

ЗАХИСТ ЛІСУ

УДК 630.632.938.1

В. А. ДИШКО, Л. О. ТОРОСОВА*

ОСОБЛИВОСТІ РОСТОВИХ ПРОЦЕСІВ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ У НАСАДЖЕННІ, УРАЖЕНОМУ КОРЕНЕВОЮ ГУБКОЮ

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

Досліджено біометричні, дендрохронологічні та біохімічні ознаки сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.), яка в осередках ураження кореневою губкою (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) різниться санітарним станом («стійкі» та «хворі» дерева). Визначено таксаційні показники, ширину пізньої та ранньої деревини у річних кільцях, вміст біохімічних сполук у лубі та смолопродуктивність дерев, що мають різний санітарний стан. Виявлено, що захворювання впливає на активність ростових процесів і накопичення сполук, які пов'язані з адаптивністю та стійкістю до впливу зовнішніх чинників. Чітка диференціація дерев за ступенем стійкості до патогенних чинників виявляється після досягнення ними 20-річного віку. «Стойкі» фенотипи достовірно відрізняються від «хворих» за висотою та співвідношенням пізньої і ранньої деревини у річних кільцях. «Хворі» дерева на початку росту характеризуються суттєво більшими приростами за висотою та діаметром у порівнянні зі «стійкими». Частку пізньої деревини в річних кільцях можна використовувати як маркер для селекційного оцінювання дерев на стійкість до впливу несприятливих чинників.

Ключові слова: коренева губка, осередок ураження, стійкість до кореневої губки, білки, проантоціанідини, катехіни.

Вступ. Ураження сосни та інших хвойних порід грибом *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. спричиняє окоренкову гниль стовбурів, призводить до втрати значного обсягу деревини та зниження захисних властивостей насаджень [1, 6, 12]. Частка уражених дерев у насадженні може сягати 20–60 %, а вихід ділової деревини – знижуватись на 40 % [12]. Від кореневої губки потерпають рослини будь-якого віку [12, 17, 18], але особливо небезпечним це захворювання є для молодняків і середньовікових дерев. Коренева губка діє як дуже жорсткий чинник природного відбору і дає можливість виявити найбільш стійкі генотипи в популяціях. Механізми такої стійкості на сьогоднішній день вивчено недостатньо, а стандартизовані ефективні методи оцінювання стійкості дерев у насадженні майже відсутні. Існуючі методики відбору базуються переважно на зовнішніх морфологічних ознаках дерев (діаметрі, класі росту, формі крони та особливостях галуження гілок, характері будови кори) [16], тому є не завжди ефективними. Окремі автори вважають, що більш інформативними для оцінювання життєздатності дерев в умовах дії несприятливих чинників можуть бути анатомічні [14, 12], біохімічні [5, 21], фізіологічні [6, 19] та біоелектричні [8, 10] ознаки.

Дослідження, проведені низкою авторів [3, 6, 14], свідчать, що виживання окремих дерев в осередках кореневої губки обумовлено їхніми спадковими властивостями. Важливе діагностичне значення приділяють вивченню особливостей формування пізньої і ранньої деревини у річних кільцях [14], накопиченню сполук фенольної природи [5, 14, 17] та виходу живиці [3, 13, 17]. Недоліками у разі використання цих ознак для діагностичних цілей є висока мінливість показників і складна методика їхнього визначення [10]. Крім того, результати досліджень часто є суперечливими.

Одним із шляхів вирішення проблем, пов'язаних із підвищенням стійкості створених насаджень, може бути використання сортового насінного матеріалу, яке забезпечить не лише формування ефективної ринкової інфраструктури в галузі лісового господарства України та прискорений вихід якісної продукції, але й може стати запорукою створення насаджень, стійких до впливу патогенних чинників. Усі раніше рекомендовані для вирощування сорти сосни звичайної відбирали зазвичай за продуктивністю, енергією росту та формою стовбура, при цьому їхню резистентність майже не враховували. Тому питання стійкості цих сортів до шкідників і захворювань залишається відкритим, а вивченню механізмів, які сприяють її формуванню за дії різних несприятливих чинників, необхідно приділяти значно більше

* © В. А. Дишко, Л. О. Торосова, 2016

уваги. Зважаючи на це, пошук маркерних ознак стійкості, які можна було б використовувати під час селекційного відбору у насадженнях, є надзвичайно актуальним.

Метою нашого дослідження було вивчення біометричних і біохімічних властивостей дерев сосни звичайної різних категорій стійкості [4, 10, 17] у насадженні, ураженому кореневою губкою, для виявлення маркерних ознак.

Методика досліджень. У 2015 р. обстежено мішане насадження сосни звичайної V класу віку, створене на староорних землях у ДП «Харківська ЛНДС» (Дергачівське л-во, кв. 166, вид. 1, склад – 8Сз2Бп, вік – 45 р.; $d = 27$ см; $h = 23$ м, бонітет – 1b, ТЛУ – С₂ЛДС, повнота – 0,8, запас – 335 м³/га), у якому виявлено дифузне поширення кореневої губки. Дослідження проводили відповідно до методик, розроблених на основі загальних принципів таксаційних і лісопатологічних обстежень [4, 10, 16]. В осередках всихання у межах прогалин відбирали дерева різного санітарного стану за шкалою, рекомендованою «Санітарними правилами в лісах України» [16], та додатково оцінювали їхній ступінь стійкості до впливу патогенних чинників за шкалою, розробленою І. М. Усцьким [17]: дерева II та III категорій санітарного стану [16] зі всихаючими верхівками, смолотечею по стовбуру та запахом каніфолі [17] вважали «хворими», дерева I і II категорій [16] без явних зовнішніх ознак захворювання умовно вважали «стійкими». Основою для відбору «стійких» дерев були такі візуальні характеристики: санітарний стан, форма крони, висота, ажурність крони (густота охоєння), довжина та забарвлення хвої. Як контроль відібрані дерева I та II категорій, що ростуть на значній відстані від осередків всихання, які умовно вважали «здоровими». Усього відібрано та зрубано 22 модельних дерева: 10 «стійких», 7 «хворих» і 5 «здорових».

