 1980. Vol. 14, no. 9. P. 1239–1250. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(80\)90182-7](https://doi.org/10.1016/0043-1354(80)90182-7).
53. The effects of long-term cadmium exposure on the growth and survival of juvenile bull trout (*Salvelinus confluentus*) / J. A. Hansen et al. *Aquatic Toxicology*. 2002. Vol. 58, no. 3–4. P. 165–174. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(01\)00233-8](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(01)00233-8).
54. The effects of trace metal exposure on agonistic encounters in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* / K. A. Sloman et al. *Aquatic Toxicology*. 2003. Vol. 63, no. 2. P. 187–196. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(02\)00176-5](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(02)00176-5).
55. Toxic Effects of Cadmium on Three Generations of Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) / D. A. Benoit et al. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1976. Vol. 105, no. 4. P. 550–560. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1976\)105%3C550:teocot%3E2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1976)105%3C550:teocot%3E2.0.co;2).
56. Trace metal s in rivers speciation, transport and role of sediments / Mc Duffie B. et al. *Environ Health-X. Columbia. Mo.* 1976. P. 85–95.
57. Walsh D.F., Berger B.I., Bean J.R. Mercury, arsenic, lead, cadmium and selenium in fish. National Pesticide Monitoring Programe. *Pesticides Monitoring Journal*. 1977. 11. P. 5–34.
58. Wang W.-X., Rainbow P. S. Subcellular Partitioning and the Prediction of Cadmium Toxicity to Aquatic Organisms. *Environmental Chemistry*. 2006. Vol. 3, no. 6. P. 395–399. <https://doi.org/10.1071/en06055>.
59. Water Quality Degradation Due to Heavy Metal Contamination: Health Impacts and Eco-Friendly Approaches for Heavy Metal Remediation / P. Zhang et al. *Toxics*. 2023. Vol. 11, no. 10. P. 828. <https://doi.org/10.3390/toxics11100828>.
60. Weber W. J., Poselt H. S. Equilibrium models and precipitation reactions for cadmium (II), In: *Aqueous Environment Chemistry of metals*. Michigan: Ann Arbor Sci. 1974. 360 p.
61. Wright D. A. Heavy metals in animals from the north east coast. *Marine Pollution Bulletin*. 1976. Vol. 7, no. 2. P. 36–38. [https://doi.org/10.1016/0025-326x\(76\)90310-6](https://doi.org/10.1016/0025-326x(76)90310-6).

## References

1. Hrytsyniak I. I., Yanovych L. O., Shvets T. M. *Ekotoksykologhiia lososevykh ryb*. Kyiv : Vydavnytstvo TOV «DIA». 2015. 472 s. [in Ukrainian]
2. Hrubinko V. V. Adaptivni stratehii toksykorezystentnosti do metaliv u hidrobiontiv. *Naukovi zapysky TNPU. Serii: Biologhiia*. 2017. No 2 (69). S. 129–162. [in Ukrainian]
3. Hrubinko V. V. Systemna otsinka metabolichnykh adaptatsiy u hidrobiontiv. *Naukovi zapysky TNPU. Serii: Biologhiia*. 2001. No 4 (15). S. 36–39. [in Ukrainian]
4. Lynnyk P. M., Iskra I. V. Kadmiu v poverkhnevnykh vodakh: vmist, formy znakhodzhennia, toksychna diia. *Hidrobiol. zhurn*. 1997. No 6. S. 72–87. [in Ukrainian]
5. Romanenko V. D. *Osnovy hidroekologhi*. Kyiv : Oberehy, 2001. 728 s. [in Ukrainian]
6. A review on heavy metal-induced toxicity in fishes: Bioaccumulation, antioxidant defense system, histopathological manifestations, and transcriptional profiling of genes / M. Kumar et al. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*. 2023. P. 127377. <https://doi.org/10.1016/j.jtemb.2023.127377>.
7. Accumulation of heavy metals (Ni, Cu, Cd, Cr, Pb, Zn, Fe) in the soil in water and water collected from Tanda Dam Kohat / Nazir R. et al. *J. Pharm. Sci. Res*. 2015. Vol. 7 (3). P. 89–97.
8. Allen H. E. Studies of trace metals in aquatic environment using anodic stripping voltammetry. – In: *Modern analytical polarography. Workshop Manual by PAR Corporation*. New-Jersey. 1973. P. VIII. P. 1–14.
9. Allen H. E., Boonlayangoor C., Noll K. E. Changes in physicochemical forms of lead and cadmium added to freshwater. *Environment International*. 1982. Vol. 7, no. 5. P. 337–341. [https://doi.org/10.1016/0160-4120\(82\)90126-x](https://doi.org/10.1016/0160-4120(82)90126-x).
10. Aspects of the aquatic chemistry of cadmium and zinc in a heavy metal contaminated lake / B. K. Shephard et al. *Water Research*. 1980. Vol. 14, no. 8. P. 1061–1066. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(80\)90153-0](https://doi.org/10.1016/0043-1354(80)90153-0).
11. Badsha K. S., Sainsbury M. Uptake of zinc, lead and cadmium by young whiting in the Severn Estuary. *Marine Pollution Bulletin*. 1977. Vol. 8, no. 7. P. 164–166. [https://doi.org/10.1016/0025-326x\(77\)90270-3](https://doi.org/10.1016/0025-326x(77)90270-3).

