

УДК 630*165;630*182.3;575.126

ДИСКУССИОННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЛЕСНОЙ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

© 2019 г. Л. И. Милютин^а, *, Т. Н. Новикова^а

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, 50/28, Красноярск, 630036 Россия

*E-mail: milyutin@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 20.09.2017 г.

После доработки 11.07.2018 г.

Принята к публикации 05.06.2019 г.

Целью работы является анализ дискуссионных проблем в современной лесной генетике и селекции. Рассматриваются вопросы взаимоотношений отбора лучших генотипов и популяций с одной стороны и сохранения уровня полиморфизма популяций, с другой. Анализируются и подвергаются сомнению выводы о доле внутривидовой и межвидовой изменчивости (географической) изменчивости в общей генетической изменчивости древесных растений. Обсуждается вопрос о внутривидовых таксонах, выделяемых в результате анализа географической изменчивости, в частности о генетической идентификации климатических экотипов (климатипов). Рассматривается проблема разработки лесосеменного районирования древесных растений на генетической основе.

Ключевые слова: отбор на продуктивность и сохранение биоразнообразия, противоречия в результате анализа внутривидовой и межвидовой изменчивости.

DOI: 10.1134/S0024114819060068

Успехи в развитии отечественной лесной генетики и селекции общеизвестны и несомненны, но развитие любой науки почти всегда порождает новые проблемы, требующие своего рассмотрения и решения. Анализу некоторых из этих проблем и посвящена данная работа.

Как известно, внедрение методов лесной генетики и селекции является одним из важнейших факторов повышения продуктивности лесов. В литературе указывается, что правильный отбор экотипов для лесовыращивания дает среднее повышение продуктивности до 20–30 и даже до 30–70% (Патлай, Пирагс, 1982). В то же время, как уже отмечалось ранее (Милютин, 2014), трудно объяснить генетическую основу такого повышения продуктивности, так как, по мнению ряда генетиков (Драгавцев, 2012), гены продуктивности или не обнаружены, или вообще отсутствуют. Можно, конечно, абсолютно обоснованно утверждать, что основным фактором повышения продуктивности является отбор лучших генотипов и популяций, однако методы и критерии отбора остаются дискуссионными. Особенно наглядно разные подходы к методам отбора проявляются при анализе географических культур лесных пород. Как правило, в географических культурах отбор ведется на лучшие показатели высоты и диаметра деревьев, т.е. на их стволовую продуктивность. Однако, во-первых, любой вид отбора снижает уровень полиморфизма выращиваемых лесных насаждений. Во-вторых, нельзя безогово-

рочно признать правомерность утверждений о том, что наиболее ценными оказываются самые продуктивные климатические экотипы (климатипы), независимо от их географического происхождения. Это утверждение не бесспорно, потому что отсутствуют материалы, доказывающие прямую связь продуктивности популяций со стабильностью и устойчивостью их генетических структур. Более того, известно, что лучше всего адаптированы к условиям среды особи со средними значениями признака (в том числе и быстроты роста), по определению Ю.П. Алтухова (2003), оптимальные “средние” фенотипы.

Конечно, говоря о снижении полиморфизма в результате отбора, следует учитывать, что в популяциях древесных растений в связи с длительным онтогенезом деревьев и их более или менее поздним вступлением в репродуктивный период стабилизирующий отбор (как и другие типы отбора) проходит в замедленном темпе, и смена поколений деревьев происходит неизмеримо реже, чем, например, у избранного объекта генетических исследований – дрозофилы.

Вопрос о снижении уровня генетического полиморфизма популяций древесных растений, обусловленном отбором на продуктивность, всегда привлекал внимание лесных генетиков и селекционеров. Еще на заре плюсовой селекции предлагалось даже при создании лесосеменных плантаций для сохранения полиморфизма чередовать ряды с потомствами плюсовых деревьев и

ряды обычных саженцев (Righter, 1946), однако эти и другие подобные идеи не вошли в практику лесной селекции. Снижение уровня генетической изменчивости на лесосеменных плантациях по сравнению с природными популяциями экспериментально доказано З.Х. Шигаповым (1993, 1995). Следует также отметить, что уровень наследования показателей роста лучших плюсовых деревьев оказался крайне низким. Например, превышения высот плюсовых деревьев над обычными особями в 9 регионах России менялись для сосны обыкновенной от -13 до $+7\%$, а для ели финской – от 0 до $+5\%$. Доля деревьев, превышающих контроль у сосны составила от 3 до 34% , у ели – от 4 до 22% (Рогозин, 2015). Такие показатели вполне объяснимы, учитывая панмиксию в популяциях лесных древесных растений, а также различную интенсивность темпов роста деревьев в разные периоды их онтогенеза.

