

10. Orlov, O. O. (2003). Akumulacija ^{137}Cs plodovymy tilamu makromitsetiv riznyh trofichnyh grup na sfagnovyh bolotah Ukrainського Polissya. Lisnytstvo i agrolisomelioratsia, 104, 13–23.

11. Orlov, O. O., Irklienko, S. P., Turko, V. M., Kurbet, T. V. (1999). Vplyv trofichnoi ta topichnoi grup openka spravzhnogo (*Armillariella mellea* (Fr.) Karst.) na intensyvnist akumulacii ^{137}Cs u plodovyh tilah. Visnyk DAEU, 1-2, 11–22.

12. Vinichuk, M. (2012). Selected Metals in Various Fractions of Soil and Fungi in a Swedish Forest. ISRN Ecology, 2012, 1–7. doi: 10.5402/2012/521582

13. Onishchenko, G. G., Novikov, S. M., Rahmanin, Yu. A. et al; Rahmanina, Yu. A., Onishchenka, G. G. (Eds.) (2002). Osnovy otsenki riska dlya zdorovja naseleniya pri vozdeystvii himicheskikh veshchestv, zagryaznyaushchih okruzhayushchuyu sredu. Moscow, 408.

Дата надходження рукопису 16.09.2015

Myslyva Tamara, Associate professor, Candidate of agricultural science, The department of environmental protection and rational nature management, Zhytomyr National Agroecological University, Stariy blvd., 7, Zhytomyr, Ukraine, 10008

Bilyavskiy Yuriy, Associate professor, Candidate of agricultural science, The department of environmental protection and rational nature management, Zhytomyr National Agroecological University, Stariy blvd., 7, Zhytomyr, Ukraine, 10008

Nadtochij Petro, Professor, Doctor of agricultural science, head of the department, The department of environmental protection and rational nature management, Zhytomyr National Agroecological University, Stariy blvd., 7, Zhytomyr, Ukraine, 10008

УДК 581.524.1

DOI: 10.15587/2313-8416.2015.51715

НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

© В. Г. Скляр

*Предложен подход к прогнозированию состояния лесных фитоценозов, базирующийся на оценке количества на площадях возобновления особей мелкого подроста класса «а» виталитета. Показано, что на севере северо-восточной Украины в будущем ожидается расширение площадей сосново-дубовых и дубовых лесов, в центральной – возрастание удельного веса ясеневых и кленово-ясеневых сообществ, в южной – увеличение в составе древостоев *Acer platanoides**

Ключевые слова: естественное возобновление, лесные фитоценозы, мелкий подрост, популяция, виталитет, широтный макроградиент

*An approach to forecasting the state of the forest phytocoenosis, based on an assessment of the number of individuals in the areas of natural regrowth of small undergrowth vitality class «a». It is shown that in the north of the north-east of Ukraine in the future is expected to expand the areas of oak and pine-oak forests, in the central – the increase in the proportion of ash tree and maple-ash tree phytocoenosis, in the south – increase of *Acer platanoides* in the structure of forests*

Keywords: natural regrowth, forest phytocoenosis, small undergrowth, population, vitality, latitudinal macrogradient

1. Введение

Лесовозобновление является механизмом, лежащим в основе обеспечения функционирования лесных фитоценозов [1]. Кроме того, по его протеканию можно судить о прошлом, настоящем и, что особенно важно с теоретической и практической точек зрения, – будущем лесных фитоценозов того или иного региона.

2. Анализ литературных данных и постановка проблемы

Традиционно в лесоводческой науке при составлении прогнозов первостепенное внимание уделяют общему количеству подроста, произрастающе-

му на площадях возобновления. Считается, что будущее лесных экосистем в наибольшей степени определяется величиной этого показателя [2–7]. Качество подроста практически игнорируется. Отнесение подроста к категории благонадежный, сомнительный, неблагонадежный или здоровый, нежизнеспособный, поврежденный недостаточно информативно [8]. Да и ориентировано оно преимущественно на крупный подрост, высотой 1–1,5 м.