12. Cadmium accumulation, gill Cd binding, acclimation, and physiological effects during long term sublethal Cd exposure in rainbow trout / L. Hollis et al. *Aquatic Toxicology*. 1999. Vol. 46, no. 2. P. 101–119. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(98\)00118-0](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(98)00118-0).
13. Cadmium inhibits the electron transfer chain and induces Reactive Oxygen Species / Y. Wang et al. *Free Radical Biology and Medicine*. 2004. Vol. 36, no. 11. P. 1434–1443. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2004.03.010>.
14. Cadmium toxicity to rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* walbaum and brown trout *Salmo trutta* L. over extended exposure periods / V. Brown et al. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1994. Vol. 29, no. 1. P. 38–46. [https://doi.org/10.1016/0147-6513\(94\)90028-0](https://doi.org/10.1016/0147-6513(94)90028-0).
15. Chowdhury M. J., McDonald D. G., Wood C. M. Gastrointestinal uptake and fate of cadmium in rainbow trout acclimated to sublethal dietary cadmium. *Aquatic Toxicology*. 2004. Vol. 69, no. 2. P. 149–163. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2004.05.002>.
16. Chowdhury M. J., Wood C. M. Renal function in the freshwater rainbow trout after dietary cadmium acclimation and waterborne cadmium challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*. 2007. Vol. 145, no. 3. P. 321–332. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2007.01.004>.
17. Ecological Biomarkers: Indicators of Ecotoxicological Effects. Taylor & Francis Group, 2012. 464 p.
18. Edgren M., Notter M. Cadmium uptake by fingerlings of perch (*Perca fluviatilis*) studied by Cd-115m at two different temperatures. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 1980. Vol. 24, no. 1. P. 647–651. <https://doi.org/10.1007/bf01608168>.
19. Effect of heavy metals on fish larvae deformities: A review / D. G. Sfakianakis et al. *Environmental Research*. 2015. Vol. 137. P. 246–255. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2014.12.014>.
20. Effects of chronic sublethal exposure to waterborne Cu, Cd or Zn in rainbow trout 2: tissue specific metal accumulation / J. C. McGeer et al. *Aquatic Toxicology*. 2000. Vol. 50, no. 3. P. 245–256. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(99\)00106-x](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(99)00106-x).
21. Effects of Subchronic Exposure to Cadmium Chloride on Endocrine and Metabolic Functions in Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss* / A. C. Ricard et al. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 1998. Vol. 34, no. 4. P. 377–381. <https://doi.org/10.1007/s002449900333>.
22. Farrah H., Pickering W. The effect of pH and ligands on the sorption of heavy metal ions by cellulose. *Australian Journal of Chemistry*. 1978. Vol. 31, no. 7. P. 1501–1509. <https://doi.org/10.1071/ch9781501>.
23. Farrah H., Pickering W. The sorption of lead and cadmium species by clay minerals. *Australian Journal of Chemistry*. 1977. Vol. 30, no. 7. P. 1417–1422. <https://doi.org/10.1071/ch9771417>.
24. Gardiner J. The chemistry of cadmium in natural water—I a study of cadmium complex formation using the cadmium specific-ion electrode. *Water Research*. 1974. Vol. 8, no. 1. P. 23–30. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(74\)90005-0](https://doi.org/10.1016/0043-1354(74)90005-0).
25. Giesy J. P. Cadmium interactions with naturally occurring organic ligands. In: Cadmium in the environment. Part I. Ecological cycling. New York. Wiley Interscience publ. 1980. P. 237–256.
26. Giles M. A. Electrolyte and Water Balance in Plasma and Urine of Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*) during Chronic Exposure to Cadmium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1984. Vol. 41, no. 11. P. 1678–1685. <https://doi.org/10.1139/f84-206>.
27. Hart B. T., Davies S. H. R. Trace metal speciation in the freshwater and estuarine regions of the Yarra River, Victoria. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 1981. Vol. 12, no. 4. P. 353–374. [https://doi.org/10.1016/s0302-3524\(81\)80001-1](https://doi.org/10.1016/s0302-3524(81)80001-1).
28. Hart B., Davies S. Trace metal speciation in three Victorian lakes. *Marine and Freshwater Research*. 1981. Vol. 32, no. 2. P. 175–189. <https://doi.org/10.1071/mf9810175>.
29. Heavy metal pollution in the aquatic environment: efficient and low-cost removal approaches to eliminate their toxicity: a review / K. H. Hama Aziz et al. *RSC Advances*. 2023. Vol. 13, no. 26. P. 17595–17610. <https://doi.org/10.1039/d3ra00723e>
30. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. Oxford University Press, USA, 2002. 478 p.
31. Jenkins J. A., Musgrove M., White S. J. O. Outlining Potential Biomarkers of Exposure and Effect to Critical Minerals: Nutritionally Essential Trace Elements and the Rare Earth Elements. *Toxics*. 2023. Vol. 11, no. 2. P. 188. <https://doi.org/10.3390/toxics11020188>.
32. Kumada H., Kimura S., Yokote M. Accumulation and biological effects of cadmium in rainbow trout. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1980. Vol. 46, no. 1. P. 97–103. <https://doi.org/10.2331/suisan.46.97>.
33. Martin M. H., Nriagu J. O. Cadmium in the Environment. Part I. Ecological Cycling. *The Journal of Ecology*. 1981. Vol. 69, no. 3. P. 1071. <https://doi.org/10.2307/2259663>.
34. Mc Donald D.G., Wood C.M. Branchial mechanisms of acclimation to metals in freshwater fish. *Fish Ecophysiology*. London. Chapman and Hall. 1993. P. 197–321.

35. Mc Geer J. C., Niyogi S., Smith D. S. Cadmium /Homeostasis and toxicology of non-essential metals. London: Waltham: San-Diego/ Academic Press. 2012. P. 298–348.
36. Mc Geer J. C., Niyogi S., Smith D. S. Cadmium Homeostasis and toxicology of non-essential metals. London: Waltham: San Diego. Academic Press. 2012. P. 125–184.
37. McNicol R. E., Scherer E. Behavioral responses of lake whitefish (*coregonus clupeaformis*) to cadmium during preference-avoidance testing. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 1991. Vol. 10, no. 2. P. 225–234. [https://doi.org/10.1897/1552-8618\(1991\)10\[225:brolwc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1897/1552-8618(1991)10[225:brolwc]2.0.co;2).
38. Moore J. W., Ramamoorthy S. Heavy Metals in Natural Waters. New York, NY : Springer New York, 1984. 270 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5210-8>.
39. Muramoto S. Effect of complexans (EDTA, NTA and DTPA) on the exposure to high concentrations of cadmium, copper, Zinc and lead. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 1980. Vol. 25, no. 1. P. 941–946. <https://doi.org/10.1007/bf01985635>.
40. Nriagu J., Wong H., Coker R. Particulate and dissolved trace metals in Lake Ontario. *Water Research*. 1981. Vol. 15, no. 1. P. 91–96. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(81\)90188-3](https://doi.org/10.1016/0043-1354(81)90188-3).
41. Okocha R. C. Adedjeji O. B. Overview of Cadmium Toxicity in Fish. *J. of Appleid Sci. Reseach*. 2011. № 7 (7). P. 1195–1207.
42. Paschoalini A. L., Bazzoli N. Heavy metals affecting Neotropical freshwater fish: A review of the last 10 years of research. *Aquatic Toxicology*. 2021. Vol. 237. P. 105906. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2021.105906>.
43. Pickering W. F. Cadmium retention by claya and other soil or sediment components. In: Cadmium in the environment. Part I. Ecological cycling, New York. Wiley Interscience publ. 1980. P. 365–397.
44. Rainville D. P., Weber J. H. Complexing capacity of soil fulvic acid for Cu<sup>2+</sup>, Cd<sup>2+</sup>, Mn<sup>2+</sup>, Ni<sup>2+</sup>, and Zn<sup>2+</sup> measured by dialysis titration: a model based on soil fulvic acid aggregation. *Canadian Journal of Chemistry*. 1982. Vol. 60, no. 1. P. 1–5. <https://doi.org/10.1139/v82-001>.
45. Ramamoorthy S., Kushner D. J. Heavy Metal Binding Components of River Water. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1975. Vol. 32, no. 10. P. 1755–1766. <https://doi.org/10.1139/f75-209>.
46. Reid S. D., McDonald D. G. Effects of Cadmium, Copper, and Low pH on Ion Fluxes in the Rainbow Trout, *Salmo gairdneri*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1988. Vol. 45, no. 2. P. 244–253. <https://doi.org/10.1139/f88-029>.
47. Response of rainbow trout transcriptome to model chemical contaminants / H. Koskinen et al. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2004. Vol. 320, no. 3. P. 745–753. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2004.06.024>.
48. Review of Cadmium Bioaccumulation in Fish Exposed to Cadmium / J.-W. Lee et al. *Toxics*. 2024. Vol. 13, no. 1. P. 7–23. <https://doi.org/10.3390/toxics13010007>.
49. Rombough P. J., Garside E. T. Disturbed ion balance in alevins of Atlantic salmon *Salmo salar* chronically exposed to sublethal concentrations of cadmium. *Canadian Journal of Zoology*. 1984. Vol. 62, no. 8. P. 1443–1450. <https://doi.org/10.1139/z84-207>.
50. Saar R. A., Weber J. H. Complexation of cadmium(II) with water- and soil-derived fulvic acids: effect of pH and fulvic acid concentration. *Canadian Journal of Chemistry*. 1979. Vol. 57, no. 11. P. 1263–1268. <https://doi.org/10.1139/v79-206>.
51. Slavek J., Pickering W. F. The effect of pH on the retention of Cu, Pb, Cd, and Zn by clay-fulvic acid mixtures. *Water, Air, and Soil Pollution*. 1981. Vol. 16, no. 2. P. 209–221. <https://doi.org/10.1007/bf01046855>.
52. Steinberg C. Species of dissolved metals derived from oligotrophic hard water. *Water Research*. 1980. Vol. 14, no. 9. P. 1239–1250. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(80\)90182-7](https://doi.org/10.1016/0043-1354(80)90182-7).
53. The effects of long-term cadmium exposure on the growth and survival of juvenile bull trout (*Salvelinus confluentus*) / J. A. Hansen et al. *Aquatic Toxicology*. 2002. Vol. 58, no. 3–4. P. 165–174. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(01\)00233-8](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(01)00233-8).
54. The effects of trace metal exposure on agonistic encounters in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* / K. A. Sloman et al. *Aquatic Toxicology*. 2003. Vol. 63, no. 2. P. 187–196. [https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(02\)00176-5](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(02)00176-5).
55. Toxic Effects of Cadmium on Three Generations of Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) / D. A. Benoit et al. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1976. Vol. 105, no. 4. P. 550–560. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1976\)105%3C550:teocot%3E2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1976)105%3C550:teocot%3E2.0.co;2).
56. Trace metal s in rivers speciation, transport and role of sediments / Mc Duffie B. et al. Environ Health-X. Columbia. Mo. 1976. P. 85–95.
57. Walsh D.F., Berger B.I., Bean J.R. Mercury, arsenic, lead, cadmium and selenium in fish. National Pesticide Monitoring Programe. *Pesticides Monitoring Journal*. 1977. 11. P. 5–34.

