УДК 574:574.3:574.32

ПРИМЕНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ФЕНОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ПРАКТИКЕ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИИ

©2014 г. А. И. Видякин

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН 610035, Киров, ул. Некрасова, 65 E-mail: les@aiv.kirov.ru
Поступила в редакцию 31.07.2014 г.

Рассмотрены основные результаты феногеографических исследований популяционно-хорологической структуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на Русской равнине, в Южном Зауралье и возможные направления их применения в практике лесного хозяйства России. Даны рекомендации использовать получаемые в итоге этих исследований карты-схемы пространственного расположения популяций при разработке лесосеменного районирования вида. Предложена система лесоводственно-хозяйственных мероприятий по восстановлению генетической изменчивости и эволюционно-генетических процессов в популяциях.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, популяция, феногеографические исследования, применение результатов исследований в лесном хозяйстве, Россия.

За последние 25-30 лет в нашей стране успешно развивается новое направление биологии древесных растений - лесная фенетика. Методические подходы, принципы и методы ее базируются на использовании дискретных альтернативных качественных признаков (фенов) и аллометрических индексов генеративных органов. Эти признаки являются генотипическими маркерами деревьев. На примере сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) разработана система методов выделения этих признаков-маркеров, их ранжирования по уровням структурной биохорологической организации вида и использования в феногеографических исследованиях (Видякин, 1991, 2001, 2003, 2010а). Выделены высокоинформативные маркеры различных уровней внутривидовой организации сосны (Видякин, 2004). Они используются в двух направлениях: 1) при изучении популяционно-хорологической структуры P. sylvestris и факторов ее формирования; 2) в практической работе по идентификации генотипов на объектах постоянной лесосеменной базы (ПЛСБ) (Кальченко, Тараканов, 2010; Кальченко, 2013).

На примере *P. sylvestris* рассмотрим результаты фенетических исследований по каж-

дому из этих направлений и возможности их применения в решении задач лесного хозяйства нашей страны.

Итоги изучения популяционно-хорологической структуры сосны обыкновенной. Исследования показали, что основным наиболее информативным признаком-маркером элементарной популяции является индекс формы шишек, а группы популяций – число семядолей (Видякин, 2004). В результате изучения географической изменчивости этих признаков на Русской равнине выяснено, что в пределах определенных географических районов они отличаются однородностью и специфичностью значений. Это позволило выделить и картировать статистически значимо различающиеся между собой популяции и группы популяций на востоке и севере европейской части России (Видякин, 2004), в Среднем Поволжье (Видякин, 2013) (рис. 1), в Южном Зауралье (Видякин, Кантор, 2013) (рис. 2).

Генетическая структура каждой морфофенотипически выделенной популяции отличается однородностью и специфичностью, что подтверждается данными изоферментного и молекулярно-генетического анализов.

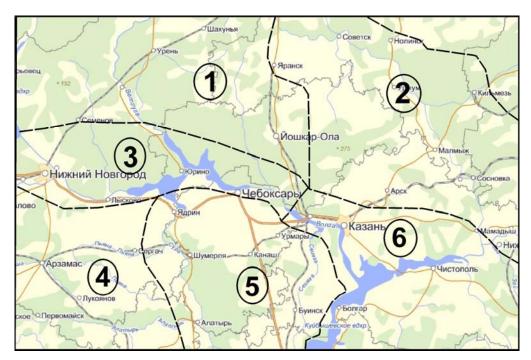


Рис. 1. Картосхема расположения популяций сосны обыкновенной в Среднем Поволжье. Штриховая линия – граница популяций. Популяции: 1 – Ветлужско-Вятская; 2 – Нижневятская; 3 – Волжско-Ветлужская; 4 – Суринская левобережная; 5 – Волжско-Суринская; 6 – Волжско-Камская.

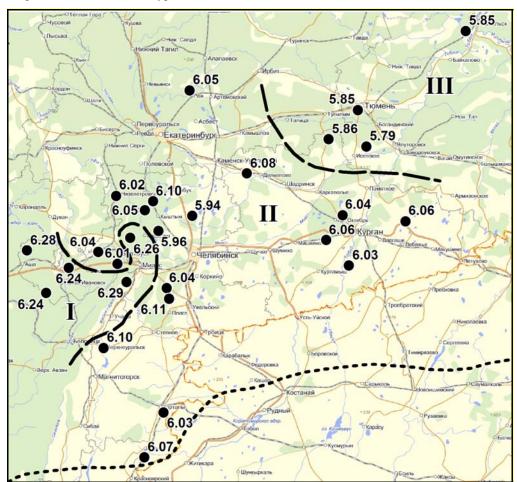


Рис. 2. Картосхема групп популяций сосны обыкновенной в Южном Зауралье. **6.05** – среднее число семядолей; I, II, III – группы популяций; штриховая линия – границы групп популяций, пунктирная – южная граница ареала сосны обыкновенной.

По причине неразработанности молекулярно-генетических и биохимических (изоферментных) маркеров проверка однородности и специфичности генетической структуры выделенных групп популяций проводится путем закладки испытательных культур и последующей оценки устойчивости семенных потомств к неблагоприятным факторам среды, в том числе к фитопатогенным грибам. Например, в 22-летних испытательных культурах выявлена резкая дифференциация потомства лесостепной и южно-среднетаежной групп популяций по устойчивости к сосновому вертуну. При этом выживаемость посадок сосны первой группы популяций изменяется по вариантам опыта от 0.6 до 5.5 %, а второй – от 21 до 48 %.

Эти группы популяций представляют собой хорологически смежные подразделения *P. sylvestris*, значительная часть ареалов которых находится на территории Приволжского федерального округа. Границы между ними установлены в результате изучения географической изменчивости комплекса морфофенотипических признаков-маркеров (Видякин, 2004, 2013; Видякин, Кантор, 2013).

Данные изоферментного и молекулярногенетического анализов показали, что составленные нами картосхемы отражают существующую хорогенетическую гетерогенность населения вида *P. sylvestris*. Таким образом, выделенные морфофенотипические признаки генеративных органов являются высокоинформативными маркерами пространственной дифференциации генетической структуры вида. Они просты и удобны в применении, а накопление по ним информационной базы данных не требует больших затрат труда, времени и финансовых средств.

На основании этих положительных характеристик применение их при изучении популяционно-хорологической дифференциации населения вида *P. sylvestris* представляется весьма перспективным и даже более предпочтительным по сравнению с очень дорогостоящими и трудоемкими методами молекулярно-генетического анализа. Перспективность использования фенов и признаков-индексов генеративных органов в популяционных исследованиях вида показана также

В. П. Путенихиным (2000) и И. В. Тихоновой с соавторами (2014).

Картосхемы популяций и их групп, составленные в результате феногеографических исследований вида, имеют большое теоретическое и прикладное значение. Они наглядно отражают объем, границы и пространственное расположение данных ареальных подразделений вида, что создает реальные предпосылки для дальнейшего изучения факторов их формирования и хорологических критериев, а также способствует прогрессу в области микроэволюционного учения, эволюционной систематики и таксономии, популяционной экологии и генетики древесных растений. Популяция рассматривается в данном случае в понимании В. Н. Тимофеева-Ресовского и др. (1973) и С. С. Шварца (1980) как элементарная эволюционная и структурная единица вида, характеризующаяся определенной общностью генофонда, территории, микроэволюции и способная к длительному самовоспроизведению.

Практическая реализация результатов феногеографических исследований сосны обыкновенной в лесном хозяйстве осуществляется по двум направлениям. Во-первых, феногеографическое картирование популяций обеспечивает разработку картографической основы лесосеменного районирования вида, так как элементарная популяция однородна по генетической структуре, лесорастительным условиям ареала и полностью соответствует представлению о лесосеменном районе (Лесосеменное районирование..., 1982). Вовторых, картосхемы популяционно-хорологической организации P. sylvestris позволяют выполнять все лесоэксплуатационные, лесохозяйственные и лесовосстановительные мероприятия в границах каждой популяции с учетом специфики лесорастительных условий, размера ареала и численности особей, интенсивности ранее проведенной лесоэксплуатации, долевого участия спелых и перестойных древостоев, наличия предварительного возобновления и нежелательной смены сосны мягколиственными видами, возможных последствий изъятия предполагаемого количества деревьев. Это обеспечивает снижение фрагментации ареала популяции, восстановление численности особей и ранее существовавших в ней генетических процессов, сохранявших ее устойчивость в пространстве и времени. При таком подходе популяция является единицей хозяйственного управления (Яблоков, 1987). В ней рационально сочетаются процессы рубки и восстановления древостоев. Это обеспечивает сохранение численности и генетической изменчивости популяции даже без резервирования отдельных участков насаждений.