На основании анализа собранных полевых материалов и многочисленных литературных источников нами был сделан вывод о том, что такой подход не позволяет учесть всех тонкостей процесса самовозобновления лесов и составить достаточно точный про-

гноз. Общее количество подростка часто не является лимитирующим фактором успешного протекания процесса самоподдержания лесов. Вхождение той или иной древесной породы в состав взрослого древостоя в большей степени определяется не нехваткой количества подростка, а его качеством: способностью к росту и общей жизнеспособностью. При прогнозировании состояния лесных экосистем, на той или иной территории, объективно необходим взаимосвязанный учет, как качества, так и количества подростка. При этом первостепенное внимание должно уделяться качеству подростка, так как именно оно определяет возможность его выхода из нижних ярусов леса в верхние. Оценки жизнеспособности должны быть самостоятельными, что обеспечивается применением методов многомерной статистики и виталитетного анализа. Учет количества подростка так же необходим, потому что от него зависит “представленность” породы в древостое. Наиболее информативными оказываются оценки не общего количества подростка, а его растений высокой жизнеспособности (класса “а” виталитета), обладающих всеми потенциальными возможностями для выживания в составе нижних ярусов леса и, наконец, формирования древостоя.

3. Цель исследования

С опорой на результаты комплексного популяционного анализа естественного возобновления ведущих лесобразующих видов северо-восточной Украины (*Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Acer platanoides* L.) рассмотреть некоторые теоретические и методические аспекты проблемы прогнозирования состояния лесных сообществ.

4. Материалы и методы исследования

Исследования были проведены в пределах одного из наиболее облесенных регионов Украины. Леса здесь занимают почти 17 % территории. В пределах северо-восточной Украины был сформирован широтный эколого-ценотический градиент. Он включал три геоботанические подпровинции: Полесскую, Среднерусскую Европейской широколиственнолесной геоботанической области, Среднерусскую Европейско-Сибирской лесостепной геоботанической области. Общая протяженность градиента составила по меридиану 164 км или 246 км в реальном пространственном представлении.

На этом градиенте под пологом лесных фитоценозов оценивался видовой состав молодого поколения лесообразующих пород. В связи с тем, что в процессе естественного возобновления часто критической фазой является этап формирования, роста и развития мелкого подростка, в процессе наших исследований детальным анализом была охвачена именно эта группа растений. К ней относились особи старше 3 лет и высотой до 50 см.

Мелкий подросток каждого вида в том или ином растительном сообществе рассматривался как самостоятельная субценопопуляция, для оценки которой применялся комплексный популяционный анализ. Он включал определение популяционной плотности (т. е. его численности растений в расчете

на единицу площади), размерных показателей особей на основе применения морфометрического анализа, сопровождавшегося оценкой 21–25 величин, а также виталитетной структуры мелкого подростка [9–11].

Виталитетный анализ включал следующие этапы расчетной процедуры:

1. Для каждого вида был проведен корреляционный анализ. Благодаря ему оценили степень и характер взаимосвязи между всеми морфопараметрами, которые учитывались у особей мелкого подростка. По результатам корреляционного анализа были построены дендриты и выделены корреляционные плеяды морфопараметров.

2. Проведен факторный анализ с охватом всех морфопараметров.

3. На основе анализа состава корреляционных плеяд и факторных нагрузок, для каждого вида установлены три количественные критерии (ключевые морфопараметры), с опорой на которые оценивался виталитет особей. К числу морфопараметров, диагностических для жизненного состояния мелкого подростка были отнесены: у *A. platanoides* – фитомасса растений, площадь листовой поверхности и высота, у *F. excelsior* – площадь листовой поверхности, отношение площади листовой поверхности к фитомассе и производительность формирования листовой поверхности, а у *Q. robur* – фитомасса, площадь листовой поверхности и производительность ее формирования.

4. Исходя из величин выявленных ключевых параметров для каждой особи устанавливался определенный ранг виталитета: первый (высокий) – класс «а», второй (промежуточный) – класс «б» и третий (низкий) – класс «с».

