

ВІДТВОРЕННЯ ТА ПОКРАЩЕННЯ ЛІСОВИХ РЕСУРСІВ

УДК 630*165.61

Г.Т. КРИНИЦЬКИЙ¹

МЕТОДИЧНІ ОСНОВИ МОРФОФІЗІОЛОГІЧНОГО НАПРЯМКУ У ЛІСОВІЙ СЕЛЕКЦІЇ

На основі експериментальних досліджень і аналізу літературних даних представлено теоретичне обґрунтування методології нового морфофізіологічного напрямку у лісовій селекції. Описані методичні підходи до ідентифікації генотипів деревних рослин, запропонована шкала виявлення високопродуктивних дерев за фізіолого-біохімічними показниками, рекомендується три етапи відбору елітних дерев у лісових популяціях.

В останні роки для вирішення генетико-селекційних задач у лісових фітоценозах все частіше використовують морфофізіологічні підходи [2, 9, 15, 16, 23, 24, 29, 30, 32, 37, 38, 50, 53-56]. Морфофізіологічний напрямок у лісовій селекції спрямований на вивчення фізіолого-біохімічних аспектів життєдіяльності генотипів у конкретних умовах середовища і передбачає перехід від генетико-селекційних досліджень за схемою "генотип – нагромадження фітомаси" (або інша селекційна ознака) до комплексних досліджень "генотип – конкретні умови середовища – фізіолого-біохімічні процеси – нагромадження фітомаси" (або інша селекційна ознака). Така схема селекційного процесу дозволяє підвищити ефективність плюсової та популяційної селекції, прискорити селекційний процес у лісових фітоценозах, оптимізувати його окремі етапи.

Однак одним із першочергових у схемі досліджень морфофізіологічного напрямку є питання якими методами, з допомогою яких показників здійснювати спрямований відбір дерев, вивчати характер взаємодії у системі "генотип – середовище", проводити ідентифікацію генотипів з врахуванням механізмів їх реалізації у зовнішніх умовах? У принципі кожний фізіолого-біохімічний процес певною мірою відображає спадкову специфіку організму і її прояв у середовищі. Тим більше це характерно для комплексу метаболічних процесів. Останніми роками нагромаджено низку даних про генетичну обумовленість характеру обміну речовин і його стабільності протягом всього онтогенезу. Однак для практичного здійснення селекційного процесу необхідні конкретні, невеликої трудомісткості

і водночас ефективні у генетико-селекційному відношенні показники. Проведені нами дослідження і аналіз літератури показують, що ними можуть виступати фізіолого-біохімічні процеси, які лежать в основі продукційного процесу та інтегрально відображають загальний обмін речовин і рівень життєдіяльності рослинного організму як єдиного цілого, яке зумовлюється взаємодією трофічної, гормональної, електрофізіологічної і морфогенетичної систем регуляції.

Одним з таких процесів є біоелектрична активність деревних рослин. Дослідження показують, що біоелектричні потенціали (БЕП) можуть бути джерелом інформації про різноманітні біохімічні та біофізичні процеси, які відбуваються у живих тканинах, і виступають надійним, універсальним і точним критерієм протікання різних фізіологічних функцій [14, 22, 28]. Для практичного використання біоелектричних показників у селекційному процесі нами розроблений біоелектричний метод визначення рівня життєдіяльності деревних рослин, який дозволяє інтегрально оцінити характер взаємодії у системі "генотип – середовище" [31, 33].

Об'єктивним критерієм рівня життєдіяльності деревних рослин у конкретних умовах середовища є також імпеданс і поляризаційна ємність [33, 50, 51]. Їхня інформаційна цінність співставна з інформаційністю біоелектричних потенціалів. При цьому експресність вимірювань імпедансу і поляризаційної ємності є значно вища, ніж БЕП. Проте, на відміну від біопотенціалів, імпеданс і поляризаційна ємність менш чутливі до змін життєвості деревних рослин. Ці зміни вони відо-

¹ Григорій Томкович КРИНИЦЬКИЙ – дійсний член ЛАН України, доктор біологічних наук, професор, Український державний лісотехнічний університет, Україна, м. Львів. Тел. (380-322) 39-06-05. E-mail: lanu/forest.lviv.ua

бражають з деяким запізненням, після настання у клітинах під впливом несприятливих факторів уже стабільних структурно-функціональних зрушень. Вивчення імпедансу і поляризаційної ємності дає додаткову цінну інформацію про взаємодію у системі "генотип – середовище" і підвищує достовірність результатів досліджень, отриманих біоелектричним методом.

Для підвищення ефективності селекційних досліджень у системі "генотип – середовище" доцільно використовувати також нагромадження пігментів у листовому апараті. Дослідження показують, що пігментний комплекс дуже чутливо реагує на зміну екологічних умов і є чутливим фізіологічним критерієм життєдіяльності деревних рослин і їх реакції на дію зовнішніх факторів [11, 13, 20, 26, 39, 57]. Водночас він значною мірою відображає спадкові особливості рослин [12, 19, 40, 45, 47].