Исследования показали, что в большинстве сохранившихся популяций сосны обыкновенной имеются отдельные фрагменты приспевающих, спелых и перестойных древостоев, которые можно считать условно коренными. Они являются носителями природного аллелофонда популяции и источником семян для восстановления ее численности преимущественно естественным путем с использованием предварительного и сопутствующего возобновления, а также методов посева и посадки лесных культур.

На основе использования этих древостоев нами разработана программа восстановления вырубленной части популяции, ее природной генетической изменчивости и численности особей, направленности и специфики микроэволюционного процесса. Она включает комплекс следующих лесоводственных и лесокультурных мероприятий.

- 1. По причине переруба расчетных лесосек, применения концентрированных и широколесосечных способов рубки, нарушения оптимального соотношения между естественным и искусственным лесовосстановлением в послевоенные годы многие популяции сосны обыкновенной сейчас находятся в процессе биологического регресса. Некоторые популяции уничтожены в результате неправильной хозяйственной деятельности. Поэтому первоочередной задачей является проведение комплексной лесоводственной оценки состояния насаждений каждой сохранившейся популяции.
- 2. В границах популяции выявляются приспевающие, спелые и перестойные насаждения естественного происхождения, которые являются единственным источником семян для восстановления ее численности. Их можно считать условно коренными.

- 3. В этих насаждениях проводится учет подроста и на основании полученных данных по каждому выделу оцениваются успешность предварительного возобновления и возможность формирования за счет его нового поколения сосны после рубки материнского древостоя.
- 4. В спелых и перестойных условно коренных древостоях сосны, имеющих достаточное количество подроста для формирования молодого поколения, применяется узколесосечный способ сплошной рубки с шириной лесосеки не более 100 м. Рубка деревьев проводится только: а) при наличии обильного урожая семян; б) в зимнее время года по глубокому снежному покрову; в) по технологиям, обеспечивающим сохранность подроста. Одновременно с рубкой деревьев проводится сбор шишек. Они перерабатываются по технологиям, обеспечивающим формирование отдельной партии семян по совокупности нескольких лесосек, одновременно разрабатываемых в данной популяции.
- 5. В спелых и перестойных условно коренных древостоях, в которых нет подроста или его недостаточно для формирования нового поколения леса, проводятся постепенные рубки с мерами содействия естественному возобновлению путем минерализации почвы. Они обеспечивают появление большого количества самосева сосны в процессе их проведения (Видякин, 2012). Одновременно с рубкой деревьев проводится заготовка шишек. Способы переработки и формирования партии семян аналогичны требованиям, изложенным в пункте 4.
- 6. Семена, полученные при проведении сплошнолесосечных и постепенных рубок, используются для искусственного возобновления сосны на вырубленных частях популяции или занятых малоценными насаждениями лиственных пород, а также на пустырях, прогалинах, гарях, участках погибших культур. Основным методом создания лесных культур является посев семян, так как он наиболее соответствует естественному возобновлению вида. В исключительных случаях, например на высокоплодородных почвах, можно создавать культуры посадкой сеянцев. Искусственное восстановление обеспечит увеличение лесопокрытой площади популяции и сокращение фрагментации ее ареала.

7. Для успешного восстановления природного генофонда *P. sylvestris* на основе предлагаемого комплекса лесоводственно-хозяйственных мероприятий необходимо исключить: а) массовую (плюсовую) селекцию, так как она снижает генетическую изменчивость популяций, не обеспечивает генетического сдвига селектируемого признака в поколениях (Видякин, 2008, 2010*б*, *в*; Рогозин, 2013); б) обмен посевным и посадочным материалом между смежными популяциями.

В связи с возрастающей угрозой вырубки всех условно коренных древостоев необходимо срочно приступить к реализации предлагаемой программы восстановления популяций и в ближайшие годы закончить разработку лесосеменного районирования *P. sylvestris* на территории европейской части России.