58. Wang W.-X., Rainbow P. S. Subcellular Partitioning and the Prediction of Cadmium Toxicity to Aquatic Organisms. *Environmental Chemistry*. 2006. Vol. 3, no. 6. P. 395–399. <https://doi.org/10.1071/en06055>.
59. Water Quality Degradation Due to Heavy Metal Contamination: Health Impacts and Eco-Friendly Approaches for Heavy Metal Remediation / P. Zhang et al. *Toxics*. 2023. Vol. 11, no. 10. P. 828. <https://doi.org/10.3390/toxics11100828>.
60. Weber W. J., Poselt H. S. Equilibrium models and precipitation reactions for cadmium (II), In: *Aqueous Environment Chemistry of metals*. Michigan: Ann Arbor Sci. 1974. 360 p.
61. Wright D. A. Heavy metals in animals from the north east coast. *Marine Pollution Bulletin*. 1976. Vol. 7, no. 2. P. 36–38. [https://doi.org/10.1016/0025-326x\(76\)90310-6](https://doi.org/10.1016/0025-326x(76)90310-6).

<sup>1</sup>B. M. Petrushka, <sup>1</sup>B. O. Ivanitskyi, <sup>2</sup>S. B. Petrushka, <sup>1</sup>V. O. Khomenchuk, <sup>1</sup>V. Z. Kurant

<sup>1</sup>Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

<sup>2</sup>Private Applied Educational Institution “Medical College”, Ukraine

#### CADMIUM IN AQUATIC ECOSYSTEMS: CONTENT, FORMS OF FINDING AND TOXICITY FOR FISH

Metals are among the most hazardous pollutants of the aquatic environment, as their technogenic migration exceeds natural levels. The significant danger posed by these toxicants to aquatic ecosystems stems from the fact that, unlike other chemicals of anthropogenic origin, metals do not decompose in natural conditions. Instead, they only change their physicochemical form within the environment. This is particularly characteristic of aquatic environments, where metal ions accumulate through leaching from soil surfaces, entering water via wastewater and industrial waste.

Metals, both essential (indispensable) and non-essential (toxic), become dangerous at elevated concentrations due to their ability to bioaccumulate, undergo biomagnification, and exhibit high biological activity in aquatic organisms. The accumulation of heavy metals in the bodies of aquatic animals can negatively affect protein, lipid, and carbohydrate metabolism, as well as enzyme function and membrane permeability. These disturbances can lead to weakened health, and problems with growth and development.

Cadmium is a typical toxicant. It belongs to the group of transitional, diffuse elements and is found as isomorphous impurities in many minerals. The content of cadmium in the Earth's crust, soil, and natural waters ranges from  $10^{-5}$  to  $10^{-6}\%$ . Within the Earth's crust, cadmium is transported by groundwater along with other chalcophile elements. Its migration in the environment depends on the chemical form of its compounds and the pH of the environment. In alkaline soils, cadmium is less mobile than in acidic soils.

This review analyzes the content and forms of cadmium in natural waters, as well as its accumulation and toxicity to fish. It is noted that cadmium can exist in aquatic ecosystems in various forms. Additionally, the toxicity of cadmium is significantly influenced by the presence of suspended particles and dissolved organic compounds in water. It has been shown that the toxic effects of metal compounds depend not only on their concentration and chemical form but also on the physicochemical parameters of water and the physiological state of the fish. These factors substantially affect the bioavailability and rate of metal accumulation.

*Keywords:* fish, hydroecosystems, cadmium, toxicity.






Надійшла до редакції: 19.11.2025

Прийнята до друку: 11.12.2025

Опублікована: 30.12.2025

УДК 581.1:581.5:504.7

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.13

<sup>1</sup>І. В. ЩУР , <sup>1</sup>Л. Р. ГРИЦАК , <sup>1</sup>Х. М. КОЛІСНИК , <sup>2</sup>Д. А. БОЙКО ,  
<sup>1</sup>Н. М. ДРОБИК 

<sup>1</sup>Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка  
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

<sup>2</sup>Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького  
вул. Володимира Великого, м. Дубляни, Львівська область, 80831  
E-mail: hrytsak1972@gmail.com

## **СТРАТЕГІЇ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН: ОРГАНІЗМОВИЙ, ПОПУЛЯЦІЙНИЙ ТА ЕКОСИСТЕМНИЙ РІВНІ**

У статті узагальнено сучасні підходи до вивчення стратегій адаптації рослин до кліматичних змін на організмовому, популяційному та екосистемному рівнях. Показано, що підвищення температури, зміна режимів опадів та зростання концентрації CO<sub>2</sub> є ключовими чинниками, які визначають трансформацію екофізіологічних процесів у рослин і впливають на структуру та функціонування екосистем. Проаналізовано роль фізіологічних механізмів адаптації, зокрема фотосинтезу, транспірації, продигової та мезофільної провідності, а також функціонування ферменту Rubisco у формуванні стійкості рослин до температурних і водних стресів. Встановлено, що рослини C3- та C4-типів демонструють різні адаптивні стратегії, зумовлені особливостями їхнього фотосинтетичного апарату. Значну увагу приділено фенотиповій пластичності як одному з провідних механізмів короткострокової адаптації, а також ролі генетичної варіативності, епігенетичних змін і потоку генів у забезпеченні довготривалої стійкості популяцій. Показано, що традиційні підходи, засновані на аналізі морфологічних ознак, мають обмеження у прогнозуванні реакцій рослин на кліматичні зміни. Обґрунтовано необхідність інтеграції морфологічних та еколого-фізіологічних показників для повнішого розуміння механізмів адаптації. Наведено результати досліджень альпійських рослин, які демонструють, що водний режим є визначальним фактором змін у структурі рослинних угруповань. Окрему увагу приділено ролі біотичних взаємодій у формуванні адаптивних відповідей рослин. Зміна клімату впливає на взаємодію рослин із фітофагами, запилювачами та симбіотичними організмами, що може призводити до порушення коеволуційних зв'язків, зміни напрямів природного добору та зниження репродуктивного успіху видів. Зроблено висновок, що адаптація рослин до кліматичних змін є складним багатофакторним процесом, який визначається взаємодією фізіологічних, генетичних і екологічних механізмів. Комплексне врахування цих процесів є необхідною умовою для прогнозування динаміки екосистем та розроблення ефективних стратегій збереження біорізноманіття в умовах глобальних змін довкілля.

