

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН І ГЕНЕТИКИ
УКРАЇНСЬКЕ ТОВАРИСТВО ГЕНЕТИКІВ І СЕЛЕКЦІОНЕРІВ
ім. М. І. ВАВИЛОВА
УКРАЇНСЬКА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК

ГЕНЕТИКА І СЕЛЕКЦІЯ В УКРАЇНІ НА МЕЖІ ТИСЯЧОЛІТЬ

у чотирьох томах

Головний редактор
академік Національної академії наук України
В. В. МОРГУН

ТОМ 3

Київ
Логос
2001

ББК 28.04я43

УДК 633.527:633.63.12:635.65

Г34 **Генетика** і селекція в Україні на межі тисячоліть: У 4 т./Редкол.: В. В. Моргун (голов. ред.) та ін.— К.: Логос, 2001.— Т. 3.— 480 с.— ISBN 966-581-292-0 (Т. 3)

Книга містить праці великого колективу авторів, членів Українського товариства генетиків і селекціонерів ім. М. І. Вавилова, охоплює широке коло питань сучасної генетики і селекції. В оглядових і експериментальних статтях представлено дані стосовно історії та розвитку досліджень з проблем генетики і селекції в Україні: молекулярної генетики, генетики мікроорганізмів, медичної генетики, генетики тварин, біотехнології, генетичної інженерії, загальних питань генетики і селекції рослин, експериментального мутагенезу, імунітету рослин, спеціальної генетики й селекції злаків, технічних культур, круп'яних, зернових, бобових, олійних, ефіроолійних і лікарських, кормових, овочевих та баштанних, деревних, плодкових і декоративних культур. Велику увагу приділено прикладним аспектам розглянутих питань.

Для генетиків і селекціонерів, викладачів та студентів біологічних, сільськогосподарських і медичних вузів.

Редакційна колегія:

акад. НАН України В. В. МОРГУН (головний редактор), акад. УААН М. В. ЗУБЕЦЬ (заступник головного редактора), д-р мед. наук І. Р. БАРИЛЯК, чл.-кор. НАН України Я. Б. БЛЮМ, д-р біол. наук А. Ф. БОБЕР, д-р мед. наук Т. І. БУЖІЄВСЬКА, акад. УААН В. П. БУРКАТ, д-р мед. наук К. П. ГАНІНА, д-р с.-г. наук В. І. ГЛАЗКО, д-р біол. наук С. В. ДЕМІДОВ, д-р мед. наук О. М. ДУГАН, чл.-кор. УААН М. Я. ЄФІМЕНКО, чл.-кор. НАН України, акад. АМН України В. А. КОРДЮМ, канд. біол. наук А. А. КОРЧИНСЬКИЙ, чл.-кор. НАН України В. А. КУНАХ, д-р біол. наук Б. О. ЛЕВЕНКО, акад. УААН М. П. ЛІСОВИЙ, чл.-кор. НАН України С. С. МАЛЮТА, чл.-кор. УААН В. Г. МИХАЙЛОВ, д-р с.-г. наук В. Г. ПЕРЕТЯТЬКО, акад. НАН України, акад. УААН О. О. СОЗІНОВ, д-р біол. наук О. П. СОЛОМКО, д-р біол. наук Т. В. ЧУГУНКОВА, д-р біол. наук І. А. ШЕВЦОВ, д-р с.-г. наук І. В. ЯШОВСЬКИЙ

Рецензенти:

акад. УААН М. В. РОЇК, чл.-кор. УААН В. Г. МИХАЙЛОВ, д-р с.-г. наук В. Г. ПЕРЕТЯТЬКО, д-р с.-г. наук Л. К. ТАРАНЕНКО, д-р біол. наук А. Ф. БОБЕР, д-р с.-г. наук Н. В. СОЛОДЮК, д-р біол. наук Т. В. ЧУГУНКОВА, д-р біол. наук В. П. КОПАНЬ, д-р біол. наук А. А. ОСИПЧУК, канд. с.-г. наук Т. Е. КОНДРАТЕНКО

Затверджено до друку постановою вченої ради Інституту фізіології рослин і генетики НАН України

Спонсори: Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,
Миронівський інститут пшениці ім. В. М. Ремесла УААН,
Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва УААН

ISBN 966-581-292-0 (Т. 3)
ISBN 966-581-249-1

© Інститут фізіології рослин
і генетики НАН України, 2001

Передмов

1. І

1.1. Сел

(М.І.)

1.2. Осн

цук

(А.Є)

1.3. Роз

для

(А.Є)

1.4. Роз

варі

цук

1.5. Дос

роз

1.6. Вив

сели

1.7. Дос

(В.Г.)

1.8. Нов

стед

досл

1.9. Ген

1.10. Виа

і сел

та у

М.І.

2. Г

2.1. Іста

2.2. Оці

2.3. Вив

(Л.К)

2.4. Резу

на д

2.5. Сел

3. П

3.1. Осн

3.2. Резу

скоф

3.3. Резу

зрог

В.О.

3.4. Успа

(Г.Д.)

6. ГЕНЕТИКА І СЕЛЕКЦІЯ ОВОЧЕВИХ І БАШТАННИХ КУЛЬТУР

6.1.	Генетика і селекція овочевих і баштанних культур в Україні (В.А. Кравченко)	303
6.2.	Перспективні напрямки селекції баштанних культур (В.П. Діденко)	331
6.3.	Становлення селекції картоплі в Україні (А.А. Осипчук)	336
6.4.	Використання міжвидової гібридизації при створенні вихідного селекційного матеріалу картоплі (А.А. Подгаєцький)	350
6.5.	Історія і сучасний стан розвитку селекції капусти білоголової (О. Я. Жук)	354
6.6.	Результати наукових досягнень у селекції та насінництві капусти білоголової (О.Я. Жук, В.Ю. Жук, А.В. Жук)	359
6.7.	Підсумки робіт Д.І. Соколова по гарбузовим культурам (В.К. Соколова)	366
6.8.	Нестабільність цитоплазматичної чоловічої стерильності в селекції гетерозисних гібридів F ₁ моркви (Т.К. Горова, Д.О. Кривець, Ю.В. Терновий)	370
6.9.	Екологічні та ґрунтово-кліматичні адаптивні параметри нових сортів та гібридів F ₁ овочевих і баштанних рослин (В.В. Хареба, Т.К. Горова, М.О. Склярєвський, К.І. Яковенко)	378

7. ГЕНЕТИКА І СЕЛЕКЦІЯ ДЕРЕВНИХ, ПЛОДОВИХ І ДЕКОРАТИВНИХ КУЛЬТУР

7.1.	Методи, результати і перспективи селекції плодкових та ягідних культур в Україні (В.П. Копань, К.М. Копань)	381
7.2.	Селекція і генетика лісових деревних порід в Україні (І.М. Патлай), Г.Т. Криницький, Р.Т. Волосянчук, С.А. Лось, Р.М. Яцик, П.Т. Журова, О.І. Кириченко, І.М. Швадчак, Ю.І. Гайда, О.І. Свердлова, Л.О. Дешко, Т.Л. Кузнєцова)	394
7.3.	Сучасний стан генетичних досліджень винограду (В.П. Клименко)	411
7.4.	Результати селекції квітково-декоративних рослин на півдні України (З.К. Клименко)	418
7.5.	Селекція хеномелесу в Україні (В.М. Меженський)	422
7.6.	Основні напрямки і досягнення селекції мигдалю в Україні (О.О. Ядров, І.Г. Чернобай)	429
7.7.	Використання генофонду плодкових культур на обмежено придатних ґрунтах півдня України (А.С. Іванова, В.К. Смиков, А.В. Смиков)	433
7.8.	Створення нових генотипів для південного промислового садівництва (В.К. Смиков, А.В. Смиков)	440
7.9.	Підсумки і перспектива селекційної роботи з плодово-ягідними культурами в Криму (Р.Д. Бабіна, А.О. Ляпіхова)	444
7.10.	Удосконалення методів селекції черешні на півдні України (М.І. Туровцев, В.О. Туровцева, Н.М. Туровцева)	448
7.11.	Генофонд кісточкових плодкових культур Нікітського ботанічного саду (А.В. Смиков)	454
7.12.	Підсумки селекційно-генетичних досліджень в дубових лісах Правобережжя України (В.І. Білоус)	460
7.13.	Генетична мінливість представників роду Pinus L. в природних та штучних насадженнях України (І.І. Коршиков)	466
7.14.	Розвиток і результати генетико-селекційних досліджень лісових видів у Карпатському регіоні (Р.М. Яцик, В.І. Парпан)	472

7.2. СЕЛЕКЦІЯ І ГЕНЕТИКА ЛІСОВИХ ДЕРЕВНИХ ПОРІД В УКРАЇНІ

І.М. ПАТЛАЙ¹, Г.Т. КРИНИЦЬКИЙ², Р.Т. ВОЛОСЯНЧУК¹,

С.А. ЛОСЬ¹, Р.М. ЯЦИК³, П.Т. ЖУРОВА¹, О.І. КИРИЧЕНКО¹, І.М. ШВАДЧАК²,

Ю.І. ГАЙДА³, О.І. СВЕРДЛОВА¹, Л.О. ДЕШКО¹, Т.Л. КУЗНЕЦОВА¹

¹ Український НДІ лісового господарства і агролісомеліорації
ім. Г.М. Висоцького, Харків

² Український державний лісотехнічний університет, Львів

³ Український НДІ гірського лісівництва ім. П.С. Пастернака, Івано-Франківськ

Вирощування високопродуктивних і біологічно стійких лісових насаджень сьогодні набуває особливої актуальності. Це зумовлюється не лише зростанням світового попиту на сировинні ресурси лісу і його біосферні, екологічні функції, але й погіршенням стану природного середовища, виходом екологічних проблем в ранг першочергових. Сучасному лісовому господарству необхідно забезпечити не лише інтенсивне вирощування деревними рослинами фітомаси, але й високоефективне виконання корисних функцій лісом та підвищену стійкість лісових масивів до несприятливого впливу зовнішніх факторів.