5. По количественному соотношению среди мелкого подростка особей разного уровня виталитета, определялся индекс качества:

$$Q=1/2 (a+b),$$

где Q – индекс качества, а – доля особей высокого виталитета (в долях единицы), b – доля особей промежуточного виталитета (в долях единицы).

На основе виталитетного анализа выделялись качественные категории субценопопуляций мелкого подростка:

- а) депрессивные ($Q < 0,16667$);
- б) равновесные (Q от $0,16667$ до $0,33333$);
- с) процветающие ($Q > 0,33333$).

На завершающем этапе с опорой на результаты оценки популяционной плотности и виталитетной структуры, для каждого из исследуемых фитоценозов была установлена численность на единице площади растений мелкого подростка высокой жизнеспособности (класса «а» виталитета).

5. Результаты исследования

С учетом видового состава возобновляющихся пород, качества и количества формирующегося под пологом леса мелкого подростка *Q. robur*, *F. excelsior*, *A. platanoides*, территория северо-восточной Украины на исследуемом градиенте была разделена на три ча-

сти: северную, центральную и южную. Северная часть включает Полесскую геоботаническую подпровинцию и Среднерусскую лесную, расположенную севернее линии Кролевец–Глухов–Червоное. Территория Среднерусской лесной подпровинции, расположенная к югу от этой линии до реки Сейм соответствует центральной части. В состав южной входит территория Среднерусской геоботанической подпровинции, расположенная севернее параллели 50° 51' с.ш. (рис. 1).

Северная часть. В этом регионе наиболее успешно протекает естественное возобновление *Q. robur* и *A. platanoides*. Возобновление *Q. robur* в основном приурочено к местообитаниям, которые согласно классификации лесорастительных условий Д. В. Воробьева [12] относятся к свежим суборям и сугрудкам. Мелкий подрост этого вида широко представлен под пологом сосновых, сосново-дубовых лесов на площади порядка 50 тыс. га. На 1 га лесных фитоценозов здесь произрастает от 6000 до 8000 штук особей подроста *Q. robur*, относящихся к классу «а» жизнеспособности и способного успешно перейти из яруса трав в ярус древостоя. Таким образом, в свежих суборях и сугрудках северо-востока Украины складываются необходимые предпосылки для сохранения и даже расширения площади, занятой сосново-дубовыми и дубовыми лесами, но при этом будет происходить смена пород и сосновые древостои могут постепенно замещаться дубовыми. Однако, в ближайшие 10–50 лет массивированного «наступления» дуба на сосну не произойдет, и структура лесного фонда останется близкой к современной. Реальный шанс на выход из яруса трав в ярус древостоя имеет только подрост *Q. robur* на площади порядка 2300 га. Это приспевающие и перестойные леса, в которых, в связи с завершением онтогенеза у эдификаторов, будет увеличиваться число и площадь прорывов в пологе, возрастать освещенность, и, соответственно, активизируются процессы роста и развития подроста *Q. robur*.

Большинство подроста дуба обыкновенного (на площади порядка 47800 га) сейчас сосредоточено под пологом сомкнутых средневозрастных древостоев и молодняков. Здесь преобладают процессы отмирания подроста или его переход в квазисенильное состояние. Однако, при условии сохранения современной направленности лесовосстановительного процесса через 30–60 лет в регионе может начаться активный процесс замены хвойных лесов на смешанные и смешанных на широколиственные, в которых дуб будет выступать главной лесообразующей породой.

Под пологом дубовых лесов в северной части градиента естественное возобновление *Q. robur* протекает плохо. Оно имеет место лишь там, где сомкнутость древостоя 0,5 и менее. Популяции подроста, сформировавшиеся в таких лесорастительных условиях, относятся к разряду депрессивных. Осо-

би высокой жизнеспособности в них составляют не более 13 % (в абсолютном исчислении – не более 2000 штук на гектар. Следовательно, дубовые леса, произрастающие в северной части северо-восточной Украины обладают резервом для самовозобновления, но, скорее всего, в ближайшие десятилетия, произойдет сокращение площади современных дубовых лесов.

