

ISBN 978-966-07-2088-6



ISBN 978-966-07-2088-6



ISBN 978-966-07-2088-6



ISBN 978-966-07-2088-6



Р. Яцик, Ю. Гайда, В. Случик.  
ОСНОВИ ГЕНЕТИКИ Й СЕЛЕКЦІЇ ЛІСОВИХ РОСЛИН

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ, МОЛОДІ ТА СПОРТУ УКРАЇНИ  
ПРИКАРПАТСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
ІМЕНІ ВАСИЛЯ СТЕФАНИКА

Р. М. ЯЦИК  
Ю. І. ГАЙДА  
В. М. СЛУЧИК

# **ОСНОВИ ГЕНЕТИКИ Й СЕЛЕКЦІЇ ЛІСОВИХ РОСЛИН**

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

Тернопіль  
Видавництво «Підручники і посібники»  
2012

УДК 630.165  
ББК 43.431  
Я 93

РЕЦЕНЗЕНТИ:

**Криницький Григорій Томкович** — доктор біологічних наук,  
професор, заслужений діяч науки і техніки України,  
відмінник лісового господарства України,  
Національний лісотехнічний університет України

**Парпан Василь Іванович** — доктор біологічних наук, професор,  
заслужений лісівник України, Український науково-дослідний інститут  
гірського лісівництва ім. П. С. Пастернака

**Калуцький Іван Федорович** — доктор сільськогосподарських наук,  
професор, заслужений лісівник України,  
Прикарпатський національний університет  
імені Василя Стефаника

Редактор *Віктор Хіхловський*  
Дизайнер обкладинки *Віталій Нехай*

*Рекомендовано МОН України*  
*як навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів*  
*(лист № 1.4/18-Г-3946 від 19.01.2012 р.)*

**Яцик Р. М.**

Я 93 Основи генетики й селекції лісових рослин / Р. М. Яцик, Ю. І. Гайда,  
В. М. Случик — Тернопіль : Підручники і посібники, 2012. — 288 с.  
ISBN 978-966-07-2088-6

Запропонований навчальний посібник сприятиме опануванню необхідного обсягу знань з найважливіших розділів сучасної генетики й селекції, передбачених навчальною програмою, розглядає питання мінливості, спадковості й генетичного розвитку рослин, популяційної генетики, успіхів генної, генетичної й клітинної інженерії, світових й національних підходів до збереження, відновлення й використання генетичного фонду *in situ* та *ex situ*, особливостей селекції, насінництва й сортоведення рослин.

Для студентів вищих навчальних закладів III і IV рівнів акредитації та коледжів лісогосподарських, сільськогосподарських, біологічних та екологічних спеціальностей.

**УДК 630.165**  
**ББК 43.431**

## ПЕРЕДМОВА

Закономірності спадковості й мінливості рослин, які вивчає генетика, а також дослідження їх індивідуального розвитку, клітинної біотехнології, культури тканин та органів, генетичної інженерії тощо складають основу селекційної роботи з виведення нових і удосконалення наявних форм, гібридів та сортів рослин. Генетика й селекція рослинних організмів є важливою складовою й багатьох інших дисциплін біологічного спрямування, які в даний час викладають у вищих навчальних закладах лісового й сільськогосподарського профілів.

Розробка цього навчального посібника зумовлена відсутністю достатньої кількості в Україні сучасних підручників з генетики й селекції лісових рослин. Матеріал подано у вигляді курсу лекцій відповідно до затвердженої для вищів програми. Метою посібника є допомогти студентам у засвоєнні теоретичного матеріалу, виконанні практичних робіт і самостійній роботі.

Книжка складається з двох частин. У першій розглянуто закономірності мінливості, спадковості й генетичного розвитку окремих рослин і їх популяцій, у другій проаналізовано питання відбору, збереження, відновлення й використання генетичного фонду в селекційних програмах з метою виведення нових сортів рослин й покращення насінництва. Розділи 4, 5, 9 та підрозділ 6.3 рекомендуються для додаткового вивчення слухачами магістерських програм та аспірантами. Посібник містить також найбільш типові питання для написання контрольних робіт і тестових завдань, перелік конкретних тем для засвоєння їх на практичних заняттях, під час самостійної роботи студентів, виконання курсових робіт та рекомендовані для цього літературні джерела.

Значну цінність становить тлумачник понад 500 найбільш актуальних генетико-селекційних термінів, які застосовують у лісівництві. Укладаючи його, автори керувались чинними стандартами, наявними термінологічними словниками лісової галузі, розроблені ВО «Укрдержліспроєкт» та Національним лісотехнічним університетом, російсько-українським та польсько-українським словниками термінів лісівництва тощо.

Перевагою посібника є й те, що автори в більшості розглянутих тем використали матеріали власних досліджень, які одержали під час опрацювання науково-дослідної тематики в Прикарпатському національному університеті імені Василя Стефаника та Українському науково-дослідному інституті гірського лісівництва ім. П. С. Пастернака. Крім того, навели численні приклади, набуті науковцями й виробничниками Карпатського регіону та прилеглих територій.

У посібнику здійснено спробу пов'язати уже відомі знання з генетики й селекції з науковими розробками останнього періоду, що були одержані як за кордоном, так і в Україні.

Засвоєння курсу генетики й селекції лісових рослин дозволить майбутнім фахівцям досягати відчутних успіхів, швидше вирішувати актуальні питання підвищення продуктивності насаджень, поліпшувати їхню якість, стійкість, довговічність.

Автори





**ОСНОВИ  
ГЕНЕТИКИ  
ЛІСОВИХ РОСЛИН**

# 1. ГЕНЕТИКА РОСЛИН: ПРЕДМЕТ І МЕТОДИ

## 1.1. Генетика рослин як наука

Людину завжди цікавило: чому із жолудя виростає дубок, із зерна пшениці — лише пшениця, а із зерна жита — лише жито? Чому потомство через деякий час стає подібним до своїх родичів, а за деякими ознаками не відрізняється? Увага до цих питань не випадкова, тому що в них ідеться про основні властивості живих організмів — *спадковість* і *мінливість*. З'ясування закономірностей спадковості та мінливості на різних рівнях організації живого та практичне використання цих знань в інтересах людини є основним завданням **генетики**.

**Генетика** (від грецьк. *gēnesis* — походження) — **біологічна наука, яка вивчає закономірності спадковості й мінливості в живій природі** й великою мірою сприяє розв'язанню багатьох проблем, які стосуються стійкості життя та пізнання явищ еволюційного розвитку біоти. За допомогою основних методів і теоретичних положень сучасної генетики вчені здійснюють дослідження в усіх галузях біології, медицини, сільському й лісовому господарствах.

З метою широкого використання досягнень генетики й селекції М. І Вавілов під час виведення нових сортів рослин обґрунтував диференційний **ботаніко-географічний метод** встановлення основних областей формоутворення. На нашій планеті вчений виявив сім центрів походження культурних рослин (Південноазійський тропічний, Східноазійський, Південно-Західноазійський, Середземноморський, Абіссінський, Центральноміамериканський та Андійський (Південноамериканський), у яких сконцентровано їх основний генетичний потенціал. Для успішного проведення селекційної роботи необхідно мати різноманітний вихідний матеріал (види, сорти, спадкові відхилення). Знання про центри різноманітності й походження культурних рослин вказують селекціонерам де саме шукати цей матеріал.

Упродовж тривалого часу під час створення вихідного матеріалу селекціонери використовують значний резерв комбінативної мінливості, яка з'являється в результаті **еколого-географічних схрещувань** рослин у межах виду, а також між представниками різних видів. Значну різноманітність цінних форм було отримано після розробки методів штучного **мутагенезу**, які полягали в суттєвій зміні генотипу. Використовуючи різні види та дози радіаційного опромінення й значний арсенал хімічних речовин, ученим вдалося підвищити частоту спадкової мутаційної мінливості в сотні й навіть тисячі разів. Серед значної кількості форм, що виникають під час цього процесу, часто з'являються не лише різноманітні «химери» й «карлики», а й чимало цінних мутантів, особливо гетерозисних, які відрізняються потужною силою росту й розвитку.

У 30-х роках ХХ століття як окремий розділ загальної генетики сформувалася **генетика лісових рослин**. До цього часу вже накопичилася достатня кількість матеріалів про закономірності мінливості лісових деревних рослин, одержані позитивні результати дослідів впливу географічного походження насіння на ріст створених насаджень головних лісоутворювальних порід: дуба, сосни, ялини. Вивчено успадкування господарсько цінних ознак і властивос-

тей формами деревних рослин, відібраних у природних лісах під час розмноження.

**Генетична різноманітність** зароджується ще під час формування насіння і в цьому розумінні вона протилежна різноманітності, яка виникає під впливом зовнішнього середовища. Але було б неправильно стверджувати, що більшість ознак у дерев чітко зумовлена лише генетичними факторами або лише факторами зовнішнього середовища. **Більшість господарсько цінних ознак дерева залежить від комплексу факторів як внутрішніх, так і зовнішніх.** Наприклад, швидкість росту дерева можна підвищити селекцією на цю властивість під час штучного розведення в культурі. Окрім цього, багато генетично зумовлених ознак краще проявляються лише в специфічних умовах зовнішнього середовища. Так, генетичні відмінності в морозостійкості не можна виявити під час вирощування дерев у місцях, де не буває морозів, але ці відмінності дуже важливі для тих же дерев при вирощуванні у місцях, які зазнають дії низьких температур протягом вегетаційного періоду.

У кінці XIX ст. в Західній Європі спостерегалися невдалі спроби лісорозведення з використанням насіння, яке отримували в різноманітних кліматичних умовах. Це дало поштовх до початку досліджень спадкової мінливості лісових деревних порід і створення географічних культур. Випробовування насіння одного й того ж виду різного географічного походження під час вирощування в аналогічних умовах культивування показали високий ступінь мінливості видів лісових деревних рослин під впливом кліматичних умов. Пізніші генетичні дослідження виявили, що **вплив географічного походження насіння одного й того ж виду на спадкові особливості вирощуваних з них рослин зберігається не лише в першому, але й у другому й третьому поколіннях.** Стійке успадкування географічної мінливості доведено низкою дослідів з географічними культурами ялини, модрина і дуба, які були проведені як на території колишнього Радянського Союзу, зокрема в Україні так і в країнах Західної Європи.

З генетикою найтісніше пов'язана **селекція** (від лат. *selectio* — добір) — **наука про створення нових та поліпшення вже наявних сортів рослин, порід тварин і штамів мікроорганізмів.** Селекцію рослин, зокрема лісових порід, здійснюють шляхом практичного застосування законів генетики. Як правило, це випробування різних диких форм і визначення тих із них, які ростуть краще в конкретних умовах. Головною місією сучасних селекційних програм є максимізація ефективності відбору за певними цільовими ознаками (швидкість росту, стійкість до шкідників і хвороб тощо). Одержані нові форми (сорти) використовують у культурах. Теоретичною основою селекційної роботи є закономірності спадковості й мінливості рослин, які встановлює, аналізує, розробляє та узагальнює генетика.

Основні генетичні закони єдині і для рослин, і для людей, і для плодовитих мушок-дрозофіл. Але характер успадкування, методи закладки експериментів та їх аналіз для кожної з названих груп організмів різноманітні.

Тому лісову генетику розглядають як самостійну галузь науки з характерними для неї методами й принципами.



Класичними науковими роботами, які сприяли виділенню лісової генетики в окрему дисципліну, можна вважати монографії Б. Ліндквіста «Генетика в шведській лісівничій практиці» (опублікована англійською мовою у Швеції в 1948 році), Сирах-Ларсена «Генетика лісових культур» (надрукована в 1956 році в Англії) та книга Е. Ромедера й Г. Шьонбаха «Генетика і селекція лісових порід» (видана в Західній Німеччині в 1959 році).

У Радянському Союзі лісова генетика, як правило, висвітлювалась окремими розділами в книгах з лісової селекції (А. С. Яблоков, А. В. Альбенський, С. С. П'ятницький, А. Я. Любавська та інші). Широко використовувались також переклади праць Е. Ромедера й Г. Шьонбаха (1962 р.), Джонатана В. Райта (1978 р.), а також роботи білоруського дослідника П. Ф. Рокіцького (1973–1974 рр.), які стосувалися статистичних методів досліджень у біології та генетиці.

## 1.2. Історія та методи генетики рослин

Довгий час знання про спадковість та пов'язані з нею явища носили розрізнений, випадковий характер. Проходили століття, упродовж яких вимальовувались і накопичувались відомості, в яких учені лише описували факти і явища, не в змозі розкрити їх сутність. Практичні запити сільського господарства стимулювали проведення досліджень, спрямованих на виявлення механізму і характеру передачі бажаних ознак і властивостей від родичів до потомства.



*Грегор Йоганн Мендель  
(1822–1884)*

**Наукові основи генетики** заклад чеський біолог і дослідник природи Г. Мендель у середині XIX століття. Він першим проаналізував успадкування при гібридизації особин не всієї сукупності ознак, а окремих їх альтернативних пар. Використання статистичного методу дало йому можливість виявити закономірності прояву ознак у декількох поколіннях гібридів. Зазвичай гібриди відтворюють одну з пар ознак, якими відрізнялися батьківські рослини, а в наступних поколіннях проходить розщеплення їх у певних пропорціях. Дослідження Менделя стали ще одним підтвердженням еволюційної теорії Дарвіна.

Але ще задовго до робіт Грегора Менделя були проведені дослідження, які відіграли важливу роль у формуванні генетики рослин як науки.

Одним із перших експериментів зі схрещування рослин здійснив **Й. Г. Кельрейтер** — німецький ботанік, який довгий час працював у Петербурзькій академії наук Росії. Свідчення про можливість гібридизації існували ще до нього, але це були лише випадкові факти й спостереження.

Дослідник на значному матеріалі вивчав потомство тютюну. Й. Г. Кельрейтер обґрунтував і розробив методи схрещування рослин, які використовують і в наш час.

Дослідження з гібридизації рослин значно активізувались у ХІХ столітті у Франції, Англії та Німеччині. Проводилися не лише внутрішньовидові, але й міжвидові та міжродові схрещування. Було встановлено збільшення різноманітності ознак у потомстві гібридів та їх переважання в одного з родичів. У цей період французький учений Ш. Ноден дуже близько підійшов до відкриття законів спадковості. Але він не мав достатніх можливостей для проведення дослідів. Крім цього, Ноден більше уваги приділяв міжвидовим, а не внутрішньовидовим схрещуванням. Зазначені дослідження й використав у своїй роботі Г. Мендель, який перші свої відкриття зробив, схрещуючи рослини *гороху посівного*.

**У завдання лісової генетики входить не лише вивчення закономірностей спадковості та мінливості, але й розробка шляхів їх практичного використання.** Ці напрямки тісно пов'язані. Досліджується природа «спадкової речовини», в якій запрограмовано розвиток організму з притаманними йому властивостями й принципи зберігання, передачі, реалізації та зміни спадкової інформації. Отримані відомості дають можливість рекомендувати ефективні заходи з управління формуванням окремих ознак і розвитком організму в цілому, а також опрацьовувати методи конструювання спадковості рослин, пропонувати способи боротьби зі спадковими хворобами тощо.

Основним методом вивчення спадковості й мінливості рослин є **генетичний аналіз**. Він полягає у схрещуванні особин, які відрізняються між собою ознаками й властивостями та вивченні прояву цих ознак і властивостей у потомстві. Таким чином, генетичний аналіз дає можливість одержати відомості про одиниці спадковості — **гени** та їх комплекси — **генами**. Більшість ознак рослин контролюється генами й умовами зовнішнього середовища. Але навіть під електронним мікроскопом не можна розпізнати, які ж гени є небажаними, а які необхідними. Тому гени розпізнають **побічними методами**: вирощуванням потомства рослини й спостереженнями за її ознаками. У зв'язку з цим методи випробування спадкових якостей особин за їх проявами у потомстві нерозривно пов'язані з етапами лісових генетичних досліджень. При випробуванні нащадків різних видів, рас, популяцій їх вирощують в однакових умовах і декількох повторностях дослідів. Якщо з часом одне потомство росте значно швидше за інші, а друге має довшу хвою чи більші шишки, то можна з упевненістю сказати — всі ці властивості зумовлені генетично.

У більшості проведених досліджень генетики прийшли до висновку, що потомство високих дерев росте швидше, ніж низьких, а дерева південного походження ростуть швидше, ніж північного. Такі висновки звичні, коли справа стосується відомих видів. Якщо необхідна дослідницька робота зроблена і для визначеного виду вже дані обґрунтовані висновки, то лісівник може використовувати цей вид для лісовідновлення чи лісорозведення. В такому разі він упевнений в одержанні бажаного генетичного зрушення у бік покращення. Але ці

правила рідко бувають абсолютно точними. Майже завжди існує якась кількість дерев з незвичною мінливістю. Можливо, потомство найвищих дерев росте на 1 % швидше, ніж потомство середніх дерев, але деякі рослини з першого потомства ростуть навіть на 10 % швидше. Тому тут існує вибір: якщо лісівник використовує все швидкоростуче потомство, то він одержить 1 % прибутку, а якщо відбере лише найбільш потужні — 10 %. Також слід випробовувати в даних умовах навколишнього середовища окремі породи з багатьох місць їх природного зростання, щоб точно визначити, які з них тут володіють найкращим ростом. **Довготривалість проведення дослідів — основний лімітуючий фактор більшості як теоретичних, так і практичних програм з лісової генетики та селекції.**

Дерева — це організми з тривалим розвитком (онтогенезом), яким до вступу у період плодоношення необхідно багато років. Спеціаліст, який працює із сосною не може одержати за чотири роки 8 поколінь, у той час як селекціонери, що виводять сорти сільськогосподарських культур (наприклад, кукурудзи) мають таку можливість. У процесі селекційних робіт з лісовими рослинами часто використовують різні методи вегетативного розмноження дерев (щеплення, живцювання, розмноження відводками, відсадками тощо). Вегетативно розмножені дерева цвітуть набагато швидше, ніж насінні й до них можна застосувати методи ранньої діагностики швидкості росту, якості, стійкості і т. п. Дерева, на відміну від сільськогосподарських рослин, вирощують для одержання не насіння, а якісної деревини (за винятком ділянок для селекції й насінництва). Коли ж лісовий генетик чи селекціонер бажає дослідити питання насінництва, він повинен планувати проведення дослідів зі стимулювання цвітіння й плодоношення рослин.

Незважаючи на те, що генетико-селекційні роботи з деревами проводять вже майже 180 років, лише за останні 40 років вони характеризуються найбільшою інтенсивністю. Однак, як уже було зазначено, лісові деревні рослини — більш складні об'єкти, ніж сільськогосподарські рослини, тому досі відчувається недостатність генетичної інформації навіть щодо, здавалось би, уже добре вивчених деревних видів. Наприклад, можна спрогнозувати, яким буде перше покоління сосни після самозапилення, але неможливо передбачити наслідки самозапилення протягом п'яти поколінь. Відомо скільки у сосни хромосом, але відсутня інформація скільки генів контролює більшість ознак дерева тощо.

Недостатність основних відомостей з генетики слід враховувати під час планування селекційних робіт. Селекціонеру-лісівнику часто доводиться працювати над такими проблемами, які вже розв'язані для сільськогосподарських культур. Тому в роботі з деревними породами він повинен уміти використовувати відомі результати із селекції інших організмів. Наприклад, злакові культури піддавалися штучному відбору протягом сотень поколінь, тому вони на сьогодні значно покращені. Селекціонери-лісівники змушені починати свою роботу з диких популяцій рослин, серед яких відбір або ще зовсім не проводився, або ж проведений лише в кількох поколіннях. Тому у генетико-селекційних дослідженнях деревних порід приховані величезні можливості й відносно прості досліді можуть привести до досить відчутних результатів.

## 2. МІНЛИВІСТЬ РОСЛИН ТА ЇЇ ВИВЧЕННЯ

### 2.1. Поняття мінливості організмів

Мінливістю називають відмінність ознак і властивостей між двома особинами або групою особин, батьками та нащадками одного й того ж або різних видів рослин і тварин. Залежно від масштабу досліджень орієнтуються на кілька рівнів внутрішньовидової мінливості:

- **метамерна** мінливість — відмінності між окремими частинами організму;
- **індивідуальна** мінливість — неподібність деяких ознак в окремих особин;
- **внутрішньопопуляційна (групова) й міжпопуляційна** мінливість — відмінності ознак в групі особин одного виду та їх популяціях.

Крім внутрішньовидової мінливості виділяють ще **надвидову** мінливість, куди відносять міжвидові й міжродові відмінності.

За характером зміни ознак і властивостей розрізняють **переривчасту (дискретну) і безперервну (клинальну)** мінливість. Ці типи мінливості відмічають під час розгляду ознак чи властивостей у часі й просторі. Прикладом **переривчастої** мінливості в часі можуть бути вікові зміни відношення до світла *сосни звичайної*. Прикладом **переривчастої** мінливості в просторі можуть слугувати зміни ознак рослин, викликані різкими перепадами екологічних умов у межах їх ареалів. Такі зміни ще називають **екологічною** та **географічною** мінливістю. Наприклад, екотип сосни звичайної на болоті відрізняється від екотипу сосни на камінні. Також за морфолого-анатомічними, фізіологічними ознаками, швидкості росту тощо відрізняється кліматип *сосни звичайної*, яка росте на Поліссі, від *сосни звичайної*, яка росте в Карпатах. **Безперервну** мінливість можна спостерігати при аналізі приросту запасу деревини у лісі. Наприклад, безперервно падає продуктивність деревостану в одному й тому ж типі лісу в напрямі з південного заходу на північний схід.

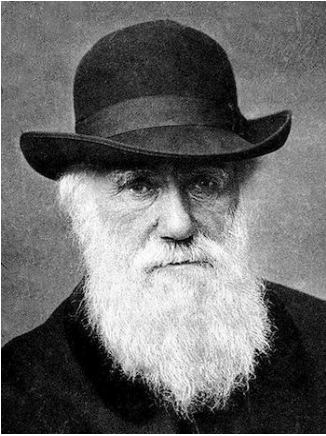
Виділяють якісні й кількісні ознаки мінливості. **Якісними** називають такі ознаки, градації яких визначають окомірно. Наприклад, жовте чи біле забарвлення квітів, гладка, лускоподібна чи пластинкоподібна кора тощо. **Кількісними** називають такі ознаки, для опису яких необхідно проводити відповідні вимірювання, зважування, підрахунки. До таких ознак відносять: довжину й товщину стовбура, кількість насіння в шишці, розміри й вагу шишок, плодів, насіння і т. п. Наприклад, під час порівняння двох сортів тополі (пірамідальної та розлогої) різницю між ними за формою крони встановлюють окомірно. Але якщо порівнюють два сорти *тополі пірамідальної*, тут необхідно дати кількісну характеристику цієї ознаки, тобто ступеня пірамідальності, — вказати середній кут відходження скелетних гілок

Фізіологічні, біохімічні і технологічні особливості рослин називають **властивостями**. **Фізіологічні властивості** рослин — це ступінь їх посухостійкості, солестійкості, морозостійкості, стійкості до шкідників і хвороб, газостійкості, реакції на освітлення, поживність ґрунту, добрива, зрошення, осушення і т. п. **Біохімічні властивості** рослин визначаються кількісним і якісним складом різноманітних речовин: білку, крохмалю, цукру, жирів, вітамінів, алкалоїдів, жилиці, ефірних масел та ін. **Технологічні й технічні** властивості рослин пов'язані

з їх використанням і промисловою переробкою: фізико-механічні й декоративні властивості деревини, якість живиці, придатність для консервування плодів і ягід, вихід муки із зерна, технічні дані волокна у прядильних рослин тощо.

Ч. Дарвін уперше встановив, що мінливість є головною (найбільш поширеною) властивістю всіх живих організмів, тому в природі відсутні особини, абсолютно ідентичні за своїми ознаками й властивостями. Він дав першу класифікацію мінливості, виділивши такі категорії:

- **співвідносна (корелятивна) і паралельна мінливість;**
- **індивідуальна і групова;**
- **визначена і невизначена.**



*Чарльз Роберт Дарвін  
(1809–1882)*



*Томас Хант Морган  
(1866–1945)*

Ч. Дарвін розділив мінливість на спадкову та неспадкову й довів, що в основі органічної еволюції лежить невизначена (спадкова) мінливість.

Вчений вважав, що джерелом мінливості повинна бути зміна умов існування. При цьому впливи на нащадків можуть бути визначеними і невизначеними. Звідси й виник поділ мінливості на визначену і невизначену.

**Визначена (групова) мінливість** — однакова зміна всього або майже всього потомства особин під впливом дії певних факторів. **Невизначена (індивідуальна) мінливість** присутня тоді, коли під впливом однакових факторів виникають різноманітні відхилення окремих особин. Мінливість Ч. Дарвін відносив до однієї з властивостей організму, тому специфіка реакції визначається переважно особливостями конкретного організму, а не характером впливу на нього.

Генетики виявляють велику зацікавленість до вивчення закономірностей мінливості. Ще в 1903 році Гюго де Фріз назвав мутациями **раптові спадкові зміни**, які він спостерігав під час розмноження деяких бур'янів протягом кількох років. Значну кількість мутаций виявив Т. Морган під час роботи з дрозофілою (*Drosophila melanogaster*).

Появу нових ознак в окремих особин, яких не було у їх батьків, називають **мутацийною мінливістю**. Мутації з'являються в результаті зміни спадкового матеріалу й передаються нащадкам.

У природних умовах вони нерідко піддаються дії добору й не зберігаються (елімінуються), якщо послаблюють життєздатність організму або навпаки — зберігаються ним, якщо в боротьбі за існування дають які-небудь переваги над іншими особинами. До спадкової мінливості, крім мутаційної, відносять й **комбінативну**, яка виникає завдяки **новому поєднанню у нащадків спадкових особливостей батьків**, тобто їхніми новими комбінаціями. В еволюції домашніх і диких видів мутаційна мінливість поєднується з комбінативною і є вихідним матеріалом для штучного і природного добору (селекції).

**Неспадковою** (модифікаційною) мінливістю називають зміни, які виникають у тварин і рослин під впливом навколишнього середовища. Модифікації широко розповсюджені в природі, оскільки в процесі життя кожна особина піддається впливу умов існування, що відображається у її ознаках і властивостях.

У 1909 році данський біолог В. Йогансен уперше ввів у генетику поняття генотип і фенотип. **Генотип** — це комплекс генів організму, одержаний від його батьків. Лише шляхом мутацій у генотипі виникають нові гени (алелі), яких не було у батьків. **Фенотип** — це комплекс усіх зовнішніх і внутрішніх ознак та властивостей (форма, розміри, забарвлення, хімічний склад, мікроскопічні особливості і т. п.) організму. Фенотип формується на основі генотипу у взаємодії з умовами зовнішнього середовища. Відповідно до цих понять розрізняють **генотипову** (генотипну) і **фенотипову** (фенотипну) мінливість.

**Генотипова** (спадкова) мінливість, зумовлена виникненням мутацій і їх комбінацією у подальших схрещуваннях. **Фенотипова** мінливість — сукупність ознак і властивостей організму або групи особин, яка формується під час сумісної дії факторів спадковості та навколишнього середовища. Для того, щоб ознаки проявилися або, щоб генотип більш повно реалізувався у фенотипі, необхідні відповідні умови зовнішнього середовища (рис. 2.1).



*Рис. 2.1. Фенотип як результат взаємодії генотипу та умов навколишнього середовища*

Особливу групу фенотипової мінливості **утворюють тривалі модифікації**. Ці зміни виникають під впливом умов середовища, подібно до звичайних модифікацій, зберігаються у кількох наступних поколіннях, але зникають при зміні умов довкілля.

Мутаційна мінливість є наслідком **геномних, хромосомних та генних мутацій**. Перші виникають у зв'язку зі зміною кількості чи структури хромосом, а останні — зі зміною молекулярної структури гена (мутації, що змінюють ділянки молекули ДНК). Найменшу ділянку ДНК, зміни якої призводять до появи мутації, називають **мутоном**. Вона відповідає одному нуклеотиду.

Велике значення у визначенні поняття мінливості, як взаємопов'язаного зі спадковістю біологічного явища, мали дослідження генетика Ю. А. Філіпченка. У його розумінні мінливість належить до числа головних біологічних понять, поряд з поняттями обміну речовин, розмноження, спадковості тощо. Він різко виступив проти Гюго де Фріза та В. Йоганнсена щодо обмеження вивчення мінливості головним чином явищами індивідуальної мінливості. Мінливість між внутрішньовидовими категоріями (підвидами, різновидами, расами і т. п.) Ю. А. Філіпченко виділив у поняття **групової мінливості**. Вчений вважав, що поряд з індивідуальною мінливістю генетики потрібно вивчати й групову мінливість, тобто **внутрішньовидовий поліморфізм**.

У поняття мінливості входять два різних елементи: мінливість як відомий *статистичний стан* і мінливість як *динамічний процес*. Індивідуальна й групова мінливості свідчать про існування відмінностей між окремими особинами або групами в статистиці. Тобто мінливість — це стан, хоча кожний стан виникає в результаті відомого процесу. При цьому розрізняють уже не індивідуальну чи групову мінливість, що викликані успадкуванням, а загальні зміни під впливом зовнішніх умов, результату гібридизації тощо.

## 2.2. Закон гомологічних рядів у спадковій мінливості

М. І. Вавілов, порівнюючи мінливість видів усередині різних родів, **виявив подібність у повторенні ознак**. Виявилось, що ознаки, які властиві формам усередині виду або роду, повторювалися і в інших видах чи родах. Наприклад, ознаки форм жита повторюються в різних формах пшениці, тобто **подібності**, які вкладаються у так звані **гомологічні ряди**.

Подібні або аналогічні ознаки паралельно в різних видів деревних рослин уперше відмітив ще Ч. Дарвін. Він звернув увагу на утворення плачучих і пірамідальних різновидів у тополі, берези й горобини, зафіксував фіолетове листя у бука, ліщини й барбарису, відмітив різновиди з глибоко розрізаними або розсіченими листочками, які повторювались у вільхи, липи, бука, берези та інших деревних порід.

Генетичні дослідження багатьох видів, численні факти, зібрані головним чином щодо культурних рослин і близьких до них диких родичів, дозволили М. І. Вавілову по-іншому підійти до цієї проблеми. На основі всіх відомих і доступних фактів він сформулював **закон гомологічних рядів у спадковій мінливості**.

Генетично близькі види й роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості з такою ймовірністю, що, знаючи ряд форм у межах одного виду, можна передбачити знаходження паралельних форм в інших видів та родів. Чим ближче розміщені в загальній системі роди й види, тим повніша подібність у рядах їх мінливості.

Цілі родини рослин у загальному характеризуються певним циклом мінливості, що проходить через усі роди й види, які утворюють ці родини.

Цей закон було покладено в основу систематизації спадкової мінливості видів. Назва «гомологічні ряди спадкової мінливості» має на увазі їх генетичну спорідненість і підкреслює еволюційне значення цього закону.

Виявилось, що дикі види деревних рослин змінюються не менше, а в цілому навіть більше, ніж окультурені. Про це свідчать плодові види Азії та Кавказу. Кількість диких форм яблунь, груш, айви, граната, мигдалю та інших важко навіть підрахувати. Ці спадкові зміни за ступенем розсічення листової пластинки, по забарвленню квітів, плодів, за характером кори, формою крони та іншими ознаками настільки значні, що інколи навіть важко без вивчення будови квітів і плодів встановити належність рослини до того чи іншого виду.

Вивчення поліморфізму видів деревних рослин показало, що гомологічні ряди у спадковій мінливості можна спостерігати за всіма ознаками. Тому було введено класифікацію відповідних форм і різновидів, представлених паралельними гомологічними рядами в подібних і далеких у систематичному відношенні видів деревних рослин. Подібним формам присвоювали загальні назви, які додавали до видових назв. Наприклад, у більшості деревних видів у межах одного виду є чітко виражені подібні форми, будова крони яких різко відрізняється від типової форми для цього виду. Так, у *ялини європейської* та *дуба звичайного* є різновиди з пірамідалною, округлою і плакучою кронами. Ці відхилення від норм (більшість з них на межі ареалу) називають ареальними формами. У культурі вони відмічені для більшості видів. Як правило, їх використовують в озелененні під загальною назвою садових форм і розводять вегетативно для збереження яскраво вираженої формової (сортової) ознаки.

**Паралельна мінливість за будовою крони** в деревних рослин представлена такими формами:

1) **пірамідальна** (пряmostояча, пряма, стиснута) — *pyramidalis, fastigiata, stricta*;

2) **колоновидна** — *columnaris*;

3) **овальна** (яйцевидна) — *avalis; ovoides, ovularis, oviformis*;

4) **куляста** (сфероподібна) — *globosa, globularis*;

5) **парасолеподібна** (зонтикоподібна) — *umbrakulifera*;

6) **плакуча** — *pendula*;

7) **стелюхова** (розпростерта) — *prastrata*.