Таксаційні показники (висота, діаметр, щорічні прирости за висотою та діаметром) визначали за загальноприйнятими методиками [4]. Для вимірювання щорічного радіального приросту буравом Преслера на висоті 1,3 м зі східної сторони стовбура було відібрано керни. Зразки висушували та вимірювали за допомогою пристрою HENSON з точністю до 0,01 мм. Смолопродуктивність окремих дерев оцінювали до проведення рубки шляхом визначення співвідношення об'єму живиці, виділеної з мікропоранень з південного боку, до площі поперечного перерізу стовбура на висоті 1,3 м [17]. Зразки лубу для біохімічного аналізу відібрано із західного боку стовбура на висоті 1,3 м. Вміст білку (Б) та компонентів фенольної природи – проантоціанідинів (Па) і катехинів (Ка) визначали за загальноприйнятими методиками на спектрофотометрі СФ-200 [2, 20]. Мінливість ознак порівнювали зі шкалою С. А. Мамаєва [9]. Для статистичного аналізу використано середні значення досліджених ознак та їхні похибки та коефіцієнти варіації показників. Достовірність відмінностей визначали за критерієм Стьюдента.

Результати та обговорення. Обстежене насадження характеризується дифузним поширенням кореневої губки, сухостій розміщений поодинокі і куртинами. У «хворих» дерев всихають крони, переважно у верхівковій частині, та окремі дерева мають нетипове для сосни галузження гілок, яке більше нагадує симподіальне («хворі» № 6, № 7). Крім того, у них зафіксовано смолотечу по стовбуру і характерний запах каніфолі. Дерев, які в осередках поширення хвороби залишаються зовні здоровими, характеризуються вищими категоріями санітарного стану. За якістю стовбурів всі відібрані дерева належать переважно до 2 селекційної категорії, мають практично однаковий коефіцієнт збіжистості стовбурів ($K_z = 0,7$), за винятком фенотипів із максимальним діаметром ($K_{z_{№1}} = 0,4$, $K_{z_{№3}} = 0,6$). Ступінь очищення від гілок «стійких» дерев є вищим, ніж «хворих» (57–67 % і 43–66 % відповідно), на контролі – 67–73 %. «Стойкі» дерева характеризуються меншими висотами, ніж «хворі» та «здорові» (рис. 1). За висотою зафіксовані достовірні відмінності між групами ($p \leq 0,05$). Середня висота у групі «стійких» дерев є меншою, ніж у «хворих» та «здорових» ($h_{\text{сер хв}} = 25,3$ м; $h_{\text{сер ст}} = 24,5$ м; $h_{\text{сер зд}} = 27,0$ м) на 3 і 6 %, відповідно. Діаметри всіх дерев різняться на 1,5–3 %, але статистично достовірність різниць не підтверджено. Виняток становлять кілька дерев у групі «стійких» із суттєво вищими показниками ($d_{№1} = 48$ см,

$d_{№3} = 46$ см), що, найімовірніше, є наслідком індивідуальних спадкових властивостей. Найбільші значення діаметрів суттєво вплинули на середній діаметр по групі ($d_{\text{сер зд}} = 26,8$ см; $d_{\text{сер ст}} = 31,3$ см; $d_{\text{сер хв}} = 26,4$ см).

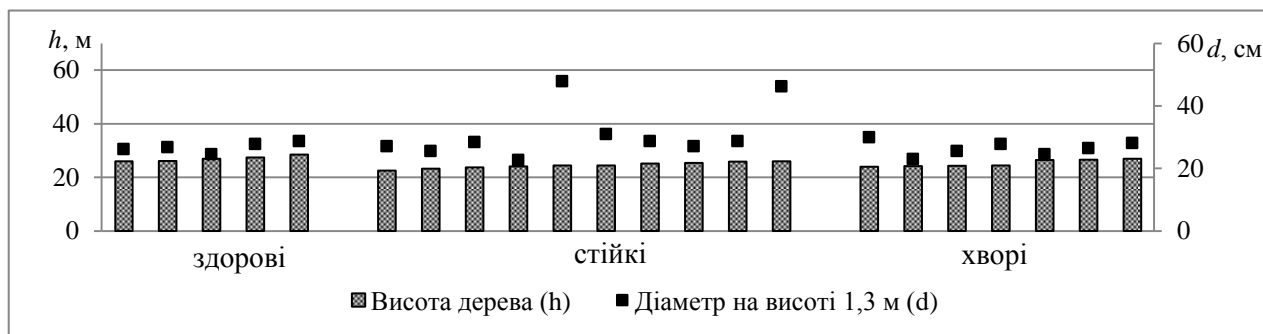


Рис. 1 – Таксаційні показники в групах дерев з різною стійкістю до кореневої губки у ДП «Харківська ЛНДС»