Існує два основних шляхи вирішення цих задач. Один з них, який має традиційний характер — вплив на зовнішнє середовище, тобто створення оптимальних умов для лісовирощування. Реалізація його здійснюється лісівниками за допомогою лісогосподарських заходів, які змінюють перш за все світлове, повітряне, водне і мінеральне живлення дерев та інші чинники довкілля.

Другий шлях підвищення комплексної продуктивності лісових насаджень — перехід лісовирощування на селекційно-генетичні засади. Впровадження досягнень генетики і селекції в практику лісового господарства дозволяє підвищити продуктивність лісів не менше, ніж на 10—15%, створити високостійкі проти екологічних диспропорцій і високоефективні у здійсненні середовищевірних, захисних і рекреаційних функцій насадження.

Значна природно-кліматична зональність території України зумовлює видове багатство аборигенних видів. Загалом в Україні нараховується більше, ніж 20 головних лісотвірних порід. Окрім цього, як головна порода використовуються ще близько десятка екзотів. Наявність такого різноманіття дозволяє успішно провадити в лісах України різнопланові генетико-селекційні роботи, в розвитку яких можна виділити кілька основних напрямків: еколого-географічний; фенотиповий з відбором кращих плюс-варіантів; генетико-популяційний; міжвидова гібридизація та штучний мутагенез. Всі вони тісно пов'язані один з одним, хоча для кожного з них характерними є певною мірою специфічні методи досліджень і способи здійснення селекційного процесу.

Еколого-географічний напрямок базується на груповому відборі кращих за продуктивністю і адаптивною цінністю географічних варіантів, екотипів, популяцій. Зародився він ще наприкінці XVIII — на початку XIX століття, коли у Франції Дюгамелем де Монсо і Ф. Андре де Вільмореном було закладено перші географічні культури (колекції походжень) сосни і модрина [1].

Перші селекційні роботи в цьому напрямку з деревними породами в Україні припадають на середину XIX століття і належать професору Харківського університету В.М. Черняєву. Він, вивчаючи формове різноманіття дуба звичайного, виявив за часом розпускання листя ранню та пізню форми (літняк і зимняк). На початок XX століття припадає діяльність видатних лісівників-селекціонерів В.Д. Огієвського і М.П. Кобранова. В 1902—1906 рр. під керівництвом В.Д. Огієвського в Собицькому бору (Сумська область) закладаються перші в Україні

географічні культури сосни звичайної, а в 1928—1930 рр. у розширеному варіанті — на Краснотростянецькій лісовій дослідній станції (ЛДС). Ці культури стали об'єктом постійних досліджень і відіграли велику роль у вивченні географічних і едафічних екотипів сосни.

М.П. Кобранов, працюючи завідувачем Маріупольського дослідного лісництва (1912—1917 рр.), заклад культури дуба різного географічного походження і різних фенологічних форм. За підсумками проведених дослідних робіт, він у 1925 році видав першу в Україні наукову працю, присвячену лісовій селекції — “Селекція дуба” [2].

Майже одночасно з виходом книги М.П. Кобранова в Харкові відбулася перша нарада з лісової дослідної справи в Україні. Після цієї наради активізувалися дослідження з формової різноманітності деревних порід. В 1926 році П.С. Погребняк видає роботу “Досвід дослідження расового складу *Quercus robur* (дуба звичайного) у Тростянецькому дослідному лісництві в Україні” [3]. У 1927 році виходить у світ робота О.С. Мачинського “О расах дуба”, в якій він визначив у Тростянці 12 форм [4]. В тому ж 1927 році в одній із дач Тростянецького лісгоспу вивчає ранню та пізню форми П.К. Фальківський і робить висновок про кращий ріст і більшу стрункість стовбурів дуба-зимняка [5]. В наступні роки продовжують дослідження дубів ранньої та пізньої форм О.І. Колесніков у Чугуєво-Бабчанській діброві та Ф.М. Харитонович у насадженнях Маріупольської агролісомеліоративної станції [6].

На 1927 рік припадає вихід у світ великої роботи В.А. Андреева “Гомологічні ряди форм деяких дубів” [7], в якій на підставі закону гомологічних рядів М.І. Вавилова зроблено узагальнення різноманіття морфологічних форм дуба, що трапляються в лісах Лісостепу. Це перша книга про формотворення дуба, написана на основі глибокого генетичного аналізу.

В 1930 році в Харкові відкривається Науково-дослідний інститут лісового господарства, а в складі інституту — відділ селекції та інтродукції лісових порід. З того часу в Україні провадяться систематичні дослідження із селекції, генетики, насінництва, інтродукції лісових порід. У перші роки до тематики відділу селекції належали питання: вивчення використання форм і екотипів деревних порід, гібридизація і відбір цінних форм, розробка і удосконалення методів селекції. За короткий час в інституті було виконано важливі дослідження, що мають велике значення для науки і практики.

Протягом наступних десятиліть в Україні вже на вищому методичному рівні закладаються і вивчаються в різні роки географічні і висотно-екологічні культури сосон звичайної, кримської та жовтої, кедрових сосен, смерек європейської і колючої, ялиці білої, ялівцю віргінського, модрин, дубів звичайного і скельного, бука європейського, ясена звичайного (С.С. П'ятницький, В.В. Гурський, П.С. Погребняк, Г.Л. Дворецький, Д.Я. Глинський, І.Д. Сліде, І.Г. Збитковський, Д.Д. Лавриненко, С.А. Самофал, А.Л. Бельгард, І.М. Патлай, П.І. Молотков, П.Т. Журова, Ю.І. Гайда, К.К. Смаглюк, В.І. Порва, В.А. Іллін, П.С. Каплуновський, Р.М. Яцик, М.І. Мамонов, З.І. Герушинський, Р.Т. Гут, І.М. Швадчак та інші). Загальна площа географічних і едафічних культур зараз становить 270 га, в них випробовуються понад 1700 різних за походженням варіантів [8].

В 1975—1978 роках за єдиною для всього тодішнього СРСР програмою і методикою було створено державну мережу географічних культур сосни звичайної і дуба звичайного, у тому числі в Україні: сосни — у Львівській, Житомирській, Харківській, Донецькій і Херсонській областях, дуба — в Закарпатській, Сумській, Вінницькій та Луганській областях. Загальне керівництво створенням українських об'єктів провадив І.М. Патлай.

Вивчення географічних, едафічних, висотно-екологічних культур виявило

низку важливих закономірностей, зв'язків. Встановлено, що місцеві і близькі до них за географічним розташуванням екотипи переважно відрізняються інтенсивнішим ростом, вищою стійкістю, кращими показниками фізико-механічних властивостей деревини. Але іноді ці якості мають окремі віддалені екотипи. Наприклад, дослідження перших українських географічних культур сосни звичайної в Собицькому бору показали, що добрим ростом відрізняються, крім місцевої сосни, походження із західних і центральних районів колишнього СРСР. Деякі краще від місцевих ростуть походження з Білорусі. Незадовільний ріст мають зразки із Забайкалля, Уралу, Криму, Кавказу, Казахстану, Карелії, Архангельської області [9].

На основі вивчення географічних культур визначено допустимі відстані переміщення насіння по всіх регіонах, розроблено лісонасінне районування України для сосни звичайної, смереки європейської, модрини європейської, ялиці білої, дуба звичайного, дуба скельного, бука європейського [10]. Розроблена і виконується довгострокова схема селекційного процесу і розвитку насінництва з врахуванням внутрішньовидової мінливості лісотвірних порід.

В Тростянецькому лісгоспі Сумської області закладено географічні культури сосни звичайної другого покоління, їх вивчення виявило відповідність материнських культур своєму потомству за господарчо-цінними показниками [11]. Це приводить до висновку про можливість використання кращих варіантів географічних культур для створення нових високопродуктивних лісів.

На Львівському Розточчі на базі учбово-дослідного лісокомбінату Українського державного лісотехнічного університету Г.Т. Криницьким та І.М. Швадчаком в рамках Міжнародної програми "Європейська мережа з оцінки генетичних ресурсів бука для потреб лісового господарства" проваджуються дослідження географічної мінливості бука європейського на створених у 1995 році культурах 70 походжень цього виду із Західної, Центральної, Південної та Східної Європи [12—14]. Навесні 1998 року було закладено наступну серію експериментальних культур на Львівському Опіллі, де задіяно 40 походжень бука, з яких 33 репрезентують західноєвропейські популяції, а 7 походжень — українські.