Не менш цікавий прояв мінливості деревних рослин за забарвленням, ступенем розсіченості й формою листової пластинки. Слід відрізнити осіннє забарвлення листя як свідчення сезонної мінливості від кольору листя деяких різновидів і форм у багатьох деревних порід, які є прикладом гомологічних рядів у спадковій мінливості. Тому для практичних цілей озеленення в деревних рослин забарвлення листків поділяють так: 1) типове (нормальне) літнє в основних видів; 2) осіннє в тих же видів; 3) кольорове забарвлення листя в різновидів і форм незалежно від пори року. Усі кольороволисті форми теж мають свою назву. Наприклад, **форма з жовтим листям** — *luteum*, **білим** — *album*, **сріблястим** —



*argenteum*, червоним — *rubrum*, голубим (блакитним) — *glaucum*, фіолетовим — *violaceum* і т. п.

У кодексі ботанічної номенклатури прийнято розрізняти дикі ареальні форми та культивовані різновиди й сорти. У диких лісових деревних рослин встановлена паралельна мінливість за типом кори, декоративністю деревини й утворенням аномальних променів, а також за часом розпускання листя (форми, які рано і пізно розпускаються) і т. п.

Прикладом **паралельної мінливості** в лісових деревних рослин може служити **капоутворення**. Капами називають нарости деревини з бруньками, які утворюються біля коріння (прикореневі капи) або на стовбурі і гілках (стовбурні капи). Капи можуть утворюватись в усіх деревних рослин, але найчастіше вони зустрічаються у *грецького горіха*, *берези бородавчастої*, *тополі чорної*, *дуба маньчжурського*, *клена ясенелистого* тощо. Наріст без бруньок називають сувелем. У капів гарна декоративна деревина, яка утворюється шляхом поєднання завилькуватості з темно-коричневим вкрапленням серцевин укорочених пагонів. Вироби з капів дуже високо ціняться за красою рисунка й міцність.

Вивчення запасів декоративної сировини показало, що центри капоутворення скупчені біля меж ареалів деревних порід в екстремальних умовах, де насінне відновлення з тих чи інших причин утруднене. Наприклад, значні промислові запаси капової сировини *вільхи чорної* є в гірських ущелинах Абхазії, дуба монгольського — на сопках і в долинах річок Хабаровського краю Росії, горіха грецького — у гірських районах Киргизії і т. п. Для виявлення капових форм успішно застосовують метод кліматичних і екологічних аналогів, який дозволяє виявити нові центри капоутворення деревних рослин.

### 2.3. Внутрішньовидова мінливість і її форми

Вивчення внутрішньовидової мінливості систематиками й генетиками показало, що поліморфізм видів у широкому розумінні включає всі форми диференціації. Якщо в межах виду чи окремої популяції різниця є **переривчастою**, на перший план виходить **дискретність форми** (за однією або за комплексом ознак), якщо ж проявляється **безперервна (клинальна) мінливість** — тоді форми стають важко розпізнаними або ж зовсім щезають.

Ступінь диференціації видів різний. Внутрішньовидові категорії в даний час представлені такою схемою таксонів:

**Species, sensu lato** — вид у широкому розумінні;

**Subspecies** — підвид, або географічна раса;

**Oecotyp** — екотип кліматичний (*climaticus*), едафічний (*oedaphicus*), фітоценотичний (*phytocenoticus*);

**Populatio** — популяція, яка складається з форм (*forma*), різноманітність і кількість яких визначає ступінь поліморфізму виду.

Класифікацію мінливості й внутрішньовидових таксонів деревних рослин за Л. Ф. Правдіним зображено на рис. 2.2. Зі схеми видно, що різновиди дослідником ототожнюються з поняттям екотип. Він запропонував для дерев-

них рослин таку ієрархію внутрішньовидових таксонів: вид → підвид → кліматичний екотип → едафічний (грунтовий) екотип → популяція.

Класифікація форм внутрішньовидової мінливості у рослин базується на врахуванні типу змінної ознаки. Цей принцип зберігся в деревних рослин і досі під назвою формового різноманіття видів за забарвленням насіння, плодів, хвої, за ступенем розчленування й розсічення листової пластинки, за характером галуження, за формою крони, за типом й забарвленням кори тощо.

С. А. Мамаєв поділяє мінливість деревних рослин на два типи: внутрішньовидову і внутрішньоорганізмову (ендогенну). Внутрішньовидову мінливість він поділяє на декілька форм: індивідуальну, статеву, хронографічну (сезонну й вікову), екологічну, географічну, гібридогенну й ендогенну.



Рис. 2.2. Класифікація мінливості (за Л. Ф. Правдіним, 1969)

**Індивідуальну** мінливість розглядають, в основному, як прояв генотипової диференціації особин у межах виду. Під впливом загального перехресного запилення (панміксії), мутаційного процесу та постійної зміни екологічної ситуації у деревних рослин з'являються дрібні або значні відхилення. Однак, обов'язковим компонентом індивідуальної мінливості є різноманітні тимчасові модифікації. Таким чином, індивідуальна мінливість — це прояв «компромісу» між спадковою програмою особини й конкретними екологічними умовами.

**Статева** мінливість проявляється в існуванні у популяції форм, які відрізняються за статтю. У дводомних видів такі форми виділяються дуже легко за присутністю на деревах генеративних органів тієї чи іншої статі. Однак серед видів лісових порід дуже мало дводомних рослин (верби, тополі, обліпиха, ялівець, лимонник китайський, актинідія та ін.). Більшість видів, у тому числі й хвойні, відносять до однодомних роздільностатевих організмів.

**Хронографічна** (тимчасова) мінливість включає в себе вікову (онтогенетичну) і сезонну. Під час росту й розвитку багаторічні деревні рослини проходять цілу низку змін, які зачіпають окремі їх ознаки і властивості. У багаторічних рослин на вікову мінливість нашаровується сезонна, пов'язана з річним циклом — повторенням деяких фаз розвитку. Під час вивчення хронографічної мінливості багаторічних деревних порід найбільша складність полягає в тому, що деякі господарсько цінні ознаки проявляються через десятки років після створення культур.

**Екологічна** мінливість відображає дію на рослини певних факторів навколишнього середовища. Прикладом екологічних змін у деревних порід можуть слугувати насадження дуба на солонцях, сосни на болоті, кам'янистих розсипищах, крейдових чи вапнякових відкладах, кедрів та ільма на кам'янистих схилах і т. п. Виникає питання про ступінь спадкової фіксації змін, викликаних конкретними екологічними умовами. І. І. Шмальгаузен указував, що фіксація модифікацій проходить шляхом закріплення мутацій, як існуючих у резерві, так і нових. У цьому випадку вирішальними факторами виявляються адаптивна цінність ознаки й час існування популяції даного виду в нових для нього умовах, тобто кількість змін поколінь.

**Географічна** мінливість — результат диференціації виду в межах ареалу в широтному й меридіальному напрямках. Ця форма мінливості проявляється в утворенні географічних рас або кліматипів. Географічна мінливість, як правило, добре закріплена спадково. Такі ознаки, як терміни розпускання бруньок, цвітіння й плодоношення, морозостійкість, фотоперіодизм (довжина світлового дня, тривалість вегетаційного періоду і т. п.) мають чітку географічну прив'язку й добре передаються потомству. Залежно від місця росту існують навіть раси деревних порід короткого й довгого дня.

**Гібридогенна** мінливість відмічається, як правило, в зонах перекриття або суміжності ареалів близьких у систематичному відношенні видів, де відбувається спонтанна гібридизація між ними. При цьому в особин популяції одного виду спостерігається значний прояв ознак іншого виду. Гібридогенна мінливість ви-

никає також там, де проходить зміна екологічної ситуації на довгий час з ізоляцією існуючих меж ареалів. Порушення можуть бути викликані як геологічними факторами, так і діяльністю людини. Прикладом геологічного впливу може бути післяльодовикове розселення деревних видів на євразійському просторі. У зонах, де до цього зустрічались окремі ізольовані види, утворилось скупчення міжвидових гібридів. Наприклад, *ялина фінська* на сході і північному сході європейської частини Росії є гібридом *європейської* і *сибірської ялин.* У Сибіру (Росія) широкою смугою проходить ареал *модрини Чекановського*, яка є гібридом *сибірської* і *даурської модрин.* У Передкарпатті на межі зростання *дубів звичайного* і *скельного* утворились насадження гібридного дуба з проміжними ознаками цих двох видів. Особливо багато таких насаджень у Чернівецькій області, значно менше — у Закарпатській.

**Ендогенна** (метамерна) мінливість — різноманітність ознак органів (листя, квітів, плодів, насіння, пагонів, коріння і т. п.) у межах особини. Найбільшою метамерною мінливістю характеризуються **кількісні ознаки вегетативних органів** (розміри річного приросту, листя, гілок та інші).

#### 2.4. Методи вивчення мінливості

В основу методів вивчення генетичної мінливості покладено **дослідження ступеня впливу спадковості й навколишнього середовища на ознаки та параметри організму.** Вирішальну роль у формуванні мінливості в минулому часто приписували то середовищу, то спадковості. Таке протиставлення спадковості й навколишнього середовища не відображає істинної картини, оскільки мінливість усіх живих організмів зумовлена сумісною дією обох факторів. **Спадкова мінливість** завжди проявляється у популяціях у **фенотиповій формі**, тобто в складній взаємодії генотипів, які входять до складу популяції і середовища існування. Наприклад, насадження одних і тих же лісових порід, які ростуть у різноманітних ґрунтово-кліматичних умовах, можуть відрізнятися характером росту і розвитку, рівнем продуктивності, якості, стійкості тощо. Наприклад, *сосна звичайна* на родючих ґрунтах у 100-річному віці може досягати запасу деревини 780–800 м<sup>3</sup> на 1 га, а на кам'янистих ґрунтах в умовах Карпат всього 300 м<sup>3</sup> на 1 га. Що стосується різних порід, то слід намагатися використовувати конкретні умови для тих порід, у яких тут може бути ряд переваг у генетично зумовленій підвищеній здатності до росту й розвитку. Наприклад, в одних і тих же умовах сосна може давати 800 м<sup>3</sup> на 1 га, ялиця — 1400 м<sup>3</sup>, а *дугласія Мензіса* — 1900 м<sup>3</sup> на 1 га. Це свідчить про те, що ідеальні для зростання дугласії чи ялиці умови в даний час не слід займати сосною (звичайно ж якщо не стоять інші цільові задачі, крім максимального одержання різної деревини, наприклад, для целюлозно-паперової промисловості тощо).

Методи вивчення різноманітних форм внутрішньовидової мінливості є надійним інструментом отримання важливої для практичної селекції інформації стосовного того, щоб **визначити, які ознаки й властивості у конкретному фенотипі або групі фенотипів обумовлені навколишнім середовищем, а**

**які — впливом факторів спадковості.** При цьому мінливість вивчається не як процес трансформації, а як підсумок дії законів спадковості у низці поколінь. Генетичний аналіз спадкової мінливості (в системі поколінь від контрольованих схрещувань) є найбільш надійним методом визначення різниці між впливом середовища й генотипу на прояв властивостей і ознак організмів. У багаторічних деревних рослин, які характеризуються пізнім початком репродуктивної фази і нерегулярним плодоношенням, цей метод дослідження застосовують обмежено або використовують разом з іншими методичними інструментами. Під час **вивчення мінливості** лісових деревних рослин широко застосовують **еколого-географічний метод**, при якому порівнюють морфолого-анатомічні, фізіологічні, біохімічні та інші особливості підвидів, кліматипів та екотипів залежно від кліматичних, геоморфологічних, гідрологічних і ґрунтових умов. Еталоном для порівняння служать видові ознаки, описані систематиками під час виділення певної групи рослин у ранг виду. Залежно від рівня дослідження під час **вивчення географічної і екологічної мінливості** застосовують **порівняльно-морфологічний, порівняльно-анатомічний, порівняльно-фізіологічний та інші методи вивчення.**

Усі перераховані вище форми внутрішньовидової мінливості можна простежити на прикладі *сосни звичайної*, породи, ареал якої найбільший у світі. Наприклад, сосна звичайна у Західній Європі характеризується хвоєю, яка живе 3–4 роки, у мікропопуляціях Карпатському регіоні 4–5 років, а в степах Азії — 5–6 років. Довжина хвої, відповідно, 4–6; 3–5 та 6–8 см, середня довжина шишки — 3–5; 3–4 та 5–7 см, кількість смоляних каналів у хвої — 8–12; 9–15 та 12–14 шт. і т. п. Тому Л. Ф. Правдіним було виділено 5 підвидів *сосни звичайної*: *звичайна* (лісова), *гачкувата* (Крим, Кавказ), *лапландська* (північ Європи), *сибірська* (Азія) і *кулундинська* (південь Азії, степи). *Сосна звичайна* реліктового походження, яка зростає в карпатських мікропопуляціях, також значно відрізняється від підвиду *сосни лісової*, розповсюдженого у європейських країнах за характеристиками хвої, шишок, насіння, кількістю смоляних каналів у хвої тощо. Тут кожна мікропопуляція має свої відмінності, причиною яких є довготривала географічна ізоляція значними віддалями, гірськими хребтами, ущелинами, буферними насадженнями тощо, що не дозволяє їм вільно перезапилуватись між собою.

**Географічну та екологічну мінливість вивчають експериментально шляхом створення на ділянках з вирівняним екологічним фоном географічних та екологічних культур з насіння даного виду різного географічного й екологічного походження.** Еталоном для порівняння служать варіанти насаджень, які вирощені з місцевого насіння.

Під час вивчення внутрішньовидової мінливості застосовують статистичні методи обробки кількісних ознак окремих вибірок груп особин, які відносять до різноманітних видів, підвидів, кліматипів або сортів. Для цього розраховують коефіцієнт варіації (С, %). Щоб визначити рівень мінливості ознак С. А. Мамаєв (1970 р.) розробив спеціальну таблицю (табл. 2.1), яка є прийнятною для порівняння мінливості в межах однієї ознаки.

**Визначення рівня мінливості ознак за коефіцієнтом варіації  
(по С. А. Мамаєву)**

| Рівень мінливості        | Дуже високий | Високий | Середній | Низький | Дуже низький |
|--------------------------|--------------|---------|----------|---------|--------------|
| Коефіцієнт варіації, С % | > 40         | 40–21   | 20–13    | 12–7    | < 7          |

У біометрії розрізняють чотири категорії змінних ознак: кількісні, які піддаються точним вимірам (наприклад, діаметр стовбура дерева); кількісні, які важко виміряти або немає необхідності в точних вимірах їх (наприклад, облік плодоношення окремих дерев у балах); якісні (альтернативні), які свідчать про наявність ознаки чи її відсутність (наприклад, білі і червоні пелюстки квітів, суцільне і лопатеве листя); порядкові — ознаки, які можуть бути розміщені у визначеному порядку (наприклад, ступінь тріщинуватості кори, від гладкої — до грубо тріщинуватої або гребінчастої, ступінь ширини крони, від конусовидної — до округлої, а також пірамідальності крони, очищеності стовбура від сучків тощо).

Якісні і кількісні ознаки характеризуються різноманітною мінливістю. Під час вивчення вихідного матеріалу для одержання нових сортів селекціонеру слід знати і враховувати: ступінь спадкової зумовленості тих чи інших ознак; ступінь мінливості селекційних ознак або властивостей в одного й того ж сорту під впливом різноманітних умов вирощування.

**Дослідження внутрішньовидової мінливості** деревних рослин проводять послідовно у три етапи.

**На першому етапі** дають оцінку характеру й ступеня зміни ознак у межах організму, тобто характеризують **метамерну мінливість**.

**На другому етапі** проводять оцінку різноманітних форм внутрішньопопуляційної мінливості. Спочатку аналізують **індивідуальну мінливість**. З цією метою закладають дослідні ділянки в однотипових і одновікових насадженнях, вивчають характер мінливості ознак і їх амплітуду. Індивідуальну мінливість у дводомних і однодомних рослин слід вивчати з урахуванням статевого диморфізму. При цьому варто розділити рослини на статеві типи з перевагою чоловічих чи жіночих квітів або суцвіть. Після аналізу індивідуальної або статевої мінливості вивчають **екологічну мінливість**. Для цього в межах популяції підбирається екологічний ряд одновікових насаджень. За екологічну одиницю доцільно приймати не окремі типи лісу, а групу типів лісу. Індивідуальну, статеву та екологічну мінливість вивчають на фоні зростання диференціації деревостану. Для запобігання помилок в оцінці мінливості необхідно використувати одновікові насадження й дерева, як правило, пристигаючі і стиглі, коли вже стабільно проявляються більшість ознак. Крім цього, **може виникнути необхідність у вивченні вікової мінливості**. Для цього підбирають віковий

ряд насаджень, які ростуть в одному природному районі та однакових умовах середовища. Елементи вікового ряду повинні відрізнятися на 1–2 класи віку (10–40 років у залежності від породи).

На **третьому етапі** вивчають **міжпопуляційну мінливість**, до якої відносять й географічну мінливість. У найбільш типових районах ареалу в широтному й меридіальному напрямках вивчають мінливість певного виду. В результаті вивчення порівнюють географічні ряди. Але міжпопуляційне різноманіття характерне не лише для географічної форми мінливості. В гірських районах спостерігають високу ступінь генетичної ізоляції лісових масивів. У видів з низьким рівнем панміксії (перехресного запилення) межі популяцій можна визначити за результатами вивчення екологічної мінливості.

Порівняння коефіцієнтів варіації ( $C_v$ ) може слугувати показником для визначення ступеня спадкового зумовлення ознак, що вивчаються. Доведено, що внутрішньопопуляційна мінливість значно вища, ніж в окремих дерев. Це свідчить про наявність у популяції генетичного різноманіття за даними ознаками. Рахують, що чим більша різниця в коефіцієнтах варіації між метамерно і внутрішньопопуляційною мінливістю, тим вища спадкова різноманітність. Внутрішньопопуляційний коефіцієнт варіації ознак зазвичай менший від міжпопуляційного, що свідчить про видову стійкість ознак. Наведені методи, у більшості випадків, дозволяють лісовим селекціонерам визначити рівні фенотипової мінливості. Для більш повного й точного визначення генетичної мінливості та її розподілу між джерелами все-таки слід вдаватися до створення й вивчення випробних культур.

### 3. ОСНОВИ СПАДКОВОСТІ

#### 3.1. Спадковість і методи її вивчення

**Спадковістю називають властивість організмів забезпечувати матеріальну та функціональну спадкоємність поколінь, визначений план будови й характер їх індивідуального розвитку, а також норму реакції на умови зовнішнього середовища.** Спадковість потрібно розглядати як основну властивість живих організмів відтворювати собі подібних у низці поколінь. **Спадковість** можна трактувати і як властивість, і як матеріал, і як взаємовідносини певних біологічних структур між собою та з навколишнім середовищем. Як відомо, усі організми групуються у визначені систематичні одиниці: види, роди, родини і т. п. Ця системність можлива лише за наявності спадковості, яка зберігає не тільки риси подібності всередині кожної групи організмів, але й різницю між ними.

Вчення про спадковість неподільно пов'язане з іменем Г. Менделя, який відкрив дискретність спадкових факторів. Він розробив **метод генетичного аналізу**, за допомогою якого була розкрита матеріальна природа факторів спадковості. Г. Мендель також уперше почав аналізувати успадкування ознак.

У першому десятиріччі ХХ ст. вчення про спадковість базувалось на основі даних численних дослідів з рослинами, тваринами й мікроорганізмами. Різноманітність і складність явищ спадковості вимагали більш досконалих методів. Однак вже на першому етапі виявилось, що сумісне застосування генетичного методу й спостережень під мікроскопом дозволяє встановити зв'язок спадковості з матеріальними структурами клітини. Згідно **хромосомної теорії спадковості**, сформульованої Т. Морганом у 1910 р., гени як елементарні матеріальні носії спадкової інформації розташовані у лінійній послідовності у хромосомах, а саме тому хромосоми складають матеріальну основу спадковості.

Важливим відкриттям у вивченні спадковості в період 1944–1953 рр. стали результати досліджень, які довели, що не білок, а молекули дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК), які входять до складу хромосом, несуть у собі генетичну інформацію. Проведені роботи з біохімії нуклеїнових кислот (у першу чергу ДНК) дозволили встановити специфіку їх хімічної будови згідно із законом парності азотистих основ.

Структурний аналіз молекул ДНК і його тлумачення на базі теорії гена, яке було здійснене в 1953 році Дж. Уотсоном і Ф. Кріком, привело до формування вчення про сутність генетичної інформації на біохімічному, молекулярному рівні. Виявилось, що **сутність спадковості полягає у відновленні процесів матеріальної взаємодії молекул закодованої структури генетичної інформації ДНК і білків у складній, постійнодіючій системі живого організму**. Живе відрізняється від неживого здатністю відновлювати собі подібних. Це можливо лише тому, що жива система несе в собі закодовану в молекулярних структурах генетичну інформацію, яка програмує відновлення. Без цієї інформації, тобто **без спадковості**, не може бути життя. Виявлення фізико-хімічних особливостей молекули ДНК та аналіз порушень у генетичному коді дозволили створити молекулярну теорію мутацій.

Увесь комплекс явищ спадковості поділяють на три групи:

1) **ядерна спадковість**, яка пов'язана з розподілом генів, що містяться у хромосомах;

2) **позаядерна (екстрануклеарна) спадковість**, за якою явищами передавання спадкової інформації керують цитоплазматичні органоїди — пластиди, мітохондрії;

3) **акаріотипічна спадковість**, яка властива організмам, що не мають ядра, — вірусам, бактеріям.

Ген, як одиниця спадковості, визначає структуру *поліпептида*. При вивченні спадковості як однієї з властивостей живого організму розрізняють два поняття: **спадковість і успадкування**. До поняття спадковості входять: властивість генів детермінувати будову специфічної поліпептидної молекули, розвиток ознак і план будівництва організму. Успадкування відображає процес і характер передачі спадково детермінованих ознак і властивостей організму від одного покоління до іншого під час розмноження. Відкриття Г. Менделем явища



детермінації, розщеплення й незалежного комбінування ознак відносять до закономірностей успадкування.

Спадковість вивчають на різних рівнях організації живої матерії: молекулярному, хромосомному, клітинному, організмовому й популяційному. Найбільш розповсюдженими є три групи методів дослідження спадковості.

До **першої групи** відносять **гібридологічний і генеалогічний методи**, за допомогою яких визначають закономірності успадкування тієї чи іншої ознаки або групи ознак. З цією метою схрещують особини, які відрізняються за контрастними (альтернативними) ознаками, і вивчають характер прояву цих ознак у потомстві. **Гібридологічний метод**, який має назву **генетичного аналізу**, вивчає характер успадкування ознак за потомством. **Генеалогічний метод** — один з варіантів генетичного аналізу. Успадкування ознаки при цьому вивчають шляхом передачі її потомству у цілих родинах або родинних групах. Для цього складають родовід на декілька поколінь предків окремих особин і цілих родин. Цей метод має велике значення під час вивчення спадковості людини, а також організмів, що довго живуть і пізно вступають у репродуктивну фазу. У цьому випадку звичайний гібридологічний метод не застосовують, а результати досліду вимагають довгого часу для вивчення.

До **другої групи** відносять цитологічний і біохімічний методи, які слугують для вивчення структури матеріальних носіїв спадковості. Спадкоємність або подібність поколінь з предками здійснюється через матеріальні структури клітини. **Цитологічний метод** вивчення матеріальних носіїв спадковості виник та удосконалювався паралельно з генетичним аналізом. Сучасні дослідження функцій окремих органодів клітини із застосуванням гістохімічних реакцій сприяли об'єднанню цитологічного й біохімічного методів на рівні мікромолекулярного вивчення об'єктів. **Біохімічний метод** разом з гібридологічним і цитологічним використовують для детального вивчення процесів, які проходять у клітинах під час розмноження та в онтогенезі, а також для вивчення хімічної будови генетичного матеріалу й виникаючих у ньому змін.

Характерною особливістю **третьої групи** методів вивчення спадковості, до якої відносять способи **популяційно-генетичного аналізу**, є вивчення ступеня впливу генів і факторів зовнішнього середовища на розвиток ознак і властивостей організмів. Сутність цього методу полягає в тому, що на достатньо репрезентативній вибірці особин одного виду або сорту визначають середню величину ознаки та статистичні параметри її мінливості. Після цього методами математичного аналізу вираховують долю участі спадкових відмінностей особин (генотипова варіанса) і відмінностей, зумовлених неоднорідністю умов росту в насадженнях (екологічна варіанса) у загальній (фенотиповій) мінливості. Показник, що характеризує долю участі генотипової варіанси в його загальній фенотиповій варіансі, називають **коєфіцієнтом спадковості**. Головне завдання методу — вивчення коєфіцієнта успадкування з метою оцінки придатності ознаки, яка вивчається, для цілей селекції.

### 3.2. Цитологічні основи спадковості

**Основна форма існування життя — клітина**, в якій проходять усі фізіологічні й біохімічні процеси, як в одноклітинних, так і в багатоклітинних організмах. Ріст і розмноження організмів пов'язані з утворенням нових клітин. Успіхи мікроскопії в кінці XIX ст. призвели до відокремлення вчення про клітину та її компонентів у самостійну науку, яка отримала назву **цитологія**.

За останні 40 років цитологія перетворилась в експериментальну науку, завдання якої є **вивчення фізіології та біології клітини, її основних життєвих функцій і властивостей**. Таке всебічне вивчення клітинних структур можливе завдяки тому, що цитологічні методи досліджень взаємопов'язані з науковими і практичними досягненнями генетики, біохімії, біофізики і молекулярної біології.

**Сучасна цитологія вивчає клітину як основну одиницю життєдіяльності будь-якого живого організму**. Вона розглядає клітину не тільки як сукупність морфологічних структур, але як і фізіологічну систему.

Сукупність біохімічних процесів, які забезпечують ріст і розвиток клітини, називають **обміном речовин або метаболізмом**. Для живої клітини характерна здатність до розвитку й розмноження. Кожна клітина на визначеній стадії ділиться й дає початок двом дочірнім клітинам. Клітини різноманітні за формою, величиною, ступенем диференціації та функціями.

Клітина є **елементарною одиницею життя**, в ній є все необхідне для підтримання обміну речовин і розмноження. Серед живих організмів трапляються два типи організації клітин. Найпростішу будову мають клітини бактерій і синьо-зелених водоростей, які об'єднують у **прокаріотичну** групу. В них немає морфологічно вираженого ядра.

Клітини усіх інших представників живого світу відносять до **еукаріотичної** (ядерної) групи, тому що в них обов'язковою структурою є клітинне ядро, відокремлене від цитоплазми ядерною оболонкою. Крім ядра та вакуолей, у цитоплазмі існує цілий набір спеціальних структур або органел, які виконують специфічні функції.

**Ядро — центр, який керує й координує життєдіяльність усієї клітини**. Воно має складну будову, яка змінюється на різних стадіях життєвого циклу клітини. У ній ядро займає приблизно 10–20 % об'єму. Воно оточене ядерною оболонкою (мембраною), яка пронизана порами, через які здійснюється обмін речовин між ядром і цитоплазмою. Усередині ядра міститься хроматин, одне або декілька маленьких ядерець і ядерний сік (**каріолімфа** або **нуклеоплазма**). Під мікроскопом у ядрі можна розпізнати сітчасту структуру з хроматину. За допомогою електронного мікроскопа встановлено, що ця сітка — не що інше, як хромосоми. Їх чітко видно лише під час поділу клітини. **Ядерця** — це тільця, які пов'язані з хромосомами й уміщують значну кількість рибонуклеїнової кислоти (РНК). У ядерцях проходить синтез рибосомної РНК.

Цитоплазма складається з гіалоплазми та органолів. Обов'язковими органолівми клітини рослин є **ендоплазматична сітка, мітохондрії, рибосоми, апарат Гольджі, лізосоми й пластиди**. Знання загальної структури клітини необхідні для того, щоб правильно оцінювати роль окремих її елементів у спадковості. Наприклад, **енергію в клітині виробляють мітохондрії** — особливі паличкоподібні або сферичні утворення різноманітної величини й складної структури. Важливими структурними елементами клітини є **пластиди** (хлоропласти, лейкопласти, хромопласти тощо), характерні для цитоплазми рослинних клітин. **Хлоропласти містять хлорофіл, який бере участь у фотосинтезі**. Лейкопласти (безбарвні пластиди) синтезують крохмаль, хромопласти — пігменти.

**Клітинна мембрана** має складну будову, пристосовану для виконання визначених функцій: захисної, вибіркової проникності й активного втягування частинок і молекул.

Передача спадкових ознак потомству як при вегетативному, так і при статевому розмноженні здійснюється шляхом поділу клітин. Вивчення поділу клітин показало, що з усіх клітинних компонентів лише хромосоми розподіляються порівно між дочірніми клітинами. В результаті поділу ядра кожна дочірня клітина одержує такий же набір хромосом, як і материнська клітина. В цьому рівному розподілі хромосом ядра полягає генетичне значення **мітозу**.

Поділ клітини складається з двох основних етапів: поділ ядра — **мітоз (каріокінез)** і поділ цитоплазми — **цитокінез**. Під час поділу ядро клітини проходить послідовні стадії: **профазу, метафазу, анафазу й телофазу**. Між двома послідовними поділами клітини ядро перебуває в стадії **інтерфазу**. Хоч інтерфазу й називають стадією спочиваючого ядра, але метаболічні процеси в ньому в цей період проходять найбільш активно.

**У профазі**, першій стадії мітозу, **хромосоми спіралізуються** (перетворюються у спіралі) і стають видимими. Уже в ранній профазі можна побачити, що кожна хромосома складається з двох хроматид, які утримуються разом за допомогою первинної перетяжки — центром ери. Подвоєння (реплікація, редуплікація) хроматид відбувається ще в інтерфазі на стадії S клітинного циклу.

**Метафазою** називають стадію **розташування хромосом в екваторіальній площині клітини**. Хромосоми, розміщені в цій площині, утворюють метафазну пластинку. Кожна хромосома в метафазі розміщується так, що її центромера знаходиться точно в екваторіальній площині. При розгляді екваторіальної пластинки з полюсів поділу клітини добре видно всі хромосоми: можна їх порухувати й визначити форму.

**Анафазою** називають наступну фазу мітозу, в якій **центромери хромосом діляться й хроматиди розходяться до полюсів**. Центромери рухаються попереду й тягнуть за собою хроматиди. Розходження хромосом в анафазі починається одночасно й завершується дуже швидко. Кількість їх біля кожного полюса виявляється однаковою і точно відповідає загальній кількості хромосом кожної клітини. Завдяки такому способу поділу ядра забезпечується постійна кількість хромосом у клітинних поколіннях.

У **телофазі** дочірні **хромосоми витягуються** (деспіралізуються) і **втрачають видиму індивідуальність**. Утворюється ядерна оболонка дочірніх ядер. Потім відновлюється ядрце або ядерця, причому в тій кількості, в якій вони були в материнських ядрах. **Ядро реконструюється в зворотному порядку** порівняно з тими змінами, які з ним проходили в профазі.

Після цього починається **цитокінез** — поділ цитоплазми клітини після поділу ядра.

Триває мітотичний цикл від 30 хвилин до трьох годин залежно від виду й фізіологічного стану організму, типу тканини, зовнішніх факторів (температури, світла тощо). Швидкість проходження окремих фаз мітозу також різне.

Під час статевого розмноження новий організм виникає із зиготи, яка утворюється при злитті гамет (чоловічих і жіночих статевих клітин). Цей процес названо **мейозом**. Значення мейозу полягає в наступному:

- 1) **забезпечується підтримка кількості хромосом;**
- 2) **утворюється велика кількість різноманітних нових комбінацій негомологічних хромосом;**
- 3) **проходить рекомбінація генетичного матеріалу;**
- 4) **статеве розмноження на відміну від безстатевого призводить до значної мінливості.**

Морфологія хромосом найбільше проявляється на стадії метафази або ранньої анафази, коли хромосоми найбільше вкорочені й містяться в екваторіальній площині. У цей час чітко видно їх різноманітність за формою і величиною. Форма кожної хромосоми визначається розташуванням первинної перетяжки, де знаходиться **центромера**. Місцезнаходження центромери різне для різноманітних хромосом і є постійним та типовим для кожної хромосоми. Хромосоми розрізняються не лише за формою, а й за величиною. Довжина кожної хромосоми відносно постійна та індивідуальна й становить від 0,2 до 50 мкм, діаметр — 0,2–5 мкм. Для кращого вивчення хромосом їм присвоюють відповідні номери з урахуванням їх морфології і величини. Характерною особливістю соматичних клітин переважної більшості видів є парна кількість хромосом. Парні хромосоми, тобто хромосоми з однаковою морфологією і розмірами, але різного походження (одна від матері, друга від батька), називають **гомологічними**.