За даними польових досліджень визначено щорічні прирости дерев за висотою та діаметром (Z_h , м; Z_d , см) і проаналізовано їхню динаміку протягом онтогенезу з урахуванням кліматичних чинників (рис. 2, 3). Аналіз динаміки приросту за висотою свідчить, що у перші роки росту (орієнтовно до 1995 р.) чіткої диференціації дерев за швидкістю росту у насадженні не виявлялося, мінливість показників була підвищеною, а діапазони варіювання – подібними ($Z_{h \text{зд}} = 43,0 \div 89,0$ см, $C_v = 21$ %; $Z_{h \text{ст}} = 35,0 \div 88,0$ см, $C_v = 24$ %; $Z_{h \text{хв}} = 37,0 \div 96,0$ см, $C_v = 22$ %). Максимальні прирости за висотою найчастіше мали у фенотипи, які на момент досліджень виявились «хворими» ($Z_{h \text{хв}} = 66,0 \pm 2,8$ см), а приріст дерев підвищеної резистентності наближувався до середніх ($Z_{h \text{ст}} = 63,0 \pm 2,9$ см). Водночас у посушливі роки (1969, 1985, 1987, 1988, 1990) показники приростів «стійких» дерев були найбільшими.

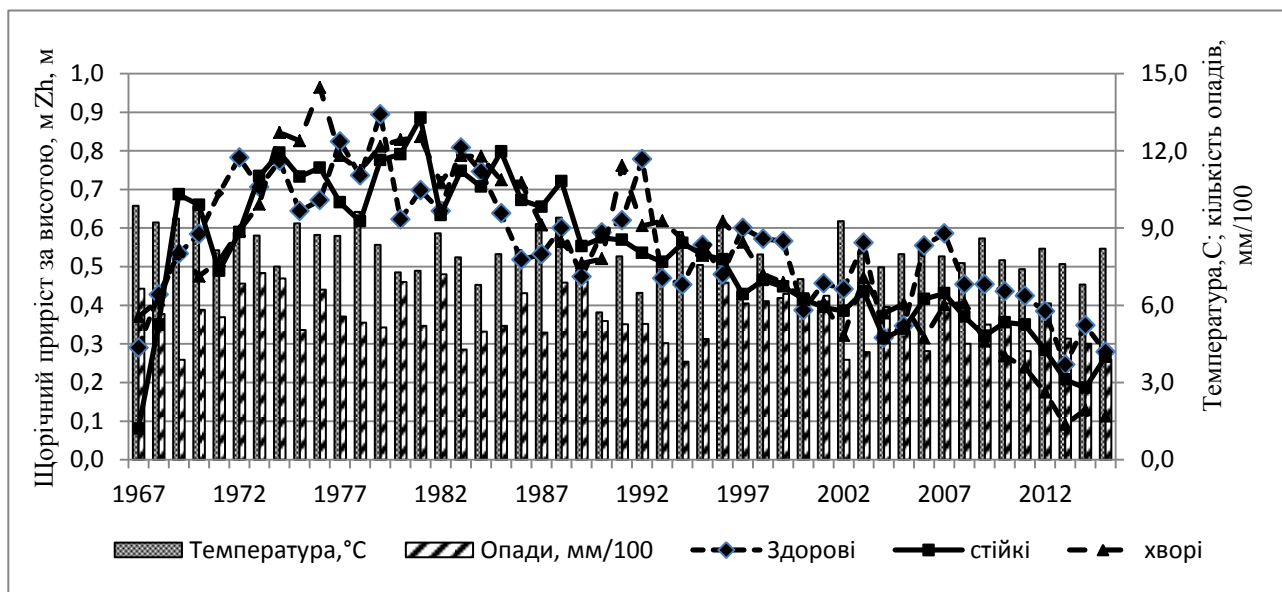


Рис. 2 – Динаміка погодних умов (за даними Зміївської метеостанції) та приросту за висотою дерев із різним ступенем стійкості у насадженні ДП «Харківська ЛНДС», ураженому кореневою губкою

Початок диференціації за висотою відбувався після 1995 р., коли дерева досягали 20-річного віку (перехід у стадію жердняка), і між ними загострювалася конкуренція, ростові процеси ставали потужнішими, а захисні властивості, ймовірно, знижувалися [12, 17]. З 2000 р. (III клас росту) простежується чіткий розподіл дерев на групи за показниками приросту у висоту. Найбільш суттєві зменшення щорічного приросту виявились у «стійких» і

«хворих» дерев, які росли в осередках всихання ($Z_{h\text{зд}} = 42,0 \pm 2,4$ см, $Z_{h\text{ст}} = 34,0 \pm 1,9$ см, $Z_{h\text{хв}} = 30,0 \pm 3,0$ см), що свідчить про вплив зовнішніх чинників, одним з яких є хвороба.

Аналіз динаміки щорічного радіального приросту Z_d досліджених дерев за період з 1965 по 2015 рр. (рис 3) свідчить про відмінності росту дерев з різною стійкістю протягом усього періоду росту в осередках усихання та на контролі.