*Ключові слова:* кліматичні зміни, адаптація рослин, екофізіологія, фенотипова пластичність, фотосинтез, водний режим, біотичні взаємодії, екосистемна динаміка, генетична варіативність.

Зміна клімату є однією з найактуальніших екологічних загроз нашого часу, зумовленою головним чином антропогенною діяльністю. Підвищення температури, порушення режимів опадів та екстремальні погодні явища змінюють екосистеми з безпрецедентною швидкістю, створюючи значні виклики для видів рослин у всьому світі. Метою цієї статті є аналіз динамічних реакцій рослин на зміну клімату на основі знань з галузей екофізіології та адаптації [6]. Розуміючи основні механізми, що зумовлюють ці реакції, можна краще прогнозувати динаміку екосистем та розробляти стратегії збереження та управління ними [10, 25].



©2025 І. В. Щур та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

Рослини демонструють широкий спектр екофізіологічних реакцій на зміну клімату, що відображає їхню складну взаємодію з навколишнім середовищем. Зміни температури та опадів впливають на фенологію рослин, ефективність використання води та динаміку поживних речовин.

Це має каскадний вплив на структуру та функції екосистеми. Розуміння таких реакцій вимагає глибоких знань фізіологічних процесів рослин, включаючи фотосинтез, механізми функціонування продигового апарату та стратегії розподілу вуглецю в органах і тканинах. Інтегруючи польові спостереження, експериментальні дослідження та підходи моделювання, можна з'ясувати складні зв'язки між кліматичними факторами та екофізіологією рослин. Це дозволяє отримати цінну інформацію про стійкість та вразливість екосистеми до зміни клімату [5]. У відповідь на зміну умов навколишнього середовища рослини використовують різноманітні адаптивні механізми для покращення своєї пристосованості та виживання. На генетичному рівні природний відбір впливає на спадкову мінливість у популяціях рослин, сприяючи ознакам, які надають вищу стійкість до стресових факторів навколишнього середовища [25]. Адаптивні реакції можуть включати зміни в експресії генів, частоті алелів та репродуктивних стратегіях, що дозволяє рослинам справлятися з новими кліматичними викликами. Крім того, епігенетичні механізми та симбіотичні взаємодії з мікроорганізмами відіграють ключову роль в опосередкуванні реакцій рослин на зміну клімату, що підкреслює важливість цілісних підходів до розуміння динаміки адаптації [25].

Реакція рослинних угруповань на зміну клімату має віддалені наслідки для динаміки екосистем, збереження біорізноманіття та продовольчої безпеки. Зміни у розподілі видів, фенологічні невідповідності та змінені біотичні взаємовідносини можуть порушити функціонування та стійкість екосистем, створюючи проблеми для фахівців з охорони природи та землекористувачів.

Розуміння реакції рослин на зміну клімату є важливим для вирішення багатогранних проблем, що виникають внаслідок глобальних змін навколишнього середовища. Використовуючи знання з екофізіології та адаптації, можна з'ясувати основні механізми, що впливають на реакцію рослин, та розробити науково обґрунтовані стратегії пом'якшення впливу зміни клімату на екосистеми. Завдяки міждисциплінарній співпраці та залученню зацікавлених фахівців ми можемо активніше інтегрувати Цілі сталого розвитку для стабілізації природних екосистем та збереження біорізноманіття.

Мета цієї роботи полягає в узагальненні досліджень щодо кореляції динаміки морфологічних ознак і фізіологічних процесів видів рослин із метеочинниками довкілля для оцінки їх адаптивних стратегій до зміни клімату.

Змінюючи температурний режим та режим опадів, а також вміст вуглекислоти, зміна клімату порушує давні закономірності природного добору щодо фізіології, морфології та життєвого циклу рослин. Фенотипова пластичність може тимчасово пом'якшити наслідки спрямованого тиску добору, який, як очікується, виникне зі зміною клімату [1], але може не забезпечити довгострокове збереження популяції, оскільки умови виходять за межі історичної мінливості. Зрештою, види повинні будуть еволюціонувати або мігрувати відповідно до зміни клімату, щоби уникнути вимирання.

У контексті зміни клімату адаптивна пластичність призводить до еквівалентної або вищої пристосованості індукованих фенотипів, як порівняти вихідним фенотипом, у новому середовищі. Реакція на відбір залежить від сили добору за пластичністю, ступеня спадкової варіативності пластичності, а також сили та напрямку добору за іншими ознаками, які генетично корелюють з пластичною реакцією.

Під час вивчення взаємозв'язків між ознаками та середовищем виникає питання, які функціональні ознаки доцільно обрати як релевантні [11]. Більшість досліджень, що моделюють реакцію рослинних угруповань на зміну клімату, базуються на зміні морфологічних ознак (наприклад, маси листків на площу, висоти рослин), за якими опосередковано оцінюють «економічний спектр листка», тобто перебіг фізіологічних процесів та отримання рослиною ресурсів [24, 26]. Тривалий час вважалося, що такий підхід не завжди дозволяє оцінити «виграшні» або «програшні» ознаки за умов зміни навколишнього середовища. Це зумовлено тим, що зосередження уваги на легко вимірюваних морфологічних ознаках має три потенційні проблеми. По-перше, вузький вибір ознак, ймовірно, не враховує важливі функціональні

параметри (наприклад, розвиток кореневої системи [16, 30]). По-друге, ознаки часто вимірюються за фіксованих умов навколишнього середовища [30]. Проте, пластичність ознак може бути важливим показником змін вікової структури популяції або показником здатності виду акліматизуватися до нових умов навколишнього середовища [23, 31], або здатністю виду швидко реагувати на зміни в навколишньому середовищі [27]. По-третє, непрямий характер вимірюваних морфологічних ознак приховує механізм, що лежить в основі зв'язку між параметрами ознаки та реакцією, що нас цікавить [4]. Наприклад, одна з найчастіше вимірюваних ознак, маса листків на одиницю площі, може бути використана для опису фотосинтетичної здатності, толерантності до травоядних тварин, стійкості до водного дефіциту, холодостійкості та конкурентоспроможності. Тому це ускладнює прогнозування реакцій рослин на екологічні збурення в масштабах екосистеми [9].