Усі деревні рослини можна розділити на чотири групи:

- 1) **близькі види і навіть внутрішньовидові таксони, які характеризуються різною кількістю хромосом і розрізняються однією, двома або більшою кількістю пар і окремих хромосом;**
- 2) **види, які є поліплоїдними рядами, що відрізняються один від одного кратною кількістю хромосом;**
- 3) **роди, які мають однаковий набір хромосом, з різною кількістю хромосом лише в деяких видів;**
- 4) **види декількох родів, що мають однакову кількість хромосом, й еволюція видів цілої родини протікає на фоні одного й того ж кількісного набору хромосом.**

Наприклад, усі види родини соснових, які відносять до родів *Сосна*, *Ялина*, *Ялиця*, *Модрина* тощо, мають 24 хромосоми в соматичних клітинах. *Секвойдендрон гігантський* має 22 хромосоми, а *секвойя вічнозелена* — 66. Види берези є різноманітним поліплоїдним рядом за кількістю хромосом: у *бородавчастої* і *японської* — 28, *даурської* і *повислої* — 56, *жовтої*, *граболистої* та *західної* — 84 хромосоми. Є близькі роди рослин, в яких кількість хромосом різна і навпаки, різні роди — з однаковою кількістю хромосом. Бук і дуб мають по 24 хромосоми, а граб, вишня, *акація жовта* — по 16.

### 3.3. Біохімічні основи спадковості

**Матеріальною основою спадковості є хромосоми.** Окремі ділянки хромосом — **локуси** — визначають розвиток різноманітних ознак і властивостей організму. Під час вивчення хімічного складу хромосом доведено, що в основному вони складаються з **нуклеопротейдів** (90–92 %). Нуклеопротейди представлені **дезоксирибонуклеїною кислотою** (ДНК) і білками **гістонами** (або протамінами). Крім цього, у хромосомах присутні рибонуклеїнова кислота (РНК), деяка кількість іонів Кальцію, Магнію, Феруму та інших елементів і негістонні білки, які деколи утворюють комплекс з РНК.

За своєю природою ДНК є біологічним полімером, що має складно організовану лінійну структуру. Молекула ДНК складається з мономерних одиниць — **дезоксирибонуклеотидів**. У склад кожного з них входить гетероциклічна азотиста основа (пуринова або піримідинова), цукор дезоксирибоза й залишок ортофосфатної кислоти. Виявилось, що **послідовність нуклеотидів у макромолекулі ДНК у різних видів неоднакова. Це має пряме відношення до спадковості.**

У хромосомній теорії спадковості довгий час залишалося нерозв'язаним одне з головних питань генетики: яка хімічна природа гена, як він функціонує і як відтворюється? Відповіді на ці питання були одержані сумісними дослідженнями фізиків, хіміків, математиків і генетиків лише тоді, коли у дослідженнях були застосовані нові об'єкти — мікроорганізми. Нову еру в розвитку не лише генетики, але й усієї біологічної науки відкрило вивчення спадковості на молекулярному рівні. Вивчення мікроорганізмів значно розширило уявлення про матеріальні носії спадковості й переконливо довело, що **роль носія спадкової інформації в клітині відіграє ДНК** незалежно від її організації (окремі молекули або хромосоми) і локалізації (ядро або протоплазма).

Для розуміння спадковості важливими питаннями генетики є визначення двох процесів: у який момент упродовж мітозу проходить відтворення (**репродукція**) хромосом і який молекулярний механізм цього відтворення. Встановлено, що в молекулярному механізмі біосинтезу важливу роль відіграє подвоєння (**реплікація**) ДНК як основного компонента хромосоми. Вивчення **синтезу ДНК** у циклі мітозу показало, що у рослин він проходить **в інтерфазі**. Тому лише умовно можна назвати інтерфазу фазою спочиваючого ядра.

Інтерфазу поділяють на три періоди.

**Перший період** йде вслід за мітозом. У цей час ДНК не синтезується, але **йде накопичення продуктів** (у т. ч. РНК і білка), необхідних для утворення клі-

тинних структур і наступного поділу. Цей період названо **передсинтетичним** ( $G_1$ ). Він лабільний і найдовший — може тривати від 10 годин до кількох діб.

У **другому періоді**, який названо **синтетичним** ( $S$ ), проходить синтез ДНК. При цьому кількість ДНК у ядрі клітини подвоюється. Цей період триває 6–10 год. У цій фазі також здійснюється синтез РНК і білка.

У **третьому періоді**, який названо **післясинтетичним** ( $G_2$ ), ДНК не синтезується, але **проходить синтез РНК та білків** (особливо ядерних) і **накопичується енергія** для наступного мітозу. Фаза триває 3–4 год. Цим завершується інтерфаза й настає мітоз, коли в результаті поділу клітини кількість ДНК знову дорівнює вихідному (попередньому).

Дослідженнями біохімічної генетики на багатьох мікроорганізмах було доведено, що більшість генів контролює синтез специфічних білків-ферментів, а мутації генів проявляються перш за все у зміні або втраті активності відповідних ензимів. Було також доведено, що гени відповідають за амінокислотний склад поліпептидних ланцюгів (генетична організація ДНК розкривається в послідовності нуклеотидів, у яких записана спадкова інформація про послідовність амінокислот у білковій молекулі). **До складу ДНК входять чотири азотисті основи**, які визначають її специфічність. **У склад білків входить 20 амінокислот**, послідовність яких у поліпептидних ланцюгах визначає первинну, вторинну і третинну структуру білкової молекули. Цей факт Ф. Крік поклав в основу **вчення про генетичний код**. Він передбачив, що **в послідовності нуклеотидів у ДНК може бути записана спадкова інформація про послідовність амінокислот у пептидній молекулі**. Але як записана й зашифрована спадкова інформація в ДНК? Відображення одних об'єктів через інші у кібернетиці називають **кодуванням**. Науковцями уже визначені основні риси генетичного коду. Встановлено, що **кожну з 20-ти відомих амінокислот кодує триплет нуклеотидів (кодон)**. Прості розрахунки показують, що таким чином з чотирьох нуклеотидів (**A, G, C, T**), згрупованих по три, можна створити (кодувати) 64 різних комбінації.

Г. Гамов охарактеризував **генетичний код** такими особливостями:

- **три послідовні пари нуклеотидів ДНК кодують одну амінокислоту;**
- **кілька триплетів можуть кодувати одну амінокислоту — код місить синоніми, тому що існує 64 коди (4<sup>3</sup>) для 20 амінокислот.**

Третя особливість характерна для вірусів — кожна нуклеотидна пара задіяна у кодуванні трьох амінокислот, тому код перекривається;

Ученими вже запропонована відповідна таблиця розшифрування генетичного коду і це відкриття за важливістю для науки може порівнюватися з періодичною системою елементів, розробленою для хімії.

Спадкові зміни генотипу називають **мутаціями**. Термін «мутація» запропонував на початку ХХ ст. Гюго де Фріз, який дослідив раптову появу форм зі зміненими спадковими ознаками в рослині *енотера* (*ослинник*). Мутації виникають у будь-якому періоді життя організму як у соматичних, так і у статевих клітинах. **Вони обумовлені кількісними або якісними змінами генетичного матеріалу**, тобто збільшенням або зменшенням кількості хромосом, зміною

структури молекул ДНК тощо. Процес виникнення мутацій називають **мутагенезом**.

Мутації, які виникають у природі або в лабораторних умовах без зовнішнього впливу (випадково), називають **спонтанними**. Мутації, викликані штучно під час дії на рослини фізичних, хімічних чи біологічних мутагенів називають **індукованими**. Розрізняють такі типи мутацій:

- **точкові (генні)** мутації — якісні зміни окремих генів, пов'язані з перетворенням хімічної структури ДНК, яка входить до складу хромосом;
- **хромосомні перебудови (аберації)** — перегрупування генетичного матеріалу, який закладений у хромосоми шляхом зміни структури хромосом;
- **гетероплоїдія (анеуплоїдія)** — збільшення або зменшення нормального хромосомного набору на одну чи кілька хромосом;
- **поліплоїдія** — зміна нормального набору хромосом, кратна гаплоїдному.

Спроби викликати спадкові зміни за допомогою різноманітних зовнішніх факторів робилися вже давно. Багато дослідників вивчали вплив хімічних речовин або різких температурних впливів на виникнення мутацій. Багато мутацій можна викликати дією рентгенівських променів. Поряд з генними мутаціями опромінення викликає багато **структурних хромосомних аберацій**. Під час цього частина фрагментів з'єднуються й утворюють нові комбінації. Опромінення на стадії профазі призводять до хроматидних аберацій, тому що на цій стадії хромосоми розділені на дві хроматиди.

Вивчаючи хромосомні перебудови, генетики розробили **метод дослідження генотипу як системи**. Хромосоми хоч спадково дискретні, тобто різноманітні і їх локуси визначають розвиток різних ознак і властивостей організму, однак кожна з них представляє цілісну систему взаємодіючих генів, яка склалася в процесі еволюції. За допомогою хромосомних перебудов можуть створюватись нові системи генотипів.

**Життєздатність мутантних особин зазвичай менша від вихідних форм**, тому вони не можуть конкурувати з останніми. Однак виникнення мутацій у природі завжди означає зміну **норми реакції**. Прикладом цього можуть слугувати мутації, які виникають на межі ареалу певного виду й бувають досить успішними за нормою реакції. У такому разі вони дозволяють виду розширювати свій ареал за рахунок адаптації до нових умов. Утворена життєздатна форма може бути пристосованою до нових умов існування, розмножуватись і відокремлюватись в новий вид. У нього можуть зберігатись попередні гени, які, проте, або виявляються в інших групах зчеплення, або змінюють послідовність розташування у хромосомі. Таким чином, роль хромосомних перебудов є важливою для еволюції.

### 3.4. Закономірності успадкування під час домінування ознак

Проблема успадкування ознак довгий час залишалась невирішеною через відсутність відповідних методів досліджень. Лише в кінці XIX ст. Грегор Мендель почав вивчати передачу потомству таких ознак, які чітко відрізняють родичів один від одного. Мендель досліджував успадкування кожної ознаки

окремо. Це й було новим підходом до вивчення спадковості. Особливості методики досліджень вченого полягали у кількісному підрахунку гібридних рослин із застосуванням індивідуального аналізу ознак у нащадків від кожної материнської рослини у кількох поколіннях. Крім цього, він дуже ретельно перевіряв чистоту сортового матеріалу.

Схрещування рослин, які мають відмінності в одній парі спадкових ознак, називаються **моногібридним (моногенним)**, у 2–3 парах — **дигібридним (дигенним)** та **тригібридним (тригенним)**, у великій кількості ознак — **полігібридним (полігенним)**. Існують такі правила запису схрещування при генетичному аналізі: батьківські особини позначають буквою **P**, жіночу стать — ♀, чоловічу — ♂, схрещування — ×, гібридні покоління — **F** з відповідними індексами (**F<sub>1</sub>**, **F<sub>2</sub>**, **F<sub>3</sub>** і т. п.).

Виявилось, що після запилення гороху з червоними квітами пилом, який узятий з рослин гороху з білими квітами, усі одержані гібриди першого покоління були з червоними квітами. Такі ж результати одержані при зворотному схрещуванні. Ознака, що збереглась у гібридів першого покоління (червоне забарвлення квітів), Мендель назвав **домінантною**, а ознака, яка себе не проявила (біле забарвлення квітів) — **рецесивною**. Переважання в гібридних організмів одних ознак над іншими в генетиці одержало назву **домінування ознак**.

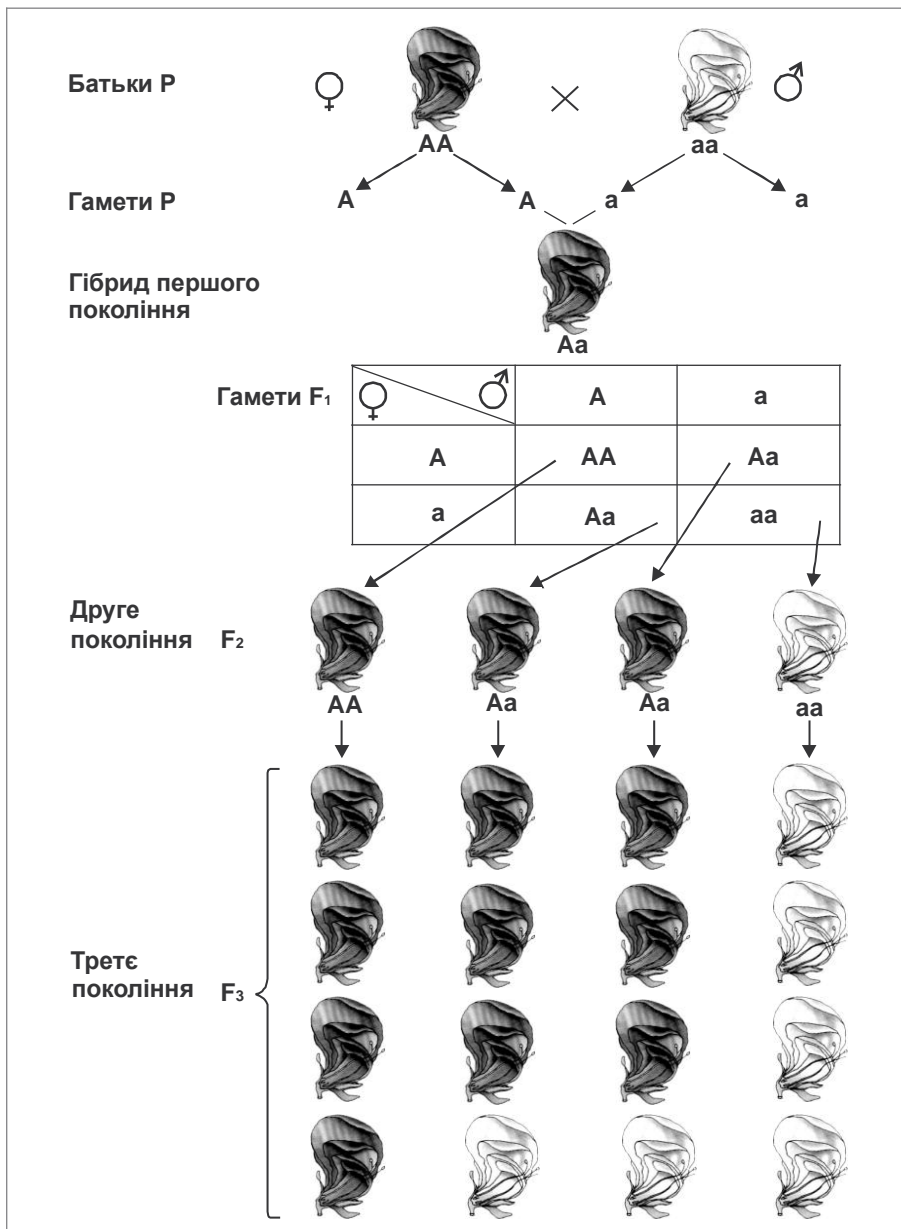
Майже в усіх дослідах, які проводив Г. Мендель, домінантна ознака повністю переважала рецесивну, тому гібриди **F<sub>1</sub>** були подібні як між собою так і з родичем, який мав цю домінантну ознаку (с. 32, рис. 3.1).

Але в той же час при схрещуванні крупнолистого гороху з дрібнолистим у гібридів **F<sub>1</sub>** листя було середньої величини. Тобто домінування було не повним, а успадкування за цими ознаками носило проміжний характер. Потім виявилось, що неповне домінування й проміжне успадкування доволі часто трапляється при схрещуванні інших організмів (с. 33, рис. 3.2).

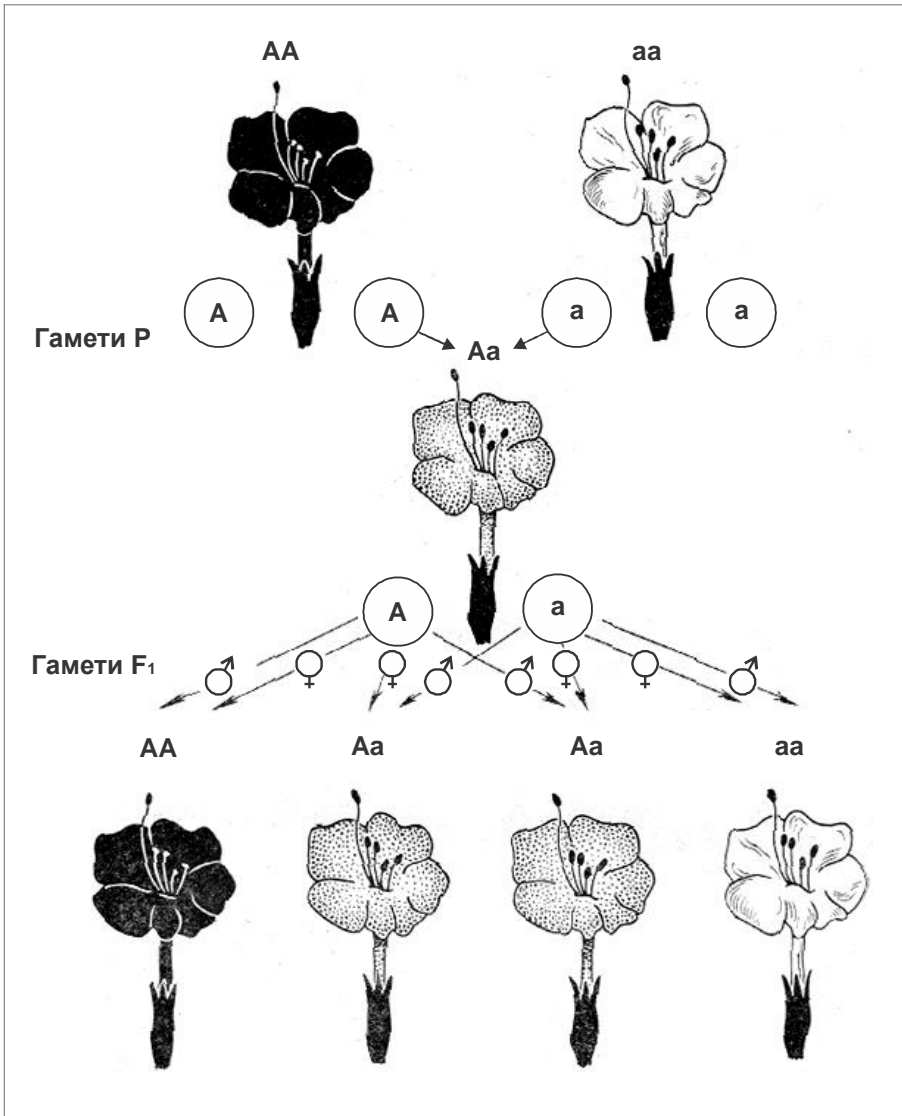
Г. Мендель, продовжуючи досліди, зібрав насіння гібридів першого покоління окремо з кожної рослини й висіяв його. Особини другого покоління вже не були подібні між собою. Зокрема, рослини другого покоління, вирощені з насіння червоноквіткових гібридів першого покоління, мали як червоні, так і білі квіти. Це свідчило про те, що рецесивна ознака, яка прихована в одному поколінні, знову виникає. Г. Мендель заявив про існування спадкових факторів, що відповідають за ці явища. Він позначив спадковий фактор для домінантної ознаки буквою **A**, а спадковий фактор для рецесивної ознаки буквою **a**. Гібриди володіли і фактором **A** і фактором **a**, тому їх генетична структура може бути записана як **Aa**. Домінантні особини, які містили тільки домінантні ознаки були позначені як **AA**, які містили тільки рецесивні — **aa**.

У подальшому організми, які мали в парі символів однакові фактори (**AA** і **aa**), назвали **гомозиготами**, а особини **Aa** — **гетерозиготами**. Пару факторів, яка визначає парні, альтернативні ознаки, назвали **алеломорфною парою**, а парність ознак **алеломорфністю**. У 1926 році В. Йогансен змінив термін «алеломорфізм» на коротше слово **алелізм**, а окремий фактор однієї пари назвав «алелем».





*Рис. 3.1. Успадкування забарвлення квітів гороху за повного домінування:  
**A** — червоний колір; **a** — білий колір*



**Рис. 3.2.** Успадкування забарвлення квітів нічної красуні за неповного домінування: **AA** — червоний колір; **aa** — білий; **Aa** — рожевий

Під терміном «домінантна» або «рецесивна» алель розуміють альтернативний стан одного й того ж гена. Ці терміни є синонімами до категорій, які вже закріпилися в генетиці, — **домінантний ген** і **рецесивний ген**. Гібриди другого покоління мають генотип трьох типів — **AA**, **Aa** і **aa**.

Дослідження показало, що в другому поколінні розщеплення ознак проходить у числовому відношенні, близькому до 3:1. Цьому існує наступне пояснення. Гібриди **Aa** утворюють як жіночі, так і чоловічі статеві клітини в однаковій кількості: 50 % яйцеклітин з геном **A** і 50 % з геном **a**; 50 % пилку з геном **A** і 50 % — з геном **a**. Під час цілком випадкового запліднення кожна половина яйцеклітин кожної категорії запліднюється обома видами пилку.

Розглянуті **закономірності домінування, розщеплення й незалежного комбінування ознак, які відкриті Г. Менделем, називають законами або правилами успадкування або спадкової передачі детермінованих ознак і властивостей організму й клітини в процесі розмноження.**

Таким чином, **перше правило Г. Менделя** звучить так: при схрещуванні гомозиготних особин, які відрізняються між собою за одною парою альтернативних ознак, **усе потомство в першому поколінні одноманітне як за фенотипом, так і за генотипом.**

**Друге правило Г. Менделя:** при схрещуванні двох гетерозиготних особин, які аналізуються за однією альтернативною парою ознак, у потомстві очікується розщеплення **за фенотипом як 3:1, а за генотипом як 1:2:1, за умови повного домінування.**

**Третє правило Г. Менделя** стосується полігібридного схрещування: **при схрещуванні гомозиготних особин, що відрізняються за двома й більше парами альтернативних ознак, у другому поколінні при інбридингу спостерігається незалежне комбінування ознак, у результаті чого проявляються гібридні форми, які мають ознаки в сукупностях, невластивих батьківським і прабатьківським особинам.** Наприклад, **при схрещуванні особин, гетерозиготних за двома ознаками, у другому поколінні одержуємо розщеплення за фенотипом 9:3:3:1.**

Розглянемо дослід Г. Менделя зі схрещування однакової кількості особин гороху з жовтими й зеленими плодами за кольором та гладкими й зморщеними плодами за типом. Виявилось, що жовтий колір і гладкість плодів були домінантними (**A** і **B** відповідно), а зелений колір і зморщеність плодів — рецесивними ознаками (**a** і **b** відповідно). У потомстві від самозапилення рослин **F<sub>2</sub>** Мендель одержав 556 насінин, з яких 315 — гладкі жовті, 101 — зморщені жовті, 108 — гладкі зелені і 32 — зморщені зелені, тобто за формою 423 — гладкі і 133 — зморщені ( $\approx 3:1$ ), а також за забарвленням 416 — жовті і 140 — зелені ( $\approx 3:1$ ). Але коли врахувати одразу ці дві ознаки, то виходить, що в досліді Менделя насіння розподілилось за фенотиповими класами відповідно до очікуваного співвідношення. Розщеплення за фенотипом гібридів у **F<sub>2</sub>** вкладається у формулу **9 : 3 : 3 : 1**, або **9AB : 3Abb : 3aaB : 1aabb**, де **AB** — дві домінантні ознаки: жовтий колір і гладкість; **Abb** та **aaB** — проміжні: жовті зморщені й зелені гладкі; **aabb** — рецесивні ознаки: зелені зморщені. Чим більше домінантних та рецесивних ознак задіяні в гібридизації, тим ширше розщеплення нас очікує.

### 3.5. Хромосомна теорія спадковості

Генетичний аналіз показує, що незалежне комбінування ознак можливе лише за умови, що гени, які визначають ці ознаки, містяться в різних парах хромосом. Таким чином, у кожного організму число пар ознак, за якими спостерігається незалежне успадкування, обмежене кількістю пар хромосом. Очевидно також, що кількість ознак і властивостей організму, що контролюється генами, досить значна, а кількість пар хромосом у кожного виду відносно невелика й постійна. Таким чином, у кожній хромосомі міститься не один, а багато генів.

Отже, третій закон Менделя стосується лише тих випадків, коли гени містяться в різних хромосомах, тобто його дія обмежена. З цього закону випливає, що при схрещуванні форм, які відрізняються двома парами генів (**AB** і **ab**), одержуємо гібрид **AaBb**, який утворює чотири типи гамет **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**. Відповідно до цього в аналізуючому схрещуванні відбувається розщеплення **1 : 1 : 1 : 1**, тобто комплекс ознак, що властивий батьківським формам, трапляється з такою ж частотою, як нові комбінації по 25 %. Однак пізніше генетики почали спостерігати деякі відхилення від такої схеми успадкування. В окремих випадках нові комбінації ознак були зовсім відсутні — спостерігалось повне зчеплення між генами вихідних форм, які з'явилися в рівній кількості — по 50 %. Інколи були й нові комбінації.

Сумісне успадкування генів, що обмежує їх вільне комбінування, Т. Морган назвав **зчепленням генів** або **зчепленим успадкуванням**. Дослідження Т. Моргана та його послідовників показали, що в гомологічній парі хромосом частково проходить обмін генами. Процес обміну ідентичними ділянками гомологічних хромосом разом з генами, що там містяться, називають **перехрестом хромосом** або **кросинговером**.

Кросинговер сприяє новим комбінаціям генів, які містяться в гомологічних хромосомах. Це явище, так як і зчеплення, виявилось загальним для тварин та рослин. Наявність обміну ідентичними ділянками між гомологічними хромосомами забезпечує рекомбінацію генів і таким чином значно підвищує роль комбінаційної мінливості в ході еволюції.

Явище кросинговеру можна відрізнити від незалежної комбінації генів за допомогою генетичного аналізу. **Про перехрест хромосом можна судити на основі обліку частоти виникнення організмів з новими комбінаціями ознак**. Такі організми називають **рекомбінантними**. Спочатку кросинговер був відкритий Т. Морганом у дослідях на дрозофілах. Він довів, що гени в хромосомах розміщені у визначеному, лінійному порядку. Коли гени розміщені в різних хромосомах, генотип гетерозиготи записують як  $\frac{A}{a}, \frac{B}{b}$ , а якщо гени містяться в одній парі гомологічних хромосом, то формулу змінюють:  $\frac{AB}{ab}$ .

Під час цього алелі одного гена **Aa** і **Bb**, які містяться в гомологічних хромосомах, пишуть строго один під одним.

Гамети з хромосомами, в яких пройшов кросингвер, називають **кросоверними**, а гамети з некросингверними хромосомами — **некросоверними**. Відповідно до цього організми, які виникли в результаті запліднення кросоверних гамет, називають кросоверними або рекомбінантними, а некросоверних гамет — некросоверними або нерекомбінантними. Перехрест, або **кросингвер**, який спостерігають у профазі мейозу, **призводить до взаємного обміну, як сестринських хроматид** (хроматиди однієї хромосоми), **так і несестринських** (хроматиди різних хромосом). Обмін несестринськими хроматидами можна виявити генетичними методами.

Результати досліджень показали широке розповсюдження зчепленого успадкування ознак. Така закономірність одержала назву **першого закону Морганна (першого закону хромосомної теорії спадковості)**. Вивчення явища кросингверу, яке порушує зчеплення генів, підтвердило уявлення про фіксоване розміщення генів вздовж хромосоми. Кожний ген має в хромосомі своє визначене місце, яке називають **локусом**. Принцип лінійного розташування генів уздовж хромосоми відомий як **другий закон Морганна (другий закон хромосомної теорії спадковості)**.

Гени розміщені в хромосомі лінійно, а частота кросингверу відображає відстань між ними. Тому локус гена можна визначити за групами зчеплення й кількістю кросингверів. Перед тим, як визначити позицію гена, необхідно визначити, у якій хромосомі міститься конкретний ген. Гени, що містяться в одній хромосомі й успадковуються зчеплено, складають **групу зчеплення**. Збігання кількості груп зчеплення з кількістю хромосом галоїдного набору свідчить також про те, що хромосоми є матеріальними носіями спадкової інформації.

Кількість генів у групі зчеплення встановлюють після визначення групи зчеплення, до якої належить ген. Локалізацію гена визначають підрахунками за результатами кросингверу. У деяких випадках для визначення локалізації гена використовують цитологічні методи, за допомогою яких розглядають обмін ділянками гомологічних хромосом у мейозі.

Картини перехрестів, що спостерігаються в профазі мейозу, можуть слугувати лиш побічним доказом цього явища. Класифікація здійсненого обміну за допомогою звичайного спостереження неможлива, оскільки ділянки, що обмінюються (або гомологічні хромосоми), однакові за величиною і формою. Але у кукурудзи вдалося одержати лінію, в якій гомологічні хромосоми розрізнялись морфологічно: одна була нормальною, в іншій кінець одного плеча був потовщений, а друге плече подовженим.

Під час цитологічного аналізу некросоверних і кросоверних зерен виявлено відмінність за хромосомами: кросоверні зерна увесь час утримували хромосому з обмінними ділянками нормальної довжини, з потовщенням або подовженням без потовщення.

Основним способом визначення місця гена в групі зчеплення є **генетичний аналіз**, за допомогою якого, керуючись поведінкою ознак при направленому схрещуванні, можна будувати **генетичні карти хромосом**.

Закономірності, відкриті вченими школи Моргана, а пізніше підтвержені й поглиблені на численних об'єктах, відомі під загальною назвою **хромосомної теорії спадковості**. Основні положення теорії такі:

**1. Гени містяться в хромосомі. Кожна хромосома представлена групою зчеплення генів. Кількість груп зчеплення кожного виду дорівнює гаплоїдному набору хромосом.**

**2. Кожний ген у хромосомі займає визначене місце (локус). Гени в хромосомах розміщені лінійно.**

**3. Між гомологічними хромосомами може проходити обмін алельними генами.**

**4. Відстань між генами в хромосомі пропорційне відсотку кросинговеру між ними.**

Вищезгадані принципи лягли в основу законів Моргана, які нами вже попередньо подані. Завдяки існуванню кросинговеру вченим його школи в 1911–1914 рр. вдалося розробити принципи побудови генетичних карт хромосом. В основу цього принципу покладено уявлення про розміщення генів по довжині хромосоми в лінійному порядку. За одиницю відстані між двома генами умовно взято 1 % перехресту між ними, що відповідає **одній Морганіді**.

Таким чином, **генетичною картою хромосом називають схему відносного розташування генів у конкретній групі зчеплення**. Такі схеми поки що складені лише для найбільш вивчених об'єктів. Генетичні карти складають окремо для кожної пари гомологічних хромосом.

Відкриття лінійної дискретності хромосоми дозволило складати **цитологічні карти** з метою їх зіставлення з генетичними на основі обліку рекомбінацій. **Один з методів зіставлення генетичних і цитологічних карт базується на використанні хромосомних перебудов, які називають транслокаціями**. Транслокації можливі одночасно у двох негомологічних хромосомах з подальшим обміном місцями фрагментів цих негомологічних хромосом.

Кожний фрагмент приєднується до нової для нього групи зчеплення, тому можна встановити в обох хромосомах точки розлому й приєднання фрагментів до негомологічних хромосом, а також виміряти величину фрагментів. Генетично це встановлюється аналізом частоти кросинговеру, а цитологічно — шляхом безпосередньої зміни фрагментів хромосом, які перемістилися.

**Маркуючи хромосому різними генами й знаючи їх місцезнаходження на генетичній карті, можна за місцем розриву, здійсненого поблизу відомого гена, визначити відносну віддаль між генами в самій хромосомі**. Цитологічні карти повністю підтвердили саме таку послідовність розміщення генів, яка була встановлена генетичними методами. Таким чином, кросинговер має виключне значення у комбінативній мінливості в процесі еволюції. Один ген може контролювати кілька ознак (явище плейотропії).

### 3.6. Позаядерна спадковість

Експерименти з вивчення успадкування строкатості листя в рослин показали, що **гени, які відповідають за забарвлення пластид, розміщені не в хромосомі, а в цитоплазмі**. Такі гени на відміну від ядерних були названі **цитоплазматичними, або нехромосомними**.

У 1909 році німецький ботанік К. Корренс уперше вивчив успадкування білої строкатості у рослин, які поряд із зеленими мають біло-плямисті пагони. Виявилося, що з насіння, яке утворилось на зелених пагонах, виростають тільки нормальні зелені рослини, а з насіння, одержаного з безбарвних пагонів, виростають сіянці з безбарвними нежиттєздатними листками, у яких процес фотосинтезу не проходить. З насіння, утвореного на строкатих пагонах, розвивається потомство трьох видів: із зеленими, безбарвними й строкатими листками. Під час штучного запилення квітів зі строкатих гілок пишком квітів із зелених гілок та при зворотному схрещуванні одержували різноманітні результати. У першому випадку (строкаті × зелені) гібридні рослини розвивались строкатими, зеленими й білими (останні гинуть). При реципральному (зворотному) схрещуванні (зелені × строкаті) у потомстві всі рослини виявляються зеленими. Квіти із зелених гілок дають лише зелене потомство, а з білих — біле (нежиттєздатне), незалежно від запилювача.

На основі цього був зроблений висновок про зв'язок успадкування строкатості з передачею й розподілом під час клітинного поділу двох типів пластид — зелених і безбарвних. Пластиди передаються з яйцеклітиною, у результаті чого успадкування строкатості проходить лише по материнській лінії.