В результаті досліджень формового різноманіття ясена звичайного у еколого-географічних культурах Тростянецького ДЛГ за типами грубої кори виявлено форми ритидома, не описані в літературі раніше. Встановлено, що дерева з гладеньким та дрібнотріщинуватим типами ритидома трапляються рідко, але мають кращі показники форми стовбура та продуктивності [15].

Фенотиповий напрямок з відбором кращих плюс-варіантів сформувався значно пізніше — в 30—50-х роках ХХ століття. В його основі полягає масовий і індивідуальний відбір за прямими та опосередкованими ознаками як без перевірки відібраного матеріалу на спадковість, так і з генетичною оцінкою материнських об'єктів за насінневим або вегетативним потомством. У рамках цього напрямку розроблено плюсову систему селекції, яка активно і в широких масштабах впроваджується в практику лісового господарства.

Вчення про плюсові насадження та плюсові дерева, клонові насінні плантації було розроблено наприкінці 40-х — на початку 60-х років у Швеції і Данії [16, 17]. В Україні ці ідеї розвивав і керував всіма роботами зі створення постійної лісонасінної бази С.С. П'ятницький. Ним було складено схему організації плюсового насінництва основних лісотвірних порід України, до якої належать відбір плюс-насаджень і плюс-дерев, створення родинних і клонових насінних плантацій та випробувальних культур. Під його керівництвом було розроблено способи щеплень сосни звичайної, сосни кримської, смереки, модрини, дуба звичайного. Було запропоновано схеми розміщення клонів на насінних плантаціях, які забезпечують ефективне перехресне запилення [18]. Під

керівництвом С.С. П'ятницького в лісах України було розпочато відбір плюсових дерев і плюсових насаджень, закладено перші випробувальні культури насінних потомств сосни звичайної, дуба звичайного.

З 70-х років всіма роботами з селекції і насінництва основних лісотвірних порід в УкрНДЛГА, який стає визнаним лідером у селекції лісових порід в Україні, керували П.І. Молотков та І.М. Патлай. Найбільшого розвитку плантаційне насінництво, особливо клонове, досягло наприкінці 70-х — на початку 80-х рр. В цей час науковцями розроблено цілу низку рекомендацій, пропозицій, заходів та технологій, починаючи від відбору плюсових дерев, їх використання з насінницькою метою (заготівля і зберігання живців для щеплення, визначення оптимальних способів і термінів щеплення, застосування різноманітного об'язувального матеріалу, формування трансплантатів, догляд за ними тощо) до створення випробувальних культур, клонових та родинних лісонасінних і архівно-маточних плантацій, догляду за ними, стимулювання плодоношення, збереження рослин та їх урожаю від фіто- і ентомошкідників тощо. Таким чином, було визначено і детально осмислено весь селекційний цикл від відбору продуцентів до отримання насіння.

Слід відмітити, що поряд із С.С. П'ятницьким, П.І. Молотковим, І.М. Патлаєм значний внесок у розвиток плюсового насінництва в Україні зробили В.І. Білоус, Л.Л. Мольченко, Р.М. Яцик, М.М. Котов, Н.І. Давидова, О.І. Сverdлова, О.С. Мажула, В.Б. Лук'янець та багато інших.

На теперішній час в Україні відібрано понад 4 тис. плюсових дерев 33-х деревних порід. Ці дерева розмножено на архівно-маточних плантаціях, загальна площа яких становить 170 га, у тому числі два республіканських архіви: сосни звичайної на Старопетрівській ЛДС і дуба звичайного на Веселобоківській СДДС. Із живців плюсових дерев з архівно-маточних плантацій створюються клонові насінні плантації 1-го покоління — головний елемент насінництва основних лісотвірних порід. На даний час їх створено вже близько 1300 га. Такої кількості насінних плантацій в основному достатньо для задоволення потреб виробництва в генетично поліпшеному садивному матеріалі [8].

На даний час у закритій зоні Чорнобильської АЕС відібрано також 20 плюсових дерев сосни звичайної, які виявилися досить стійкими проти хронічного радіоактивного опромінення.

Більша частина клонових насінних плантацій 1-го покоління вже вступила у фазу репродукції. В десятирічному віці, наприклад, клонові насінні плантації сосни звичайної дають щорічно з 1 га 1,3—3,3 кг насіння, дуба звичайного — 120—252 кг, з 15—20 років починають продукувати насіння плантації ялини європейської та ялиці білої.

Виконується спільний з Фінським лісовим інститутом експеримент щодо переміщення клонових насінних плантацій на південь. Фінський репродуктивний матеріал випробовується в Україні, у Вінницькій області.

В УкрНДЛГА розроблено систему насінних плантацій другого порядку. До цієї системи належать: клонові насінні плантації за загальною комбінаційною здатністю, клонові насінні плантації за специфічною комбінаційною здатністю, плантації з віддалених географічних форм, родинно-клонові плантації та реконструйовані плантації 1-го покоління. Всі ці види плантацій вже випробовуються у Волинській, Рівненській, Житомирській, Київській та Харківській областях (сумарно близько 50 га).

Одночасно провадиться перевірка плюсових дерев на елітність (плюсовість генотипу). Для цього вже створено близько 140 га випробувальних культур, в яких проходять перевірку приблизно половина відібраних в Україні плюсових дерев [8].

Однак з часом виявилось, що плюсова селекція і плантаційне насінництво не

цілком виправдали надії і сподівання лісівників на швидке і достатнє одержання поліпшеного та сортового насіння. Це, значним чином, пов'язано з екологічно-біологічними особливостями різних видів. Результати вивчення випробувальних культур показали, що лише приблизно 30% насінневих потомств плюсових дерев вірогідно перевищують контроль, 10% — відстають від контролю, інші ростуть на його рівні. Генетичний позитивний зсув, який досягається за рахунок плюсового відбору за ознаками продуктивності в популяціях різних лісотвірних видів, згідно з численними літературними даними, як правило, не перевищує 10%, а найчастіше становить 2—5% і дуже рідко — 20—30% [19—21]. Виявилося також, що методичні та технологічні рішення, придатні для одних видів, не завжди годяться для інших.

З іншого боку, у зв'язку із виснаженістю генофонду і неможливістю відібрати значну кількість видатних дерев, відбір плюсових дерев в Україні мав певну специфіку. Було виділено другу категорію плюс-дерев ("кращі нормальні"), вимоги до яких було дещо знижено — дозволялися менші перевищення їх розмірів над середніми величинами відповідного насадження при збереженні високих вимог до якості стовбурів. Можливо, відбір і використання плюсових дерев не лише вищої, але й більш низької категорії і став причиною того, що сподівання, які покладалися на плюсову селекцію, на даний час не цілком виправдалися.

Генетико-популяційний напрямок тісно пов'язаний з еколого-географічним. Він значною мірою базується на цитологічній та біохімічній генетиці і передбачає, в першу чергу, проведення численних досліджень внутрішньопопуляційної мінливості деревних рослин, стану і структури їх генофондів. Результати таких досліджень часто використовуються і при відборі плюсових генотипів чи популяцій та при гібридизаційних роботах. Теоретичні основи цього напрямку були закладені ще М.І. Вавиловим і Ю.О. Філіпченком. Інтенсивний розвиток його почався лише з 60—70-х років ХХ століття.

В Україні перші комплексні дослідження деревних порід на анатомічному, біохімічному, фізіологічному, цитологічному і каріологічному рівнях було розпочато в 50-х роках в УкрНДЛГА С.С. П'ятницьким [22]. При відділі лісової селекції було створено лабораторію для мікроскопних досліджень під керівництвом І.Д. Литевич. Перші роботи цієї лабораторії стосувалися досліджень пилку видів роду *Quercus*: вивчалися життєздатність пилку та його взаємодія з приймочкою маточки. На основі цих досліджень підбиралися пари рослин для схрещувань.

У 60-ті роки С.С. П'ятницьким, Н.В. Старовою, З.П. Коц, С.В. Ефрос, М.М. Барною, П.Д. Василенком, О.О. Єременко, В.М. Руденко було проведено широкі дослідження з морфології і цитоембріології основних видів родини *Salicaceae*. Було досліджено закономірності морфогенезу генеративних органів, проходження процесів цвітіння і запліднення як загалом для всієї родини, так і для окремих видів. Вивчалися також успадкування, зміна і можливості ранньої діагностики статі. Було проведено низку цікавих досліджень гібридів тополь для виявлення причин несхрещуваності видів, для підбору пар, що забезпечують при схрещуванні гетерозисний ефект, виявлення природи гетерозису, вивчення поліплоїдів [23—27].

У 70-ті роки ембріологічні дослідження провадяться З.П. Коц уже і на родині *Pinaceae*, перш за все на *Pinus sylvestris* L. Було уточнено поетапні строки формування жіночих шишок та особливості їх розвитку, важливі для проведення гібридизаційних робіт і прогнозу врожаю насіння. Провалилися також широкі дослідження чоловічого гаметофіту. Було визначено строки морфогенезу, мейозу, формування і визрівання пилку. Визначалися життєздатність пилку та оптимальні умови для його тривалого зберігання. Було виявлено, що географічне походження кліматипів впливає на строки початку мейозу і майже не має впливу на темпи подальшого розвитку гаметофіту [28].

