

«Изучение, сохранение и рациональное использование лесных генетических ресурсов России»

Определения.

Лесные генетические ресурсы - это часть генофонда популяций лесных древесных растений, имеющая ценность для адаптации и селекции видов.

Генофонд популяции (вида) - это совокупность всех генов популяции (вида) (Серебровский, 1928).

Задачи подпрограммы:

Основная цель подпрограммы - разработать и реализовать на модельных примерах (видах древесных растений и отдельных участках их ареалов) национальную программу по изучению, сохранению и рациональному использованию лесных генетических ресурсов России.

Для достижения этой цели необходимо решить следующие задачи:

1. На основе обобщения литературных данных, изучения географических культур и проведения комплексных исследований с применением современных методов лесной фенетики, популяционной генетики и геномики уточнить особенности внутривидовой дифференциации и разработать карты популяционной структуры лесообразующих видов в масштабе их российских ареалов.
2. С учетом отечественного и мирового опыта оптимизировать программы сохранения/консервации лесных генетических ресурсов классическими методами *in situ* и *ex situ*.
3. Разработать популяционно-генетические принципы сохранения и воспроизводства лесных генетических ресурсов при лесоэксплуатации и лесовозобновлении, на основе которых могут быть усовершенствованы соответствующие нормативные документы, регламентирующие правила ведения лесного хозяйства, включая правила рубок и лесовосстановления, в лесах РФ.
4. Разработать методику разделения лесов на категории, различающиеся по способу воспроизводства и генетическому потенциалу популяций лесообразующих видов: 1) способные к полноценному естественному воспроизводству природные и близкие к ним по генетическому потенциалу искусственные леса, отличающиеся оптимальными и близкими к ним характеристиками генетической структуры популяций лесообразующих видов - далее по тексту «естественные леса»; 2) искусственно воспроизводимые леса плантационного типа, отличающиеся обедненным генетическим составом - «плантационные леса».
5. Обосновать предельно допустимые объёмы и правила размещения плантационных лесов в различных лесорастительных условиях, при которых обеспечивается сохранение естественно-исторически сложившейся популяционной структуры и генетического потенциала близлежащих лесообразующих видов и экологическая устойчивость лесных экосистем в целом.
6. С учетом отечественного и мирового опыта в области лесной генетики, селекции и биотехнологии модернизировать и интегрировать программы лесного сортового семеноводства и плантационного лесоводства.
7. Реализовать на модельных примерах (видах древесных растений и отдельных участках их ареалов) задачи 1-6 предлагаемой программы.

Характеристика сферы реализации подпрограммы, описание основных проблем в указанной сфере и прогноз её развития

Россия – мировой лидер по площади бореальных лесов и по преобладанию в них лесов естественного происхождения. При разумной лесной политике, в том числе в области

сохранения лесного биоразнообразия, это лидерство может быть усилено. Однако следует учитывать, что структура биологического разнообразия в лесах России имеет свои особенности. Они обусловлены относительно бедным видовым составом дендроценозов, который компенсируется огромной внутривидовой изменчивостью, формирующейся в условиях экологически гетерогенных обширных ареалов лесообразующих видов (Милютин и др., 2003). В связи с этим, а также учитывая абсолютное преобладание биомассы древесных растений над биомассой других членов лесных сообществ, важнейшим компонентом биоразнообразия российских лесов является внутривидовая изменчивость видов-эдификаторов. При этом наибольшее значение имеет наследственная изменчивость древесных растений по адаптивным и хозяйственно ценным признакам, от уровня и особенностей которой в конечном счете зависят устойчивость и продуктивность лесов, а также перспективы выведения сортов с хозяйственно полезными свойствами. Мутации, положительно влияющие на приспособленность, случаются крайне редко и их искусственное получение проблематично; поэтому адаптивная генетическая изменчивость, играющая роль «мобилизационного генетического резерва», аккумулированного видами в течение их длительной естественной истории, должна рассматриваться в качестве стратегически важного государственного ресурса, тщательно оберегаться и рачительно использоваться. В связи с этим, в России в середине 1970-х годов были разработаны государственные программы по изучению, сохранению и селекционному использованию этого стратегически важного компонента биоразнообразия, называемого в соответствии с международной терминологией «лесными генетическими ресурсами». Аналогичные программы с конца 1950-х гг. разрабатываются и во многих других развитых странах - Швеции, Финляндии, Германии, США, Японии и др. Основными разделами этих программ являются: (I) изучение (инвентаризация), (II) сохранение и (III) рациональное использование лесных генетических ресурсов (ЛГР). Рассмотрим их по порядку.