**Позахромосомна спадковість часто проявляється в дослідах при реципральних схрещуваннях**, коли вдається простежити відмінності в цитоплазматичних структурах чоловічих та жіночих гамет. Яйцеклітина у вищих рослин містить більше цитоплазми, ніж спермій. Тому при зворотних схрещуваннях, якщо в схрещуваних рослин існують спадкові відмінності, за які відповідає цитоплазма, вони проявляються в подібності потомства з материнськими рослинами (**матроклінія**). За допомогою реципральних схрещувань можна довести цитоплазматично зумовлену спадковість.

Схрещування реципральних гібридів протягом декількох поколінь з їх батьками призводить до повного витіснення материнського геному з плазми вихідної материнської рослини та заміщення його чистим батьківським геномом. Цей метод, який називають насичуваним схрещуванням, використовують у селекції для виправлення вад сортів.

Таким чином, **зворотне схрещування дає можливість точно довести цитоплазматично зумовлену спадковість деяких ознак**. У деревних рослин широко розповсюджені строкаті форми, які успішно використовуються в декоративному садівництві. Розробка досконалих методів насінного і вегетативного розмноження строкатолистя форм можлива на основі вивчення закономірностей не тільки хромосомного, але й цитоплазматичного успадкування.

**Цитоплазматичну спадковість** широко використовують у селекційній практиці для вивчення гібридів сільськогосподарських культур, наприклад кукурудзи. Для одержання гетерозисних гібридів необхідне штучне запилювання пилком іншого сорту. Для попередження самозапилення слід попередньо видаляти чоловічі квіти з материнської рослини. Селекціонери довели, що значно легше й дешевше не проводити роботи з кастрації материнських дерев, а використовувати як материнські особини рослини з нежиттєздатними пилковими зернами. Виявилось, що чоловіча стерильність передається спадково через цитоплазму.

Таким чином, **визнання за ядром головної ролі в передачі спадкових властивостей не виключає існування позаядерної спадковості**, яка пов'язана з органοїдами клітини, здатними до **саморепродукції**. Адже встановлено, що власну ДНК мають пластиди і мітохондрії. Ці цитоплазматичні структури здатні до **ауторепродукції**. З ними й пов'язана позаядерна (цитоплазматична) спадковість, хоча прояв цієї форми спадковості перебуває під контролем ядерної ДНК.

**Цитоплазматична чоловіча стерильність** була відкрита в кукурудзі та інших сільськогосподарських рослин (цибулі, буряка, льону та ін.) ще в 1933–1935 рр. минулого століття. Кукурудза — однодомна рослина, жіночі квіти в неї зібрані в початок, а чоловічі — у волоть. У деяких сортів кукурудзи були знайдено рослини, що мають у волоті недорозвинуті пиляки, часто порожні, а іноді — з недорозвиненим пилком. Обпилювання початків рослин з чоловічою стерильністю нормальним пилком з інших рослин здебільшого дає в потомстві рослини зі стерильним пилком.

Під час повторення цього схрещування протягом кількох поколінь ознака чоловічої стерильності не зникає, а передається по материнській лінії. Навіть при заміні всіх 10-ти пар хромосом у кукурудзі зі стерильним пилком хромосомами від рослин з фертильним (життєздатним) пилком зберігається чоловіча стерильність. Це стало доказом успадкування цієї ознаки через цитоплазму. Цитоплазма, що зумовлює стерильність, була позначена символом **ЦИТ<sub>S</sub> (стерильна цитоплазма)**, а цитоплазма рослин з фертильним пилком — символом **ЦИТ<sub>N</sub> (нормальна цитоплазма)**. Встановлено, що генотип рослин може впливати на дію стерильної цитоплазми. Цитоплазма може зумовлювати стерильність пилку лише за наявності в генотипі рослини рецесивного гена **rf** у гомозиготному стані — **rfrf**. **Дослідження цитоплазматичної чоловічої стерильності — приклад практичного використання закономірностей генетичного аналізу ядерно-плазматичних відносин.**

Роль ядра й цитоплазми вивчають шляхом одержання клітин з цитоплазмою одного виду, а ядра — іншого. Один з таких методів полягає в руйнуванні ядра в яйцеклітині одного виду з наступним заплідненням сперматозоїдом іншого виду. При розвитку таких **гаплоїдних зигот** одержують **гаплоїдні андрогенні особини**, оскільки вони походять від батьківського ядра й материнської цитоплазми. Гаплоїдні зиготи гинуть на ранній ембріональній стадії, тому протягом довгого часу не вдавалось одержати дорослі андрогенні форми.



Результати проведених досліджень засвідчують провідну роль ядра в спадковості й відсутності помітного впливу цитоплазми. В результаті вивчення цитоплазматичної спадковості у 80-их роках минулого століття **було знайдено ДНК у пластидах, мітохондріях і кінетосомах** (структури, які розміщені біля основи джгутиків і війок). ДНК вдалося виявити спочатку за допомогою методу радіоавтографії шляхом включення радіоактивного тиміну в ці органіди, а потім ДНК була з них виділена. Загалом ДНК була виділена з пластид багатьох сільськогосподарських культур.

Вивчення **нехромосомної (позаядерної) спадковості** має велике значення для пояснення генетичної системи клітини. **Усі випадки, коли матеріальною основою успадкування є органіди цитоплазми, стали відносити до позаядерної (або цитоплазматичної) спадковості.** Виявилось, що пластиди в дочірніх клітинах не створюються заново, а утворюються шляхом поділу собі подібних. Нормальні зелені пластиди утворюють зелені хромoplastи, а мутантні з повною або частковою відсутністю зеленого кольору — пластиди зі зміненим забарвленням.

Для виконання ролі матеріального носія спадковості та чи інша структура повинна володіти трьома основними генетичними властивостями: **виконувати життєво важливі функції в метаболізмі клітини (синтезі білків), мати здатність до відтворення та точно розподілятися у дочірніх клітинах під час поділу.** Цим трьома вимогам відповідають хромосоми.

Існує дві суттєві різниці між ядром і цитоплазмою. Перша — ядро містить обмежену й характерну для кожного виду кількість хромосом; у цитоплазмі багато однозначних органідів і кількість їх, як правило, не є постійною. Друга — ядро здебільшого не здатне виправити й замінити виникаючі дефекти хромосом, вони відновлюються під час поділу клітини; пошкоджені й не здатні до розмноження органіди цитоплазми можуть бути заміщені розмноженням однойменних непошкоджених структур. **Відмінність у структурі й функціях ядра та органідів цитоплазми зумовлені їх спеціалізацією та різним призначенням у життєдіяльності клітин як єдиної системи.**

Подані відмінності у властивостях хромосом і органідів цитоплазми повинні зумовлювати закономірності успадкування, які визначаються цими елементами клітини. В зв'язку з тим, що яйцеклітини у рослин містять багато цитоплазми, а чоловічі гамети її майже не мають, слід очікувати, що **цитоплазматичне успадкування, на відміну від хромосомного, повинне здійснюватись лише по материнській лінії.** Крім того, якщо для органідів цитоплазми не існує такого точного механізму розподілу під час поділу клітини, який існує для хромосом, то очевидно, що цитоплазматичне успадкування не може супроводжуватись такими ж точними кількісними закономірностями як ядерне.

До недавнього часу під терміном **генотип** ми розуміли лише систему генів, локалізованих у хромосомах. Спадкові фактори, розміщені в цитоплазмі і її органідах, отримали назву **плазмотип** або **плазмон**. Кожна одиниця цито-

плазматичної спадковості, що відповідає одиниці хромосомної спадковості (гену), називають **плазмогеном**.

У зв'язку з цим, М. Є. Лобашов у 1967 році запропонував у схему генотипу клітини поряд з геномом включити й плазмон (рис. 3.3).



*Рис. 3.3. Схема генотипу клітини*

Таким чином, матеріальна й функціональна спадкоємність між поколіннями забезпечується всіма самоутворюючими структурами клітини: ядерними й цитоплазматичними. Цитоплазматичне успадкування відрізняється від ядерного чітко вираженим материнським успадкуванням і відсутністю регулярних кількісних закономірностей розщеплення. Суттєвим при цьому є дискретний прояв ознак, як при хромосомному, так і при цитоплазматичному успадкуванні.

### 3.7. Вплив зовнішнього середовища на спадковість

У 1809 році французький природознавець Ж. Б. Ламарк виступив з теорією про спадкову передачу ознак, набутих організмом під впливом умов зовнішнього природного середовища. Ця теорія не визнається генетиками. Усі досліди, які базуються на законах Менделя, є цілим ланцюгом доказів, спрямованих проти теорії Ламарка.

Навколишнє середовище впливає на спадкову структуру не так, як це розумів Ламарк, а шляхом позитивного або негативного добору, роль якого якраз і необхідно враховувати. Різноманітний прояв цього добору характерний і для лісового господарства завдяки генетичній пластичності. Якщо перенести яку-небудь місцеву расу в інші незвичні для неї умови зовнішнього середовища, то всі екземпляри, які не пристосовані до нових умов, загинуть якщо не в першому, то в наступних поколіннях. У результаті природного відбору, навіть при штучному вирощуванні, поступово виникають нові популяції, спадкові ознаки яких передаються наступним поколінням.

У зворотному напрямку порівняно з природою діє людина, коли застосує добрива, хімічні засоби боротьби з шкідниками й хворобами рослин тощо. Через грибкові захворювання у природних умовах гинуть усі дерева зі слабкою спадковою стійкістю, але завдяки застосуванню захисних засобів, які діють проти хвороб рослин, вони зберігаються. Теж саме і з добривами. Рослини навіть зі спадково пониженою енергією росту при внесенні добрив штучно виправляють своє становище й швидше ростуть. Але в подальшому, розмножуючись, вони передають по спадковості свою незначну стійкість або енергію росту. Це обов'язково слід враховувати селекціонерам під час відбору найбільш стійких та високопродуктивних екземплярів.

Найбільш вірогідні експерименти показали, що **здатність дерева передавати бажані ознаки своєму потомству здійснює виключно його генотип**. Наприклад, дерево із вродженим викривленням стовбура можна виростити прямим за допомогою методів формування, але воно дасть кривостовбурне потомство. Непристосоване до холоду дерево може рости досить швидко у сприятливих умовах на далекій півночі, але буде давати нехолодостійке потомство в зв'язку з тим, що воно походить з південних широт. Те, що **набуті ознаки не є спадковими**, було одним з головних висновків еволюційного вчення Ч. Дарвіна.

Оскільки генотип окремого дерева не змінюється під впливом зміни середовища, то як же змінюється генетична конституція популяції дерев? Наприклад, як відбувається підвищення середньопопуляційної енергії росту, морозостійкості, солевитривалості чи інших властивостей. Висновок досить простий. Це проходить завдяки процесу, який називається **добором**. У двох сіянців дерев не може бути абсолютно однакових генотипів, тому природа (або людина) відбирає такі, що мають найбільш вигідний фенотип, а значить і генотип для одержання від нього найбільшої кількості особин потомства. Таким чи-

ном, у результаті зміни поколінь середня генетична конституція популяції змінюється.

Фактори зовнішнього середовища, наприклад температура, світло, радіаційне випромінювання тощо, можуть викликати **мутації (зміни спадкового апарату)**. У даний час ще не можливо передбачити кінцеві результати зміни спадковості лісових дерев під впливом радіаційного забруднення, яке виникло у зв'язку з аварією на Чорнобильській АЕС. Але деякі результати вивчення цього явища вже відомі.

За останні 50 років у світі зафіксовано близько 300 аварій на ядерних об'єктах. Серед них найбільша техногенна катастрофа — аварія на Чорнобильській АЕС, загальний вихід радіоактивних речовин на якій є більшим, ніж на всіх попередніх.

Забруднення об'єктів довкілля радіоактивними речовинами зумовило низку проблем, актуальність яких особливо зросла в постчорнобильський період. До найголовніших з них належать вивчення дії **малих доз хронічного інкорпорованого опромінення** на життєві процеси, порушення імунітету в умовах радіаційного впливу, міграція радіонуклідів в об'єктах довкілля та їх нагромадження в різних органах рослин і тварин, віддалені наслідки радіаційного опромінення та інші.

Внаслідок аварії на ЧАЕС у зону значної радіаційної дії потрапила також частина лісів. Зокрема **летальну, сублетальну й середню дози гострого радіаційного опромінення поглинули соснові ліси на площі 16,3 тис. га**. Загалом за уточненими даними в Україні зона екологічно й господарсько значимих рівнів радіаційного забруднення охопила 37,1 тис. км<sup>2</sup> території, у т. ч. 12,3 тис. км<sup>2</sup> лісів.

За даними В. К. Заїки (2007) у післячорнобильський період у складі **радіаційного ураження лісів переважає інкорпороване хронічне опромінення**, зумовлене поглинутими радіонуклідами, які на довготривалу перспективу будуть залишатись основним джерелом впливу на функціонування лісових екосистем. Безперервне довготривале радіаційне ураження інкорпорованими радіоактивними речовинами клітинних структур та метаболізму відображається на загальних процесах життєдіяльності деревних рослин, змінює їх стійкість до інших факторів довкілля. Виявилось, що значною ростовою реакцією на радіаційне ураження відзначається *сосна звичайна*. Наприклад, зниження радіального приросту в дорослих дерев починається на другий рік, а лінійного — у перший вегетаційний період після гострого радіаційного опромінення й триває 1–5 років. Відновлення ростових процесів до рівня контролю по діаметру у дерев слабкої і середньої доз поглинутої радіації відбувається на другий-третій роки після ураження, а сильної — на шостий. Приріст у висоту в радіаційно уражених дерев взагалі не відновлюється до рівня контрольних показників.

Дерева *сосни звичайної*, незалежно від ступеня радіаційного ураження, характеризуються значною індивідуальною мінливістю, яка забезпечує їх виживання в жорстоких умовах хронічного радіаційного забруднення.

Дослідники виділили серед радіаційно уражених дерев екземпляри, які за показниками росту, морфолого-анатомічними параметрами хвої, фізіолого-біохімічними та електрофізіологічними процесами не відрізняються від контрольних. Вони відзначаються потужним **генетично детермінованим репараційним потенціалом**, який підтримує **гомеостаз організму** на генетичному рівні, і можуть бути використані в селекційній роботі.

## 4. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ РОЗВИТКУ РОСЛИН

### 4.1. Інбридинг

**Інбридинг** — схрещування між близькими родичами, тобто схрещування особин, які мають одного або більшу кількість загальних предків. Формою найбільш близького інбридингу в рослин є **інцухт** — **самозапилення особин перехресно-запилювальних видів власним пилком**. Однак є різні градації інбридингу: інцухт, схрещування між братом і сестрою, між двоюрідними братами й сестрами, між членами незначних ізольованих популяцій тощо. В такому разі в кожного покоління від інбридингу кількість гетерозигот буде зменшуватись наполовину (особливо під час інцухту), а кількість гомозигот — збільшуватись.

Дикі популяції дерев, як правило, несуть великий «генетичний тягар», тобто вони гетерозиготні за великою кількістю шкідливих рецесивних генів. Ці гени не завдають шкоди лише тому, що кожне дерево зазвичай запилюється іншим, яке не має таких же рецесивних генів. Тому здебільшого у нормальних сіянців шкідливі рецесивні гени не проявляються. Е. Франклін у 1968–1969 рр. провів самозапилення 132 дерев *сосни ладанної* і з цих же дерев зібрав насіння від вільного схрещування. Чотири батьківські дерева дали таку ж кількість насіння й настільки ж потужне потомство від самозапилення, як і від схрещування з іншими деревами. У решти 128 виявлено незначне зниження урожаю насіння (деякі з них взагалі не дали насіння під час самозапилення), а також менш потужне потомство. В експериментах з іншими видами сіянці від самозапилення часто росли із швидкістю, яка була майже у два рази нижчою порівняно з нормальними.

**Зниження потужності, або «інбредна депресія», не є постійним наслідком інбридингу.** Помідори, пшениця й багато трав'янистих рослин мають таку структуру квітки, яка сприяє самозапиленню. У якийсь час рослини могли володіти великою кількістю шкідливих рецесивних генів, але останні були витіснені протягом тисяч поколінь при самозапиленні. Тому сучасні рослини помідорів і пшениці утворюють однаково потужні рослини потомства як під час самозапилення, так і при перехресному запиленні.

**Більшість дерев володіє механізмами, які перешкоджають самозапиленню.** У результаті цього інбридинг часто не знижує швидкості росту. Це пояснюють тим, що зниження потужності імовірно викликане акумуляцією шкідливих рецесивних генів, ніж самим самозапиленням. Дерева, що не мають таких рецесивних генів, можуть самозапилюватись без шкідливих наслідків. Цей факт

призводить до появи загальноприйнятого правила: **самозапилення звичай шкідливе, але може бути й корисним**. Шкідливі рецесивні гени, які діють під час розвитку насіння при самозапиленні, можуть призводити до утворення порожнього насіння. Це й пояснює зниження врожаю насіння в дослідах із самозапиленням у 128 з 132 рослин, про що нами вже згадувалось.

Інколи інбридинг призводить до втрати властивостей адаптації рослин до дії умов навколишнього середовища. Є припущення, що це мало місце в деяких видів ялин, серед яких є види з досить незначними ареалами й незначними ізольованими популяціями. Деякі види взагалі перебувають на межі вимирання.

Інцухт є особливим випадком інбридингу, при якому  $N = 1$  ( $N$  — кількість дерев, які входять у запилювачі). При самозапиленні гетерозиготність з кожним потомством зменшується наполовину ( $1/2$ ). Таким чином, у першому поколінні цей показник буде —  $1/2$ , у другому —  $1/4$ , у третьому —  $1/8$  і т. п.

Для розрахунку величини інбридингу використовують коефіцієнт інбридингу ( $F$ ). Збільшення коефіцієнту  $F$  свідчить про зниження ступеня гетерозиготності, або навпаки, збільшення ступеня гомозиготності. Оскільки символ  $\Delta F$  часто застосовують для вираження «якихось змін у чому-небудь», то зміни в інбридингу на одне покоління виражають  $\Delta F$ . Існує дві основні формули для його підрахунку. Найбільш проста:

$$\Delta F = 1/2 N_{\text{заг.}}$$

Цю формулу застосовують, якщо  $N$  — загальна кількість дерев у популяції і якщо кожне дерево використовують як батьківське й материнське. Іншу формулу застосовують під час схрещування різної кількості чоловічих ( $N_{\text{чол.}}$ ) і жіночих ( $N_{\text{жін.}}$ ) дерев:

$$\Delta F = \frac{N_{\text{чол.}} + N_{\text{жін.}}}{8 \cdot (N_{\text{чол.}} \cdot N_{\text{жін.}})}$$

Щоб розрахувати інбридинг за декілька поколінь, найкраще використовувати коефіцієнт гетерозиготності  $H = 1 - F$ .

Звичай селекціонери відбирають велику кількість плюсових дерев, перевіряють їх за насінним або вегетативним потомством і проводять подальший відбір на насінних плантаціях або в посівах, залишаючи потомство лише від небагатьох кращих рослин. Для одержання потомства, позитивного в генетичному відношенні, відбір повинен бути достатньо суворим, але не надзвичайно, оскільки в цьому випадку результатом може виявитися інбридинг, що супроводжується зниженням сили росту.

В однорічних рослин відносно легко підтримувати на протязі декількох послідовних генерацій популяції з 5–10 особин, а потім ураховувати результати. Для видів деревних рослин це більш складне завдання, і фактично таких експериментів майже не проводилось. У пошуках розв'язання цього завдання **лісові селекціонери створили робочу гіпотезу про те, що втрати в потужності у зв'язку з інбридингом пропорційні зниженню гетерозиготності,**

**вираженій у коефіцієнті інбридингу.** Відносно легко одержати дерева з коефіцієнтом інбридингу 0,5 для одного покоління під час самозапилення й виміряти депресію інбридингу для цих самозапилених дерев. Нескладно також розрахувати коефіцієнт інбридингу через  $n$  генерацій при величині популяції  $N$ . Потім складають таку пропорцію:

$$\frac{\text{коефіцієнт інбридингу } n\text{-ої генерації}}{\text{коефіцієнт інбридингу } 1\text{-ої генерації}} = \frac{\text{втрати в рості } n\text{-ої генерації}}{\text{втрати в рості } 1\text{-ої генерації}}$$

Розглянемо приклад. Припустимо, що у дерев, самозапилених у першій генерації,  $F = 0,5$ , зниження росту на **40 %**. Потрібно визначити зниження росту в дерев, які самозапильються протягом трьох поколінь, якщо чисельність популяції збереглась при  $N = 10$ .

Вирахуємо:

$$\Delta F = 1/20 = 0,05; \quad H_1 = 1 - 0,05 = 0,95; \quad H_3 = 0,95^3 = 0,856;$$

$$F_3 = 1 - 0,856 = 0,144.$$

Втрати у рості розрахуємо за формулою:

$$\frac{\text{зниження росту в 3-му поколінні з } N10}{40 \%} = \frac{0,144}{0,500},$$

тобто зниження росту в генерації **3 з N10** складає **11,5 %**. Установлені втрати у рості, напевно, дещо завищені, проте їх потрібно знати. Якщо інбридинг проходить з малою швидкістю, як це може бути при  $N = 10$ , відбір має деяку можливість згладжувати дію інбридингу.

**Генетичний дрейф** — це еволюційне поняття, що **означає випадкову фіксацію генів у малих популяціях**. Якщо інбридинг здійснюється протягом довгих геологічних періодів, він призводить не лише до значного одноманіття, але й до розвитку неадаптивних ознак в інбредній популяції. Генетичний дрейф може проходити в популяції з  $N = 250$  і менше навіть **протягом 100 поколінь**. Він може проходити і в популяції з  $N = 5000$ , але в цьому разі втрати генів у результаті інбридингу можуть бути збалансовані за рахунок мутацій. Таким чином, можна зробити висновок, що **генетичний дрейф міг діяти, коли вид був малочисельним і цей процес міг продовжуватись доти, поки вид не одержав значного розповсюдження**. Можна передбачити, що генетичний дрейф є причиною незвичної поведінки деяких південних і гірських популяцій шпилькових видів (сосен, ялин, кедрів). Окремі ізольовані мікропопуляції мають дуже вузький ареал у наш час і, можливо, мали обмежене розповсюдження і протягом тисячоліть. У регіоні Карпат такими видами є *сосна звичайна реліктова, тис ягідний, сосна кедрова європейська*.

Найбільше інбридинг трапляється в однорічних рослин. Тропічні ліси мають у своєму складі багато видів дерев з незначною кількістю особин одного й того ж виду на малій площі. Тут обмежені можливості перехресного запилення дерев порівняно з тими умовами, де на одиниці площі є багато дерев одного виду. Тому для забезпечення доброго врожаю насіння потреба в самозапиленні у тропічних видів більша порівняно з видами з помірної зони. До того ж клімат тропічних лісів відносно стабільний протягом тривалого періоду, тому одноманітність, викликана інбридингом, не має суттєвих наслідків.

Механізми, які запобігають самозапиленню, широко розповсюджені у видів дерев помірної та бореальної зон. Останні зазвичай ростуть у чистих або змішаних насадженнях, що мають по декілька дерев кожного виду на одиниці площі, тому їх насіння утворюється в результаті перехресного запилення. До того ж тут є більша, ніж у тропіках, потреба в мінливості, яку зумовлює перехресне запилення. **Двodomність**, або утворення чоловічих і жіночих квітів на різних деревах, — **найбільш ефективний механізм для запобігання самозапилення**. Вона трапляється у тополь, верб, тисів, ясенів, ялівців, *клена ясенелистого* тощо. Однodomність, або утворення окремих чоловічих і жіночих квіток на одному й тому ж дереві, також ефективна в цьому відношенні. Вона характерна для каштанів, дубів, берези, вільхи тощо. У цих видів чоловічі й жіночі квіти мають тенденцію розміщуватись по всій кроні дерев. У дугласії, сосен, ялин, ялиць макростробіли зазвичай трапляються на вершині, у той час як більшість пилку утворюється на нижніх гілках. Такий розподіл макро — і мікростробілів особливо ефективний тому, що для самозапилення пилок повинен підніматися вгору турбулентними потоками повітря. Для сосен, ялин, дубів, тополі та інших видів помірної та бореальної зон характерне запилення за допомогою вітру. Це більше сприяє перехресному запиленню дерев, розміщених близько, ніж запиленню за допомогою комах або птахів.

**Результатами інбридингу є не лише деяка втрата потужності, але одночасно й виникнення деяких комплексів генів, які не могли б виникнути шляхом добору.** Вони, комбінуючись з іншими, можуть давати виключно добре адаптовані типи дерев.

Зміни клімату, які сприяють чергуванню періодів звуження та розширення ареалів, очевидно, зробили цей механізм ефективним для дерев і особливо видів з дуже розірваними ареалами. Цей процес, можливо, є причиною виникнення значної кількості видів сосен і дубів у деяких країнах, наприклад у Мексиці. Бувають випадки, що завдяки селекції (відбору) зменшується генетична мінливість. Але поки що не має особливих причин для переконання, що величина генетичної мінливості в більшості деревних видів знизилась до небезпечно низького рівня в результаті селекційної діяльності. Однак необхідно передбачити деякі позитивні заходи, такі як збереження великих площ диких насаджень (наприклад генетичних резерватів) або створення великих експериментів з географічними культурами, щоб гарантувати підтримання мінливості дерев для майбутніх поколінь людства.



## 4.2. Гетерозис, його значення

**Гетерозис** у широкому розумінні означає **перевагу**, точніше — більший ступінь виразності **тієї чи іншої ознаки у гібридів порівняно з вихідними батьківськими формами**. Це дуже складне біологічне явище відкрив ще у XVIII ст. Й. Г. Кельрейтер (до речі, він передбачав велику перспективу використання гібридної інженерії у лісівництві). Але лише у 1914 році американський учений В. Шелл уперше запровадив поняття про гетерозис як прояв «гібридної сили», яка виявляється у збільшенні потужності росту, життєздатності й загальної продуктивності гібридів першого покоління порівняно з кращою батьківською формою. Після Кельрейтера та Шелла багато дослідників, що проводили спеціальну гібридизацію, спостерігали велику потужність гібридів порівняно з їхніми родичами. Тому сам факт появи гібридної сили вже перестав дивувати вчених. Таким чином, **гетерозис — ефект гібридної потужності, який полягає у перевазі гібридів першого покоління за комплексом ознак і властивостей порівняно з вихідними батьківськими організмами**. Схрещування гібридів  $F_1$  між собою знижує цей ефект у наступних поколіннях. Ч. Дарвін, який намагався пояснити природу цього явища, вважав гетерозис однією з причин переваг схрещування в еволюції видів. Перехресне запліднення підтримується природним добром якраз тому, що воно служить механізмом підтримки гібридної потужності.

Аналіз **ефекту гетерозису**, з позицій відкритих на початку XX ст. його основних генетичних закономірностей, базується на таких гіпотезах (припущеннях):

- 1) **гетерозиготний стан гібридів за багатьма генами;**
- 2) **виникнення взаємодії домінантних сприятливих генів;**
- 3) **наддомінування — перевага гетерозиготи над гомозиготою.**

Доказом першого положення є приклади одержання міжлінійних гібридів. Під час схрещування гомозиготних інбредних ліній гібриди першого покоління гетерозиготні за багатьма генами. У цьому стані дія шкідливих мутантних алелів пригнічується домінантними алелями обох батьків. Наприклад, одна інбредна лінія в гомозиготному стані має рецесивну алель одного гена **aaBB**, а інша — другого гена **AAbb**. Кожен з цих рецесивних алелів у гомозиготному стані визначає яку-небудь ваду, яка знижує життєздатність інбредної лінії. Під час схрещування ліній **aaBB** × **AAbb** у гібридів об'єднуються домінантні алелі обох генів — **AaBb**. Гібриди  $F_1$  проявляють при цьому не тільки гетерозис по цих генах, але й одноманітність (однаковість). У  $F_2$  кількість особин з двома домінантними генами в гетерозисному стані **AaBb** буде тільки **4/16**, тому гетерозисними є не усі особини. У подальших поколіннях кількість гетерозигот скорочується, а кількість гомозигот збільшується. Внаслідок цього гетерозис у наступних поколіннях згасає.

Однак не завжди гетерозиготність пов'язана з гетерозисом. За іншою гіпотезою **причиною гетерозису є сприятлива дія деяких домінантних алелів**. Тому підбір у гібридній комбінації домінантних алелей може швидше забезпечити

ти гетерозис. Таким чином, ця гіпотеза впливає з уявлення про **просте додавання ефекту домінантних алелів з комплементарною дією** (за принципом аддитивності) генів.

Третя гіпотеза начебто розвиває другу. Вона виходить з того, що **гетерозиготний стан алелів має переваги над гомозиготним ( $AA < Aa > aa$ )**. Тобто можна передбачити, що **поєднання в гетерозиготі алелів дикого типу та мутантного таким чином підсилює дію домінантного гена й у зв'язку з цим проходить максимальне накопичення специфічних речовин, синтез яких контролюється цим геном**. Таке пояснення гетерозису називають **гіпотезою наддомінування**. Використовуючи її можна пояснити, чому гібриди за потужністю переважають популяції, з яких походять їх батьки. Це підвищення потужності можливо і є наддомінантністю. При цьому очевидно, що **тільки незначна частина локусів повинна містити гени, які проявляють наддомінантність у гетерозиготному стані**.

Таким чином, дві основних гіпотези, що пояснюють гетерозис, ведуть до однакового результату і тому взаємно не виключаються. Є всі підстави стверджувати, що **гетерозис — більш складне явище, яке не може бути зумовлене лише одним типом взаємодії**.

Єдиною концепцією гетерозису, яка пов'язує різні припущення щодо значення домінування й наддомінування в одну систему, є **теорія генетичного балансу**. Важлива роль у її розробці належить англійському вченому Дж. Холдейну та російському досліднику Н. В. Турбіну. В основу теорії покладено загальне уявлення про **сприятливий баланс генів і генних продуктів у гібридів**. Дана теорія передбачає пояснення механізму регуляції спадкових ознак в організмів. Вона дає підхід до виявлення зв'язків між причинами та наслідками, що виникають між спадковими факторами й контрольованими ознаками. Найважливішим у гіпотезі генетичного балансу слід вважати уявлення про **можливість синтезу значного набору генних продуктів**, оскільки в гібридів вища різноманітність генів. Таким чином **відбувається своєрідне біохімічне збагачення гібридів**.

Значну практичну зацікавленість представляють шляхи закріплення гетерозису в деревних рослин. Виявилось, що **збереження ефекту гетерозису можливе шляхом вегетативного розмноження унікальних гібридів**. Спостереження останніх років дають можливість стверджувати, що **різке підвищення потужності росту можна отримувати й під час гібридизації поліплоїдів**. На поліплоїдному рівні легше здійснюється віддалена міжвидова і навіть міжпідродова гібридизація. У результаті спонтанної інтрогресивної міжвидової гібридизації поліплоїдів виникають аллоплоїдні види з різними геномами. Ефект схрещування таких видів з точки зору можливості одержання гетерозису значно більший, ніж під час злиття гаплоїдних гамет.

Таким чином, **гетерозис — більш широке поняття, ніж гетерозиготність**, і не може бути обмеженим лише  $F_1$ , оскільки при схрещуванні поліплоїдних видів гетерозис у  $F_2$  може бути ще сильнішим, ніж у  $F_1$ .

Незважаючи на надзвичайне практичне значення гетерозису в рослинності, причини його ще й досі повністю не розкриті. Він і надалі є однією з найбільших загадок генетики. Однак, у 70-ті роки минулого сторіччя радянський генетик В. А. Струнніков запропонував **генетичну гіпотезу компенсаційного комплексу**. На його думку, гетерозис проходить за рахунок формування компенсаційного комплексу генів, які пригнічують несприятливий вплив негативних факторів. Гени, які входять у такий комплекс, самі по собі не виникають, а є лише частиною генетичного матеріалу інбредних ліній, які раніше просто не функціонували. **Прояв гетерозису від схрещування таких ліній зумовлений сумарною дією генів скоординованого компенсаційного комплексу і взаємодією різних генів обох родичів.**

У деревних порід виділяють три категорії гетерозису: **популяційний, груповий та індивідуальний**. У кожній з цих категорій розрізняють такі типи гетерозису: за характером його прояву — генеративний, соматичний, адаптивний; за специфікою взаємодії генів — домінування, наддомінування, аддитивні і комплементарні ефекти.

**Популяційний гетерозис** може виникати під час довготривалої еволюції в панміктичних природних популяціях у **результаті вдалих рекомбінацій та урівноваженого природного відбору**, що сприяє гетерозису.

**Штучний популяційний гетерозис** може бути одержаний при географічно віддаленій міжпопуляційній гібридизації або при схрещуванні різноманітних природних ізолятів у результаті рекомбінації генів.

У селекції лісових деревних порід **популяційний гетерозис повинен стати основою популяційної селекції** для створення стійких високопродуктивних лісових біоценозів. Тип гетерозису за характером взаємодії генів ще до кінця не вивчений (в основному передбачаються аддитивні ефекти). За типом його прояву селекцію проводять на соматичний і адаптивний гетерозис. Для кедрових сосен і горіхоплідних рослин важливим є і генеративний гетерозис.