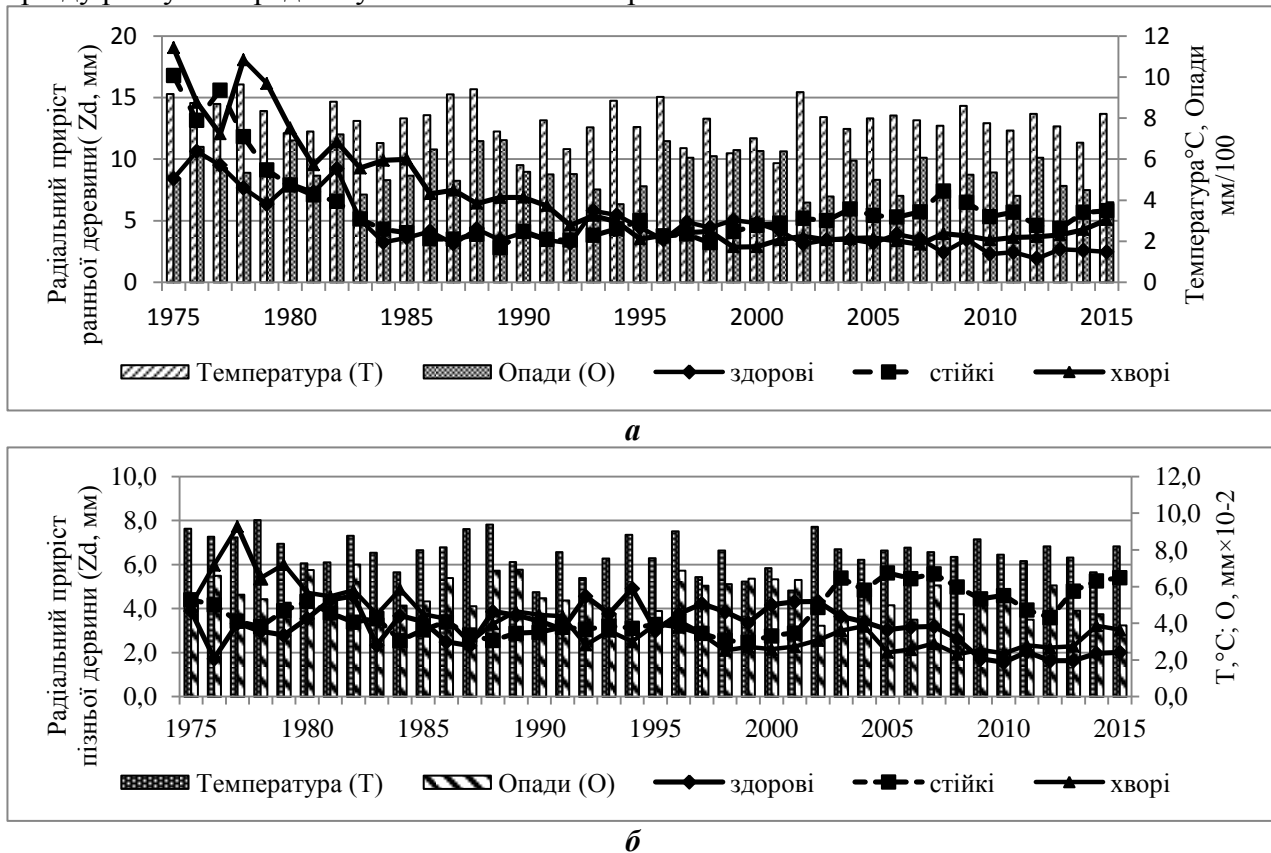


Рис. 3 – Динаміка погодних умов (за даними Зміївської метеостанції) та радіального приросту дерев із різним ступенем стійкості у насадженні ДП «Харківська ЛНДС», ураженому кореневою губкою (а – рання деревина, б – пізня деревина)

До 1995 р «хворі» дерева характеризувалися максимальними радіальними приростами пізньої і ранньої деревини у річних кільцях, а «стійкі» – середніми, подібними до приростів дерев у здоровому насадженні. Диференціація на групи за радіальним приростом починає простежуватися раніше, ніж за висотою. Незважаючи на однакові кліматичні умови, темпи росту дерев у групах не завжди змінюються синхронно, екстремуми приростів дерев не завжди збігаються з піками кривих температури і опадів. Причиною цього міг бути вплив хвороби або спадкові властивості.

Кореляційним аналізом намагалися встановити ступінь зв'язку між показниками приростів і кліматичними умовами (табл. 1). Розраховані коефіцієнти кореляції виявилися невисокими та недостовірними.

Кореляції, розраховані для «стійких» і «хворих» дерев, є дещо іншими (див. табл. 1), що, найімовірніше, свідчить про відмінності фізіологічних і біохімічних процесів, які в них відбуваються. Отримані результати певною мірою підтверджують особливу значущість пізньої деревини у забезпеченні стійкості, але потребують детальнішого аналізу. Весь час росту дерев у насадженні (1975–2015 рр.) був розподілений на три періоди: I – 1975–1995 рр.; II – 1995–2000 рр.; III – після 2000 р. (табл. 2).

Таблиця 1

Коефіцієнти кореляції між ростовими характеристиками дерев із різним ступенем стійкості та кліматичними чинниками

Категорія дерев	Приріст за висотою Z_h		Приріст ранньої деревини Z_{d_p}		Приріст пізньої деревини Z_{d_p}	
	Температура, °С	Кількість опадів, мм/100	Температура, °С	Кількість опадів, мм/100	Температура, °С	Кількість опадів, мм/100
«Здорові»	0,029	0,198	0,274	0,325	-0,119	0,198
«Стійкі»	0,119	0,207	0,392	-0,008	0,140	-0,389
«Хворі»	0,116	0,301	0,387	0,137	0,247	0,207

На початку росту (І період) радіальний приріст «хворих» дерев ($Z_{d_{хв}} = 14,1 \pm 0,61$ мм) був суттєво вищим, ніж «стійких» і на контролі ($Z_{d_{зд}} = 10,0 \pm 0,38$ мм, $Z_{d_{ст}} = 9,3 \pm 0,62$ мм відповідно), переважно за рахунок великої частки ранньої деревини у річних кільцях (71 %). У цей період варіація показників у групах підвищеного ризику характеризується коефіцієнтами високих рівнів мінливості.

Таблиця 2

Особливості варіювання показників пізньої та ранньої деревини у річних кільцях дерев із різним ступенем стійкості протягом періоду росту з 1995 до 2015 рр.