Важливими фізіологічними тестами в арсеналі морфологічного напрямку у лісовій селекції є фотосинтез, темнове дихання і фотодихання, які визначають продукційний процес. Встановлено, що ефективність роботи фотосинтетичного апарату у продуктивних рослин забезпечується вже на рівні первинних реакцій, пов'язаних з поглинанням квантів світла, міграцією енергії, мембранною організацією хлоропластів, взаємодією реактивних центрів фотосистем I і II та переносників електронного транспорту [10, 27, 60]. Критерієм відбору високопродуктивних особин можуть служити максимальні значення інтенсивності видимого та потенційного фотосинтезу на одиницю листової поверхні [1]. Однак, як показали проведені нами дослідження [34, 36] та аналіз літературних даних [53, 55], між інтенсивністю асиміляції CO₂ і продуктивністю рослин прямий зв'язок відсутній. Характер змін фотосинтезу, як правило, опосередковано відображає та інтегрує у собі всю складність метаболічних процесів, що відбуваються в організмі, їх співвідношення і взаємозв'язки. Кінцева результативність асиміляційної роботи рослин визначається також темновим диханням і фотодиханням, їх співвідношенням з фотосинтезом. За даними Л.А.Рязанцевої та ін. [53, 55], більш ефективним у селекційному відношенні є індекс фотосинтетичної активності (ІФА), який є відношенням фотосинтезу до суми темнового і світлового дихання. Цей показник характеризується стійким у часі достовірним кореляційним зв'язком з висотою і об'ємом дерев у популяціях, а також фітомасою сіянців. Максимальні значення ІФА хвої спостерігаються у період найбільш інтенсивного лінійного росту пагонів і поєднанні з максимальною активністю фітогормонів у листовому апараті. Високопродуктивні рослини, як правило, відзначаються у 1,5-2,0 рази більш високим індексом фотосинтетичної активності, ніж низькопродуктивні [55].

Для генетичної інтерпретації рослин у схемі морфологічних селекційних досліджень та ідентифікації фізіолого-біохімічних процесів за генотипом доцільно використовувати апробовані у світовій практиці молекулярно-генетичні маркери (МГМ) – терпени, ізоферменти, унікальні фрагменти і послідовності ДНК [2, 15, 17, 37, 52, 58, 59]. З допомогою цих генетико-біохімічних показників у даний час вирішується багато питань внутрішньовидової диференціації дере-

вних рослин. Однак слід відзначити, що молекулярно-генетичні маркери виступають, перш за все, як маркери генотипів і "працюють" на рівні молекулярних структур. На відміну від кількісних фізіолого-біохімічних показників вони не відображають специфіки всієї рослини як відкритої динамічної системи, яка постійно обмінюється із зовнішнім середовищем речовиною і енергією. З огляду на свою молекулярну структурно-функціональну визначеність і "замкнутість" молекулярно-генетичні маркери не інтегрують у собі численних життєвих процесів і регуляцій, що відбуваються на рівні організму, його взаємозв'язків з біотичними і абіотичними факторами, не відображають механізмів реалізації генотипів у різних екологічних умовах і не можуть характеризувати взаємодію у системі "генотип–середовище", загальний рівень життєдіяльності рослини, а значить і кінцевий результат продукційного процесу. Отже, МГМ не можуть замінити полігенні кількісні показники, які характеризують організм як єдине ціле. У селекційній практиці необхідні різні типи маркерів: морфолого-анатомічні, фізіолого-біохімічні і молекулярно-генетичні. Вони органічно доповнюють один одного і взаємно підвищують ефективність селекційного процесу. Використання комплексу показників різного рівня особливо важливо у селекції деревних рослин, які відрізняються тривалим онтогенезом.

Таким чином, у систему генетико-селекційних тестів морфологічного напрямку у лісовій селекції доцільно включити:

- 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, вміст пігментів;
- молекулярно-генетичні критерії: терпени, ізоферменти, ДНК та інші.

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

Зазначені морфометричні і фізіолого-біохімічні показники успадковуються як полігенні ознаки [21]. Притому ступінь їх успадкування значною мірою залежить від виду рослини. Для трав'янистих рослин він, як правило, високий. Так, для інтенсивності фотосинтезу у райграса при світловому насиченні були отримані коефіцієнти успадкування: у широкому значенні $H^2=0,93$ і у вузькому $h^2=0,30$, у вівсяниці тростяноквидної – $H^2=0,57-0,83$ і $h^2=0,22-0,44$, у кукурудзи – $h^2=0,58$ [7]. Успадкування вмісту хлорофілів у контрастних форм пшениці описується значеннями H^2 , які дорівнюють 0,84 і 0,93, у райграса – 0,97 [7]. Такі ознаки у трав'янистих рослин, як висота стебла, кількість зерен у колосі, маса 1000 зерен характеризуються коефіцієнтами успадкування у вузькому значенні 0,64-0,72 [6]. Високий ступінь успадкування росту і фотосинтетичних ознак властивий північноамериканським деревним породам [41,61]. Водночас для наших лісоутворюючих порід виявлені низькі коефіцієнти успадкування показників росту і продуктивності [41]. Анало-

гічні дані отримані і у проведених нами дослідженнях. Коефіцієнти успадкування у вузькому значенні висоти і діаметра у дерев сосни звичайної, сосни кедрової європейської, модрина європейської не перевищували 0,2 і відзначалися значними коливаннями залежно від популяції, репродукції і віку потомства (табл. 1, 2).