Определенные разногласия между генетиками и селекционерами наблюдаются при анализе географической изменчивости древесных растений. Как мы уже отмечали ранее (Милютин, 2014), в генетических исследованиях доля географической изменчивости составляет, как правило, несколько процентов от общей изменчивости, а преобладающую долю (90% и более) составляет изменчивость внутривидовая. Однако такого соотношения не может быть по целому ряду причин. Не может, например, внутривидовая изменчивость превышать межпопуляционную (географическую) у сибирской лиственницы, занимающей ареал на территории от Норильска до Тувы и Казахстана и от Западной Сибири до Забайкалья и Монголии. Подобные примеры можно привести и для большинства других лесобразующих видов древесных растений. Высказано предположение о причинах такого парадоксального феномена, не соответствующего реальному соотношению этих форм изменчивости. Основная причина, по нашему мнению, заключается в том, что географические различия популяций древесных растений в основном проявляются в параметрах роста, сроках прохождения фенологических фаз и других особенностях, которые обычно контролируются не отдельными генами, а полигенными системами, не выявляемыми при анализе генетического полиморфизма. А внутривидовый полиморфизм (т.е. генотипическая структура популяции) в значительной степени обусловлен различиями отдельных генотипов по качественным альтернативным признакам, которые контролируются отдельными генами и хорошо проявляются при анализе генетического полиморфизма.

Основные лесобразующие виды древесных растений России занимают обширные ареалы и поэтому дифференцируются в пределах своего распространения на более мелкие внутривидовые

географические формы. Это в свою очередь обуславливает специфику заготовок и перемещения лесных семян, а также других практических вопросов селекции и лесных культур. В какой-то степени географическая изменчивость отражена в схемах лесосеменного районирования, однако, указанные схемы не имеют достаточно глубокого генетического обоснования. Даже широко используемое в лесу выделение подвидов сосны обыкновенной (Сукачев, 1934; Правдин, 1964) не подтверждается в некоторых исследованиях (Санников, Петрова, 2003; Зацепина и др., 2016).

При изучении географической изменчивости древесных растений возникает проблема использования внутривидовых таксонов как структурных элементов этой изменчивости. В нашей стране в качестве таких элементов наиболее часто используются так называемые климатипы. Климатип (климатический экотип) – это географическая популяция лесных древесных растений, отличающаяся специфическими климатическими условиями произрастания. Термин “климатип”, который предложил шведский ботаник Turesson (1922), редко используется в зарубежной лесоводственной практике, однако в нашей стране получил широкое распространение. В то же время использование климатипов в качестве внутривидовых таксонов для изучения географической изменчивости вызывает много вопросов. Во-первых, климатип не входит в систему Международной ботанической номенклатуры, что явилось основанием для критики его применения со стороны систематиков (Бобров, 1978 и др.). Во-вторых, в отечественной лесной селекции климатип чаще всего используется не как биологический внутривидовой таксон, а как типичная производственная структура, представляющая определенный район (подрайон) в лесосеменном районировании, а иногда даже как синоним термина “происхождение”. Однако схемы лесосеменного районирования, даже лучшие из них, основанные на глубоких научных разработках (Лесосеменное районирование ...1982), являются по своему назначению производственной инструкцией, а не результатом анализа внутривидовой географической изменчивости. Это наглядно проявляется в привязке климатипов не к природным рубежам, а к административным и хозяйственным границам. Таким образом, возникает задача определения биологической специфики климатипов, которая в настоящее время в основном решается путем сравнения особенностей их роста и сохранности в географических культурах. По нашему мнению, эта задача лучше всего может быть решена на основе методов популяционной генетики. В литературе отмечается (Патлай, Пирагс, 1982 и др.), что в структуре географической изменчивости каждая популяция отличается генетически, но это утверждение лишь декларируется без проведения специальных исследований. Из

приведенных материалов вытекает необходимость генетического обоснования однородности (или неоднородности) потомств одних и тех же климатипов в разных районах их произрастания. Полученные сведения могут стать основой для научно обоснованного выделения внутривидовых таксонов географической изменчивости древесных растений.