Періоди росту	«Здорові»		«Стійкі»		«Хворі»	
	Пізня деревина	Рання деревина	Пізня деревина	Рання деревина	Пізня деревина	Рання деревина
І період	$3,4 \pm 0,18$ 24,1	$5,9 \pm 0,54$ 41,73	$3,3 \pm 0,12$ 15,9	$6,7 \pm 0,97$ 64,4	$4,2 \pm 0,29$ 32,0	$9,9 \pm 0,97$ 43,5
ІІ період	$3,7 \pm 0,19$ 12,8	$4,5 \pm 0,23$ 12,5	$2,9 \pm 0,16$ 13,2	$4,1 \pm 0,26$ 15,5	$2,6 \pm 0,22$ 20,1	$3,5 \pm 0,23$ 15,8
ІІІ період	$2,7 \pm 0,25$ 36,1	$3,0 \pm 0,17$ 21,7	$4,7 \pm 0,21$ 17,0	$5,5 \pm 0,19$ 13,6	$2,5 \pm 0,12$ 18,4	$3,7 \pm 0,12$ 12,4

Примітка. У чисельнику – середні значення показників та їхні похибки $X_{сер} \pm m$, у знаменнику – коефіцієнт варіації C_v , %.

Протягом наступних 10 років (ІІ період) у фенотипів, які розташовані в осередках всихання, відзначено суттєве зниження ширини річних кілець, а також суттєве зменшення мінливості показників. На контролі приріст дещо збільшився. Після 2000 р (ІІІ період) ширина річних кілець «хворих» дерев зменшилася (на 10 %), тоді як «стійких» – зросла (на 30 %). На контролі показники приросту пізньої і ранньої деревини зменшилися на 35 %, вони характеризуються найбільшою мінливістю. Причинами зміни радіальних приростів у групах переважно були вік насаджень, стадія їхнього розвитку та густина. Важливим чинником впливу при цьому була площа живлення. Збільшення приростів «стійких» дерев, найімовірніше, пов'язане зі збільшенням площі живлення внаслідок всихання сусідніх дерев та спадковими властивостями анатомічної будови провідних тканин пізньої деревини, а зниження приростів «хворих» дерев – з порушенням метаболізму і водного балансу внаслідок дереворуйнівних процесів [12, 17]. Аналіз радіального приросту за відносними показниками (рис. 4) свідчить, що у дерев із підвищеною резистентністю частка пізньої деревини є більшою, ніж у «хворих». Отримані нами дані співпадають з висновками інших авторів [14, 17] і свідчать про можливість використання цієї ознаки для діагностики на ранніх стадіях ураження кореневою губкою (до 20 річного віку).

Смолопродуктивність, на думку багатьох авторів [2, 10], суттєво залежить від впливу різних чинників і характеризується високою мінливістю, проте її вплив на формування механізмів стійкості остаточно не доведений. Смолопродуктивність залежить від тургору клітин, який забезпечується водопостачанням [13], тому її зниження у дерев, уражених хворобою, може свідчити про часткове порушення водного балансу внаслідок гниття деревини [17]. Проведений нами вибірковий аналіз дерев різних категорій санітарного стану

вказує, що «стійкі» дерева продукують більшу кількість живиці, ніж «хворі» (рис. 5). При цьому кількість живиці, виділеної з мікропоранень, тісно корелює з діаметром дерев ($r = 0,792$). У «хворих» дерев зафіксовано низьку смолопродуктивність – виділення живиці з мікропоранень практично відсутнє.

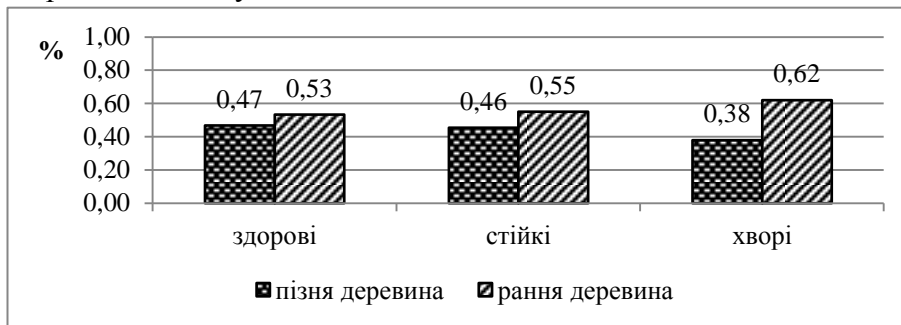


Рис. 4 – Співвідношення ширини пізньої та ранньої деревини у річних кільцях сосни звичайної з різним ступенем стійкості до кореневої губки та на контролі

Водночас окремі досліджені «стійкі» дерева продукували невелику кількість живиці, що ставить під сумнів використання цієї ознаки як самостійного показника для визначення резистентності. На жаль, кількість обстежених нами дерев не є достатньою для статистичного аналізу, і потрібні додаткові дослідження.

