

3. ЛІСОВІДНОВЛЕННЯ, СЕЛЕКЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНІ МЕТОДИ ПОКРАЩЕННЯ ЛІСІВ

УДК 630*181.28 Доц. О.Т. Данчук¹, канд. с.-г. наук – УкрДЛТУ, м. Львів

ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦІЙНІ АСПЕКТИ ВПРОВАДЖЕННЯ ІНТРОДУЦЕНТІВ У ЛІСОВІ КУЛЬТУРИ УКРАЇНИ

Зроблено аналіз можливих змін у генетичній структурі популяцій аборигенних та інтродукованих порід при лісовідновній діяльності. Подано оцінку факторів впливу на біологічну стійкість лісових біоценозів із участю інтродуцентів.

Doc. O.T. Danchyk – USUFWT, Lviv

Genetical selection aspects of introduction of inductined breeds to artificial stands in Ukraine

There Was made an analyses o possible changes in genetic structure of populations of endemic and inductioned breeds when conducting introduction works of factors that influence upon biological stability of a biogeocenosis that include introducents.

Впровадження інтродуцентів у лісові культури як один з ефективних способів підвищення продуктивності та інших корисних функцій лісу вимагає опрацювання відповідної науково-теоретичної бази для такої діяльності. Необхідність досконалого вивчення генетико-селекційних аспектів цього питання пояснюється не тільки потребою відбору найбільш цінного, відповідно до мети інтродукції, вихідного матеріалу. Введення в лісові культури екзотів завжди пов'язане з ризиком порушення екологічного балансу в екосистемі, побудованій на основі гомеостазу автохтонних угруповань, що, як наслідок, може спричинити порушення генетичної структури місцевих популяцій, втрату їх генофонду та зниження біологічної стійкості лісів.

Можливим також є й інший напрям розвитку ситуації, за якою відбуватиметься збагачення генетичного різноманіття лісів району інтродукції за рахунок введення нових видів та спонтанної гібридизації інтродуцентів з автохтонними видами.

Проблема полягає в тому, щоб максимально точно передбачити генетичну реакцію інтродукованих та аборигенних видів в умовах спільного культигенного ареалу. Для цього необхідно досконало знати біологію кожного з видів та вивчити характер біогеоценотичних взаємозв'язків між компонентами як популяцій місцевих видів, так і популяцій з участю інтродуцентів.

Взаємовплив інтродукованих та аборигенних порід може проявлятися в різноманітних формах безпосередньо та опосередковано. У результаті такого впливу можуть відбуватися зміни в генетичній структурі як інтродукованих, так і аборигенних видів.

Однією з форм прояву безпосереднього генетичного впливу інтродуцентів на аборигенні види може бути їх гібридизація, як спонтанна, так і штучна. Слід зауважити, що можливість виникнення спонтанної або природної гібридизації між абсолютною більшістю лісових порід, поширених в Україні, є досить обмеженою. Але деякі з інтродуцентів такі гібриди можуть утворювати. Зокрема, в умовах інтродукції відзначені випадки природного утворення гібридів між модриною європейською (*Larix decidua* Mill.) та модриною японською (*L. leptolepis* (Sfeb. et Zucc. Cord.) [1,2,3] і навіть модриною японською та дугласією [5]. Дж.Райт [2] вказує на можливість утворення гібридів між такими видами як сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.) та сосна чорна (*Pinus nigra* Arnold), ялина звичайна (*Picea abies* (L.) Karst.) та ялина східна (*P. orientalis* (L.) Link.), а також між окремими видами клена, тополі та інших порід. В арборетумах Європи, за даними С.І. Кузнецова [4], знайдено 4 спонтанних гібриди ялиці, 1 – кедра, 4 – модрини, 6 – ялини, 8 – сосни та 1 – тсуги.

Цей процес нерідко супроводжується витісненням вихідних популяцій гібридною як більш конкурентноздатною, що зумовлено ефектами, в основі яких є явище гетерозису.

У випадках, коли одна з вихідних популяцій за рівнем своєї конкурентноздатності суттєво поступається іншій, гібридна популяція навіть за рахунок більш високого рівня її гетерозиготності не здатна компенсувати негативного "ефекту" генів неконкурентноздатної популяції. У результаті відбуватиметься процес витіснення однієї з порід – аборигенної або ж інтродукованої, – залежно від рівня конкурентноздатності кожної з них.

