

ПОПУЛЯЦІЙНІ ДОСЛІДЖЕННЯ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ (*Pinus sylvestris* L.) В УКРАЇНІ ЯК ОСНОВА СЕЛЕКЦІЇ ТА НАСІННИЦТВА, ЗБЕРЕЖЕННЯ Й ВІДТВОРЕННЯ ЇЇ ГЕНЕТИЧНОГО ПОЛІМОРФІЗМУ

О. С. МАЖУЛА, канд. с.-г. наук,
В. А. ДИШКО, пров. інженер,
Український науково-дослідний інститут
лісового господарства та агролісомеліорації
ім. Г. М. Висоцького

Аналізуються зарубіжні та вітчизняні дослідження українських популяцій сосни звичайної. Підкреслюється особлива цінність реліктових та крайніх острівних популяцій, необхідність їх ідентифікації та збереження. Детального дослідження фенотипічних і генетичних особливостей потребують рівнинні популяції сосни.

Ключові слова: сосна звичайна, популяційні дослідження, реліктові популяції, крайні острівні популяції.

Унаслідок зростаючого впливу антропогенного стресу на природні популяції лісових порід рік у рік збільшується загроза незворотного порушення структури природного генофонду основних порід, у зв'язку з чим вивчення, збереження та відтворення генетичного поліморфізму окремих популяцій лісових порід, які становлять їх цілісний ареал, – одне з головних завдань сучасної генетики та селекції.

Відбір кращих за продуктивністю й адаптивною здатністю географічних екотипів та популяцій, вивчення та використання в лісовідтворенні їх внутрішньо-популяційної мінливості – перспективний шлях підвищення комплексної продуктивності лісових насаджень.

Проблема визначення наявності чи відсутності чітких меж популяцій основних лісотвірних порід, їх фенотипічних та генетичних особливостей – одна з ключових, але недостатньо розроблених тем у сучасній біології деревних рослин. Зокрема це стосується українських популяцій, які є складовою частиною європейського ареалу лісових порід. Одиначні дослідження особливостей окремих популяцій лісових порід України, зокрема сосни звичайної, мали місце в попередні роки та проводяться і тепер, але їх узагальнення та використання у практичній селекції та насінництві після складання лісонасінного районування основних лісотвірних порід [8], розробкою якого в Україні по сосні звичайній займався І. М. Патлай, практично відсутні.

Один з авторів лісонасінного районування зробив значний крок уперед, підбивши підсумок бага-

торічних досліджень своїх попередників і власних 26-річних спостережень за еколого-географічними культурами сосни, дуба та ясеня у рівнинній частині України й обмеживши межі допустимого переміщення насіння вивчених порід [13]. Щодо сосни звичайної він виділив 6 лісонасінних районів та 6 підрайонів.

В. І. Білоус [1] на основі територіального розміщення насаджень сосни звичайної в Україні, що, на його думку, забезпечує гарантоване перехресне запилення та подібності кліматичних умов, виділяє 9 географічно-кліматичних екотипів. У кожному з них пропонує виокремити ґрунтові екотипи і лише після цього виділяти найнижчі одиниці внутрішньовидової систематики – популяції.

Уточнення границь лісонасінних районів, популяційної структури основних лісотвірних порід, у тому числі й сосни звичайної, потребує комплексного підходу: врахування історії розповсюдження виду, вивчення напрямів еволюції в різних частинах ареалу, процесів збільшення чи зменшення ізолюваності популяцій, вивчення внутрішньовидової фенотипічної та генетичної диференціації.

Під терміном «популяція» в рослин розглядають відносно ізолювану, структурно і функціонально цілісну, стабільну сукупність особин одного виду, які мають схоже і специфічне походження, ареал, репродуктивні відносини, генофонд і тенденції мікроеволюції, а в умовах однорідного екотипу – всі фенотипічні параметри [14]. Основним рівнем порівняльного екологічного вивчення природних популяцій деревних рослин тепер вважається ценопопуляційний, який дає можливість виявити вплив екотипічних факторів на ті або інші середні фенотипічні параметри популяцій [11].