I. Изучение (инвентаризация) ЛГР.

Уникальной особенностью лесного фонда России является сохранение достаточно обширных участков бореальных лесов с нативной или малонарушенной популяционно-генетической и экосистемной структурой. Они имеют общемировое значение как один из последних сохранившихся полигонов для изучения факторов формирования генетического разнообразия на всех иерархических уровнях организации живой природы. При этом только у широкоареальных российских лесообразующих видов, многие из которых распространены и за пределами РФ, представлен весь спектр широтных, долготных и высотных экотипов. Это делает их идеальными модельными объектами для международных исследований генетико-экологических механизмов адаптаций и дифференциации на внутривидовом уровне. Важное практическое значение имеет сравнительная генетическая характеристика различных категорий лесов, выделяемых в лесном кодексе РФ - резервных, защитных и эксплуатационных. При этом следует учитывать, что все указанные категории относительно условно выделены в пределах естественно-исторически сложившихся взаимосвязанных генными потоками систем популяций разного уровня, образующих "природные тела" - виды. В пределы естественных ареалов видов вписаны искусственные популяции этих же видов, которые могут обладать пониженным генетическим потенциалом. Изучение лесных генетических ресурсов, которое даст необходимую информацию для разработки мероприятий по их сохранению и использованию, должно осуществляться с позиций целостности видов, как интегрированных популяционных систем (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Алтухов и др., 2004).

Для решения различных задач в области сохранения и рационального использования лесных генетических ресурсов первоочередное значение имеет изучение особенностей генофондов и пространственной популяционной структуры видов. В идеале оно должно завершиться инвентаризацией наиболее важных генетических ресурсов с привязкой их к пространственной популяционной структуре видов. Особое внимание при этом должно уделяться выявлению «предковых» популяций, которые обладают повышенным адаптивным потенциалом, а также

высоко- и низко-полиморфных популяций. Важное значение имеет идентификация узко- и широко-адаптированных генотипов и популяций, анализ роли взаимодействий "генотип-среда" в поддержании устойчивости популяций в варьирующих условиях среды обитания.

Масштабные исследования внутривидовой изменчивости и популяционной структуры эдификаторных видов древесных растений начаты в России с 1960-70-х годов и продолжают с использованием современных генетических методов по настоящее время (Правдин, 1964; 1975; Мамаев, 1965; 1972; 1974; Ирошников, 1967; 1970; 2004; Милютин, 1967; 1973, 1980; 2013; Глотов и др., 1975; Санников и др., 1975; 1993; 2002; 2013; Муратова и др., 1985; 2008; 2012; Семериков Л., 1986; Видякин, 1983; 1999; 2004; 2010; Семериков В. и др., 1993; 1997; 2006; 2014; Путенихин, 1993; 2000; Политов и др., 1987; 1990; 2006; 2011; Крутовский и др., 1987; 1990; 2006; 2014; Ларионова и др., 1987; 1999; 2011; Горошкевич и др., 1996; 1999; 2007). Большое значение для решения этой проблемы имеет изучение изменчивости древесных видов в географических культурах (Ирошников, 1977; Шутяев, 1989; 2010; Авров, 1992; Наквасина, 1999; 2008; и др.). Предварительная информация о популяционной структуре видов древесных растений, полученная на основе учета особенностей ареалов и комплекса физико-географических районирований, содержится в капитальном издании «Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР» (1982). При изучении характера изменчивости по фенам, аллозимным локусам и ДНК-маркерам для некоторых видов сосны и лиственницы намечены районы предположительной локализации предковых популяций (Видякин, 2004; Семериков, 2006; Санников и др., 2012) и популяций гибридного генезиса (Потенко, 2004; Семериков, 2006; Коропачинский, Милютин, 2006).