Взагалі природна гібридизація, тобто утворення потомства від генетично віддалених вихідних форм, була основою для виникнення багатьох широко розповсюджених видів. Так, на думку ряду вчених [1, 3], природними гібридами є північні види ялин, у т.ч., можливо, і ялина європейська. У цьому аспекті процес інтродукції має позитивне значення, оскільки сприяє збільшенню генетичного різноманіття дендрофлори, і, тим самим, забезпечуються умови не тільки для підвищення біологічної стійкості лісових екосистем, але й можливість еволюційного розвитку на рівні мікро- та макроеволюції.

У кожному конкретному випадку характер змін генетичної структури популяцій може бути різним, але за умови локального характеру інтродукції тих чи інших видів наслідки такого впливу не становитимуть суттєвої небезпеки для генетичного потенціалу місцевих популяцій. При цьому відбуватиметься процес витіснення із складу аборигенних популяцій генотипів з пониженою адаптивною цінністю, які характеризуються наявністю здебільшого рецесивних генів насамперед у гомозиготному стані. У результаті дії спрямованого добору проти рецесивних гомозигот спостерігатиметься поступове підвищення середнього значення адаптивно цінної ознаки, і тому його наслідки матимуть позитивний характер. Звуження генофонду популяцій у цьому випадку не відбуватиметься, оскільки шляхом витіснення рецесивних гомозигот повністю витіснити рецесивні гени із складу популяцій неможливо.

На відміну від аборигенних популяцій, генетична структура популяцій інтродуцента в умовах штучного культигенного ареалу зазнаватиме більш

¹ доцент кафедри лісових культур та лісової селекції

суттєвих змін. Характер цих змін можна частково прогнозувати на основі дії "ефекту першовідкривача". Його суть полягає в тому, що інтродукована популяція здебільшого не відображає генетичного різноманіття не тільки виду в цілому, але і популяції-реципієнта. Внаслідок цього наступні покоління інтродуцентів нестимуть "відбиток" порушень панміксії, забезпечення якої є однією з умов генетичної рівноваги популяцій відповідно до закону Гарді-Вайнберга.

Процеси, які відбуватимуться при цьому, матимуть мікроеволюційний характер і через ряд поколінь здатні спричинити суттєві генетичні відмінності між популяціями цього інтродуцента в районах "донора" та "реципієнта".

Адаптаційні можливості будь-якого біологічного виду, як правило, прямо залежать від рівня його генетичного різноманіття, оскільки у випадку зміни умов середовища його життєздатність буде визначатися генетичним потенціалом мінливості. Зокрема, здатність вищих рослин до статевого розмноження виникла в процесі еволюції як фактор, який забезпечує високий рівень такої гетерогенності в процесі утворення потомства. Аналогічну роль відіграють і мутації. Останні, будучи в основному шкідливими, "відсіюються" природним добром. Разом з тим, деяка частина мутацій, яка сприяє підвищенню рівня адаптивної цінності організмів, закріплюється в генотипі і завдяки цьому вид в цілому набуває значного запасу біологічної стійкості.

При інтродукційній діяльності вихідний матеріал не відображає всього генетичного потенціалу виду, а лише окрему його частину. Пояснюється це тим, що кожний окремий представник не може володіти всім комплексом алейних станів гена. Окремо взяті популяції (кліматичні та едафічні екотипи, морфи і т.п.) також не повністю володіють тим резервом генетичної мінливості, яка для них не має реальної адаптивної цінності і яка властива виду в цілому.

Вирішення цієї проблеми при інтродукції є можливим лише частково в плані добору найбільш оптимальних екотипів на основі застосування відомого принципу кліматичних аналогів. При застосуванні цього підходу проблема вирішується лише в спектрі кліматичних факторів середовища, які, будучи безумовно важливими для існування виду, у т.ч. при здійсненні інтродукційної діяльності, разом з тим не вичерпують переліку життєво важливих чинників для ефективного функціонування живого на всіх рівнях його організації.

Проблема забезпечення необхідного рівня генетичної гетерогенності видів в умовах інтродукції є актуальною ще в одному аспекті. Як правило, інтродуценти характеризуються порушенням однієї з необхідних умов не тільки для забезпечення високого рівня їх гетерозиготності, але й гомеостазу популяцій, внаслідок віддаленості їх популяцій від стану панміксії в силу їх ізолюваності і відносно малої чисельності. У результаті в таких ізолянтах неминуче відбуваються близькородинні схрещування, які ведуть до збільшення рівня гомозиготності популяції, у т.ч. і за "шкідливими" генами. В силу специфіки лісових порід, зокрема значної тривалості їх онтогенезу, цей аспект

проблеми може проявитися лише стосовно значних періодів часу, але ігнорувати його не слід. Особливої актуальності це набуває при плануванні заготівель насіння інтродуцентів та використанні для таких цілей невеликих за кількістю груп дерев і навіть окремо взятих екземплярів.

