

УДК 630*182.3

В. А. ДИШКО*[†]

**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ У КУЛЬТУРАХ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ
(*PINUS SYLVESTRIS* L.) ЗА БІОХІМІЧНИМИ ОЗНАКАМИ ХВОЇ**

Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького

У роботі наведені матеріали щодо використання морфологічних і біохімічних ознак для вивчення внутрішньопопуляційної мінливості та кореляційних зв'язків у культурах сосни звичайної, створених в межах однієї експериментальної ділянки садивним матеріалом з різної кількості материнських дерев. Показано, що вміст деяких основних компонентів первинного та вторинного синтезу може бути критерієм для оцінювання внутрішньопопуляційної мінливості. Здійснено спробу використати різні групи сполук як біоіндикатори для оцінювання селекційних характеристик та визначити їхній оптимальний баланс.

Ключові слова: внутрішньопопуляційна мінливість, коефіцієнт кореляції, білки, флавоноли, проантоціанідини.

Вступ. У зв'язку з непомірною і безсистемною експлуатацією лісових ресурсів та використанням для лісовідновлення насіння невідомого походження відбувається генетичне виснаження лісів, яке виявляється в зниженні продуктивності та стійкості. З метою збільшення лісистості та підвищення якості новостворених лісів необхідно забезпечити лісокультурне виробництво насінням з покращеними властивостями. До цього часу серед наукової спільноти ведуться дискусії щодо переваги індивідуального або масового відбору у лісовому насінництві. У більшості країн світу широко застосовують індивідуальний відбір і використання плюсових дерев. Проте деякі дослідники дотримуються іншої думки і стверджують, що при заготівлі насіння для лісокультурних робіт слід орієнтуватися не на окремі, так звані «плюсові», дерева, а на популяції, оскільки, лише популяції здатні нести в собі весь запас механізмів пристосування до локальних умов місцезростання [1, 22]. Тому важливим завданням лісової генетики та селекції є вивчення структури популяцій і мінливості їхніх ознак, що забезпечують пристосування деревних рослин до умов навколишнього середовища, які постійно змінюються. Важливість вивчення мінливості доведена багатьма дослідниками [5, 6, 13, 14, 17, 23, 28 та ін.]. У своїх роботах вони вказують на необхідність вивчення популяційної структури насаджень та відбору кращих локальних популяцій. Найбільш поширеним і зручним при цьому є порівняльно-морфологічний метод [5, 6, 14, 17, 22, 23, 29], паралельне дослідження біохімічних процесів, які відбуваються в живих системах і вважаються пристосувальними для життєздатності рослин, що дає змогу отримати комплексні характеристики для оцінювання селективних властивостей дерев і прогнозувати їхню реакцію на дію стресових чинників в умовах постійного посилення техногенного навантаження [16, 18–21, 24, 26, 27]. Як біоіндикатори широко використовують окремі сполуки в тканинах, останнім часом все частіше застосовують вторинні метаболіти, яким властивий більш пролонгований обмін, а частина з них є кінцевими продуктами біосинтезу [12, 27]. Порівняно зручними для цього вважаються фенольні сполуки, які відзначаються підвищеною стабільністю структури [10, 11].

Метою нашої роботи є порівняння популяційної структури і особливостей біохімічних процесів у культурах сосни звичайної з різною морфологічною будовою та оцінити вплив різної кількості вихідного матеріалу на стійкість насаджень і ростову активність дерев.

Об'єкт і методика досліджень: Об'єктом дослідження було формове різноманіття сосни звичайної. Проведено порівняння потомств, вирощених з насіння загального збору одного лісництва у ДП «Гутянське ЛГ» та одного виділу у ДП «Жовтневе ЛГ», для виявлення впливу кількості материнських рослин на ростові характеристики насаджень та їхню адаптивну здатність. Вивчали культури I класу, закладені у межах однієї ділянки у 2004 та 2005 рр. на території Дергачівського лісництва (кв. 177, вид. 15 ТУМ – В₂, схема садіння

* © В. А. Дишко. 2014

[†] Науковий керівник – д-р б. н., п. н. с. Л. В. Полякова

2,5 × 0,5 м). Як садивний матеріал у 2004 р. використані 1-річні сіянці, вирощені в теплиці Володимирівського лісництва ДП «Гутянське ЛГ» з насіння загального збору на лісосіках головного користування цього підприємства ($S_{2004} = 2,2$ га). У кожному насадженні обстежено 40 дерев.