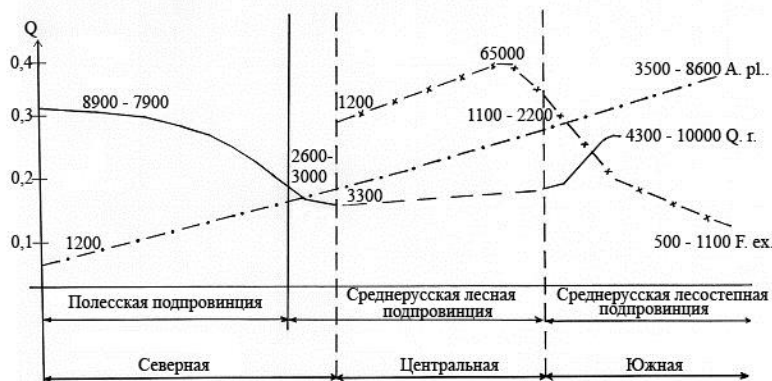


Рис. 1. Схема динамики качества мелкого подроста и плотности особей класса «а» виталитета (шт./га) на исследуемом макроградиенте ————— – *Quercus robur*; -x-x-x- – *Fraxinus excelsior*; -·-·-·- – *Acer platanoides*; 1200 – плотность мелкого подроста класса «а» виталитета (шт./га)

По мнению С. Ф. Курнаева [13] современное распространение *Q. robur* в зоне смешанных и широколиственных лесов обусловлено антропогенным фактором. Следовательно, будущее лесов этого региона во многом будет зависеть и от режима хозяйственного пользования.

Естественное возобновление *A. platanoides* на севере региона исследований представлено достаточно широко. Оно приурочено в основном к свежим и влажным сугрудкам и суборям. Зарегистрировано под пологом смешанных, широколиственных и мелколиственных лесов. Популяции подроста в основном относятся к разряду депрессивных, особи класса «а» жизнеспособности в них составляют от 4 до 16 %, что в абсолютном выражении составляет от 1200 до 2600 шт. особей класса «а» на 1 га.

На современном этапе наблюдается возрастание роли *A. platanoides* в составе древостоев по мере продвижения с севера на юг градиента. Такая же ситуация сохранится и в будущем. Исходя из нынешних особенностей протекания естественного возобновления широколиственных пород, можно прогнозировать определенные изменения в структуре лесного фонда на территории, расположенной в зоне перехода Полесской геоботанической подпровинции в Среднерусскую лесную. Из-за наличия достаточно большого количества разреженных спелых и перестойных дубовых лесов, под пологом которых формируется до 3300 особей подроста *Q. robur* класса «а» и до 1500 особей высокой жизнеспособности *A. platanoides*, в ближайшие 20–30 лет здесь возможно, как отмечалось выше, сокращение чистых дубовых лесов и увеличение территории, занятой кленово-дубовыми лесами.

Центральная часть. Одной из ее отличительных особенностей является сильная расчлененность рельефа, в связи с заходом на данную территорию Глуховско-Кролевецко-Путивльского выступа Среднерусской возвышенности и сильным развитием эрозионных процессов. Рельеф оказывает существенное влияние как на распределение и состояние древесной растительности на этой территории, так и на перспективы естественного возобновления широколиственных пород.