Значення коефіцієнта ізогаметації, який відображає зниження рівня гетерозиготності потомства порівняно з вихідним батьківським поколінням, у цьому випадку буде досить високим.

Великого значення вказані питання набувають на фоні значного зростання антропогенного навантаження на природні екосистеми. Цей аспект значною мірою перегукується із загальною проблемою забезпечення біологічної стійкості аборигенних видів, особливо в процесі селекційної роботи над ними та застосування плантаційних технологій, які ґрунтуються на використанні невеликої частини генофонду відібраних популяцій. Найбільш яскраво такі явища можуть проявитися при застосуванні т.з. "плантаційного" напрямку в лісовому селекційному насінництві, який ґрунтується на масовому одержанні насіння з лісонасінних плантацій, створених на основі використання репродуктивного матеріалу плюсових дерев за умови недостатньо великої їх кількості. Також це може мати небажаний прояв в майбутньому при створенні насаджень спеціального призначення, функціонування яких повинно бути забезпечено на принципах безперервності в ряду поколінь (захисні, рекреаційні і т.ін.). Тому, беручи до уваги поширення в умовах сучасного суспільства принципів сталого розвитку, у т.ч. і в лісовому господарстві, вказана проблема є досить актуальною.

Поряд з вищенаведеними аспектами взаємовідносин аборигенних та інтродукованих порід потребує також уваги вивчення можливих проявів та наслідків опосередкованого впливу інтродуцентів на аборигенні види. Форми такого впливу можуть бути різноманітними та проявлятися на різних рівнях організації біоти. Тому при плануванні інтродукційних робіт необхідно передбачити і таку можливість взаємовпливу інтродукованих та аборигенних порід, зокрема через дію патогенної мікрофлори, шкідників та хвороб, які раніше в популяціях аборигенних порід були відсутніми або ж їх розвиток без участі інтродуцентів мав інший характер. Як відзначають Г.М. Шликов, Л.А. Шаврова [7, 8], інтродукційна діяльність може спричинити виникнення нових, раніше невідомих "вогнищ" шкідників та хвороб, стосовно яких аборигенні види не володіють імунітетом, або ж зумовити цілком новий характер прояву раніше відомих патогенів.

Важливе значення для інтродукції можуть мати також і новітні дослідження, які свідчать, що різноманітні віруси та бактерії здатні також виступати в ролі природних "векторів" для перенесення генетичного матеріалу від одних видів до інших [4]. Водночас такі відомі генетики як М. Сінгер та П. Берг [6] вважають, що потенційну небезпеку таких явищ не слід перебільшувати, оскільки порівняльні дослідження будови геномів найрізноманітніших видів абсолютно різних систематичних груп та рангів свідчать про те, що вказані процеси в органічному світі були і раніше досить поширеними. Більше того, в еволюційному аспекті вони нерідко мають конструктивний ха-

ракти, і в той же час біологічні види володіють достатньо високим генетичним резервом стійкості на випадок негативного характеру прояву вказаних чинників.

Отже, ще важливішої ролі набувають питання карантинного контролю при переміщенні інтродуцентів. Проте, усвідомлюючи неможливість абсолютної його ефективності, необхідно досконало вивчити можливі фактори ризику в кожному конкретному випадку та намітити стосовно них шляхи протидії, оскільки стратегія політики "заборонного характеру" щодо впровадження інтродуцентів також не може бути достатньо ефективною, враховуючи особливості сучасного етапу розвитку суспільства.

Підсумовуючи вищенаведене, необхідно відзначити, що проблеми генетичного характеру при впровадженні інтродуцентів у лісові культури безумовно проявлятимуться в різноманітних аспектах. Передбачення основних напрямків розвитку цього процесу дасть змогу забезпечити необхідну ефективність інтродукційної діяльності й уникнути небажаних наслідків. У цілому ж процес інтродукції з генетичної точки зору виступає фактором, який, маючи значний вплив на функціонування автохтонних біологічних систем, має в собі значно більше позитивних ефектів порівняно з потенційним негативним впливом. На цій основі лісоінтродукційна діяльність за умови чіткої її координації органами лісового господарства може стати одним з пріоритетних напрямків розвитку лісового господарства України.