Кариологічні дослідження, які дають значну інформацію про генетичну структуру видів і популяцій, починають розвиватися у 80-ті роки (О.І. Кириченко, З.П. Коц). Провалилися дослідження родів *Salix*, *Populus* та, більш детальні, *Pinus sylvestris*. Було виявлено, що у сосни міжпопуляційна мінливість індексів спіралізації хромосом відображає умови місця росту популяції, а ступінь мінливості вторинних перетинок і характер їх розподілу в хромосомах визначається автогенетичними процесами в природних популяціях. Кариологічні дослідження підтвердили унікальність карпатських і "крейдянних" (Донбас) популяцій *Pinus sylvestris* L. [29, 30].

Дослідження внутрішньовидової мінливості та спадкової закріпленості морфометричних і гістохімічних характеристик пилку сосни звичайної, його життєздатності та фертильності провадяться в УкрНДІЛГА протягом 90-х років (Л.О. Дешко, О.І. Кириченко). На стадії розробки перебуває експрес-метод визначення життєздатності пилку за вмістом у ньому крохмалю. Проводяться дослідження внутрішньовидової мінливості (на рівні кліматипів і популяцій) мітотичної активності апікальної меристеми корінців проростків сосни звичайної [31], будови верхівкової меристеми вегетативних бруньок ясена звичайного. Виявлено зв'язок фенотипових показників та продуктивності дерев ясена звичайного у популяціях різного географічного походження з формою та основними параметрами конуса наростання [15].

У 90-ті роки в УкрНДІЛГА у співдружності з лабораторією молекулярної генетики Інституту лісу АН Білорусі починаються дослідження глицевих видів з використанням методу електрофорезу ізоферментів. На даний час досліджено структуру і стан генофонду, рівень підрозділеності та диференціації 11 популяцій 3 порід: сосни звичайної (як ізольованих реліктових, так і в суцільному ареалі), сосни гірської і ялиці білої. Досліджувалися також сосни гачкувата, густоцвіта і кедрова європейська. Розпочато генетичну паспортизацію клонових плантацій ялиці білої.

Виявлено, що карпатські популяції сосни звичайної зберегли досить багатий генофонд. Рівень поліморфності в них перевищує середній для *Pinus sylvestris* L., рівень гетерозиготності в передгірних популяціях практично не відрізняється від середньовидового, в гірських популяціях він дещо нижчий. Відмічено тенденцію до зниження всіх показників генетичної різноманітності зі збільшенням висоти над рівнем моря, тобто з погіршенням умов росту [32—34].

Досліджувалися також генетичні основи стійкості сосни до кореневої губки та провадився пошук відповідних молекулярно-генетичних маркерів. Вперше було розроблено методуку аналізу сполучень алелів ізоферментів і обґрунтовано можливість застосування ряду таких сполучень, як генетичних маркерів стійкості сосни до патогену. В процесі досліджень було встановлено можливість використання ДНК-маркерів для виявлення стійких до патогену дерев сосни [35, 36].

Науковцями Українського державного лісотехнічного університету [13, 14, 37—39] у співпраці з дослідниками Зволєнського університету (Словаччина) та університету Бордо (Франція) провадяться ізоферментні дослідження генетичного різноманіття бука європейського (*Fagus sylvatica* L.) у Східній та Центральній Європі, зокрема у Карпатському регіоні. Останнім часом дослідження розширилися і охопили не лише Карпати, але й Поділля, Молдову та Крим. Дослідженнями виявлено просторову зміну гетерозиготності в популяціях бука європейського відносно висотного градієнту, що свідчить про існування просторової організації генетичного різноманіття цієї породи в Українських Карпатах. На відміну від сосни звичайної [32—34], виявлено тенденцію до зростання середніх значень спостережуваної та очікуваної гетерозиготності від

низькогірних популяцій до високогірних, тобто збільшення поліморфізму у несприятливих умовах середовища. Спостерігався також маргінальний ефект у середньому числі алелів для популяцій на верхній межі поширення бука. Отримані результати вказують на більш високий ступінь генетичного різноманіття та розвитку просторової організації популяцій бука європейського у східній частині його природного зростання у порівнянні із центральною частиною ареалу, зокрема при порівнянні українських популяцій із словацькими, чеськими та польськими.

Аналіз міжпопуляційної диференціації дозволив виділити три географічні групи популяцій бука, які репрезентують південно-західний, північно-східний макросхили Українських Карпат та маргінальні популяції на східній межі ареалу. Чітко групуються популяції бука також у висотному відношенні. Їх висотний тренд стосовно генетичної диференціації також представлений трьома групами: до 550 м, 550—1100 м та вище 1100 м над рівнем моря, що досить добре узгоджується із зонуванням букових лісів у Карпатах [13, 14, 37].

Для досліджень і порівняльного аналізу було також використано зразки бука східного (*Fagus orientalis* Lypsky) з Кавказу, зібрані під час експедиції в Азербайджані. Отримані результати свідчать про нижчий ступінь диференціації бука європейського у порівнянні з буком східним [13, 38, 39]. Субпопуляційна диференціація бука європейського становить близько 30% диференціації серед популяцій бука східного. Але слід зазначити, що й кримський бук є більш диференційованим, ніж карпатський. Разом з молдавським буком, кримські популяції бука формують міст між буками європейським та східним. Констатовано помилковість поглядів щодо спорідненості балканського і кримського бука і зарахування їх до ідентичного таксону *Fagus sylvatica* ssp. *moesiaca*, оскільки генетична структура у них різна. На даному етапі досліджень кримський бук можна розглядати лише як географічну расу бука східного. Субпопуляційна диференціація кримського бука вища, ніж у бука європейського. В загальному ж, слід зауважити, що відповідь на питання: чи кримський бук є самостійним видом, чи лише географічною расою — залежить від визначення терміну "вид" у рослинному царстві.

В рамках генетико-популяційного напрямку велика увага приділяється збереженню генофондів лісових порід. В Україні у 70—80-ті роки було розроблено довгострокову програму збереження генетичного різноманіття деревних порід, яка передбачала відбір, збереження і відтворення цінних природних об'єктів. Вона стала складовою частиною більшої програми, розробленої для всієї території тодішнього Радянського Союзу [40]. Згідно з нею, в господарчо важливих типах лісу було відібрано генетичні резервати — популяції природного походження, які зберегли характерні ознаки даного типу лісу.

На даний час в лісах України відібрано близько 500 генетичних резерватів загальною площею 26 тис. га, які охоплюють 31 деревну породу, в тому числі такі рідкісні та зникаючі види, як сосна кедрова європейська, сосна Станкевича, ялівець високий, тис ягідний, суничне дерево та інші. В генетичних резерватах закладено понад 180 постійних пробних площ, на яких вивчаються популяційна структура насаджень, їх формовий склад, лісівничо-таксаційні показники [8].

Відборів генетичних резерватів передувала копітка робота з вивчення внутрішньовидової та популяційної мінливості і визначення формової та селекційної структури деревостанів із залученням морфолого-анатомічних, біохімічних та генетичних досліджень. Подальший аналіз результатів відбору показав, що вирішення проблем збереження генетичних ресурсів і біологічного різноманіття на популяційному рівні в лісових генетичних резерватах є цілком реальним завданням. Однак для цього в резерватах слід запроваджувати спеціальні режими ведення лісового господарства, які забороняють проведення

заходів, що порушують збереженість природного генофонду. Пріоритетним тут варто вважати збереження охоронних (буферних) зон, які прилягають до резерватів. Це дозволить хоч частково захистити генетичні ресурси від антропогенного та техногенного впливу.

Аналіз динаміки стану і збереженості резерватів за майже 20-річний період свідчить про доцільність комплексного підходу до ведення господарства в них: консерваційне збереження на заповідних територіях і розумне залучення до селекційних програм в експлуатаційних лісах.

На жаль, результати наукових досліджень та практика свідчать, що за сучасного рівня ведення лісового господарства та чинної законодавчо-нормативної бази збереження лісових генетичних резерватів є досить проблематичним. З метою поліпшення законодавчо-нормативного забезпечення в цій області УкрНДГірліс розробив "Основні положення з виділення лісового генетичного фонду, селекції і насінництва в Українських Карпатах". Розробляється аналогічний документ і для решти території України. Проводиться подальший пошук оптимальних режимів збереження і відновлення генетичного потенціалу лісів.

В генетичних резерватах і за їх межами відбиралися найкращі ("плюсові") насадження для безпосереднього їх використання з селекційно-насінницькою метою. Всього в лісах України відібрано понад 3 тис. га плюсових насаджень 13 лісотвірних порід. Вони є основою популяційного напрямку в розвитку лісового насінництва. Використовуються плюсові насадження для розмноження кращих екотипів шляхом створення постійних лісонасінних ділянок. Поки що таких ділянок створено 20 га [8].

Паралельно із селекційними дослідженнями аборигенних видів деревних лісових порід провадяться дослідження інтродуцентів з метою відбору найперспективніших для умов України видів та екотипів та їх подальшого впровадження в культуру. У 1986 році обласними управліннями лісового господарства та співробітниками лабораторії селекції, насінництва, інтродукції та мікроклонування УкрНДІЛГА було проведено одночасну інвентаризацію насаджень та культур цінних аборигенних та інтродукованих деревних порід в лісах України. Виявилось, що загальна площа високопродуктивних лісових культур за участю інтродуцентів на 01.09. 1986 р. становила 2484,0 га, редуковано — 925,9 га, середня частка інтродуцентів у насадженнях — 0,27. Було визначено найбільш перспективні за продуктивністю та стійкістю види та конкретні насадження. На підставі проведених досліджень було розроблено довгострокову (до 2000 року) комплексну цільову програму "Інтродукція лесных древесных пород в УССР" [41], яка дала наукове обґрунтування як подальших більш детальних досліджень, так і практичного використання цих об'єктів для створення лісових культур, агролісомеліоративних насаджень та для зеленого будівництва.