Таксаційні показники – висоту h , діаметр стовбурів на висоті 1,3 м $d_{1,3}$ – у облікових дерев визначали за загальноприйнятими методиками [3]. Для біохімічного аналізу використані зразки хвої поточного року вегетації з другого кільця після верхівки західної експозиції. Від кожного дерева протягом 2 годин відібрано 4 зразки хвої: по 10 пар хвоїнок з гілок верхнього ярусу західної експозиції. Зразки вимірювали, висушували до повітряно-сухого стану при кімнатній температурі без доступу сонячного світла, а потім визначали кількісний вміст білку (Б) та компонентів фенольної природи – флавонолів (Фл) і проантоціанідинів (Па): білок – за методикою Г. А. Бузун [4], шляхом екстрагування з амідочорним, на колориметрі КФК-200 (довжина хвилі 615 нм); флавоноли – шляхом екстрагування з етанолом (70 %), за реакцією з $AlCl_3$ [30] (довжина хвилі 415 нм); проантоціанідини – гідролізом осаду від центрифугування етанольного екстракту з Бутанол : HCl (95:5) (довжина хвилі 550 нм) [30]. Спираючись на те, що найбільш стійкими вважаються дерева, які виявляють свої властивості у межах норми реакції [2], спробували виявити оптимальний баланс біохімічних сполук у насадженнях. Розраховано показники балансу біохімічних сполук у хвої як співвідношення вмісту сполук фенольної природи і білку ($Бал = (Фл + Па)/Б$). За результатами розрахунків у межах зростання висоти побудовані діаграми.

Морфологічну структуру в популяціях аналізували шляхом розподілу дерев на групи за ступенями висоти з урахуванням зімкненості і густоти [16]. Основою для визначення стійкості дерев вважали місцезнаходження крон у ярусах намету. До найбільш стійких віднесені дерева з кронами у середньому ярусі намету, їхній біохімічний баланс певною мірою є збалансованим. У фенотипів, крони яких вийшли у верхній ярус, інтенсивніше накопичуються первинні метаболіти, які використовуються в ростових процесах, при цьому частка вторинних метаболітів у балансі біохімічних сполук знижується, що призводить до втрати стійкості. У фенотипів, крони яких знаходяться в нижньому ярусі намету, частка вторинних метаболітів збільшується, що пригнічує ростові процеси. Ступінь мінливості ознак ($CV, \%$) порівнювали за допомогою емпіричної шкали рівнів мінливості, запропонованої С. А. Мамаєвим [14]: дуже низький (до 7 %), низький (8–12 %), середній (13–20 %), підвищений (21–30 %), високий (31–40 %), дуже високий (більше ніж 40 %). Кореляційні зв'язки оцінювали за методикою Пірсона [7]. Використані у роботі метеорологічні дані були отримані з метеостанції Комсомольське (м. Зміїв, Харківська обл.).

Результати та обговорення. За матеріалами лісовпорядкування 2007 р. в культурах, створених у 2004 р. садивним матеріалом, вирощеним у ДП «Гутянське ЛГ», зафіксовано 100 % приживлюваність, а в культурах, створених у 2005 р. садивним матеріалом з ДП «Жовтневе ЛГ», – 95 %. Санітарний стан культур 2004 р. садіння оцінений як дуже добрий, а 2005 р. – добрий. У 2009 р. культури переведені у насадження. На час досліджень (вересень 2012 р.) вік насаджень становив 9 та 8 років відповідно. За візуальним оцінюванням морфологічна будова насаджень суттєво відрізнялась. 9-ти річні культури зімкнулися в рядах, їхня збереженість становила близько 85 %, густина – 7,2 тис. шт./га. У 8-річних культурах збереженість в рядах була 48 %, стовбури збіжисті, погано очищені від гілок, густина – 3,2 тис. шт./га. Основні таксаційні параметри 9-річних культур – висота і діаметр – були суттєво вищими, ніж у 8-річних ($h_{сер2004} = 4,7$; $d_{сер2004} = 6,1$; $h_{сер2005} = 3,6$; $d_{сер2005} = 4,8$).

Дані, отримані з Комсомольської метеостанції (м. Зміїв, Харківська обл.), свідчать, що середньорічні температури років, у які відбувалося формування насіння, використане для вирощування сіянців в обох лісових господарствах, відрізняються неістотно ($T_{с.р.2000} = 8,69^\circ C$; $T_{с.р.2001} = 8,73^\circ C$), за кількістю опадів відмінності були більш суттєвими ($P_{2000} = 556,6$ мм; $P_{2001} = 660,3$ мм). У роки садіння культур зафіксовані істотні відмінності

кліматичних умов у періоди найбільш активної вегетації (квітень – червень). Середньомісячні температури повітря відрізнялись незначно, на 2–3°C (табл. 1), а кількість опадів у 2004 р була вищою, особливо у травні. Метеодані свідчать, що для формування насіння сприятливішими були кліматичні умови у 2001 р., а для приживлювання сіянців – у 2004, що могло бути однією з причин низької приживлюваності та вплинуло на подальше формування морфологічної структури насаджень.

