

ЕКОЛОГІЧНА МОДЕЛЬ «ГЕНОТИП — СЕРЕДОВИЩЕ» ОЦІНЮВАННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ ТА СТІЙКОСТІ ОСНОВНИХ ЛІСОУТВОРЮЮЧИХ ПОРІД В УКРАЇНІ

О.І. Фурдичко

академік НААН

доктор економічних наук, професор

Інститут агроекології і природокористування НААН

(Україна, м. Київ; e-mail: agroecologynaan@gmail.com)

І.С. Нейко

кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник

Державне підприємство «Вінницька лісова науково-дослідна станція»

(Україна, м. Вінниця; e-mail: ihor_neyko@ukr.net)

Досліджено питання взаємодії «генотип — середовище» за індивідуального та популяційного добору основних лісотвірних порід. Розглянуто основні засади розвитку лісової генетики, селекції та інтродукції в Україні під час вивчення перспективи використання екологічної моделі. Незважаючи на значні напрацювання щодо добору, виділення та випробування потомства на індивідуальному та популяційному рівнях, аспекти взаємовпливу із середовищем досі не досліджено. Вивчення пісібсового та сібсового потомства, а також отриманих сортів та гібридів, здійснювалося винятково в аспекті продуктивності за однотипних лісорослинних умов, а питання реагування та взаємодії із середовищем взагалі не вивчалось. В умовах глобального потепління, зміни ґрунтово-гідрологічних умов виникає необхідність у застосуванні сучасних методів оцінювання реагування генотипів на зміни середовища. У статті наведено основні підходи до оцінювання взаємодії «генотип (сорт) — середовище» з метою впровадження ефективних механізмів з підвищення якості селекційного добору. Розглянуто параметричні та непараметричні моделі оцінки, що базуються на відомих розробках зарубіжних учених (Eberhart and Russel, 1966; Tai, 1971; Shukla, 1972; Hanson, 1988; Nassar and Nijhn, 1987; Fox, 1990; Kang, 1991). Наведено інтерпретацію результатів, розрахованих за вказаними показниками. У роботі наголошено, що перелічені моделі мають як позитивні характеристики, так і недоліки. Тому для оцінювання взаємодії «генотип — середовище» доцільно використовувати кілька моделей, що дає можливість із високою достовірністю виявити найбільш продуктивні, стійкі та адаптовані. Особливо актуальною є екологічна модель за глобальних кліматичних змін, мінливості ґрунтово-гідрологічних характеристик та антропогенного впливу на компоненти середовища.

Ключові слова: екологічна модель, умови середовища, основні лісоутворювальні породи, лісова селекція, півсібси, сібси, сорти, взаємодія «сорт — середовище», екологічна пластичність.

Постановка проблеми. Лісові генетичні ресурси є важливим джерелом збереження біорізноманіття, що належить до ключових з критеріїв та індикаторів збалансованого ведення лісового господарства [1–4]. Лісова генетика та селекція в Україні набула інтенсивного розвитку у середині минулого століття. Науково-дослідними установами проведено низку робіт з добору кращих генотипів на індивідуальному та популяційному рівнях основних лісотвірних порід [5]. Упродовж останніх десятиліть відведено значні площі лісових генетичних резерватів та плюсових насаджень, відібрано значну кількість плюсових дерев основних лісотвірних порід, створено низку випробних культур [5; 6].

Індивідуальний добір у лісовій селекції передбачає виділення плюсових дерев за зовнішніми фенотиповими ознаками. Подальші дослідження успадкування ознак продуктивності повинні супроводжуватися створенням випробних культур. Роботи зі збереження плюсових дерев та випробування їх потомств розпочалися в Україні в 50-х роках ХХ століття у лабораторії селекції Українського науково-дослідного інституту лісового господарства та агролісомеліорації під керівництвом С.С. П'ятницького [5]. Випробні культури основних лісотвірних порід, як-от дуба звичайного, сосни звичайної, модрина європейської створювалися у межах регіонів випробування та передбачали

закладання ділянок півсібсового або сібсового потомства у 2- та 3-кратній повторності [5; 6].

Аналіз останніх досліджень та публікацій. У зарубіжних країнах у основу випробування потомства лісотвірних порід було покладено еколого-генетичні підходи, які передбачали оцінювання взаємодії «генотип — середовище» [8–24]. Саме завдяки використанню цього підходу у лісовій селекції вдалося виокремити екологічну складову (чинники середовища) та її вплив на генотип. Такі дослідження дали можливість не лише оцінити взаємодію генотипу та середовища, але й забезпечити успішний відбір найбільш стійких та адаптованих до змін індивідуумів. Оцінювання взаємодії «генотип — середовище» є особливо актуальним в умовах глобальних кліматичних змін, підвищення середніх температур, зміни гідрологічного режиму території [7].