На ділянках дослідних культур інтродукованих видів провадяться спостереження за їх станом, вегетативним та репродуктивним розвитком з метою визначення найбільш пристосованих до місцевих умов. Паралельно вивчається формава різноманітність штучних популяцій цих видів, їх фенологічні та репродуктивні особливості.

В Українському НДІ лісового господарства і агролісомеліорації ще з 30-х років почалися і тривають до цього часу роботи з міжвидової гібридизації деревних видів. У 1935—36 рр. гібридизаційні роботи з дубами провадилися А.П. Єрмоленком. Ним було проведено запилення 10 тис. квіток в 9 комбінаціях і вирощено кілька гібридних дубів, які зараз ростуть в дендрологічних посадках Веселобоківської СДДС. З 1937 року міжвидова гібридизація дубів у широкому плані провадилася С.С. П'ятницьким. Було виконано 134 тис. схрещувань у 43 комбіна-

ціях. Отримано понад 7 тис. гібридних жолудів і вирощено до 1500 гібридних дубів [42—44]. З них відібрано гібриди чотирьох перспективних гетерозисних комбінацій — дуб великоплодий × дуб звичайний; д. великопиляковий × д. великоплодий; д. великопиляковий × д. червоний; д. великопиляковий × д. білий. Пізніше їх було названо відповідно дуб Висоцького, Тімірязева, Мічуріна, Комарова. Вивчення цих гібридів показало, що у важких умовах степу вони вирізняються високою стійкістю і можуть бути рекомендовані для створення полезахисних насаджень [45].

В Українській сільськогосподарській академії І.М. Гегельським також було одержано гібриди дубів, у тому числі один з кращих — дуб боярський (дуб червоний × дуб верболистий), який вирізняється високою продуктивністю і доброю якістю стовбурів.

В 90-ті роки науковими співробітниками УкрНДІЛГА Н.І. Давидовою та Веселобоківською СДДС К.П. Бадаловим було залучено до гібридизації нові види: дуби Гартвіса, скельний, довгоніжковий та імеретинський. Використовувалися також гібриди селекції С.С. П'ятницького. В результаті цих робіт отримано нові перспективні гібриди.

Крім міжвидової гібридизації дубів, з 1975 р. в УкрНДІЛГА провадиться міжвидова гібридизація сосон (П.І. Молотков, В.О. Іллін). Одержано велику кількість гібридів, з яких 17 зараз ростуть у дендроколекції УкрНДІЛГА. На даний час (у віці 6—12 років) високою продуктивністю вирізняються гібриди: сосна Муррея × с. Банка, с. густоцвіта × с. звичайна, с. звичайна × с. звичайна ф. срібляста, с. скручена × с. Муррея.

Крім гібридів сосен, лабораторією селекції та насінництва УкрНДІЛГА одержано цікаві в науковому і практичному плані мутанти сосни звичайної (П.І. Молотков, Ю.Б. Бенгус). Серед них високою інтенсивністю росту відзначаються мутант Високий, який отриманий з насіння, обробленого розчином супермутагена етиленіміна (Et) в концентрації 0,01%, Жовтострокатий (Et-0,01%), Плакучий (нітроздиметилсечовина 0,1%), Кучеряволистий (НДМ-0,05%) [46, 47]. Цитологічні дослідження мутанта “відьмина мітла” виявили наявність трисомії за 12-ю парою хромосом. Даний факт є цікавим з огляду на те, що механізми утворення “відьминих мітел”, які трапляються у багатьох глицевих і листяних порід, у більшості випадків неясні [48].

Понад 10 років провадяться роботи з міжвидової гібридизації рослин родини соснових у лабораторії селекції і насінництва УкрНДІГірліс. З кращих гібридів вже створено плантації, де триває вивчення їх та відбір на гетерозис.

Поряд з віддаленою міжвидовою гібридизацією головних лісотвірних порід в УкрНДІЛГА широко провадилися роботи з міжвидової гібридизації тополь. Їх було розпочато в 1939 році Ф.Л. Щепотьєвим. Вперше було одержано гібриди між видами туранги і тополями. Високопродуктивні гібриди було отримано від схрещування осики і тополі Болле — осика Сукачова і осика Веселобоківською, які збереглися на Веселобоківській СДДС. Велику кількість схрещувань тополь було виконано після Другої світової війни А.І. Журбіним. Наприкінці 50-х років селекційні роботи з тополями під керівництвом Н.В. Старової провадилися в такому масовому масштабі, що дістали назву “тополевого буму”. Було організовано 12 селекційних пунктів, 17 сортівипробувальних дільниць. Одержано від 446 комбінацій схрещувань близько 600 тис. гібридних рослин, з яких відібрано близько 600 перспективних клонів [26, 27]. Багато з них було висаджено в полезахисні і масивні насадження. На жаль, через недотримання відповідності умов місця росту і екології гібридів, останні не дістали схвалення на виробництві. В теперішній час ці роботи тривають і мають, головним чином, сортівипробувальний характер. В дослідних культурах перебуває велика кількість

перспективних швидкорослих гібридів, материнськими видами яких були тополі біла, чорна, пірамідальна, дельтолиста, волосистоїлода, осика тощо. Цей численний і різноманітний гібридний матеріал став вихідною базою для відбору сортів-клонів, що вирізняються швидким ростом і високою стійкістю проти несприятливих умов середовища при масивному і захисному лісорозведенні. В сортовипробуванні зараз перебуває понад 30 кандидатів у сорти: Кремезна, Струнка, Велетень, Лубенська, Слава України та інші, районовано сорт тополі Львівська, запропоновано для районування в 1996 році ще 4 сорти — Новоберлінська-7, Тронко, Піонер, Бахелієрі. В сортовипробування також передано 12 нових гібридних сортів верб (материнські види — верби крихка та біла) [49].

Складність селекційних робіт з лісовими породами зумовлена цілим комплексом причин. Майже всі основні лісотвірні породи — рослини багаторічні, які досягають стиглості у 80—100 років і репродуктивного віку у 20—40 років. До того ж велика тривалість онтогенезу викликає у дерев різноманітні, дуже слабо передбачувані вікові фізіолого-біохімічні зміни у структурно-функціональній організації життєвих процесів. Це значно ускладнює селекційний процес і перевірку отриманих результатів. Необхідно також відмітити, що продуктивність дерев, їх біологічна стійкість та інші кількісні ознаки безперервно варіюють, у великій мірі схильні до модифікаційної мінливості і залежать від великого числа взаємодіючих генів, дискретне успадкування кожного з яких дуже важко вичленити. Встановлено, що для деревних рослин порівняно з іншими автотрофними і гетеротрофними організмами характерним є найбільш високий рівень генетичної мінливості [50]. В той же час надійні критерії генетичної оцінки дерев в даний час значною мірою перебувають на стадії розробки.

Водночас успіх селекційного процесу залежить від інших факторів, які ще не враховуються в практичній селекції: лабільності спадкової основи, впливу середовища на генетичний апарат, механізмів реалізації генетичної програми в різних екологічних умовах. Подальший розвиток лісової селекції багатьма вченими пов'язується з новими досягненнями у вивченні як спадкової основи рослинних організмів, так і механізмів реалізації їх генотипів у конкретних умовах середовища із врахуванням фізіолого-генетичних закономірностей продукційного процесу [51—54].

Таке розуміння проведення селекційного процесу в лісі поступово, хоча і дуже повільно, формується у лісових селекціонерів. Починаючи з 60-х років, все інтенсивніше йде процес накопичення фізіолого-біохімічних даних, пов'язаних з селекцією деревних рослин [54—66]. Останнім часом зростає кількість досліджень в системі "генотип — середовище" [67—69]. Ці тенденції розвитку селекційних досліджень в лісі дозволяють виділити новий морфофізіологічний напрямок, який формується на стику лісової селекції і фізіології рослин. Для його зародження велике значення мали роботи В.М. Любименка, Г.М. Козубова, Г.Т. Криницького, А.І. Федорової, Л.А. Рязанцевої, А.Є. Самсонової, Л.К. Кайбіяйнена, І.В. Рутковського, Р.Г. Шеверножука, Л.І. Сергеева, К.А. Сергеевої та інших.