В современной генетике значительное место занимают вопросы засорения или даже уничтожения генофондов аборигенных видов в результате недостаточно продуманной практики акклиматизации видов-интродуцентов (Алтухов, 2003; и др.). Правда, исследования данных вопросов проводятся в основном не на древесных растениях, а на других видах живых организмов. Одним из немногочисленных известных фактов нежелательной инвазии древесных растений является ситуация в некоторых степных и лесостепных борах Алтая, где ценнейшая лесная порода этого региона – сосна обыкновенная вытесняется из своих местообитаний случайно проникшими из городских озеленительных посадок насаждениями клена американского или ясенелистного *Acer negundo* L. (Бондарев, 2015 и др.). Даже в обстоятельной сводке “Черная книга флоры Сибири” (2016), помимо приведенного выше примера с кленом американским, содержатся лишь данные о некоторых видах плодовых (яблоня, ирга).

Особым и слабо изученным является вопрос об инвазии близких видов в пределы ареалов родственных таксонов. У древесных растений такие процессы обычно приводят к естественной гибридизации близких видов (Коропачинский, Милютин, 2006; и др.).

Несомненно, такие процессы происходят и на внутривидовом уровне, при инвазии внутривидовых таксонов, хотя в данном случае они имеют более сложный характер и практически не изучены. Дело в том, что географические культуры лесобразующих видов древесных растений и предложенные на основе их анализа схемы лесосеменного районирования (1982 и др.) учитывают главным образом сохранность и показатели роста климатических экотипов (климатипов) изучаемого вида. По этим показателям, как правило, лучшими являются местные климатипы, но нередко в числе “лидеров” оказываются интродукционные климатипы из географически отдаленных районов. Например, нашими исследованиями (Новикова, 2002) географических культур сосны обыкновенной в Западном Забайкалье (вблизи г. Улан-Удэ) установлено, что потомства климатипов из Пермской и Тюменской областей в 24-летнем возрасте по стволовой продуктивности ($m^3/га$) превышали местный климатип соответственно на 11 и 20%. Можно привести много других подобных примеров. Широко известны, в

частности, материалы о лучшем росте сосны из Прибалтики – “рижской сосны” в Скандинавских странах.

В связи с противоречивыми сведениями о росте тех или иных климатипов высказывались даже предложения (Авров, 2000) о необходимости запрета использования инорайонных семян при лесовыращивании. По нашему мнению (Милютин, 2003) такие заявления излишне категоричны и требуют корректировки в зависимости от района создаваемых лесных культур и их типа. Использование инорайонных семян не является угрожающим при создании плантационных лесных культур, а также при лесовыращивании в лесной зоне, в центральных частях ареалов лесобразующих видов, где генофонды их популяций давно и прочно стабилизировались. В то же время осторожный подход необходим при инвазии интродукционных климатипов в краевые и особенно изолированные и гибридные популяции.

В заключение следует отметить, что, к сожалению, до настоящего времени наблюдается большой разрыв между лесоводственными и генетическими исследованиями. Различия проявляются даже в понимании важнейших фундаментальных положений. Например, в интересной и содержательной монографии В.В. Кузьмичева (2013) одна из глав носит название “Структура популяций древесных растений”. В ней рассматривается много вопросов, посвященных анализу таксационной структуры древостоев, но даже нет упоминания о генетической структуре популяций. Между тем, популяция – элементарная единица эволюционного процесса является понятием, прежде всего, генетическим. Каждая популяция любого вида живых организмов имеет свои генетические характеристики, отличающие ее от других популяций. Справедливости ради следует отметить, что в последние годы наблюдаются отдельные попытки внедрения в лесоводственные исследования понятий популяционной генетики и теории эволюции (Буряк, 2015; и др.).

Рассмотренные в данной работе некоторые важные проблемы лесной генетики и селекции должны явиться предметом дискуссий и аргументированных выводов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авров Ф.Д. Восстановление устойчивых лесных насаждений // Лесное хозяйство. 2000. № 2. С. 33–35.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”. 2003. 431 с.
- Бобров Е.Г. Лесобразующие хвойные СССР. Л.: Наука. 1978. 189 с.
- Бондарев А.Я. Об ущербе от клена ясенелистного (*Acer negundo*) и мерах против его распространения // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Материалы 4-го междунар совещ. Барнаул, 2015. С. 21–23.