В останні роки було ґрунтовно досліджено зміну чисельності 16 видів альпійських рослин (Швейцарські Альпи, 1600–2050 м н.р.м.) у відповідь на потепління клімату [2]. Ці дослідження базувалися на вивченні кореляції між низкою морфологічних (площа листків, маса листків на площу, товщини листка, індекс форми крони (поперечний розмах крони відносно висоти рослини), глибина кореневої системи, максимальна горизонтальна відстань кореня від точки вкорінення, вміст сухої речовини в листку) і фізіологічних (швидкість фотосинтезу при 1000 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> ФАР, інтенсивність нічного та денного дихання, денна та нічна прохідність продихів, інтенсивність транспірації, миттєва ефективність використання води та ефективність використання води) показників [2]. Застосування методу головних компонент (РСА) показало, що якщо окремі морфологічні ознаки й не корелюють з фізіологічними процесами, то весь простір морфологічних ознак корелює з фізіологічним простором ознак. Морфологічні ознаки пояснювали 8 % та 12 % варіацій проєкційного покриття видів та змін частоти зустрічей видів в угруповання відповідно, тоді як еколого-фізіологічні ознаки пояснювали 15 % та 12 % варіацій проєкційного покриття та змінах частоти зустрічей. Було показано, що реакцію чисельності видів на потепління клімату можна передбачити за ознаками, пов'язаними з їхнім розміром та стратегією використання води листками: дрібні види з значним використанням води на рівні листків найбільше вразливі до підвищення температури та зменшення вмісту вологи у повітрі та ґрунті. Це супроводжується швидшим раннім старінням та в'яненням багатьох видів рослин за збільшенням частоти хвиль спеки (і спричинених ними посух). Було також здійснено пересаджування видів з вищих гіпсометричних рівнів на нижчі. Аналіз отриманих результатів показав, що зміна клімату створює швидше проблему у нестачі води, ніж у підвищенні температури. Не було зафіксовано зсуву в бік видів з вищим тепловим оптимумом (тобто вищою оптимальною температурою для фотосинтезу та нижчими показниками частоти дихання при підвищенні температури на 10°C) при пересаджуванні дернини на нижчу висоту [2]. Хоча попередні дослідження зафіксували «термофілізацію» альпійських та арктичних рослинних угруповань через потепління клімату, тобто зсув у бік «адаптованих до тепла» видів, що було зумовлено зміною їхнього поширення [8, 15]. Нові отримані дані дозволяють припустити, що межа поширення виду значно менше залежить від адаптації до температури як такої, а більше корелює з такими факторами, як вологість ґрунту або конкуренція. У цьому аспекті вже було висловлене припущення, що конкурентна здатність видів, ймовірно, компенсується холодостійкістю [18]. Це й дозволяє видам без специфічної адаптації до холоду виживати в умовах вищого рівня міжвидової конкуренції. Результати дослідження альпійських видів показують, як легко вимірювані морфологічні ознаки можуть бути показниками основних фізіологічних процесів і використовуватися для екологічних прогнозів. Якщо у просторі РСА перша вісь, що відображає економічний спектр листків, корелює із вищими продиговою провідністю і транспірацією, то друга вісь (включаючи проєкцію надземної частини рослини, продигову провідність, висоту рослини) – з діапазоном даних щодо розміру рослин. Водночас автори досліджень наголошують, що використання лише морфологічних ознак, що описують розмір рослин, не дозволяє оцінити стратегію використання води листками і, відповідно, зазначати, що зменшення вологості ґрунту є рушійною силою змін видів в угрупованні. Аналіз використання води на рівні листків не завжди достовірно відображає її використання всією рослиною. Це спостерігається, коли відбуваються значні втрати вуглецю та води через інші частини рослини або упродовж ночі [17]. Так, якщо види суттєво відрізняються за пропорціями

кількості листків і деревних частин, то ефективність використання ними води на рівні листків може відрізнятись від тих видів, що оцінюються за ефективністю використання води всією рослиною. Отже, за легко вимірюваними морфологічними ознаками можна генерувати успішні прогнози щодо вимирання чи виживання видів в умовах зміни клімату. Водночас еколого-фізіологічні дослідження допомагають нам зрозуміти механізм взаємозв'язків між ознакою та середовищем.

Довгострокові зміни в навколишньому середовищі, що охоплюють мільйони років еволюції рослин, сформували основні фізіологічні шляхи, присутні у сучасних рослин [22]; і ці шляхи визначатимуть діапазон фізіологічної толерантності для реакції на зміни в майбутніх умовах. Крім того, відносно недавні умови створили селективний тиск на фізіологію рослин і можуть впливати на здатність рослин реагувати на майбутні умови.

Фотосинтез є основним шляхом асиміляції вуглецю в рослинах, тому те, як фотосинтез реагує на зміни температури, має значний вплив на ріст і розвиток. Основний вплив підвищення температури на фотосинтез пов'язаний з рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксілазою-оксигеназою (Rubisco), основним ферментом, що фіксує атмосферний  $\text{CO}_2$  у циклі Кальвіна рослин C3-типу. Поряд із карбоксилюванням рибулозо-1,5-бісфосфату (RuBP), що забезпечує асиміляцію  $\text{CO}_2$  у процесі фотосинтезу, у рослин C3-типу відбувається також його оксигенація за участю ферменту Rubisco, що призводить до ініціації енергетично витратного фотодихального процесу. Фотодихання має потенційні наслідки для зниження росту та продуктивності рослин. Ефективність карбоксилювання Rubisco, яка визначається як фіксація вуглецю на фотон фотосинтетично активного випромінювання, поглиненого рослинами, залежить від багатьох факторів: специфічність Rubisco для карбоксилювання проти оксигенації ( $S_{\text{CO}}$ ), стан активації Rubisco, концентрація кисню та вуглекислого газу навколо Rubisco, інтенсивність світлового потоку галузі фотосинтетично активної радіації та швидкість регенерації RuBP [2].

Підвищення температури повітря призводить до зниження дискримінації Rubisco щодо кисню, що визначається як зниження  $S_{\text{CO}}$ , та супроводжується зниженням швидкості карбоксилювання ( $V_c$ ) відносно оксигенації ( $V_o$ ) [19]. Наприклад,  $S_{\text{CO}}$  у *Glycine max* (L.) Merr. (соя) знижується з  $\sim 100$  при  $25^\circ\text{C}$  до  $\sim 90$  при  $30^\circ\text{C}$  [7]. Як результат, більшість рослин C3-типу мають тепловий оптимум між  $20^\circ\text{C}$  та  $30^\circ\text{C}$ , причому втрати фотосинтетичного потенціалу вище цього оптимуму зумовлені нижчими показниками співвідношення  $V_c / V_o$ . Підвищення температури повітря призводить також до зниження концентрації  $\text{CO}_2$  щодо  $\text{O}_2$  у хлоропластах. Зі збільшенням температури розчинність  $\text{O}_2$  і  $\text{CO}_2$  знижується, і  $\text{CO}_2$  розчиняється менше, ніж  $\text{O}_2$ . Крім того, показано, що провідність мезофілу у деяких видів зростає з температурою, в інших видів – залишається відносно постійною. Підвищення температури повітря також знижує ефективність фотосинтетичного карбоксилювання, оскільки інактивується Rubisco [19].

Фотосинтетичний шлях у рослинах C4-типу ефективно мінімізує фотодихання, активно концентруючи  $\text{CO}_2$  у місцях карбоксилювання Rubisco [19]. Винятково висока концентрація  $\text{CO}_2$  у рослинах C4-типу пригнічує оксигенацію за фізіологічно оптимальних температур. Це дозволяє здійснювати фотосинтез за вищих температур, порівнюючи з рослинами C3-типу. Деякі дослідники зазначають, що Rubisco має вищу термостабільність у рослин C4, ніж у більшості видів C3-типу [19]. Незважаючи на виявлені відмінності у перебігу фотосинтетичних реакцій видів C3 та C4, у процесі фотосинтетичної акліматизації до різних умов росту у обох цих типів може збільшитися діапазон пластичності. Це зумовлено тим, що за відносно високої консервативності гена великої субодиниці Rubisco *rbc L*, ключові каталітичні параметри цього ферменту значно варіюють у різних таксонах рослин. Завдяки цьому швидкість карбоксилювання у різних видів рослин може змінюватись майже в 3 рази при  $25^\circ\text{C}$ . Тому навіть невелике збільшення каталітичної ефективності Rubisco може призвести до суттєвого покращення асиміляції вуглецю рослинами упродовж вегетаційного періоду та значно підвищити ефективність фотосинтезу [7].