Морфофізіологічний напрямок в лісовій селекції вивчає фізіолого-біохімічні аспекти життєдіяльності генотипів в конкретних умовах середовища і передбачає перехід від генетико-селекційних досліджень за схемою "генотип — накопичення фітомаси" (або якась інша селекціонована ознака) до комплексних досліджень: "генотип — конкретні умови середовища — фізіолого-біохімічні процеси — накопичення фітомаси" (або, відповідно, інша ознака). Принципова відмінність цього напрямку від інших полягає в тому, що селекційний процес тут замість генотипу спрямований на генотип з врахуванням механізмів реалізації його в конкретних умовах середовища. Морфофізіологічний напрямок передбачає селекцію на

взаємодію в системі "генотип — середовище". Ця взаємодія виражається через інтенсивність проходження фізіолого-біохімічних процесів. Таким чином здійснюється органічний зв'язок лісової селекції з фізіологією деревних рослин і розвиток селекційних досліджень з врахуванням фізіолого-генетичних закономірностей продукційного процесу. Основними завданнями морфофізіологічного напрямку в лісовій селекції є:

— вивчення індивідуальної мінливості дерев в популяціях за фізіолого-біохімічними показниками;

— селекція дерев на високу інтенсивність проходження первинних фізіолого-біохімічних процесів, які забезпечують активний ріст, накопичення фітомаси, біологічну стійкість або іншу селекціоновану ознаку;

— вивчення взаємодії в системі "генотип — середовище" і механізмів реалізації генетичних програм індивідуумів в конкретних умовах середовища, а також ролі зовнішніх факторів в їх формуванні на ювенільних етапах розвитку рослин і стабілізації в онтогенезі;

— дослідження донорно-акцепторних взаємозв'язків між генотипами в ценозах;

— ідентифікація окремих генотипів і популяцій, сімейних та клонових плантацій;

— розробка сучасних методів вивчення інтегральних фізіолого-біохімічних показників життєдіяльності рослин в польових умовах і методів ранньої діагностики спадкових властивостей;

— розробка засобів управління основними складовими продукційного процесу: фотосинтезом, світловим і темновим диханням, транспортом і перерозподілом асимілятів у деревних рослин.

В систему генетико-селекційних тестів морфофізіологічного напрямку в лісовій селекції доцільно включити [52, 54, 59, 62, 70, 71]:

— фізіолого-біохімічні показники, які відображають загальний рівень обміну речовин і життєдіяльності рослин: біопотенціали, біоелектричні реакції на дозовані зовнішні подразники, імпеданс, поляризаційну ємність;

— фізіолого-біохімічні параметри, які визначають продукційний процес: фотосинтез, темнове дихання, фотодихання, вміст пігментів;

— молекулярно-генетичні критерії: терпени, ізоферменти, гіперваріабельні послідовності ДНК та інші.

Як додаткові критерії слід використовувати морфолого-анатомічні показники листяного апарату, біометричні параметри дерев, а також інші фізіолого-біохімічні ознаки.

В лісах України морфофізіологічні дослідження, пов'язані з вирішенням генетико-селекційних проблем, активно провадять Г.Т. Криницький [52, 59—63, 70, 71], В.К. Заїка [58, 72], Я.І. Дудич [73—75] та інші. Ними вперше в умовах західного регіону України вивчена індивідуальна мінливість дорослих дерев і їх півсибсових потомств за наступними фізіолого-біохімічними показниками: біоелектрична активність, вміст і спектральні властивості пластидних пігментів, нагромадження терпенових вуглеводнів та інтенсивність фотосинтезу. Досліджено добові та сезонні ритми цих процесів у материнських дерев і потомств. Виявлено індивідуальні особливості насінноношення дерев у популяціях сосни звичайної, сосни кедрової європейської і модрини європейської, досліджено морфометричні показники шишок і насіння, а також посівні якості насіння різних репродукцій у зв'язку з інтенсивністю росту дерев. Вивчено хід росту півсибсових потомств плюсових, нормальних і мінусових дерев сосни звичайної, простежені темпи диференціації та рангової стабілізації потомств за інтенсивністю росту на початкових етапах онтогенезу. Встановлено особливості сезонної динаміки росту

глиці у швидко-, середньо- і повільнорослих дерев сосни звичайної, виявлені зміни в морфоанатомічній структурі, вмісті пластидних пігментів, прояві їх спектральних властивостей та проходженні фотосинтезу в зв'язку з морфогенезом глиці у дорослих дерев і потомств сосни звичайної і сосни кедрової європейської різної інтенсивності росту. Показана наявність в популяціях дерев з дуже подібною добовою і сезонною ритмікою проходження фізіолого-біохімічних процесів. Встановлена висока синхронність змін біоелектричних потенціалів, вмісту і спектральних властивостей пігментів, нагромадження терпенових вуглеводнів, інтенсивності фотосинтезу у деяких материнських дерев і їх напівсибсових потомств. Доведено можливість ідентифікації деревних рослин у деревостанах і вивчення особливостей успадкування молодим поколінням властивостей материнських особин за характером динаміки метаболічних процесів. Встановлено монотерпеновий профіль сосни звичайної, зростаючої на заході України, і її філогенетичний статус порівняно з сосною звичайною з інших районів ареалу. Показано, що досліджуваний екотип близький до сосни звичайної, яка росте в Західній Європі. В соснових, кедрових і модринових лісостанах західного регіону України за рівнем біосинтезу зелених пігментів у глиці виділено три метаболічно однорідні групи дерев: з усталено підвищеним вмістом хлорофілів протягом року (15—25% дерев), усталено зниженим (15—25%) і з неусталеним та середнім вмістом хлорофілів (55—65%). Виявлено також, що ряд напівсибсових потомств при вирощуванні в різних умовах зберігають свій ранг серед інших потомств за вмістом зелених пігментів в асиміляційному апараті.

Встановлено неоднозначність кореляційного зв'язку між морфофізіологічними показниками і ростом дерев та його залежність від виду рослин, етапу онтогенезу, фенологічної фази розвитку. У порівнянні з біометричними параметрами виявлений більш високий ступінь успадкування в деревних рослин фізіолого-біохімічних показників (вмісту пігментів пластид, інтенсивності фотосинтезу, біоелектричних потенціалів, біосинтезу деяких монотерпенів — α -пінену, лімонен+ β -феландрену).

З метою створення методичних основ морфофізіологічного напрямку в лісівничо-селекційних дослідженнях:

— розроблено, теоретично обґрунтовано і експериментально перевірено біоелектричний метод дослідження життєдіяльності деревних рослин, який базується на вивченні методичних питань вимірювання біопотенціалів дерев у польових умовах, впливу мікрокліматичних факторів на біоелектричну активність деревних рослин, добових і сезонних ритмів БЕП і їх градієнтів по висоті і діаметру стовбурів;

— виявлено діагностичну цінність діелектричних характеристик деревних тканини (імпедансу та поляризаційної ємності) як показників життєдіяльності деревних рослин, удосконалена методика їх вимірювання;

— запропоновано новий генетико-селекційний маркер — ступінь поєднаності, скорельованості змін фізіолого-біохімічних процесів у часі в селекційних об'єктах, показана його ефективність і достовірність, дана теоретична інтерпретація та методика використання;

— розроблено морфофізіологічну концепцію триступеневого селекційного відбору дерев, запропоновано шкалу виявлення високопродуктивних дерев за фізіолого-біохімічними показниками.

Необхідно відмітити, що вивчення мінливості фізіолого-біохімічних характеристик великої кількості дерев в популяціях дає не лише загальну картину варіабельності, необхідну для цілеспрямованої селекційної роботи, але й дозволяє виявити цінні кореляційні зв'язки (фенотипові кореляції) між ними і морфометричними ознаками. Основною трудностю на шляху інтенсивного

розвитку морфофізіологічного напрямку в лісовій селекції у даний час є недостатня вивченість комплексу фізіологічних явищ, які лежать в основі продукційного процесу деревних рослин.

Заключним етапом селекційних робіт є переведення насінництва на сортову основу. Перехід лісокультурного виробництва на вирощування в певних лісорослинних умовах конкретних районованих сортів — це кардинально новий, вищий етап в розвитку лісонасінної справи, який може забезпечити значне підвищення продуктивності, якості та стійкості нових лісів на теренах України [76].

В останні роки багато зроблено в цьому напрямку (І.М. Патлай, П.І. Молотков, П.Т. Журова, Р.М. Яцик). В 1993 році у складі Державної комісії з сортовипробування рослин Мінсільгосппроду України організовано Експертну Раду з сортовипробування лісових порід. Розроблено і затверджено методику сортовипробування лісотвірних порід [77]. Розроблено довгострокову Програму сортовиведення лісових порід в Україні. Складено список кандидатів у сорти — 183 найменування, в т.ч. 125 сортів 15-ти аборигенних порід, 54 сорти 20-ти інтродукованих видів і 4 гібридних форми. Частина кандидатів у сорти вже пройшла всебічне дослідження в географічних та інших випробувальних культурах і внесена в Державний реєстр сортів України — 21 сорт; 55 кандидатів у сорти запропоновано і прийнято до державного сортовипробування [49,78].

Тенденції розвитку лісівничої науки і практики все чіткіше визначають місце лісової генетики і селекції як однієї з основ стабільного розвитку лісового господарства. Значний розрив між фактичною і потенційною продуктивністю лісів, зниження їх біологічної стійкості під впливом несприятливих екологічних факторів потребують глибокого фізіологічного і генетико-селекційного обґрунтування всіх лісогосподарських заходів.

Однак здійснення поглиблених фізіологічних і генетико-селекційних досліджень тісно пов'язане з удосконаленням старих і розробкою нових методів їх проведення і новими підходами до формування лісових фітоценозів.