Таблиця 1

Коефіцієнт успадкування морфологічних ознак у дерев сосни звичайної, h^2

Ознаки	Величина коефіцієнта успадкування
Висота, м	0,05-0,13
Показники хвої:	
довжина, мм	0,36-0,51
площа поперечного перерізу, мм ²	0,02-0,09
поверхня, мм ²	0,11-0,13
кількість смоляних каналів, шт.	0,002-0,024
кількість продихів на 1 мм ² , шт.	0,28
Біопотенціали кореневої шийки, мВ	0,53
Вміст хлорофілів, мг/г абс. сухої маси:	
а	0,18-0,49
в	0,05-0,25
а+в	0,19-0,38
Вміст каротиноїдів, мг/г абс. сухої маси	0,08-0,47
Інтенсивність потенційного фотосинтезу, мг CO ₂ /г абс. сухої маси	0,30
Вміст терпенів, %	
α-пінен	0,23
лімонен+β-феландрен	0,50
лонгіфолен	0,18
β-пінен	*
Δ ³ -карен	*

Примітка: * – отримані недостовірні величини

Таким чином, адитивна компонента у загальній фенотипічній мінливості біометричних показників дерев у лісових популяціях становить невелику частку. До того ж, адитивність дії генів у них і у насінневному потомстві маскується низкою ефектів: материнських, екологічних, онтогенетичних, модифікаційних. У зв'язку з цим спрямований відбір високопродуктивних деревних рослин з адитивним генетичним ефектом, що стійко успадковується у потомстві, за прямими ознаками продуктивності є неефективним.

Таблиця 2

Зміна коефіцієнта успадкування (h^2) висоти у дерев сосни звичайної у зв'язку з віком потомств

Потомство	Вік потомства, років				
	3	5	7	8	9
Буської популяції сосни звичайної:					
урожаю 1981 р.	0,005	0,036	0,090	–	0,133
урожаю 1982 р.	0,004	0,023	0,051	0,081	–
урожаю 1983 р.	0,002	0,015	0,062	–	–
Страдчівської популяції сосни звичайної:					
урожаю 1983 р.	0,001	0,038	0,073	–	–

Більшою мірою у наших деревних рослин успадковуються фізіолого-біохімічні показники (табл. 1). Так, для вмісту хлорофілів отримані коефіцієнти успадкування у вузькому значенні досягають 0,38-0,49, для каротиноїдів – 0,47, інтенсивності фотосинтезу – 0,30. Високим ступенем успадкування відзначаються деякі монотерпени, зокрема, лімонен+β-феландрен

($h^2=0,50$). Аналогічні дані отримані також А.Е. Squil-lace [62], І.І.Бауманісом та ін. [5]. Варто відзначити, що високою адитивною обумовленістю і відповідно високими значеннями коефіцієнта успадкування ($h^2=0,53$) характеризується рівень біоелектричної активності дерев, яка комплексно відображає інтенсивність метаболічних процесів.

Однак для підвищення результативності селекційного процесу у лісостанах, поряд з вибором дійової системи морфологічних і молекулярно-генетичних показників, **необхідні і нові методичні підходи до їх використання**. Всі морфологічні ознаки і фізіолого-біохімічні процеси дуже лабільні. Зумовлювані ендогенними регуляторними системами, вони зазнають значного впливу екзогенних факторів. Під впливом останніх їх прояв часто має суперечливий неоднозначний характер. Рівень морфологічних процесів залежить від фенологічної фази рослини, етапу онтогенезу, градієнта сексуалізації тканин тощо. Тому одноразові дослідження або усереднені за вегетаційний період дані можуть призвести до помилкових висновків. *Для одержання коректних результатів необхідні багаторазові виміри, приурочені до основних фенологічних фаз і диференціація досліджень за етапами онтогенезу.*

Крім цього, значне підвищення ефективності селекційної роботи може бути досягнуте при проведенні, поряд із статичними вимірами, досліджень динаміки фізіолого-біохімічних процесів. *Необхідний перехід від статичної системи показників до статико-динамічної, в якій фізіолого-біохімічні параметри, як маркери, набувають значно більшої селекційної цінності.*

Експериментальний матеріал, нагромаджений нами щодо індивідуальної мінливості дерев, свідчить про те, що у популяціях чітко і стабільно виділяються групи деревних рослин, подібні за характером змін у часі цілого комплексу фізіолого-біохімічних процесів [34, 36, 37]. Висока поєднаність динаміки метаболічних процесів спостерігається також у низки материнських дерев і їх півсібсових потомств. У зв'язку з цим нами для вирішення різних генетико-селекційних завдань *пропонується новий показник – ступінь поєднаності, скорельованості змін (динаміки) фізіолого-біохімічних процесів у часі у досліджуваних об'єктів*. Основним процесом, за яким слід виявляти ступінь поєднаності, є біоелектрична активність, яка виступає інтегральним показником метаболізму рослин. Важливе значення у цьому зв'язку має і динаміка інтенсивності фотосинтезу, який опосередковано інтегрує у собі взаємодію і взаємовплив різних ендогенних і екзогенних процесів. Високою інформативністю про характер обміну речовин у рослин характеризується також поєднаність змін у часі інтенсивності дихання, яке є центральною ланкою метаболізму, а також сезонного вмісту у листовому апараті хлорофілів і основних монотерпенів – α-пінена, β-пінена, Δ³-карена і лімонена+β-феландрена.

Пропонований критерій може ефективно використовуватися для вирішення різних селекційних завдань:

- вивчення генофонду популяцій;
- ідентифікації генотипів;
- паспортизації клонів на лісонасінневих плантаціях;

- вивчення взаємодії у системі "генотип – середовище";
- визначення ступеня успадкування потомством метаболізму материнських дерев;
- дослідження ценотичних взаємовідносин між генотипами при змиканні крон у культурах і зімкнутих насадженнях;
- виявлення дерев, стійких до впливу несприятливих біотичних і абіотичних факторів;
- вивчення антропогенного впливу на генетичну структуру насаджень;
- виявлення генетико-селекційних відмінностей між варіантами у географічних та еколого-популяційних культурах;
- підбору батьківських пар для гібридизаційних схрещувань і отримання гетерозисного ефекту.

Використання показника поєднаності змін фізіолого-біохімічних показників буде сприяти і вирішенню проблеми скорочення термінів селекційного процесу у лісі, оскільки стабілізація характеру метаболізму проходить вже на перших етапах онтогенезу рослин.

Ступінь поєднаності процесів слід встановлювати на основі кореляційного аналізу. При коефіцієнті кореляції до 0,7 поєднаність змін фізіолого-біохімічних процесів у часі є слабкою, від 0,7 до 0,9 – середньою, від 0,9 і більше – сильною.

Таким чином, генетико-селекційний аналіз морфофізіологічних тестів (морфологічних, анатомічних, фізіолого-біохімічних і молекулярно-генетичних) необхідно проводити за абсолютними величинами їх прояву, відносними показниками (у вигляді відношень, відсотків тощо), характером динаміки і скорельованістю змін у часі. Однак варто зазначити, що генетико-селекційна цінність динамічних фізіолого-біохімічних критеріїв визначається основним чином не амплітудою коливань, а характером їх змін у часі. При такому підході висока лабільність ознак не має суттєвого значення. Більше того, при використанні для аналізу показника скорельованості (поєднаності) змін спостерігається така закономірність: чим вища варіабельність процесу (ознаки), тим вища точність селекційної інтерпретації отриманих результатів. Для селекційної оцінки доцільно використовувати як динаміку фізіолого-біохімічних показників деревних рослин у природних умовах зростання, так і розгорнуту у часі фізіологічну (біоелектричну, фотосинтетичну та ін.) реакцію їх на вплив різними тестами. Для підвищення достовірності отримуваних результатів бажано проведення досліджень також у кліматокамерах на зрізаних гілках і молодих рослинах, зростаючих у вегетаційних посудинах.

Особливої актуальності у рамках морфофізіологічного напрямку у лісовій селекції набуває питання про спрямований відбір дерев, який є основою селекційного процесу. Як відомо, відбір кращих форм дерев базується на принципах масового та індивідуального відбору. Прямий масовий відбір відзначається відносною простотою і порівняно невеликою трудомісткістю. Водночас його результативність при селекції дерев на продуктивність оцінюється у літературі неоднозначно: для одних порід він виявився ефективним, для інших – помітний ефект не був отриманий [44]. Суперечливість літературних даних пояснюється тим, що

результати масового відбору залежать від величини генетичної варіанси у загальній фенотипічній мінливості дерев виду або популяції і співвідношення у ній ефектів адитивності, домінування та епістазу. Зростання селекційного ефекту у ряді поколінь забезпечує адитивна компонента, тобто поступове збільшення її частки у генетичній мінливості. Оскільки для наших лісоутворюючих порід коефіцієнт адитивного успадкування (h^2) біометричних показників характеризується низькими значеннями, то окремі вчені вважають масовий відбір за ознаками продуктивності неефективним і безперспективним [4]. Дійсно, при обмеженому прояві адитивної дії генів відбір не забезпечує потрібного зростання селекційного ефекту. Більше того, у кожному новому поколінні при масовому відборі набутий адитивний ефект може бути втрачений. Однак масовий відбір може дати добрі результати протягом одного покоління. Про це свідчить проведений нами аналіз частки загальної генетичної варіанси у фенотипічній мінливості біометричних показників дерев сосни звичайної. Як показали дослідження, коефіцієнт успадкування у широкому значенні (H^2) висоти дерев становить 0.711, приросту по висоті – 0.967 і діаметра – 0.443. При такому високому значенні H^2 селекційний ефект в одному поколінні під час масового відбору забезпечується як за рахунок взаємодії генів адитивності, так і генів домінування й епістазу. У зв'язку з цим, а також враховуючи тривалість онтогенезу деревних рослин, масовий відбір, поряд з індивідуальним, може широко використовуватися у лісовому господарстві. До того ж він легко реалізується у лісівничу практику і не знижує генетичного різноманіття та біологічної стійкості популяцій.