Найчастіше під час статистичного аналізу використовують параметричні моделі, які базуються на коефіцієнтах регресії Еберхарта–Рассела (Eberhart, Russel 1966) [9]. Ці коефіцієнти розраховано на основі відомих досліджень [11]. Розроблені також показники генетичної стабільності у певних умовах середовища [8; 14]. Ці показники враховують мінімальне значення b_i для певного генотипу. Вплив ефекту навколишнього середовища враховує також відхилення від регресії, отриманого за результатами дисперсійного аналізу Таї [22]. Перелічені параметричні моделі відображають внесок генотипу у величину дисперсії за взаємодії «генотип — середовище», такими є: дисперсія стабільності Шукля [21], ековаленсія Вріске [23; 24]. Запропоновані також показники дисперсії середовища Франціса і Канненберга [13], показник генетичної стабільності D^2 Хансона [14]. Поряд із параметричними моделями широко застосовуються непараметричні, що базуються на ранжируванні показників. Серед непараметричних моделей найпоширенішими є рангові параметри стабільності Насара і Хьона [15; 16; 20; 21], рангова міра переваги генотипу Фокса [13], а також показник Канга [17; 18], розрахований на основі показників стабільності [21].

Упродовж останнього десятиліття розроблено низку програмних продуктів для опрацювання показників взаємодії «генотип — середовище» з використанням пакетів R-statistics та SAS [23; 25].

Виділення невирішених раніше частин загальної проблеми. Незважаючи на значні площі випробних культур, одним із основних їх недоліків було те, що більшість із них закладено за регіональним принципом у однотипних лісорослинних умовах. Нині це унеможливає

дослідження впливу середовища на генотип. Оцінювання взаємодії «генотип — середовище» є надзвичайно важливим питанням вивчення адаптивної здатності як на індивідуальному, так і популяційному рівнях [6; 7].

Метою дослідження є аналіз зарубіжних методик щодо оцінювання взаємодії «генотип — середовище» для широкого впровадження у лісовій генетиці, селекції та інтродукції в Україні.

Матеріали та методи. Опрацювання та інтерпретація результатів є одним із основних аспектів добору найбільш стійких та пластичних генотипів у певних умовах середовища. Стійкість та пластичність передбачає задовільний стан, збереженість високої енергії росту чи репродуктивної здатності рослин у різних умовах середовища. Високопродуктивні генотипи, популяції, а також штучно створені сорти та гібриди не за усіх умов середовища можуть мати високу продуктивність. З іншого боку, низкопродуктивні генотипи можуть мати високу енергію росту у змінених умовах середовища. Впродовж останніх десятиліть було запропоновано низку статистичних підходів до опрацювання результатів досліджень, у т.ч. регресійний і дисперсійний. Для оцінювання взаємодії «генотип — середовище» було запропоновано статистичні методи на основі регресійного та дисперсійного аналізів, зокрема параметричних та непараметричних моделей.

Для аналізу основних підходів використано такі методи досліджень: монографічний (опрацювання наукових публікацій, звітів, статистичних даних); аналізу та синтезу (обґрунтування методологічних аспектів щодо планування експериментів з оцінювання взаємодії «генотип — середовище» у лісовій селекції, генетиці та інтродукції); абстрактно-логічний (теоретичні узагальнення та формулювання висновків).

Викладення основного матеріалу. Сучасні програми збереження генофонду *ex situ* є частиною селекційних програм, що передбачають два рівні збереження — популяційний та індивідуальний. Популяційний рівень забезпечує: створення колекцій популяцій; створення географічних, випробних культур плюсових насаджень; дослідження структури популяцій та динаміки ростових і якісних показників; вивчення мінливості показників росту, якості, репродуктивних ознак у географічних та випробних культурах. Індивідуальний рівень налічує: вегетативне розмноження відібраних плюсових дерев і створення колекцій клонів; насіннєве розмноження відібраних плюсових дерев і створення випробних культур та родинних плантацій; дослідження мінливості показників росту,

якості, репродуктивних ознак у випробних культурах виділення елітних дерев за результатами випробування потомства у випробних культурах та родинних плантаціях [5; 6].

За даними звіту ФАО ООН [5] в Україні відібрано близько 4 тис. дерев аборигенних та інтродукованих видів. Більшість із них представлено основними лісотвірними породами, зокрема дубом звичайним (*Quercus robur* L.) та

сосною звичайною (*Pinus sylvestris* L.). Частка відібраних плюсових дерев цих порід становить близько 60% від загальної кількості (табл. 1).

Більшість робіт щодо добору плюсових дерев було проведено у 70–80-х роках минулого століття, здебільшого працівниками лісогосподарських підприємств. Слід зауважити, що значна кількість плюсових дерев не відповідала нормативам.

Таблиця 1

**Кількість плюсових дерев аборигенних та інтродукованих видів, відібраних в Україні
(за даними звіту ФАО ООН)**

Вид	Аборигенний (N) чи інтродукований (E)	Кількість відібраних дерев, од.		
		всього	2010 р.	2011 р.
<i>Pinus sylvestris</i>	N	1165	135	127
<i>Pinus pallasiana</i>	N	179	0	0
<i>Pinus nigra</i>	N	42	0	0
<i>Pinus cembra</i>	N	19	0	0
<i>Pinus sylvestris ssp. cretacea</i>	N	10	0	0
<i>Pinus stankewiczii</i>	N	20	0	0
<i>Pinus strobus</i>	E	32	0	0
<i>Cedrus libani</i>	E	4	0	0
<i>Cedrus atlantica</i>	E	11	0	0
<i>Cedrus deodara</i>	E	2	0	0
<i>Picea abies</i>	N	210	31	58
<i>Larix kaempferi</i>	E	30	0	0
<i>Larix decidua</i>	N/E	280	30	12
<i>Abies alba</i> Mill.	N	233	31	36
<i>Pseudotsuga Menziesii</i>	E	68	2	4
<i>Juniperus excelsa</i>	N	28	0	0
<i>Populus nigra</i>	N	6	0	0
<i>Quercus robur</i>	N	1185	99	105
<i>Quercus petraea</i>	N	163	0	0
<i>Quercus rubra</i>	E	15	0	0
<i>Quercus pubescens</i>	N	12	0	0
<i>Fagus sylvatica</i>	N	189	0	2
<i>Fagus taurica</i>	N	44	0	0
<i>Acer platanoides</i>	N	1	0	0
<i>Acer pseudoplatanus</i>	N	3	0	0
<i>Ceracus avium</i>	N	1	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	N	37	0	13
<i>Fraxinus lanceolata</i>	E	5	0	3
Всього		3994	328	360