Несмотря на значительный объем проведенных исследований и очевидный прогресс в направлении оценки популяционной структуры, имеющиеся сведения отличаются фрагментарностью в связи с гигантскими ареалами лесобразующих видов, относительно слабым внедрением эффективных молекулярно-генетических методов оценки генетической изменчивости и отсутствием единых методических подходов к изучению популяционной структуры видов. Например, изучение межпопуляционной дифференциации на основе анализа изменчивости селективно нейтральных маркеров даёт важную информацию о популяционной структуре, сформировавшейся в результате процессов миграции и дрейфа генов, но лишь приблизительно позволяет оценить степень дивергенции популяций, обусловленную отбором (адаптивной радиацией). Для полноценной характеристики особенностей генофондов и популяционной структуры необходима разработка программы по изучению лесных генетических ресурсов РФ в масштабе ареала видов, в основу которой целесообразно положить принцип комплексности исследований (Глотов, 1979; 1983). При этом очень важными и пока дискуссионными являются методические вопросы: во-первых, о размещении выборок в пределах ареала вида; во-вторых, о последовательности и этапности/одновременности использования различных методов оценки генетической изменчивости.

В отношении первого из них предложены различные подходы: 1) равномерное покрытие ареала точками сбора – напр., по сетке 100х100 км (Шишкина, 2014); 2) детальное изучение экологической и фитоценотической структуры ареала и выделение потенциальных изоляционных барьеров, которые “*a priori*” рассматриваются как границы внутриауральных совокупностей различного ранга (Санников и др., 2010; 2012); 3) размещение выборок с учетом лесосеменного районирования, построенного на основе анализа комплекса физико-географических районирований и имеющихся данных о внутривидовой изменчивости лесобразующих видов (Лесосеменное районирование, 1982).

В отношении второго вопроса, в связи с различиями в информативности и стоимости методов фенетики, биохимической и молекулярной генетики, наиболее часто применяемых для анализа генетической структуры популяций, возможны различные подходы: 1) использование только одного из перечисленных методов – например, методов молекулярной генетики, как наиболее информативных (Политов, 2008); 2) одновременное применение нескольких методов (Видякин, Семериков, 2014); 3) поэтапное применение методов (Глотов, 1983). Последний подход

заключается в сочетании экспрессных относительно недорогих методов популяционной фенетики, применяемых на этапе массового скрининга выборок с учетом физико-географической структуры ареала, и методов биохимической и молекулярной генетики, применяемых на последующих этапах исследований для уточнения масштаба намеченных на 1-м этапе внутривидовых границ и более детального изучения особенностей дифференциации и генетической структуры популяций, в т.ч. по адаптивно важным маркерам (Глотов, 1979; 1983).

Оптимизировать и унифицировать рассмотренные подходы к оценке генетической гетерогенности возможно посредством специального изучения особенностей внутривидовой изменчивости на примере достаточно крупного модельного участка ареала одного из видов (напр., сосны обыкновенной), которое предлагается сделать на начальном этапе рассматриваемой задачи.

Ещё одной нерешенной проблемой является оценка генетической структуры молодняков, возникших на бросовых сельскохозяйственных землях и техногенных ландшафтах (напр., в зоне деятельности нефтегазового комплекса). Эти объекты представляют интерес для изучения закономерностей динамики генофондов при расширении ареалов лесообразующих видов, а также для поиска ценных быстрорастущих и рано вступающих в семеношение генотипов. Эти молодняки, сформированные преимущественно мелколиственными породами, перспективны для формирования из них рубками ухода быстрорастущих лесосырьевых плантаций (Сидоренков, 2014). В связи с большими площадями новых лесов их влияние на генетическую структуру и устойчивость лесообразующих видов может оказаться очень существенным. Поэтому их популяционно-генетическое изучение крайне актуально.