На склонах северной экспозиции здесь в основном произрастают мелколиственные леса, под пологом которых формируется подрост *A. platanoides*. Популяции молодого поколения клена остролистного, формирующиеся в этих лесорастительных условиях относятся к разряду депрессивных, особи высокой жизнеспособности в них составляют 16 % и менее, но с учетом высокой плотности подроста на 1 га лесного фитоценоза здесь произрастает до 3000 шт. особей, каждая из которых может успешно перейти из яруса трав в ярус древостоя. Склоны южной экспозиции заняты преимущественно липовыми лесами, а так же дубовыми, липово-дубовыми. Под их пологом успешно растет и развивается подрост *F. excelsior*. Здесь его популяции являются равновесными, особи высокой жизнеспособности в них составляют не менее 30 %, что в пересчете на единицу площади достигает 1200 шт./га. Это служит предпосылкой того, что в будущем в центральной части широтного градиента в границах Глуховско-Кролевецко-Путивльского выступа на склонах северной экспозиции удельный вес *A. platanoides* в составе древостоев увеличится. На склонах южной экспозиции расширится площадь лесов с участием ясеня.

На выровненных участках Глуховско-Кролевецко-Путивльского выступа представлены в основном широколиственные леса с доминированием дуба, ясеня и липы, среди которых до 60 % составляют средневозрастные и молодняки. На плато наиболее успешно возобновляется *F. excelsior*. Возобновление ясеня обыкновенного в основном приурочено к свежим и влажным грядкам и зарегистрировано на общей площади порядка 5000 га. Лесорастительные условия этой территории в основном соответствует экологическому оптимуму для подроста данной породы. На 1 гектаре лесного фитоценоза здесь может произрастать до 65 000 штук особей мелкого подроста ясеня обыкновенного самой высокой жизнеспособности.

Наряду с *F. excelsior* под пологом леса на плато хорошо возобновляется *A. platanoides*. Лесорастительные условия здесь обеспечивают формирование на 1 гектаре до 1200–2200 штук особей подроста *A. platanoides* высокой жизнеспособности. Предварительное естественное возобновление *Q. robur* не зарегистрировано.

Учитывая нынешнее состояние естественного возобновления широколиственных пород на плато, расположенных в центральной части широтного градиента, можно полагать, что в будущем на этой территории произойдет сокращение площади дубовых лесов с увеличением кленово-ясеневых и ясеневых. Особенно активным этот процесс станет через

30–50 лет, когда нынешние молодняки и средневозрастные леса перейдут в категорию перестойных.

Южная часть. Значительную площадь (порядка 20000 га) здесь занимают дубовые, ясеневодубовые, кленово-ясеневодубовые, кленово-ясеневые леса. Большинство их относится к категории средневозрастных. В этих лесах много мелкого подроста *F. excelsior*, *A. platanoides*. Возобновление *Q. robur* отсутствует. Лесорастительные условия соответствуют экологическому оптимуму для подроста *A. platanoides*, поэтому возобновление клена остролистного здесь протекает наиболее успешно. Его субценопопуляции относятся к категории равновесных и процветающих. На 1 гектаре лесных фитоценозов в среднем зарегистрировано от 3000 до 6000 штук подроста, относящихся к классу “а” и имеющих реальный шанс на переход из яруса трав в категорию крупного подроста и затем в ярус древостоя.

Возобновление *F. excelsior* затруднено в основном из-за наличия сомкнутого травяного яруса с доминированием *Aegopodium podagraria* L., *Mercurialis perennis* L. Популяции подроста, формирующиеся в этих лесорастительных условиях, относятся к разряду депрессивных, число особей высокой жизнеспособности в них не превышает 1100 шт/га. Таким образом, хотя в целом численность жизнеспособного подроста ясеня обыкновенного на площадях возобновления не велика, но она достаточна для того, чтобы в будущем этот вид был представлен в составе древостоев.

Исходя из нынешнего состояния естественного возобновления широколиственных пород в южной части широтного градиента, можно утверждать, что в будущем на этой территории произойдет увеличение представленности *A. platanoides* в составе древостоев и, возможно, незначительное увеличение *F. excelsior*.