Джерело: [5].

Для оцінювання успадкування ознак за продуктивністю було закладено випробні культури, переважно представлені півсїсовим потомством плюсових дерев. Лише незначна їх частка наразі досліджується на основі сїсового потомства, отриманого за контрольованого перезапилення. Нині в Україні налічується близько 150 га випробних культур чотирьох видів. Наразі перевіряється понад тисяча потомств плюсових дерев (табл. 2) [5].

Переважаю ділянки випробних культур представлено основними лісотвірними породами — дубом звичайним та сосною звичайною. Із 106 ділянок на 97-х ростуть саме ці деревні породи. Із загальної кількості 1079 варіантів (генотипів, що перевіряються) кількість варіантів дуба звичайного та сосни звичайної становить 885 од.

У основі індивідуального та популяційного добору покладено максимальну продуктивність як окремих дерев, так і насаджень загалом. Поряд із тим продуктивність є функцією генетичної складової (G), умов середовища (E) та взаємодії «генотип — середовище» ($G \times E$). Взаємодія «генотип — середовище» може мати різні форми. Зокрема, генотип може змінити свій фенотип у відповідь на зміни середовища.

Оцінювання взаємодії «генотип — середовище», або реагування генотипу на умови навколишнього природного середовища, є важливим аспектом та перспективним напрямом селекційних досліджень. Основним етапом таких досліджень є їх планування та підбір відповідних умов середовища, що визначаються ґрунтово-гідрологічними умовами територій

[8]. У цьому аспекті підбір ділянок із певними кліматичними та ґрунтово-гідрологічними умовами є надзвичайно важливим чинником. Для оцінювання широкого діапазону реагування рослин доцільніше використовувати повний спектр природних особливостей територій: від посушливих до перезволожених та від дуже бідних до багатих лісорослинних умов.

Використання внутрішньовидової мінливості (відбір високопродуктивних та стійких генотипів, виведення стійких сортів та гібридів) може сприяти підвищенню продуктивності та стійкості деревних видів. Генотипи отриманих сортів та гібридів часто мають доволі виражені різноманітні фізіологічні особливості: росту, розвитку залежно від умісту вуглекислого газу, температурного режиму, зміни родючості та зволоженості ґрунту, що відображається у взаємодії «генотип — середовище». Детальне вивчення генетичної пластичності може сприяти виявленню індивідів, які одночасно підвищують продуктивність за оптимальних умов і підтримують продуктивність у достатньо сприятливих чи не сприятливих умовах. Незважаючи на потенційну користь внутрішньовидової мінливості лісових видів, залишається недостатньо вивченим реагування на зміну клімату в інтегративному аспекті фізіологічних та генетичних чинників, що впливають на взаємодію «генотип — середовище». Майже не проводилися дослідження щодо виявлення взаємозв'язків між генетичною пластичністю та продуктивністю основних лісотвірних порід у потомстві.

Тривалі генетико-селекційні дослідження у минулому здебільшого відображали ефекти,

Таблиця 2

Випробні культури та архіви клонів в Україні (за даними звіту ФАО ООН, 2014)

Вид	Аборигенний (N) чи інтродукований (E)	Випробні культури		Архіви клонів	
		Кількість ділянок	Кількість варіантів	Кількість ділянок	Кількість клонів
<i>Pinus sylvestris</i>	N	76	520	35	1029
<i>Pinus pallasiana</i> (<i>Pinus nigra</i> ssp. <i>pallasiana</i>)	N	6	90	1	36
<i>Picea abies</i>	N	1	14	—	—
<i>Quercus robur</i>	N	21	365	16	540
<i>Quercus petraea</i>	N	2	90	2	30
<i>Robinia pseudoacacia</i> (щоголова форма)	E	—	—	1	20
<i>Acer pseudoplatanus</i>	N	—	—	1	10
Всього		106	1079	56	1665

Джерело: [5].

Таблиця 3

Основні параметричні та не параметричні моделі оцінювання взаємодії «генотип — середовище»

№ з/п	Показники		Інформаційний ресурс
Параметричні (parametric measures)			
1	b_i	Коефіцієнт регресії Еберхарта–Рассела (Eberhart and Russel's regression coefficient)	Eberhart and Russel, 1966
2	S_{di}^2	Середній квадрат відхилення від регресії (residual mean square of deviations from regression)	Eberhart and Russel, 1966
3	α	Ефект середовища Таї (Tai's environment alpha effect)	Tai, 1971
4	λ ,	Відхилення від регресії Таї (Tai's lambda deviation from regression)	Tai, 1971
5	σ^2	Статистика стабільності Шукля (Shukla's stability variance)	Shukla, 1972
6	W_i	Ековаленсія Вріске (Wriske's ecovalence)	Wricke G. 1962; Lin et. al., 1986
7	S_{i2}	Дисперсія середовища Фанціса і Каненберга	Francis and Kannenberg, 1978
8	CV	Коефіцієнт варіації Фанціса і Каненберга	Francis and Kannenberg, 1978
9	D^2	Показник генетичної стабільності Хансона (Hanson's unadjusted genotypic stability)	Becker i Leon, 1988
Не параметричні моделі			
10	$S_i^{(1)}, S_i^{(2)}, S_i^{(3)}, S_i^{(4)}, S_i^{(5)}, S_i^{(6)}$	Рангові параметри стабільності Хінна (Hühn non-parametric rank-based stability measures)	Nassar and Hühn, 1987
11	TOP	Ранговий показник переваги генотипу (stratified rank superiority measure TOP)	Fox et. al., 1990
12	YS	Показник стабільності Канга (Kang's yield stability)	Kang and Palm, 1991

отримані за взаємодії генотипу (сорт, гібрида) із навколишнім природним середовищем. Тобто отриманий сорт чи гібрид відображав не лише генетичні особливості, але і компоненту середовища. Отже, отримані шляхом селекції рослин кращі індивідууми та популяції представляли інтегральний вплив генотипу, середовища та їх взаємодії. З огляду на це, оцінювання взаємодії «генотип — середовище» є особливо актуальним на сучасному етапі внаслідок посилення впливу антропогенних чинників на компоненти довкілля. Відсутність таких досліджень перешкоджає відбору стабільних генотипів. У екологічному та фізіологічному аспектах оцінка та детальне дослідження взаємодії генотипу із середовищем, яке базується на основі фізіологічних і генетичних механізмів, може мати важливе значення для виявлення стійких та

високопродуктивних генотипів в умовах зміни клімату. Відібрані у такий спосіб генотипи будуть характеризуватися стабільно високою продуктивністю. У наукових дослідженнях дедалі частіше відзначається, що фенотипова пластичність може забезпечити переваги у підвищенні продуктивності, стійкості та репродуктивної здатності, а також бути буфером у період адаптації рослин до швидких кліматичних змін.

Основними для розрахунку показників взаємодії «генотип — середовище» є параметричні та не параметричні моделі (табл. 3).

Коефіцієнт регресії (b_i) Еберхарта–Рассела (Eberhart and Russel's regression coefficient) та середній квадрат відхилення (S_{di}^2) від регресії (residual mean square of deviations from regression) розраховується за формулами:

$$b_i = 1 + \frac{\sum_i (x_{ij} - \bar{x}_i - \bar{x}_j + \bar{x}_{..})(\bar{x}_j - \bar{x}_{..})}{\sum_i (\bar{x}_j - \bar{x}_{..})^2} \quad (1)$$

$$S_{di}^2 = \frac{1}{E-2} \left[\sum_i (x_{ij} - \bar{x}_i - \bar{x}_j + \bar{x}_{..}) - (b_i - 1) \sum (\bar{x}_{ij} - \bar{x}_{..})^2 \right], \quad (2)$$

де x_{ij} — продуктивність i -го сорту (генотипу) в j -му середовищі; \bar{x}_i — середня продуктивність i -го сорту (генотипу); \bar{x}_j — середня продуктивність в j -му середовищі; $\bar{x}_{..}$ — загальне середнє; \sum — кількість середовищ; S_{di}^2 — дисперсія відхилення від регресії.

Коефіцієнт регресії є показником пластичності генотипу. Прийнято такі значення коефіцієнта: $b > 1$ — генотип високопластичний; $1 > b > 0$ — відносно низькопластичний; $b = 1$ — сорт за реакцією на зміни середовища не відрізняється від середньої групової.

За дисперсії відхилення від регресії стабільним вважається генотип, коефіцієнт регресії якого становить 1, а відхилення від лінії регресії є мінімальним. За такого поєднання параметрів і високої середньої продуктивності генотип можна вважати оптимальним. Коефіцієнт регресії продуктивності генотипу (b_i) в умовах середовища прийнято називати коефіцієнтом екологічної пластичності, а дисперсію відносно регресії (S_{di}^2) — екологічною стабільністю.

Подібний метод оцінки взаємодії «генотип — середовище» Еберхарда-Рассела був запропонований Таї (Tai, 1971). Перший статистичний показник — лінійний показник реагування на умови середовища (α) та другий — (λ) відображають відхилення від лінійних значень дисперсії. Ці параметри можна розглядати як змінену форму показників b_i та Еберхарда-Рассела.

Відхилення від регресії Таї (Tai's lambda deviation from regression) можна розрахувати за формулою:

$$\lambda_i = MSD_i / (m-1) \times \left(\frac{MSE}{mr} \right), \quad (3)$$

де MSD_i — середньоквадратичне відхилення від регресії; m — кількість генотипів; MSE — середньоквадратична похибка; r — кількість варіантів.

За інтерпретації результатів розрахунку стабільний генотип не змінює свою продуктивність незважаючи на варіювання умов середовища. Відповідність значень показників: $\alpha = 1$, $\lambda = 1$ — повністю стабільний генотип; $\alpha > 0$, $\lambda = 1$ — генотип нижче середньої стійкості; $\alpha < 1$, $\lambda = 1$ — генотип вище середньої стійкості.

Статистика стабільності Шукля (Shukla's stability variance, Shukla, 1972) враховує вклад кожного генотипу у взаємодію «генотип — середовище». Показник розраховується за формулою:

$$\sigma^2 = \frac{1}{(s-1)(t-1)((t-2))} \left[t(t-1) \sum_i (x_{ij} - x_i - x_j + x_{..}) - \sum_i \sum_i (x_{ij} - x_i - x_j + x_{..})^2 \right], \quad (4)$$

де s — кількість умов середовища; t — кількість генотипів.

Екваленсія Вріске (W_i) відображає вклад кожного генотипу (сорт) до суми квадратів взаємодії «генотип — середовище» (GE). Його низькі значення свідчать про високу стабільність генотипу або сорту:

$$D_1^2 = \sum_i (X_{ij} - \bar{X}_i - b_{\min} X_i - b_{\min} X_j + b_{\min} X_{..}). \quad (5)$$

Франсіс і Канненберг (Francis and Kannenberg) для оцінювання взаємодії «генотип (гібрид) — середовище» використали два основні показники: коефіцієнт дисперсії (S_i^2) та коефіцієнт варіації (CV). Відповідно до цих показників, здійснено об'єднання гібридів у чотири групи. Перша група — висока продуктивність та низька варіація, друга — висока продуктивність та висока варіація, третя — низька продуктивність та низька варіація і четверта група — низька продуктивність і висока варіація. Генотипи (гібриди) першої групи є найбільш продуктивними та стійкими до умов змін середовища.

Показник генетичної стабільності (D^2) Хансона (Hanson's unadjusted genotypic stability) використовують для вивчення невеликої кількості генотипів (сортів) і середовищ. Значення D^2 є показником внеску певного генотипу в дисперсію взаємодії «генотип — середовище» і його реакції на змінні умови навколишнього природного середовища. Показник розраховується за формулою:

$$D_1^2 = \sum_i (X_{ij} - \bar{X}_i - b_{\min} X_i - b_{\min} X_j + b_{\min} X_{..}). \quad (6)$$

Рангові параметри стабільності (S_i) Хінна (Hühn non-parametric rank-based stability measures) можна визначити за такими формулами:

$$S_i^{(1)} = \frac{2}{m(m-1)} \sum_{j=1}^{m-1} \sum_{j'=j+1}^m |r_{ij} - r_{ij'}|; \quad (7)$$

$$S_i^{(2)} = \frac{1}{(m-1)} \sum_{j=1}^m (r_{ij} - \bar{r}_{ij})^2; \quad (8)$$

$$S_i^{(3)} = \sum_{j=1}^m (r_{ij} - \bar{r}_{i0})^2 / \bar{r}_{i0}; \quad (9)$$

$$S_i^{(6)} = \sum_{j=1}^m |r_{ij} - \bar{r}_{i0}| / \bar{r}_{i0}; \quad (10)$$

де r_{ij} — ранг i -го сорту (генотипу) в j -му середовищі; r'_{ij} — ранг i -го сорту (генотипу) в j -му середовищі на основі скоригованих значень; m — кількість середовищ.

Методика Канга — це непараметричний метод тестування стабільності, критерієм добору в якому є продуктивність та показник стабільності Шукля. Генотип із найбільшим значенням та найменшою дисперсією у цьому разі отримує ранг 1. Ранги за показниками та дисперсією додаються. Генотипи із найменшою сумою балів (рангів) є стабільними і найбільш стійкими в умовах зміни середовища.

Згідно із розробленою методикою Фокса, сорти в кожному експерименті в індивідуальних середовищах ранжируються відповідно до продуктивності, і їм надаються послідовні ранги. Генотипи за розрахованими показниками поділяються на три рівні фракцій: верхня — високорослі, середня — середньо-рослі і нижня — низькорослі. Генотипи, розташовані у найвищих фракціях в усіх середовищах, вважаються найбільш стабільними і перспективними.

Слід зауважити, що результати, отримані за розрахунком цих показників можуть відрізнятися між собою. Серед запропонованих моделей немає ідеальної, що може враховувати усі особливості взаємодії «генотип — середовище». Тому під час проведення таких досліджень та розрахунку показників рекомендують застосовувати кілька моделей (Becker і Leon, 1988). Використання кількох моделей дає можливість із високою достовірністю виявити найбільш продуктивні, стійкі та адаптовані генотипи у певних умовах середовища.

Висновки. Екологічна модель взаємодії «генотип — середовище» є основним інструментом оцінювання продуктивності та екологічної стійкості рослинних організмів на індивідуальному популяційному рівні. Модель дає можливість виявити реагування генотипу на умови середовища та спрогнозувати зміну його стану та продуктивності. Широке використання цієї моделі у світовій практиці засвідчує необхідність її застосування в умовах України. Особливо актуальною ця модель є для дослідження спадкових властивостей дерев у випробних культурах основних лісоутворюючих порід.

Оцінювання взаємодії «генотип — середовище» доцільно проводити як за параметричними, так і непараметричними моделями, розглянутими у роботі.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Фурдичко О.І., Лавров В.В. Лісова галузь у контексті збалансованого розвитку: теоретико-методологічні, нормативно-правові та організаційні аспекти: монографія. К.: Основа, 2009. 424 с.
2. Фурдичко О.І. Лісове господарство України: перспективи, критерії та індикатори екологічно сталого ведення й управління // Регіональна економіка. 2003. С.21–35.
3. Фурдичко О.І. Основні напрями розвитку лісогосподарського комплексу України // Вісник аграрної науки. 2001. Вип. 10. С. 68–71.
4. Фурдичко О.І., Шершун М.Х., Нейко І.С. Основні засади систематизації і оптимізації критеріїв та індикаторів пан-європейської стратегії збалансованого управління лісами // Таврійський науковий вісник. 2012. — Вип. 71. С. 362–370.
5. Los S.A., Tereshchenko L., Gayda, Yu.I. et al. State forest genetic resources in Ukraine. Kharkiv, 2014. 138.
6. Юрків З.М., Нейко І.С. Перспективи підвищення продуктивності лісів методами лісової селекції та лісового насінництва // Сільське господарство та лісівництво. 2017. №7. С. 24–32.
7. Нейко І.С., Колчанова О.В. Адаптивність та особливості росту сортів тополі в умовах Поділля // Науковий вісник НЛТУ України. 2018. № 28 (7). С. 53–56.
8. Becker H. B., Leon J. Stability analysis in plant breeding. Plant Breed. 1988. № 101. 23 p.
9. Dia, M., Wehner, T., Arellano, C. Analysis of genotype x environment interaction (GxE) using SAS Programming. Agronomy journal. Biometry, modeling and statistics. 2016. Vol. 108. Iss. 5., pp. 1838–1852.
10. Eberhart S. A., Russell W. A. Stability parameters for comparing varieties. Crop Sci. 1966. № 6. pp. 36–40.
11. Finlay, K.W. and Wilkinson, G.N. The Analysis of Adaptation in Plant Breeding Programme. Australian Journal of Agricultural Research. № 14. 1963. pp. 742–754.
12. Fox P.N., Skovmand B., Thompson B.K., Braun H.J., Cormier R. 1990. Yield and adaptation of hexaploid spring triticale. Euphytica, 47: 57–64.
13. Francis T. R., Kannenberg L.W. 1978. Yield stability studies in short-season maize I. A descriptive method for grouping genotypes. Can. J. Plant Sci. 58: 1029–1034.
14. Hanson W. D. 1970. Genotypic stability. Theor. Appl. Gen. 40: 226–231.
15. Hühn M. 1990 a. Nonparametric measures of phenotypic stability. Part 1 Theory. Euphytica 47: 189–194.

16. Hühn M. 1996. Nonparametric analysis of genotype — environment interaction by ranks. In: Kang M. S., Gauch H. G. (eds.). Genotype by environment interaction. CRC Press, Boca Raton, FL, USA: 213–228.
17. Kang M. S. 1988. A rank sum method for selecting high yielding and stable crop genotypes. Cereal Res. Commun. 16: 113–115.
18. Kang M. S., Pham H. N. 1991. Simultaneous selection for high yielding and stable crop genotypes. Agron. J. 83: 161–165.
19. Lin C. S., Binns M. R. 1988. A superiority measure of cultivar performance for cultivar x location data. Can J. Plant Sci. 68: 193–198.
20. Nassar, R. Hühn M. 1987. Studies on estimation of phenotypic stability: Tests of significance for non-parametric measures of phenotypic stability. Biometrics 43: 45–53.
21. Shukla G. K. 1972. Some statistical aspects of partitioning genotype–environmental components of variability. Heredity 29: 237–245.
22. Tai G. C. C. 1971. Genotypic stability analysis and its application to potato regional trials. Crop Sci. 11: 184–190.
23. Ukalska, J., Smialowski, T., Ukalski, K. 2011. Comparison of parametric and non-parametric stability measures on the basis of data from preliminary trials with winter rye. Bulletin of the institute of cultivation and plant acclimatization. 260/261. pp. 263–272.
24. Wricke G. 1962. Bei eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. Z. Pflanzenzüchtg. 47: 92–96.
25. Eduardo P. Cappa, Facundo Muñoz, Leopoldo Sanchez, and Rodolfo J. C. Cantet. 2015. «A novel individual-tree mixed model to account for competition and environmental heterogeneity: a Bayesian approach». In: Tree Genetics & Genomes 11.6, pp. 1–15.

Інформація про авторів

Фурдичко Орест Іванович — доктор економічних наук, доктор сільськогосподарських наук, професор, академік НААН, директор, Інститут агроекології та природокористування НААН, (Україна, 03143, м. Київ, вул. Метрологічна, 12; e-mail: agroecologyna@gmail.com).

Нейко Ігор Степанович — кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник, ДП «Вінницька лісова науково-дослідна станція» (Україна, 21036, м. Вінниця, вул. Максимовича, 39; e-mail: ihor_neyko@ukr.net).

O.I. Furdychko
Academician of National Academy of Agrarian Sciences
Doctor of Economics, Professor
Institute of Agroecology and Nature Management of NAAS
(Ukraine, Kyiv; e-mail: agroecologyna@gmail.com)

I.S. Neyko
Ph.D. in Agriculture Sciences, Senior Researcher
State Enterprise «Vinnytsia Forest Research Station»
(Ukraine, Vinnytsia; e-mail: ihor_neyko@ukr.net)

ECOLOGICAL INTERACTION MODEL OF «GENOTYPE — ENVIRONMENT» FOR ESTIMATION OF PRODUCTIVITY AND STABILITY OF MAIN TREE SPECIES IN UKRAINE

The genotype-environment interaction under individual and population selection studied in article. The basic principles of forest genetics, tree breeding and introduction in Ukraine are considered. Despite significant advances in selection and testing of progeny at the individual and population levels, aspects of interaction with the environment have not been investigated. The study of halfsibs and sibs progeny, varieties and hybrids was conducted only in the context of productivity in the same type of environment condition. At the same time, the issue of reacting and interacting with the environment has not been studied. In conditions of global warming, changes in soil and hydrological conditions, there is a need for the use of modern methods for assessing the response of genotypes to environmental changes. The article presents the main approaches to assessing the interaction of genotype (variety) — environment in order to introduce effective mechanisms for improving the quality of selection. The parametric and nonparametric estimation models based on previous developments of foreign scientists are considered. In particular, the main models developed by Eberhart and Russel (1966), Thai (1971), Shukla (1972), Hanson (1988), Nassar and Hyn (1987), Fox (1990) and Kang (Kang, 1991). The interpretation of the results calculated for the indicators is given. The paper states that existing models have both positive and flaws. Therefore, when evaluating the interaction of genotype-environment it is expedient to use several models.

The use of several models makes it possible to identify with high confidence the most productive, stable and adapted genotypes under certain environmental conditions. This is especially true in the conditions of global climate change, the variability of soil-hydrological conditions of the environment.

Keywords: main forest tree species, tree breeding, half sibs, sibs, varieties, genotype-environment interaction, ecological plasticity.

REFERENCES

1. Furdychko, O.I., Lavrov, V.V. (2009). Lisova haluz u konteksti zbalansovanoho rozvytku: teoretyko-metodolohichni, normatyvno-pravovi ta orhanizatsiini aspekty [Forestry in the context of sustainable development: theoretical and methodological, legal and organizational aspects]. Kyiv: Osnova. 424. (In Ukr.)
2. Furdychko, O.I. (2003). Lisove hospodarstvo Ukrainy: perspektyvy, kryterii ta indykatory ekolohichno staloho vedennia y upravlinnia [Forestry of Ukraine: prospects, criteria and indicators of environmentally sustainable management]. *Rehionalna ekonomika [Regional economy]*. 1, 21–35 (In Ukr.)
3. Furdychko, O.I. (2001). Osnovni napriamy rozvytku lisohospodarskoho kompleksu Ukrainy [Main directions of development of forestry complex of Ukraine]. *Visnyk ahrarnoi nauky [Bulletin of Agrarian Science]*. 10, C. 68–71 (In Ukr.)
4. Furdychko, O.I., Shershun, M.Kh., Neyko, I.S. (2012). Osnovni zasady systematyzatsii i optymizatsii kryteriiv ta indykatoriv pan-yevropeiskoi stratehii zbalansovanoho upravlinnia lisamy [The basic principles of systematization and optimization of criteria and indicators of the pan-European strategy for sustainable forest management]. *Tavriiskyi naukovyi visnyk [Taurian Scientific Bulletin]*. 71, 362–370 (In Ukr.)
5. Los S.A., Tereshchenko L., Gayda, Yu.I. et al. (2014). *State forest genetic resources in Ukraine*. Kharkiv, 138.
6. Yurkiv, Z.M., Neyko, I.S., (2017). Perspektyvy pidvyshchennia produktyvnosti lisiv metodamy lisovoi selektsii ta lisovoho nasinytstva [Prospects of increasing the productivity of forests of Ukraine by methods of forestry selection and forest seeds]. *Silske hospodarstvo ta lisivnytstvo [Agriculture and forestry]*. Сільське господарство та лісівництво. 7, 24–32 (In Ukr.)
7. Neyko, I.S., Kolchanova, O.V. (2018). Adaptivnist ta osoblyvosti rostu sortiv topoli v umovakh Podillia. [Adaptability and peculiarities of poplar varieties growth in conditions of the podillya region]. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy. [Scientific Bulletin of UNFU]*, 28 (7), 53–56. (in Ukr.)
8. Becker H. B., Leon J. (1988). Stability analysis in plant breeding. *Plant Breed.*, 101, 23–50.
9. Dia, M., Wehner, T., Arellano, C. (2016). Analysis of genotype \times environment interaction ($G \times E$) using SAS Programming. *Agronomy journal. Biometry, modeling and statistics*. Vol. 108. Iss. 5, 1838–1852.
10. Eberhart S. A., Russell W. A. (1966). Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 6, 36–40.
11. Finlay, K.W. and Wilkinson, G.N. (1963). The Analysis of Adaptation in Plant Breeding Programme. *Australian Journal of Agricultural Research*, 14, 742–754.
12. Fox P.N., Skovmand B., Thompson B.K., Braun H.J., Cormier R. (1990). Yield and adaptation of hexaploid spring triticale. *Euphytica*, 47, 57–64.
13. Francis T. R., Kannenberg L.W. (1978). Yield stability studies in short-season maize I. A descriptive method for grouping genotypes. *Can. J. Plant Sci.*, 58, 1029–1034.
14. Hanson W.D. (1970). Genotypic stability. *Theor. Appl. Gen.*, 40, 226–231.
15. Hühn M. (1990). Nonparametric measures of phenotypic stability. *Part 1 Theory. Euphytica*, 47, 189–194.
16. Hühn M. (1996). Nonparametric analysis of genotype — environment interaction by ranks. In: Kang M.S., Gauch H.G. (eds.). *Genotype by environment interaction*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 213–228.
17. Kang M.S. (1988). A rank sum method for selecting high yielding and stable crop genotypes. *Cereal Res. Commun.*, 16, 113–115.
18. Kang M.S., Pham H.N. (1991). Simultaneous selection for high yielding and stable crop genotypes. *Agron. J.*, 83, 161–165.
19. Lin C.S., Binns M.R. (1988). A superiority measure of cultivar performance for cultivar \times location data. *Can J. Plant Sci.* 68, 193–198.
20. Nassar, R. Hühn M. (1987). Studies on estimation of phenotypic stability: Tests of significance for non-parametric measures of phenotypic stability. *Biometrics* 43, 45–53.
21. Shukla G. K. (1972). Some statistical aspects of partitioning genotype-environmental components of variability. *Heredity* 29, 237–245.
22. Tai G.C.C. 1971. Genotypic stability analysis and its application to potato regional trials. *Crop Sci.* 11: 184–190.
23. Ukalska, J., Smialowski, T., Ukalski, K. (2011). Comparison of parametric and non-parametric stability measures on the basis of data from preliminary trails with winter rye. *Bulletin of the institute of cultivation and plant acclimatization*. 260/261, 263–272.

24. Wricke G. 1962. Bei eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. *Z. Pflanzenzüchtg.* 47, 92–96.
25. Eduardo P. Cappa, Facundo Muñoz, Leopoldo Sanchez, and Rodolfo J. C. Cantet. (2015). «A novel individual-tree mixed model to account for competition and environmental heterogeneity: a Bayesian approach». In: *Tree Genetics & Genomes* 11.6, 1–15.

Authors

Furdychko Orest Ivanovych — Doctor of Economics, Doctor of Agricultural Sciences, Professor, Academician of the National Academy of Sciences of Ukraine, Director, Institute of Agroecology and Nature Management of NAAS, (Ukraine, 03143, Kyiv, 12 Metrologichna St.; e-mail: agroecologynaan@gmail.com).

Neiko Ihor Stepanovych — Ph.D. in Agriculture Sciences, Senior Researcher, State Enterprise «Vinnytsia Forest Research Station» (Ukraine, 21036, Vinnytsya, 39 Maksimovich St.; e-mail: ihor_neyko@ukr.net).

УДК 504 : 332 : 630.6

ПРИРОДНО-ГЕОГРАФІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ РАЙОНУВАННЯ ТЕРИТОРІЇ МАЛОГО ПОЛІССЯ УКРАЇНИ У КОНТЕКСТІ ЕКОНОМІКИ ЗБАЛАНСОВАНОГО ЗЕМЛЕКОРИСТУВАННЯ

Н.І. Паляничко

доктор економічних наук, старший науковий співробітник

Інститут агроекології і природокористування НААН
(Україна, м. Київ; e-mail: palianychkoni@gmail.com)

С.М. Данькевич

кандидат сільськогосподарських наук

Інститут агроекології і природокористування НААН
(Україна, м. Київ; e-mail: agroecologynaan@gmail.com)

Проведено аналіз наукових засад районування території Мале Полісся України на основі різних підходів: геоботанічного, природно-сільськогосподарського, фізико-географічного, ґрунтового-географічного та агроекологічного. Важливим завданням результатів еколого-економічного вивчення районування території Мале Полісся України є встановлення його основних особливостей, як от агрокліматичних, гідроекологічних, едафічних (ґрунтових), екологічних ризиків, біобезпеки, охорони навколишнього природного середовища. Визначено, що районування за агроекологічним підходом дає можливість врахування територіальних особливостей основних екологічних проблем вказаного регіону та з'ясувати шляхи їх розв'язання. Обґрунтовано, що збалансоване узгодження лісгосподарського землекористування з природними умовами є можливим на основі агроекологічного районування з урахуванням екологічних показників певних ландшафтів, конкретних природно-територіальних комплексів. Загалом, формування фундаментальних наукових основ дослідження закономірностей охорони екосистем, рівня використання земель лісгосподарського призначення території Мале Полісся України, сформованої за агроекологічним принципом, надасть можливість обґрунтовано застосовувати метод аналогій з метою трансформації результатів досліджень на інші регіони, що сприятиме переходу України на модель економіки збалансованого землекористування.

Ключові слова: Мале Полісся України, економіка збалансованого землекористування, агроекологічний підхід, районування, землі лісгосподарського призначення, лісові екосистеми.

Постановка проблеми. Актуальність досліджень щодо стану лісгосподарського землекористування області Мале Полісся України значною мірою обумовлено особли-

востями екологічних проблем цього регіону. Внаслідок антропогенного впливу на землі лісгосподарського призначення природні ландшафти Мале Полісся значно змінилися. Крім