II. Сохранение ЛГР.

Определенные успехи достигнуты российскими селекционерами и генетиками в области сохранения лесных генетических ресурсов. Это выражается в большом количестве выделенных в естественных лесах генетических резерватов, некоторые из которых подверглись генетической оценке (напр., Великов, Потенко, 2006) и рассматриваются в качестве объектов генетического мониторинга (Ирошников, 1998), а также в создании значительного числа генетических коллекций, среди которых преобладают архивы клонов лучших по селектируемым признакам «плюсовых» деревьев (Проказин, 2008). При этом в основу отечественных программ были положены принципы и методы «природоохранной генетики», разработанные в условиях дефицита естественных лесов и резкого обеднения генофондов популяций коммерчески ценных видов в развитых европейских странах. Анализ этих принципов показывает, что они исходят преимущественно из "островных" моделей популяционной генетики (Wright, 1969) и не учитывают адаптивные преимущества взаимосвязанных многопопуляционных систем, формирующих сложную относительно устойчивую хорологическую структуру видов (Шварц, 1967; Семериков, 1982; Алтухов и др., 2006). Эти методы имеют «статический» характер и сводятся к «консервации» генетических ресурсов методами *in situ* и *ex situ* («в» и «вне природных местообитаний» соответственно). Они не учитывают как обширности и специфики российских лесов, заключающейся в преобладании естественных лесов с относительно ненарушенной естественно-исторически сложившейся популяционной структурой видов древесных растений, так и необходимости непрерывного «динамического сохранения» (полноценного возобновления) генетических ресурсов в ходе лесозаготовки и лесовосстановления на всей лесопокрытой площади. Несмотря на разработку лесосеменного районирования, опирающегося на ориентировочные представления о популяционной структуре видов, и отбор относительно большого числа генетических резерватов основных лесообразующих видов, эти методы не могут обеспечить полноценное сохранение генетических ресурсов. Прежде всего это обусловлено мизерной площадью генетических резерватов, составляющей менее 1% от общей площади лесов, которую вряд ли удастся увеличить (Тараканов, 2003).

Вместе с этим, следует подчеркнуть значимость генрезерватов для изучения и воспроизводства лесных генетических ресурсов. Это обусловлено: 1) необходимостью оценок генетической гетерогенности в "фоновых", контрольных популяциях, не испытывающих (или почти не испытывающих) хозяйственного воздействия в защитных и эксплуатационных лесах; 2) возможностью использования генрезерватов в качестве объектов генетического мониторинга; 3) создания на их основе семенных заказников; 4) применения генрезерватов в качестве объектов популяционной селекции. В этой связи генетические резерваты обязательно должны быть изучены с целью характеристики особенностей генетической структуры составляющих их насаждений.

Не решает проблему полноценного сохранения генетических ресурсов и создание различных генетических коллекций методами *ex situ*. Это обусловлено недостаточной изученностью популяционной структуры видов, огромным числом популяций, отсутствием четких критериев репрезентативности выборок, достаточных для надежного сохранения генетических ресурсов в коллекциях, неизученностью проблемы влияния длительного хранения семян и меристем на их генетические особенности, отсутствием в РФ генетических банков семян, дороговизной данных программ, и другими причинами.

Совершенно очевидно, что с учетом специфики лесов России, методы сохранения/консервации генетических ресурсов *in situ* и *ex situ* обязательно должны быть дополнены методами их непрерывного «динамического сохранения» при лесозэксплуатации и лесовосстановлении, которые в условиях России имеют первостепенное значение. Главными негативными факторами лесохозяйственной деятельности, обуславливающими эффект «эрозии генофонда» популяций лесобразующих видов, являются: 1) повсеместно используемые рубки «на прииск», которые приводят к негативному отбору и постепенной утрате в популяциях генов, контролируемых хозяйственно ценные признаки; 2) концентрированные рубки с оставлением "недорубов" из "минусовых" деревьев и 3) фрагментация ареалов, которые приводят к разрушению исторически сложившейся популяционной структуры, обеднению генофонда вследствие дрейфа генов, инбридинга и негативного отбора; 3) перемещение семян и посадочного материала за пределы рекомендованных лесосеменных районов, что разрушает баланс между взаимосвязанными процессами интеграции и дифференциации соседних, иерархически связанных в единую систему популяционных генофондов и резко увеличивает концентрацию неадаптированных генотипов в популяциях; и др. В этой связи приоритетной задачей настоящего проекта является разработка популяционно-генетических принципов сохранения/воспроизводства лесных генетических ресурсов при лесохозяйственной деятельности, на основе которых могут быть усовершенствованы соответствующие нормативные документы, регламентирующие правила лесохозяйственной деятельности, прежде всего правила рубок и лесовосстановления, в лесах РФ.