Література

1. Мацкевич Н.В. Охрана редких генотипов лесных деревьев и кустарников. – М.: Агропромиздат, 1987. – 208 с.
2. Олийнык И.Я., Шляхта Я.М., Олийнык А.И. Особенности онтогенетического развития дугласии и лиственницы японской на западе Украины// Изучение онтогенеза видов природных флор в ботанических учреждениях Европы. М-лы международн. конференции. – К. Наука. 1993. – С. 133. (Центр. ботсад. им. Гришко АН Украины).
3. Райт Дж.В. Введение в лесную генетику/ Пер. с англ. Под ред Л.Ф.Правдина, В.А. Бударина. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 470 с.
4. Рекомбинантные молекулы: значение для науки и практики /Под ред. Р.Бирса и Э. Бесита. Пер. с англ. – М.: Мир, 1980. – 624 с.
5. Кузнецов С.И. Основные направления интенсификации мобилизации генетических ресурсов доминантных древесных экзотів// Науковий вісник національного аграрного університету. – К.: НАУ, 1997, вип. 25. – Лісівництво. –2000. С. 229-233.
6. Сингер М., Берг П. Гены и геномы: В 2-х т. Т.1. Пер. с англ. – М.: Мир, 1998. – 373 с. Т.2. Пер. с англ. – М.: Мир, 1998. – 391 с.
7. Шаврова Л.А. Патогенная микрофлора интродуцированных растений. Полярно-азиатского ботанического сада// Интродукционные исследования на Кольском полуострове. –Апатиты, 1976. – С. 92-104.
8. Шлыков Г.Н. Интродукция и акклиматизация растений. – М.: Сельхозгиз, 1963. – 487с.

МОЛЕКУЛЯРНІ МЕХАНІЗМИ ДІЇ АУКСИНІВ У РОСЛИНАХ

Наведено літературний огляд механізмів дії ауксину на клітинному рівні та на рівні цілої рослини. Ауксинове сигналювання у рослині зумовлюється наявністю полярного транспорту ауксину за участю специфічних мембранних переносників від одної клітини до іншої. Воно здійснюється у клітині шляхом регульованої деградації білків. Вважається, що цей сигнальний шлях є центральним в ауксиновому сигналюванні, проте, можливо, існують і інші шляхи.

R.T. Gout, S.V. Gorelov, O.S. Osmak – USUFWT

Molecular mechanisms of action auxin at plants

This review depicts auxin action mechanisms at the cellular level, as well as at the whole plant level. Auxin action in plant is carried out by auxin polar transport by means of specific influx and efflux carriers, in cell-to-cell fashion. Auxin signaling at the cellular level is mediated by the regulated protein degradation. This signaling pathway is thought to be central in auxin signaling, still other signaling pathways may exist.

Відкриті у рослинах на початку ХХ ст. ауксини стали першими відомими гормоноподібними сполуками. Упродовж довгих років вони залишалися єдиними відомими фітогормонами. У 1935 р. в лабораторії Ф. Кегля було встановлено, що ауксини представлені індоліл-три-оцтовою кислотою (ІОК). На сьогодні виявлені різноманітні ауксинові сполуки з подібними фізіологічними ефектами [2].

Про вплив ауксинів на ріст рослин і окремих їх органів отримано достатньо інформації. Відомо зокрема, що із збільшенням концентрації ІОК, у відповідних межах, її стимулюючий вплив на ріст клітин шляхом розтягу зростає. У плазмалемі ауксини індукують роботу протонної помпи, яка здійснює активний транспорт протонів водню з цитоплазми [2]. Підвищення концентрації іонів H^+ призводить до послаблення водневих зв'язків між мікрофібрилами целюлози і ксиланоглюканів, що дозволяє їм ковзати відносно один одного при підвищенні тургорного тиску протопласту. Крім того, під час зниження рН активуються кислі гідролази та інші ферменти, що модифікують компоненти клітинної стінки і таким чином спричиняють її розривлення, яке супроводжується розтягом клітинної стінки та ростом клітини. Встановлено також, що викликаний ІОК відтік протонів з цитоплазми призводить до затримки старіння клітини [2]. Оскільки однією з суттєвих причин процесів старіння є закислення цитоплазми, що супроводжується активацією протеолітичних ферментів, зумовлений ІОК відтік протонів захищає внутрішньоклітинні структури від деградації.

Ауксини також викликають підсилення проліферації клітин. Виявлено, що ІОК необхідна для ініціації синтезу ДНК, під час переходу клітини із G_1 -фази в S-фазу мітотичного циклу [1]. Отже, ауксини відіграють важливу роль у регуляції клітинного циклу. Відомо, що центральну роль в регуляції мітотичного циклу відіграють протеїнкінази (ферменти, які здійснюють фос-