Морфофізіологічний напрямок передбачає широке використання як масового, так і індивідуального відборів деревних рослин. Їх треба проводити у всіх вікових групах: у розсаднику при інвентаризації сіянців і сортуванні садивного матеріалу, у молодих культурах при проведенні доглядових рубань, у середньовікових, пристигаючих і стиглих насадженнях. При цьому особливу увагу необхідно звертати на початковий період у житті дерев, який є стартовим і багато у чому визначає кількісні і якісні характеристики проходження всіх наступних етапів розвитку. Проведення масового селекційного відбору у молодому віці виправдано також тим, що стабілізація характеру метаболізму у деревних рослин відбувається вже на перших етапах онтогенезу. На початкових етапах розвитку визначаються і механізми реалізації генотипу у конкретних умовах середовища, а також особливості взаємодії у системі "генотип – середовище". До того ж, основні фізіолого-біохімічні процеси у дерев (фотосинтез, біоелектрична активність, вміст хлорофілів і деяких мономерів) визначаються високим успадкуванням завдяки адитивній взаємодії генів (табл. 1). Варто також зауважити, що при відборі дерев у пристигаючих і стиглих насадженнях у лісогосподарській обіг з часом включається тільки адитивний ефект. Селекція молодих рослин дозволяє вже у створених насадженнях використовувати гетерозисний ефект, викликаний взаємодією генів як адитивності, так і домінування та епістазу.

У межах морфофізіологічного напрямку у лісовій селекції доцільно розрізняти три етапи відбору (або три типи відбору) – первинний, вторинний і третинний. На першому етапі рекомендується відбирати дві категорії дерев – високопродуктивні і низькопродуктивні. Відбір високопродуктивних рослин на цьому етапі проводиться за морфологічними показниками. Критеріями підвищеної енергії росту можуть бути більш високі лінійні і радіальні прирости, більша маса, розміри та інтенсивність росту хвої, більша кількість продихів на її поверхні, збільшені темпи і терміни росту пагонів, величина бруньок, кількість сім'ядолей у сходів, характер галузження та інші параметри, широко описані у літературі [3, 8, 18, 25, 42, 43, 46, 48, 49].

Однак, як показали дослідження, основними показниками при відборі *молодих деревних рослин* є висота та приріст за висотою, які характеризуються високим коефіцієнтом успадкування у широкому значенні, а також *величина верхівкової бруньки*. До високопродуктивних належать дерева висотою на 25 % і більше вище середньої висоти, з високим (вище середнього) стабільним приростом за висотою і крупною верхівковою брунькою.

В середньовікових, пристигаючих і стиглих насадженнях у категорію високопродуктивних рекомендується відносити здорові дерева з прямим, повнодеревним, добре очищеним від сучків стовбуром, високопіднятою, розвинутою кроною, нормальним плодоношенням і висотою не нижче середньої висоти одновікового насадження.

При проведенні поглиблених селекційних робіт (виявленні та атестації плюсових дерев, створенні лісонасінневих комплексів, плантацій другого і третього порядку тощо) рекомендується додатково здійснювати вторинний відбір. При цьому відборі високопродуктивних дерев, виділені на першому етапі за морфологічними показниками, піддаються перевірці на плюсовість генотипу і підвищений рівень життєдіяльності за фізіолого-біохімічними і молекулярно-генетичними показниками. Як критерії високої енергії росту деревних рослин можна використовувати біоелектричні потенціали, імпеданс, поляризаційну ємність, індекс фотосинтетичної активності, ідентичність терпенових хроматограм, ступінь скорельованості (поєднаності) змін біопотенціалів, інтенсивності фотосинтезу і дихання, вміст хлорофілів і терпенів у дослідних і елітних дерев, високу ідентичність ізоферментних спектрів, кількість хлорофілів і терпенів. На основі проведених нами досліджень розроблена спеціальна шкала для відбору високопродуктивних дерев за фізіолого-біохімічними показниками (табл. 3).

Третій етап відбору передбачає перевірку на високу продуктивність плюсових дерев, відібраних на другому етапі у середньовікових, пристигаючих і стиглих насадженнях, по потомству. Термін перевірки – 7-10 років, залежно від здатності порід проявляти на початкових етапах онтогенезу високий або низький темп росту. Перевірці необхідно проводити на вирівняному агрофоні в оптимальних умовах, що дозволить у більш короткі терміни і з підвищеною точністю визначити спадкові задатки потомства і материнських дерев. До дерев з високою енергією росту треба відне-

сти ті дерева, у яких потомство суттєво (за критерієм Стьюдента або Фішера) перевищує контроль – загальнопопуляційний зразок за висотою, приростом у висоту та величиною БЕП, що відводяться з точок "коренева шийка – верхина рослини".

Таблиця 3

Шкала виявлення високопродуктивних дерев за фізіолого-біохімічними показниками на другому етапі відбору

№ п/п	Показники*	Особливості високопродуктивних дерев
1	Поєднаність змін біоелектричних потенціалів	Коефіцієнт кореляції змін БЕП у дослідних і елітних дерев $\geq 0,9$
2	Поєднаність змін інтенсивності фотосинтезу і дихання, вмісту хлорофілів і монотерпенів: α -пінену, β -пінену, Δ^3 -карену і лімонену+ β -феландрену	Коефіцієнт кореляції змін вказаних показників у дослідних і елітних дерев $\geq 0,9$
3	Ідентичність ізоферментних спектрів	Висока ідентичність ізоферментних спектрів у дослідних і елітних дерев, яка визначається коефіцієнтом кореляції $\geq 0,9$
4	Ідентичність терпенових хроматограм	Коефіцієнт кореляції між дослідними і елітними деревами за габітусом хроматограм $\geq 0,8$
5	Індекс фотосинтетичної активності	Величина ІФА суттєво (за критерієм Фішера) вища від середньопопуляційного значення
6	Імпеданс	Величина імпеданса суттєво (за критерієм Фішера) нижча від середньопопуляційного значення
7	Поляризаційна ємність	Величина ПЄ суттєво (за критерієм Фішера) вища від середньопопуляційного значення
8	Вміст хлорофілів (тільки для молодих дерев)	Вміст хлорофілів суттєво (за критерієм Фішера) вищий від середньопопуляційного значення
9	Величина і характер динаміки біоелектричних потенціалів (тільки для молодих дерев)	Величина БЕП суттєво (за критерієм Фішера) вища від середньопопуляційного значення. Денна динаміка БЕП відзначається значною крутизною фаз підйому і спаду та наявністю плато. Максимум БЕП приурочений до середини дня
10	Вміст терпенів (тільки для середньовікових, пристигаючих та стиглих дерев)	Підвищена кількість α -пінену, лонгіфолену, каріофілену та знижена – трициклену, муролену, δ - γ -кадінену порівняно із середньопопуляційними даними

Примітка: * – залежно від завдання при відборі високопродуктивних дерев можуть бути використані всі показники або окремі з них. У першу чергу рекомендується використовувати показники 1, 3, 4, 5, 7, 10.

У зв'язку з акцентуванням уваги у морфофізіологічному напрямку на проведення селекційних робіт з молодими деревами, особливе значення набуває вирішення проблеми ранньої діагностики, під якою розуміють передбачення на ранніх етапах онтогенезу майбутніх властивостей деревних порід. По суті, це завдання реалізується у рамках вище описаних етапів відбору (див. перший і другий етап). Пропоновані прийоми і критерії відбору дозволяють у молодому віці відібрати у системі "генотип – середовище" значну кількість пер-

спективних дерев із спадково закріпленою високою енергією росту, зумовленою взаємодією генів адитивності, домінування та епістазу.

Ідентифікацію деревних рослин при вивченні генетичної структури популяцій і лісонасінневих плантацій, підбір батьківських пар для гібридизації та проведення інших селекційних заходів необхідно проводити за рівнем скорельованості (поєднання) змін біоелектричних потенціалів, інтенсивності фотосинтезу і дихання, вмісту хлорофілів і терпенів, ступенем ідентичності терпенових хроматограм та ізоферментних спектрів. Умови досліджень наведені у табл. 3.

Велике значення для удосконалення методів морфофізіологічного напрямку у лісовій селекції має підвищення точності досліджень, особливо при проведенні польових робіт. Підвищення точності досліджень у декілька разів (тим більше – на порядок) дозволило б отримати нові дані щодо проходження життєвих процесів, виявити нові закономірності у функціонуванні рослин, забезпечити стабільність отримуваних експериментальних матеріалів, якісно новий рівень теоретичних узагальнень і розроблення практичних рекомендацій.

ЛІТЕРАТУРА

1. Абдулаев Х.А., Красичкова Г.В., Насыров Ю.С. Селекция по физиологическим тестам на фотосинтетическую продуктивность// Фотосинтез и продукционный процесс. – М.: Наука, 1988. – С. 258-262.
2. Алтухов Ю.П., Крутовский К.В., Духарев В.А. и др. Биохимическая генетика популяций лесных древесных растений// Лесная генетика, селекция древесных растений/ Матер. Междунар. симпозиума. – М., 1989. – С. 16-24.
3. Альбенский А.В. Селекция древесных пород и семеноводство. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1959. – 304 с.
4. Бадам Л., Медников Ф.А. О химическом составе смолистых веществ, полученных при опитной подпочке хвойных пород, произрастающих у лесах Монгольской Народной Республики// Научные труды Ленинградской лесотехн. академии. – Л.: ЛГА, 1972. – Вып. 152. – С. 27-34.
5. Бауманис И.И., Роне В.М., Виргелис Я.Я. Генетическая характеристика монотерпенов хвои в популяциях сосны обыкновенной// Отбор лесных древесных. – Рига: Зинатне, 1978. – С. 83-94.
6. Бриггс Ф., Ноулз П. Научные основы селекции растений. – М.: Колос, 1972. – 102 с.
7. Быков О.Д., Зеленский М.И. О возможности селекционного улучшения фотосинтетических признаков сельскохозяйственных растений// Физиология фотосинтеза. – М.: Наука, 1982. – С. 294-310.
8. Вересин М.М., Ефимов Ю.П., Арефьев Ю.Ф. Справочник по лесному селекционному семеноводству. – М.: Агропромиздат. – 1985. – 245 с.
9. Веретенников А.В., Федорова А.И., Шверножук Р.Г. Адаптация древесных растений к стрессам и вопросы селекции// Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений/ Матер. Междунар. симпозиума. – М., 1989. – С. 54-60.
10. Володарский Н.И., Быстрых Е.Е., Николаева Е.К. О реакции фотовосстановления НАДФ в онтогенезе пшеницы в связи с продуктивностью// Физиология растений. – 1979. – Т. 26, вып. I. – С. 35-39.
11. Генко Н.В. Растения в техногенной среде: структура и функция ассимиляционного аппарата. – Минск: Наука и техника, 1989. – 208 с.
12. Герушинский З.Ю., Криницкий Г.Т., Гут Р.Т., Божок А.А. Географические культуры сосны обыкновенной на Львовском Ростоцье. – Львов, 1983. – 47 с.
13. Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. – Новосибирск: Наука, 1982. – 255 с.
14. Гунар И.И. Регуляторная система растений// Тезисы докладов на юбилейной научной конференции ТСХА. – М., 1965. – С.6-10.
15. Гут Р.Т., Криницкий Г.Т. Химический состав монотерпенов как показатель географической изменчивости сосны обыкновенной// Лесной журнал. – 1989. – № 3. – С. 85-88.
16. Дудыч Я.И. Особенности роста и накопления пигментов у полусибирских сеянцев сосны обыкновенной// Проблемы физиологии и биохимии древесных растений/ Тез. докл. III Всесоюз. конф. – Петрозаводск, 1989. – С. 166-168.
17. Духарев В.А., Котов М.М. Генетический полиформизм белков сосны обыкновенной с разной степенью засухоустойчивости// Лесоведение. – 1985. – № 4. – С. 53-59.
18. Егоров М.Н. О связи морфологических признаков сосны обыкновенной с ее продуктивностью// Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве/ Тез. докл. Всесоюз. н-техн. совещания. – М., 1988. – С. 79-80.
19. Журова П.Т., Патлай И.Н. О динамике содержания хлорофилла в хвое сосны различного географического происхождения в пристепных борах// Лесоводство и агролесомелиорация. – К.: Урожай, 1983. – С. 25-28.
20. Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растения. – К.: Наук. думка, 1978. – 247 с.
21. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. – М.: Высшая школа, 1989. – 591 с.
22. Коган А.Б. Электрофизиология. – М.: Высшая школа, 1969. – 368 с.
23. Козубов Г.М., Криницкий Г.Т. Динамика содержания зеленых пигментов в хвое деревьев сосны обыкновенной с различной энергией роста// Проблемы физиологии и биохимии древесных растений/ Тез. докл. Всесоюз. конференции. – Красноярск, 1982. – Ч. I. – С. 94.
24. Козубов Г.М., Воробьев В.Н., Воробьева Н.Д. и др. Морфо-физиологические аспекты репродуктивной деятельности хвойных растений// Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений/ Матер. Междунар. симпозиума. – М., 1989. – С. 68-74.
25. Коновалов Н.А. Опыт селекционного отбора деревьев при проведении рубок ухода за лесом// Леса Урала и хозяйство у них. – Свердловск, 1978. – Вып. 10. – С. 82-88.
26. Коновалов В.Н. Сезонная динамика содержания пластидных пигментов в хвое ели в связи с внесением минеральных удобрений// Журнал общей биологии. – 1988. – Т. 49, № 5. – С. 611-617.
27. Красичкова Г.В., Аосева Л.М., Гиллер Ю.Е. и др. Функциональная активность хлоропластов листьев у некоторых высокопродуктивных форм тритикале// Сельскохозяйственная биология. – 1983. – Т. 18, № 11. – С. 41-43.
28. Криницкий Г.Т. Исследование связи метаболических электропотенциалов с жизненностью подростка древесных растений: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03/ Львов. лесотех. ин-т. – Львов, 1976. – 36 с.
29. Криницкий Г.Т. Исследование спектральных свойств пигментов пластид хвои сосны обыкновенной у деревьев разных селекционных категорий и их полусибирского потомства// Лесное хозяйство, лесная, бумажная и деревообрабатывающая промышленность. – К.: Будівельник, 1988. – Вып. 19. – С. 16-19.
30. Криницкий Г.Т. Физиолого-биохимические исследования деревьев сосны разных селекционных категорий// Проблемы физиологии и биохимии древесных растений/ Тез. докл. III Всесоюз. конференции. – Петрозаводск, 1989. – С. 175-176.
31. Криницкий Г.Т. Биоэлектрический метод определения жизненности древесных растений на начальных этапах онтогенеза: Препринт/ Научно-производственное объединение космических исследований, № 85. – Баку, 1990. – 61 с.
32. Криницкий Г.Т. Об использовании морфофизиологических показателей в качестве маркеров высокой наследственно закрепленной энергии роста деревьев// Материалы 40-й научно-технической конференции Львовского лесотехнического инсти-

тута (лесохозяйственная секция). – Львов, 1991. – С. 78-82. – Деп. в ВНИИЦ лесресурс, № 862-лх 91.

33. Криницький Г.Т. Про методику використання електрофізіологічних показників для визначення життєздатності рослин// Лісове господарство, лісова, паперова і деревообробна промисловість. – Львів: Світ. – 1992. – С. 3-10.

34. Криницький Г.Т. Морфологічні основи селекції деревних рослин: Автореф. дис... д-ра біолог. наук: 06.03.01/ Український державний аграрний університет. – К., 1993. – 46 с.

35. Криницький Г.Т. Теоретичні аспекти розвитку морфологічного напрямку у лісовій селекції// Лісівничі дослідження в Україні/ Науковий вісник. – Львів: УкрДЛТУ, 1999, – Вип. 9.10. – С. 6-12.

36. Криницький Г.Т. Дослідження кореляційного зв'язку між фотосинтетичною активністю і продуктивністю дерев сосни звичайної// Лісівництво/ Наук. вісник Національного аграрного університету. – К.: НАУ, 2001. – Вип. 39. – С.87-97.

37. Криницький Г.Т., Гут Р.Т. Терпеноїди як фізіологічні тести спадкової основи хвойних: Препринт/ Інститут системних досліджень освіти. – К., 1995. – 56 с.

38. Криницький Г.Т., Козубов Г.М., Горошко М.П. Морфологічні дослідження сосни обыкновенной в зв'язку з селекцією на інтенсивність росту// Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений/ Матер. Междунар. симпозиума. – М., 1989. – С. 158-160.

39. Лебедева Т.С., Сытник К.М. Пигменты растительно-го мира. – К.: Наук. думка, 1986. – 88 с.

40. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1973. – 284 с.

41. Молотков П.И., Патлай И.Н. Стратегия селекции и семеноводства сосны обыкновенной// Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений/ Матер. Междунар. симпозиума (дополнительный выпуск). – М., 1990. – С. 9-16.

42. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И. и др. Селекция лесных пород. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 224 с.

43. Орленко Е.Г. Методы ранней диагностики при оценке наследственных свойств деревьев (обзор). – М.: ЦБНТИ лесхоз, 1971. – 46 с.

44. Петров С.А., Патлай И.Н., Сахаров В.И., Шутяев А.М. Методы лесной селекции, их генетическое обоснование и эффективность// Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений/ Матер. Междунар. симпозиума. – М., 1989. – С. 29-36.

45. Поджарова З.С. Содержание хлорофилла и растворимых углеводов в хвое сосны обыкновенной разного географического происхождения// Лесная наука и практика. – Минск, 1973. – Вип. 23. – С. 43-48.

46. Попов В.Я., Жариков В.М. Число семян – селективный признак// Лесоводство, лесные культуры и почвоведение/ Межвузовский сб. научн. трудов. – Брянск, 1978. – Вип. 7. – С. 121-126.

47. 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. I. – С. 90-98.

48. Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. – М.: Изд-во сельхоз. л-ры, 1962. – 268 с.

49. Роне В.М. Генетический анализ природных популяций// Отбор лесных древесных растений. – Рига: Зинатне, 1978. – С. 5-68.

50. Рутковский И.В. Электрофизиологические методы у селекции древесных// Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений/ Матер. Междунар. симпозиума. – М., 1989. – С. 163-165.

51. Рутковский И.В., Кишенков Ф.В. Применение электрофизиологических методов в лесовыращивании. – М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1980. – Вип. 3. – 42 с.

52. Рысков А.П. Генная "дактилоскопия"// Наука и жизнь. – 1988. – № 8. – С. 18-21.

53. Рязанцева Л.А., Федченко А.И. Роль фотосинтеза и дыхания в проявлении разной интенсивности роста сосны веймутовой и видов лиственницы// Проблемы физиологии и биохимии древесных растений/ Тез. Докл. III Всесоюзн. конференции. – Петрозаводск, 1989. – С. 189-190.

54. Самсонова А.Е., Исаков Ю.Н., Петров С.А. и др. Использование биохимических методов для изучения структуры популяции древесных растений// Современные методы лесной генетики и селекции. – Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1984. – С. 23-33.

55. Судачкова Н.Е., Антонова Г.Ф., Рязанцева Л.А. Физиологические аспекты селекции древесных растений на продуктивность и интенсивность ксилогенеза// Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений/ Матер. Междунар. симпозиума. – М., 1989. – С. 78-84.

56. Федорова А.И. Фитогормоны и рост дерева. – Новосибирск: Наука, 1982. – 249 с.

57. Ходасевич Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных. – Минск: Наука и техника, 1982. – 200 с.

58. Чернодубов А.И., Дерюжкин Р.И., Колесникова Р.Д. Наследование состава эфирного масла из хвои сосны обыкновенной// Лесной журнал. – 1984. – № 2. – С. 101-103.

59. Чудный А.В. О размещении деревьев в популяциях сосны обыкновенной// Лесоведение. – 1976. – № 5. – С. 63-68.

60. Якубова М.М., Кононенко Л.А., Юлдашев Х.Ю. Регуляция фотосинтетической продуктивности на уровне первичных реакций фотосинтеза// Связь метаболизма углерода и азота при фотосинтезе/ Тез. Докл. Всесоюзн. симпозиума. – Пушкино, 1985. – С. 86.

61. Campbell R.K., Rediske J.N. Genetic variability of photosynthetic efficiency and dry matter accumulation in seedling Douglass-fir// Silvae Genet. – 1966. – № 15. – P. 65-72.

62. Squillace A.E. Inheritance of monoterpene composition in cortical oleoresin in slash pine// Forest Sci. – 1971. – V. 17, № 3. – P. 381-387.

H. Krynytskyu

METHODOLOGICAL FUNDAMENTALS OF MORPHOPHYSIOLOGICAL APPROACH IN FOREST SELECTION

On the basis of experimental investigations and literature data analysis is presented the theoretical substantiation of methodology of new morphophysiological approach in forest selection. There are described methodological approaches for genotype of wood plants identification, the scale for identification trees with high productivity by physico-biochemical indexes is proposed, three phases for selection elite trees in forest populations are recommended.