Отметим, что первый из указанных выше факторов важно учитывать при ведении хозяйства как в эксплуатируемых, так и, в особенности, в защитных лесах, в которых разрешены только рубки ухода и санитарные рубки. Именно систематический отбор лучших по продуктивности и устойчивости насаждений и деревьев при рубках ухода и рубках главного пользования (за исключением узколесосечных) приводит к негативному отбору и неуклонному обеднению популяционных генофондов быстрорастущими высоко адаптированными генотипами. Как правильно отмечают классики лесоводства (напр., Эйтинген, 1962) и современные исследователи (Маслаков, 1984; Рогозин, 2010), важнейшей задачей при рубках ухода является правильное выделение лидирующих по росту, качеству ствола и устойчивости "деревьев будущего", которые имеют максимальные шансы войти в состав спелых и перестойных насаждений и отличаются повышенными показателями устойчивости и хозяйственно-ценных признаков. Изучение корреляционных связей между морфологическими признаками и генотипическими особенностями такого рода деревьев представляет интереснейшую с фундаментальной и прикладной точек зрения задачу, решение которой может способствовать усовершенствованию рубок ухода, методов отбора семенников на вырубках, а также методов

отбора плюсовых деревьев. В целом для решения задачи оптимизации правил рубок, при которых выполняются не только лесоводственные требования, но и сохраняется или даже повышается генотипический потенциал популяций, необходимы исследования по сопоставлению особенностей динамики генофондов в естественных "контрольных" и в подвергнутых различным лесохозяйственным мероприятиям насаждениях. Итогом таких исследований будет, например, ранжирование всех методов рубок по степени и характеру их влияния на генетическую структуру естественных насаждений. Многие в этой связи могут дать эксперименты на компьютерных моделях, основанных на экспериментальных данных по генетическому маркированию и таксационно-морфологическому описанию всех деревьев на пробных площадях в лучших по устойчивости и продуктивности "контрольных" высокополиморфных популяциях.

Очевидно, что проведение экспериментов и разработка рекомендаций должны осуществляться с учетом деления лесов по целевому признаку на защитные, эксплуатационные и резервные (Лесной кодекс, 2006). Наибольшее внимание проблеме сохранения лесных генетических ресурсов должно уделяться в защитных и эксплуатационных лесах. При этом резервные леса также интересны в плане сравнительной оценки особенностей генетической структуры в эксплуатируемых и неэксплуатируемых насаждениях.

Отдельное направление исследований - связь уровня гетерозиготности с динамикой роста и устойчивостью деревьев и насаждений. В этой связи имеются фрагментарные данные, на основании которых сформулированы различные нуждающиеся в проверке гипотезы. В частности, в сосновых насаждениях выявлено увеличение уровня средней гетерозиготности с возрастом древостоев, что может быть связано с повышенной интенсивностью роста и адаптивностью высокогетерозиготных деревьев (Mitton, 1977; 1978; Животовский, Духарев, 1985). Очень высокие уровни полиморфности и гетерозиготности характерны для кедрового стланника, занимающего экологически экстремальные высокогорные экотопы Северной Азии (Политов, Горошкевич и др., 2010). В то же время, высказана гипотеза о сложной нелинейной связи гетерозиготности с различными компонентами приспособленности (Алтухов и др., 2006). Последнее ставит под сомнение некоторые рекомендации, разработанные на основе упрощенных представлений о линейной зависимости гомеостаза популяций от гетерозиготности (Падутов, 2012). По-видимому, естественные популяции с высоким уровнем генетического потенциала "оптимально гетерозиготны", но уровень этой оптимальности может иметь географические и экологические особенности. Если поддержание оптимальной гетерозиготности является частью генетической стратегии адаптации естественных популяций, то это необходимо учитывать при разработке всех мероприятий по сохранению и рациональному использованию генетических ресурсов. Для раскрытия такого рода закономерностей необходимы специальные исследования, которые также планируется осуществить при решении рассматриваемой задачи.

Что касается сохранения генетической гетерогенности популяций в процессе лесовосстановления, то некоторые авторы в ситуации, когда искусственно возобновляемая популяция характеризуется пониженным уровнем генетической изменчивости, рекомендуют создавать культуры смесью семян, выращенных из семян, собранных в нескольких соседних популяциях (Путенихин, 2008). Разрабатывается и проходит стадию производственных испытаний метод "плантационно-обсеменительных культур", закладываемых из небольшого числа высокоурожайных привитых деревьев, способных быстро обсеменить участки крупных гарей, лишенных естественных источников семян главной породы (Тараканов, Ильичев, 2013). Эти и другие методы, вполне приемлемые с лесоводственных позиций, совершенно не изучены с генетической точки зрения. Поэтому оценка генетических эффектов лесовосстановительных мероприятий также входит в рассматриваемую задачу.