При вивченні українських популяцій сосни звичайної цінним джерелом інформації є результати широкомасштабних досліджень, проведених низкою вчених по всьому ареалу цієї породи. Розширений геногеографічний аналіз природних популяцій *Pinus sylvestris* L., зроблений в останні роки С. Н. Санніковим та І. В. Петровою [15], показав, що генетична диференціація між групами популяцій ландшафтних країн основної слабо диз'юнктивної частини ареалу *Pinus sylvestris* у Північній Євразії (Скандинавія, Центральна й Східна Європа, Урал, Західний і Середній Сибір) у двічі-тричі менша, ніж між ними й маргінальними групами острівних популяцій південної та східної частин ареалу (Середземномор'я, Закавказзя, Центральний Казахстан, Приамур'я, Центральна Якутія). На основі

цих досліджень було сформульовано гіпотезу, що в результаті підрозділу раніше єдиної популяції на дрібні ізольовані фрагменти відбувається випадкова різка й неадаптивна зміна вихідного співвідношення частот алелей, генотипів і мутацій («дрейф генів»). У наступних поколіннях унаслідок інбридингу, нових мутацій і добору неминучі (особливо в острівних довгостроково ізольованих популяціях на границях ареалу) гомозиготизація й формування генетично специфічних популяцій.

З метою перевірки цих гіпотез С. Н. Санніков та ін. [15] на прикладі 26 маргінальних острівних ізолятів сосни звичайної різного розміру (площею меншою, ніж 15–20 км², і більшою – понад 50 км²), розташованих на границях ареалу цього виду, вивчали особливості їх алозимного поліморфізму у порівнянні з 20 популяціями в центральній найменш диз'юнктивній частині ареалу. У результаті досліджень встановлено достовірні зв'язки середнього числа алелей на локус ($r=+0,704$) і ступеня гетерозиготності ($r=+0,671$) із площею острівних природних масивів сосни на північній, східній і південній границях ареалу. Зафіксовано різке зменшення параметрів поліморфізму при скороченні площі ізолятів менше «критичної величини» 15–20 км². При збільшенні ж їх площі понад 50 км² параметри внутрішньопопуляційного поліморфізму – число алелей на локус, очікувана й фактична гетерозиготність та інші показники, які показують ступінь інбридингу популяцій, досягають нормального рівня, характерного для основної центральної частини ареалу виду.

Дослідження [16] внутрішньовидової генетичної мінливості і популяційної структури на значній частині ареалу сосни звичайної, зокрема на Південному Уралі й Приураллі, у північно-західній частині Росії та в популяціях Східної Європи, проведені А. І. Шигаповим та З. Х. Шигаповим, показали, що цей вид має високий рівень популяційної генетичної різноманітності й низький рівень дивергенції в межах виду: 95,2% всієї генетичної мінливості припадає на внутрішньопопуляційну й лише 4,8% на міжпопуляційну складову. Генетична відстань між вибірками змінюється від 0,001 до 0,032 і становить у середньому 0,0095, що характерно для близько розміщених популяцій хвойних. Характер розподілу рідкісних алелей у просторі, ступінь внутрішньовидового генетичного розподілу дали можливість авторам стверджувати, що вид має подібний генофонд по всьому вивченому ареалу. Популяції сосни звичайної постійно обмінюються генетичним матеріалом, що сприяє підтриманню генетичної структури виду в цілому.

На дендрограмах, побудованих авторами на підставі генетичної відстані, спостерігається кластеризація популяцій у кілька окремих груп. Першу групу популяцій, що володіють, у свою чергу, складною системою структурованості в межах регіону, становлять вибірки з Південного Уралу й Приуралля, другу – вибірки із північно-західної частини Росії та Східної Європи [16].

Такі масштабні дослідження свідчать, що характерною рисою генетичної мінливості сосни є значна внутрішньопопуляційна диференціація, зумовлена гетерогенністю екологічних умов, яка в багато разів перевищує диференціацію популяцій із віддалених географічних районів. Особливості структури генофонду сосни звичайної викликані складним процесом розселення виду та надзвичайною його пластичністю. Саме на рівні субпопуляцій відбуваються процеси адаптації до умов середовища, які визначають виживання виду, і чим складніша внутрішньопопуляційна структура, тим стійкіші популяції до різного типу змін у навколишньому середовищі.

Дослідження популяцій сосни звичайної в межах України також показали подібні результати: невеликі ізольовані популяції мають більшу міжпопуляційну диференціацію, ніж географічно віддалені популяції, які утворюють суцільний ареал.

В Українських Карпатах невеликі ізольовані масиви сосняків на скелях і верхових болотах розсіяні на значній відстані один від одного (12–65 км). Більшість авторів, що вивчали походження сосни звичайної в Карпатах, на підставі спорово-пилкового аналізу торф'яного покладу місцевих боліт вважають її гірські популяції реліктами третинної епохи [2]. Острівки сосни відділені один від одного гірськими хребтами та ущелинами й утворюють своєрідні мікропопуляції різних розмірів від 1,2 до 116 га [17]. Дослідження динаміки фенофаз запилення і розвитку макростробілів різновисотних карпатських популяцій, проведені С. Н. Санніковим, показали чітко виражену (на рівні 90%) фенологічну ізоляцію угруповань сосни при різниці висот їх місцеперебувань більш ніж 400 м [15].

У наших дослідженнях за кількістю та розміщенням смоляних каналів Карпатські популяції сосни звичайної значно відрізнялися від рівнинних популяцій цього виду, між крайніми рівнинними популяціями диференціація була значно меншою [9]. Аналогічні результати отримані в дослідженнях Р. М. Яцика: середня кількість смоляних каналів виявилася значно більшою у хвої сосен Карпатських популяцій, автором відмічена також значно менша довжина хвоїнок у гірських популяцій порівняно з рівнинними [17].

Ізозимні дослідження в 17 популяціях сосни звичайної в межах північної, центральної та східної частин Європи, які включали й українські популяції, показали наявність особливостей у їх генетичній структурі [18]. За генетичною диференціацією вивчені вибірки об'єднали у дві групи: популяції з Норвегії, Фінляндії, Північної Польщі, Німеччини й Нідерландів сформували одну генетично подібну групу. До другої групи увійшли популяції з Латвії, Литви та України.

Електрофоретичний аналіз десяти популяцій сосни звичайної України, Білорусі та Латвії, який провели вчені Білорусі, показав незначні розходження в генетичній структурі популяцій сосни звичайної, частотах зустрічальності алельних варіантів [12].

В останні роки цілий ряд досліджень з генетичної диференціації видів родини *Pinaceae* було проведено в Донецькому ботанічному саду [3–7]. Дослідження генетичної мінливості сосни звичайної, проведені І. І. Коршиковим та ін. у реліктових популяціях Кременецьких гір та Малеого Полісся, показали, що реліктові популяції вирізняються меншим рівнем мінливості, ніж післяльодовикові популяції цього виду в інших частинах рівнинного ареалу [6]. Водночас вони характеризуються високою життєздатністю та врівноваженою структурою і можуть бути донорами генів стійкості, які пройшли тривалий еволюційний добір. Штучні насадження, порівняно з дослідженими природними, мають істотні розбіжності в структурі за частотним представництвом алелів.

Аналіз сполучної мінливості забарвлення насіння й алозимного поліморфізму рослин у популяціях сосни звичайної Південного Сходу України дав можливість авторам рекомендувати використовувати цей феномаркер для аналізу структури популяцій сосни в різних частинах ареалу, так як виявлена суттєва внутрішньопопуляційна генетична диференціація дерев з різним кольором насіння [7].

Аналіз популяційних досліджень сосни звичайної в Україні свідчить про дві її основні особливості: вони або носять надто загальний характер, аналізуються рівнинні популяції сосни в цілому, а висновки стосуються всього ареалу сосни в Україні – це, як правило, широкомасштабні дослідження зарубіжних учених, або занадто вузький – досліджуються фенотипи або генотипи окремих популяцій або їх груп, що характерно для українських дослідників.

Результати досліджень свідчать про особливу цінність реліктових і крайніх острівних популяцій, які необхідно ідентифікувати, охороняти та відтворювати. Рівнинні популяції сосни потребують детального дослідження, визначення наявності фенотипічних і генетичних особливостей. Виявлені дотепер незначні розходження при дослідженні рівнинних популяцій можуть свідчити лише про недостатню кількість проведених аналізів чи досліджених ознак. Збереження своїх адаптивних властивостей при перенесенні насіння рівнинних популяцій в інші частини ареалу, безумовно, свідчить про закріплення в потомстві їх особливих характеристик [10].