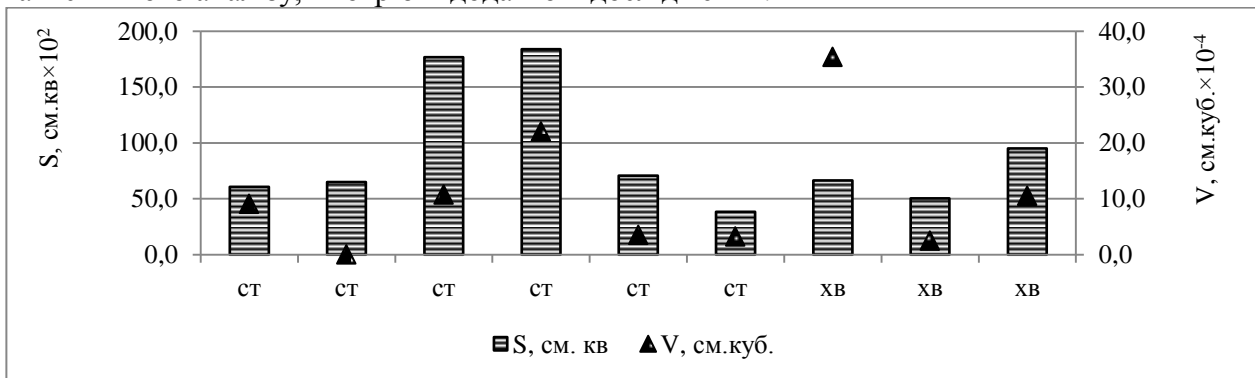


Рис. 5 – Особливості смолопродуктивності дерев, які різняться діаметрами та стійкістю до кореневої губки (ст – «стійкі», хв – «хворі»)

Під час вивчення природи стійкості рослин до різного роду стресів значну увагу приділяють вмісту білків (Б), синтез яких є однією з найважливіших внутрішніх умов росту, та сполукам вторинного походження фенольної природи, значна частина яких постає в ролі захисних [15]. Ми вивчали проантоціанідіни (Па) та катехіни (Ка), які запобігають проникненню інфекції в клітини та пригнічують розвиток хвороби [5, 15]. Біохімічний аналіз дав змогу виявити відмінності у накопиченні Б та сполук вторинного метаболізму (Па та Ка) у дерев, які знаходяться в осередку поширення хвороби і на контролі (табл. 3).

Таблиця 3

Особливості накопичення біохімічних сполук та їхня мінливість у групах фенотипів із різним ступенем стійкості

Ознака	«Здорові»			«Стойкі»			«Хворі»		
	Б	Па	Ка	Б	Па	Ка	Б	Па	Ка
Вміст сполук*	9,0 ± 0,53	7,3 ± 0,55	2,2 ± 0,11	8,8 ± 0,36	8,3 ± 0,46	2,2 ± 0,25	9,1 ± 0,45	7,2 ± 0,30	1,7 ± 0,11
C _v , %	7,6	16,7	10,6	6,3	17,7	35,1	4,4	10,4	16,0

*Вміст Б – мг/г; Па та Ка – ×10⁻¹ мг/г.

Розраховані для всіх груп середні значення свідчать, що інтенсивність накопичення Б у лубі «хворих» дерев є більшою ($B_{сер} = 9,1 \pm 0,45$ мг/г), ніж у «стійких» ($B_{сер} = 8,8 \pm 0,36$ мг/г) і

«здорових» ($B_{\text{ср}} = 9,0 \pm 0,53$ мг/г), тоді як синтез сполук групи Па і Ка у цих дерев є пригніченим (табл. 3). Максимальний вміст Б зафіксовано у фенотипів, визначених нами як «стійкі» ($Pa = (8,3 \pm 0,46) \cdot 10^{-1}$ мг/г; $Ka = (2,2 \pm 0,25) \cdot 10^{-1}$ мг/г). Аналіз отриманих результатів виявив, що у лубі «стійких» і «хворих» дерев інтенсивність накопичення сполук фенольної природи, які сприяють резистентності, є вищою, що може бути зумовлено спадковістю [15].

Біохімічні профілі у групах виявилися подібними (рис. 6). Інтенсивність накопичення сполук первинного та вторинного метаболізму варіює в межах невеликого діапазону близьких значень, що є свідченням спільної спадковості. Найбільші відмінності і варіювання виявлені у групі «стійких» дерев. Мінливість вмісту Б у групах є невисокою і характеризується низьким рівнем за шкалою С. А. Мамаєва [9], що співпадає з даними наших попередніх досліджень, проведених у цьому ж насадженні [5]. Показники, що характеризують вміст сполук фенольної природи, варіюють суттєвіше, що може бути свідченням різної, генетично зумовленої, норми реакції, яка і є причиною відмінностей у резистентності. Найбільша мінливість зафіксована стосовно вмісту Ка у групі фенотипів, визначених нами як «стійкі».

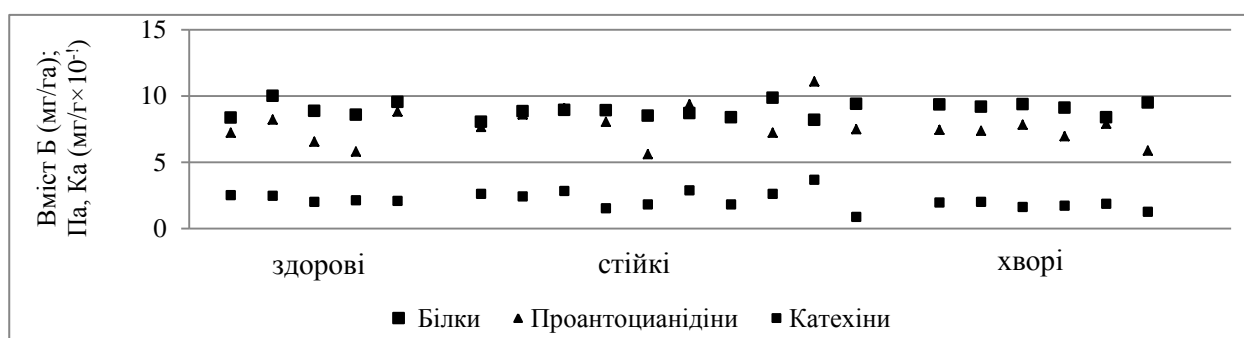


Рис. 6 – Особливості вмісту сполук первинного та вторинного синтезу у лубі дерев різних категорій стійкості

Зв'язок вмісту біохімічних сполук і ростових характеристик дерев у групах різняться (табл. 4). У «здорових» дерев зафіксована слабка позитивна кореляція вмісту сполук із діаметром; із висотою тіснота зв'язку не є суттєвою.