Самостоятельным и длительно дискутируемым является вопрос о сохранении генетического потенциала видов древесных растений в ходе их селекции. В отличие от традиционной индивидуальной селекции, узконаправленной на отдельные конкретные хозяйственно-важные

или адаптивные признаки, в случае групповой или популяционной селекции первоначальные рекомендации сводились к сохранению в селектируемых популяциях возможно большего уровня полиморфности. В этой связи особенно перспективна популяционная селекция, сводящаяся к отбору лучших плюс-насаждений, оцениваемых по потомствам в популяционных культурах (Тараканов и др., 2001). В отношении более эффективных методов селекции, основанных на интенсивном отборе немногих выдающихся генотипов (индивидуальная селекция, клоновый отбор и т.д.), проблема сохранения генетического полиморфизма в селектируемых популяциях не находит удовлетворительного решения. Такие приемы, как создание "многолинейных" и "многосортовых" искусственных популяций, выращивание генетически мономорфных сортов и гибридов в смеси с деревьями из генетически полиморфных местных популяций, одновременная селекция из одного генетического пула на различные целевые признаки (Multiple Population Breeding System) повышают уровень генетической гетерогенности и устойчивость искусственных насаждений и имеют право на существование и дальнейшее развитие (Eriksson et.al., 2006). Однако они требуют дополнительных затрат и не гарантируют селекционно улучшенным насаждениям столь же высокой устойчивости, которая свойственна "диким" популяциям, в которых естественный отбор неустанно максимизирует приспособленность (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Самый простой выход из этой противоречивой ситуации заключается в выделении генетически обедненных искусственных лесов в отдельную категорию, для которой сохранение высокого уровня генетической изменчивости с целью поддержания устойчивости имеет второстепенное значение. Это обусловлено тем, что будущие сортовые леса планируется выращивать в контролируемых условиях (в том числе и с дополнительным удобрением и ирригацией почвы) на высоком агрофоне по плантационным технологиям, компенсируя снижение их устойчивости соответствующими уходами (Семериков и др., 1998; Шутов и др., 2007; Видякин, 2008; Горошкевич, 2008; Тараканов, 2009).

Последнее упрощает ситуацию, но ставит новые пока не решенные задачи: 1) разработка критериев отнесения лесов к категориям "плантационных" и "естественных"; 2) обоснование предельно допустимых объемов и правил размещения генетически обедненных плантационных лесов.

Предложения по разделению лесов на категории, различающиеся по способу воспроизводства и генетическому потенциалу популяций лесообразующих видов, были выдвинуты ещё в конце прошлого века (Семериков и др., 1998). Согласно цитируемой работы, к категории "плантационных" относятся леса с существенно обедненным в результате селекции генофондом, которые воспроизводятся только искусственным путём. К категории "естественные" относятся естественные, а также и близкие к ним по генетической структуре и производные от них лесные культуры, которые способны к полноценному естественному воспроизводству. При этом они подразделяются на подкатегории, отличающиеся по уровню генетической гетерогенности, способам хозяйствования, методам лесовосстановления, их ресурсно-экологическим функциям и другим параметрам: 1) лесные культуры, созданные из обычных, "нормальных" семян местных насаждений, а также из семян, полученных на лесосеменных участках и плантациях в результате "популяционной" селекции; 2) "направленно-хозяйственные" или "целевые" естественные леса, подверженные хозяйственной деятельности; 3) резервируемые естественные леса (Семериков и др. "О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России", 1998; с.35). Очевидно, что уровень трансформации генофонда от 3-й к 1-й из указанных подкатегорий должен нарастать, однако на сегодня этот вопрос практически не изучен и должен входить в качестве дополнительной задачи в настоящую программу. При этом с практической точки зрения на современном этапе исследований наиболее актуально выделение и ограничение объемов создания категории плантационных лесов с сильно обедненной в сравнении с естественными лесами генетической структурой. Поскольку критерии для такого разделения пока не разработаны, это также входит в задачи данной программы.

Вторая из указанных выше проблем обусловлена тем, что чрезмерное замещение естественных лесов на плантационные может привести к снижению генетического потенциала и устойчивости лесов. Критерии оценки оптимального соотношения площадей плантационных и естественных лесов, равно как и правил пространственного размещения первых относительно вторых, также отсутствуют и поэтому планируются к разработке в рамках настоящего проекта.