Вельми актуальною залишається проблема вивчення генетичної структури лісових деревних видів. Без нагромадження даних з ідентифікації генотипів у лісових популяціях, на лісонасінних ділянках і плантаціях неможливий подальший успішний розвиток лісової селекції і розробка високоефективних лісогосподарських заходів.

Перспективним є розвиток цитогенетичного моніторингу стану генофондів лісових порід України. Необхідне також продовження досліджень спадкових основ стійкості різних деревних порід до патогенних факторів і пошуку відповідних молекулярно-генетичних маркерів.

Дуже перспективним є морфофізіологічний напрямок досліджень в лісовій селекції. Одним з основних його завдань є дослідження індивідуальної мінливості дерев у популяціях основних лісотвірних порід за інтенсивністю проходження первинних фізіолого-біохімічних процесів, які забезпечують активний ріст, нагромадження фітомаси та біологічну стійкість рослин.

Особливе значення в життєдіяльності окремих дерев і формуванні лісостанів мають початкові етапи онтогенезу. Вони значною мірою визначають наступний розвиток лісових фітоценозів і в кінцевому підсумку їх продуктивність і біологічну стійкість. У зв'язку з цим доцільним є проведення селекційних робіт не тільки в досягаючих і стиглих насадженнях, але і в молодняках, де деревна рослинність ще не повністю виконує свою інтегруючу роль.

Майбутнє лісової селекції вбачається на шляху управління такими складовими продукційного процесу як фотосинтез, дихання, транспорт і перерозподіл асимілятів у деревних рослин. Основним компонентом цього процесу є інтенсивність фотосинтезу. Збільшення її шляхом селекції представляє значний

резерв подальшого підвищення продуктивності лісів. Велике значення має також генетико-селекційне вивчення донорно-акцепторних взаємодій і ценотичних взаємовпливів генотипів у лісових популяціях. Об'єктом лісової селекції повинні бути як окремі індивідууми лісостанів, так і фітоценози в цілому – основні фотосинтезуючі структури в продукційному процесі. Особливо велике значення для нагромадження фітомаси має генетико-селекційна оптимізація архітекtonіки ценозів, їх просторової і часової організації.

Перспектива ведення лісового господарства передбачає використання як популяційної, так і плюсової систем селекції. Їх подальший розвиток повинен ґрунтуватися на фізіолого-генетичних закономірностях формування молодняків і функціонування лісу як біологічної системи.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Патлай И.Н., Пирагс Д.М. Географические формы.— В кн.: Селекция лесных пород.— М., Лесная промышленность, 1982.— С. 17—24.
2. Кобранов Н.П. Селекция дуба.— Москва, "Новая деревня", 1925.— 40 с.
3. Погребняк П.С. Опыт исследования расового состава *Quercus robur* L. (обыкновенного дуба) в Тростянецком лесничестве на Украине.— Лесоведение и лесоводство, 1926, вып. 3.— С. 40—45.
4. Мачинский А.С. О расах дуба // Лесоведение и лесоводство, 1927, вып. 4.— С. 34—66.
5. Фальковский П.К. Ранние и поздние расы дуба // Украинский лесовод, 1927, № 8.
6. Харитонович Ф.Н. Сезонний приріст дуба, що рано розпускається (*Quercus pedunculata* f. *praecoх*) і дуба, що пізно розпускається (*Quercus pedunculata* f. *tardiflora*).— Труды з лісової дослідної справи на Україні.— 1930.
7. Андреев В.Н. Гомологические ряды некоторых дубов.— Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции.— 1927—1928, т. XVIII, в. 2.— С. 371—454.
8. Патлай И.Н., Молотков П.И., Гайда Ю.И. и др. Постоянная лесосеменная база основных лесобразующих и интродуцированных пород Украины на селекционно-генетической основе.— Обзорн. информ. ВНИИЦлесресурс: Лесоводство и лесоразведение.— Москва, 1994.— 31 с.
9. Патлай И.Н. Исследование географических культур сосны в Тростянецком лесхозе Сумской области // Лесоводство и агролесомелиорация, 1971, вып. 27.— С. 135—144.
10. Настанови з лісового насінництва.— Харків, УкрНВО "Ліс", 1993.— 60 с.
11. Патлай И.Н. Рост и устойчивость сосны в географических культурах второго поколения в Тростянецком лесхозе Сумской области // Лесной журнал, 1974, № 6.— С. 155—160.
12. Paule, L., Vysny, J., Shvadchak, I., Sabor, J. & Gomory D. Genetic resources of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Slovak, Polish and Ukrainian Carpathians. - In: H.-J. Muhs & G. von Wuehlisch (eds.): The Scientific Basis for the Evaluation of Forest Genetic Resources of Beech. Working Document of the EC.— Brussels, 1993.— P. 79—88.
13. Patlaj I.M., Los S.A., Jatsyk R.M. and Shvadchak I.M. Conservation of genetic resources of Social Broadleaves in Ukraine.— In: Turok, J., Kremer, A., & de Vries, S., compilers. First EUFORGEN Meeting on Social Broadleaves (Bordeaux, France, October, 23—25, 1997).— Rome, Italy, International Plant Genetic Resources Institute, 1998.— P. 13—19.
14. Shvadchak, I. Study of Forest Genetic Resources of the West of Ukraine.— In: Goncharenko G.G., J. Turok, T. Gass and L. Paule (editors). Sustainable Forest Genetic Resource Programmes in the Newly Independent States of the Former USSR. Co-published by Arbora Publishers, Zvolen, Slovakia / International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, 1998.
15. Кузнецова Т.Л. Эколого-географические культуры ясеня обыкновенного в естественных и искусственных насаждениях.— Актуальні питання екології та охорони навколишнього середовища.— Харків, 1995, вип. 1.— С. 25—33.
16. Lindquist B. Genetics in Swedish forestry practice.— Stockholm, Svenska Skogvardforeningens Forlag, 1948.
17. Larsen C.S. Genetics in silviculture.— Edinburg, Oliver & Boyd, 1956.
18. Пятницкий С.С. Обеспечение перекрестного опыления на клоновых семенных плантациях // Лесоводство и агролесомелиорация, 1970, вып. 23.— С. 3—12.
19. Долголиков В.И. Некоторые актуальные селекционные мероприятия по созданию высокопродуктивных лесных насаждений // В кн.: Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве. Тезисы докладов Всесоюзного научно-технического совещания.— М., 1988.— С. 77—79.

20. Ефимов Ю.П., Данусявичус Ю.А., Долголиков В.И., Малкин В.К., Молотков П.И. и др. Опыт создания лесосеменных плантаций в СССР // В кн.: Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Материалы Международного симпозиума.— М., 1989.— С. 85—92.
21. Петров С.А., Патлай И.Н., Сахаров В.И., Шутяев А.М. Методы лесной селекции, их генетическое обоснование и эффективность // В кн.: Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Материалы Международного симпозиума.— М., 1989.— С. 29—36.
22. Пятницкий С.С. Практикум по лесной селекции.— М., 1961.— 270 с.
23. Барна Н.Н. Морфогенез генеративных органов и эмбриональное развитие осины.— Лесоводство и агролесомелиорация, 1968, вып. 15.— С. 126—136.
24. Коц З.П. Развитие и строение зародышевого мешка тополя белого.— В сб.: Селекция, интродукция и семеноводство древесных лесных пород.— К., 1964.
25. Коц З.П. К физиологии пыльцы тополя // Лесоводство и агролесомелиорация, 1973, вып. 33.— С. 107—112.
26. Старова Н.В. Селекция ивовых.— М., Лесная промышленность, 1980.— 206 с.
27. Пути генетического улучшения лесных древесных растений.— М., Наука, 1985.— 240 с.
28. Коц З.П. Завязываемость семян сосны обыкновенной при разных вариантах опыления // Лесоводство и агролесомелиорация, 1977, вып. 48.— С. 364.
29. Кириченко О.И. Характеристика кариотипа сосны обыкновенной Киевской обл // Лесоводство и агролесомелиорация, 1977, вып. 48.— С. 26—31.
30. Кириченко О.И. Кариологическая изменчивость сосны обыкновенной на Украине // Лесоводство и агролесомелиорация, 1983, вып. 65.— С. 59—62.
31. Дешко Л.О. Полінологічні дослідження в географічних культурах сосни звичайної.— Науковий вісник НАУ, 1999, вип. 17.— С. 329—318.
32. Волосянчук Р.Т. Генетична структура і стан генофонду в реліктових популяціях сосни звичайної в Українських Карпатах // У кн.: Лісова селекція, насінництво та інтродукція в Українських Карпатах. Тези доп. наук.-практ. конф.— 1993. Івано-Франківськ.— С. 51—52.
33. Volossianchuk R. Gene diversity in *Pinus sylvestris* populations in Ukrainian Carpathians.— In: Ecological Processes: Current Status and Perspectives. Abstracts of 7th European Ecological Congress.— Budapest, Hungarian Biological Society, 1995.— P. 60.
34. Гончаренко Г.Г., Волосянчук Р.Т., Силин А.Е., Яцьк Р.М. Уровень генетической изменчивости и дифференциации у сосны обыкновенной в природных популяциях Украинских Карпат // ДАН РБ, т. 39, № 1, 1995.— С. 71—76.
35. Задорожний К.М. Аналіз генотипів *Pinus sylvestris* L. з різним ступенем стійкості до *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref // Український ботанічний журнал.— 1996.— Т. 53., № 6.— С. 736—720.
36. Задорожний К.Н., Протасов А.И. Генетические и морфолого-анатомические аспекты устойчивости сосны обыкновенной к корневой губке // Лесоведение, 1998, № 1.— С. 81—87.
37. Вышны Й., Швадчак И., Компс Б., Гемери Д., Пауле Л. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций бука (*Fagus sylvatica* L.) на Украине. Украинские Карпаты и прилегающие территории // Генетика, 1995, том 31, № 11.— С. 1540—1551.
38. Gomory, D., Shvadchak, I., Paule, L., and Vysny, J. Genetic Diversity and Differentiation of Beech Populations in Crimea // Russian Journal of Genetics.— 1998, v. 34, No. 1.— P. 63—70.
39. Гемери Д., Швадчак И., Пауле Л., Вышны Й. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций бука в Крыму // Генетика.— 1998.— Том 34, № 1.— С. 75—82.
40. Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР. Утв. Гос. комит. СССР по лесн. хоз. 13.08.1982 г. N 112.— М., Гослесхоз СССР, 1982.— 23 с.
41. Программа "Интродукция лесных древесных пород в УССР" (Комплексная целевая программа до 2000 г.).— Харьков, 1987.— 54 с.
42. Пятницкий С.С. Итоги селекционных работ по дубу.— Труды института леса, 1951, т. VIII.— С. 63—71.
43. Пятницкий С. С. Селекция дуба.— М., Гослесбумиздат, 1954.— 148 с.
44. Пятницкий С.С. Межвидовые гибриды в роде *Quercus* L.— Записки Харьковского сельскохозяйственного института, 1957, т. XVI (LIII).— С. 197—222.
45. Хмаладзе С.И. Изучение вегетативного потомства гибридов дуба селекции С.С. Пятницкого.— Лесоводство и агролесомелиорация, 1975, вып. 42.— С. 92—95.
46. Давыдова Н.И., Кириченко О.И., Бенгус Ю.В. Экспериментальный мутагенез сосны обыкновенной и дуба черешчатого // Лесоводство и агролесомелиорация, 1987, вып. 74.— С. 58—60.