- Буряк Л.В. Лесообразовательный процесс в нарушенных пожарами светлохвойных насаждениях юга Сибири. Автореф. дис. ...д-ра с.-х. наук. (спец. 06.03.02). Красноярск; Сибирский гос. техн. университет. 2015. 36 с.
- Драгавцев В.А. Уроки эволюции генетики растений // Биосфера. 2012. Т. 4. № 2. С. 245–256.
- Зацепина К.Г., Тараканов В.В., Кальченко Л.И., Экарт А.К., Ларионова А.Я. Дифференциация популяций сосны обыкновенной в ленточных борах Алтайского края, выявленная с применением маркеров различной природы // Сибирский лесной журн. 2016. № 5. С. 21–32.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск; Гео, 2006. 223 с.
- Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск, Наука. 2013. 208 с.
- Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. М.: Лесная промышленность, 1982. 368 с.
- Милютин Л.И. Генетико-эволюционные основы устойчивости лесных экосистем // Лесоведение. 2003. № 1. С. 16–20.
- Милютин Л.И. О взаимосвязи генетических и селекционных исследований лесных древесных растений // Сибирский лесной журн. 2014. № 4. С. 25–28.
- Новикова Т.Н. Географические культуры сосны обыкновенной в республике Бурятия // Лесоведение. 2002. № 4. С. 61–65.
- Патлай И.Н., Пирагс Д.М. Изменчивость древесных пород // Селекция лесных пород. М.: Лесная промышленность. 1982. С. 15–44.
- Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука. 1964. 269 с.
- Рогозин М.В. Программа селекции хвойных пород в лесосеменном районе // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири (мат-лы 4-го Межд. совещания). Барнаул. 2015. С. 150–152.
- Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург. Бот. сад УрО РАН. 2003. 247 с.
- Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат. 1934. 614 с.
- Черная книга флоры Сибири (коллектив авторов). Отв. ред. А.Н. Куприянов. Новосибирск: Гео, 2016. 440 с.
- Шуганов З.Х. Генетический анализ природных популяций и лесосеменных плантаций сосны обыкновенной. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. (06.03.01). Красноярск: Институт леса СО РАН. 1993. 23 с.
- Шуганов З.Х. Сравнительный генетический анализ лесосеменных плантаций и природных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 1995. № 3. С. 19–24.
- Righter F.L. New Perspectives in Forest Tree Breeding // Science, 1946. V. 104. № 1688. P. 1–3.
- Turesson G. The species and the variety as ecological units // Hereditas, 1922. V. 3. P. 100–113.

Open Discussions in Forest Genetics and Breeding

L. I. Milyutin¹, * and T. N. Novikova¹

¹Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Academgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: milyutin@ksx.krasn.ru

Received 20 September 2017

Revised 11 July 2018

Accepted 5 June 2019

The recent controversial topics in forest genetics and breeding were reported. Challenges of the selection of the best genotypes and populations and the preservation of polymorphism in populations were discussed. The current understanding of the contribution of intrapopulation and interpopulation (geographic) variability to genetic variability of trees was criticized. The question of intraspecific taxa, recognized on the basis of geographic variability, and, in particular, of the genetic identification of climatic ecotypes (climatotypes), was discussed. The challenges of forest seed sources zonation of woody plants on a genetic basis were considered.

Keywords: improvement of productivity, conservation of biodiversity, contradictions from intrapopulation and interpopulation variabilities.

REFERENCES

- Abolin R.I., Bogdanov P.L., Sokolov S.Y., Sukachev V.N., Shennikov A.P., *Dendrologiya s osnovami lesnoi geobotaniki* (Dendrology with the basics of forest geobotany), Leningrad: Goslестехиздат, 1934, 614 p.
- Altukhov Y.P., *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh* (Genetic processes in populations), Moscow: Akademkniga, 2003, 431 p.
- Avrov F.D., *Vosstanovlenie ustoichivyykh lesnykh nasazhdenii* (Recovery of resilience of forest plantations), *Lesnoe khozyaistvo*, 2000, No. 2, pp. 33–35.
- Bobrov E.G., *Lesoobrazuyushchie khvoynye SSSR* (Forest-forming conifers of the USSR), Leningrad: Nauka, 1978, 188 p.
- Bondarev A.Y., *Ob ushcherbe ot klena yasenelistnogo (Acer negundo) i merakh protiv ego rasprostraneniya* (About damage from ash-leaved maple (*Acer negundo*) and measures against its distribution), *Conservation of forest genetic resources in Siberia*, Proc. Conf., Barnaul, 24–29 August 2015, Barnaul: Izd-vo IL SO RAN, 2015, pp. 21–23.
- Buryak L.V., *Lesoobrazovatel'nyi protsess v narushennykh pozharami svetlokhvoynykh nasazhdeniyakh yuga Sibiri*.