Таблиця 4

Особливості кореляції вмісту біохімічних сполук з ростовими характеристиками дерев, що мають різний санітарний стан

Ознака	«Здорові»			«Стойкі»			«Хворі»		
	h, м	d, см	Вміст Б	h, м	d, см	Вміст Б	h, м	d, см	Вміст Б
Вміст Б	0,13	0,31	–	0,37	0,09	–	-0,31	0,18	–
Вміст Па+Ка	0,05	0,38	0,72	0,06	-0,56	-0,33	-0,53	-0,32	-0,53

У групах дерев з осередку всихання зафіксовано різноспрямовані кореляції між таксаційними показниками та вмістом біохімічних сполук. При цьому вміст фенольних сполук суттєвіше впливає на таксаційні показники, ніж вміст білку. У «хворих» дерев визначено переважно зворотний зв'язок з обома ростовими характеристиками. Для «стійких» дерев виявлено позитивну залежність вмісту Б від висоти ($r = 0,367$) і негативну – сполук фенольної природи від діаметра ($r = -0,558$). Зазначимо, що у дерев із осередків всихання сполуки фенольної природи негативно впливають на ростові характеристики. Зв'язок між вмістом первинних і вторинних метаболітів на контролі та у хворих дерев характеризується протилежними за знаком коефіцієнтами кореляції ($r = 0,717$; $r = -0,531$, відповідно), у «стійких» дерев – зв'язок слабкий і від'ємний ($r = -0,332$).

Висновки. Створення насаджень підвищеної стійкості до впливу патогенних чинників на сьогоднішній день є надзвичайно важливим завданням. Одним зі шляхів його вирішення може стати використання сортового матеріалу. Тому розроблення ефективної методики оцінювання ступеня стійкості дерев у насадженнях для її подальшого використання у

селекційному процесі є актуальним.

Проаналізовано морфологічні, дендрохронологічні та біохімічні особливості дерев різного санітарного стану у насадженні, ураженому кореневою губкою («стійкі», «хворі») та на контролі (за межами осередків всихання). Кореляційним аналізом встановлено, що «стійкі» та «хворі» дерева є більш чутливими до зміни кліматичних чинників, ніж контрольні. Фенотипи, визначені нами як «стійкі», характеризуються сповільненою ростовою активністю, більшою часткою пізньої деревини у річних кільцях, підвищеною смолопродуктивністю та більшим накопиченням сполук фенольної природи (Па, Ка), які сприяють резистентності. Чітких відмінностей між діапазонами варіювання біохімічних показників «хворих» і «стійких» дерев не виявлено, проте середній вміст фенольних сполук у групі дерев з підвищеною стійкістю до хвороби виявився достовірно вищим. Найбільші прирости за висотою та діаметром у ранньому віці (I та II класи росту) зафіксовані у дерев, які на момент дослідження виявилися «хворими». Ступінь мінливості майже всіх досліджених ознак «стійких» дерев є вищою, ніж «хворих» і на контролі.

Загальний аналіз досліджених ознак та їхньої мінливості свідчить, що для діагностики резистентності дерев до патогенних чинників найбільш ефективним є використання дендрохронологічних характеристик.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Білоус М. М. Еколого-лісівничі особливості відтворення лісових насаджень на староорних землях Чернігівського Полісся: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук: спец. 06.03.01 «Лісові культури та фітомеліорація» / М. М. Білоус. – К., 2009. – 19 с.
2. Бузун Г. А. Определение белка в растениях с помощью амидо-черного / Г. А. Бузун, К. М. Джемухадзе, Л. Ф. Милешко // Физиология растений. – 1982. – Т. 29, № 1. – С. 198–204.
3. Высоцкий А. А. Устойчивость сосны обыкновенной к корневой губке в связи со смолопродуктивностью деревьев и содержанием монотерпенов в живице / А. А. Высоцкий, С. В. Золотарева, Ю. А. Нечаев // Генетика и селекция – на службе лесу: Матер. междунар. науч.-практ. конф. (Воронеж, 28–29 июня, 1996). – Воронеж, 1997. – С. 128–134.
4. Гром М. М. Лісова таксація / М. М. Гром. – 2-е вид., випр. і доп. – Львів: РВВ НЛТУ України, 2007. – 416 с.
5. Дишко В. А. Особливості біохімічних процесів насадження сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.), ураженого кореневою губкою / В. А. Дишко, І. М. Усцький // Биоразнообразие и устойчивое развитие: материалы докладов III Междунар. конф. (Симферополь, 15–19 сентября 2014 г.). – Симферополь, 2014. – С. 118–119.
6. Карасев В. Н. Эколого-физиологическая диагностика жизнеспособности хвойных пород: монография / В. Н. Карасев, М. А. Карасева. – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технолог. ун-т, 2013. – 216 с.
7. Кузнецов И. В. Экологические особенности корневой губки в насаждениях сосны обыкновенной Среднего Подонья: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / И. В. Кузнецов. – Воронеж, 2005. – 253 с.
8. Лебедев А. В. Электроиндикация состояния деревьев ели в очагах корневой губки / А. В. Лебедев // Лесн. журн. – 1987. – № 6. – С. 29–33.
9. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале) / С. А. Мамаев. – М.: Наука, 1972. – С. 284 с.
10. Маторкин А. А. Совершенствование методов отбора деревьев хвойных пород при формировании насаждений: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. с.-х. наук: спец. 06.03.03 «Лесоведение и лесоводство» / А. А. Маторкин. – Йошкар-Ола, 2009. – 23 с.
11. Методические указания по экспедиционному лесопатологическому обследованию лесов СССР / Государственный комитет по лесному хозяйству; Московское специализированное лесоустроительное предприятие «Леспроект». – М., 1988. – 154 с.
12. Негруцкий С. Ф. Корневая губка / С. Ф. Негруцкий. – 2-е изд. – М., 1986. – 179 с.
13. Осадчук Л. С. Смолопродуктивність екотипів сосни звичайної в Україні / Л. С. Осадчук // Науковий вісник НЛТУ України: зб. наук.-техн. праць. – 2013. – Вип. 23.4. – С. 24–29.
14. Поплавская Л. Ф. Селекционная характеристика деревьев сосны обыкновенной различной устойчивости к корневой губке / Л. Ф. Поплавская, С. В. Ребко // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития: материалы междунар. научно-практ. конф. (Гомель, 9–11 октября 2013 г.). – Гомель, 2013. – С. 310–314.
15. Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н. Е. Судачкова. – Новосибирск: Наука, 1977. – 230 с.