**Груповий гетерозис** може бути одержаний під час **штучної гібридизації батьківських форм з високою комбінативною здатністю**, коли гібридна родина в цілому за середніми й максимальними показниками переважає обидві батьківські форми. Груповий гетерозис може бути використаний під час створення лісових культур із суміші гібридного насіння з подальшою селекційною рубкою дерев, що відстають у рості. Найкраще вивчені в цьому плані є модрина, тополі, осики та горіхи. **Найбільшу перспективу** для одержання групового гетерозису в деревних рослин **відкриває використання інтрогресивної гібридизації**. Установлення зон інтрогресивної гібридизації може бути використане й у підборі батьків для штучної гібридизації.

**Індивідуальний гетерозис** спостерігається в основному **при міжвидовій гібридизації або під час схрещування рослин з різним рівнем плоідності**. У такому разі не гібридні родини в цілому, а лише окремі екземпляри переважають за деякими ознаками батьківські форми. Індивідуальний гетерозис у лісовій селекції повинен використовуватись у клоновому насінництві під

час вегетативного розмноження гетерозисних форм для створення високопродуктивних плантаційних насаджень інтенсивного типу. Тому селекція на індивідуальний гетерозис перспективна для деревних порід, які схильні до вегетативного розмноження й до апоміксису.

**Інші шляхи одержання індивідуального гетерозису — внутрішньовидова гібридизація під час схрещування батьківських форм, узятих на межі ареалу або в різноманітних ізолятах, міжвидова гібридизація в зонах інтрогресії та алоплідних форм.** Найпридатнішими для цього є модрини, тополі й верби. За типом взаємодії генів виявлені як випадки наддомінування, так і випадки аддитивної взаємодії. Зазвичай гібриди з ефектом наддомінування є гетерозисними лише в оптимальних умовах, а гібриди з аддитивними ефектами володіють не тільки соматичним, а часто й адаптивним гетерозисом. Вони більше адаптуються в різноманітних екологічних умовах. **Доцільно у практичній роботі гетерозис використовувати під час гібридизації між генетично віддаленими формами й сортами.** Якщо відібрати найкращі лінії, то можна постійно відновлювати гетерозис. Одержані після довготривалого самозапилення лінії оцінюють на комбінаційну здатність. Спочатку визначають загальну комбінаційну здатність (**ЗКЗ**), тобто можливість ліній проявляти гетерозис під час схрещування їх із сортами й гібридами. Потім кращі за ЗКЗ лінії схрещують між собою за визначеною схемою для встановлення специфічної комбінаційної здатності (**СКЗ**). Під час цього зазвичай застосовують діалельні схрещування. Це важка, але дуже необхідна робота, яка приносить значні прибутки через додаткову продукцію, що дають високо гетерозисні гібриди. Слід також відмітити, що майже всі гетерозисні гібриди **вирізняються високою стійкістю до основних захворювань і набагато краще протидіють пошкодженню шкідниками.**

### 4.3. Генетичні основи онтогенезу

Процес поступового утворення із зиготи зародка й формування органів з визначеними ознаками й властивостями називають **індивідуальним розвитком, або онтогенезом.** В основі індивідуального розвитку багатоклітинних організмів лежить мітотичний поділ клітин. **Розвиток кожного організму складається з чотирьох послідовних періодів: ембріонального розвитку, постембріонального розвитку, зрілості, старості.** Розвиток нового організму розпочинається з моменту запліднення. Під час цього ядра чоловічих і жіночих гамет зливаються, материнські й батьківські хромосоми об'єднуються в одному загальному ядрі зиготи й створюється новий **генотип**, на основі реалізації якого проходить увесь подальший розвиток організму.

**Для генотипу організму характерна подвійна природа.** З одного боку, він складається з окремих одиниць — генів, які впливають на розвиток тих чи інших ознак. З другого боку, у результаті взаємодії генів він проявляє себе як єдина, цілісна система, що регулює усі процеси розвитку. **Регуляція діяльності генотипу здійснюється метаболітами** за типом індукції і репресії генів.

Подвійна природа генотипу — результат довготривалого процесу еволюції та наслідок природного добору протягом багатьох мільйонів поколінь.

**Дискретність**, тобто об'єднання в організмі багатьох одиниць спадковості — генів, безперечно є його перевагами, тому що **сприяє підвищенню мінливості, необхідній для природного добору**. При поєднанні кількох мутаційних змін в окремих організмах з них виживали лише ті, які виявились найбільш адаптованими до наявних умов навколишнього середовища. Якби спадкова основа була неподільною, то спадкова мінливість майже не спостерігалася б, а природний добір утратив би необхідний для цього матеріал. Крім цього, якби в процесі онтогенезу реалізовувалась тільки дискретність генотипу, то організм був би лише об'єктом різних ознак, а не цілісною системою, якою він дійсно є. Дискретність і цілісність генотипу є результатом еволюційного процесу.

Для фенотипу, як і генотипу, також характерна подвійна природа. З одного боку, кожному організму властиві індивідуальні, дрібні або масштабні особливості, тобто організм дискретний відносно своїх ознак. З іншого боку — він єдине ціле, тому порушення його будови відразу позначається на життєздатності всього організму й функціях багатьох його складових. Ці особливості фенотипу також склалися в процесі природного добору. Взаємозумовленість усіх особливостей фенотипу складається в процесі онтогенезу, що проходить під дією генотипу й умов навколишнього середовища.

Введення в науку понять **генотип** і **фенотип** має велике значення і для практики, тому що **знання про фенотип кожної особини використовується як відомості про його генотип**. Введення цих понять сприяло розробці методів оцінки генотипу за фенотипом. Однак слід пам'ятати, що один і той же ген може неоднаково проявлятися у різних організмах. Це зумовлено як генотипом, так і умовами зовнішнього середовища, у якому проходить онтогенез. Крім цього, фенотиповий прояв гена, тобто ступінь вираженості ознаки, може змінюватися. Це явище називають **експресивністю**. У той же час одна й та ж ознака в гомозиготних особин за відповідним геном може проявлятися в одних індивідуумів і повністю бути відсутньою в інших. Це явище було названо **пенетрантністю**. Вимірюють її відсотком особин популяції, в яких прослідковується прояв мутантного гена за фенотипом. При повній пенетрантності (100 %) мутантний ген проявляється у кожній особини, при неповній — ген проявляє свій фенотиповий ефект лише в окремих особин.

**Експресивність і пенетрантність**, зумовлені взаємодією генів у генотипі й різною реакцією його на фактори зовнішнього середовища, **відображають гетерогенність популяцій** не за основним геном, що визначає цю ознаку, але й за генами-модифікаторами, які підсилюють або послаблюють цей ефект. У той же час разом ці явища можуть залежати й від умов розвитку.

Після злиття чоловічого й жіночого ядер виникає **зигота**, яка містить записану в структурах молекул ДНК програму розвитку майбутнього організму. Дочірні клітини цієї зиготи одержують інформацію, яка дозволяє їм у взаємодії з умовами навколишнього середовища формувати новий організм.

Численні факти й спеціально закладені експерименти показують, що у процесі індивідуального розвитку й спеціалізації клітин об'єм генетичної інформації в них не зменшується, усі гени повністю зберігаються, тому за відповідних сприятливих умов з кожної клітини рослини може розвиватися цілий організм. Наприклад, відомо, що окремі рослини (особливо тополі й верби) можна розмножувати невеликими їх частинами, висаджуючи в ґрунт кореневі або пагонові живці.

Про роботу генів у тканинах організму існує наступне уявлення: **усі соматичні клітини організму**, у яких би тканинах вони не знаходились, **мають повний набір генів, такий же, який мала зигота**. Але в кожній клітині діє лише частина генів, пов'язана з диференціацією даного типу клітин. Одні гени функціонують в усіх клітинах організму, наприклад гени, що контролюють дихання, синтез АТФ, проникність мембран тощо, інші — у визначених. Кожна клітина характеризується своїм набором активних генів. **Чим більше спеціалізовані клітини, тим менше в них активних генів**. Наприклад, клітини еритроцитів здійснюють лише одну функцію переносу кисню крові, зв'язаного білком гемоглобіном. Тому у них в активному стані перебувають тільки гени, що контролюють утворення гемоглобіну. Оскільки в усіх інших клітинах організму не має гемоглобіну, гени, що контролюють його синтез у них, — репресовані. **Різні гени працюють не лише в різноманітних клітинах, а й у різний час та на різних стадіях розвитку особин**. Але й в однотипних клітинах однієї і тієї ж тканини на різних стадіях розвитку організму безперервно змінюються набори працюючих генів. Одні гени включаються в синтез РНК, інші виключаються з цієї роботи.

Утворення в процесі розвитку з однорідних клітин зародку різноманітних за морфологічними ознаками й функціями типів клітин, тканин і органів називають **диференціацією**. В основі диференціації тканин лежить різна активність генів. У спеціалізованих клітинах працює обмежена група генів, тому що більша частина їх репресована. Але ДНК і гени в усіх клітинах однакові, тому їх активність повинна визначатись іншими механізмами, включення яких не пов'язане з дією генів. Такими **механізмами активізації генів є відмінність у структурі цитоплазми, тканинна індукція і гормональна регуляція**. Яйцеклітина дозріває під контролем генів, які визначають різноманітність окремих частин цитоплазми. Поступово цей процес наближається до тканинної диференціації. Потім у процес вступає **ембріональна індукція** — дія одних тканин зародка на інші. Вона виражається в активізації нових генів в індукційній тканині. Передбачають, що клітини, які раніше утворили тканини, виділяють речовини, здатні активізувати роботу генів, необхідних для диференціації іншої тканини. Цей процес називають тканинною індукцією.

Гормональна регуляція — найбільш вивчений механізм активізації генів. Гормони можуть діяти на гени безпосередньо або викликати появу в цитоплазмі яких-небудь специфічних речовин, які потім діють на гени. Гормони представлені хімічними сполуками різноманітної природи й складності, тому друге пе-

редбачення вважають більш обґрунтованим. Одні гормони — дуже складні білки, інші — короткі ланцюжки поліпептидів, треті — прості похідні амінокислот. Гормони, проникаючи в клітину, руйнують гістони або блокують їх вплив на окремі локуси хромосоми. Хромосомна регуляція загальної активності клітини й генна регуляція синтезу відповідного ферменту у рослин здійснюється в період виходу насіння зі стану спокою.

Центральна проблема онтогенетики — аналіз дії гена при формуванні ознаки і встановлення проміжних ланок в ланцюгу **ген** → **ознака**. Коли і як ген розпочинає діяти? Сучасне уявлення про початковий механізм дії гена пов'язують із синтезом специфічних білків за схемою **ДНК** → **РНК** → **білки**. Дія гена зводиться до визначення послідовності нуклеотидів, від яких залежить послідовність амінокислот у молекулі білка. Заміна однієї пари нуклеотидів на іншу в результаті мутацій може призвести до заміни однієї амінокислоти в білковій формулі. Ще в 50-их роках минулого століття за допомогою електронного мікроскопа та центрифуги було виявлено дрібненькі частинки — **рибосоми** та доведено їх роль у синтезі білка.

**Перший етап реалізації спадкової інформації — синтез білка.** Встановлено, що енергія, яка звільняється під час розриву хімічних зв'язків у молекулах поживних речовин, уловлюється й запасується клітинами завдяки фосфатно-ефірним зв'язкам. Високоенергетичні фосфатні групи зазвичай переносяться на акцепторні молекули, де вони можуть слугувати джерелом енергії для життєво важливих процесів. Серед таких акцепторів головну роль відіграє **аденозиндифосфат (АДФ)**. У результаті приєднання високоенергетичної фосфатної групи до аденозиндифосфату утворюється **аденозинтрифосфат (АТФ)**.

У результаті довготривалих біохімічних досліджень встановлено, що **АДФ відіграє роль акцептора, АТФ — роль донора високоенергетичних фосфатних груп**. Це відкриття — одне з найважливіших у сучасній біології, тому що спосіб, за допомогою якого клітина забезпечує себе енергією, довгий час залишався загадкою. Виявилось, що й сонячна енергія під час фотосинтезу первинно акумулюється за допомогою АТФ.

У живій клітині численні метаболічні хімічні реакції каталізуються специфічними біокаталізаторами — ферментами. **Ферменти** — це макромолекули білків, які складаються з декількох сотень амінокислотних залишків. Структурними одиницями білків-ферментів є **поліпептиди**. Ферменти діють тільки на один або декілька метаболітів клітини. Оскільки життя клітини складається з функцій, які здійснюють макромолекули білків, необхідна умова — відновлення всіх клітинних макромолекул, що здійснюють функції клітини.

**Кожний етап складного процесу реалізації генетичної інформації в онтогенезі характеризується своєю мірою дискретності.** У зв'язку з локалізацією ДНК у ядрі, а РНК — у цитоплазмі, було зроблено передбачення про існування між ядром і цитоплазмою інформаційної РНК, яка синтезується в ядрі на ДНК. Потім через пори ядерної оболонки РНК надходить в цитоплазму й з'єднується з рибосомою, де й проходить синтез білка.

У кожному новому поколінні організмів ознаки розвиваються заново на основі передачі спадкових молекулярних структур — генів. Спадкова інформація передається від генотипу до фенотипу, від гена до ознаки шляхом поділу клітин і в процесі біосинтезу білків-ферментів через клітини та в процесі біосинтезу білків-ферментів шляхом перенесення інформаційної РНК з ядра в цитоплазму. Механізм зворотного зв'язку у філогенезі здійснюється через добір фенотипів, краще пристосованих до відповідних зовнішніх умов. При цьому **добір стирає старі прями зв'язки від генотипу до фенотипу й утворює нові**, виникаючі на основі рекомбінацій і змін хімічної структури спадкового матеріалу (мутацій) відтворюючих клітин. У зв'язку з цим відбору відводиться велике значення творчого фактору в еволюції та селекції рослин. **Одне з важливих завдань генетики — оволодіння процесом управління індивідуальним розвитком організмів.** Для цього необхідно вивчити норми реакції та характер дії різних факторів середовища на реалізацію генотипу.

## 5. ПОПУЛЯЦІЙНА ГЕНЕТИКА

### 5.1. Генетика популяцій — добір

Популяцією називають сукупність особин одного виду, які багато поколінь займають визначену територію й вільно схрещуються між собою. З генетичної точки зору в популяції представлені особини різні за своїми фенотиповими й генотиповими властивостями. Генетичні процеси, які проходять у великих сукупностях особин (тобто популяціях), вивчає особливий розділ генетики, що одержав назву **«популяційна генетика»**. Основи розвитку популяційної генетики, яка в даний час відіграє значну роль у розумінні процесів природної еволюції, а також штучної еволюції рослин під впливом людини заклав С. С. Четвериков ще у 1926 році. Відомо, що популяційна генетика бере свій початок з двох основ — **генетики й біометрії**.

Популяції, як генетично неоднорідній групі особин, протиставляються чисті лінії, під якими розуміють групи організмів, які абсолютно однорідні за генотипом. Поняття **«популяція»** і **«чиста лінія»** ввів у генетику данський учений В. Йогансен на початку ХХ ст. Чисті лінії створюються в результаті самоzapилення або близькородинного схрещування (інбридингу) протягом значної кількості поколінь.

Як відомо, комплекс генів кожної особини називають генотипом, а **загальний запас генів особин, що входять у ту чи іншу популяцію, складає генофонд цієї популяції**. Різноманітність організмів, що відносяться до однієї популяції, залежить як від генотипу, так і від умов існування. Відмінність між організмами, що відносяться до однієї чистої лінії, зумовлена лише впливом навколишнього середовища, тому що генотип у них всіх однаковий. У зв'язку з цим результати відбору в популяціях та чистих лініях різні.

Дуже важливим для лісівника є розуміння питання про генетичні процеси, які проходять у популяціях. У кожній з них є особини з домінантними і рецесивними ознаками, тобто гомозиготи, а також гетерозиготи. Виникає пи-



тання, чому ж рецесивні ознаки повністю не витісняються домінантними? У 1908 р. математиком Джоном Харді та лікарем Вільгельмом Вайнбергом незалежно один від одного була знайдена закономірність у співвідношеннях між домінантними й рецесивними генами в популяціях. Найбільш чітко ця закономірність повинна проявлятися в ідеальних популяціях.

**Ідеальна популяція** повинна характеризуватись такими особливостями: дуже великою площею, безмежною кількістю особин, вільним схрещуванням, відсутністю тиску добору, мутацій та відсутністю міграцій. Дійсно, в ідеальній популяції відношення генотипів домінантних гомозигот (AA), гетерозигот (Aa) і рецесивних гомозигот (aa) залишається постійним.

Якщо частоту гена A позначити символом p, а частоту гена a — q, то q буде дорівнювати 1 - p, тому що разом q + p = 1. Природно, що в наступних поколіннях частота генотипу AA, Aa і aa буде визначатись за формулою біному Ньютона:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2,$$

де  $p^2$  — частота генотипу AA;  
 $2pq$  — частота генотипу Aa;  
 $q^2$  — частота генотипу aa.

Наведене рівняння одержало назву **закону Харді-Вайнберга**, згідно якого частоти алелів не змінюються від одного покоління до іншого; рівноважні частоти генотипів знаходять піднесенням до квадрату суми частот алелів і також не змінюються від покоління до покоління; рівноважні частоти генотипів досягаються за одне покоління. Цей закон є доказом результативності застосування математики у генетиці та селекції рослин. Він є одним з основних законів популяційної генетики. Звичайно ж, даний закон найкраще діє **при відсутності мутацій, випадкових змін та тиску добору**.

Використовуючи цей закон, можна вирахувати насиченість популяції тими чи іншими генами. Гомозиготні індивідууми за рецесивним геном завжди можна визначити простим підрахунком їх відсоткової присутності в популяції. Припустимо, що  $aa = q^2 = 16\%$ . Знаючи, що кількість домінантних і рецесивних генів у популяції складає **100 %** виходить, що

$$p + q = p^2 + 2pq + q^2 = 1 \text{ (або } 100\%),$$

де: p — відсоток домінантних алелів;  
q — відсоток рецесивних алелів;  
 $p^2$  — гомозиготи за домінантним алелем;  
 $2pq$  — гетерозиготи;  
 $q^2$  — гомозиготи за рецесивним алелем.

Останні відомі, вони становлять **16 %**. Якщо  $q^2 = 0,16$ , то  $q = 0,4$  (або **40%**). Відомо, що  $p + q = 1$ , а  $q = 0,4$ , тоді  $p = 0,6$  (або **60 %** домінантних алелів). Для того, щоб визначити відсоток AA і Aa комбінацій у популяції вирахо-

вуємо:  $p^2 = 0,6^2 = 0,36$  або **36 %** мають генотип **AA**;  $2pq = 2(0,6) \cdot (0,4) = 0,48$  або **48 %** мають генотип **Aa**. Решта особин мають генотип **aa** — **16 %** (він уже нами підрахований; перевірка:  $q^2 = (0,4)^2 = 0,16$  або **16 %**). У випадку, коли популяції обмежені за чисельністю (наприклад різноманітні ізоляти), то закон Харді-Вайнберга неефективний. Він пристосований до статистичних закономірностей, які не діють у випадку для малих чисел. Тут уже починають проявлятися **генетико-автоматичні процеси**, які називають **дрейфом генів**.

Відбір проти летальних рецесивів включає в себе повну вибірку гомозиготних рецесивних дерев **aa** в кожному поколінні. Однак гетерозиготні дерева **Aa**, які залишаються, утворюють деяку кількість генів **a**. Тому частота гомозиготних за летальними рецесивними генами дерев дорівнює швидкості мутацій. Частота зустрічності таких дерев, як правило, значно більша, ніж можна пояснити якою б то не було частотою мутацій. Якщо це має місце, то висока частота сянців **aa**, які гинуть зразу ж після появи сходів, приймається як показник відбору на користь дерев **Aa** або інбридингу.

Наприклад, в *акації жовтої сибірської* «плакуча» форма (як відомо, це ознака, що рідко трапляється) контролюється рецесивними генами. Деревя прямостоячі є **AA** і **Aa**, а плакучі — **aa**. То чи потрібно селекціонерів видаляти дерева з цією ознакою шляхом вирубування всіх плакучих форм? Звичайно ж, частина таких дерев може бути знищена під час проведення рубок догляду й формування деревостану, але деяку кількість їх можна очікувати і в наступних поколіннях.

Більшість рецесивних генів дають слабо виражений ефект, так що усі дерева **aa** у насадженні не можуть бути виявлені й вирубані. Але якщо вони ростуть гірше, ніж середні, то їх вилучення призведе до знищення більшої кількості дерев **aa** в популяції, ніж **AA** і **Aa**. Слід зазначити, що добір зазвичай скоріше впливає на гени різних локусів, ніж на гени одного локуса і зрушення в частоті в різних локусів можуть виявлятися у підвищенні швидкості росту рослин. Зазначимо, що є ще резерв для значного зрушення в частоті генів, а відтак для покращення дерев навіть після декількох поколінь, протягом яких вони піддаються відбору.

Якщо ген **A** є домінантним, то дерева **AA** і **Aa** будуть нерозпізнаними, але кожне з них можна відрізнити від дерев **aa**. Повне вилучення дерев **AA** та **Aa** дає можливість залишити дерева типу **aa**, які відповідно до цього процесу відбирають досить достовірно. Це явище є **позитивною селекцією рецесивів** (проти домінантів). Рецесивні гени схильні до шкідливої дії, тому відбір повинен бути направлений проти них, але в той же час відбір іде і під час лісозаготівель, коли планово (або безконтрольно) вирубуються кращі дерева, а як насінники залишають лише малоцінні (пошукові рубки). При цьому **генетична шкода**, тобто зрушення у частотах генів, **викликана дією рубок, сприятливих виродженню, може бути більшою, ніж селекційне покращення в генному складі, яке досягається шляхом природного й штучного відбору**. Це припущення найбільш справедливе при масовому відборі, а при інших ме-

тодах відбору вдається досягнути великих зрушень у частоті генів, але в незначній кількості поколінь.

Досі зустріваність генів розглядали з точки зору частоти зустріваності дерев. Щоб змінити генну частоту, частина дерев, які мали небажані гени, просто знищували. Це вірно, якщо розглядати один локус. Фактично ж, більшість ознак керується генами, які відносяться до різних локусів. Наявність окремого алеля на одному з таких локусів визначає не лише те, чи залишиться дерево живим, але й те, як воно буде рости, плодоносити і т. п. Таким чином, під час розгляду питання про популяцію дерев частоту генів можна розглядати з точки зору прояву різних ознак й властивостей — швидкості росту, якості деревини, здатності до плодоношення, зимостійкості, посухостійкості, стійкості до дії шкідників й хвороб і т. п.

Поняття «**приспосованість**» («*fitness*») було введено, щоб здійснити перехід від частоти зустрічності генів з точки зору зустрічності дерев або пилкових зерен до частоти зустрічності генів. Це поняття найбільше застосовують до диких популяцій, де воно означає **здатність дерев вижити й дати потомство**. Однак його з успіхом можна застосувати і в штучному відборі на швидкість росту, сучкуватість і т. п. У 1930 р. англійський вчений Рональд Фішер використав це поняття у своїй фундаментальній теоремі природного відбору, яка ґрунтується на тому, що **збільшення пристосованія за одне покоління еквівалентне генетичній варіансі пристосовання**. Цю теорему застосовують лише для генів з адитивною дією. Р. Фішер мав на увазі таку гіпотетичну ситуацію, коли пристосованість дерев детермінується виключно їх генотипом, тобто без участі впливу середовища. Такі ознаки, як швидкість росту, величина гілок, кут відхилення їх від стовбура, форма крони тощо, перебувають як під генетичним контролем, так і під контролем умов навколишнього середовища. Тому ця теорема була відкоригована і в даний час має такий вигляд:

$$\text{швидкість покращення} = \text{диференціал селекції} \times \frac{\text{адитивна генетична варіанса}}{\text{загальна варіанса}}$$

Під час прояву генами позитивного наддомінування добір проходить на користь гетерозигот. Оскільки гомозиготи відрізняються своєю життєздатністю, відбір тих та інших проходить по-різному. Але інколи гени можуть діяти так, що гетерозиготи **Aa** будуть гірші, ніж гомозиготи **AA** і **aa**. Тому можна зрозуміти, чому багато гібридних груп не можуть довго існувати й швидко повертаються до стану відносно чистої популяції вихідного батьківського типу. Наприклад, на південному сході США знайдений гібрид *сосни Сондереггера* (*сосна болотна* × *сосна ладанна*) у місцях, де її батьківські форми живуть разом. Гібриди фертильні і можуть природно відновлюватись, але вони ростуть і почувають себе не так добре, як їх батьки. З часом такі гібридні групи перестають існувати. Подібна ситуація є і в малих популяціях (як правило, менше 400 особин), де зміщення в частоті генів можуть більше залежати від випадковостей, ніж від штучного добору. Суворий добір за якою-небудь одні-

сю ознакою, зазвичай, призводить до такої малої величини популяції, що випадкова мінливість за іншими ознаками стає майже неможливою. Таким чином, локальні, піддані відбору субпопуляції можуть бути дуже малими, тобто випадковість може здійснювати значний вплив на частоту багатьох генів.

Існують методи, за допомогою яких позитивний ефект штучного відбору може бути підвищений:

- **виращування дерев в одноманітних умовах, щоб ефект впливу зовнішнього середовища був мінімальним;**
- **посилення вимог під час здійснення відбору за рахунок пошуку найпотужніших дерев та насаджень;**
- **виращування потомства відібраних дерев та насаджень і здійснення чергового відбору серед цього потомства.**

Перші два методи настільки очевидні, що не потребують пояснень. Третій — дещо складніший. Якщо ознака перебуває під контролем умов середовища та під генетичним контролем і якщо відбір базується лише на фенотипі, то досить важко визначити, яка частка припадає на дерева **AA**, **Aa** і **aa**. Але під час виращування значної кількості потомків від кожного дерева батьки **AA**, **Aa** і **aa** можуть бути ідентифіковані з великою точністю. Ідентифіковані бажані генотипи можна відібрати більш строго. Про це йде мова під час розгляду матеріалу, який стосується оцінки спадковості й генетичного поліпшення рослин.

## 5.2. Добір і структура популяцій

За відсутності добору популяція знаходиться в рівновазі за законом Харді-Вайнберга. Швидкість добору домінантних та рецесивних алелей різна. Домінантний ген у кожному поколінні перебуває під контролем добору. **Селекційну перевагу мають гетерозиготи, тому що їх збереження й розповсюдження в популяції забезпечується добром.** Одночасно з цим збільшується вірогідність виведення з популяції рецесивних гомозигот.

Таким чином, добір, який контролює увесь процес еволюції, є вирішальним фактором для збереження виду. Він зумовлений біотичними й абіотичними факторами, які складають навколишнє середовище, як для окремого організму, так і для популяції в цілому. Чим менша популяція, тим більша ймовірність схрещування між собою гетерозиготних особин, що дають у потомстві гомозиготні рецесивні рослини. І навпаки, чим більша популяція, тим менша ймовірність появи рецесивних гомозигот. У малих популяціях відбір починає знищувати шкідливі гени й накопичувати корисні. Але в обмеженій популяції одночасно збільшується і ймовірність випадковості у накопиченні окремих генотипів. **Явище зміни генних частот у популяції в результаті дії випадкових факторів було названо дрейфом генів.**

Широке розповсюдження видів лісових деревних рослин у різноманітних географічних і екологічних умовах у значній мірі визначає їх генетичну різноманітність і диференціацію на групи **родинних елементарних популяцій**. Це явище найбільше виявлено у порід, які мають розірваний ареал.

Наприклад, дуб звичайний та сосна звичайна часто представлені групами споріднених популяцій.

Популяційні дослідження лісових деревних порід на теренах колишнього Радянського Союзу були розпочаті в 50-их роках минулого століття. Головним завданням цих досліджень було вивчення генетичної організації видів деревних і чагарникових рослин, реалізація генетичної інформації у фенотипах потомства й виявлення факторів перетворення генетичної структури популяцій.

Регіональні дослідження генетичної структури популяцій проводили на головних лісоутворюючих видах. Вони були спрямовані на вивчення внутрішньопопуляційної мінливості й виявлення характеру природного відбору. Таким чином, вивчення структури популяцій дає можливість вирішити питання щодо методів генетичного аналізу якісних (моногенних) й кількісних (полігенних) ознак. В останньому випадку розглядають не частоти дискретних варіантів гетерозигот, а узагальнені статистичні показники розподілу — типи кривих розподілу, середні величини коефіцієнтів варіації, коефіцієнти спадковості тощо. На основі популяційного аналізу базується система сортового насінництва. Дослідження структури лісових популяцій показали необхідність накопичення знань з генетики видів деревних рослин, що дозволить у сфері насінництва перейти від емпіричних прийомів до строго обґрунтованих методів на основі генетико-селекційних закономірностей. Вивчення генетики того чи іншого виду розпочинають з досліджень еволюції популяцій, що утворюють цей вид, а також спрямування природного добору.

Популяційні дослідження сосни, ялини, ялиці й дуба, проведені в нашій країні (П. Молотков, І. Патлай, В. Білоус, Р. Яцик, Л. Мольченко, Ю. Гайда, І. Швадчак, Р. Волосянчук, В. Войтюк та інші) довели необхідність створення регіональних насінницьких центрів. Наприклад, комплексний відбір фенологічних форм дуба звичайного є найбільш перспективним, як під час створення, так і при догляді за клоновими насінними регіональними плантаціями. При закладці постійних лісонасінних ділянок у дібровах після селекційної інвентаризації необхідно враховувати коефіцієнти спадковості висот і діаметрів, які повинні бути не нижчими 0,3. Те ж стосується й інших деревних видів. Тому вивчення генетики популяцій лісових деревних рослин має велике прикладне значення в лісовій селекції та організації лісового сортового насінництва.

**Вивчення популяційної структури лісових видів (в основному їх кількісних ознак) має величезне значення як для генетики, так і подальшої селекції рослин.** Кількісні ознаки контролюються спільною дією значної кількості генів, взаємовідношення яких носить кумулятивний характер. У результаті успадкування кількісної ознаки потомство утворює безперервний варіаційний ряд за фенотиповим проявом ознаки. **Завдяки застосуванню статистичних методів досліджень можна в межах одного покоління оцінити за мінливістю визначеної ознаки в популяції характер її успадкування.**

Протягом багатьох століть вибіркові рубки лісових дерев кращої якості (пошукові рубки) загалом негативно впливали на лісонасадження. Це спричи-

нило скорочення світового генофонду лісових порід. **Дуже важливим моментом збереження генофонду є збереження насаджень місцевого походження.** Допустимим є використання цих насаджень у селекційних програмах і для потреб насінництва. Перед суцільним рубанням стиглих місцевих деревостанів у віці стиглості їх бажано покращити (забрати якомога більше відсталих у рості дерев, тобто тих, які містять гомозиготи **aa**), щоб наступне лісовідновлення проводити покращеним насінням (або самосівом). Одним із методів збереження генофонду є відбір, охорона й раціональне використання кращих популяцій та біотипів того чи іншого виду в межах підвидів, географічних і екологічних типів. Необхідно з цією метою також використовувати заповідники, заказники, національні природні й дендрологічні парки, ботанічні сади, клоніві архіви, насінні плантації, плюсові та елітні дерева, географічні архіви насіння та пилку. У даному разі зацікавленість з боку лісової генетики й селекції повинна чітко вписуватись у загальні проблеми охорони природи.

З метою збереження генетичного фонду лісоутворюючих видів у нашій країні передбачається охорона й відновлення в наступних поколіннях лісу окремих популяцій, груп популяцій та окремих внутрішньопопуляційних структур. Основною формою збереження й підтримання генетичного потенціалу найважливіших видів, підвидів, екотипів і окремих цінних популяцій повинні стати **лісові генетичні резервати**. Їх організацію слід проводити з урахуванням збереження типологічної різноманітності лісів кожного лісонасінного району. Більш детально ця проблема буде висвітлена під час викладення матеріалу з селекції рослин.

### 5.3. Генетичний аналіз лісових популяцій

Багаторічні дослідження показали, що **класичний генетичний аналіз лісових деревних рослин за їх потомством досить ускладнений**, тому що необхідно біля 100 років для одержання дорослого другого покоління, яке вже буде здатне до подальшого розмноження. Термін таких досліджень можна було б у 3–4 рази прискорити, застосовуючи методи вегетативного розмноження рослин і одержання клонів. Однак без знання генетичної структури деревних рослин неможливо успішно проводити селекційні роботи й створювати лісове сортове насінництво. Лісівники-селекціонери використовують **популяційний аналіз диких лісових насаджень**, оскільки особини у популяції взаємопов'язані спільністю генофонду і території. За частотою зустрічності досліджуваної ознаки у популяції можна визначити її селективну цінність та характер успадкування. Об'єктом генетичного аналізу при цьому є не біотип, а популяція як елементарна еволюційна структура виду.

Як уже попередньо згадувалося, вивчення генетичної структури лісових популяцій у нашій країні розпочиналося з так званих кількісних ознак: висоти, діаметра рослин, швидкості їх росту тощо. Однак у **методі оцінки генетичних параметрів** (наприклад, шляхом визначення генетичної кореляції) є **низка обмежень**, які знижують ефективність його застосування.

**Перше обмеження** — оцінка всієї кількості дерев насадження як відхилення від середньої популяційної величини ознаки, що виключає оцінку генотипу окремого біотипу. **Друге обмеження** — необхідність вибору одновікових насаджень і вирівнювання екологічного фону. **Третє обмеження** — незначна точність статистичної оцінки кількісних ознак у природних популяціях, які виявляються зміщеними порівняно з модельними популяціями.

Одночасно з розробкою математичних методів досліджень кількісних ознак більшої уваги заслуговує **вивчення генетичної структури популяцій за елементарними якісними показниками генотипу окремої особини**. Якісні показники фенотипово проявляються двома або трьома альтернативними формами й контролюються або одним геном, або групою генів, дія яких дає однозначний ефект. Дискретний фенотиповий ефект особини, як правило, досягається проявом набору дискретних якісних ознак, які у визначній мірі характеризують її генотип. Морфологічні, якісні ознаки для проведення генетичного аналізу зручніші, тому що методика їх виявлення набагато простіша. Завдяки якісним ознакам-маркерам можливе вивчення кореляційного зв'язку між дискретними морфологічними ознаками й селекційними кількісними господарськими ознаками лісових деревних порід (швидкістю росту, якістю деревини, смолопродуктивністю тощо). **Генетичний аналіз** у селекційному процесі лісових деревних рослин включає **три головних завдання**:

- 1) **визначення ступеня генетичної зумовленості господарсько цінних ознак, характеру їх успадкування й кореляційних зв'язків;**
- 2) **вибір оптимального методу селекції на основі одержаної при генетичному аналізі інформації;**
- 3) **розробка методів об'єктивної оцінки відібраних генотипів.**

Більшість методів генетичного аналізу розроблені на основі вивчення поведінки моногенних ознак, яких у лісових деревних рослин небагато. Господарсько цінні і кореляційно пов'язані з ними біологічні ознаки лісових деревних рослин, як правило, відносять до групи полігенних. Тому багато дослідників пропонують до таких об'єктів застосовувати **популяційно-генетичний аналіз фенів**, тобто елементарних генетично зумовлених морфофізіологічних ознак, які на всьому доступному матеріалі дискретні й альтернативні. Основною ознакою фену, який має генетичне значення, є його дискретність і неподільність під час передачі потомству. Неподільний фен може бути кореляційно зчепленою групою ознак. Елементарність ознаки не обов'язково супроводжується моногенністю. Багато з них може бути результатом сполучення і взаємодії декількох генів.

Вибір серед різноманітності ознак якраз **ознак-маркерів** дає генетикам-селекціонерам надійний метод, який забезпечує опис генотипу особини без застосування класичного генетичного аналізу за потомством деревних рослин. Слід пам'ятати, що в полікарпічних рослин якісні ознаки на відміну від кількісних контролюються менш рухливою системою генів і зберігаються в генофонді деревних видів у досить обмеженій кількості. Роботу з виявлення морфологічних

фенів у лісових рослин дослідники вважають за доцільне проводити на основі досліджень **формової різноманітності**, яка створює умови для сучасного етапу вивчення їх спадкової зумовленості. **Успадкування генотипу оцінюють за характером розподілу в популяціях особин з альтернативними ознаками**. Наприклад, з усієї різноманітності насінневих лусок шишок ялини можна виділити лише три альтернативних форми за типом їх зовнішнього краю: 1) край гладкий, округлий (*obovata*); 2) край роздвоєний (*biloba*); 3) край вищерблений, зазубрений (*intermediel*). В результаті вивчення форм насінних лусок шишок виявлено, що цю ознаку можна вважати елементарною якісною ознакою-маркером, яка забезпечується в генотипі ялини трьома алелями одного локуса. Дискретність або неподільність під час передачі потомству елементарних ознак можна продемонструвати на прикладі алельного поліморфізму в популяціях деревних порід різноманітністю форм окремих ферментів.

З точки зору сучасної біохімічної генетики **ферменти**, будучи продуктами діяльності генів, можуть слугувати позначниками генів. Для кожного білка, у тому числі й кожного специфічно активного білка-фермента, існують гени, які визначають його структуру й активність. **Структурний ген має визначену нуклеотидну послідовність**, яка відображається в амінокислотному складі детермінованого ним білка (фермента). Існування ізоензимів, або ферментів, які характеризуються однакоvim відношенням до специфічного субстрату, але мають відмінності в амінокислотному складі, пояснюється змінами в нуклеотидній послідовності.

**Гістохімічними методами** можна одержати **електрофореграми** (електрофорез ферментів) у вигляді різних спектрів смуг ізоферментів для кожного біотипу, який відрізняється генетичною структурою. Таким чином, одержують видимий фенотиповий прояв алельної мінливості генів, які контролюють ці ферменти. **Ферменти займають основне місце в метаболізмі речовин у клітині**. Активність ферментів регулюється за рахунок гальмування їх активності продуктами реакції за принципом зворотного зв'язку. При одному ферменті це призводило б до одночасного виключення кількох метаболічних шляхів і порушення обміну. Але в дійсності це не реалізується завдяки існуванню декількох варіантів одного ферменту, які каталізують одну й ту ж реакцію, але чутливі до різних кінцевих продуктів. **Ізоферменти характеризуються різним ступенем адаптації до факторів середовища** й тим самим дають можливість організму існувати в постійно змінних (у деяких межах) умовах зовнішнього середовища, які впливають на організми. Докази успадкування типів ізоензимів були одержані вченими ще на початку 70-их років минулого століття на дослідженнях хвої та насіння ялини. Була встановлена кореляція ізоензимів сіянців з ізоензимами батьківських особин під час аналізу потомства як від самозапилення, так і від направленої запилення. **Насіння хвойних деревних порід — вигідні об'єкти для генетичних досліджень ізоферментів**. Оболонка насіння формується з диплоїдної тканини материнської рослини, а зародок — з диплоїдної тканини, яка включає гомологічні хромосоми гаплоїдного набору батьківської і ма-



теринської гамети. Ендосперм насіння у них формується з гаплоїдної тканини материнського організму. Таким чином, аналізуючи одночасно хвою дерева і ендосперм його насіння, можна віднайти спектр ферментів не лише диплоїдної тканини, але й кожного з двох складників його гаплоїдних наборів, узятих окремо. **Наявність двох типів спектрів у гаметофітів одного й того ж дерева дозволяє зробити висновок про гетерозиготність дерева за цією ознакою, а виявлення тільки одного типу — про його гомозиготність.**

Під час порівняння морфологічного та ізоферментного методів аналізу популяцій виявилось, що останній дозволяє проводити глибший генетичний аналіз популяцій. Таким чином, **порівняння популяцій за допомогою морфологічного методу бажано доповнювати аналізом спектрів ізоензимів.** У наш час в Швеції, Фінляндії, Білорусі та Росії широко використовують дані електрофорезу для аналізу природних популяцій, еволюції хвойних порід (в основному сосни і ялини), визначення ступеня інбридингу у деревних видів тощо. Дуже важливим є те, що за допомогою ізоферментних досліджень можна встановити **генетичну віддадь між популяціями** окремих лісових порід. Такі дослідження (особливо в ізолятах) проведені для сосни і ялини. Наприклад, під час вивчення зміни морфологічних форм за дев'ятьма ознаками ялини в ареалах *ялин сибірської, європейської* та в зоні їх інтрогресивної гібридизації на сході європейської частини колишнього Радянського Союзу було виявлено ступінчастий та переривчастий характер групування популяцій по всій 58-й паралелі. За співвідношенням генетичних відстаней між популяціями встановлено, що ялина з Алтаю (Російська Федерація) різко відрізняється від усіх інших популяцій. Своєрідність цієї популяції полягала у наявності додаткових хромосом у значній кількості (17 %) випадків порівняно з європейськими популяціями ялини. У Карпатах ізоферментні дослідження проведені сумісно українськими й білоруськими дослідниками (Г. Гончаренко, Р. Яцик, Р. Волосянчук, А. Силін, В. Падутов та ін.). Вивченням охоплені *сосна звичайна реліктова, ялина європейська, ялиця біла, сосна кедрова європейська, сосна гірська.*

Методи генетичного аналізу лісових деревних рослин спрямовані на розмежування складних ознак на елементарні, менш складні компоненти, на які розповсюджуються менделівські співвідношення під час розщеплення. Для лісових деревних рослин запропоновано **системний генетичний аналіз** з використанням функціональної залежності компонентів системи. Елементи складного фена слід замінити більш об'єктивною статистичною характеристикою ознаки. Висока фенотипова й генотипова варіабельність та характер розподілу допоможуть приблизити фенетику популяцій до їх генетики. Поділ ознак на моно- й полігенні умовний, бо обидві групи підпорядковуються аналогічним генетичним закономірностям. Тому доцільно генетичну класифікацію ознак лісових деревних рослин вести залежно від їх екологічної вираженості. **За ступенем генетичної зумовленості детермінуючі ознаки деревних рослин можна розділити на чотири категорії.** До перших двох відносять ознаки, які визначаються двома алелями (наприклад, початок і закінчення приросту ялини).

Для їх вивчення застосовують відомі методи генетичного аналізу моногенної ознаки. До третьої категорії віднесено ознаки, які визначаються системою алелів одного гена (наприклад, *шютте* у рослин, форма насінних лусок, забарвлення насіння сосни і ялини). Більшість кількісних ознак у деревних рослин, які мають селекційне значення, відносять до IV категорії полігенних ознак, які характеризуються безперервною мінливістю. Ознаки цієї категорії визначаються системою алелів різних генів (наприклад, висота, діаметр, об'ємна вага деревини та інші ознаки продуктивності сосни, ялини й берези). Експериментальні й теоретичні дані свідчать про **закономірність змін ступеня генетичної зумовленості ознак**.

Під час дії однієї пари або системи алелей одного гена значення **коефіцієнта спадковості ( $H^2$ )** високі й зменшуються пропорційно підвищенню складності генетичної системи, яка детермінує ознаку. **Окрім визначення  $H^2$  шляхом порівняння інтервалу мінливості ознаки в популяціях і клонах розроблені методи визначення коефіцієнта спадковості в широкому розумінні: за допомогою дисперсійного аналізу й методом фонових ознак.**

При  $H^2 = 1$  і  $e^2 = 0$  ( $e^2$  — вплив екологічних умов) прояв ознаки не залежить від екологічних умов, тому особини популяції можна описувати дискретними одиницями виміру відповідно до визначених генів. Зокрема, якщо кількість фенотипів у популяції дорівнює **3**, то ознака моногенна й визначається двома алелями одного гена з адитивним характером спадковості. При двох фенотипах у популяції ознака визначається повним домінуванням одного з двох алелів. При неповному проявленні гена долю впливу  $e^2$  можна визначити при порівнянні екологічно зумовленої мінливості особин одного генотипу (наприклад, рослин одного клону). При  $e^2 = 0$  усі особини клону характеризуються однаковим проявом ознаки й повним проявом гена, що детермінує ознаку. При  $e^2 = 0$  вираженість ознаки в особин клону змінюється. Інтервал мінливості (**lim**) у клоні (**cl**) можна вирахувати наступним чином:

$$\text{lim}_{cl} = X_{\max} - X_{\min},$$

де  $X_{\max}$  —  $X_{\min}$  — максимальне і мінімальне значення ознаки в клоні, а такий же показник для всіх популяцій (**p**)  $\text{lim}_p = X_{\max} - X_{\min}$  дає оцінку впливу екологічних факторів у прояві ознаки. При  $\text{lim}_{cl} = \text{lim}_p$  і  $e^2 = 1$ , ознака повністю визначається екологічним фактором. При звуженні інтервалу мінливості ознаки в клонах збільшується частка впливу факторів, які залежать від властивостей генотипу. Уточнення значення  $\text{lim}_{cl}$  досягаємо виведенням середнього значення за репрезентативною кількістю клонів популяції:

$$e^2 = \text{lim}_{cl} / \text{lim}_p$$

**Одержані за допомогою клонового аналізу значення коефіцієнта спадковості близькі до результатів дисперсійного і кореляційного аналізів, які дають об'єктивне уявлення про рангування ознак за ступенем генетичної зумовленості.**

Критерієм дії однієї пари алелів служить умова  $\lim_p \approx \lim_{cl}$ , яка виконується при  $H^2 = 0,4$  і вище. Таким чином, якщо в межах клонів  $e^2 = 0$ , то  $H^2$  в популяції дорівнює **1**, але якщо кількість фенотипів більше **3**, то ознака визначається не однією парою алелів, а системою алелів гена, який детермінує ознаку. При  $\lim_p > \lim_{cl}$  ознака визначається системою екологічно лабільних алелів одного або багатьох генів.

#### 5.4. Генетика популяцій — мутації та міграції

Уявімо собі популяцію дерев **AA**, в одному з яких пройшла мутація від **A** до **a**. Це дерево може загинути, не залишивши нащадків. Але якщо воно переzapилиться із сусідніми деревами **AA**, то гомозиготними по **AA** буде 50 % його нащадків, а якщо самозапилиться (інбридинг) — 25 %. Існує ймовірність, яка дорівнює 0,368, що одна з цих можливостей здійсниться і що мутаційний ген **a** випаде з покоління, у якому він з'явився (у випадку, якщо популяція стійка і кожне дерево залишає не менше одного нащадка). Якщо **мутаційний ген виживає в одному поколінні, то існує можливість, що він елімінується у другому, третьому чи наступних поколіннях. Ці ймовірності елімінації збільшуються, якщо мутація шкідлива, і зменшуються — якщо корисна.** Але якщо пригадати, що більшість нових мутацій шкідлива, то стає зрозумілим, що подальше вимирання переважної більшості мутантів є неминучим. Виживають лише ті, у яких мутантні гени поєднуються з іншими, корисними генами.

**Лісовий селекціонер має справу не стільки з самотніми мутаціями, скільки з мутацією, що постійно виникає.** Швидкість зрушення може бути розрахована за формулою:  $\Delta q = np - vq$  ( $p$  і  $q$  — частоти генів **A** та **a**, відповідно;  $n$  — частота мутацій від **A** до **a**;  $v$  — частота мутацій від **a** до **A**). Професор Пітсбургського університету Чін Чан Лі у 1955 році запропонував формули для розрахунку кількості поколінь, необхідних для здійснення такої зміни в частотах генів. Застосовуючи його формули дослідники розраховували відносно високу частоту мутацій, яку можна очікувати в результаті опромінення. Але навіть у цьому випадку потрібно хоча б 12 поколінь, щоб пройшло те саме зрушення, яке може бути здійснене під час помірної селекції ( $S = 0,1$ ) за вісім поколінь. Таким чином, частотою мутацій зазвичай можна було б знехтувати при розрахунку швидкості еволюційних зрушень або під час практичного покращення рослин.

**Міграція — це пересування генів з пилом або насінням, а також під час пересаджування дерев.** Хоч мутації і міграції — різні процеси, вони подібні в тому, що представляють шляхи, за якими нові гени впроваджуються в популяцію. У той же час як **частота мутацій зазвичай низька, швидкість міграцій може бути значною.** Міграцію ми розглядаємо лише як занесення генів у популяцію. Пилок і насіння майже завжди утворюються у такому надлишку, що їх видалення з насадження не впливає на його генетичну конституцію. Найпростіша ситуація — це коли пилок і насіння передаються від великої (**донорної**) популяції до значно меншої (**реципієнтної**). Припустимо, що  $q_D$  і  $q_R$  — час-

тоти гена **a** у донорській і реципієнтній популяціях відповідно і що **m** — відношення кількості насіння донора до сумарної кількості насіння (донор + реципієнт), або **m** — відношення кількості пилку донора до подвоєної кількості загального пилку (донор + реципієнт), тому що пилкове зерно містить лише половину генів дерева. Тоді міграцію (незалежно посередництвом насіння чи пилку) можна визначити за формулою  $\Delta q_R = m (q_D - q_R)$ . Ця формула може бути використана для оцінки ступеня «засміченості» насінних плантацій пилком із сусідніх диких насаджень, а також для визначення впливу міграції з великих континентальних популяцій на менші — острівні.

Дві популяції дерев можуть зростати в абсолютно різних умовах і в них може проходити процес надбання генетичної різноманітності через різницю впливу тиску добору. Але якщо має місце безперервне взаємопроникнення, воно призводить до того, що популяції залишаються генетично подібними. Наприклад, якась група *сосни звичайної* реліктового походження у Карпатах може зростати на понижених сфагнових болотах і на кам'янистих ґрунтах підвищень. **Умови місцезростання можуть створювати значні генетичні відмінності між ними. Однак чи виникнуть ці відмінності, залежить від масштабу обміну генами.** Дослідниками було запропоновано формулу, за допомогою якої може бути розглянуто сумарний ефект відбору й міграції. Найпростішу формулу застосовують за наявності генів з адитивним ефектом, тобто  $S_{AA} = 0$ ,  $S_{aa} = 2S_{Aa}$ .

Деревні плоди та насіння утворюються високо у кронах дерев. **У більшості видів** (голонасінних, а також деяких покритонасінних — лип, кленів, ясенів тощо) **насінини мають крильчатку як пристосування до розповсюдження за допомогою вітру.** Крильчатки хоч і невеликі, але все-таки зменшують швидкість падіння. Тому таке насіння, втрачаючи швидкість, може відлетіти вбік. Насіння сосен, ялин, ялиць, дугласії, кленів, ясенів і лип важке, тому падає швидше, а берези й біоти, падає повільніше, незважаючи на те, що крильчатки в них менші, але зате й саме насіння легше. Зазвичай насіння вітром розповсюджується на віддаль 50–200 м (на гірських схилах набагато далше). Є також деякі особливості розповсюдження насіння. Наприклад, білки відривають соснові шишки й вони падають разом з насінням, не розповсюджуючись вітром. У деяких деревних видів (ялиці) шишки розкриваються на деревах (особливо після перших морозів) і насіння розсипається, в інших (*сосна Веймутова*) шишки не розкриваються, а падають на землю і т. п.

Насіння туї і берези, хоч і має крильчатки, часто висипається досить довго, протягом зими, коли земля вкрита снігом. Коли сніг легкий, то воно залишається на цьому ж місці, а коли він покритий кіркою льоду, то насіння, в залежності від сили вітру, розлітається по його поверхні на сотні метрів.

У тополі й верб насіння дрібне з пучками волосків. Швидкість падіння насінин незначна, тому вони можуть розлітатись на віддаль до 500 м. Крім цього, ці породи ростуть у долинах річок, тому насіння їх може розповсюджуватись гідрорним способом, тобто водою (особливо під час повеней) на сотні кіломет-

рів. Зазвичай насіння зберігає життєздатність лише кілька днів, тому більшість його гине.

Насіння дубів, горіхів, каштанів та буків важке, воно падає майже вертикально вниз і далеко від стовбурів не розповсюджується. Правда, це насіння далеко розноситься звірами й птахами. Частина його з'їдають на місці білки, кабани тощо.

Деякі дерева (ялівці, вишні, сливи, глоди) утворюють плоди, які з'їдають птахи. М'якоть вони перетравлюють, а насіння проходить через шлунково-кишковий тракт і падає на землю на значних віддальх від материнських дерев. Таке насіння навіть краще проростає, ніж те, що прямо падає з дерев.

Кокосові дерева природно ростуть біля тропічних морів та океанів. Насіння їх велике, може плавати у воді, тому що покрите міцною оболонкою. Воно може проростати навіть після того, як перепливе через океан після довгих місяців і років подорожі.

**Більшість господарсько цінних дерев помірної субтропічної зони утворюють пилок, який розповсюджується вітром.** Це стосується майже всіх шпилькових, а також тополь, дубів, беріз, вільх, ясенів, гікорі та інших. У цих видів чоловічі квіти відкриті, пилок висипається вдень у теплу суху погоду і лише незначна кількість уночі. Переважна більшість пилку осідає в той же день, коли висипається. Кількість пилку, яка розноситься вітром уночі, складає незначну частку і лише деяка частина його зберігає життєздатність, тому що несприятливо впливає висока вологість, характерна у нічний час.

Порівняно з насінням пилок дуже маленький. Максимальний розмір пилку дугласії (один з найбільших) складає приблизно 10 мк у діаметрі, а в більшості дерев усього 8–10 мк. **Площа поверхні пилкових зерен настільки велика порівняно з масою, що швидкість їх падіння значно менша, ніж у насіння. Розповсюдження пилку більше подібне до розповсюдження часточок диму, спор мікроорганізмів, ніж до розповсюдження насіння.**

**Пилок розповсюджується усередині потоків повітря, як вертикальних (турбулентних), так і горизонтальних.** Коли потоки вітру вертикальні, то пилок спочатку піднімається вгору, а потім розноситься на велику віддаль. Якщо повітря опускається вниз, то пилок переноситься набагато швидше, ніж тоді, коли він вільно падає.

Лише магнолії, тюльпанове дерево, більшість кленів та евкаліптів запилюються комахами. Усі вони (за виключенням кленів) утворюють двостатеві квіти. Комахи перелітають з однієї квітки на іншу або на інші дерева. Таким чином, частота інцухту може бути високою, але генетичний механізм самостерильності може утруднювати самоzapліднення.

У багатьох дерев родини бобових квіти подібні на метелика. Їх форма сприяє перехресному запиленню, у крайньому разі між різними квітами одного й того ж дерева. У цих квітів пиляки й приймочка складають дві пелюстки (так званий киль) і розміщені так, що спочатку комаха легенько зачіпає приймочку, потім пиляк і лише після цього запилює наступну квітку. Звичайно ж, що най-

активнішу участь у запиленні беруть бджоли, а потім мухи, жуки тощо. Робочі бджоли розпізнають відмінності в будові квітів, і кожна з них зберігає тенденцію відвідувати один і той же тип.

За лісовим насінням відносно легко спостерігати, тому що воно велике порівняно з пилком, а для вивчення розповсюдження пилку потрібні спеціальні пристосування. Найпростішим і найбільш вірогідним є метод «маркованого гена», але його доволі рідко застосовують для лісових дерев. **Маркований ген — це доміантний ген з відносно сильно вираженим ефектом.** Особливо зручно, якщо ефект можна спостерігати ще до проростання насіння. Під час використання методу маркованого гена одну або кілька рослин, які несуть цей ген, розмішують у центрі поля з нормальними рослинами. Потім збирають насіння з рослин на різній віддалі від маркованих і підраховують частку «маркованих» від його загальної чисельності. **Якщо маркована рослина гетерозиготна за маркованим геном, то половина його нащадків несе маркований ген.** Тому у потомстві якої-небудь нормальної рослини частота запилення пилком маркованого дерева у два рази вища від частоти зустрічності насіння або сіянців з маркованим геном. Цей метод був застосований В. Лангнером у 1953 р. для *ялини європейської*. Він виділив стигле насадження, у центрі якого були дерева з жовтою хвоєю, гетерозиготні за доміантним геном «*aurea*», що викликає пожовтіння хвої молодих сіянців. Дослідник зібрав та висіяв насіння багатьох нормальних дерев і потім підрахував кількість жовтих і звичайних сіянців у кожній родині.

Другим методом є **уловлювання пилку**, який висівається ізольованими деревами. Але цей метод застосовується лише для біотипів, які запилюються за допомогою вітру. Під час застосування методу **попередньо визначають місцезнаходження окремого дерева-донора пилку**. Другий етап полягає у **розташуванні серії пунктів уловлювання пилку по трансектах** (чотири і більше), які відходять у різних напрямках від дерева-донора (як правило, з півночі на південь та зі сходу на захід). Мережа пунктів не повинна бути дуже великою, а самі пункти не повинні розміщуватись високо від поверхні землі. Третій етап — **горизонтальне розміщення клейкого предметного скла на кожному пункті**. Як клейку речовину застосовують вазелін, желатин і т. п. Скло щоденно збирають і замінюють новим через кожних 1–1,5 год. Четвертий, **заключний етап — підрахунок кількості пилкових зерен дерева-донора на визначеній ділянці кожного скла**. Вибрана ділянка повинна давати частоту в 500–1000 пилкових зерен дерева-донора на одному склі. Для ідентифікації бажано мати еталонний збір з таким же типом клейкої речовини, оскільки зовнішній вигляд пилку суттєво змінюється в залежності від виду цієї речовини.

Крім обох описаних методів існує також спосіб «**мічених елементів**». **Мічені радіоактивні елементи вносять в ґрунт або ґрунтові води так, щоб вони могли бути абсорбовані пилком.** Таким чином, можна виділити пилок дерева-донора. Даний метод дуже рідко застосовується, тому що ввести необхідну кількість мічених елементів у живий пилок надзвичайно важко.

Слід зазначити, що вчені знаходили пилок дерев навіть посеред морів та океанів, далеко за полярним колом, на літаках тощо. Але пилок, який розповсюджується за сотні й тисячі кілометрів, нежиттєздатний. Визначити джерела пилку або його кількість на значній віддалі практично неможливо. Це можна зробити на відносно короткій віддалі, коли трансекти не перевищують 2–3 км у кожному напрямку від дерева.

Дальність розповсюдження пилку лісових дерев вивчали багато дослідників. Ними була складена спеціальна **таблиця дальності польоту пилку**, у межах якої його осідає близько 90 %. Наприклад, для *сосни звичайної* ця відстань складає близько 70 м, *ялини європейської* — 110 м, *дугласії Мензіса* — 150 м, *ільма американського* — 700 м.

Розповсюдження насіння на далекі відстані важливе з екологічної точки зору, оскільки пояснює, чому окремі види можуть швидко захоплювати безлісні простори. **Деякі насіння, які падають на вільну від рослинності площу, у сприятливих умовах можуть утворити центр майбутнього лісу.** Коли ліс уже один раз виникне, він постачає себе власним насінням і пилом, тому дуже незначні величини міграції ззовні для нього вже не мають такого суттєвого значення. Результати, одержані в процесі вивчення розповсюдження насіння на короткі віддалі, досить цінні для генетиків.

**Відносно незначні віддалі розповсюдження пилку** (у горах ця віддаль набагато більша) **пояснюють, чому близько 25 % насіння у дерев, що вільно запилюються, є результатом самозапилення.** До того ж, у природному насадженні насіння від вільного схрещування утворюється при запиленні не будь-яким випадковим біотипом, а лише близькими сусідами. Тому передбачають, що **більшість дерев, які ростуть на віддалі кількох десятків чи сотень метрів один від одного, є родинними і у великій мірі подібні генетично,** на відміну від дерев, що ростуть у кількох кілометрах один від іншого. Проте це не завжди так.

Під час планування насінних плантацій ураховуються незначні середні віддалі розсіювання пилку. Однак при цьому слід зважати також на оточуючі насадження природного походження і вік, у якому чекають плодо- або насінноношення. Насінна плантація дорослих рослин площею 5 га, яка повністю ізольована (за винятком лише кількох великих дерев, які ростуть на відстані кількох десятків метрів), може піддаватись незначному «засміченню» чужим пилом. Тому нормативними документами, які діють на території України, була прийнята норма, за якою **насінні плантації повинні бути ізольовані від одноїменних насаджень віддаллю, не меншою за 300–400 м.** Якщо ці вимоги неможливо виконати, то в насадженнях, з яких може попасти пилок на плантації, проводять селекційні рубання небажаних запилювачів (відсталих у рості й розвитку та хворих екземплярів). Дещо знижує **проникнення стороннього пилку створення навкруг плантації 5-6 рядних смуг-фільтрів шириною 10–15 м із швидкорослих і високорослих порід дерев:** дуба червоного, берези, тополі, модрина, ялини тощо. Суттєво зменшується ймовірність запилення чужим пил-

ком зі збільшенням площі плантації. Тому створення великих насінних плантацій площею 20–100 га вигідно не лише з економічної, але й генетико-селекційної точки зору.

### 5.5. Генетика популяцій — ізоляція

**Ізоляція** — явище, протилежне міграції. Щоб популяція генетично диференціювалась, необхідний певний ступінь ізоляції. З іншого боку, довготривалий обмін генами нейтралізує ефект добору.

**Поліплоїд** — рослина, яка володіє більш ніж двома наборами хромосом. **Поліплоїдія** — еволюційний природний процес видо- й формоутворення, який призводить до поліпшення існуючих та виникнення нових, більш удосконалених форм рослин. Поліплоїди відрізняються залежно від способу формування їх хромосомних наборів: від одних і тих же або від різних батьків. Перші називають **аутополіплоїдами**, другі — **алополіплоїдами**. Префікси *ауто* — (сам) й *ало* — (інші) застосовують і при утворенні назв інших поліплоїдів, наприклад аутотетраплоїдів або алогексаплоїдів тощо. Досліди показали, що алоплоїді відкриває набагато більше можливостей, ніж аутоплоїдія.

Враховуючи значення та результативність **поліплоїдії** в селекції рослин, її **вважають самостійним методом**. Збільшення кількості генетичного матеріалу в клітинах поліплоїдних рослин викликає різні зміни їх біохімічної та фізіологічної активності. **У поліплоїдів змінюються: розміри ядер та усієї клітини в цілому; величина плодів, квіток, листя й пагонів; відсотковий склад сухої речовини, білків, алкалоїдів, вітамінів; тривалість вегетаційного періоду, морозостійкість та інші властивості.**

Поліплоїдія в рослин у природі виникає під дією різноманітних факторів навколишнього середовища, які розглядатимуться в іншій частині посібника, яка присвячена селекції рослин. Дуже часто поліплоїди виникають під час природної гібридизації видів і форм рослин. Для поліплоїдів характерні гігантські розміри рослин та їх різних частин.

Найбільше розповсюдженими є тетраплоїдні рослини (**4n**). Тетраплоїд може схрещуватись з диплоїдом (**2n**) і утворювати триплоїд (**3n**). Однак триплоїди зазвичай стерильні і не існує способів, завдяки яким **4n**- та **2n**-рослини могли б обмінюватись генами. Тому подвоєння кількості хромосом — це єдиний шлях репродуктивної ізоляції різних частин популяції в одному поколінні.

Розглянемо як відбуваються мутації в природі. Припустимо, що дерево з генотипом **AA** цвіте протягом чотирьох днів. Уявімо, що пройшла мутація від **A** до **a**, у результаті чого дерево **Aa** цвіте на один день раніше. Тоді терміни цвітіння рослин **AA** і **Aa** перекриваються лише на 75 % і це має суттєве значення для того, щоб ці два типи могли схрещуватись. Навіть якщо усі дерева **Aa** дадуть дерева **aa** з терміном цвітіння, що починається на 2 дні раніше, то крайні типи дерев **AA** і **aa** ще зможуть схрещуватись. Цей приклад показує, як важко проникнути в генетичний механізм, завдяки якому мутації ознаки раннього й пізнього цвітіння можуть призвести до репродуктивно ізольованих популяцій.



Але коли такі мутації виникли й частина популяції почала мігрувати в протилежний бік, відбір може фіксувати гени раннього цвітіння в одній частині, а гени пізнього цвітіння — в іншій. Через декілька поколінь диференціація може стати достатньо значною, щоб запобігти схрещуванню, якщо субпопуляції знову зіллються воедино. Такий передбачається шлях виникнення відмінностей у часі цвітіння між деякими кленами (сріблястим — раннім і червоним — пізнім). Якщо зберегти пилок, схрещувати штучно такі види зовсім не важко. У природі вони не схрещуються, навіть займаючи один і той же ареал.

Як ми вже відмічали, бджоли розрізняють квіти, які на першій погляд майже не відрізняються одна від одної. У подальшому вони вже відвідують один і той же тип квітки. Це робить можливим механізм ізоляції, який не трапляється в рослин, що запилюються вітром.

Уявимо собі популяцію з багатьох тисяч рослин з генотипом **AA**. У деяких з цих рослин пройшла мутація від **A** до **a**, що позначилось на забарвленні квітів. Робоча бджола, яка відвідала рослину **Aa**, буде шукати таку ж і надалі. Це стане причиною виникнення набагато більшої кількості рослин **aa**, ніж цього можна було б очікувати лише за випадкових обставин. Наступне покоління робочих бджіл відвідає переважно рослини з генотипом **AA**, деякі **Aa** і лише зрідка — **aa**. Звідси виходить, що тип рослин **aa** отримує тенденцію до самозбереження за рахунок самозапилення в межах основної популяції з типом **AA**. Шляхом подібного процесу субпопуляція **aa** може дати початок субпопуляції **a'a'**, яка навіть більше відрізняється від неї. Таким чином, **раси, що відрізняються забарвленням квітів або їх структурою, можуть виникати й без географічної ізоляції**. Репродуктивно ізольовані, вони можуть продовжувати поглиблювати різницю і в ознаках вегетативного характеру. Те ж може статися з деревами, що запилюються птахами, які можуть розпізнавати їх найдрібніші відмінності.