Експерименти, проведені на сільськогосподарських культурах, показали, що швидкість фотосинтезу змінюється залежно від сорту, фонових метеорологічних умов, а також від конкретного часу фіксації показників: лише опівдні [13] чи інтегровано добово [21]. Окрім того, показано, що збільшення продигової та мезофільної провідності спричинює збільшення

чистого карбоксилування, проте збільшення прорихової, але не мезофільної провідності також призведе до значно більшої втрати води. Це свідчить про те, що збільшення прорихової провідності може бути потенційною мішенню для адаптації сільськогосподарських культур до вищих температур, оскільки це збільшить вміст CO<sub>2</sub> у хлоропласті без збільшення втрати води. Показано, що температурна реакція провідності мезофілу збільшується або не змінюється з підвищенням температури залежно від виду [28]. У трав'янистих видів *Nicotiana tabacum* L., *Gossypium hirsutum* L. та *G. max* провідність мезофілу збільшується вдвічі-втричі за температур від 15°C до 40°C, що дозволяє їм адаптуватися до вищих температур. Вважається, що збільшення провідності мезофілу завдяки природним змінам геному або змінам за допомогою клітинної інженерії дозволять сільськогосподарським культурам адаптуватися до потепління [19].

Отже, здатність фізіологічного функціонування до еволюційних змін у відповідь на кліматичні трансформації може бути розглянута як ключовий показник стійкості рослин (або її відсутності) у майбутніх умовах середовища. Аналіз змін функціональних ознак на фізіологічному рівні дозволяє ефективніше оцінити розподіл обмежених ресурсів у межах рослинного організму та їхню концентрацію для реалізації певної цілі. Наприклад, особини з меншими репродуктивними зусиллями можуть мати довшу тривалість життя або навпаки [20]. Зосередження уваги на фізіологічних особливостях є критично важливим, оскільки ці процеси масштабуються від індивідуального до екосистемного рівня [1].

Ідентифікація фізіологічних компонентів, пов'язаних із пристосованістю, особливо за нових умов середовища, дає змогу виокремити ключові процеси, що можуть зазнавати інтенсивного добору в майбутніх умовах, а також прогнозувати склад і функціонування майбутніх популяцій та рослинних угруповань [12].

У контексті зміни клімату адаптивна пластичність приводить до еквівалентної або вищої пристосованості індукованих фенотипів, порівнюючи з вихідним фенотипом у новому середовищі. Реакція на добір залежить від його сили за пластичністю, ступеня генетичної пластичності, а також сили та напрямку добору за іншими ознаками, які генетично корелюють з адаптивною пластичною реакцією. Кумулятивний вплив пластичності упродовж життєвого циклу рослини може бути значним. Наприклад, до рослини, яка знаходиться в тіні крони, надходить менше хвиль червоного та далекого червоного світла. Це ініціює запуск фізіологічних і молекулярних каскадних процесів, які покращують поглинання світла. Такий «синдром уникнення тіні» може викликати модифікаційні реакції, які проявляються пізніше в життєвому циклі (наприклад, прискорення початку цвітіння) та опосередковано впливати на силу або форму добору за цими ознаками. Крім того, ці типи модифікаційних реакцій можуть мати віддалені наслідки, оскільки перебування батьківських форм у певному середовищі може у подальшому впливати на фенотип та адаптивність нащадків.

Модифікація може сприяти еволюції видів. Вона полегшує безпосередній тиск добору, що виникає внаслідок зміни клімату, та збільшує час для формування адаптацій. Сила та форма добору, разом зі швидкістю потоку генів та мутацій, зрештою визначають, чи генетична варіативність у популяції поповнюється чи виснажується з часом. Невеликі фрагментовані популяції рослин особливо схильні до зменшення генетичного поліморфізму і, як наслідок, через кліматичні зміни можуть перебувати у зоні підвищеного ризику вимирання. Проте потік генів може розширити генетичний поліморфізм, зменшити інбридинг та полегшити природний добір у таких фрагментованих або локальних популяціях.

Проте, види рослин еволюціонують у складних середовищах із мережами взаємодіючих видів. Зміна клімату опосередковано впливатиме на фізіологію та еволюцію рослин, змінюючи взаємодію з мутуалістами, антагоністами та конкурентами [14]. Ефекти взаємовідносин видів є потужними чинниками природного добору, які можуть спричинювати еволюційні зміни фізіології рослин. Це досягається через прямий вплив на фізіологічні процеси (наприклад, вплив мікоризних грибів на динаміку вуглецю та поживних речовин у рослинах) або через зміни у фізіологічних процесах. Екологічні наслідки зміни взаємовідносин видів можуть у деяких випадках бути такими ж або навіть важливішими, ніж прямий вплив зміни клімату на фізіологічні процеси у рослин [1]. Рослини виробили складні захисні механізми захисту від поїдання травоядними тваринами. Зміна клімату впливає на перебіг фізіологічних реакцій. Це

може порушити механізми синтезу вторинних метаболітів, які забезпечують захист проти травоядних, змінити вектор направленості фізіологічних процесів, що може позначитися на прирості біомаси рослин та знижені харчової цінності їхніх тканин. Досліджено, що підвищення рівня концентрації CO<sub>2</sub> призводить, з одного боку, до збільшення співвідношення вуглецю та азоту в листках, а з іншого – знижує якість поживних речовин рослин для багатьох видів травоядних. Це збільшує споживання тваринами рослинних тканин для забезпечення своїх харчових потреб, що потенційно може змінити напрям природного добору рослин за захисними ознаками та за ознаками толерантності [1].

Кліматичні зміни безпосередньо впливають й на динаміку популяцій організмів та ініціюють низку процесів у них. Так, підвищення температури прискорює темпи збільшення чисельності популяції комах, що, у свою чергу, збільшує частоту та складність пошкоджень рослин. Через тепліші зими знижується зимова смертність серед травоядних тварин та збільшується споживання ними рослинної біомаси через подовження вегетаційних періодів [3]. Зміна клімату збільшує чисельність популяцій травоядних тварин та порушує співвідношення між їхніми видами та хижачками. Критично високі температури обмежують активність багатьох хижих тварин, у тому числі й скорочуючи час для полювання. Це збільшує можливість вільного випасу для травоядних, що призводить до інтенсивнішого механічного пошкодження рослин. Окрім цього, комахи-травояди здатні швидко адаптуватися до змін клімату та розширювати межі свого ареалу. Швидка поява нових видів фітофагів – це не лише збільшення відсотку пошкоджень, але й новий чинник природного добору для місцевих популяцій видів рослин. Отже, інтенсифікація темпів вилучення рослинної біомаси травоядними може змінити фізіологію видів рослин, знизити їх пристосованість, зменшити чисельність і щільність особин у популяціях, виснажити генетичне різноманіття та зменшити адаптивний потенціал.

Необхідно враховувати, що комахи-запилювачі впливають на еволюцію видів рослин та диверсифікацію форм їх квіток. Зміна клімату впливає на взаємодію рослин та їхніх комах-запилювачів. Так, багато запилювачів надають перевагу більшим квітам. Збільшення періодів або інтенсивності посухи для зменшення втрат води сприяє добору особин із меншими квітками. Підвищений рівень CO<sub>2</sub> змінює поживну якість нектару, оскільки визначає інтенсивність фотосинтезу та синтез вуглеводів [29]. Показано, що збільшення вмісту CO<sub>2</sub> у довкіллі упродовж останніх 170 років призвело до зниження пилку у *Solidago canadensis* L. [32]. Такі зміни у кінцевому результаті позначаються на доборі комах-запилювачів.

Якщо рослини та їхні запилювачі характеризуються високою чутливістю до змін навколишнього середовища, то зміна клімату може спричинити асинхронність між фенологією рослин та етапами життєвого циклу комах, що, у свою чергу, впливатиме на потік генів, змінюватиме коеволуційну динаміку взаємодій між рослинами та запилювачами, зменшуватиме насіннєву продуктивність і обмежуватиме доступність ресурсів для запилювачів [1].

Узагальнення сучасних досліджень свідчить, що адаптація рослин до кліматичних змін є багаторівневим процесом, який охоплює організмовий, популяційний та екосистемний рівні організації. На *організмовому* рівні ключову роль відіграють екофізіологічні механізми, зокрема регуляція фотосинтезу, транспірації, функціонування продигового апарату та перерозподілу вуглецю, що забезпечують короткострокову акліматизацію до змін температури, вологості та концентрації CO<sub>2</sub>. Встановлено, що ефективність цих процесів значною мірою визначається біохімічними властивостями ферментативних систем, насамперед активністю Rubisco, а також співвідношенням карбоксилювання та оксигенації.

На *популяційному* рівні адаптація реалізується через фенотипову пластичність, генетичну варіативність, епігенетичні механізми та потік генів. Фенотипова пластичність забезпечує швидко відповідь на зміни середовища, однак її потенціал є обмеженим у довгостроковій перспективі. Збереження адаптивного потенціалу популяцій залежить від рівня генетичного різноманіття, що особливо актуально для фрагментованих популяцій.

На *екосистемному* рівні зміна клімату призводить до трансформації видового складу, порушення біотичних взаємодій (рослина–фітофаг, рослина–запилювач, рослина–симбіонт), а також зміни функціонування екосистем. Встановлено, що водний режим є одним із ключових

факторів, який визначає реакцію рослинних угруповань, часто більшою мірою, ніж температурний фактор.

Показано, що використання лише морфологічних ознак є недостатнім для прогнозування реакцій рослин, оскільки вони не відображають механістичних основ адаптації. Інтеграція морфологічних і фізіологічних показників, а також застосування багатовимірних підходів (зокрема аналізу головних компонент) дозволяє підвищити точність екологічних прогнозів.

### Висновки

Отже, ефективне прогнозування реакцій рослин на кліматичні зміни потребує комплексного підходу, який поєднує екофізіологічні, генетичні та екосистемні аспекти. Отримані результати можуть бути використані для розроблення стратегій збереження біорізноманіття та підвищення стійкості природних і агроекосистем в умовах глобальних змін.

1. Becklin K. M., Anderson J. T., Gerhart L. M., Wadgyamar S. M., Wessinger C. A., Ward J. K. Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. *Plant Physiology*. 2016. Vol. 172, № 2. P. 635–649. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00793>.
2. Bernacchi C. J., Ruiz-Vera U. M., Siebers M. H., DeLucia N. J., Long S. P. Short- and long-term warming events on photosynthetic physiology, growth, and yields of field grown crops. *Biochemical Journal*. 2023. Vol. 480, № 13. P. 999–1014. <https://doi.org/10.1042/BCJ20220433>.
3. Brodie J., Post E., Watson F., Berger J. Climate change intensification of herbivore impacts on tree recruitment. *Proceedings of the Royal Society B*. 2012. Vol. 279, № 1732. P. 1366–1370. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1501>.
4. Brodrribb T. J. Progressing from 'functional' to mechanistic traits. *New Phytologist*. 2017. Vol. 215, № 1. P. 9–11. <https://doi.org/10.1111/nph.14620>.
5. Cavieres L. A., Sáez P., Sanhueza C., Sierra-Almeida A., Rabert C., Corcuera L. J., Alberdi M., Bravo L. A. Ecophysiological traits of Antarctic vascular plants: their importance in the responses to climate change. *Plant Ecology*. 2016. Vol. 217. P. 343–358. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0585-x>.
6. Chmura D. J., Anderson P. D., Howe G. T., Harrington C. A., Halofsky J. E., Peterson D. L., Shaw D. C., St Clair J. B. Forest responses to climate change in the northwestern United States: ecophysiological foundations for adaptive management. *Forest Ecology and Management*. 2011. Vol. 261, № 7. P. 1121–1142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.040>.
7. Douglas J. O., Alcântara A., Kapralov M. V., Andralojc P. J., Carmo-Silva E., Parry M. A. J. Surveying Rubisco diversity and temperature response to improve crop photosynthetic efficiency. *Plant Physiology*. 2016. Vol. 172, № 2. P. 707–717. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00750>.
8. Govaert S., Vangansbeke P., Blondeel H., Steppe K., Verheyen K., De Frenne P. Rapid thermophilization of understorey plant communities in a 9 year-long temperate forest experiment. *Journal of Ecology*. 2021. Vol. 109. P. 2434–2447. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13653>.
9. Griffin-Nolan R. J., Bushey J. A., Carroll C. J. W., Challis A., Chieppa J., Garbowski M. та ін. Trait selection and community weighting are key to understanding ecosystem responses to changing precipitation regimes. *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32, № 7. P. 1746–1756. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13135>.
10. Hasanuzzaman M. (Ed.). Plant ecophysiology and adaptation under climate change: mechanisms and perspectives I: general consequences and plant responses. *Cham: Springer Nature*, 2020. <https://doi.org/10.1007/978-981-15-2156-0>.
11. Heilmeyer H. Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes. *Flora*. 2019. Vol. 254. P. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.04.004>.
12. Kimball S., Gremer J. R., Angert A. L., Huxman T. E., Venable D. L. Fitness and physiology in a variable environment. *Oecologia*. 2012. Vol. 169. P. 319–329. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2199-2>.
13. Köhler I. H., Ruiz-Vera U. M., VanLoocke A., Thomey M. L., Clemente T., Long S. P., Ort D. R., Bernacchi C. J. Expression of cyanobacterial FBP/SBPase in soybean prevents yield depression under future climate conditions. *Journal of Experimental Botany*. 2017. Vol. 68, № 3. P. 715–726. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw435>.
14. Lau J. A., Lennon J. T. Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109, № 35. P. 14058–14062. <https://doi.org/10.1073/pnas.120231910>.
15. Lynn J. S., Klanderud K., Telford R. J., Goldberg D. E., Vandvik V. Macroecological context predicts species' responses to climate warming. *Global Change Biology*. 2021. Vol. 27. P. 2088–2101. <https://doi.org/10.1111/gcb.15532>.

16. Medeiros C. D., Scoffoni C., John G. P., Bartlett M. K., Inman-Narahari F., Ostertag R. та ін. An extensive suite of functional traits distinguishes Hawaiian wet and dry forests and enables prediction of species vital rates. *Functional Ecology*. 2019. Vol. 33, № 4. P. 712–734. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13229>.
17. Medrano H., Tomás M., Martorell S., Flexas J., Hernández E., Rosselló J., Pou A., Escalona J.-M., Bota J. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: limitations of leaf WUE as a selection target. *The Crop Journal*. 2015. Vol. 3, № 3. P. 220–228. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2015.04.002>.
18. Pellissier L., Descombes P., Hagen O., Chalmandrier L., Glauser G., Kergunteuil A. та ін. Growth-competition-herbivore resistance trade-offs and the responses of alpine plant communities to climate change. *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32, № 7. P. 1693–1703. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13075>.
19. Rashid M. A., Andersen M. N., Wollenweber B., Kørup K., Zhang X., Olesen J. E. Impact of heat-wave at high and low VPD on photosynthetic components of wheat and their recovery. *Environmental and Experimental Botany*. 2018. Vol. 147. P. 138–146. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.009>.
20. Reich P. B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*. 2014. Vol. 102. P. 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>.
21. Ruiz-Vera U. M., Siebers M., Gray S. B., Drag D. W., Rosenthal D. M., Kimball B. A., Ort D. R., Bernacchi C. J. Global warming can negate the expected CO<sub>2</sub> stimulation in photosynthesis and productivity for soybean grown in the Midwestern United States. *Plant Physiology*. 2013. Vol. 162, № 1. P. 410–423. <https://doi.org/10.1104/pp.112.211938>.
22. Sage R. F., Sage T. L., Kocacinar F. Photorespiration and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*. 2012. Vol. 63. P. 19–47. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105511>.
23. Siefert A., Violle C., Chalmandrier L., Albert C. H., Taudiere A. та ін. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*. 2015. Vol. 18, № 12. P. 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>.
24. Shipley B., De Bello F., Cornelissen J. H. C., Laliberté E., Laughlin D. C., Reich P. B. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*. 2016. Vol. 180, № 4. P. 923–931. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>.
25. Vidhya C. S., Srivastava S., Upadhyay L., Mubeen, Saini P. K. Understanding plant responses to climate change: insights from ecophysiology and adaptation. *Journal of Plant Biota*. 2022. Vol. 1, № 1. <https://doi.org/10.51470/JPB.2022.1.1.8>.
26. Visakorpi K., Block S., Pellissier L., Levine J. M., Alexander J. M. Eco-physiological and morphological traits explain alpine plant species' response to warming. *Functional Ecology*. 2023. Vol. 37, № 2. P. 287–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14228>.
27. Volaire F., Gleason S. M., Delzon S. What do you mean ‘functional’ in ecology? Patterns versus processes. *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10, № 21. P. 11875–11885. <https://doi.org/10.1002/ece3.6781>.
28. von Caemmerer S., Evans J. R. Temperature responses of mesophyll conductance. *Plant, Cell & Environment*. 2015. Vol. 38. P. 629–637. <https://doi.org/10.1111/pce.12449>.
29. Watanabe C. K., Sato S., Yanagisawa S., Uesono Y., Terashima I., Noguchi K. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on levels of primary metabolites. *Plant and Cell Physiology*. 2014. Vol. 55, № 2. P. 341–357. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct185>.
30. Yang J., Cao M., Swenson N. G. Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution*. 2018. Vol. 33, № 5. P. 326–336. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.03.003>.
31. Zhang B., Hautier Y., Tan X., You C., Cadotte M. W. Species responses to changing precipitation depend on trait plasticity rather than trait means. *Functional Ecology*. 2020. Vol. 34. P. 2622–2633. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13675>.
32. Ziska L. H., Pettis J. S., Edwards J. та ін. Rising atmospheric CO<sub>2</sub> is reducing the protein concentration of a floral pollen source essential for North American bees. *Proceedings of the Royal Society B*. 2016. Vol. 283. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0414>.

<sup>1</sup>I. V. Shchur, <sup>1</sup>L. R. Hrytsak, <sup>1</sup>Kh. M. Kolisnyk, <sup>2</sup>D. A. Boiko, <sup>1</sup>N. M. Drobyk

<sup>1</sup>Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

<sup>2</sup>Lviv Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies, Ukraine

#### PLANT ADAPTATION STRATEGIES TO CLIMATE CHANGE: ORGANISMAL, POPULATION, AND ECOSYSTEM LEVELS

The article summarizes current approaches to studying plant adaptation strategies to climate change at the organismal, population, and ecosystem levels. It is shown that rising temperatures, altered precipitation patterns, and increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations are key drivers shaping ecophysiological processes in plants and influencing ecosystem structure and functioning. The role of physiological mechanisms of adaptation is analyzed, including photosynthesis, transpiration, stomatal

and mesophyll conductance, and the functioning of the enzyme Rubisco in determining plant tolerance to thermal and water stress. It is demonstrated that C3 and C4 plants exhibit different adaptive strategies due to the specific features of their photosynthetic systems. Special attention is paid to phenotypic plasticity as a major mechanism of short-term adaptation, as well as to the role of genetic variability, epigenetic regulation, and gene flow in ensuring long-term population resilience. It is emphasized that traditional approaches based solely on morphological traits have limitations in predicting plant responses to climate change, as they do not fully capture the underlying physiological mechanisms. Therefore, the integration of morphological and eco-physiological traits is justified as a more robust framework for understanding plant adaptive responses. Evidence from studies on alpine plant species indicates that water availability is often a more critical factor than temperature in determining changes in plant community structure. Particular attention is given to the role of biotic interactions in shaping plant responses to climate change. Alterations in interactions between plants and herbivores, pollinators, and symbiotic organisms may disrupt co-evolutionary relationships, shift selective pressures, and reduce reproductive success. It is concluded that plant adaptation to climate change is a complex, multifactorial process driven by the interaction of physiological, genetic, and ecological mechanisms. A comprehensive understanding of these processes is essential for improving predictions of ecosystem dynamics and for developing effective strategies for biodiversity conservation under global environmental change.

*Keywords: climate change; plant adaptation, ecophysiology, phenotypic plasticity, photosynthesis, water use, biotic interactions, ecosystem dynamics, genetic variability.*

Надійшла до редакції: 02.12.2025

Прийнята до друку: 19.12.2025

Опублікована: 30.12.2025



**TERNOPIL VOLODYMYR HNATIUK  
NATIONAL PEDAGOGICAL UNIVERSITY**

---

Підписано до друку 24.12.2025. Формат 60 x 84/18. Папір друкарський.  
Умовних друкованих аркушів – 13,4. Обліково-видавничих аркушів – 10,1. Замовлення № 32  
Наклад 300 прим.

Віддруковано у видавничому центрі «Вектор»  
46018, м. Тернопіль, вул. Львівська, 12. Тел.: (0352) 40-18-12

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи до державного реєстру видавців,  
виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції  
серія ТР № 46 від 07 березня 2013р.  
ФО Осадца Ю.В.

---

Signed for printing 24.12.2025. Format 60 x 84/18. Printing paper.  
Number of conventional printing sheets – 13.4. Number of accounted and published pages – 10.1. Order № 32.  
Edition 300 copies. Published in the publishing centre “Vector”  
46018, Ternopil, st. Lvivska, 12. Phone: (0352) 40-18-12

Certificate of enlisting the subject of publishing in the State Register of publishers,  
manufactures and distributors of publishing products  
Series TP № 46 from 07 March 2013  
Name and surname Osadtsa Yu. V.