16. Санітарні правила в лісах України : Затв. Постановою Кабінету Міністрів України № 555 від 27.07.1995. – К., 1995. – 20 с.

17. Усцкий И. М. Особенности формирования очагов корневой губки и влияние лесохозяйственных мероприятий на устойчивые насаждения сосны : дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.03 / И. М. Усцкий. – Х., 1988. – 348 с.

18. Федоров В. Н. Заражение сосны корневыми гнилями в раннем возрасте / В. Н. Федоров, Ю. Л. Смоляк // Защита хвойных насаждений от вредителей и болезней : тезисы докл. Всесоюз. совещ. – Каунас: ЛНИИЛХа, 1978. – С. 238–241.

19. Шеверножук Р. Г. Функциональная диагностика адаптивных свойств растений и перспективы ее использования в лесной селекции : автореф. дис. на соиск. учен. степени д-ра с.-х. наук // Р. Г. Шеверножук. – Брянск, 1997. – 35 с.

20. Julkunen-Tiitto R. Phenolic constituents in leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics / R. Julkunen-Tiitto // J. Agric. Food Chem. – 1985. – Vol. 33 (2). – P. 213–217. – DOI: 10.1021/jf00062a013.

21. XIII Conference “Root and Butt Rot of Forest Trees” IUFRO Working Party 7.02.01 (September 4th – 10th 2011). Palazzo Sass Maor, Italy / Edited by P. Capretti, C. Comparini, M. Garbelotto et al. – Firenze : Firenze University Press, 2013 – 271 p.

Dyshko V. A., Torosova L. O.

FEATURES OF GROWTH PROCESSES OF SCOTS PINE IN PLANTATION AFFECTED BY ANNOSUM ROOT ROT

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

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees affected by annosum root rot (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) and having different sanitary condition (“disease-resistant” and “sick” trees) were investigated in a view of biometrical, dendrochronological and biochemical characteristics. Forest inventory parameters, the thickness of the late and early woods in annual rings, the content of biochemical compounds and resin productivity in phloem of the trees with different health status were defined. It was founded, that the disease affects the activity of growth processes and the accumulation of compounds is related to adaptability and external factors resistance. The well-defined differentiation of the trees by the degree of pathogenic factors resistance is observed beyond 20 years old. “Disease-resistant” phenotypes are definitely different from the “sick” one by the heights and the ratio of early and late wood in annual rings. “Sick” trees are characterized by significantly higher increments in heights and diameters in early growth compared to the “stable” ones. The percentage of latewood in the annual rings can be used as a selection marker for the trees evaluation for resistance to adverse factors.

Key words: annosum root rot, focus of disease, annosum root rot resistance, proteins, proanthocyanidines, catechines.

Дышко В. А., Торосова Л. А.

ОСОБЕННОСТИ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В НАСАЖДЕНИИ, ПОРАЖЕННОМ КОРНЕВОЙ ГУБКЕЙ

Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. М. Высоцкого

Исследованы биометрические, дендрохронологические и биохимические особенности сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), отличающейся в очагах поражения корневой губкой (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) санитарным состоянием («устойчивые» и «больные» деревья). Определены таксационные показатели, ширина поздней и ранней древесины в годовых кольцах, содержание биохимических соединений в лубе и смолопродуктивность деревьев, имеющих различное санитарное состояние. Выявлено, что заболевание влияет на активность ростовых процессов и содержание соединений, которые связаны с адаптивностью и устойчивостью к воздействию внешних факторов. Четкая дифференциация деревьев по степени устойчивости к патогенным факторам наблюдается после достижения ними 20-летнего возраста. «Устойчивые» фенотипы достоверно отличаются от «больных» по высоте и соотношению поздней и ранней древесины в годовых кольцах. «Больные» деревья в начале роста характеризуются существенно большими, чем «устойчивые», приростами высоты и диаметра. Процент поздней древесины в годовых кольцах может использоваться в качестве маркера для селекционной оценки деревьев на устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов.

Ключевые слова: корневая губка, очаг поражения, устойчивость к корневой губке, белки, проантоцианидины, катехины.

E-mail: valya_dishko@ukr.net

Одержано редколегією 05.05.2016