**Механізми запилення дуже важливі для еволюції**. Учені вивчили велику кількість видів і в кожному з них підраховували кількість діагностичних ознак, пов'язаних з кольором і формою квітки. **Діагностичними називають ознаки, які настільки виражені, що їх можуть використовувати систематики для характеристики видів**. Були знайдені тісні зв'язки між запилюючим агентом і частотою діагностичних ознак. Ці узагальнення можна легко продемонструвати на деревах. Наприклад, верби запилюються комахами, у той же час тополі, які належать до тієї ж родини — вітром. Дуже важко визначити деякі види верб не побачивши квітів, а в ключах для визначення тополі вони навіть не згадуються. Клени, ільми й магнолії запилюються комахами. Кожен з видів цього роду може бути визначеним за ознаками квітів так само, як за ознаками листя. Однак квіти не потрібні під час визначення запилюваних вітром сосен, ялин і дубів.

Види, що зростають у гірських районах, як правило, мають досить розірвані ареали. **Популяції в окремих гірських районах репродуктивно ізольовані й тому генетично диференційовані в результаті відбору або випадко-**

**вих процесів.** Прикладом можуть слугувати вже згадані нами ізольовані мікропопуляції *сосни звичайної реліктової* в карпатських горах. Найменша з них має площу біля 4 га, а найбільша — 115 га. Вони значно віддалені одна від одної, відокремлені гірськими хребтами, буферними насадженнями тощо, тому й характеризуються морфологічними, анатомічними, фізіологічними, а отже, і генетичними відмінностями.

Більшість господарсько цінних видів мають безперервне розповсюдження, у крайньому разі в більшій частині ареалу (*сосна звичайна, дуб звичайний, бук лісовий, ялина європейська* тощо). Разом з пилюком або насінням гени можуть мігрувати з одного кінця до іншого цього безперервного ареалу і таким чином попереджувати генетичну диференціацію. Але **коли середня віддаль розповсюдження пилюку або насіння незначна, швидкість міграції в розрахунку на одне покоління мала, тому відстань сама по собі є ізолюючим фактором.** У зв'язку з цим ученими розроблені теоретичні основи для розрахунків впливу ізоляції віддаллю. Ними введено поняття «сусідства» — **найбільшої субпопуляції, усередині якої проходить випадкове запилення.** Відповідно до поданих розрахунків субпопуляції безперервних популяцій мають тенденцію до збільшення генетичної диференціації, якщо задовольняється одна з трьох умов:

**1) величина «сусідства» незначна завдяки незначним віддалям розповсюдження пилюку й насіння;**

**2) величина «сусідства» незначна через малу щільність популяції (при цьому міграція генів слабка завдяки зменшенню контактів між частинами популяції);**

**3) якщо види мають переважно вузькі й довгі, а не суцільні ареали.**

При лінійно витягнутому ареалі кількість каналів, по яких можуть мігрувати гени від однієї ділянки до іншої, обмежена і вони є прямими. У протилежному разі є такі ж канали і ще в кілька разів більша кількість непрямих. Тому гени можуть мігрувати швидше.

Дослідники використали емпіричні величини розповсюдження пилюку, щоб визначити розміри сусідства в деяких видів деревних рослин. Вони одержали величини від 1 до 25 дерев для *ясена американського, сосни їстівної* і деяких інших видів із суцільним ареалом та деяких видів з лінійно-протяжними ареалами. Одержані величини сусідства дозволяють передбачати, що генетично відмінні місцеві раси можуть розвиватись навіть на віддалі кількох кілометрів одна від одної за відсутності дії різного добору на них. Установлено, що більшість деревних видів помірної зони мають середні величини «сусідства» 25–200 дерев, що призводить до незначної або середньої локальної генетичної диференціації в межах 20–50 км. У таких видів, як *сосна Банкса* й *сосна Еліотта*, які зазвичай зустрічаються в чистих густих насадженнях, частота величини «сусідства» становить 200–1000 дерев. У такому разі локальну генетичну диференціацію можна було б зневажати, якщо немає великих відмінностей у тиску відбору.

Деякі види, в яких пилюк летить на незначну віддаль і які мають низьку щільність популяцій, стають, з огляду на ці причини, настільки відмінні гене-

тично, що інколи їх можна розглядати як окремі раси, підвиди й навіть види, що займають спільний регіон. Расова диференціація, очевидно більш виражена у видів хоч і з досить протяжними, але вузьколійними ареалами порівняно з іншими видами, що мають широкі ареали. Сума локальної генетичної різноманітності лімітована у таких видів, які мають значну величину «сусідства» й суцільні ареали.

Дослідження показали, що різниця у висоті над рівнем моря сама собою виражається у декілька разів меншою генетичною диференціацією (а можливо й зовсім не проявляється), ніж відмінності в географічному місцезнаходженні, навіть якщо різниця кліматичних умов, викликана різницею у висоті місцезростання, така ж значна, як і відмінності, пов'язані з географічним розташуванням. Американські дослідники проводили експерименти на расах, які утворились унаслідок зростання на різних гіпсометричних рівнях (висотах над рівнем моря). Вони вирощували *сосну жовту* з насіння, яке зібране вздовж трансект у горах С'єра Невада в Каліфорнії. На понижених і середніх дослідних ділянках дерева, які вирощені з насіння, що заготовлене на підвищених ділянках, росли повільніше порівняно з деревами з насіння понижених ділянок, але відмінності були набагато слабші, ніж різниця для дерев з Вашингтона й Каліфорнії в інших дослідях. Ще один приклад. У Швеції має місце поступове збільшення висоти ландшафту над рівнем моря (н. р. м) вздовж узбережжя до 1200 м по межі кордону з Норвегією. Таким чином, дерева на високих і низьких місцях були розділені один від одного відстанню у 200–250 км. У цьому випадку суха вага хвої, виражена у відсотках, збільшувалася з висотою над рівнем моря, але різниця була набагато меншою, ніж для сіянців, які були вирощені з насіння, зібраного на півдні й півночі Швеції.

На противагу результатам досліджень, які були наведені вище, слід сказати, що деякі вчені не виявили відповідної тенденції в різниці гіпсометричних рівнів у кількох видів деревних рослин із заходу Америки: *сосни жовтої*, *дугласії Мензіса*, *ялиці одноколірної* тощо. У кожному конкретному випадку дерева вирощували з насіння, зібраного на багатьох ділянках природних ареалів видів. Вони експериментували з кількома партіями насіння, зібраного на ділянках, що відрізняються за висотою над рівнем моря на 600–900 м у межах загальної площі. Більшість насіння збирали у високогірній місцевості зі значними відмінностями у висоті на площі в кілька кілометрів. Різниця у висоті місцезростання не супроводжувалась географічною ізоляцією. Дослідники знайшли, наприклад, різницю між деревами, вирощеними з насіння, зібраного на високих місцезнаходженнях на півдні Колорадо й невисоких місцезнаходженнях на півночі Айдахо. Та вони не знайшли вірогідних відмінностей між деревами, вирощеними з партій насіння, що походять з різних висот місцезростання в межах півдня Колорадо чи півночі Айдахо.

Проведено дослідження деяких видів, що вирощені з насіння, яке зібране в місцях, які відрізняються за висотою у 100 м н. р. м. у одних і тих же насадженнях. У цих дослідженнях не одержано даних щодо суттєвої різниці в рості де-

рев, який пов'язаний з висотою над рівнем моря. Можливо, такі дослідження слід продовжувати, збільшуючи градацію гіпсометричних рівнів. Дослідні культури одного виду, але мобілізованого з різних висотних рівнів ареалу поширення, мають назву **випробування провенієнцій**. Такими випробуваннями в нашому регіоні варто охопити ті види, які насамперед мають широкі ареали (у першу чергу — *ялину європейську*).

## 6. РОЛЬ І ЗНАЧЕННЯ ГЕНЕТИКИ РОСЛИН

### 6.1. Успіхи та перспективи біотехнології

У сучасній біології все частіше трапляються терміни технічних наук «**технологія**», «**інженерія**». Темпи та результативність біологічних досліджень на теперішній час значно підвищились, а практичні можливості біології стали ще більш значущими. Науковці навіть говорять про початок ери біології. І дійсно, біологія — наука про живу природу — довгий час мала, переважно, описовий (дескриптивний) характер, накопичувала, систематизувала й аналізувала фактичний матеріал про живі організми Землі. Сьогодні біологія стала експериментальною і здійснює все більший вплив на розвиток суспільства та його продуктивні сили. Цьому сприяли важливі відкриття в біології за останні 100–120 років, а саме: **еволюційне вчення Ч. Дарвіна, закони спадковості Г. Менделя, дослідження процесів бродіння й гниття Л. Пастера, теорія імунітету І. Мечникова, вчення про вищу нервову діяльність І. Павлова, хромосомна теорія Т. Моргана, закон гомологічних рядів спадкової мінливості М. Вавилова та інші**. Найбільших успіхів біологічна наука досягла за останні 30 років. Вони пов'язані з вивченням біологічних процесів усередині живої клітини, установленням природи спадкових речовин, розкриттям механізмів молекулярної взаємодії структур клітини тощо. З'явився навіть новий напрям, який названо фізико-хімічною біологією. Він включає в себе досягнення біохімії, біофізики, молекулярної біології і генетики.

Вивчення молекулярних основ життєдіяльності організмів дозволило розпочати використання біологічних процесів і речовин у промислових цілях. Народилась нова галузь — **біотехнологія, що є комплексом біологічних знань і технічних засобів для одержання продуктів життєдіяльності клітин**. Початком становлення біотехнології вважають дослідження властивостей мікроорганізмів та розробку шляхів їх використання Л. Пастером ще в середині XIX ст. Новим етапом у мікробіологічній промисловості стало виробництво антибіотиків. Пізніше мікроорганізми почали використовувати для виробництва різноманітних вакцин, гормонів, білкового корму тощо.

У наш час відбувається третя сільськогосподарська революція. Перша відбулася понад 10 тис. років тому, коли людина навчилася обробляти землю й вирощувати рослини як джерело їжі. На початку XX ст. пройшла друга, хімічна сільськогосподарська революція, коли почалося інтенсивне застосування добрив і пестицидів. Сьогодні з'явилася можливість створення нових видів рослин і значного покращення вже існуючих. Одержання рослин з великим умістом хар-

чового білка дозволяє значно скоротити вживання м'яса. Виведення рослин, здатних перетворювати в нітрати азот з повітря, скоротить застосування добрив і призведе до зменшення забруднення навколишнього середовища. Розведення рослин, які виділяють отрути проти шкідників, дасть можливість обмежити застосування інсектицидів і т. п. Учені підійшли до розв'язання проблем, які стосуються управління спадковістю. Методи клітинної, хромосомної та генної інженерії дають **можливість повністю змінювати організми, окремі клітини, ядра, хромосоми, гени і їх частини.** Дослідники вже навчилися **розпізнавати деякі гени, технічно видаляти їх та включати в інші хромосоми.** Опираючись на відкриття у біохімії, молекулярній біології, генетиці, мікробіології, біотехнологія значно розширила свої можливості. Вона робить суттєвий вклад у розвиток сільськогосподарського виробництва, мікробіологічної промисловості, медицини, фармакології, охорону навколишнього середовища, застосування біологічних джерел для виробництва енергії тощо.

**Основні напрямки біотехнології:** мікробіологічний синтез, культивування й використання рослинних і тваринних клітин, генетична інженерія, прикладна ензимологія (наука про білкові речовини клітин).

Коротко зупинимося на особливостях **клітинної технології.** Кожен людський, тваринний чи рослинний організм є **тісним «співробітництвом» величезної кількості окремих клітин.** Протягом багатьох десятиріч учені старалися вирвати з цілісного багатоклітинного організму одну клітину й змусити її жити самостійно. Якщо нервові клітини жаби у дослідників жили кілька тижнів ще у 1907 році, то з клітинами рослин це довгий час не вдавалось. Відокремити одну клітину від іншої в рослин дуже важко — зв'язок між клітинними стінками у них достатньо міцний. Увагу вчених привернули клітини тканин наростів, які утворились в місцях механічних пошкоджень рослин. Ці тканини проявляють захисні властивості при різноманітних травмах. Вони на диво легко піддаються вирощуванню в штучних умовах.

У подальших дослідях виявилось — **якщо помістити у поживне середовище частинки коріння, стебла, пагона, листя, то через кілька днів на місці зрізу утворюється тканинний нарост, який назвали калусом (у деяких виданнях «калюс»).** Частку такої тканини можна перенести на свіже поживне середовище, і життя рослини буде продовжуватись далі. Відомі випадки життя тканин у лабораторних умовах протягом майже 40 років.

**Культура тканини не схожа на цілу рослину не лише за зовнішнім виглядом, але й за способом живлення.** Вона не може забезпечувати себе органічними речовинами. Створюючи поживне середовище, слід урахувати не лише компоненти, які рослина одержує з ґрунту, а й вуглеводи, що синтезуються в зелених листках з вуглекислого газу й води. **Життя клітини та її розмноження в штучних умовах можливі лише за умови наявності всіх необхідних мінеральних речовин, вуглеводів, вітамінів і гормонів.** Метод штучного вирощування клітин, окрім чисто теоретичного наукового інтересу (дослідження процесів життєдіяльності окремих клітин), має ще й велике практичне значення.

Це не означає, що в пробірках у поживному середовищі слід вирощувати будь-які рослини. **Ті, що добре розмножуються й ростуть у нас на полях та в лісі, звичайно ж, слід відтворювати традиційним шляхом.** Але є низка екзотичних рослин (*женьшень, золотий корінь (родіола розжева), диоскорея, аралія, раувольфія, елеутерокок* та інші), з яких виготовляють цінні лікарські препарати. Як правило, вони важко розмножуються, довго досягають і дають незначну кількість цінної сировини. Наприклад, женьшень росте повільно, причому лише в особливих умовах. Приріст коріння складає всього кілька грамів на рік, а на фармацевтичних заводах у спеціальних посудинах лише за 21 день одержують по 100 г біомаси женьшеню. На території колишнього Радянського Союзу (особливо в тайзі) щорічна заготівля сягала близько 250 кг коріння женьшеню, а мікробіологічна промисловість вирощувала за цей же період понад 5 т маси клітин.

Ефективність створення й пошук цінних форм рослин може значно підвищити **клітинна селекція**. Розроблені необхідні умови, за яких узяті з рослин клітини починають жити й розмножуватись на спеціальних поживних середовищах як незалежні одноклітинні організми. Зміна вмісту фітогормонів у поживному середовищі призводить до організованого росту клітин і одержання з них знову цілої рослини. Таким чином, **є можливість перейти з рівня організму до рівня клітинного й працювати з мільйонами клітин у пробірці — замість мільйонів рослин у полі.**

Перевага такої роботи очевидна, оскільки клітини можна контролювано обробляти мутагенами. Оброблені клітини розміщують у селективному середовищі, подібно до того, як це роблять з мікроорганізмами, й відбирають мутанти, що з'явилися. Зі змінених клітин у подальшому одержують рослини. У процесі їх культивування виявляються значні генетичні зміни. Це зміни кількості хромосом, утворення поліплоїдних форм, поява хромосомних перебудов і генних мутацій. Це одна з причин появи з клітин рослин біотипів з корисними ознаками, особливо стійких до хвороб, шкідників, екстремальних умов навколишнього природного середовища тощо. Для виведення останніх клітини після мутагенної обробки переносять на поживне середовище, що містить той чи інший антиметаболіт, і переводять у провокаційні (до визначеного фактору) умови. Так були одержані рослини, стійкі до посухи, морозів, впливу гербіцидів.

Таким чином, у результаті дії на клітини різноманітних хімічних реагентів виникають спадкові зміни. Поряд з цим, під час культивування клітин, які вважають генетично ідентичними, утворюються досить різноманітні рослини. Виявлено на диво значну різноманітність генетичних «копій». Їх назвали **соматоклональними змінами**. Це рослини, що відрізняються не лише біохімічними, але й анатомічними та морфологічними ознаками. Серед них можна проводити селекцію на стійкість до будь-якого захворювання.

Особлива цінність соматоклональних змін полягає в тому, що нові ознаки можуть з'явитись без порушення комплексу корисних ознак, які вже були. Такі зміни було виявлено майже в 50 видів рослин (в основному сільськогосподарсь-

ких). Є відомості, що **сомаклональні зміни можна використовувати для створення нових сортів рослин.**

Клони клітин, які можуть довгий час жити, ділитися й розвиватися на поживному середовищі, можна одержати майже в кожній рослині чи тварини. Одержання рослин з окремих клітин у пробірках було досить важким, але цікавим завданням, яке стояло перед генетиками. Згодом результат був отриманий. Ізольована клітина після комплексу поділів давала початок окремим елементам судинної системи рослин. Якщо її потім перенести на світло, вона зеленіє, у ній утворюється хлорофіл та фотосинтетичний апарат.

Усіма процесами поділу клітин можна керувати, змінюючи склад поживного середовища. Кожна клітина містить увесь набір генів, які контролюють її розвиток у будь-якому напрямку. Було встановлено, що за певних умов у масі однорідних клітин можлива поява однієї, здатної перетворюватись у зиготу. У неї є збільшене ядро й збагачена цитоплазма. Це явище одержало назву **соматичного ембріогенезу** в культурі тканини.

Поділ соматичної клітини проходить за таким же принципом, що і розвиток зародків у квітах. Закладається майбутній корінь, необхідна для росту стебла бруньочка й перші листочки сім'ядолей. Соматичний зародок можна виділити з навколишньої тканини й помістити в спеціальне середовище. Тоді він починає швидко формувати кореневу систему. Потім розвиваються листя й стебло. Тепер у пробірці вже є мініатюрна рослинка. Її переносять у ґрунт, і вона починає нормально рости.

Успіхи в дослідженнях культури тканин мали велике значення. Багато сільськогосподарських, плодово-ягідних, лісових і квіткових рослин страждає вірусними захворюваннями. Щоб одержати організм вільний від вірусів, кусочки тканин меристеми в декілька міліметрів з верхівкової бруньки поміщають у штучне поживне середовище. Отримані здорові рослини пересаджують у ґрунт і вирощують необхідне потомство.

Метод культури тканин виявився дуже ефективним для швидкого розмноження рослин. З одного плодово-ягідного куща (наприклад, винограду) можна одержати десятки живців. Якщо помістити тканини в поживне середовище, то в пробірках можна виростити тисячі рослин, які потім пересаджують у ґрунт.

Під час гібридизації генетично віддалених форм, як правило, одержують неповноцінне насіння з недорозвиненими зародками. Успішні експерименти з одержання міжвидових гібридів за допомогою **культури зародків** уперше було проведено в Німеччині ще в 1925 році (Ф. Лейбах). **Застосування культури зародків виявилось вдалим насамперед для багатьох квіткових і сільськогосподарських культур. Особливої уваги також заслуговує використання культури зародків для ягідних і плодових рослин.** Ранньодостигаючі сорти деяких кісточкових утворюють нежиттєздатне насіння через ранню дегенерацію зародка й ендосперму. Це є перепоною у використанні їх у селекції для створення покращених ранньостиглих сортів. Ученим вдалося одержати проростки із зародків, здобутих з нестиглих плодів численних форм вишень, слив, абрикоч-

сів, персиків, яблунь і груш. Гібриди від схрещування *вишні звичайної з повстистою*, вишні з черемхою, груші з яблунею, груші з яблунею і глодом, смородини з агрусом, терену з вишнею та багато інших комбінацій були створені під час вирощування недостиглих зародків у стерильних умовах. Метод культури зародків виявився також перспективним під час виведення нових морозостійких сортів сливи. Вдалося одержати цілий ряд цінних у практичному відношенні гібридів між представниками диких видів і сортами домашньої сливи.

## 6.2. Генетична інженерія

Значне місце в біотехнології належить **генетичній інженерії — технології перетворення організмів зміною генетичного апарату клітини**. В даний час зусиллями генетиків, мікробіологів і біохіміків вдається одержувати гібридні клітини, в яких об'єднані геноми різних організмів. Включення стороннього генетичного матеріалу в клітини дає можливість виробляти в них нові продукти (білки, ферменти, гормони тощо). **Генетична інженерія — новий спосіб управління спадковістю живих організмів. Вона визначається як конструювання генетичних програм живих організмів у результаті різноманітних маніпуляцій з окремими клітинами, хромосомами чи генами**. За допомогою гібридних клітин вдається одержувати лікарські та біопрепарати, імунні й кормові білки та цілий ряд інших речовин. У клітини вводять біохімічно створені гени, які здатні функціонувати замість дефектних або синтезувати нові з'єднання, якщо ген виявиться стороннім для даної клітини.

У провідних країнах світу генетичній інженерії відводять одне із провідних місць — поряд з енергетикою, машинобудуванням, електронікою, хімією, металургією. Слід зазначити, що за допомогою генетичної інженерії одержані такі цінні препарати, як інсулін, інтерферон, гормони росту людини, імунні стимулятори, протиракові препарати, різноманітні вакцини тощо. **Виробництво, яке базується на методах генетичної інженерії, за кордоном називають індустрією ДНК**. Ця індустрія набирає темп. Наприклад, у США щорічні витрати на неї складають понад 30 млрд. доларів. Згідно з прогнозами, головним ринком збуту продукції від генетичної інженерії буде не лікарська чи фармацевтична промисловість, а сільське господарство. За підрахунками американських дослідників ця перевага складає пропорцію 1:10.

У 1960 році французький учений Ж. Барський установив, що **соматичні клітини здатні об'єднувати генетичну інформацію двох клітин**. Таке явище було названо **соматичною гібридизацією**. Пізніше з'ясувалося, що частота гібридизації значно підвищується при введенні в суміш клітин частинок вірусів, індукованих ультрафіолетом. Присутність вірусу сприяє злипанню клітин та їх подальшому злиттю. Стала можливою гібридизація клітин різних видів організмів (в основному людей і тварин). З таких клітин не вдається одержати єдиний організм із сумою батьківських ознак, але дослідники вивчають поведінку різних хромосом у гібридній клітині. Здатність клітин об'єднуватись і утворювати гібриди знайшла широке застосування в імунології.



Значні перспективи відкриває новий напрям клітинної інженерії, пов'язаний із створенням **моноклональних антитіл** визначеної специфічності. Для одержання продуцентів таких антитіл конструюють гібридні клітини — **гібридоми**. Моноклональні антитіла широко використовують з практичною метою для діагностики, профілактики й лікування багатьох захворювань. З їх допомогою **виробляють ферменти, гормони, інтерферони та інші біологічно активні речовини**. У даний час виробляють також моноклональні антитіла до найважливіших вірусів сільськогосподарських рослин.

Клітини рослин мають щільну оболонку й при змішуванні не зливаються. У 1960 р. англійський учений Е. Кокінг вперше за допомогою ферменту зруйнував целюлозну оболонку й одержав «голу» клітину — **протопласт**. Такі клітини можуть легко зливатись одна з одною, а також поглинати макромолекули, які містяться поряд. Уже в 1970 р. вдалося здійснити злиття протопластів вівса й кукурудзи. Якщо пересадити хлоропласти зі звичайної зеленої рослини в біотипи з порушеним синтезом хлорофілу, то через деякий час в останніх буде проходити нормальний процес фотосинтезу. Таким чином, є можливість проводити більш ретельні дослідження різних структур рослинних клітин, з метою вивчення їх взаємовідношень і специфічних особливостей, життєдіяльності цілого організму та з'ясування механізму його росту й розвитку.

**Користуючись злиттям протопластів, можна здійснити гібридизацію рослин, нездатних до схрещування через порушення у них процесів утворення статевих клітин або через нездатність до нормального морфогенезу.** Це твердження було експериментально уточнено під час одержання соматичних гібридів між гаплоїдними рослинами. Самі по собі гаплоїдні рослини стерильні — у них досить рідко формуються функціонально здатні гамети. Інший приклад: клітини з порушенням утворення хлорофілу, які через це здатні розмножуватись лише в штучних умовах, після злиття їх протопластів з нормальними дають можливість одержувати цілком здорові рослини. Було встановлено, що в одну клітину можуть зливатись не лише два, а три й більше протопластів гаплоїдних рослин.

**Соматична гібридизація проходить між рослинами різних таксономічних груп, але в подальшому доля гібридних клітин суттєво відрізняється.** Під час гібридизації клітин близькоспоріднених видів часто отримують нормальні фертильні рослини, що мають суму наборів хромосом батьківських клітин. При зливанні клітин рослин різних родин і родів спостерігають поступову елімінацію усіх або більшої частини хромосом одного з батьків. З таких клітин рідко вдається виростити дорослі гібридні рослини, а якщо вони й утворюються, то є стерильними і мають понижено життєздатність. Незважаючи на проблеми в одержанні гібридних рослин при зливанні соматичних клітин, обнадійливі результати дослідниками уже отримані. За такою схемою, шляхом віддаленої статевої гібридизації редьки й капусти, була одержана нова кормова культура — *кузіка*. На сьогодні вже відомо понад 150 випадків створення гібридних рослин,

близько 50 % з них — міжвидових. У всіх дослідах використовували протопласти мезофілу листя або калюсної тканини.

Навчитись цілеспрямовано керувати спадковістю — давня мрія дослідників-генетиків. Під час гібридизації нова рослина поряд з цінними ознаками одержує і цілий «букет» непотрібних, тому що гібрид містить по половині наборів хромосом від кожного з батьків. На початку ХХ ст. виникла думка щодо перенесення від однієї рослини до іншої лише одної, потрібної хромосоми з генами, що контролюють цінні ознаки. Такий процес носить назву **хромосомної інженерії**. Перенесення окремих хромосом **пов'язане зі створенням анеуплоїдних форм, у яких бракує однієї хромосоми ( $2n - 1$ ), що мають назву *моносоміки*, або є надлишок однієї хромосоми ( $2n + 1$ ) — *трисоміки***. Ще у 20-ті роки минулого століття були отримані трисоміки *дурману* та інших трав'янистих рослин (пізніше у пшениці, вівса, тютюну, томатів). У зв'язку з порушенням процесів утворення гамет усі трисоміки й моносоміки характеризувались пониженою плодючістю, однак від них вдавалось одержувати нащадків. **Перенесення хромосом має особливо важливе значення під час створення рослин, стійких до хвороб та несприятливих умов навколишнього середовища**. Разом з цим, після заміщення цілих хромосом не завжди вдавалось одержувати рослини лише з потрібними ознаками, тому що у кожній із хромосом є багато генів і серед них — небажані. Тому було розроблено методи, що дозволяють **переносити лише ділянки хромосом з окремими генами**. Такий спосіб застосували для переносу незначних сегментів чужорідної хромосоми, шляхом її розлому й обміну частинками диких видів злакових культур (особливо пшениці й жита) у культурні. У результаті цього був перенесений цінний ген, що зумовлює стійкість до листової іржі.

**Оскільки в природних умовах розрив хромосом — це велика рідкість, то вчені запропонували використовувати для цього опромінення**. Найбільш ефективними виявились опромінення гібридного насіння нейтронами, зберігання його у кисні з подальшою обробкою рентгенівськими променями, введення радіоіотопів у рослини під час утворення статевих клітин і одразу ж після запліднення тощо. Розроблені також методи пересадки окремих хромосом від одного виду до іншого без схрещування. Але поки що така пересадка вдавалась лише у мишей і хом'ячків.

Генна інженерія утворилась на стику молекулярної біології, генетики, вірусології і ензимології (наука про ферменти). Молекулярна біологія дозволила визначити механізм діяльності клітини й субклітинних структур, генетика встановила структуру й функціонування генів, вірусологія виявила переносників для генно-інженерних робіт, а ензимологія дала вченим набір необхідних ферментів, що виділялись з бактеріальних та інших клітин.

Під час генно-інженерних робіт широко застосовують біохімічні методи конструювання молекул ДНК. Використовують три групи ферментів: **рестриктази, лігази й зворотні транскриптази**. Рестриктаза розрізує молекули ДНК у

визначеному місці, лігаза зшиває розрізані куски ДНК, а зворотна транскриптаза переписує інформацію з РНК на ДНК. Важливу здатність усіх живих організмів — **обмін генами або ділянками молекул ДНК — називають рекомбіногенезом**. Це природний для близьких організмів процес. **Кожний нащадок, одержаний статевим шляхом, — це рекомбінант з різним співвідношенням генів своїх предків**. Завдяки рекомбінації різноманітність співвідношення батьківських і материнських ознак у нащадків настільки велике, що у світі практично немає двох однакових організмів.

На жаль, успіхи в генно-інженерних роботах з вищими рослинами набагато скромніші, ніж з мікробами й тваринними клітинами. Не для всіх рослин розроблені генетичні карти, відсутні ті генетичні важелі, якими користуються в генній інженерії мікроорганізмів. Тому генна інженерія рослин розвивається досить повільно.

Величезної уваги потребують рослини, що виробляють для себе добрива. У природі є досить таких рослин (особливо бобових), на коріннях яких живуть бактерії, здатні фіксувати атмосферний азот в азотисті водорозчинні сполуки. Рослина-господар може поглинати їх як поживні речовини, обходячись без усіляких додаткових витрат людини на підживлення. Теоретично допустимо, що такий ген можна перенести й в інші рослини. Однак така проблема ще нерозв'язана — недостатньо генетичних знань, до кінця не з'ясовані структурні послідовності й функції генів рослин та азотфіксуючих бактерій. Уже встановлено, що не один ген фіксує азот з повітря, а в цьому процесі беруть участь 17 генів. У лабораторних умовах вдається переносити їх від однієї бактерії до іншої.

**Є відомості про передачу рослинам спадкових ознак за допомогою ДНК вищих організмів**. Німецький учений Д. Хесс виділив ДНК з молодого листя рослин червоноквіткової петунії і обробив нею насіння петунії з білими квітами. У 27 % оброблених рослин у подальшому розвивались червоні квіти. Потім ця ознака передавалась нащадкам. У колишньому Радянському Союзі такі дослідження проведені з ячменем, горохом і кукурудзою. Заглядаючи у майбутнє, слід з упевненістю сказати про воістину фантастичні перспективи перетворень живих організмів на основі знань закономірностей спадковості.

### **6.3. Створення й культивування генетично-модифікованих дерев**

Протягом останніх десятиліть генетика розвивається надзвичайно динамічно як у теоретичному, так і у прикладному аспектах. Вже **розроблені й апробовані різноманітні методи та інструменти, які дозволяють встановлювати генетичну мінливість як на рівні популяцій, так і між геномами**. Завершено «секвенування» (розшифрування послідовностей нуклеотидів ДНК) у багатьох організмів, у тому числі — у людини. В 2004 році встановлена послідовність генів *тополі бальзамічної* (*Populus trichocarpa*). Це третя рослина у світі після резушки Таля (*Arabidopsis thaliana*) і рису, у якої розшифрували нуклеотид-

ну послідовність ДНК. В останні роки генетика перейшла від пасивного вивчення геномів до активної її видозміни. Завдяки цьому виник уже згаданий нами **новий напрямок біотехнології — генна інженерія, яка використовує сукупність прийомів, методів й технологій отримання рекомбінантних РНК і ДНК, виділення генів з клітин і введення їх в інші організми.** На відміну від традиційних селекційних програм генно-інженерні маніпуляції можуть здійснюватися з видами, які дуже далекі між собою в систематичному плані. Наприклад, створена можливість трансплантування гена риби в геном евкаліпта, гена бактерії — в геном тополі і т. п.

Науковці використовують різні технології інтеграції чужої ДНК у геном рослини. Один з методів передбачає **покриття золотих частинок фрагментами ДНК донора і обстрілювання ними за допомогою «генних гармат» рослин-реципієнтів.** Така технологія була розроблена в 1983 році Джоном Сенфордом, Едвардом Вольфом, Нельсоном Алленом і Теодором Кляйном (John Sanford, Edward Wolf, Nelson Allen, Theodore Klein) з Корнельського університету (США). Патент на це відкриття був куплений відомим хімічним концерном «Дюпон», який створив для його використання спеціальну лабораторію.

**Інша технологія ґрунтується на природній здатності бактерії *Agrobacterium tumefaciens* передавати частину своєї ДНК рослині-господарю.** Молекулярні біологи модифікують бактерію так, що вона містить бажаний фрагмент ДНК, а потім інфікують нею необхідну рослину. Замість бактерії використовують також віруси.

**Ще один метод генної інженерії полягає в інтеграції ДНК у протопласт рослинної клітини, стінки якої хімічно видаляють.** Бажану ДНК розміщують на плазмідному векторі (самореplikантній ДНК-молекулі), який вводять у протопласт. Рослинну клітину культивують за методикою культури тканин і вектор інтегрує бажані гени у геном клітини-господаря.

Необхідно зазначити, що жодна з вищенаведених технологій не гарантує необхідних результатів. Ефект від них часто є непередбачуваним. Поки-що немає способу точно вивіреного вставляння чужорідних генів в геном реципієнта. Також надто важко контролювати число інсертованих копій ДНК. Окрім того чужі гени можуть взаємодіяти з «рідними» генами в неочікуваний спосіб.