Использование фенотипических маркеров при идентификации генотипов на объектах ПЛСБ. Для паспортизации клонов на лесосеменных плантациях (ЛСП) предлагается применять методы биохимической и молекулярной генетики, которые точны, но очень дорогостоящи, трудоемки и продолжительны. Однако в настоящее время для этого разработана технология двухэтапной паспортизации деревьев и клонов сосны, основанная на последовательном применении фенетических и молекулярно-генетических методов (Кальченко, Тараканов, 2010). Она обеспечивает очень высокую точность фенетической идентификации клонов и снижение в несколько раз финансовых затрат по сравнению с методами молекулярно-генетического анализа (Кальченко, 2013).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-00062-а) и УрО РАН (проект № 12-И-4-2064).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Видякин А. И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной // Лесоведение. 1991. № 1. С. 57–62. Видякин А. И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197–202.

- Видякин А. И. Выделение фенов окраски семян сосны обыкновенной // Лесоведение. 2003. № 2. С. 69–73.
- Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2004. 48 с.
- Видякин А. И. Плюсовая селекция сосны и ели: итоги и перспективы развития // Лесохоз. информ. 2008. № 3–4. С. 33–35.
- Видякин А. И. Методические основы выделения фенов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.). Новые научные методики и информационные технологии / Коми научный центр УрО РАН, вып. 65. Сыктывкар, 2010а. 28 с.
- Видякин А. И. Генетическая оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной по росту семенного потомства в испытательных культурах // Аграрный вестник Урала. 2010 б. № 8. С. 58–60.
- Видякин А. И. Эффективность плюсовой селекции древесных растений // Хвойные бореал. зоны. 2010 в. № 1–2. Т. 27. С. 18–24.
- Видякин А. И. Естественное возобновление сосны при проведении постепенных рубок в подзоне хвойно-широколиственных лесов Вятско-Камского междуречья // Аграрный вестник Урала. 2012. № 11. С. 56–57.
- Видякин А. И. Популяционно-хорологическая структура сосны обыкновенной на Приволжской возвышенности: организация, факторы и специфика формирования, фундаментальное и прикладное значение // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана: сб. статей Междунар. науч. конф., посвящ. 140-летию со дня рождения И. И. Спрыгина, 10–13 июня 2013 г., г. Пенза. Пенза: Изд-во ПГУ, 2013. С. 66–67.
- Видякин А. И., Кантор Г. Я. Пространственная организация и факторы формирования групп популяций сосны обыкновенной в Южном Зауралье // Вестник Оренбургского государственного университета. 2013. № 10. С. 182–185.
- *Кальченко Л. И.* Анализ изменчивости клонов плюсовых деревьев и естественных насаж-

- дений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Алтайском крае с использованием методов фенетики: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2013. 18 с.
- Кальченко Л. И., Тараканов В. В. Поэтапная паспортизация деревьев на клоновых плантациях сосны: использование методов фенетики // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 87–90.
- Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 368 с.
- Путенихин В. П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2000. 48 с.
- Рогозин М. В. Изменение параметров ценопо-

- пуляций *Pinus sylvestris* L. и *Picea* × *fennica* (Pegel) Ком. в онтогенезе при искусственном и естественном отборе: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2013. 47 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Тихонова И. В., Тараканов В. В., Тихонова Н. А. и др. Популяционная изменчивость шишек и семян сосны обыкновенной по фенам окраски и признакам-индексам на юге Сибири // Сиб. экол. журн. 2014. № 1. С. 79–86.
- *Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. школа, 1987. 303 с.

Application of Pheno-Geographical Research Results in Forestry of Russia

A. I. Vidyakin

Institute of Biology, Komi Republic Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
Nekrasov str., 65, Kirov, 610035 Russian Federation
E-mail: les@aiv.kirov.ru

The article shows the main results of pheno-geographical research of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) population-chorologic structure in the Russian plain, in the Southern Trans-Urals. It also suggests possible practical uses of these results in forestry of Russia. It is recommended to use the maps showing the spatial arrangement outline obtained during the research in developing seed zoning of the species. A system of silvicultural-economic measures aiming at restoring genetic variation and evolutionary-genetic processes in populations is discussed.

Keywords: Scots pine (Pinus sylvestris L.), population, pheno-geographical research, application of the results in forestry, Russia.