47. Молотков П.И., Кириченко О.И., Бенгус Ю.В. Индуцированный мутагенез как метод стимулирования роста и получения быстрорастущих мутантов сосны обыкновенной // Лесоводство и агролесомелиорация, 1988, Вып. 77.— С. 34—39.
48. Молотков П.И., Кириченко О.И. О происхождении "ведьминой метлы" у сосны обыкновенной // Цитология и генетика, 1989, т. 24, № 4.— С. 14—19.
49. Реєстр сортів рослин України на 1998 рік. Частина п'ята. Ефіроолійні, лікарські, квітково-декоративні, лісові культури, трави для газонів та тутовий шовкопряд.— К., офіційне видання, 1997.— 42 с.
50. Алтухов Ю.П., Крутовский К.В., Духарев В.А. и др. Биохимическая генетика популяций лесных древесных растений // В кн.: Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Материалы Международного симпозиума.— М., 1989.— С. 16—24.
51. Абдуллаев Х.А., Красичкова Г.В., Насыров Ю.С. Селекция по физиологическим тестам на фотосинтетическую продуктивность // В кн.: Фотосинтез и продукционный процесс.— М., Наука, 1988.— С. 258—262.
52. Кришук Г.Т., Козубов Г.М., Горошко М.П. Морфофизиологические исследования сосны обыкновенной в связи с селекцией на интенсивность роста.— В кн.: Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Материалы Международного симпозиума.— М., 1989.— С. 158—160.
53. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии.— В кн.: Фотосинтез и продукционный процесс.— М., Наука, 1988.— С. 5—28.
54. Судачкова Н.Е., Антонова Г.Ф., Рязанцева Л.А. Физиологические аспекты селекции древесных растений на продуктивность и интенсивность ксилогенеза // В кн.: Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Материалы Международного симпозиума.— М., 1989.— С. 78—84.
55. Веретенников А.В., Федорова А.И., Шевченко Р.Г. Адаптация древесных растений к стрессам и вопросы селекции // В кн.: Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Материалы международного симпозиума.— М., 1989.— С. 54—60.
56. Гринюк Ю.Г., Винтонив И.С. Некоторые биохимические и аллелопатические свойства форм явора Усть-Чернянской популяции // В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Тезисы докладов III Всесоюзной конференции.— Петрозаводск, 1989.— С. 164—166.
57. Дудич Я.І., Кришук Г.Т. Морфофізіологічні особливості росту півсїбових сїянців шпилькових.— Науковий вісник УкрДЛТУ, Львів. Збірник науково-технічних праць "Лісівницькі дослідження в Україні".— 1996, Вип. 5.— С. 95—104.
58. Зайка В.К. Селекційно-екологічні особливості формування півсїбових потомств сосни звичайної в умовах Львівського Розточчя // Автореф.... канд. с.-г. наук.— Львів, 1995.— 23 с.
59. Козубов Г.М., Кришук Г.Т. Динамика содержания зеленых пигментов в хвое деревьев сосны обыкновенной с различной энергией роста // В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Тезисы докладов Всесоюзной конференции. Ч. 1.— Красноярск, 1982.— С. 94.
60. Кришук Г.Т. Исследование спектральных свойств пигментов пластид сосны обыкновенной у деревьев разных селекционных категорий и их полусибового потомства // В сб.: Лесное хозяйство, лесная, бумажная и деревообрабатывающая промышленность.— К., Будівельник, 1988, вып. 19.— С. 16—19.
61. Кришук Г.Т. Физиолого-биохимические исследования деревьев сосны разных селекционных категорий // В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Тезисы докладов III Всесоюзной конференции.— Петрозаводск, 1989.— С. 175—176.
62. Кришук Г.Т. Морфофизиологические основы селекции древесных растений // Автореф. дис.... докт. биол. наук.— К., 1993.— 46 с.
63. Кришук Г.Т. Становлення, здобутки та перспективи розвитку кафедри лісівництва Українського державного лісотехнічного університету. Науковий вісник УкрДЛТУ, Львів. Збірник науково-технічних праць "Лісівницькі дослідження в Україні".— 1996, вип. 5.— С. 7—17.
64. Правдин Л.Ф., Щербина К.Г. Динамика содержания хлорофилла в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географического происхождения. Труды Ин-та леса и древесины АН СССР.— Красноярск, 1961, т. 1.— С. 90—98.
65. Рутковский И.В. Электрофизиологические методы в селекции древесных // В кн.: Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Материалы Международного симпозиума.— М., 1989.— С. 163—165.
66. Федорова А.И. Фитогормоны и рост дерева.— Новосибирск, Наука, 1982.— 249 с.
67. Андришкявичене И. Исследование взаимодействия "генотип—среда" на потомстве сосны различных лесотипологических форм.— Научные труды по лесному хозяйству Лит. НИИ лес. х-ва.— 1990, № 30.— С. 26—40.
68. Петров С.А. Рекомендации по использованию генетико-статистических методов в селекции лесных пород на продуктивность.— Воронеж, 1984.— 43 с.

69. Baker R.J. Tests for crossover genotype-environmental interactions // *Com. J. Plant Sci.*, 1988.— V. 68, No. 2.— P. 405—410.
70. Криницький Г.Т. Пігментний фонд пластид хвої сосни звичайної в умовах заходу України.— Зб. праць ін-ту технологічної кібернетики України.— Львів—Харків. Технологічна кібернетика, 1993, т. 4.— С. 111—128.
71. Криницький Г.Т., Гут Р.Т. Терпеноїди як фізіологічні тести спадкової основи хвойних. Препринт.— К., ІСДО, 1995.— 56 с.
72. Зайка В.К. Лісівничо-екологічні аспекти формування молодих півсібсових потомств сосни звичайної.— Науковий вісник УкрДЛТУ, Львів. Збірник науково-технічних праць "Лісівницькі дослідження в Україні".— 1996, вип. 5.— С. 104—112.
73. Дудыч Я.И. Особенности роста и накопления пигментов у полусибсовых семян сосны обыкновенной // В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Тезисы докладов III Всесоюзной конференции.— Петрозаводск, 1989.— С. 166—168.
74. Дудыч Я.И. Особенности роста полусибсовых семян хвойных // Автореф. дис.... канд. с.-х. наук.— Львов, 1991.— 20 с.
75. Дудич Я.И., Криницький Г.Т. Морфофізіологічні особливості росту півсібсових сіянців шпилькових.— Науковий вісник УкрДЛТУ, Львів. Збірник науково-технічних праць "Лісівницькі дослідження в Україні".— 1996, вип. 5.— С. 95—104.
76. Патлай І.М., Журова П.Т., Гайда Ю.І. Відбір і попередня оцінка кандидатів у сорти головних лісоутворюючих порід на Україні // *Лісівництво і агролісомеліорація*, 1992, вип. 85.— С. 7—11.
77. Патлай І.М., Молотков П.І. Методика сортовипробування лісових порід України.— 1997.— 40 с.
78. Патлай И.Н., Гайда Ю.И., Лось С.А., и др. Селекция и сортоиспытание дуба на Украине.— Сб. "Лесная наука на рубеже XXI века" Института леса НАН Беларуси, Гомель, 1997, вып. 46.— С. 199—202.