В южной части градиента зарегистрировано и естественное возобновление *Q. robur* (на площади менее 500 га). Его подрост встречается под пологом сосновых и дубовых лесов, с невысокой сомкнутостью древостоя. На 1 гектаре лесных фитоценозов здесь произрастает до 4000 штук особей подроста *Q. robur* высокой жизнеспособности. Это создает определенные предпосылки для сохранения сосново-дубовых, дубовых лесов в этом регионе. Однако, из-за того, что леса, под пологом которых произрастает подрост *Q. robur*, в большинстве своем относятся к категории средневозрастных, развитие подроста будет затруднено. Скорее всего в перспективе он будет переходить в квазисенильное состояние или отмирать. Активизацию перехода мелкого подроста *Q. robur* из яруса трав в ярус древостоя можно ожидать только через 40–50 лет после достижения нынешними лесными насаждениями стадии спелых и перестойных.

Представленный выше прогноз будущего состояния лесов в разных частях северо-восточной Украины может быть откорректирован прежде всего вследствие реализации комплекса факторов, связанных с хозяйственной деятельностью человека. Вырубки леса, прореживание средневозрастных и приспевающих лесов могут активизировать процессы

роста и развития мелкого подроста, ускорить его переход из яруса трав в категорию крупного подроста и затем в ярус древостоя и, что ускорит предполагаемые процессы смены пород по всем градиенте и будет способствовать увеличению в составе древостоев *F. excelsior*, и особенно *A. platanoides*, активно реагирующих на появление прорывов в пологе даже небольших размеров. Кроме того, под влиянием антропогенных нагрузок происходит общая гомогенизация лесных экосистем, уничтожается подстилка, разреживается травяной ярус, что положительным образом сказывается на состоянии подроста ясеня обыкновенного, мало устойчивого к конкуренции с травами. В связи с этим, в южной части, где появлению и развитию подроста *F. excelsior* под пологом леса в основном препятствует сомкнутый травяной покров, в будущем на фоне антропогенеза может произойти возрастание доли ясеня в составе древостоев. В первую очередь это касается пригородных и припоселочных лесов, испытывающих значительные рекреационные нагрузки и выпас домашнего скота.

Прогноз может быть скорректирован и глобальными изменениями природной среды, вызванными влиянием человека, в частности, кислотными дождями и аридизацией. Выпадение кислотных дождей может привести к негативным отклонениям в росте и развитии подроста, во-первых, из-за нарушения фотосинтетических поверхностей, во-вторых, из-за изменения эдафических условий на площадях возобновления. Под влиянием кислотных дождей происходит устойчивое понижение рН почвы, в результате чего в наибольшей степени пострадает мелкий подрост *Q. robur* и *A. platanoides*, произрастающий в северной части градиента, где уже сейчас кислотность почв является лимитирующим фактором возобновления этих пород (особенно клена). Под влиянием кислотных дождей может произойти смещение зоны устойчивого возобновления *A. platanoides* из северной части в центральную и южную. На юг сместится и северная граница устойчивого возобновления *F. excelsior* – вида, предпочитающего щелочные почвы.

Под влияние аридизации может, прежде всего, резко ухудшиться состояние мелкого подроста широколиственных пород, произрастающих в южной части градиента, и, в первую очередь, *F. excelsior*, для подроста которого даже наблюдаемое в настоящее время небольшое преобладание испаряемости над количеством выпадаемых осадков выступает одним из лимитирующих факторов успешного роста и развития.

В результате совместного воздействия на лесные экосистемы кислотных дождей, отрицательное воздействие которых на естественное возобновление изучаемых широколиственных пород будет нарастать с севера на юг, и аридизации, воздействующей с юга на север, может произойдут не только ухудшение состояния мелкого подроста *Q. robur*, *F. excelsior*, *A. platanoides*, но и сокращение территории, на которой протекает естественное возобновление этих видов, вплоть до ликвидации этого процесса в порядке *F. excelsior* → *A. platanoides* → *Q. robur*. В результате дальнейшее длительное и устойчивое существование

полноценных лесных экосистем на территории северо-востока Украины будет затруднено.