Таблиця 1

Дані метеостанції Комсомольське щодо температури та кількості опадів у регіоні

Рік	Кількість опадів, мм				Середня температура повітря, °С			
	квітень	травень	серпень	річна	квітень	травень	серпень	річна
2000	–	–	–	556,6	–	–	–	8,69
2001	–	–	–	660,3	–	–	–	8,73
2004	15,4	101,8	61,1	724,8	8,8	14,3	17,5	8,71
2005	13,8	58,4	77,8	684,7	10,6	17,7	18,0	8,83

Зважаючи на те, що найбільшою стійкістю щодо різноманітних стресових факторів є група особин у діапазоні мінливості адаптивної норми реакції ознаки ($X_{\text{сеп}} \pm \sigma$) [2], розраховано частоти таких фенотипів у обох досліджених насадженнях (табл. 2). У 9-річних культурах, які походять з ДП «Гутянське ЛГ», частки стійких фенотипів практично за всіма дослідженими ознаками є вищими. Найбільше відрізняються частоти, розраховані за ознаками вмісту сполук вторинного метаболізму (Фл – на 25 %; Па – на 17%). Отримані результати показали, що 9-річні культури відзначаються вищим потенціалом стійких дерев.

Таблиця 2

Характеристики таксаційно-біометричних та біохімічних особливостей у насадженнях сосни звичайної, створених різним садивним матеріалом

Показник	ДП «Гутянське ЛГ»		$X_{\text{сеп}} \pm \sigma$, %	ДП «Жовтневе ЛГ»		$X_{\text{сеп}} \pm \sigma$, %	$t_{\text{ст}}$
	CV, %	$X_{\text{сеп}} \pm m$		CV, %	$X_{\text{сеп}} \pm m$		
		$X_{\text{мін}} \div X_{\text{макс}}$			$X_{\text{мін}} \div X_{\text{макс}}$		
Висота стовбура, м	15,1	$4,7 \pm 0,1$ $3,4 \div 6,0$	63	17,6	$3,3 \pm 0,1$ $2,4 \div 4,5$	63	9,5**
Середньорічний приріст висоти Z_h , см	15,1	$0,52 \pm 0,01$ $0,37 \div 0,67$	56	17,6	$0,41 \pm 0,01$ $0,30 \div 0,56$	63	5,6**
Діаметр стовбура на висоті 1,3 м, см	29,5	$5,9 \pm 0,4$ $3,0 \div 10,0$	68	28,7	$4,8 \pm 0,2$ $2,5 \div 7,0$	65	3,6**
Середньорічний приріст діаметра Z_d , см	29,5	$0,65 \pm 0,03$ $0,33 \div 1,11$	68	28,7	$0,60 \pm 0,03$ $0,31 \div 0,87$	64	1,6
Довжина хвої, мм	19,9	$61,0 \pm 1,9$ $41,1 \div 92,9$	72	16,8	$61,3 \pm 1,6$ $44,3 \div 88,7$	67	0,1
Вмісту Б в 1 г сухої речовини хвої, %	9,4	$11,7 \pm 0,2$ $9,6 \div 14,6$	68	8,3	$11,30 \pm 0,21$ $9,3 \div 13,0$	63	2,0*
Вміст Флв 1 г сухої речовини хвої, мг·г ⁻¹	18,6	$1,6 \pm 0,1$ $0,73 \div 2,4$	70	32,3	$1,2 \pm 0,06$ $0,2 \div 1,9$	45	5,9**
Вміст Па у 1 г сухої речовини хвої, мг·г ⁻¹	41,9	$2,3 \pm 0,2$ $1,0 \div 4,3$	62	34,3	$2,9 \pm 0,16$ $1,3 \div 5,5$	45	2,7**
Сумарний вміст вторинних метаболітів, мг·г ⁻¹	23,2	$4,0 \pm 0,1$ $2,7 \div 6,0$	65	25,5	$4,5 \pm 0,2$ $1,9 \div 6,6$	67	0,4