ВИСНОВОК

Важливим завданням популяційної генетики, екології та географії популяцій, а також селекції та насінництва є проведення комплексних міждисциплінарних досліджень популяцій основних лісотвірних порід України для визначення особливостей структури і границь популяцій, джерел унікальних характеристик, генів та алелей з метою збереження й використання в селекційному процесі, уточнення лісонасінного районування.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Білоус В. І. Екотипи сосни звичайної в лісах України / В. І. Білоус // Відтворення та покращення лісових ресурсів / Лісівнична академія наук України. Наукові праці. – 2002. – Вип. 1. – С. 93–95.
2. Зеров Д. К. Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень / Д. К. Зеров // Ботан. журн. АН УССР. – 1952. – Т. 9. – № 4. – С. 5–21.
3. Коршиков І. І. Высотная дифференциация горных популяций видов семейства Pinaceae в Украинских Карпатах и Крыму / И. И. Коршиков, С. Н. Привалихин, Е. М. Горлова и др. // Ботан. журн. – 2005. – 90 – № 9. – С. 1412–1420.
4. Коршиков І. І. Популяционно-генетическая изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в основных лесорастительных районах Украины / И. И. Коршиков, Л. А. Калафат, Я. В. Пирко и др. // Генетика. – 2005б. – 41. – № 2. – С. 216–228.
5. Коршиков І. І. Генетическая подразделенность и дифференциация популяций сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) в Горном Крыму / И. И. Коршиков, Е. М. Горлова // Сб. научн. тр. «Фактории экспериментальной эволюции организмов». – 2006. № 3. – С. 245–249.
6. Коршиков І. І. Генетична мінливість сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) у реліктових популяціях Кременецького горбогір'я та Малеого Полісся / І. І. Коршиков, А. Н. Лисничук, Т. І. Великоридько, Л. А. Калафат // Доповіді НАН України, 2008. – №12. – С. 141–145.
7. Коршиков І. І. Анализ сопряженной изменчивости окраски семян и аллозимного полиморфизма растений в популяциях сосны обыкновенной на юго-востоке Украины / И. И. Коршиков, Т. И. Великоридько, С. Н. Тунда // Вісн. Укр. товариства генетиків і селекціонерів. – 2009. – Т. 7. – №2. – С. 206–210.
8. Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР. – Москва: Лесная промышленность, 1982. – 368 с.
9. Мажула О. С. Мінливість кількості та розміщення смоляних каналів у різних популяціях сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) / О. С. Мажула, В. В. Грицайчук, Г. М. Ярошенко // Лісівництво і агролісомеліорація. – Вип. 110. – 2006. – С. 202–207.
10. Мажула О. С. Випробні культури штучних сортів-популяцій сосни звичайної / О. С. Мажула // Наук. вісник НЛТУ України: Зб. наук.-техн. праць. – Львів: НЛТУ України. – 2009. – Вип. 19.11. – С. 17–20.
11. Мамаев С. А. Принципы современной лесной экологии / С. А. Мамаев, С. Н. Санников // Проблемы лесоведения и лесной экологии. – М., 1990. – Ч.1. – С. 34–36.
12. Падутов В. Е. Генетическая изменчивость у *Pinus sylvestris* L. / В. Е. Падутов, Г. Г. Гончаренко,

З. С. Поджарова // Доклады АН БССР. – 1989. – Т. 33. – № 11. – С. 1039 – 1042.

13. **Патлай И. Н.** Селекционно-экологические основы семеноводства и выращивания высокопродуктивных культур сосны обыкновенной, дуба черешчатого и ясеня обыкновенного в равнинной части Украинской ССР: Автореф. на соиск. уч. ст. доктора с.-х. наук: спец. 06.03.01. «Лесные культуры, селекция, семеноводство и озеленение городов» / И. Н. Патлай. – Киев, 1984. – 45 с.

14. **Санников С. Н.** Изоляция и типы границ популяций сосны обыкновенной / С. Н. Санников // Экологія. – 1993. – № 1. – С. 4–11.

15. **Санников С. Н.** Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С. Н. Санников, И. В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 247 с.

16. **Шигапов А. И.** Генетическое разнообразие популяций сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. / А. И. Шигапов, З. Х. Шигапов // Вестник ОГУ. – Уфа, 2009. – №6. – С. 445–446.

17. **Яцык Р. М.** О популяционной изменчивости сосны обыкновенной реликтового происхождения / Р. М. Яцык // Лесоводство и агролесомелиорация. – Киев, 1977. – Вып. 48. – С. 21–25.

18. **Prus-Glowacki W.** Allozyme differentiation in some European populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / W. Prus-Glowacki, L. Urbaiak, G. M. Zubrovska // Genetica Polonica, 1993. – Vol. 34. – N 2. – P. 159–176.

RESEARCHES OF POPULATIONS OF SCOTS PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) IN UKRAINE AS BASIC BREEDING AND SEED BREEDING, CONSERVATION AND REGENERATION OF ITS GENETIC POLYMORPHISM

**O. S. MAZHULA, PhD,
V. G. DYSHKO, engineer**

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

The foreign and national researches of Ukraine populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) are analyzed. The great value of relict and extraneous island populations, liability its identification and conservation is underlined. It is necessity the detail researches of phenotypic and genetic specifics of horizontal populations of pine.

Keywords: Scots pine, researches of populations, relict populations, extraneous island populations.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*Pinus sylvestris* L.) В УКРАИНЕ КАК ОСНОВА СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕНОВОДСТВА, СОХРАНЕНИЯ И ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ ЕЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА

**O. S. MAZHULA, канд. с.-х. наук,
V. A. DYSHKO, вед. инж.,
Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого**

Анализируются зарубежные и отечественные исследования украинских популяций сосны обыкновенной. Подчеркивается особенная ценность реликтовых и крайних островных популяций, необходимость их идентификации и сохранения. Равнинные популяции сосны требуют детального исследования их фенотипических и генетических особенностей.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, популяционные исследования, реликтовые популяции, крайние островные популяции.