Незважаючи на вищеназвані недоліки, **технології генної інженерії виявилися досить результативними,** особливо стосовно сільськогосподарських культур. В Америці ще з 2000 року на 20 % площ під кукурудзою, 50 % — під соєю та 75 % — під бавовною культивуються генно-модифіковані організми (ГМО). У 1998 році в Європі було прийнято рішення щодо вирощування генно-модифікованої кукурудзи (лише один вид MON810, виведений компанією MONSANTO). І лише після 12-річної перерви, у 2010 році, Єврокомісія дозволено вирощування генетично модифікованої картоплі, виведеної компанією BASF. При цьому підкреслено, що вирощування трансгенної картоплі (особливо сорту *Amflora*) буде проводитись лише для потреб промисловості, включаючи переробку її на корм для тварин. Одночасно Єврокомісія дозволила

продаж у Європі трьох видів трансгенної кукурудзи, але вирощувати їх на цьому континенті поки-що заборонено.

Генна інженерія від самого початку викликала тривогу як у частини вчених, так і громадськості своїми непрогнозованими наслідками в майбутньому. Трансгенні культури офіційно вирощують і вироблені з них продукти споживають у Китаї, Індії, Бразилії, Аргентині, а всього — у 25 країнах, де загалом проживає більше половини людства. В 30 країнах світу споживання продуктів з трансгенних культур дозволено офіційно.

У 2009 році 14 млн малих і великих фермерських господарств відвели під трансгенні культури на сім відсотків більше площі, ніж в минулі роки, — 134 млн га (для порівняння: вся територія України дещо перевищує 60 млн га, з яких половина — це сільгоспугіддя). З 1996 року, коли на планеті почали вирощувати генно-модифіковані сільськогосподарські культури, площі під ними розширено у 80 разів. Рекордно зросли вони для кожної з таких чотирьох основних культур: уперше посіви трансгенної сої зайняли більше трьох чвертей з 90 млн. га під цією культурою в усьому світі, бавовни — майже половину з 33 млн га, кукурудзи — чверть зі 158 млн га, ріпаку — більше однієї п'ятої з 31 млн га.

Найбільші площі під генно-модифікованими культурами у США — 64 млн га, Бразилії — 21,4 млн га, Аргентині — 21,3 млн га, Індії — 8,4 млн га, Канаді — 8,2 млн га, Китаї — 3,4 млн га.

У Європі цими культурами засівають поля в Іспанії, Чехії, Португалії, Румунії, Польщі та Словаччині. В цих країнах уже дозволено завезення й використання 22 видів трансгенних рослин і продуктів.

Не залишилися поза увагою спеціалістів з генної інженерії плодів та лісові деревні види.

**Першу дослідну культуру генетично модифікованого дерева тополі, стійкої до гербіцидів, було висаджено у Бельгії в 1988 році.** З того часу лабораторні дослідження і польові випробовування генетично модифікованих лісових деревних порід проводяться досить інтенсивно. В таблиці 6.1 наведені узагальнені матеріали про масштаби та цілі виведення генетично модифікованих дерев (ГМД).

Таким чином, **на цей час генною інженерією охоплено досить широкий спектр лісових деревних видів як шпилькових, так і листяних.** Найбільше досліджень здійснено з тополями й евкаліптами. Це пояснюється значною зацікавленістю в таких роботах великих компаній, які виготовляють целюлозу та папір. Саме такі підприємства найчастіше є фінансовими донорами біотехнологічних проєктів (табл. 6.2).

Доволі широкою є і географія проведення досліджень. Провідною країною в цьому плані є США. Не менш інтенсивні роботи з виведення ГМД проводять також в інших лісівничо-розвинутих (та й не тільки) країнах майже на усіх континентах. На сьогодні в усьому світі нараховують понад 200 випробувальних трансгенних культур.

**Характеристика робіт зі створення генетично-модифікованих лісових дерев**

| Деревні породи    | Країни, у яких проводяться дослідження з ГМД | Мета виведення ГМД  |
|-------------------|--|---|
| Тополі            | США  | <ul style="list-style-type: none"> <li>➤ прискорення росту</li> <li>➤ покращення якості стовбурів</li> <li>➤ зменшення вмісту лігніну у деревині</li> <li>➤ збільшення стійкості до хвороб і шкідників</li> <li>➤ підвищення толерантності до несприятливих абіотичних факторів</li> <li>➤ збільшення стійкості до гербіцидів на плантаціях</li> <li>➤ поглинання надлишку CO<sub>2</sub> в атмосфері</li> <li>➤ меліорація земель, забруднених важкими металами</li> </ul> |
| Евкалипти         | Канада                                       |   |
| Верби             | Китай  |   |
| В'язи             | Японія                                       |   |
| Горіхи            | Німеччина                                    |   |
| Сосни             | Великобританія                               |   |
| Ялиці та інші     | Франція                                      |   |
| (усього 19 родів) | Фінляндія                                    |   |
|                   | Бельгія                                      |   |
|                   | Швеція                                       |   |
|                   | Норвегія                                     |   |
|                   | Португалія                                   |   |
|                   | Іспанія                                      |   |
|                   | ПАР  |   |
|                   | Австралія                                    |   |
|                   | Нова Зеландія                                |   |
|                   | Бразилія                                     |   |
|                   | Чилі   |   |
|                   | Уругвай                                      |   |

Таблиця 6.2.

**Результати корпоративних та університетських досліджень ГМД**

| Корпорація, університет (країна) | Деревні види                         | Мета досліджень   | Відомості про результати наукових проектів |
|----------------------------------|--------------------------------------|---|--|
| 1                                | 2                                    | 3   | 4  |
| ArborGen (США)                   | Тополі, евкалипт, сосни, ліквідамбар | <ul style="list-style-type: none"> <li>– зменшення вмісту лігніну в деревині;</li> <li>– збільшення інтенсивності росту;</li> <li>– збільшення прямизни стовбурів;</li> <li>– підвищення стійкості до хвороб і шкідників;</li> <li>– забезпечення стерильності ГМД</li> </ul> | створена 51 польова дослідна культура      |

| 1   | 2  | 3   | 4  |
|---|--|---|--|
| <b>Horizon 2<br/>(Нова<br/>Зеландія)</b>  | Евкалипт,<br>сосна<br>промениста         | <ul style="list-style-type: none"> <li>– зменшення вмісту лігніну в деревині;</li> <li>– збільшення вмісту целюлози;</li> <li>– збільшення інтенсивності росту;</li> <li>– підвищення стійкості до шкідників;</li> <li>– підвищення стійкості до факторів стресу</li> </ul> | лабораторні дослідження  |
| <b>GenFor<br/>(Чилі)</b>  | Сосна<br>промениста,<br>сосна<br>ладанна | <ul style="list-style-type: none"> <li>– підвищення стійкості до <i>пагонов'юна зимуючого</i>;</li> <li>– збільшення вмісту целюлози;</li> <li>– зменшення вмісту лігніну в деревині</li> </ul>   | прогнозувався початок комерційного використання ГМД у 2009 році  |
| <b>Agacruz<br/>Cellulose<br/>(Бразилія)</b>   | Евкалипт                                 | <ul style="list-style-type: none"> <li>– збільшення інтенсивності росту;</li> <li>– підвищення стійкості до шкідників</li> </ul>  | лабораторні дослідження  |
| <b>Nippon Paper<br/>Industries<br/>(Японія)</b>   | Евкалипт,<br>тополі                      | <ul style="list-style-type: none"> <li>– стійкість до засолення ґрунтів;</li> <li>– стійкість до забруднення повітря;</li> <li>– збільшення вмісту целюлози;</li> <li>– зменшення вмісту лігніну в деревині</li> </ul>  | у 1999 році активістами руху анти-ГМО знищено польові дослідні культури в Англії, в 2001 році отримано дерева, які містять на 20 % менше лігніну й на 10 % більше целюлози |
| <b>Oji Paper<br/>(Японія)</b>   | Евкалипт                                 | <ul style="list-style-type: none"> <li>– зменшення вмісту лігніну в деревині;</li> <li>– стійкість до засолення ґрунтів;</li> <li>– стійкість до кислих ґрунтів</li> </ul>  | дослідження проводились у закритих теплицях, в 2001 році закладено 1,0 га польових дослідних культур ГМ евкалипта у В'єтнамі   |
| <b>Tree<br/>Genomics<br/>Biotechnology<br/>and Breeding<br/>Programme<br/>Oregon<br/>State<br/>University<br/>(США)</b> | Евкалипт,<br>тополі,<br>сосни            | <ul style="list-style-type: none"> <li>– стійкість до гербіцидів;</li> <li>– підвищення стійкості до хвороб і шкідників;</li> <li>– зменшення вмісту лігніну в деревині;</li> <li>– забезпечення стерильності ГМД</li> </ul>  | створені промислові плантації  |

| 1   | 2                | 3  | 4  |
|---|------------------|--|--|
| <b>Oak Ridge National Laboratory (США)</b>  | Тополі           | – поглинання ГМД надлишку CO <sub>2</sub> ;<br>– використання деревини як джерела етанолу  | лабораторні дослідження  |
| <b>North Carolina State University (США)</b>  | Клен             | – збільшення вмісту целюлози;<br>– зменшення вмісту лігніну в деревині;<br>– збільшення інтенсивності росту  | проводились чотирирічні польові експерименти у Франції та Англії     |
| <b>Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO) (Австралія)</b> | Евкалипт         | – збільшення інтенсивності росту;<br>– забезпечення стерильності ГМД   | створені промислові плантації  |
| <b>Forest Research (Нова Зеландія)</b>  | Сосна, ялина     | – підвищення стійкості до хвороб і шкідників;<br>– підвищення якості деревини;<br>– підвищення стійкості до гербіцидів;<br>– управління репродуктивним процесом<br>– зменшення вмісту лігніну в деревині | у липні 2003 року закладено два польових стаціонари у Новій Зеландії |
| <b>Chinese Academy of Forestry, Beijing (Китай)</b>                                     | Тополя           | – підвищення стійкості до шкідників  | створені промислові плантації  |
| <b>Department of Plant Sciences, Oxford University (Англія)</b>                         | Тополя, евкалипт | – зменшення вмісту лігніну в деревині  | лабораторні дослідження  |



За допомогою методів генної інженерії вчені й практики прагнуть суттєво скоротити тривалість селекційного процесу. Шляхом трансплантації генів намагаються підвищити інтенсивність росту дерев, змінити хімічний склад деревини, забезпечити толерантність до гербіцидів, надати їм необхідного імунітету до хвороб, шкідників, несприятливих кліматичних чинників. Зокрема, у Китайському інституті лісового господарства науковці, трансплантувавши гени бактерії *Bacillus thuringiensis* в геном тополі, отримали дерева, які здатні самостійно виробляти Bt-токсин і тому є стійкими до листогризучих шкідників. Тепер у польових умовах північних провінцій Китаю на площі близько 300 га вирощується понад мільйон таких ГМД.

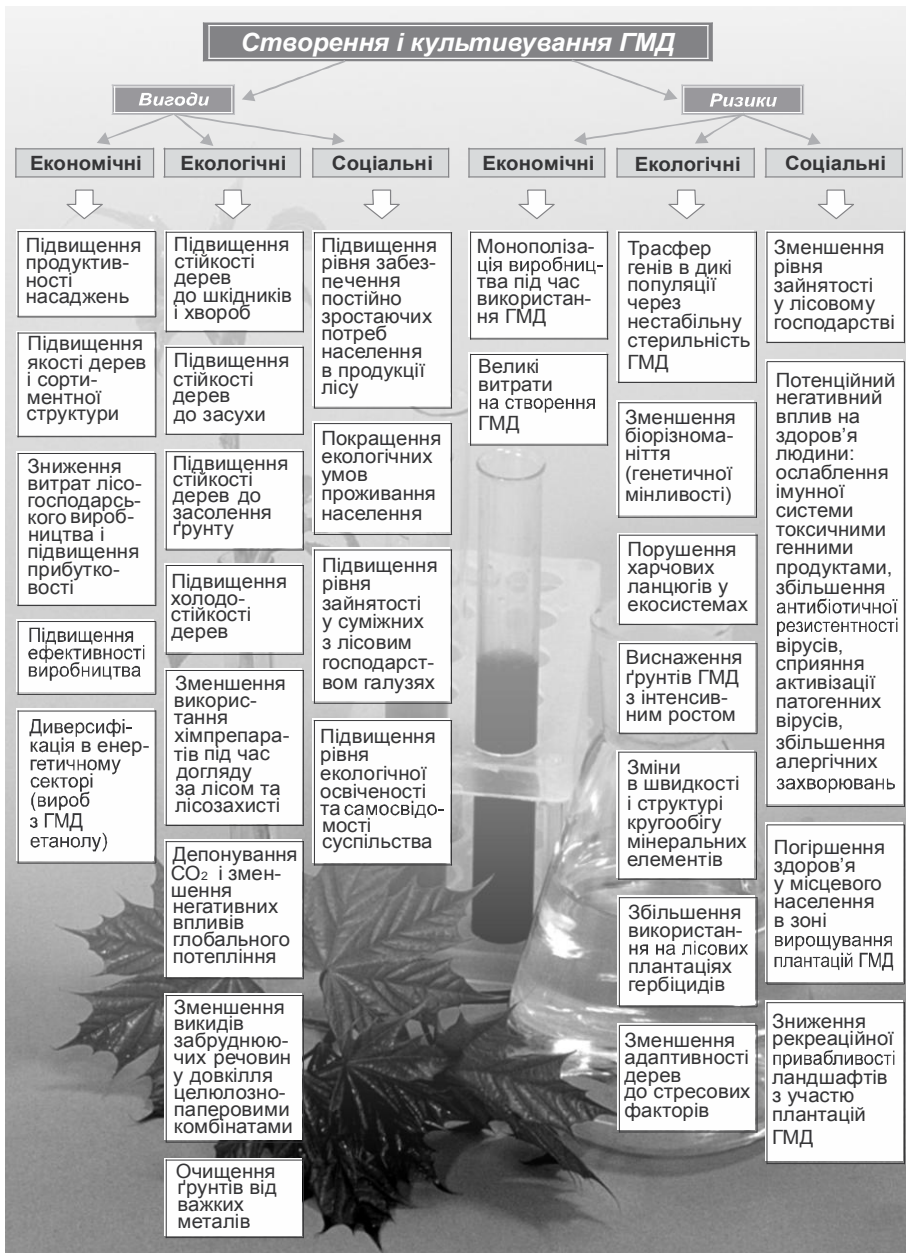
У Чилі генетики працюють над підвищенням стійкості соснових насаджень до *пагонов'юна зимуючого* (*Rhyacionia buoliana*) (англ. — pine-shoot moth) та низьких температур, що дозволить створювати плантації *сосни променистої* (*Pinus radiata* L.) значно південніше та вище в горах, ніж її природне місцезростання.

У Бразилії дослідження сфокусовані на евкаліптах. Їх головна мета — підвищення ростових параметрів, збільшення виходу целюлози, формування стійкості до гербіциду *гліфосату*.

Ще одним важливим аргументом доцільності створення і широкого культивування ГМД називають можливість часткового розв'язання з їх допомогою проблеми глобального потепління на планеті. Вважають, що створення у великих масштабах плантацій деревних порід допоможе абсорбувати (депонувати) значну частку надлишку діоксиду вуглецю в атмосфері. У грудні 2003 року дев'ята конференція учасників рамкової конвенції ООН зі змін клімату ухвалила рішення щодо надання дозволу компаніям та урядам у створенні плантацій ГМД під егідою «Механізму чистого розвитку» (Clean Development Mechanism) Кіотського протоколу, хоча відповідальність за юридичне регулювання цього процесу перенесена на національний рівень.

Генетичні модифікації лісових дерев часто супроводжувалися негативною суспільною думкою. Сучасні наукові, громадські, політичні дискусії про безпеку ГМО, у тому числі ГМД, характеризуються надзвичайною гостротою і поляризованістю. Опоненти створення й широкого використання ГМД наводять практично на кожну тезу прихильників цього процесу свою антитезу. Останні стверджують, що мутації можна розглядати як спрямовані генетичні маніпуляції, які ведуть до видозміни первинного геному. На їх думку наслідки штучного мутагенезу такі ж непередбачувані, як і результати генетичної інженерії, хоча питання про заборону таких інструментів видозміни геному ніхто не ставить дуже гостро. Проте масштаби експериментів та майбутнє використання результатів генетичної інженерії значно ширші. Тому і суспільний резонанс адекватно вищий.

На основі ретельного аналізу нами зроблена спроба узагальнити й класифікувати усю множину переваг та ризиків від використання ГМД (рис. 6.1).



*Рис. 6.1. Очікувані вигоди й можливі ризики від розробки й використання генетично модифікованих дерев*

Стає очевидним, що від створення і використання ГМД можна очікувати значних економічних, екологічних й соціальних переваг, серед яких слід виділити перспективи певної диверсифікації отримання енергетичних ресурсів шляхом виробництва етанолу з біомаси ГМД та депонування насадженнями ГМД значної частки одного з парникових газів — карбон(4) оксиду.

Важливими є також можливості підвищення продуктивності, якості і стійкості лісових насаджень. Але не менш широким є також спектр можливих негативних наслідків від культивування модифікованих дерев, серед яких домінуючими є ризики екологічного й соціального характеру. Для запобігання деяких з них розробляються технології забезпечення стерильності ГМД. Проте довготривалість онтогенезу дерев є ще одним фактором ризику відновлення фертильності ГМД і реалізації сценарію трансферу нового гена в популяції «диких» дерев. Побічним негативним ефектом стерильності ГМД може бути виключення комах, птахів та інших видів, розвиток яких пов'язаний з цвітінням й плодоношенням дерев, із трофічних ланцюгів екосистеми. Також ГМД з пониженим вмістом лігніну можуть виявитися не досить стійкими до вітровалів, буреломів, сніголамів, пошкоджень рослин шкідниками й хворобами.

Існування такого великого спектру можливих ризиків виведення і використання ГМД є причиною створення великої кількості громадських, наукових інституцій, які ведуть широку інформаційну роботу, спрямовану на заборону проведення подібних досліджень. Проте малоімовірною виглядає зупинка цього напрямку розвитку генної інженерії. Широкий розмах останніх генетичних маніпуляцій з лісовими породами поставив на порядок денний питання про правове регулювання цього процесу. Оскільки для генів та їх трансферних засобів (пилку, насіння) не існує державних кордонів, цю проблему неможливо вирішити лише на національному рівні. На даний час уже прийнято цілу низку міжнародних нормативно-правових актів, які прямо чи опосередковано регулюють генетичну модифікацію лісових дерев та торгівлю ними.

Основні з них такі :

- **Картагенський протокол Конвенції про біологічне різноманіття (CBD)**, який стосується транскордонного переміщення живих модифікованих організмів, у тому числі лісового насіння, садивного матеріалу й продуктів лісу.

- **Міжнародна конвенція захисту рослин (IPPC)**, яка вимагає відповідних фітосанітарних заходів стосовно транскордонного переміщення рослин і рослинних продуктів (в т. ч. дерев) на основі аналізу ризиків у випадку відсутності узгоджених міжнародних стандартів.

- **Директива ЄС 1999/105/ЄС** стосовно торгівлі лісовим репродуктивним матеріалом, яка вимагає від усіх країн обов'язкового маркування ГМО. Деякі країни на основі міжнародних актів розробили свої правила, що регулюють ГМД. У Німеччині є норма в законі про репродуктивний матеріал, яка допускає використання ГМД лише під категорією «випробуваний», тобто можливість застосування лише після належної перевірки потомства.

До генетично модифікованих дерев мають також відношення деякі інші юридичні регулюючі документи, які не мають зобов'язуючої сили. До них належать вимоги системи стандартизації лісів (FSC — Forest Stewardship Council) не сертифікувати плантації ГМД.

Таким чином, **на сьогоднішній день неможливо однозначно відповісти на запитання про баланс переваг та ризиків від створення й використання ГМД.** Очевидно, що як і з іншими важливими науковими відкриттями (наприклад, ядерною ланцюговою реакцією), завжди існуватиме можливість матеріалізації несприятливих наслідків (ризиків). На даний час важливим завданням для науковців є визначення масштабів цих ризиків та створення інструментів їх зниження.

Оскільки процес створення і випробовування ГМД за кордоном продовжується, він в тій чи іншій мірі торкнеться й України. Тому у наш час важливим завданням є розробка національної політики стосовно використання таких дерев. Для її підготовки необхідно наступне:

- зібрати найповнішу інформацію з проблем створення, випробовування ГМД та їх сучасного стану;
- провести наукову й громадську дискусію з питань можливості допуску ГМД на територію України (для випробування й комерційного використання);
- розгорнути широке вивчення кількісного та якісного рівнів ризиків й переваг використання ГМД;
- розробити національну систему нормативно-правових актів, що регулюють процес створення, випробування, використання і переміщення ГМД.

#### **6.4. Роль генетики у підвищенні продуктивності лісових рослин**

Накопичений досвід у селекції деревних рослин показує, що **генетичне покращення лісових порід неможливе без знання генетико-еволюційних характеристик вихідного матеріалу.** Загальнобіологічні закономірності еволюційного процесу рослин характеризуються такою визначеною схемою. У процесі еволюції природних популяцій і видів мутаційний процес, потік генів між популяціями й рекомбінації алелів створюють мінливість генотипів, а природний добір і дрейф генів сортують цю мінливість. Природний добір проявляється в різноманітних формах. У стабільних популяціях, добре пристосованих до навколишнього середовища, добір елімінує «крайні» відхилення. Ця форма добору, яку називають **стабілізуючою**, найбільш розповсюджена в природі й характерна для популяцій багатьох деревних рослин. **Досить часто стабілізуючий або урівноважений добір сприяє гетерозиготам, у результаті чого створюється збалансований поліморфізм, оснований на перевазі гетерозигот.** Прикладом можуть слугувати деякі популяції *сосни звичайної*.

**Дизруптивний добір сприяє збереженню «крайніх» типів і елімінації проміжних.** Ця форма добору посилює поліморфізм. Прикладом цього можуть слугувати популяції деревних і стелюхових форм високогірних сосен і верб на межі субальпійської та альпійської зон.

**Направляючий або прогресивний добір викликає спрямовану в один бік зміну генетичного складу популяції під час освоєння нових умов.**

Співвідношення описаних видів добору в процесі еволюції та їх взаємодія в різних ситуаціях буде різноманітною. Залежно від цього шляху і сама швидкість еволюції виду буде відрізнятися. Наприклад, у великих панміктичних популяціях ефективність природного добору дуже ефективна, а роль генетичного дрейфу незначна. У цих популяціях еволюція проходить повільно й адаптивно. У малих ізольованих популяціях, де панміксія порушена і природний добір майже не ефективний, панують випадкові мутації. Еволюція в них проходить швидко, але не адаптивно. В таких популяціях у результаті інбридингу й дрейфу генів створюється значний поліморфізм. При порушенні ізоляції потік генів між такими поліморфними популяціями є постачальником матеріалу для виникнення гетерозису й швидкої адаптивної еволюції, оскільки стає можливим поєднання і тісна взаємодія потоку генів, рекомбінацій, відбору й генетичного дрейфу. Все це необхідно знати й використовувати для генетичного поліпшення наших лісів — підвищення їх якості, продуктивності та стійкості. Адже гетерозис — дуже складне біологічне явище, яке не можна обмежувати лише одним поняттям «гетерозиготність» і пов'язувати його з першим поколінням. Практично гетерозис можна одержати не лише під час схрещування чистих ліній, але й при віддаленій гібридизації. На поліплоїдному рівні гетерозис часто зберігається в другому й наступних поколіннях. Подальша інтенсифікація селекційного процесу у лісових рослин щодо досліджень ефектів популяційного, групового та індивідуального гетерозису, а також поліплоїдії пов'язана з необхідністю розширення знань природи гетерозису й поліплоїдії на всіх рівнях організації рослин: молекулярному, тканинному, клітинному, біотипному й популяційному.

На межі видових ареалів в умовах інтрогресії в результаті потоку генів і рекомбінацій виникає значна мінливість. У лісових деревних рослин явище інтрогресивної гібридизації широко відоме для багатьох лісоутворюючих видів (модрин, дубів, ялин, берез та інших).

Гібридні популяції інколи займають великі площі, особливо в антропогенно порушених умовах, де створюються екологічні ніші для розповсюдження гібридних міжвидових рекомбінантів. Такі популяції (особливо у перших поколіннях) часто є дуже швидкозростаючими та якісними, тому їх обов'язково слід використовувати для підвищення продуктивності лісонасаджень. Прикладом цього є гібридні популяції між дубами звичайним і скельним, які часто трапляються в Карпатському регіоні, особливо на Буковині та Закарпатті.

Цінне гібридне насіння можна також одержувати в наших умовах на клонових плантаціях, де сумісно розміщують кілька видів модрин, наприклад, європейську та японську. Наш досвід показав, що лісові культури з гібридного насіння набагато перевищують у рості своїх батьків (на 27–35 % європейську та на 45–52 % японську модрини).

Внутрішньовидова міжпопуляційна гібридизація та гібридизація географічних екотипів останнім часом показала значні перспективи в популяційній селекції сосен, ялин, модрин. У такому разі є можливість одержувати **популяційний гетерозис** і створювати стійкі синтетичні популяції.

**Значну роль в еволюції нових форм відіграло поліплоїдія, яка є найбільш ефективним інструментом досягнення цілеспрямованих форм дуплікації генів.** Сумісна дія гібридизації і поліплоїдії створює абсолютно нові алоплоїдні види, для яких характерне закономірне поєднання таких форм, яких немає в батьків. Завдяки поліплоїдії стає можливим закріплення гетерозису в наступних поколіннях. Віддалена гібридизація поліплоїдів дозволяє виявити видові та родові потенціали генетичної мінливості, що дуже важливо для селекційної оцінки вихідного матеріалу й вибору методів селекції. Виявлена під час схрещувань видів з різним набором хромосом мінливість підпорядковується закону гомологічних рядів М. І. Вавілова. Тому стає можливим прогнозування нових форм гібридів.

Таким чином, різноманітні шляхи еволюції формують різні групи рослин (популяції, види, роди), що відрізняються характером генетико-еволюційних процесів і закономірностями формоутворюючого процесу. У загальній схемі еволюційного процесу лісових деревних рослин є свої особливості. Головне те, що для них усіх характерна повільна адаптивна еволюція у зв'язку з довгим життєвим циклом. **Про напрям еволюційного процесу у конкретній популяції можна міркувати також за мінливістю хромосом.** Незважаючи на те, що існує деяка однорідність морфології хромосом у межах родів, усе-таки є певна різниця між популяціями (та й у межах популяції) у загальній довжині хромосом, розміщенню перетяжок тощо.

Усі лісові деревні рослини — анемофільні або ентомофільні, для них характерне перехресне запилення та володіння відомими системами самонесумісності. Однак здатність до інбридингу в різних видів різноманітна — від самофертильних рослин (*сербська ялина* — *Picea omorica*) до частково самостерильних (види родів *Pinus*, *Picea*, *Abies*). У частково самостерильних видів добре виражена індивідуальна різниця за реакцією на самозапилення. Інбредна депресія також різна у різноманітних видів та біотипів, тому ступінь її прояву залежить і від умов вирощування. Це теж необхідно знати для застосування в селекції і майбутнього покращення наших лісів.

**Аналіз генетико-еволюційних особливостей вихідного матеріалу дозволяє вибрати необхідні шляхи та методи генетичного покращення лісових деревних рослин і проводити селекцію цілеспрямовано.** Для визначення оптимальної селекційної стратегії необхідне послідовне виявлення видових, географічних, популяційних та індивідуальних особливостей і їх зв'язку з визначеною ознакою (на яку направлена селекція) у вихідного матеріалу. На популяційних моделях визначають тип добору, його цінність, характер спадковості визначених ознак, їх вікова та екологічна мінливість, кореляційні зв'язки ознак,

компоненти продуктивності. У великих популяціях, які сформувалися під дією стабілізуючого відбору з явно вираженою взаємодією «генотип — середовище», у видів, швидкість росту яких значно змінюється в онтогенезі (наприклад, *сосна звичайна* — *Pinus silvestris L.*, *ялиця біла* — *Picea abies L.*), індивідуальний відбір генотипів на підвищення продуктивності мало-перспективний. Значний селекційний ефект у цих видів можна одержати завдяки використанню географічної та міжпопуляційної різноманітності.

Для інтенсивних плантаційних насаджень зі скороченим ротаційним циклом ефективність географічної і популяційної селекції може бути підвищена за рахунок селекції клонів та селекції на комбінативну здатність гібридів міжвидової гібридизації з наступним клоновим відбором. Для сосни, модрина, ялиці й дуба ці методи вже достатньо випробувані. Для правильної оцінки результатів селекції й вибору її напрямку необхідна подальша розробка методів генетичного аналізу кількісних ознак.

Класичний кількісний аналіз, що у свою чергу ґрунтується на основах гібридологічного аналізу, здебільшого не застосовують під час вивчення кількісних ознак рослин. Генетичний аналіз кількісних ознак має на увазі в першу чергу аналіз спадкової зумовленості різноманітності, яка спостерігають у популяціях рослин. Із усього арсеналу методів кількісної генетики рослин під час вивчення лісових деревних порід найбільші можливості мають методи розмежування складових загальної мінливості, комбінативної здатності та виявлення ступеня взаємозв'язку різних ознак.

**Серед методів розмежування складових мінливості й визначення спадковості ознак можуть використовуватись традиційні методи дисперсійного й регресивного аналізів.** Особливу зацікавленість викликають методи, що не потребують зміни поколінь (це важливо для деревних лісових видів у зв'язку з довготривалою ротацією). Однак більшість з них не застосовують через низьку вірогідність одержаних результатів.

Оцінка ступеня взаємозв'язку ознак можлива через визначення коефіцієнта кореляції на фенотиповому, генотиповому й паратиповому рівнях, однак зі збільшенням кількості ознак різко зростає число коефіцієнтів. Їх доволі важко аналізувати та піддавати інтерпретації. У таких випадках **значну допомогу можуть надати такі методи багатомірного статистичного аналізу, як факторний аналіз та аналіз головних складових.** Ці методи дозволяють виділити основні фактори, що контролюють визначені ознаки й показують ступінь взаємозв'язку факторів і ознак.

У даний час інтенсивно досліджують основи генетики кількісних ознак із залученням математичних методів. Звичайно ж, ефективність цих методів може бути збільшена під час розкриття природи полігенів, що визначають ці кількісні ознаки рослин. Річ у тому, що **морфологічні особливості вихідного селекційного матеріалу не завжди дозволяють прогнозувати властивості гібридних рослин.** Тому варто оцінити спадковість більш простих складових частин такої

ознаки, як продуктивність рослин. При цьому важливий пошук і фенотипова ідентифікація генетичних систем, що володіють сильним плейотропним (контролювання одним геном кількох ознак) ефектом на формування продуктивності.

Про існування таких, відносно нечисленних, генетичних систем свідчить низка експериментальних даних. Наприклад, доведено, що явищу гібридної сили сприяє порівняно незначний оптимум гетерозиготності. Найбільш переконливим у цьому відношенні є **ефект моногібридного гетерозису**. Відомо також, що незважаючи на відносно незначний внесок багатьох генів у формування ознаки вищого ієрархічного порядку, є моногенні ознаки, що суттєво впливають на габітус окремих біотипів та на продуктивність популяції в цілому. Передбачають, що ці специфічні гени локалізовані в тісно зчеплених блоках полігенів і проявляють свій ефект лише в складі певних генотипів.

**Удосконалення селекційних програм на основі використання принципів генетики кількісних ознак дозволить у подальшому більш ефективно тестувати ознаки продуктивності лісових деревних видів.** Особливо перспективною в цьому плані є розробка програми селекції з оптимізації фотосинтетичних груп ценозів. Про значення цього напрямку частково свідчить доведена кореляція між кількістю листя у міжвидових гібридів тополь та їх загальною продуктивністю. Виявилось, що зі зменшенням величини індексу облиствіння рослин, їх продуктивність підвищується.

Для всіх категорій гетерозису (індивідуального, групового, популяційного) лісовим деревним рослинам властива оптимальна гетерозиготність, яка забезпечує високе пристосування до мінливих умов зовнішнього середовища. Поряд з цим, у підвищенні гомеостатичності рослин важливу роль напевно відіграє оптимізація всіх метаболічних процесів, що, у свою чергу, сприяє ефективності використання ресурсів навколишнього середовища й економії використання енергетичних ресурсів у самій рослині.

Загальновідомо, що гетерогенність або поліморфізм популяцій є стратегією виживання, основою адаптації до мінливих умов середовища. Експериментально **встановлено, що для гібридів з адаптивним гетерозисом гетерогенність структур проявляється на всіх рівнях організації рослин: на організмовому (гетерогенність складових біомаси), тканинному (гетерогенність анатомічних структур), клітинному (структурна гетерогенність хлоропластів), молекулярному (гетерогенність молекулярних форм ферментів).** У зв'язку з цим гетерогенність, очевидно, слід вважати універсальним механізмом адаптації.

Розглянуті вище методи й принципи генетичного аналізу рослин на потенційну продуктивність дозволяють у майбутньому вести селекційний процес більш планомірно й цілеспрямовано. Разом з тим, на основі комплексного вивчення генетичних процесів у лісових деревних рослин на різних рівнях організації їх життєдіяльності, можна запропонувати відповідні програми інтенсифікації їх селекції.