Примітка: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

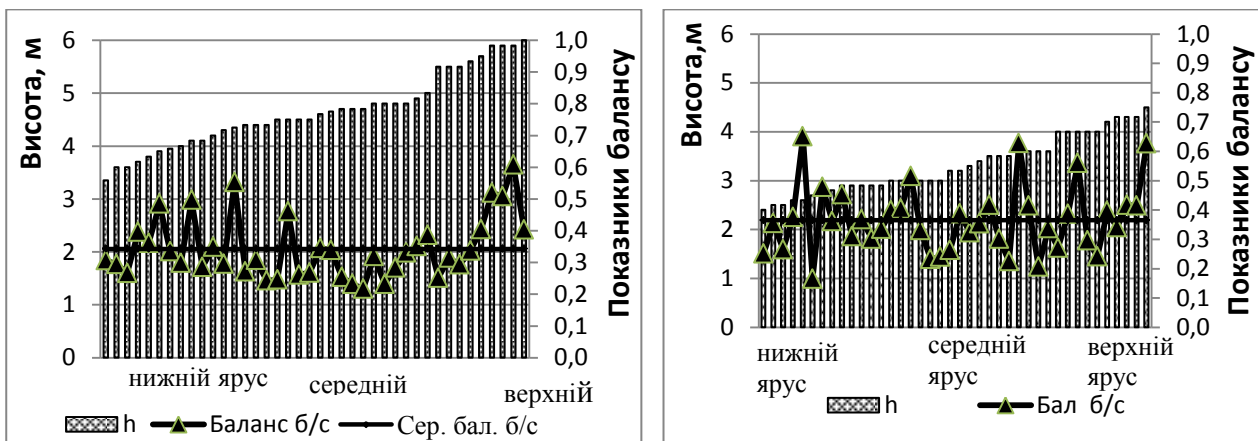
Оскільки насадження, створені садивним матеріалом з ДП «Жовтневе ЛГ», були на один рік молодшими, порівняння таксаційних показників не є повною мірою коректним, тому більш доцільним є використання середньорічних приростів (Z_h , Z_d). За даними обстеження основних таксаційних показників виявилось, що величини середньорічних приростів у 9-річних культур вищі, ніж у 8-річних. За висотою відмінності становлять 20 % ($t_{0,01} = 9,5^{**}$), а за діаметром – 12 % ($t_{0,01} = 3,6^{**}$) (див. табл. 2). Ступінь внутрішньопопуляційної мінливості аналогічних ознак відрізняється неістотно. За шкалою С. А. Мамаєва висота дерев характеризується коефіцієнтами варіації середнього рівня ($CV_{2004} = 15,1$ %; $CV_{2005} = 17,6$ %), а діаметрів – підвищеного ($CV_{2004} = 29,5$ %; $CV_{2005} = 28,7$ %). Основною причиною відмінностей висоти є різний ступінь зімкненості в насадженнях, тоді як різниця діаметрів може бути спричинена генетичними особливостями індивідуумів. Аналіз отриманих результатів свідчить про те, що генетичні особливості обумовлюють більшу варіацію ознак, ніж модифікаційні зміни, викликані впливом чинників навколишнього середовища.

З літературних джерел відомо, що на довжину хвої впливають не лише генетичні особливості дерев [25], а й кліматичні фактори року вегетації та року, що йому передуює [9]. Середня довжина хвоїнок у 9- і 8-річному насадженнях майже однакова ($L_{хв2004} = 61,0$ мм; $L_{хв2005} = 61,3$; $t_{0,05} = 0,1$), а межі варіювання абсолютних значень показників співпадають ($L_{2004} = 41,2 \div 92,9$; $L_{2005} = 44,3 \div 88,7$). Відзначимо лише, що 9-річні культури мають ширший діапазон значень і дещо вищу ступінь мінливості показників ($CV_{2004} = 19,9$; $CV_{2005} = 16,8$).

Належність білків до найважливіших факторів імунного захисту дерев є загальновідомим фактом [27], вони відіграють важливу роль у структурі й функціях рослинних клітин [26]. Різноманітні за своєю природою стресові фактори викликають у клітинах деградацію трансляційного апарату, що призводить до зниження інтенсивності тотального синтезу білку, тобто білків, які б відповідали нормі. [27]. Вміст білків у хвої досліджених насаджень відрізняється неістотно ($B_{2004} = 9,6 \div 14,6$; $B_{2005} = 9,3 \div 13,0$). Інтенсивність накопичення цих важливих для рослин компонентів є дещо вищою у 9-річних культурах ($B_{2004} = 11,7$ %; $B_{2005} = 11,3$ %; $t_{0,05} = 2^*$) (див. табл. 2), що на біохімічному рівні може свідчити про тенденцію до кращої адаптивності й стійкості. Ступінь мінливості показників в обох насадженнях характеризується коефіцієнтами варіації низького рівня за шкалою С. А. Мамаєва ($CV_{2004} = 9,4$; $CV_{2005} = 8,3$). Отримані результати щодо низької мінливості показників співпадають з даними, отриманими нами раніше [8], і даними, поданими у літературі [25].

Інтенсивність накопичення в клітинах деревних рослин метаболітів вторинного синтезу є доволі мінливою [10, 11, 20, 24]. У стресових умовах їхня кількість збільшується [18], що сприяє стійкості до несприятливих факторів, але викликає пригнічення ростових процесів [10, 11, 19, 20, 24]. До цього часу механізми, які регулюють накопичення вторинних метаболітів, не є цілком вивченими, тому з'ясування першопричин виникнення змін має істотне теоретичне і практичне значення. Результати дослідів довели, що у зімкненому 9-річному насадженні переважає синтез Фл, а у 8-річному розрідженому – Па (див. табл. 2), сумарно вміст цих сполук є вищим у 8-річних культурах, які виявляють ознаки ростової депресії ($\Phiл + Па_{2004} = 1,6 + 2,3 = 3,8$ мг·г⁻¹; $\Phiл + Па_{2005} = 1,2 + 2,9 = 4,1$ мг·г⁻¹). Відмінності достовірні на 1%-му рівні значущості ($\Phiл - t_{0,01} = 5,9^{**}$, $Па - t_{0,01} = 2,7^{**}$). Ступінь мінливості накопичення Фл і Па у обох насадженнях характеризується, переважно, коефіцієнтами варіації високих рівнів за шкалою С. А. Мамаєва (див. табл. 2). Отримані результати свідчать, що в ідентичних умовах росту, у відповідь на вплив зовнішніх факторів, насадження виявляють різні властивості, які виявляються у відмінностях балансу біохімічних сполук [10, 19–21, 24]. Механізми, які регулюють цей баланс, ще не є остаточно вивченими, проте завдяки їхній дії відбуваються зміни, спрямовані на подолання негативних наслідків. Результати розрахунку співвідношення первинних та вторинних сполук показали (рис. 1), що збалансованість біохімічних процесів у насадженнях суттєво відрізняється ($CV_{2004} = 28,1$ %; $CV_{2005} = 31,4$ %). У 9-річному зімкненому насадженні фенотипічно близькі

за інтенсивністю росту генотипи виявляють більш-менш подібні властивості, що дає нам можливість виділити три групи дерев, які різняться між собою положенням крон у наметі: фенотипи з кронами у нижньому ярусі намету, середньому і верхньому. Фенотипи з кронами у нижньому і верхньому ярусах намету характеризуються показниками, переважно вищими за середнє, та високим ступенем їхнього варіювання. Відзначимо, що характер мінливості у групах відрізняється ($\text{Бал}_{\text{в.я.}} = 0,29 \div 0,55$; $\text{Бал}_{\text{н.я.}} = 0,29 \div 0,61$ %): у фенотипів з нижнього ярусу показники характеризуються значною амплітудою коливання, а з верхнього – зростають зі збільшенням висоти. Група фенотипів, крони яких формують середній ярус намету, відрізняється невисокими значеннями показників балансу та низькою амплітудою коливання ($\text{Бал}_{\text{с.я.}} = 0,22\text{--}0,39$), що і дало змогу розподілити вибірку на три групи. Оскільки такі фенотипи вважаються найбільш стійкими [2], то очевидно, що їхній баланс є оптимальним (№ 2, 3, 4, 5, 10, 15, 24, 33, 38). Висоти дерев у цій групі варіюють у діапазоні від 4,4 до 5,5 м, діаметри – від 8,0 до 10,0 см, що є найбільшими показниками у насадженні. У більшості індивідів вміст білку у хвої є вищим за середнє значення ($B = 11,3\text{--}13,9$ %), а сумарний вміст сполук фенольної природи – близьким до такого ($\text{Фл}+\text{Па} = 3,0\text{--}4,1$ мг·г⁻¹).



9-річне насадження, створене насінним матеріалом з ДП «Гутянське ЛГ»

8-річне насадження, створене насінним матеріалом з ДП «Жовтневе ЛГ»

Рис. 1 – Порівняння показників балансу біохімічних сполук ($\text{Бал}_{\text{б/с}} = \text{Б}/\text{Фл}+\text{Па}$) у хвої дерев сосни звичайної з різних ярусів намету у насадженнях з різною зімкненістю у рядах. Б – білки, %; Фл – флавоноли, мг/г⁻¹; Па – проантоціанідини, мг/г⁻¹.

У 8-річному розрідженому насадженні показники балансу варіюють у межах всієї вибірки ($CV_{2004} = 31,4$ %), чіткого поділу на групи не спостерігається. Відзначимо, що група фенотипів з максимальними висотами характеризується властивостями, подібними тим, що ми спостерігали у зімкненому 9-річному насадженні: при зростанні висоти збільшуються показники балансу. Оскільки 8-річне насадження не зімкнулося у наметі і умови росту дерев є більш-менш рівноцінними, можемо припустити, що основною причиною таких відмінностей можуть бути спадкові властивості (див. рис. 1). Отримані результати довели, що збалансованість біохімічних процесів у насадженнях з різною морфологічною будовою відрізняється і тісно пов'язана з морфологічною будовою та зімкненістю намету, що певною мірою підтверджується розрахованими нами коефіцієнтами кореляції. У 9-річних культурах зафіксовано слабку кореляцію балансу з висотою ($r_{2004} = 0,279^{**}$) (табл. 2), а у 8-річних – з діаметром ($r_{2005} = 0,235^*$). Довжина хвої у 9-річному насадженні негативно корелює з показниками балансу ($r = -0,422^{**}$), а у 8-річному кореляції відсутні ($r = -0,023$). Самі ж метаболіти конкурують між собою [25] за біохімічні сполуки, які використовуються для їхнього синтезу. Між білками і сполуками фенольної природи спостерігаються тенденції до негативних напрямків кореляції (див. табл. 3). Тісного взаємозв'язку між основними таксаційними характеристиками та дослідженими біохімічними сполуками не виявлено, оскільки у генетично різноманітній вибірці кореляції нівелюються. У густому насадженні

біохімічні сполуки більше корелюють з висотою ($r = 0,279^{**}$), а у розрідженому – з діаметром ($r = 0,235^*$).

Таблиця 3

Коефіцієнти кореляції приросту та біохімічних показників

	D	h	L хв	Б	Фл	Пр	Баланс
D	1	0,778**	0,157	-0,001	0,305**	0,164	0,235*
h	0,392**	1	-0,065	-0,068	0,343**	0,065	0,171
L хв	0,342*	0,053	1	0,124	0,092	-0,044	-0,023
Б	0,189	-0,186	0,354**	1	-0,026	-0,432**	-0,641**
Фл	-0,013	0,045	-0,077	-0,142	1	-0,060	0,256**
Пр	-0,040	0,190	-0,342**	-0,170	-0,316**	1	0,911**
Баланс	-0,083	0,279**	-0,422**	-0,540**	0,077	0,864**	

Примітки: 1. Для $n = 40$ $p_{0,05} > 0,304$, $p_{0,01} > 0,393$; для $n = 100$ $p_{0,05} > 0,194$, $p_{0,01} > 0,254$ [7].

2. Курсивом позначені коефіцієнти кореляції, розраховані для 8-річного насадження (2005 р.), звичайним шрифтом – для 9-річного (2004 р.).

Дослідження морфологічної будови насаджень, здійснене шляхом розподілу вибірок на групи за ростовими характеристиками (за ступенями висоти, з кроком 0,5 м) показало, що 9-річне насадження, створене сіянцями, вирощеними у ДП «Гутянське ЛГ», відзначається більшим різноманіттям фенотипів та чітко вираженим, близьким до нормального, розподілом; у 8-річному ж домінують фенотипи з низькими висотами. Біохімічні профілі насаджень, побудовані за середнім вмістом біохімічних сполук (Б, Фл, Па) у хвої (Рис. 2), також різняться.

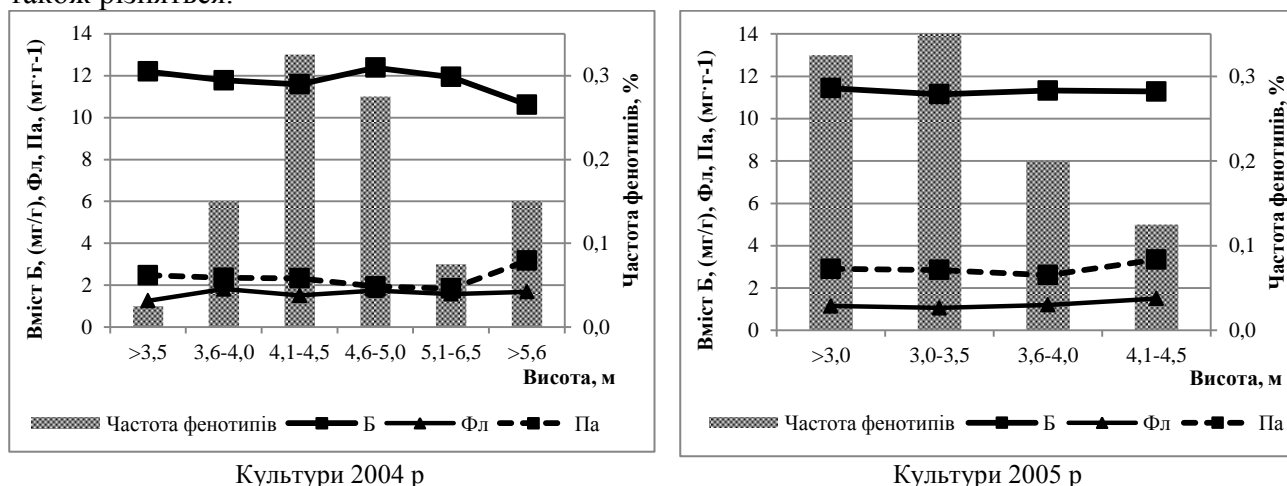


Рис. 2 – Особливості популяційної структури в культурах сосни за висотою та вмістом біохімічних сполук (Б – вміст білку, мг/г; Фл, Па – вміст флавонолів, та проантоціанідинів, мг·г⁻¹)

Висновок. Виявлено суттєві відмінності популяційної структури культур сосни звичайної, створених садивним матеріалом з різної кількості вихідного матеріалу, в межах однієї експериментальної ділянки в ДП «Данилівське ДДЛГ», за біометричними та біохімічними ознаками. Погодні умови були більш сприятливими у 2001 р., коли формувалося насіння, використане для вирощування сіянців у ДП «Жовтневе ЛГ». Сприятливіші для приживлення культур були у 2004 р., що суттєво вплинуло на адаптивність садивного матеріалу. Кращими господарсько-цінними властивостями, високою адаптивністю до умов навколишнього середовища та більшим ступенем поліморфізму за основними таксаційними ознаками відзначається садивний матеріал з ДП «Гутянське ЛГ», який походить від більшої кількості рослин. Вищий потенціал стійкості цього насадження підтверджено на морфологічному та біохімічному рівнях, про що свідчать особливості накопичення первинних та вторинних метаболітів. У хвої більшості дерев 9-річних культур зафіксовано високий вміст білків та оптимальний вміст фенольних сполук. Збалансованість

біохімічних процесів у насадженнях тісно пов'язана з їхньою морфологічною будовою. Дерева із середнього ярусу намету характеризуються близькими показниками балансу, що, за нашим припущенням, є оптимальними. Таке твердження потребує подальшої перевірки. Тісного взаємозв'язку між таксаційно-біометричними характеристиками дерев і дослідженими біохімічними сполуками не виявлено. Доведено, що у густому насадженні наявна більша мінливість за висотою, а у розрідженому – за діаметром. Таким чином, під час створення насаджень сосни звичайної в умовах, де існує ризик дії несприятливих чинників, перевагу слід надавати садивному матеріалу з природних популяцій, які характеризуються високим ступенем внутрішньопопуляційного різноманіття та підвищеною стійкістю до умов навколишнього середовища. Оскільки відбір за прямими ознаками не завжди себе виправдовує, необхідно проводити подальший пошук ефективних ознак, які б стали опосередкованими критеріями відбору у селекції.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Абатурова Г. А.* Внутрипопуляційний поліморфізм как способ выживания сосны обыкновенной в экстремальных условиях // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды (Петрозаводск, 1981). – Петрозаводск, 1981. – С. 5–6.
2. *Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях : учеб. пособие. / Ю. П. Алтухов; отв. ред. Л. А. Животовский. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : ИКЦ «Академ книга», 2003. – 431 с.
3. *Анучин Н. П.* Лесная таксация : учебник для вузов / Н. П. Анучин. – Изд. 5-е, доп. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 552 с.
4. *Бузун Г. А.* Определение белка в растениях с помощью амидо-черного / Г. А. Бузун, К. М. Джемухажзе., Л. Ф. Милешко // Физиология растений. – 1982. – Т. 29, В. – С 198–204.
5. *Видякин А. И.* Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России : автореф. дисс. на соискание учен. степени д-ра биол. наук : спец. 03.00.16 «Экология» / А. И. Видякин. – Киров, 2004. – 371 с.
6. *Видякин А. И.* Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / А. И. Видякин // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Вып. 24, № 2–3. – С. 159–166.
7. *Вольф В. Г.* Статистическая обработка опытных данных / В. Г. Вольф. – М. : Колос, 1996. – 253 с.
8. *Дишко В. А.* Особливості різноманіття та взаємозв'язку морфологічних і біохімічних ознак сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) в ДП «Чугуєво-Бабчанське ЛГ» / В. А. Дишко // Вісник ХНАУ (Серія «Ґрунтознавство, агрохімія, землеробство, лісове господарство, екологія»). – 2013. – С. 203–208.
9. *Елагин И. Н.* Сезонное развитие сосновых лесов / И. Н. Елагин. – Новосибирск : Наука, 1976. – 227 с.
10. *Запрометов М. Н.* Вторичный метаболизм и его регуляция в культурах клеток и тканей растений // Культура клеток растений. – М. : Наука, 1981. – С. 37–50.
11. *Запрометов М. Н.* Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях / М. М. Запрометов. – М. : Наука, 1993. – 272 с.
12. *Лукнер М.* Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и организмов / М. Лукнер. – М. : Мир, 1979. – 648 с.
13. *Мамаев С. А.* О популяционном подходе в лесоводстве / С. А. Мамаев, Л. Ф. Семериков, А. К. Махнев // Лесоведение. – 1988. – № 1. – С. 3–9.
14. *Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С. А. Мамаев. – М. : Наука, 1972. – С. 284 с.
15. *Немерешина О. Н.* Влияние техногенного загрязнения на содержание флавоноидов в растениях семейства норичниковых степного Предуралья / О. Н. Немерешина, Н. Ф. Гусев // Вестник ОГУ. – 2004. – № 10. – С. 123–126.
16. *Пастернак В. П.* Лісова таксація : навч.-метод. посібник. / В. П. Пастернак, В. А. Головашкін. – Х. : ХНАУ, 2004. – 64 с.
17. *Патлай И. Н.* Селекционно-экологические основы семеноводства и выращивания высокопродуктивных культур сосны обыкновенной, дуба черешчатого и ясеня обыкновенного в равнинной части Украинской ССР : автореф. дисс. на соискание учен. степени д-ра с.-х. наук : спец. 06.03.01 «Лесные культуры и фитомелиорация» / И. Н. Патлай. – К., 1984. – 45 с.
18. *Полякова Г. Г.* Иммунная реакция хвойных Сибири / Г. Г. Полякова и др; отв. Ред Г.Ф. Антонова; Рос. Акад. Наук, Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2008. – 110 с.
19. *Полякова Л. В.* Вещества вторичного обмена как маркеры генетической оценки некоторых количественных параметров деревьев сосны обыкновенной / Л. В. Полякова, П. Т. Журова // Фактори експериментальної еволюції організмів : зб. наук. праць. – К. : Логос, 2010. – Т. 8. – С. 207–211.

20. Полякова Л. В. Изменчивость фенольных соединений у некоторых травянистых и древесных растений от межпопуляционного до внутрииндивидуального (эндогенного) уровня / Л. В. Полякова, Э. А. Ершова // Химия растительного сырья. – 2000. – № 1. – С.121–129.
21. Полякова Л. В. Роль фенольных соединений в устойчивости географических культур сосны обыкновенной / Л. В. Полякова, П. Т. Журова // Лесоведение. – 2012. – № 1. – С.22–28.
22. Правдин Л. Ф. Изменчивость качества семян сосны обыкновенной в пределах одного насаждения / Л. Ф. Правдин // Разработка основ систем селекции древесных пород : тез. докл. совещания 22–23 сентября 1981 г. в Риге. – Рига, 1981. – С. 30–34.
23. Полиморфизм и дифференциация популяций *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах / С. Н. Санников, И.В. Петрова, Т.В. Филиппова та ін. // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 101–112.
24. Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н. Е. Судачкова. – Новосибирск : Наука, 1977. – 230 с.
25. Терещенко Л. І. Внутрішньовидова мінливість та успадкування ознак плюсових дерев сосни звичайної у Харківській області : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук: спец. 06.03.01 «Лісові культури та фітомеліорація» / Л. І. Терещенко. – Х, 2006. – 23 с.
26. Хаустова Н. Д. Білки і молекулярнобіологічні процеси : тексти лекцій з дисципліни «молекулярна біологія» : для студ. заочної форми навчання спец. «Біологія» / Н. Д. Хаустова, С. В. Білоконь. – Одеса : Астропринт, 2010. – 27 с.
27. Шакирова Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова. – Уфа : Гилем, 2001. –160 с.
28. Шутяев А. М. Каким быть лесному семеноводству в XXI веке : [книга-обзор] / А. М. Шутяев; Федер. агентство лесного хоз-ва, ФГУП «Науч.-исслед. ин-т лесной генетики и селекции». – Воронеж: «Истоки», 2011. – 248 с.
29. Яблоков А. С. Селекция древесных пород с основами лесного семеноводства / А. С. Яблоков. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. – Ч. 1. Генетика. – 216 с.
30. Julkunen-Tiitto R. Phenolic constituents in leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics / R. Julkunen-Tiitto // J. Agric. Food Chem. –1985. – V. 33 (2). – P. 213–217.
31. Sonesson J. Genetic variation in responses of *Pinus sylvestris* trees to natural infection by *Gremmeniella abietina* / J. Sonesson, G. Swedjemak, C. Almqvist et al. // Skandinavian Journ. of Forestry Reseach. – 2007. – V. 22. – P. 290–298.

Dyshko V. A.

INTRAPOPULATION VARIATION IN SCOTS PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) PLANTATIONS BY BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF NEEDLES

Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration named after G.M. Vysotsky

Data on using of morphological and biochemical characteristics for study the intrapopulation variation and correlations of Scots pine plantations are given. The plantations were created within a single experimental plot using planting material of different number of mother trees. It is shown that the ratio of the content of some major components of the primary and secondary synthesis can be a criterion for evaluation of interpopulation and intrapopulation variability of species, as well as be marker in selection.

Key words: intrapopulation variation, correlation coefficient, proteins, flavonols, proanthocyanidin.

Дышко В. А.

ВНУТРИПОПУЛЯЦІОННА ІЗМЕНЧИВІСТЬ В КУЛЬТУРАХ СОСНИ ОБЫКНОВЕННОЇ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) ПО БІОХІМІЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ ХВОЙ

Український науково-дослідницький інститут лісного господарства і агролісомеліорації ім. Г. Н. Висоцького

В работе приведены материалы использования морфологических и биохимических признаков для изучения внутрипопуляционной изменчивости и корреляционных связей в культурах сосны обыкновенной, созданных в рамках одного экспериментального участка посадочным материалом из разного количества материнских деревьев. Показано, что соотношение количественного содержания некоторых основных компонентов первичного и вторичного синтеза может служить критерием для оценки внутрипопуляционной изменчивости. Осуществлена попытка использовать различные группы соединений в качестве биоиндикаторов для оценки селекционных характеристик и определить их оптимальный баланс.

Ключевые слова: внутрипопуляционная изменчивость, коэффициент корреляции, белки, флавонолы, проантоцианидины.

E-mail: valya_dishko@ukr.net

Одержано редколегією 22.09.2014