- Avtoref. diss. d-ra s.-kh. nauk* (Forest forming process of light coniferous forests disturbed by fire in southern Siberia. Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: SibGTU, 2015, 36 p.
- Dragavtsev V.A., Uroki evolyutsii genetiki rastenii (Lessons from the evolution of plant genetics), *Biosfera*, 2012, Vol. 4, No. 3, pp. 251–262.
- Koropachinsky I.Y., Milyutin L.I., *Natural hybridization in woody plants*, Novosibirsk: Geo, 2013, 193 p.
- Kuz'michev V.V., *Zakonomernosti dinamiki drevostoev: printsipy i modeli* (Patterns in dynamics of forest stands: principles and models), Novosibirsk: Nauka, 2013, 207 p.
- Lesosemennoe raionirovanie osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod v SSSR*, Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, 368 p.
- Milyutin L.I., Genetiko-evolyutsionnye osnovy ustoychivosti lesnykh ekosistem (Genetic and evolutionary bases of forest system stability), *Lesovedenie*, 2003, No. 1, pp. 16–20.
- Milyutin L.I., O vzaimosvyazi geneticheskikh i selektsionnykh issledovaniy lesnykh drevesnykh rastenii (Relationship between genetic and breeding research of forest woody plants), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 4, pp. 25–28.
- Novikova T.N., Geograficheskie kul'tury sosny obyknovЕННОI v respublike Buryatii (Geographic trial provenances of Scots pine in the Republic of Buryatia), *Lesovedenie*, 2002, No. 4, pp. 61–65.
- Patlai I.N., Pirags D.M., Izmenchivost' drevesnykh porod (Variability of wooden plants), In: *Selektsiya lesnykh porod (Selection of forest species)* Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, pp. 15–44 (223 p.).
- Pravdin L.F., *Sosna obyknovENNAYA: izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya* (Scots pine: variability, intra-specific systematics and selection), Moscow: Nauka, 1964, 191 p.
- Righter F.I., New perspectives in forest tree breeding, *Science*, 1946, Vol. 104, No. 2688, pp. 1–3.
- Rogozin M.V., Programma selektsii khvoynykh porod v lesosemennom raione (Breeding programs coniferous species in forest seed district), *Conservation of forest genetic resources in Siberia*, Proc. Conf., Barnaul, 24–29 August 2015, Barnaul: Izd-vo IL SO RAN, 2015, pp. 150–152.
- Sannikov S.N., Petrova I.V., *Differentsiatsiya populyatsii sosny obyknovЕННОI* (Differentiation of the Scots pine populations), Yekaterinburg: Izd-vo BS UrO RAN, 2003, 246 p.
- Shigapov Z.K., *Geneticheskii analiz prirodnykh populyatsii i lesosemennykh plantatsii sosny obyknovЕННОI. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Genetic analysis of natural populations and seed plantations of Scots pine. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Izd-vo IL SO RAN, 1993, 23 p.
- Shigapov Z.K., Sravnitel'nyi geneticheskii analiz lesosemennykh plantatsii i prirodnykh populyatsii sosny obyknovЕННОI (Comparative genetic analysis of seed-breeding plantations and natural populations of Scots pine), *Lesovedenie*, 1995, No. 3, pp. 19–24.
- Turesson G., The species and the variety as ecological units, *Hereditas*, 1922, Vol. 3, No. 1, pp. 100–113.
- Vinogradova Y.K., Kupriyanov A.N., *Chernaya kniga flory Sibiri* (Black list of flora of Siberia), Novosibirsk: Geo, 2016, 439 p.
- Zatsepina K.G., Tarakanov V.V., Kalchenko L.I., Ekart A.K., Larionova A.Y., Differentsiatsiya populyatsii sosny obyknovЕННОI v lentochnykh borakh Altaiskogo kraja, vyyavlen-naya s primeneniem markerov razlichnoi prirody (Differentiation of Scots pine populations in the belt pine forests of Altai Krai discovered with markers of various nature), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2016, No. 5, pp. 21–32.