III. Рациональное использование ЛГР.

Вопрос об эффективности использования генетических ресурсов с целью селекционного улучшения хозяйственно ценных свойств древесных растений чрезвычайно актуален в контексте настоящей программы. Древесные растения крайне неудобны для генетико-селекционных манипуляций в связи с их большими размерами, огромной фенотипической пластичностью и длительным жизненным циклом, обуславливающим позднюю окупаемость затрат. Такие ценные в наших условиях породы как сосна, лиственница и кедр, создают дополнительные сложности тем, что они удовлетворительно размножаются вегетативным способом только методом прививки. Эти особенности вынуждают селекционеров вести отбор прежде всего на быстроту роста, а также предъявляют повышенные требования к эффективности методов селекции и надежности маркировки материала на всех этапах отбора и репродукции.

В России, как и в большинстве других стран, на начальном этапе селекционных программ акцент был сделан на массовый отбор лучших ("плюсовых") деревьев и их генетическую оценку по потомствам от свободного опыления в испытательных культурах. Результаты оценки эффективности массового отбора дали противоречивые результаты, что объясняется высокой фенотипической пластичностью плюс-деревьев в естественных условиях обитания, низкой наследуемостью признаков при семенном размножении, недостаточным научным сопровождением программ и другими причинами. Вместе с этим, изучение испытательных культур и мировой опыт применения индивидуальной селекции древесных растений свидетельствуют о том, что второй этап отбора, основанный на оценках потомств от свободного и контролируемого опылений, должен быть значительно эффективнее первого. Отмечается также, что испытательные культуры и клоновые плантации плюс-деревьев - удобные объекты для идентификации современными методами генов, отвечающих за селекционируемые и адаптивно важные признаки, и быстрого выявления ценных генов и генотипов методом "*marker-assistant-selection*". Эти и другие методы (идентификации генотипов по фенотипам с помощью "фоновых признаков", селекция на взаимодействие "генотип-среда", селекция на гетерозис, микроклональное размножение, "реювенилизация" и клоновый отбор, изучение и использование механизмов регуляции работы эпигенов, геномная селекция и др.) при их дальнейшем развитии и адекватном применении должны существенно ускорить процесс селекции (Драгавцев, 2007; 2012; Путенихин, 2008; Крутовский, 2014). Рентабельность селекционных программ может быть существенно повышена и за счет изменения приоритетов (направлений) селекции с учетом рыночного спроса; например, одни из наиболее быстро окупаемых направлений - отбор на декоративность и семенную продуктивность (Горошкевич, 2008). Некоторые из отмеченных перспективных методов и направлений селекции будут апробированы при решении рассматриваемой задачи.

Особо отметим, что в современных условиях селекционно улучшенный посадочный материал, существенно превышающий по стоимости и качеству обычный, целесообразно использовать для выращивания целевых плантаций по специальным технологиям, гарантирующим высокую окупаемость. Особенности этих технологий: применение селекционно улучшенного крупномерного посадочного материала с закрытыми корнями, невысокая густота насаждений, высокое плодородие почв на уровне не ниже 2-го класса бонитета, сокращенный на 30-50% оборот рубки и др.. С учетом этого должны быть переосмыслены "модели сортов", методы и возраст отбора выдающихся деревьев, а также методы их ускоренной генетической оценки в испытательных культурах.

Таким образом, необходимо, опираясь на имеющийся передовой опыт и созданные генетико-селекционные и семеноводческие объекты, существенно модернизировать программы лесного селекционного семеноводства и интегрировать их с программами плантационного лесоводства. Очевидна необходимость перехода к новой эффективной селекции, целью которой будет не абстрактное "генетическое улучшение лесов", а выведение высокопродуктивных и обладающих другими ценными свойствами сортов-популяций, сортов-гибридов, сортов-линий и сортов-клонов, предназначенных для выращивания искусственных высокотехнологичных насаждений в контролируемой среде. При этом необходимо разработать критерии и индикаторы оптимальности соотношения площадей естественных и искусственных лесов для разных регионов.

Ожидаемые результаты:

Основным результатом предложенной подпрограммы будет создание основ для разработки и принятия "Национальной программы изучения, сохранения и рационального использования лесных генетических ресурсов РФ".