6. Выводы

На основании анализа особенностей и закономерностей лесовозобновительного процесса на широтном макроградиенте Полесская – Среднерусская лесная – Среднерусская лесостепная подпровинции, можно утверждать, что в условиях северо-восточной Украины имеются необходимые условия для обеспечения длительного и устойчивого состояния лесных фитоценозов. В северной части региона в ближайшие десятилетия будет проявлять себя тенденция к расширению площадей сосново-дубовых и дубовых лесов, в сочетании со сменой хвойных пород на широколиственные. В зоне перехода Полесской геоботанической подпровинции в Среднерусскую лесную можно прогнозировать увеличение площади кленово-дубовых лесов, при сокращении чистых дубовых. В центральной части градиента – возрастание удельного веса ясеневых и кленово-ясеневых лесов. В южной – увеличение в составе древостоев *A. platanoides* на фоне общего сокращения площади дубовых лесов. Фактором, который в наибольшей степени может изменить представленный прогноз, является антропогенное вмешательство как непосредственно в состояние лесных фитоценозов региона, так и в целом в окружающую среду планеты.

Литература

1. Скляр, В. Г. Природне відновлення як механізм забезпечення функціонування лісових фітоценозів Лівобережного Полісся України (популяційні та еколого-ценотичні аспекти) [Текст]: дис. ... канд. біол. наук / В. Г. Скляр. – К., 2015. – 46 с.
2. Поварницин, В. О. Ліси Українського Полісся [Текст] / В. О. Поварницин. – К.: Вид-во АН УРСР, 1959. – 208 с.
3. Пятницький, С. С. Методика дослідження естественного возобновлення в лесах лівобережної лесостепи України [Текст] / С. С. Пятницький. – Харків, 1959. – 39 с.
4. Лосицкий, К. Б. Восстановление дубрав [Текст] / К. Б. Лосицкий. – М.: Изд-во с/х литературы, журналов и плакатов, 1963. – 358 с.
5. Злобин, Ю. А. Численность и размещение подроста на площадях возобновления [Текст] / Ю. А. Злобин // Ботан. журн. – 1972. – Т. 57, № 6. – С. 632–643.
6. Возобновление леса [Текст]: сб. науч. трудов. – М.: Колос, 1975. – 368 с.
7. Мелехов, И. С. Лесоведение [Текст] / И. С. Мелехов. – М.: Лесная пром-сть, 1980. – 405 с.
8. Злобин, Ю. А. Оценка качества подроста хвойных древесных пород [Текст] / Ю. А. Злобин // Лесоведение. – 1970. – № 3. – С. 96–102.
9. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений [Текст] / Ю. А. Злобин. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 146 с.
10. Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста [Текст] / Ю. А. Злобин. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
11. Hunt, R. Plant growth analysis [Text] / R. Hunt. – London: Arnold, 1978. – 67 p.
12. Воробьев, Д. В. Типы лесов Европейской части СССР [Текст] / Д. В. Воробьев. – К.: Изд-во Академии наук, 1953. – 450 с.

13. Курнаев, С. Ф. Основные типы леса Русской равнины [Текст] / С. Ф. Курнаев. – М.: Наука, 1968. – 351 с.

References

1. Skliar, V. G. (2015). Natural regrowth as a mechanism for ensuring of functioning of forest phytocenosis on Left bank Ukraine Polissya (population and eco-coenotic aspects). Kyiv, 46.
2. Povarnytsyn, V. A. (1959). Woods of Ukrainian Polissya. Kyiv: Izdatel'stvo USSR Academy of Sciences, 208.
3. Piatnitski, S. S. (1959). Technique of research of natural regrowth of forests in the left-bank forest-steppe of Ukraine. Kharkiv, 39.
4. Lositsky, K. B. (1963). Restoring of oak forests. Moscow: Izdatel'stvo s/h literature, zhurnalov i plakatov, 358.
5. Zlobin, Y. A. (1972). Number and placement of the undergrowth on the areas of regrowth. Bot. Zh., 57 (6), 632–643.

6. Regrowth of the forest (1975). Moscow: Kolos, 368.
7. Melekhov, J. S. (1980). Forestry. Moscow: Lesnaja promishlenost', 405.
8. Zlobin, Y. A. (1970). Quality rating undergrowth of coniferous trees. Forest Science, 3, 96–102.
9. Zlobin, Y. A. (1989). Principles and methods for the study of plant cenopopulations. Kazan: Izdatel'stvo Kazanskogo un-ta, 146.
10. Zlobin, Y. A. (2009). Population ecology of plants: modern state, points of growth. Sumy: Universitetskaja kniga, 263.
11. Hunt, R. (1978). Plant growth analysis. London: Arnold, 67.
12. Vorobyov, D. V. (1953). Types of forests of the European part of the USSR. Kyiv: Izdatel'stvo Akademii nauk, 450.
13. Kurnaev, S. F. (1968). Main forest types of the Russian Plain. Moscow: Nauka, 351.

Дата надходження рукопису 21.09.2015

Скляр Вікторія Григорівна, доктор біологічних наук, доцент, завідувач кафедри, кафедра екології та ботаніки, Сумської національної аграрної університету, ул. Герасима Кондратьєва, 160, г. Суми, Україна, 40021
E-mail: skvig@mail.ru

УДК 57.043:576.311.347:577.334

DOI: 10.15587/2313-8416.2015.51962

ВПЛИВ ГІПОКСИ-ГІПЕРКАПНІЇ НА СТРУКТУРНИЙ СТАН КЛІТИННИХ МЕМБРАН ГЕПАТОЦИТІВ ЩУРІВ

© С. В. Хижняк, Л. І. Степанова, С. М. Мідик, С. Д. Мельничук

Досліджено структурно-динамічні властивості клітинних мембран гепатоцитів щурів за гіпоксичної гіперкапнії при зниженні температури (штучний гіпобіоз) методом флуоресцентних зондів. Структурна реорганізація досліджуваних мембран (в більшій мірі внутрішньої мембрани мітохондрії) за штучного гіпобіозу полягає в перебудовах їх поверхневого шару, зменшенні впорядкованості ліпідної компоненти та конформаційних модифікаціях білкових макромолекул

Ключові слова: флуоресцентні зонди, мітохондрія, мембрани, ліпідний бішар, мікрівязкість, гіпоксія, гіперкапнія

The structural and dynamic state of cellular membranes of rat hepatocytes under the influence of hypoxia, hypercapnia and hypothermia factors (artificial hypobiosis) was investigated using the method of fluorescent probes. The diverse changes of the structure and physical properties of these membranes (especially of inner mitochondrial membrane) were shown. The structural reorganization of the membrane surface area, the decrease of the lipid structural orderliness and conformational modification of proteins occur during artificial hypobiosis

Keywords: fluorescent probes, mitochondria, membranes, lipid bilayer, microviscosity, hypoxia, hypercapnia

1. Вступ

Актуальною проблемою біології та практичної медицини залишається дослідження адаптації тварин, у тому числі людини, до низьких температур. Штучна гіпотермія (гіпобіоз), яку можна створити із використанням гіпоксично-гіперкапнічного газового середовища при зниженні температури тіла, широко використовується в медичній практиці з метою лікування та реабілітації після різноманітних захворювань, операцій тощо [1, 2].

Формування штучного гіпобіотичного стану веде до гіпометаболізму [3, 4], а залучення клітинних мембран до регуляції метаболічних процесів пов'язано з їх структурними модифікаціями [5]. Зміни в регуляції активності мембранозв'язаних ферме-

нтів та сигнальних білків можуть бути зумовлені модифікацією характеру молекулярних взаємодій білкових молекул та анулярних ліпідів (білок-ліпідні взаємодії), а зміни структурної впорядкованості (мікрівязкості) ліпідної компоненти впливають на організацію функціонально-активної конформації білкових молекул в мембрані [6]. Проте перебіг цих процесів для клітинних мембран за штучного гіпобіозу залишається невідомим.

2. Постановка проблеми

Метою роботи було дослідження структурної впорядкованості білкової та ліпідної компонент мікросомальної та внутрішньої мітохондріальної мембран гепатоцитів щурів за штучно створеного