В результате исследований, проведенных при разработке и последующей реализации данной подпрограммы, будут получены следующие приоритетные фундаментальные и прикладные достижения (в квадратных скобках - объёмы показателей в рамках предложенной подпрограммы при условии адекватного финансирования):

- 1) карты пространственной популяционной структуры (с указанием "предковых" популяций и центров разнообразия) и внутривидовых таксонов лесобразующих видов с описанием основных особенностей их генетической структуры (полиморфность, гетерозиготность, степень дифференциации и др.) [для 1-2 видов];
- 2) перечень и география распространения генов и их комплексов, контролирующих наиболее важные адаптивные и хозяйственно ценные признаки [1-2 признака 1-2 видов];
- 3) алгоритмы селекции на интенсивность роста, устойчивость к лимитирующим факторам, декоративность и другие признаки для различных видов [1-2 алгоритма];
- 4) усовершенствованные правила рубок и лесовосстановления в лесах РФ, гарантирующие сохранение их генетического потенциала и устойчивости, а также модернизированные методы сохранения генетических ресурсов методами *in situ* и *ex situ* [проект программы];
- 5) сорта, линии и гибриды для создания целевых плантаций древесных растений [10-15 сортов клонов и гибридов по признакам декоративности, семенной продуктивности и интенсивности роста в начальный период онтогенеза].

Основные мероприятия подпрограммы:

- 1) анализ изменчивости количественных признаков различной природы (габитуальных, морфологических, анатомических, физиологических, фенологических, биохимических, эпигенетических), фенотипов, аллелизмных и различных ДНК-маркеров в опытных популяциях генетико-селекционных объектов (географических культурах, испытательных культурах, клоновых и семейственных плантациях плюсов-деревьев) для выявления адаптивно и селекционно важных генетических и эпигенетических маркеров лесобразующих видов;
- 2) разработка и реализация на примере 1-2 модельных видов древесных растений методики комплексных фенотипо-генетических исследований популяционной структуры в масштабе их российских ареалов;
- 3) изучение естественных механизмов поддержания оптимального (адекватного лесорастительным условиям) генотипического состава популяций и влияния на него различных естественных и антропогенных факторов, проведение соответствующих натурных и

компьютерных экспериментов с целью оптимизации программ сохранения/консервации лесных генетических ресурсов методами *in situ* и *ex situ*, а также для разработки принципов сохранения/воспроизводства лесных генетических ресурсов при лесоэксплуатации и лесовозобновлении;

4) сравнительная оценка генетической структуры в естественных и искусственных лесах различных категорий и компьютерное моделирование рисков "эрозии генофондов" популяций с целью разработки критериев разделения лесов на "оптимально-высоко-полиморфные естественные" и "генетически обедненные плантационные";

5) экспериментальные, аналитические и имитационные исследования по обоснованию предельно допустимых объёмов и правил размещения плантационных лесов, гарантирующих сохранение популяционной структуры и генетического потенциала лесообразующих видов;

6) систематизация достижений отечественного и мирового опыта в области лесной генетики, геномики, селекции и биотехнологии с целью модернизации и интеграции программ лесного сортового семеноводства и плантационного лесоводства.

Авторы проекта программы:

Тараканов В.В., д.с-х.н., директор, Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН;

Горошкевич С.Н., д.б.н. зав. лаб., Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН;

Политов Д.В., д.б.н., зав. лаб., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН;

Крутовский К.В., к.б.н., в.н.с., зав. лаб., проф., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Сибирский Федеральный Университет, Гёттингенский Университет.

Авторы признательны коллегам, принявшим участие в обсуждении проекта программы и приславшим свои пожелания:

Видякину А.И., д.б.н., в.н.с., Институт биологии Коми НЦ УрО РАН;

Глотову Н.В., д.б.н., проф., Марийский государственный университет;

Драгавцеву В.А., д.б.н., проф., акад. РАН, АФИ РАН;

Лукиной Н.В., д.б.н., проф., директор, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН;

Милютину Л.И., д.б.н., проф., г.н.с., ИЛ СО РАН;

Муратовой Е.Н., д.б.н., проф., зав.лаб., ИЛ СО РАН;

Онучину А.А., д.б.н., проф., директор, ИЛ СО РАН;

Ореховой Т.П. к.б.н., зав. сектором, Биолого-почвенный институт ДВО РАН;

Санникову С.П., д.б.н., проф., г.н.с., БС УрО РАН;

Семерикову В.Л., д.б.н., зав. лаб., Институт экологии растений и животных УрО РАН;

Петровой И.В., д.б.н., проф., зам.директора по науке, БС УрО РАН;

Янковскому Н.К., д.б.н., проф., чл.- корр. РАН, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН.