

Федеральное бюджетное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства
и механизации лесного хозяйства»
(ФБУ ВНИИЛМ)

ЛЕСНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ РОССИИ: ИЗУЧЕНИЕ, СОХРАНЕНИЕ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ, УПРАВЛЕНИЕ

(Коллективная монография в двух книгах)

Ответственный редактор
кандидат биологических наук
М.М. Паленова

КНИГА 1

ПУШКИНО
2024

УДК 630.165.3
DOI 10.24419/978-5-94219-313-3.2024.1-546
ББК 28.04
Л50

Редакционная коллегия:
А.В.Жигунов, К.В.Крутовский, П.Г.Мельник,
М.М.Паленова (отв. редактор), Д.В.Политов,
Б.В.Раевский, В.В.Тараканов, А.Н.Филипчук

Рецензенты:

*доктор биологических наук А.М. Крышень
доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. НАН Беларуси В.Е. Падутов*

Лесные генетические ресурсы России: изучение, сохранение, использование, управление: коллективная монография в 2-х кн. [Электронный ресурс] / Отв. ред. М.М. Паленова. – Книга 1. – Пушкино : ВНИИЛМ, 2024. – 546 с. – 1 CD-ROM. – Загл. с титул. экрана.
Текстовое электронное издание

Обобщены актуальные материалы о достижениях российской лесной генетики и селекции, современные данные о видовом и популяционно-генетическом разнообразии лесов. Описан комплекс мер, принимаемых в России для сохранения генетического разнообразия лесов. Проанализировано состояние селекционно-семеноводческих объектов основных лесобразующих пород, представлен анализ реализации программ по лесной селекции и семеноводству, методов лесной селекции. В последней главе книги авторами сформулированы предложения по наиболее актуальным вопросам применения достижений лесной генетики и селекции с целью подготовки научной основы для разработки национальной программы по изучению, сохранению и использованию лесных генетических ресурсов России. Материалы, изложенные в книге, будут способствовать популяризации сложных для восприятия знаний о сохранении и рациональном использовании популяционных генофондов древесных растений, значимости этой наукоемкой области знаний для лесов страны и ее лесного хозяйства.

Для экологов, лесоводов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Forest genetic resources of Russia: study, conservation, use, management: A collective monograph in two volumes [electronic resource] / Ed. M.M. Palenova. – Volume 1. – Pushkino: VNIILM, 2024. – 546 p. – 1 CD-ROM. – Title from title screen.

Text e-publication

The first volume summarizes current information on the achievements of forest genetics and selection in Russia, modern data on the species and population-genetic diversity of forests. It describes a set of measures taken in Russia to preserve the genetic diversity of forests. It analyzes the state of tree breeding and seed production facilities for the main forest-forming species, presents an analysis of the implementation of forest selection and seed production programs, and forest selection methods. In the last chapter of the book, the authors formulated proposals on the most pressing issues of applying the achievements of forest genetics and selection in order to prepare a scientific basis for developing a national program for the study, conservation, and use of forest genetic resources of Russia. The materials presented in the book will help popularize the difficult to perceive knowledge about the conservation and rational use of population gene pools of woody plants, the importance of this science-intensive area of knowledge for the country's forests and its forestry.

For ecologists, foresters, teachers and students of higher educational institutions.

Минимальные системные требования: процессор AMD, Intel от 1 ГГц, 100 Мб HDD, ОЗУ от 1 Гб, CD-ROM, видеоадаптер от 1024 Мб или аналог; Windows Vista/7/8/10 или аналог; ПО – Adobe Acrobat Reader или аналог.

Фотографии на обложке В.П. Путенихина.

ISBN 978-5-94219-313-3

© ФБУ ВНИИЛМ, 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

Список сокращений	9
Предисловие	12
Введение: мировые тенденции в изучении, сохранении и использовании лесных генетических ресурсов <i>Крутовский К.В., Паленова М.М., Раевский Б.В.</i>	18
Глава 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕСНЫХ РЕСУРСОВ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ <i>Филипчук А.Н., Югов А.Н., Золина Т.А., Малышева Н.В.</i>	36
Глава 2. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ РОССИИ <i>отв. ред. Паленова М.М.</i>	49
2.1. Инвентаризация видового разнообразия <i>Нотов А.А., Коротков В.Н.</i>	52
2.1.1. Формирование актуального списка деревьев и кустарников России <i>Коротков В.Н., Нотов А.А., Паленова М.М.</i>	56
2.1.2. Исследования межвидовой генетической дифференциации и филогении древесных растений <i>Политов Д.В.</i>	61
2.2. Динамика состава дендрофлоры и основные угрозы видовому разнообразию <i>Нотов А.А., Паленова М.М., Коротков В.Н.</i>	70
2.3. Использование информации о видовом разнообразии деревьев и кустарников в лесной отрасли России <i>Паленова М.М., Нотов А.А., Коротков В.Н., Сильягина Г.В., Книгигопуло П.С.</i>	77
Глава 3. ВНУТРИВИДОВАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ <i>отв. ред. Политов Д.В.</i>	83
3.1. Подходы и методы исследования генетической структуры популяций древесных растений <i>Политов Д.В.</i>	84
3.2. Особенности популяционно-генетической структуры древесных растений российских бореальных экосистем	90
3.2.1. Жёсткие сосны <i>Семерилов В.Л., Семерикова С.А., Политов Д.В.</i>	90
3.2.2. Кедровые сосны <i>Политов Д.В.</i>	94
3.2.3. Лиственницы <i>Семерилов В.Л., Полежаева М.А.</i>	96

3.2.4. Ели	99
Политов Д.В.	
3.2.5. Пихты	100
Семериков В.Л., Семерикова С.А., Политов Д.В.	
3.2.6. Берёзы	101
Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Политов Д.В.	
3.2.7. Осина и тополя	106
Политов Д.В.	
3.2.8. Ивы	107
Политов Д.В.	
3.2.9. Ольха	107
Политов Д.В.	
3.2.10. Дубы	108
Политов Д.В., Янбаев Ю.А.	
3.2.11. Клёны	109
Политов Д.В.	
3.3. Уникальные особенности генетического разнообразия лесов России	110
Политов Д.В.	
Глава 4.	
СОХРАНЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПРИРОДНОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСОВ РОССИИ	112
отв. ред. Паленова М.М.	
4.1. Сохранение <i>in situ</i> лесных генетических ресурсов	116
Паленова М.М., Книгигопуло П.С., Залесов С.В., Царёв А.П., Лаур Н.В., Царёва Р.П., Царёв В.А., Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф.	
4.2. Сохранение <i>ex situ</i> лесных генетических ресурсов	129
Книгигопуло П.С., Паленова М.М., Вариводина И.Н., Машкина О.С., Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Царёв А.П., Лаур Н.В., Царёва Р.П., Царёв В.А.	
4.3. Прикладные аспекты: способы минимизации негативного воздействия на природное разнообразие и естественную динамику генетического разнообразия лесов России	149
4.3.1. Поддержание генетического разнообразия и оценка минимальной численности популяций (в случае редких видов и создания лесосеменных плантаций)	151
Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф.	
4.3.2. Актуальные задачи и практические рекомендации по сохранению лесных генетических резерватов	155
Залесов С.В., Кострикин В.А.	
4.3.3. Влияние пожаров и лесохозяйственной деятельности на генетическое разнообразие и структуру популяций хвойных видов	162
Тихонова И.В.	
4.3.4. Сохранение генетического разнообразия при решении задач лесной селекции	169
Тараканов В.В., Семериков В.Л., Горошкевич С.Н., Крутовский К.В.	

Глава 5.

ОБОРОТ И ПРОИЗВОДСТВО ЛЕСНОГО РЕПРОДУКТИВНОГО МАТЕРИАЛА, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ

отв. ред. Жигунов А.В.	173
5.1. Тенденции в производстве и спросе на лесной репродуктивный материал.	173
5.1.1. Формирование фондов семян и организация процесса их заготовки Яблокова О.Н., Надршин В.Р.	176
5.1.2. Процесс сертификации лесного репродуктивного материала Шишкина О.К., Антонова Т.И., Арефьева М.А., Яблокова О.Н.	178
5.2. Применение современных молекулярно-генетических методов и подходов в работе с оборотом лесных генетических ресурсов	180
5.2.1. Технологии <i>in vitro</i> в производстве лесного репродуктивного материала Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Машкина О.С., Шабунин Д.А., Жигунов А.В., Третьякова И.Н.	184
5.2.2. Применение молекулярно-генетических методов в области генетической идентификации вида и категории семян Антонова Т.И., Арефьева М.А., Шишкина О.К., Косачева А.А.	188
5.2.3. Контроль за оборотом репродуктивного материала лесных растений Антонова Т.И., Арефьева М.А., Шишкина О.К.	190
5.2.4. Разработка подхода «от семени до взрослого растения» для контроля оборота репродуктивного материала лесных растений при воспроизводстве лесов Антонова Т.И., Арефьева М.А., Шишкина О.К., Косачева А.А.	192
5.2.5. Контроль соблюдения правил лесосеменного районирования в процессе переборки семян Антонова Т.И., Арефьева М.А., Шишкина О.К., Косачева А.А.	193
5.2.6. Оценка фитосанитарного состояния репродуктивного материала и насаждений основных лесообразующих пород Бедрицкая Т.В., Воинков А.А., Арефьева М.А., Антонова Т.И.	194
5.2.7. Перспективы применения современных молекулярно-генетических методов диагностики происхождения древесины в борьбе с незаконным оборотом древесины и продукции её переработки Янбаев Ю.А., Крутовский К.В., Шуваев Д.Н.	199
5.3. Использование лесных генетических ресурсов Югов А.Н.	210
5.4. Промышленные лесные плантации	213
5.4.1. Промышленные плантации тополей Царёв А.П., Царёва Р.П., Царёв В.А.	215
5.4.2. Промышленные плантации хвойных деревьев на севере европейской части России Жигунов А.В., Царёв А.П., Лаур Н.В.	218
5.4.3. Лесные плантации берёзы карельской Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф.	224

5.4.4. Вопросы пространственного размещения промышленных плантаций Паленова М.М., Петров В.Н., Тараканов В.В.	225
5.4.5. Ключевые итоги опыта создания промышленных плантаций Жигунов А.В.	229
5.5. Кедровые плантации и кедросады Титов Е.В.	230
5.6. Лесные генетические ресурсы в условиях радиоактивного загрязнения Гераськин С.А., Ромашкина И.В., Раздайводин А.Н., Радин А.И., Ромашкин Д.Ю.	236
Глава 6. ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ В РОССИИ: ДОСТИЖЕНИЯ, ПРОБЛЕМЫ, ПРИОРИТЕТЫ отв.ред. Тараканов В.В.	241
6.1. Целевые породы и направления лесной селекции Тараканов В.В., Паленова М.М.	243
6.2. Методы лесной селекции Тараканов В.В., Драгавцев В.А., Крутовский К.В.	243
6.3. Лесосеменное районирование и актуальность его уточнения Тараканов В.В., Путенихин В.П., Бородинцева Л.И., Хомутова К.Г.	250
6.4. Программы по лесной селекции и семеноводству Тараканов В.В., Царёв А.П., Лаур Н.В., Паленова М.М., Бугаков А.В.	257
6.5. Лесные селекционно-семеноводческие объекты Тараканов В.В., Бородинцева Л.И., Дубовик Д.С., Нарбутовских Т.В., Осипова И.В., Паркина О.В., Третьякова Р.А., Бондарев А.Я.	261
6.5.1. Натурные селекционно-семеноводческие объекты.	264
6.5.2. Селекционные объекты: испытательные культуры плюсовых деревьев	266
6.5.3. Семеноводческие объекты.	270
6.5.4. Маркировка родословных на плантационных объектах.	272
6.5.5. Инвентаризация селекционно-семеноводческих объектов.	273
6.6. Достижения в частной селекции лесных пород Тараканов В.В.	274
6.6.1. Селекция тополей и осин во ВНИИЛГИСбиотех Царёв А.П., Царёва Р.П., Царёв В.А.	276
6.6.2. Селекция тополей и осин во ВГЛТУ Сиволапов А.И., Сиволапов В.А.	277
6.6.3. Селекция и изучение тополей в других регионах России Климов А.В., Прошкин Б.В., Тараканов В.В.	279
6.6.4. Создание и изучение биоресурсных коллекций берёзы в Воронежской области Исаков И.Ю., Исаков Ю.Н.	280
6.6.5. Селекция и интродукция берёзы карельской Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф.	281

6.6.6.	Создание селекционно-семеноводческих объектов берёзы традиционными методами Тараканов В.В.	283
6.6.7.	Селекция дуба Кострикин В.А., Тараканов В.В., Бородинцева Л.И.	284
6.6.8.	Селекция ольхи Благодарова Т.А., Сиволапов В.А., Сиволапов А.И., Банаев Е.В.	285
6.6.9.	Селекция сосны обыкновенной Тараканов В.В., Бородинцева Л.И., Роговцев Р.В., Гончарова Т.В., Третьякова Р.А.	286
6.6.10.	Селекция лиственницы Тараканов В.В.	289
6.6.11.	Селекция кедра Титов Е.В., Ильичев Ю.Н., Горошкевич С.Н., Шуваев Д.Н.	290
6.6.12.	Селекция ели и пихты Жигунов А.В., Рогозин М.В., Тараканов В.В.	293
6.7.	Региональные особенности селекции и интродукции хвойных пород Тараканов В.В.	296
6.7.1.	Селекция сосны обыкновенной в таёжной зоне Европейского Севера России Раевский Б.В., Федорков А.Л., Файзулин Д.Х., Демина Н.А.	297
6.7.2.	Селекция и интродукция хвойных пород в Республике Башкортостан Путенихин В.П., Шигапов З.Х.	299
6.7.3.	Перспективы интродукции сосны скрученной в европейской части России Федорков А.Л., Раевский Б.В., Демидова Н.А.	300
6.8.	Краткие итоги исследований Тараканов В.В.	301
Глава 7.		
ИТОГИ РЕАЛИЗАЦИИ ГОСУДАРСТВЕННОЙ ПРОГРАММЫ ПО ЗАКЛАДКЕ СЕТИ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР ОСНОВНЫХ ЛЕСОБРАЗУЮЩИХ ПОРОД		
	отв. ред. Мельник П.Г.	304
7.1.	Географические культуры лесобразующих пород в европейской части страны. . .	309
7.1.1.	Географические культуры центра Русской равнины Мельник П.Г.	309
7.1.2.	Испытание климатипов основных лесобразующих пород на Северо-Западе России Николаева М.А.	317
7.1.3.	Географические культуры основных лесобразующих пород на Европейском Севере России Демина Н.А., Наквасина Е.Н.	320
7.1.4.	Географические культуры сосны и ели в Карелии Раевский Б.В.	324
7.1.5.	Географические культуры сосны М.М. Вересина в Воронеже Сиволапов А.И.	325

7.1.6. Географические культуры сосны в Бузулукском бору Мельник П.Г.	326
7.1.7. Географические культуры хвойных пород в Республике Башкортостан Николаева М.А.	328
7.1.8. Географические культуры дуба	329
7.2. Географические культуры лесобразующих пород в азиатской части страны	331
7.2.1. Географические культуры сосны обыкновенной в Западной и Восточной Сибири Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р., Тараканов В.В., Роговцев Р.В., Дубовик Д.С.	331
7.2.2. Географические культуры сосны обыкновенной в Западном Забайкалье Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А.	336
7.2.3. Географические культуры лиственницы в Восточном Забайкалье Мельник П.Г.	337
7.2.4. Географические культуры кедровых сосен СибГУ им. М.Ф. Решетнёва Братилова Н.П., Матвеева Р.Н.	339
7.2.5. Географические культуры кедровых сосен в Красноярском крае Кузнецова Г.В.	341
7.2.6. Географические культуры кедровых сосен в Хабаровском крае Грек В.С., Кузнецова Г.В.	342
7.3. Основные проблемы и приоритетные направления сохранения и изучения географических культур в России Мельник П.Г., Николаева М.А.	344
Глава 8. ПРИОРИТЕТНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ, СОХРАНЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛЕСНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ В КОНТЕКСТЕ ОБЩЕМИРОВЫХ ТЕНДЕНЦИЙ Паленова М.М., Политов Д.В., Крутовский К.В., Раевский Б.В., Горошкевич С.Н., Тараканов В.В.	352
ЗАКЛЮЧЕНИЕ Тараканов В.В., Крутовский К.В., Паленова М.М., Политов Д.В., Раевский Б.В.	370
Список использованных источников	375
Приложение 1. Список местных (аборигенных) видов деревьев, кустарников и древесных лиан Российской Федерации	458
Приложение 2. Основные интродуцированные в Российской Федерации виды деревьев, кустарников и древесных лиан	518
Приложение 3. Уровни межпопуляционной генетической подразделенности в популяциях древесных видов Российской Федерации по данным молекулярных маркёров	526
Приложение 4. Виды деревьев и кустарников, которые в Российской Федерации включены в систему объектов сохранения <i>in situ</i> и <i>ex situ</i> Рослесхоза на 01.01.2019	532
Список авторов	540

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- АИЛиЛХ** – Архангельский институт леса и лесохимии, в настоящее время СевНИИЛХ
- АФИ** – ФГБНУ Агрофизический научно-исследовательский институт
- БПТ** – Байкальская природная территория
- ВГЛТУ** – ФГБУ ВО Воронежский государственный технологический университет им. Г.Ф. Морозова
- ВИР** – ФГБНУ ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова
- ВНИАЛМИ** – Всероссийский научно-исследовательский агролесомелиоративный институт, в настоящее время ФНЦ агроэкологии РАН
- ВНИИЛГИСбиотех** – ФГБУ Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии
- ВНИИЛМ** – ФБУ Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства
- Воронежский ЛТИ** – Воронежский лесотехнический институт, в настоящее время ВГЛТУ им. Г.Ф. Морозова
- ВУЗ** – высшее учебное заведение
- ГБС РАН** – ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
- генрезерваты** – лесные генетические резерваты
- ГИЛ** – государственная инвентаризация лесов
- ГК** – географические культуры
- ГЛР** – государственный лесной реестр
- ГМВЛ** – государственный мониторинг воспроизводства лесов
- ГНЦ** – Государственный научный центр
- ГОЛР** – Глобальная оценка лесных ресурсов ФАО
- ДальНИИЛХ** – ФБУ Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства
- ДВО РАН** – Дальневосточное отделение РАН
- ДФО** – Дальневосточный федеральный округ
- ЗКС** – закрытая корневая система
- ЗСО ИЛ СО РАН** – Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН филиал ФИЦ КНЦ СО РАН
- ЕГСК** – единый генетико-селекционный комплекс
- ИБК РАН** – Институт биофизики клетки РАН – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ Пушкинский научный центр биологических исследований РАН
- ИБПК СО РАН** – Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ Якутский научный центр СО РАН
- ИБХ РАН** – ФГБУН ГНЦ Институт биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН
- ИЛ СО РАН им. В.Н. Сукачёва** – Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – обособленное подразделение ФГБНУ ФИЦ КНЦ СО РАН
- ИК** – испытательные культуры

- ИЛИД СО АН СССР** – Институт леса и древесины СО АН СССР, переименован в Институт леса АН СССР, в настоящее время ИЛ СО РАН им. В.Н. Сукачёва
- Институт леса АН СССР** – в настоящее время переименован в ИЛ СО РАН им. В.Н. Сукачёва
- Институт леса КарНЦ РАН/ИЛ КарНЦ РАН** – ФГБУН Институт леса КарНЦ РАН
- ИМКЭС СО РАН** – ФГБУН Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
- ИОГен РАН** – ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН
- ИФР РАН** – ФГБУН Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН
- ИЭРиЖ УрО РАН** – ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН
- КарНЦ РАН** – Карельский научный центр РАН
- КБР** – Конвенция о биологическом разнообразии ООН
- КБР ИФР РАН** – Криобанк растений ИФР РАН
- КНИЦ СО РАН** – ФИЦ Красноярский научный центр СО РАН
- Коми НЦ УрО РАН** – Коми научный центр УрО РАН
- ЛГР** – лесные генетические ресурсы
- ЛенНИИЛХ** – Ленинградский НИИ лесного хозяйства, в настоящее время СПбНИИЛХ
- ЛОС** – лесная опытная станция
- ЛСП** – лесосеменная плантация
- ЛСПС** – лесосеменная производственная станция
- ЛССС** – лесной селекционно-семеноводческий центр
- МГТУ им. Н.Э. Баумана** – ФГБОУ ВО Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана (национальный исследовательский университет)
- МГУЛ** – Московский государственный университет леса, с 2016 г. Мытищинский филиал МГТУ им. Н.Э. Баумана
- Минобрнауки России** – Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
- Минприроды России** – Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации
- МЛТИ** – Московский лесотехнический институт, с 1993 г. – МГУЛ, в настоящее время Мытищинский филиал МГТУ им. Н.Э. Баумана
- МСОП** – Международный союз охраны природы
- мтДНК** – митохондриальная ДНК
- МФ МГТУ им. Н.Э. Баумана** – Мытищинский филиал МГТУ им. Н.Э. Баумана
- н.о.** – нуклеотидные основания
- ОЗУ лесов** – особо защитные участки лесов
- ОКС** – общая комбинационная способность
- ООН** – Организация Объединенных Наций
- ООПТ** – особо охраняемые природные территории
- ПД** – плюсовые деревья
- ПЛСБ** – постоянная лесосеменная база
- ПЛСУ** – постоянные лесосеменные участки
- ПН** – плюсовые насаждения
- п.н.** – пары нуклеотидов
- ПЦР** – полимеразная цепная реакция

- РАН** – Российская академия наук
- РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева** – ФГБОУ ВО Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева
- Рослесозащита** – ФБУ Российский центр защиты леса
- Рослесхоз** – Федеральное агентство лесного хозяйства
- Росприроднадзор** – Федеральная служба по надзору в сфере природопользования Российской Федерации
- Росстат** – Федеральная служба государственной статистики Российской Федерации
- РФ** – Российская Федерация
- САФУ** – ФГАОУ ВО Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова
- СГО** – селекционно-генетическая оценка
- СевНИИЛХ** – ФБУ Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства
- СибГУ им. М.Ф. Решетнёва** – ФГБОУ ВО Сибирский государственный университет им. академика М.Ф. Решетнёва
- СКС** – специфическая комбинационная способность
- СО РАН** – Сибирское отделение РАН
- СПбГЛТУ** – ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова
- СПбНИИЛХ** – ФБУ Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства
- ССО** – селекционно-семеноводческие объекты
- УрО РАН** – Уральское отделение РАН
- ФАО** – Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН
- ФБУ** – федеральное бюджетное учреждение
- ФГАОУ ВО** – федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования
- ФГБНУ** – федеральное государственное бюджетное научное учреждение
- ФГБОУ ВО** – федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
- ФГБУ** – федеральное государственное бюджетное учреждение
- ФГБУН** – федеральное государственное бюджетное учреждение науки
- ФИБХ РАН** – филиал ИБХ РАН
- ФИЦ** – федеральный исследовательский центр
- ФНЦ агроэкологии РАН** – Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения РАН
- ФЦП** – федеральная целевая программа
- хпДНК** – хлоропластная ДНК
- ЦНИИЛГиС** – Центральный НИИ лесной генетики и селекции, в настоящее время ВНИИЛГиСбиотех
- ЦСБС СО РАН** – ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- ЦЭПЛ РАН** – ФГБУ Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
- ядДНК** – ДНК ядерного генома
- IUFRO** – Международный союз лесных исследовательских организаций

ПРЕДИСЛОВИЕ

Хозяйственное, средообразующее и природоохранное значение деревьев и кустарников привлекало внимание биологов давно, в результате к настоящему времени сравнительно хорошо изучены морфология, систематика, физиология и биохимия наиболее распространенных древесных видов, особенно бореальной и умеренной зон. Эти знания стали компонентом системного изучения лесов: были разработаны основы лесной типологии и биогеоценологии, позволившие раскрыть сложную динамику естественного воспроизводства лесов в результате последовательных сукцессий, конкретное содержание которых зависит от климатических и эдафических факторов; была сформирована концепция популяционной организации биоценозов и биоценотического (живого) покрова в целом. Осознание живого покрова как множества потоков поколений в популяциях разных видов подчеркнуло единство его структуры и динамики [Восточноевропейские..., 2004].

Потоки поколений в элементарных популяциях разных видов реализуются в каждый момент времени и пространстве как «популяционные узоры», или «популяционные мозаики», разной пространственной структуры [Восточноевропейские..., 2004]. Развитие представлений о роли популяционных мозаик лесообразующих видов в организации биоценотического покрова существенным образом дополнило успешно распространяющуюся в экологии концепцию мозаично-циклической организации экосистем [The mosaic-cycle..., 1991]. Было обнаружено, что экосистемные процессы лесного сообщества, включая эволюцию видов, тесно связаны с генетическим разнообразием структурно доминирующих лесообразующих видов деревьев [Динамика ..., 2004].

Популяционный (или популяционно-видовой) уровень организации живой природы является ключевым как с эволюционной и экологической точек зрения, так и для планирования и обеспечения охраны, рационального использования природных ресурсов (вставка 1). Фундаментальное значение генетических процессов в популяциях животных и растений определило большое внимание к их изучению. Развитие методов биохимической популяционной генетики в 1960–1970-е гг. позволило существенно пополнить знания о генетических процессах, протекающих в природных и искусственных популяциях растений и животных [Алтухов, 2003].

ВСТАВКА 1. Лесные генетические ресурсы

Лесные генетические ресурсы (ЛГР) по определению Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (ФАО) – это «наследственные материалы, содержащиеся как в отдельных видах, так и в совокупности видов деревьев и других древесных растений, представляющие фактическую или потенциальную экономическую, экологическую, научную и социальную ценность» [The state..., 2014].

Необходимо подчеркнуть, что понятие «лесное биоразнообразие» («биологическое разнообразие лесов») имеет более широкое значение, чем понятие «лесные генетические ресурсы». Ставить знак равенства между ними неправомерно. Биологическое разнообразие включает в себя разнообразие на различных уровнях организации жизни на Земле: экосистемном, популяционно-видовом и молекулярно-генетическом¹. Все типы биологического разнообразия взаимосвязаны между собой: генетическое разнообразие обеспечивает разнообразие видов и устойчивость экосистем. Разнообразие экосистем и ландшафтов создает условия для образования новых видов. Повышение видового разнообразия увеличивает общий генетический потенциал экосистем. Таким образом, генетическое разнообразие внутри видов поддерживает не только выживание видов, но и целостность экосистем, их адаптивность и снижение рисков вымирания.

Отечественная популяционная генетика уточняет определение ФАО: под лесными генетическими ресурсами принято понимать «все разнообразие видов и внутривидовых форм древесных растений с непременным учетом сложившейся в результате их естественной истории нативной популяционной структуры, т.е. характерных для вида уровней внутрипопуляционного генного разнообразия и пространственного распределения генетической изменчивости на разных уровнях иерархической популяционной организации» [Динамика..., 2004].

При этом следует учитывать, что в России традиционно и по сей день для краткого обозначения исследований и практических мероприятий по изучению и сохранению генофондов лесных древесных растений, лесной селекции и по семеноводству часто используется термин «лесное семеноводство». В контексте международной лесной политики и международного переговорного процесса по лесам принято говорить об изучении, сохранении и рациональном использовании ЛГР [Conservation..., 2005]. Согласно определению ФАО под генетическими ресурсами было принято подразумевать не всю генетическую изменчивость, а ту её часть, которая важна для адаптации и селекции видов, имеющих очевидное ресурсное значение². Тем не менее, в связи с тем, что роль многих генов в адаптации и формировании селективируемых признаков до сих пор недостаточно ясна, авторы монографии применяют более широкий подход и используют как синонимы термины генетические ресурсы, генетическая изменчивость/гетерогенность и генофонд популяций и видов.

Будущее благополучие человечества, а также здоровье и продуктивность различных экосистем и сообществ зависят от генетического разнообразия лесов, которое включает как видовое разнообразие, так и внутривидовое (или популяционно-генетическое) разнообразие. Оба аспекта разнообразия ЛГР будут рассмотрены в первой книге монографии.

Установлено, что сохранение естественно-исторически сложившейся популяционной структуры видов, сложной структуры генофондов является необходимым условием адаптации и устойчивости популяций

¹ Генетическое разнообразие – разнообразие генов и их вариантов (аллелей в популяциях), видовое разнообразие – разнообразие видов и их популяций в экосистемах, экосистемное разнообразие – разнообразие самих экосистем.

² Изменено в 2022 г. в новой Куньминско-Монреальской глобальной рамочной программе КБР в области биоразнообразия до «необходимо принимать меры по сохранению и поддержанию генетического разнообразия не только домашних/сельскохозяйственных, но и диких видов».

и видов, стабильного воспроизводства их генетической структуры во времени [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глотов, 1975; Динамика..., 2004].

Проведенные оценки генетического разнообразия нескольких тысяч видов и метаанализ сотен наборов данных показали, что в мире сокращается генетическое разнообразие, особенно после начала промышленной революции, из-за деградации среды обитания и потери отдельных популяций, внедрения инвазивных видов, увеличения числа экстремальных климатических явлений [Aguilar et al., 2008; Leigh et al., 2019; Miraldo et al., 2016; Pinsky, Palumbi, 2014]. Генетическое разнообразие признано одним из трех основных компонентов биоразнообразия в соответствии с Конвенцией ООН о биологическом разнообразии. Ценность генетического разнообразия также признается другими международными соглашениями, включая Глобальную стратегию сохранения растений, Цели устойчивого развития Повестки дня 2030 [Transforming..., 2015].

Естественные популяции лесных древесных видов, как правило, хорошо адаптированы к природно-климатическим условиям в границах своих естественных ареалов, однако, несмотря на это, многие характеристики их важных хозяйственно значимых признаков и свойств могут не соответствовать существующим и перспективным социально-экономическим запросам общества и техническим условиям промышленности, а также новым климатическим условиям. Как известно, за последние 50–70 лет локальные климатические условия отдельных частей обширных ареалов основных лесообразующих пород претерпели значительные изменения под влиянием глобальных климатических процессов [Leskinen et al., 2020]. Кроме этого, потребность общества демонстрируют еще более динамичные изменения, которые характеризуются, с одной стороны, стремлением вовлечь в хозяйственный оборот любую низкосортную древесину, а с другой – постоянным ростом запроса на высококачественную крупномерную бесструктурную древесину для производства продукции премиального сегмента.

Россия как страна, обладающая богатейшими лесными ресурсами, при реализации новых возможностей, создаваемых климатической политикой и лесной биоэкономикой, способна внести существенный вклад в достижение глобальных Целей устойчивого развития ООН, а также в решение проблем мировой климатической политики. Важнейшим условием достижения указанных целей является неуклонное повышение продуктивности и адаптационной способности вновь

создаваемых искусственных насаждений в расчете на длительную перспективу. В данном аспекте лесная селекция рассматривается как один из самых эффективных и экологически безопасных способов увеличения производства древесины и иных полезностей леса, а также повышения его устойчивости к комплексу неблагоприятных абиотических и биотических факторов.

Сегодня в России назрела необходимость возрождения всей системы лесной селекции и селекционного семеноводства основных лесообразующих пород и перевода ее на новый, качественно более высокий уровень. Для теоретического обоснования данного процесса необходим критический анализ современного состояния и оценка перспектив развития лесной генетики и селекции в мире и, что особенно важно, на территории самой Российской Федерации. Именно в настоящее время сложились обстоятельства, благоприятствующие решению этой неотложной задачи, что обусловлено совершенствованием методов генетики, селекции и репродукции лесообразующих видов, а также вступлением большинства сохранившихся лесных селекционно-семеноводческих объектов в наиболее информативную для исследований стадию семеношения.

В целом для решения поставленной задачи имеются все необходимые заделы: 1) сохранённый научный и производственный кадровый потенциал; 2) ранее полученные и современные данные о видовой, популяционной и генетической структуре лесов России; 3) созданные в 1960–1970-х гг. лесные селекционно-семеноводческие объекты; 4) современные государственные программы и нормативные документы, нацеленные на сохранение и рациональное использование генетических ресурсов растений; 5) мировой и отечественный опыт в рассматриваемой сфере.

Основная задача нашего коллективного труда заключается в обобщении и анализе всех имеющихся материалов о достижениях российской лесной генетики и селекции, актуальных данных о видовом и популяционно-генетическом разнообразии лесов, а также о состоянии селекционно-семеноводческих объектов основных лесообразующих пород с целью создания научной основы для разработки национальной программы по изучению, сохранению и использованию лесных генетических ресурсов России. В связи с бедностью породного состава российских лесов, компенсируемого огромными ареалами и сложной популяционно-генетической структурой видов-лесообразователей [Милютин, 1998], основное внимание в монографии сосредоточено

на популяционно-генетической оценке и рациональном использовании основных лесообразующих пород России, прежде всего – хвойных. Представленная монография в значительной степени направлена на научное обоснование задачи по возрождению всей системы лесной селекции и селекционного семеноводства основных лесообразующих пород и перевода ее на новый, качественно более высокий уровень.

Для анализа методов и достижений лесной генетики и селекции авторами монографии использованы следующие первоисточники: материалы сайтов лесных институтов и учреждений, а также государственных и международных структур, отвечающих за данное направление; сайты российских исполнителей работ по лесной генетике и селекции в сети Интернет; современные российские и англоязычные литературные источники. Количественные данные (площадь лесов, особо охраняемых территорий, отдельных объектов лесного селекционного семеноводства и пр.) получены из официальных источников: аналитические доклады Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации, государственный лесной реестр Рослесхоза и др.

В связи с объёмностью собранных материалов по этому стратегически важному для России направлению, материалы по лесной селекции и семеноводству (глава 6) и итогам реализации государственной программы по закладке сети географических лесных культур основных лесообразующих пород (глава 7) приведены лишь в кратком изложении, необходимом для разработки предложений по наиболее актуальным вопросам применения достижений лесной генетики и селекции в области изучения, сохранения и использования российских лесов (глава 8). Расширенный анализ достижений российской науки в упомянутых выше направлениях будет представлен во второй книге монографии (2025), в которой также планируется дать более детальную характеристику степени изученности основных таксонов древесных растений России методами молекулярно-генетического анализа и количественные оценки внутрипопуляционного, аллельного, генного, гаплотического и нуклеотидного разнообразия по разным классам маркёров.

Коллектив авторов монографии объединяют многолетние обсуждения проблем и задач российской лесной генетики и селекции во время проведения серии профильных совещаний 2007–2024 гг., совместная работа над подготовкой национальных докладов «Состояние лесных генетических ресурсов Российской Федерации» для Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (2012 и 2020 г.) и искренняя

заинтересованность во внедрении популяционно-генетического подхода в решение задач использования, охраны и защиты лесов и лесной селекции России.

Выражаем огромную признательность коллегам, предоставившим списки своих публикаций, а также руководству Федерального агентства лесного хозяйства, ФБУ Рослесозащита и ФБУ ВНИИЛМ за сведения о современном состоянии лесов и единого генетико-селекционного комплекса, а также за помощь в подготовке настоящей монографии.

В заключение хотим выразить искреннюю благодарность рецензентам нашей монографии д.б.н. А.М. Крышеню и д.б.н., профессору, чл.-корр. НАН Беларуси В.Е. Падутову, замечания и советы которых всемерно способствовали улучшению ее текста.

Редакционная коллегия
декабрь 2024 года

ВВЕДЕНИЕ: МИРОВЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ИЗУЧЕНИИ, СОХРАНЕНИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИИ ЛЕСНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ

Предваряя описание достижений российской лесной генетики и селекции, которым посвящена монография, приведем краткое описание особенностей биологии древесных растений и перечислим ключевые достижения и тенденции мировой науки в этой области знаний.

Деревья и кустарники отличаются от других организмов несколькими важнейшими признаками. Прежде всего все они – многолетники с большой продолжительностью жизни и с относительно поздним вступлением в репродуктивную фазу. Популяции лесообразующих древесных видов, по крайней мере в бореальной и умеренной зонах, имеют большую численность и, как правило, высокую плотность. К тому же, как типичные высшие растения, деревья и кустарники не имеют возможности сменить местообитание при изменении экологической обстановки на протяжении всей жизни, измеряемой десятками и сотнями лет. Как следствие неподвижности в фазе спорофита, в большинстве случаев древесные растения отличаются высокой пластичностью и устойчивостью к условиям среды [Динамика., 2004]. Деревья и кустарники, как правило, имеют облигатное (полная самостерильность) или факультативное (смешанная система скрещивания с преобладанием ауткроссинга) перекрестное опыление, для них также характерно распространение пыльцы и семян на большие расстояния, что является естественным механизмом поддержания высокого уровня генетической изменчивости внутри видов и взаимосвязанности популяций в пределах их ареалов. Перечисленный ряд общих признаков, несмотря на специфику отдельных таксонов древесных растений, оказывает сходное воздействие на формирование и поддержание генетической структуры их популяций, для которых характерно очень высокое генетическое разнообразие [White et al., 2007; Porth, El-Kassaby, 2014], а размер геномов деревьев, особенно хвойных, может быть на порядок больше, чем у травянистых растений [Neale, Kremer, 2011; Leitch et al., 2019].

Уровень генетического разнообразия, поддерживаемого в популяции, определяется совместным действием мутаций, потока генов,

генетического дрейфа и отбора. Именно высокое генетическое разнообразие обеспечивает процесс реализации естественного отбора в лесных насаждениях, который приводит к их адаптации [Savolainen et al., 2007]: т. е. повышает вероятность того, что хотя бы некоторые особи популяции будут способны адаптироваться к изменившимся условиям окружающей среды. Генетическое разнообразие является основой эволюционных изменений и имеет решающее значение для адаптации видов к среде обитания и биотическим взаимодействиям, включая новые болезни, изменение климата и пр. Генетическое разнообразие помогает поддерживать функции, стабильность и услуги лесных экосистем, оказывая такое же влияние на структуру сообществ и экосистемные процессы, как и разнообразие видов [Prieto et al., 2015; Raffard et al., 2019]. Низкое генетическое разнообразие увеличивает риск вымирания популяций и видов [Spielman et al., 2004]. Более того, использование биологических ресурсов с низким генетическим разнообразием в лесном хозяйстве, как, впрочем, и в рыболовстве, и в сельском хозяйстве, может привести к большим социальным, экономическим и культурным потерям [Ploetz, 2015; Wu, 2019].

Считается, что риск потери генетического разнообразия популяций (насаждений) отсутствует, если осуществляется их естественное восстановление в исторически сложившихся диапазонах «мягкого» варьирования экологических условий [Isajev et al., 2009]. Генетическое разнообразие может снижаться за счет катастрофических природных процессов или антропогенных воздействий. Наибольшее давление на генетическое разнообразие испытывают популяции видов со средней экологической амплитудой, фрагментацией среды обитания и сокращенным или отсутствующим потоком генов [Habel, Schmitt, 2012]. Помимо фрагментации среды обитания, любые рубки, когда из популяции выборочно удаляют деревья, могут обеднить и ухудшить генофонд таких насаждений [Farwig et al., 2008; Schaberg et al., 2008], уменьшая также численность и частоту редких аллелей, тем самым снижая их адаптивный генетический потенциал [Hawley et al., 2007]. Многие процессы организации хранения и массового производства лесного репродуктивного материала потенциально также могут привести к снижению генетического разнообразия посадочного материала. Отбор фенотипов, массовое производство и/или передача на большие расстояния лесного репродуктивного материала, а также селекция – это практики искусственного отбора, отдающие предпочтение конкретным генотипам, что тоже может обеднять генофонд формируемых насаждений.

Вследствие перечисленного выше методы и подходы к изучению, управлению и сохранению лесных генетических ресурсов имеют свою специфику. Лесные генетики и специалисты по геномике сталкиваются с особыми проблемами и используют иные инструменты и методы в сравнении с теми, которые применяют для сельскохозяйственных культур [González-Martínez et al., 2006; Borthakur et al., 2022], хотя, безусловно, основные генетические принципы одинаковы для всех таксонов растений и животных.

Большинство лесных деревьев и кустарников, в том числе на ранних этапах «одомашнивания», обычно существует в виде крупных естественных популяций, для которых характерны высокие темпы ауткроссинга и распространение пыльцы и семян на большие расстояния [Neale, Kremer, 2011]. Даже их отселектированные в программах улучшения популяции представляют собой относительно большие генофонды по сравнению с сельскохозяйственными культурами. За некоторыми исключениями лесные селекционеры не стремятся создавать сорта в их классическом «сельскохозяйственном» понимании. При этом число видов деревьев, которые имеют известную или потенциальную ценность для лесного хозяйства в мире, исчисляется десятками тысяч, что намного выше по сравнению с количеством видов сельскохозяйственных продовольственных культур [Pautasso, 2009; The State..., 2014].

Ботаники мира в XXI в. продолжают каталогизировать видовое разнообразие ЛГР и изучать филогенетические взаимоотношения между группами древесных видов, поскольку некоторые районы Земли до сих пор малоизучены с ботанической точки зрения, а многие таксоны до сих пор не описаны. Тенденции цифровизации информации и формирования глобальных баз данных привели к созданию портала GlobalTree³, который обеспечивает доступ к информации о почти 60 000 видов деревьев в мире. Данные, лежащие в основе этого портала, содержат информацию, собранную в рамках Глобальной оценки деревьев (Global Tree Assessment)⁴, и связывают существующие глобальные базы данных GlobalTreeSearch, ThreatSearch, PlantSearch и GardenSearch. В рамках портала отслеживаются природоохранные

³ <https://www.bgci.org/resources/bgci-databases/globaltree-portal/> Создан Botanic Gardens Conservation International (BGCI) — благотворительной организацией по сохранению растений (Великобритания), которая сотрудничает с 800 ботаническими садами в 118 странах, чья совместная работа образует крупнейшую в мире сеть по сохранению растений.

⁴ <https://www.globaltreeassessment.org/>

действия с подробной информацией о том, кто и какие виды охраняет. Доступ к данным возможен на видовом, страновом и глобальном уровнях. Таким образом, портал GlobalTree – это новый инструмент мониторинга распространения видов деревьев, угроз и природоохранных действий, включая статус их сохранения *ex situ* и *in situ* [Beech et al., 2022; BGCI, 2021]. На портале можно найти также инструменты для статистического анализа и иного описания видового и генетического разнообразия.

В рамках инициативы Global Tree Assessment проанализирована степень угроз для всех видов деревьев. Из 58 497 оцененных видов деревьев 142 (0,2%) были классифицированы как вымершие, а 17 510 (30%) – как находящиеся под угрозой исчезновения [BGCI, 2021]. Это означает, что в мире в 2 раза больше видов деревьев, находящихся под угрозой исчезновения, чем млекопитающих, птиц, амфибий и рептилий вместе взятых. Зафиксировано, что еще по 13,2% видов деревьев недостаточно данных: многие из них известны только из исследований небольших, относительно малоизученных территорий. Основными угрозами для древесных растений в мире признаны рубка лесов и другие формы утраты среды обитания, прямая эксплуатация с целью добычи древесины и других недревесных продуктов, а также распространение инвазивных видов, вредителей и болезней леса. Изменение климата тоже оказывает негативное воздействие.

В коллекциях *ex situ* (живых коллекциях ботанических садов, дендрариев и банках семян) в мире зарегистрировано 17 825 (31%) из 58 090 видов деревьев. Из них 12 042 вида охраняются *ex situ* в стране происхождения, а 13 783 вида – за пределами страны происхождения. В то же время 40 265 видов не представлены ни в одной коллекции *ex situ* в мире. Ситуация несколько лучше, когда речь идет о сохранении *in situ*: 34 976 (60%) из 58 090 видов деревьев представлены как минимум на одной охраняемой территории в мире [Beech et al., 2022; BGCI, 2021]. Однако специальные программы сохранения *in situ* включают только 1 283 вида, что составляет лишь около 2% видов древесных растений в мире.

Всемирный центр агролесомелиорации CIFOR-ICRAF⁵ разработал базу данных полезных древесных растений GlobalUsefulNativeTrees

⁵ Всемирный центр агролесомелиорации CIFOR-ICRAF – подразделение генетических ресурсов ICRAF, которое играет глобальную роль в вопросах сбора, сохранения, документирования, описания и распространения коллекции генетического разнообразия древесных и кустарниковых растений для создания агролесомелиоративных насаждений.

(GlobUNT)⁶, которая включает информацию о 10 категориях их документированного использования человеком, полученную из Всемирного контрольного списка полезных видов растений (WCUPS) [Kindt et al., 2022]. GlobUNT включает 14 014 полезных видов деревьев, что составляет примерно четверть видов деревьев из GlobalTreeSearch и треть видов растений из WCUPS [Diazgranados et al., 2020]. По данным GlobUNT, 9 261 вид деревьев используется в качестве древесных материалов, а 8 283 – для приготовления лекарств. Кроме того, другие документально подтвержденные основные виды использования древесных растений включают выполнение экосистемных функций (3 317 видов), использование их в пищу (3 310), как топливо (2 162), как источник генов (1 552), в качестве корма для животных (1 494) и насекомых (712), для получения ядов (1 109) и в иных целях (1 396) [Kindt et al., 2023]. CIFOR-ICRAF вместе с партнерами поддерживает сеть диверсифицированных полевых генных банков агролесомелиоративных видов деревьев⁷, в которых упор делается на внутривидовое сохранение генетического разнообразия.

Важным мировым трендом является улучшение, повышение эффективности, качества, информативности и доступности молекулярных методов изучения генетического разнообразия. Исторически аллозимы были одними из первых и долгое время основными молекулярными маркерами, используемыми в генетических исследованиях, но они представляют только небольшую и специфическую часть генома⁸. Развитие методов полимеразной цепной реакции (ПЦР) и секвенирования ДНК первого поколения позволило разработать более совершенные молекулярные методы и маркеры, такие как полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLPs), микросателлитные локусы и однонуклеотидные полиморфизмы (SNPs). В настоящее время в этой области активно используются новые методы определения (прочтения) последовательностей нуклеотидов, так называемое «секвенирование следующего поколения» (NGS). Применение этих методов позволяет прочитать миллионы относительно коротких фрагментов ДНК одновременно, что значительно сокращает время, необходимое для секвенирования геномов или частей многих

⁶ <https://worldagroforestry.org/output/globalusefulnativetrees>

⁷ <http://apps.worldagroforestry.org/products/grunew/>

⁸ Геном организма представляет собой весь его генетический материал и у растений включает три отдельных генома: ядерный (около 50 000–100 000 генов), хлоропластный (около 100–120 генов) и митохондриальный (около 40–50 генов).

геномов. В последнее время активно развивается полногеномное секвенирование (WGS) с использованием методов прочтения длинных последовательностей нуклеотидов.

В первом докладе ФАО «Состояние лесных генетических ресурсов мира» дан обзор молекулярных методов, применяемых в области изучения, сохранения и использования ЛГР [The State., 2014]. С тех пор в этой области знаний произошло несколько крупных достижений: геномные технологии становятся дешевле и доступнее, соответственно, публикуется или находится в стадии изучения все большее число последовательностей целого генома видов [Li et al., 2022; Holliday et al., 2017]. Технологии высокопроизводительного геномного секвенирования в последнее время эволюционировали от создания коротких (50–300 п.н.) к гораздо более длинным (>10 000 п.н.) прочтениям секвенирования ДНК. Генетические и геномные подходы, обычно используемые в исследованиях биоразнообразия, включают штрих-кодирование (метабаркодирование) ДНК, методы таргетного секвенирования, секвенирование транскриптома (RNA-Seq) и секвенирование всего генома. Становится более распространенным явлением разработка эталонных геномов. По сути, это референсные геномы, которые обеспечивают представление всей последовательности генома вида, а также ключевую информацию о расположении конкретных генов. Референсные геномы предоставляют исследователям основу для сбора генетических данных и расширяют объем анализа, направленного на идентификацию конкретных генов, находящихся в стадии отбора.

Первым древесным видом с полностью аннотированным геномом был тополь чёрный [Tuskan et al., 2006]. В настоящее время в общедоступных базах данных⁹ загружена информация о как минимум 38 референсных геномах древесных видов. Из отечественных лесных древесных видов референсные геномы получены для ели европейской [Nystedt et al., 2013] и лиственницы сибирской [Kuzmin et al., 2019]. Основными проблемами при секвенировании целых геномов лесных деревьев являются их огромные размеры и высокоповторяющиеся элементы ДНК. Геномы голосеменных растений могут быть очень большими: сосна обыкновенная имеет размер ~22 млрд нуклеотидных оснований (н.о.) [Puhjärvi et al., 2020], тогда как у покрытосеменных геномы, как правило, меньше, например дуб черешчатый с размером генома ~0,72 млрд н.о. [Simon and Roddy, 2018; Plomion et al., 2018]. Существенную часть

⁹ Например, <https://treegenesdb.org/>

геномов голосеменных растений составляет высокоповторяющаяся ДНК (70–80%), например, до 70% генома лиственницы сибирской размером 12 млрд н.о. [Bondar et al., 2022a] или 82% генома сосны ладанной размером 22 млрд н.о. [Wegrzyn et al., 2014].

С увеличением количества геномных данных о древесных видах возникла необходимость их интеграции в доступные базы данных. В качестве примеров можно назвать TreeGenesDB¹⁰, которая включает литературные источники и данные о геноме, белках и РНК тысяч различных видов, или глобальную платформу о генетических ресурсах растений Genesys¹¹. Такие базы данных помогают стандартизировать формат данных, одновременно повышая их доступность. Кроме того, разработчики постоянно добавляют инструменты и рабочие процессы, помогающие анализировать эти данные [Wegrzyn et al., 2020; Falk et al., 2018]. Одним из таких инструментов является онлайн-сервис CartograTree, который обеспечивает анализ данных TreeGenes в контексте географического положения вида для филогенетических или популяционно-генетических исследований [Wegrzyn et al., 2019; Vasquez-Gross et al., 2013].

Новые технологии применяются в различных областях (от генетики, молекулярной биологии, биоинформатики до машинного обучения) для изучения структуры, функций и эволюции генов. С помощью этих высокопроизводительных методов получена информация более высокого качества об истории популяций древесных видов, расширении и сокращении их ареалов в условиях изменения климата, более эффективно определены границы видов, уточнены выводы о филогенетических отношениях между видами, а также представлены характеристики адаптивной эволюции лесных деревьев на молекулярном уровне [González-Martínez et al., 2006; Dauby et al., 2014; Heuertz et al., 2014; Plomion et al., 2016, 2018; Neophytou et al., 2022; Tikhomirova et al., 2023; Novikova et al., 2023a,b]. Например, обширное сканирование генома тополя волосистоплодного (*Populus trichocarpa* Torr. et A.Gray ex Hook) выявило закономерности географической дифференциации разных масштабов на западе Северной Америки [Slavov et al., 2012]. Использование геномных данных также помогает прояснить вопросы, связанные с таксономической сложностью, непризнанной клональностью и гибридизацией, как в случае с двумя редкими видами эвкалипта: эвкалиптом вирджинским (*Eucalyptus virginea* Hopper et Ward.-Johnson)

¹⁰ <https://treegenesdb.org/>

¹¹ <https://www.genesys-pgr.org/>

и предполагаемым гибридом *E. × phylacis*, которые нуждаются в сохранении [Bradbury et al., 2021]. Геномные данные также расширяют понимание инбредной депрессии, возникающей в природных популяциях [Kardos et al., 2016]. В последнее время в исследования с молекулярными маркерами вовлечено большое число видов тропических деревьев [Oluwajuwon et al., 2022].

Для исследования сложных признаков были применены подходы, основанные на транскриптомных, протеомных и метаболомных данных [Lu et al., 2018; Depardieu et al., 2021]. Эти методы в сочетании с данными о полногеномных вариациях позволяют исследовать причинно-следственные связи между генотипом и фенотипом [Marjoram et al., 2014; Benestan et al., 2016; Lu et al., 2017, 2018, 2019; Novikova et al., 2023a,b], а также предсказывать адаптивные генетические изменения, вызванные изменением климата [Lu et al., 2019].

Полногеномные данные дают новую информацию и могут способствовать улучшению как селекционных методов, так и традиционных подходов к сохранению ЛГР [Shafer et al., 2015; Plomion et al., 2016; Neale and Wheeler, 2019; Isabel et al., 2020; Theissingner et al., 2023; Du et al., 2023]. Примеры включают выявление популяций или генов, устойчивых к болезням или вредителям, оценку адаптивного потенциала видов к изменению климата, разработку рамок для сохранения генетического разнообразия и/или операций по содействию потоку генов, анализ популяций на предмет оценки уровня генетического разнообразия [Lu et al., 2019; Borrell et al., 2020; Ingvarsson and Bernhardsson, 2020; Isabel et al., 2020; Parent et al., 2020; Novikova et al., 2023a,b]. Учитывая более высокое разрешение, геномные данные могут быть полезны для определения природоохранных единиц, особенно для редких, находящихся под угрозой исчезновения видов, у которых выявление адаптивных генетических вариаций затруднено [Funk et al., 2012].

Значительный прогресс за последние 10 лет заключался в возможности применять геномные данные для оценки степени местной адаптации у отдельных особей и популяций [Funk et al., 2012; Neale, Wheeler, 2019]. Например, геномные данные были использованы для выбора популяций, подлежащих сохранению: геномные данные относительно небольшого числа адаптивных генов сосны обыкновенной подтвердили высокий уровень дифференциации и необычную эволюционную историю популяций этого вида из Шотландии [Wachowiak et al., 2011].

В то время как более ранние попытки изучить локальную адаптацию были основаны главным образом на выборе генов-кандидатов, контролирующих адаптивные признаки, или на поиске маркёров, связанных с адаптивными локусами, в настоящее время скрининг всего генома дает гораздо больше возможностей для выбора самого широкого спектра генов и маркёров, как селективно-нейтральных, так и тех, чья изменчивость находится под влиянием отбора. Это способствует раскрытию механизмов, которые приводят к адаптации и эволюционным изменениям, таким как полигенный и эпистатический отбор [Plomion et al., 2016].

Новые технологии секвенирования ДНК могут использоваться для выявления «предварительно адаптированных» генетических вариантов из исходных популяций в пределах ареала вида, которые можно переместить в популяции-реципиенты, чтобы повысить их эволюционный потенциал и способность противостоять радикальным изменениям окружающей среды. Эта стратегия кажется более выгодной для деревьев по сравнению с другими организмами, учитывая их долгую жизнь и относительно медленное расселение [Krutovsky et al., 2012; Aitken and Bemmels, 2016; Gugger et al., 2018].

Взросшая способность генерировать генетические и геномные данные и связывать их с экологическими и фенотипическими параметрами привела к развитию моделирования и соответствующих статистических методов. Это позволяет лучше определить объекты сохранения *in situ*, оценить эффективность соответствующих действий, необходимость активного управления для обеспечения сохранения генетического разнообразия, проанализировать, что происходит в масштабе ландшафта, как осуществляется обмен потоками генов между насаждениями (популяциями) на охраняемых территориях и за их пределами. Более того, за последнее десятилетие стало ясно, что сохранение *in situ* может включать научно обоснованное использование ЛГР.

Благодаря геномным данным значительно продвинулось научное понимание угроз (включая снижение устойчивости к патогенам, засухам и другим стрессам) и адаптивных процессов. Новые технологии позволили изучить степень локальной адаптации на индивидуальном и популяционном уровнях, а также обнаружить признаки процесса адаптации даже на уровне очень небольшого пространственного масштаба.

Появились новые междисциплинарные области исследований: экологическая и ландшафтная геномика. Целью первой является понимание

реакции организмов на окружающую среду путем применения функциональной геномики для идентификации и характеристики генов, имеющих экологическое и эволюционное значение [Ungerer et al., 2008; Renn, Siemens, 2010; Holliday et al., 2017; Lu et al., 2019]. Ландшафтная геномика сочетает в себе популяционную геномику, ландшафтную экологию и пространственный анализ для оценки влияния гетерогенности окружающей среды на нейтральную и адаптивную генетическую изменчивость [Hand et al., 2015; Balkenhol et al., 2019]. Региональный ландшафт оказывает влияние на местные популяции, но ключевой вопрос заключается в пространственном масштабе этого эффекта и в том, как он различается в зависимости от типа измеряемой реакции, что очень важно для решения вопросов сохранения и управления популяциями [Keller et al., 2015]. Показана важность управления большими буферными зонами вокруг лесных объектов, подлежащих сохранению [Jackson, Fahrig, 2014]. Управление охраняемыми видами в пространственных масштабах, основанное только на численности популяций, может привести к игнорированию более широкого воздействия ландшафта на генетическое разнообразие и устойчивость популяций. Выявление пространственного совпадения особенностей ландшафта и значительных генетических различий между популяциями демонстрирует пространственное распределение разнообразия и дивергенцию популяций [Chiocchini et al., 2016; Mattioni et al., 2017], что имеет значение при выборе приоритетных участков для сохранения *in situ* и природоохранной деятельности.

Возрождение интереса к изучению потока генов на ландшафтном уровне и его способности, даже при низкой интенсивности, противодействовать мутациям, дрейфу и отбору поддерживается новыми геномными методами. Полученные массивы геномных данных позволяют более внимательно исследовать роль потока генов в эволюции растений и то, как влияние потока генов меняется в зависимости от биологии вида, конкретных популяций и/или внутри одной и той же популяции с течением времени [Williams, 2017]. Эти работы имеют большое значение для оценки потенциальных последствий фрагментации лесов, а также для создания и управления объектами сохранения генетического разнообразия.

В Европе были согласованы принципы, которые являются основой для создания динамичной структуры сохранения ЛГР [Koskela et al., 2013], направленные в том числе на поддержание эволюционных процессов, обеспечение смены поколений в популяциях [Lefevre et al.,

2013]. Эти принципы легли в основу Стратегии ЛГР для Европы [Lefevre et al., 2020]. В США в рамках национальной полномасштабной оценки дефицита регенерации древесных видов были разработаны индикаторы для систематического выявления утраты генетического разнообразия [Potter, Riitters, 2021].

Древесные виды обладают очень широкой фенотипической пластичностью, в основе которой лежат эпигенетические модификации. Некоторые из них играют огромную роль в адаптации, являются устойчивыми, трансгенеративными и могут наследоваться. Таким образом, эпигеномика, изучающая такие модификации на полногеномном уровне и их роль в регуляции экспрессии генов, в адаптации и эволюции, представляет собой очень важное направление исследований, в том числе в геномике древесных растений [Moler et al., 2019].

В последнее десятилетие значительное количество исследований было сосредоточено на оценке того, как изменение климата может повлиять на уязвимость, чувствительность и адаптивный потенциал отдельных видов деревьев, а также на текущие усилия по сохранению *in situ* ЛГР [Bower et al., 2017; Lima et al., 2017; Serra-Varela et al., 2017]. В результате таких исследований разрабатывают практические рекомендации по учету влияния изменения климата на управление ЛГР и стратегию сохранения *in situ*. Например, один из подходов в определении приоритетных популяций для сохранения генов основан на картах риска их исчезновения в условиях изменения климата, которые наложены на карты пространственного распределения генетических вариаций по ареалу вида [Bower et al., 2017].

С учётом скорости изменения климата и довольно медленной скорости естественной миграции лесных деревьев, а также того факта, что отдельные популяции лесных деревьев приспособлены к довольно узкому климатическому интервалу, была разработана концепция адаптивного менеджмента, которая предлагает управленческие решения для поддержки адаптации популяций лесных деревьев к изменению климата. Предложены альтернативные варианты с разной степенью управленческого вмешательства, которые обозначены как «помощь в миграции», «помощь в колонизации», «помощь в переселении» или «облегченная миграция» [Rehfeldt et al., 2002; Tchebakova et al., 2005; Aitken et al., 2008; Hewitt et al., 2011; Pedlar et al., 2012; Krutovsky et al., 2012; Dumroese et al., 2015].

Продолжаются работы по оценке возможных прямых и косвенных долгосрочных генетических последствий лесохозяйственной

деятельности в эксплуатационных лесах от бореального пояса до тропиков с использованием молекулярных методов [Rajora et al., 2000; Schaberg et al., 2008; Ratnam et al., 2014].

Относительно недавно получили развитие подходы к идентификации и определению происхождения неизвестных образцов лесного репродуктивного материала или древесины на основе сравнения неизвестных образцов с имеющимися референсными образцами с помощью генетических методов. В настоящее время разработка ДНК-маркёров, генетическая идентификация видов, выявление географического происхождения и проверка путей поставок репродуктивного материала и древесины по ДНК-фингерпринтам уже являются рутинными услугами¹². Революционные изменения в этой области связаны с появлением высокопроизводительного секвенирования ДНК нового поколения, что стало основой при разработке наборов из миллионов генетических маркёров для основных лесообразующих пород [Leroy et al., 2020]. Это дает возможность отобрать наиболее информативные локусы, например для выявления генетических различий между близкородственными и морфологически сходными видами [Schröder, Kersten, 2023].

Молекулярно-генетические методы, используемые для выявления происхождения лесных материалов, можно условно разделить на три группы: ДНК-штрихкодирование, ДНК-фингерпринтинг и популяционно-генетические/филогеографические. ДНК-штрихкодирование направлено на выявление принадлежности растения к тому или иному виду на основе сравнения нуклеотидных последовательностей нескольких стандартных генов изучаемых образцов с нуклеотидными последовательностями этих генов в базе данных [Hebert et al., 2003]. У растений таковыми могут служить гены хлоропластов (*rbcl*, *matK*), последовательности внутреннего транскрибируемого спейсера (*ITS1* и *ITS2*) и хлоропластных межгенных спейсеров (IGS, таких как *trnL-trnF*, *trnE-trnT*, *trnT-psbD*, *ndhF-rpl32*, *psbA-trnH* и *rpl14-rpl16*) [Jiao et al., 2014; Nithaniyal et al., 2014; Farooq et al., 2020; Ferri et al., 2021; Ahmed, Zaman, 2022; Letsiou et al., 2023]. Данная технология имеет большие перспективы в судебно-ботанической экспертизе для определения таксономической принадлежности образцов, особенно у видов, имеющих высокоценную древесину [Hartvig et al., 2015; Ferri et al., 2021; Рябухина, Крутовский, 2023а,б]. Успешно разрабатываются референсные библиотеки для многих таксонов отдельных регионов мира, такие как онлайн-база данных открытого

¹² Например, <https://www.thuenen.de>

доступа BOLD¹³, содержащая на данный момент информацию по более чем 72 тыс. видам растений с инструментарием для получения, хранения, анализа и публикации ДНК-штрихкодов. Перспективной альтернативой микросателлитным маркерам для ДНК-фингерпринтинга могут стать однонуклеотидные полиморфизмы (SNPs) [Boonyarit et al., 2014; Degen et al., 2021a,b; Новикова и др., 2023; Novikova et al., 2023a,b; Zhou et al., 2023; Bruhaux et al., 2023].

Необходимо подчеркнуть, что молекулярно-генетические методы на основе ДНК-штрихкодирования применяются в основном для идентификации видов, чем для выявления географического происхождения популяций и отдельных особей. В частности, референсные базы ДНК-штрихкодирования созданы для 86% наиболее приоритетных таксонов древесных растений, включенных в список Глобальной сети отслеживания древесины (GTTN)¹⁴ [Low et al., 2022]. Только 24% таксонов списка исследованы для выявления географического происхождения и разработки геногеографических карт, причем по большей части для контроля древесины на уровне стран-экспортеров. Если данный темп сохранится, то все 322 приоритетных вида GTTN будут изучены в этом отношении в лучшем случае лишь к 2048 г. [Low et al., 2022]. Такому пессимистичному прогнозу сопутствует целый комплекс причин: дефицит крайне дорогих геногеографических баз данных, несоответствие между филогеографическими границами видов и политическими границами стран, отсутствие системы внедрения тестов определения географического происхождения лесных материалов в криминалистическую практику.

Подавляющее большинство генетических исследований освещает проблемы мониторинга редких древесных видов, находящихся под угрозой исчезновения, и видов-эндемиков, которые, как правило, имеют высокоценную древесину [Smulders et al., 2008; Jolivet, Degen et al., 2013; Vinceti et al., 2013; Hung et al., 2017; Chaves et al., 2018; Huang et al., 2020]. Популяции редких видов и эндемиков обладают довольно малой численностью и не могут поддерживать устойчивые равновесные частоты генов, что приводит к более высокому уровню дивергенции по генетическому составу между небольшими популяциями. В свою очередь, точность генетической идентификации с целью определения географического происхождения особей и их групп у таких видов также ожидаемо

¹³ <http://www.boldsystems.org>

¹⁴ <https://globaltimbertrackingnetwork.org>

должна быть выше [Ogden, Linacre, 2015]. На уровне идентификации страны-экспортёра древесины этого может оказаться достаточно. Более сложная картина наблюдается у видов с большими непрерывными ареалами и низкими уровнями межпопуляционной дивергенции.

Для географической идентификации древесины хвойных видов с большими ареалами не все типы ДНК-маркёров, используемых в филогеографии, одинаково результативны. Более того, их эффективность может отличаться в зависимости от видовой принадлежности по причине различной эволюционно обусловленной структуры популяций. На получаемую картину популяционно-генетической изменчивости вида также влияет тип наследования генетических маркёров (двуродительское или однородительское), что позволяет получать информацию о более глубоких межпопуляционных различиях или, наоборот, «слабых», особенно при исследовании популяций с высоким обменом генами на границе их контактных зон. Так, у видов семейства сосновые (Pinaceae) однородительское наследование цитоплазматических маркеров митохондриальной ДНК (мтДНК) осуществляется семенами по материнской линии, а хлоропластной ДНК (хпДНК) – пылью по отцовской линии. Благодаря меньшему эффективному размеру популяции из-за гаплоидности оргanelльных геномов цитоплазматические маркёры сильнее подвержены дрейфу генов и лучше отражают события изоляции и экспансии по сравнению с двуродительски наследуемыми локусами ядерного генома (ядДНК).

Генетическая структура мтДНК изменяется в более крупных пространственных и временных масштабах, в отличие от таковой по ядерным и хлоропластным генам, что делает её эффективным инструментом для идентификации крупных анклавов популяций, а значит, и географических областей, где они произрастают (при условии фиксации митотипов). Структура изменчивости хпДНК является гораздо менее четкой по причине ее переноса на значительные расстояния (преимущественно за счет разлёта пыльцы), в связи с чем выявление четких генетических границ популяций по хпДНК может быть значительно затруднено или невозможно.

Цитоплазматические маркёры, будучи сцепленными, не способны отразить всю информацию о межпопуляционных отношениях, что делает их менее пригодными для углубленного изучения межпопуляционных различий. Напротив, использование локусов ядДНК позволяет резко повысить статистическую мощность генетического анализа за счет изучения сходства или различия генотипов по многим

независимым генам из разных популяций, что помогает выявить (субпопуляционную структуру в меньших географических масштабах. При имеющихся сегодня возможностях использования технологий полногеномного секвенирования можно добиться впечатляющих результатов, анализируя одновременно по всему геному десятки и даже сотни тысяч однонуклеотидных полиморфизмов на большей части ареала вида [Holliday et al., 2017]. Примерами удачного создания популяционно-генетических баз на основе SNP-маркёров с целью идентификации географического происхождения древесины служат исследования цедры душистой (*Cedrela odorata* L.) [Finch et al., 2020] и клёна крупнолистного (*Acer macrophyllum* Pursh) [Cronn et al., 2021]. В свою очередь, современные биоинформационные подходы к обработке данных, например глубокое машинное обучение, значительно упрощают задачу поиска и отбора наиболее информативных географически изменчивых диагностических локусов для контроля происхождения лесоматериалов [Finch et al., 2020].

Таким образом, собранные референсные базы и/или выявленную с помощью фило- и географических исследований генетическую структуру региональных популяций используют в качестве основы для разработки методов идентификации источников происхождения древесины и репродуктивного материала. Разработаны системы контроля за оборотом репродуктивного материала деревьев, основанные на молекулярных маркёрах [Ziegenhagen et al., 2003; Degen et al., 2010; Ben-Ayed et al., 2012; Pereira et al., 2012].

В лесной селекции и при создании лесных насаждений используется широкий спектр биотехнологий [Shestibratov et al., 2008]. Так, по данным ФАО, технологии клонального микроразмножения разработаны уже для многих экономически значимых древесных видов из родов *Pinus*, *Picea*, *Eucalyptus*, *Acacia*, *Quercus* и *Populus* [Preliminary review., 2004]. Для нескольких видов деревьев, включая акацию, эвкалипты, сосны и тик, использование микроразмножения играет доминирующую роль в крупномасштабном производстве клоновых саженцев. Основой микроразмножения лесных деревьев уже давно являются тканевые культуры, полученные из образцов почек или побегов, но инвестиции в соматический эмбриогенез в последнее время значительно возросли, поскольку он обеспечивает гораздо более высокие темпы размножения, чем черенки *in vitro*, и большие возможности для генетической модификации. Самые передовые программы селекции деревьев, поддерживающие крупномасштабные промышленные древесные

плантации, первыми внедрили соматический эмбриогенез для микро-размножения посадочного материала. Наиболее разработаны и нашли коммерческое применение в странах Европы технологии размножения ценных генотипов тополей и берёз.

Появление методов селекции с помощью генетических маркёров (MAS) породило ожидания, что это ускорит процесс селекции лесных деревьев, но прогресс оказался медленнее, чем ожидалось. Попытки связать количественные признаки лесных деревьев с молекулярными маркёрами выявили большое количество генов, контролирующих количественные признаки (QTL), с непостоянными характеристиками в разных средах и генетической локализацией. В результате полно-геномного картирования ассоциаций (GWAS) установлено дополнительно много генов, чья изменчивость коррелировала с изменчивостью разных важных адаптивных и селекционных признаков, но индивидуальный вклад маркёров в изменчивость изучаемых признаков составлял часто лишь очень небольшую часть, обычно несколько процентов от общей фенотипической изменчивости [Lu et al., 2017, 2018, 2019; Dasgupta et al., 2021]. Это привело к смене парадигмы в лесной селекции, и сейчас усилия лесных селекционеров направлены на выявление совместного эффекта всех или максимально возможного числа генов в геноме с помощью ДНК-маркеров с целью использования полученных знаний в геномной селекции [Lebedev et al., 2020; Grattapaglia, 2022]. Геномная селекция представляет собой форму MAS, в которой используется большое количество маркёров ДНК для обнаружения их связи с признаками, а перспективные деревья выбирают на основе их генотипов. Этот подход стал осуществим благодаря высокоэффективному генотипированию через секвенирование или использованию наборов SNPs, представленных десятками, сотнями тысяч и даже миллионами полиморфных маркёров, картирующих практически весь геном, что дало многообещающие первые результаты. Таким образом, геномная селекция значительно сократила время селекции, что особенно важно для лесных деревьев с длинными циклами размножения.

Применение ставших уже традиционными технологий генетической модификации – вставки, активации или выключения генов и подобных подходов – улучшили понимание процессов, связанных с ростом деревьев, что также способствовало лучшему пониманию фундаментальных процессов метаболизма и фенотипического проявления генотипов в различных средах, улучшило понимание

функциональной геномики, которая изучает связь между ДНК и ее прямыми продуктами в фенотипе. Практической целью этих усилий было повышение продуктивности, качества древесины и устойчивости как к биотическим (вредителям и болезням), так и абиотическим (засуха, засоление и низкие температуры) факторам стресса. Однако пока только две страны разрешили использование генетически модифицированных деревьев для коммерческих плантаций: тополь в Китае с 2002 г. и трансгенный эвкалипт с улучшенным ростом в Бразилии с 2015 г. В США и Канаде проводят полевые испытания определенных генетически модифицированных видов тополя и сосны.

Помимо целей создания коммерческих плантаций, технологии генетической модификации лесных деревьев все чаще рассматриваются как наиболее эффективные или даже единственно возможные для улучшения состояния и восстановления утраченных лесов. Примером может служить каштан американский (*Castanea dentata* (Marshall) Borkh.), который ранее доминировал во многих регионах Северной Америки, но практически исчез из-за инвазивного грибкового патогена, случайно интродуцированного из Азии. После нескольких десятилетий исследований, направленных на поиск решения, устойчивые к фитофторозу экземпляры каштана американского были выведены с помощью геной инженерии: путем введения гена пшеницы, синтезирующего фермент, который позволяет дереву расщеплять оксалат, вырабатываемый патогеном [Steiner et al., 2017; Powell et al., 2019].

В дополнение к традиционным технологиям генетической модификации в последние годы бурно развивается технология редактирования генов и генома лесных деревьев на основе системы CRISPR/Cas9 [Dort et al., 2020; Ahmar et al., 2021; Anders et al., 2022; Cao et al., 2022; Strauss et al., 2022; Zhao et al., 2022], которая значительно расширяет возможности для изучения функций генов лесных деревьев и дальнейшего манипулирования. Многие исследования сосредоточены, например, на полной или частичной инактивации генов, участвующих в биосинтезе лигнина. Эта технология позволяет производить новые толерантные и устойчивые трансформанты деревьев гораздо быстрее, чем это можно сделать с помощью классических программ селекции. Однако необходимы дальнейшие исследования, чтобы оценить, как полная или частичная инактивация генов, участвующих в формировании структуры и химического состава древесины, может повлиять на долгосрочный рост и адаптируемость деревьев и насаждений.

Бурное развитие современных методов секвенирования ДНК, наблюдаемое с начала XXI в., коренным образом изменило биологические науки, медицину, сельское и лесное хозяйство [Dort et al., 2020; Lebedev et al., 2020; Ahmar et al., 2021; Anders et al., 2022; Cao et al., 2022; Grattapaglia, 2022; Strauss et al., 2022; Zhao et al., 2022; Younessi-Hamzekhanlu, Gailing, 2022]. Технологии массивно-параллельного секвенирования ДНК, а также такие новейшие геномные методы, как редактирование геномов и геномная селекция, находят широкое применение в лесной биотехнологии, лесной генетике и селекции.

Глава 1.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕСНЫХ РЕСУРСОВ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Общая площадь Российской Федерации – 17,1 млн км², она распределяется следующим образом: 51% леса, 13% сельскохозяйственные угодья, 13% поверхностные воды, включая болота, 23% другие земли [О состоянии..., 2022]. Лесистость территории неравномерная, в среднем составляет 46,4% (рис. 1.1).

Государственное управление в области использования, охраны, защиты, воспроизводства лесов на территории страны осуществляют Правительство Российской Федерации, Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, органы исполнительной власти субъектов РФ, а также специально уполномоченные государственные органы управления лесами: на землях лесного фонда – Федеральное агентство лесного хозяйства (Рослесхоз) и территориальные органы Рослесхоза в федеральных округах и субъектах РФ.

Федеральные полномочия в сфере лесных отношений на региональном уровне реализуются через департаменты лесного хозяйства в федеральных округах и субъектах РФ, представляющих собой территориальные объединения субъектов Российской Федерации. Основными территориальными единицами управления в области использования, охраны, защиты, воспроизводства лесов страны являются лесничества. Всего в Российской Федерации насчитывается около 1,5 тыс. лесничеств.

По данным государственного лесного реестра на 01.01.2024, общая площадь земель Российской Федерации, на которых расположены леса, составила 1 188,3 млн га. Земли лесного фонда занимают 96,4% площади всех земель, на которых расположены леса (1 146 млн га); леса на землях населенных пунктов (городские леса) – 1,3 млн га, леса ООПТ – 29,3 млн га, леса на землях иных категорий – 11,6 млн га. В соответствии с действующим законодательством Российской Федерации, к землям лесного фонда относят лесные и нелесные земли. Лесные земли представлены участками, занятыми лесными насаждениями, и участками, не занятыми лесными насаждениями, но предназначенными для их восстановления (вырубки, гари, участки, занятые питомниками и т.п.). К нелесным отнесены земли, предназначенные для ведения лесного хозяйства (просеки, дороги и др.). На долю лесных земель приходится

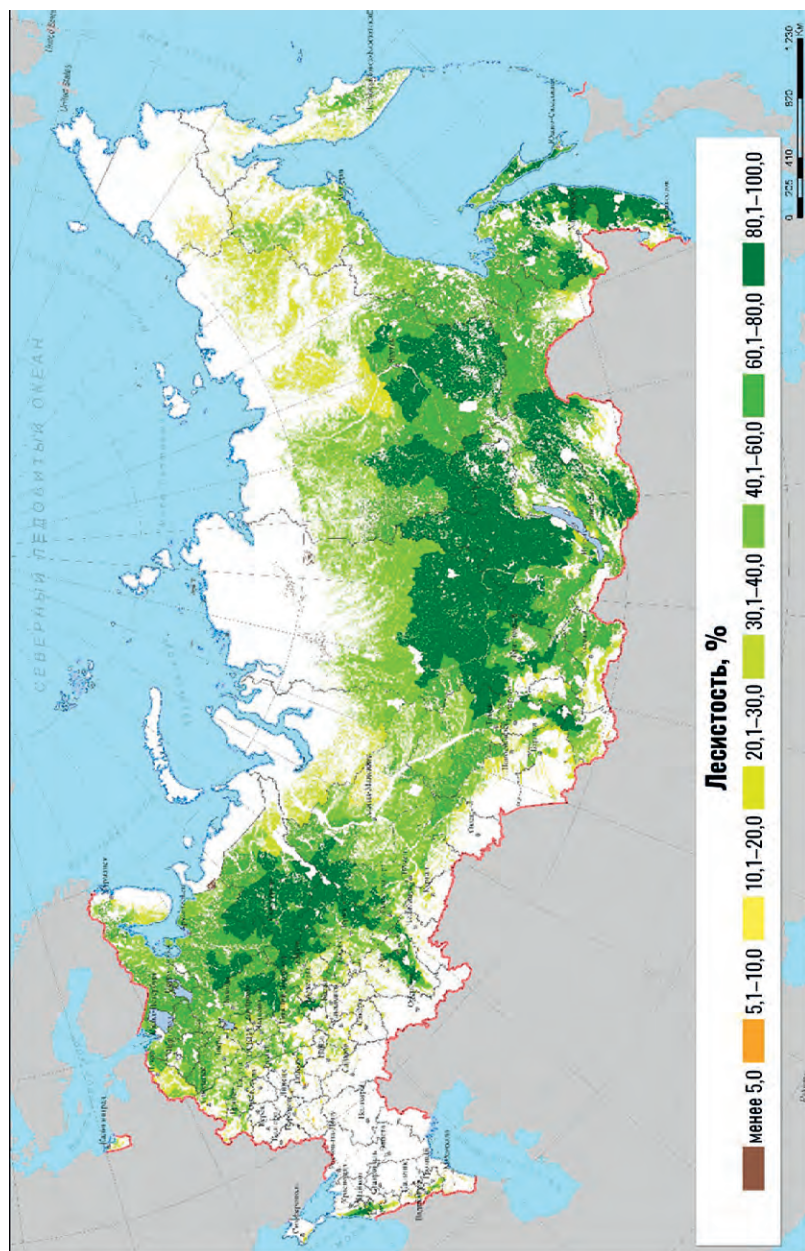


Рис. 1.1. Лесистость территории России, %

75,4% общей площади земель лесного фонда (899,96 млн га), нелесные земли составляют 24,6%. Среди лесных земель на занятые лесными насаждениями приходится 88,7% площади, на не занятые – 11,3%.

В общей площади лесов и общем запасе древесины доминирующее положение занимают леса, расположенные на землях лесного фонда. В них сосредоточено около 96% общего запаса древесины лесов России.

Особенности режима ведения лесного хозяйства позволяют оценить проблемы и возможности, которые обусловлены соответствующими разрешениями и запретами для сохранения генетического разнообразия лесов, расположенных на соответствующих категориях земель. Так, в лесах, расположенных на землях ООПТ, наблюдается естественная динамика уровня генетического разнообразия, и видовой состав древесных и кустарниковых растений соответствует флористической зоне. В лесах на землях обороны и безопасности тенденции изменения состояния лесных генетических ресурсов зависят от режима использования: от заповедного с сохранением естественной динамики лесных экосистем (и, соответственно, видового и генетического разнообразия деревьев и кустарников) до высокой степени техногенной нагрузки на отдельных участках с негативной динамикой. В лесах на землях населенных пунктов наблюдается наиболее сильное антропогенное воздействие, изменение (обеднение) видового состава дендрофлоры, потеря генетического разнообразия популяций древесных растений, вызванная антропогенной деятельностью. Кроме того, в ряде случаев увеличивается количество видов-интродуцентов дендрофлоры¹⁵, которые привносятся искусственно при формировании ландшафтных зон и лесопарков.

Согласно статье 10 Лесного кодекса РФ все леса, расположенные на землях лесного фонда Российской Федерации, по целевому назначению подразделяются на защитные (25%), эксплуатационные (52%) и резервные (23%). К защитным относятся леса, выполняющие преимущественно средообразующие, водоохранные, защитные, санитарно-гигиенические, оздоровительные и иные полезные функции. Эксплуатационные леса в основном предназначены для «устойчивого, максимально эффективного получения высококачественной древесины и других лесных ресурсов, продуктов их переработки с обеспечением сохранения полезных функций лесов». К резервным отнесены леса, в которых в течение 20 лет не планируется осуществлять заготовку

¹⁵ Дендрофлора — исторически сложившаяся совокупность древесных растений (деревьев и кустарников), произрастающих или произраставших в прошлые геологические эпохи на данной территории.

древесины, однако здесь допускается проведение рубок в целях обеспечения работ по геологическому изучению недр и заготовке древесины гражданами для собственных нужд. Каждой группе лесов по целевому назначению соответствуют определенные правила ведения лесного хозяйства, проведения лесоустройства, назначения хозяйственных мероприятий. В последнее время в стране наблюдается тенденция увеличения площади защитных лесов.

По данным государственной инвентаризации лесов (ГИЛ), по состоянию на 2020 г. на лесных землях преобладают хвойные породы, которые занимают 56,2% лесной площади, мягколиственные – 28,1%, твердолиственные – 2,9%. На долю прочих древесных пород (абрикос, груша, рябина и пр.) приходится 4,5%. Земли, на которых отсутствуют деревья диаметром 6 см и более, составляют 8,3% лесной площади [Аналитический обзор., 2022].

Леса Российской Федерации преимущественно естественные, на 98,4% образованы аборигенными древесными породами, что позволяет сохранять природный уровень биоразнообразия. Доля лесных культур составляет всего 1,6% общей площади лесов. Искусственные насаждения, созданные посевом семян, занимают 1,1%, посадкой саженцев/сеянцев – 0,5% лесной площади.

Леса в основном произрастают в таёжной лесорастительной зоне, а также в переходной зоне хвойно-широколиственных (смешанных) лесов. Леса России по преимуществу бореальные: на их долю приходится около 90% площади земель, занятых лесными насаждениями.

Основными лесообразующими породами в лесах Российской Федерации являются лиственница, сосна, ель, кедр (сосна кедровая сибирская), дуб, бук, берёза (рис. 1.2). Среди лесообразующих пород первое место по площади занимает лиственница, на втором месте – берёза. Далее следуют древостои сосны обыкновенной, затем ели (ели сибирская и европейская), кедра (сосна сибирская), пихты, берёзы каменной, дуба, бука и граба.

В лесах Российской Федерации преобладают смешанные насаждения, состоящие из 2–3 древесных пород, – около 50% площади лесов. Чистые насаждения, образованные одной породой, занимают 25%, а насаждения, в состав которых входит более 5 пород, представлены на 3% площади лесов. Подрост и подлесок присутствуют на 70% площади лесов. Всего насчитывается около 150 видов подлесочных пород.

В лесах преобладают спелые и перестойные хвойные насаждения, которые произрастают в основном на севере европейской части

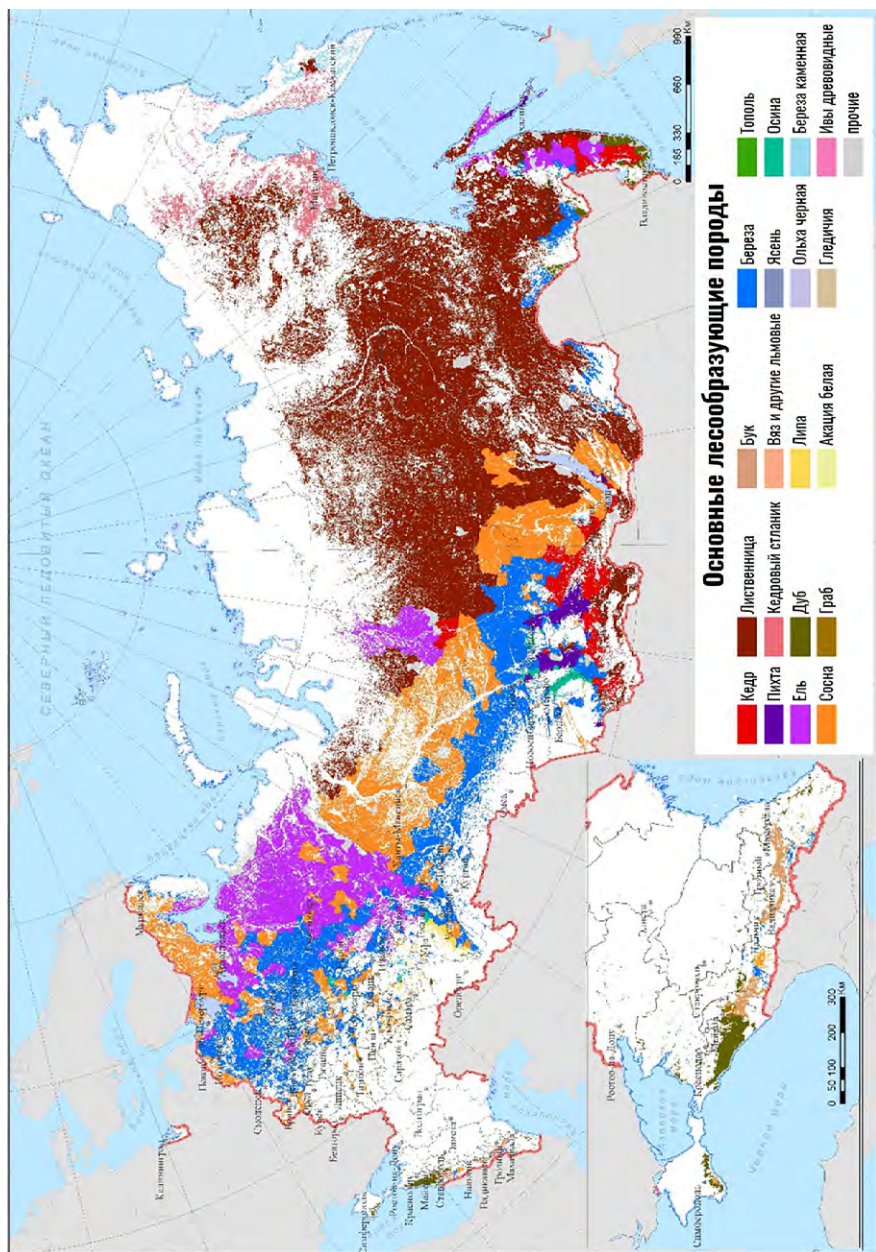


Рис. 1.2. Распределение основных лесобразующих пород по территории Российской Федерации

Российской Федерации, в Сибири и на Дальнем Востоке. Молодняки представлены преимущественно мягколиственными породами. По производительности преобладают древостои III–IV классов бонитета (75,0% общей площади лесов), древостои Va–Vб классов бонитета занимают 15,8%, а высокопроизводительные древостои (Iб, Ia, I–II классов бонитета) – 9,2% общей площади лесов. В группе высокопродуктивных древостоев по площади преобладают мягколиственные породы, насаждения низкой продуктивности в основном представлены хвойными породами (рис. 1.3).

Общий запас древесины, по данным первого цикла ГИЛ (2020 г.), составил 113,1 млрд м³. Средний запас древесины – 126 м³/га. Минимальные значения среднего запаса (до 25 м³/га) отмечаются на крайнем северном и южном пределах распространения лесов; максимальные (200–300 м³/га) – в лесорастительной зоне хвойно-широколиственных лесов европейской части России.

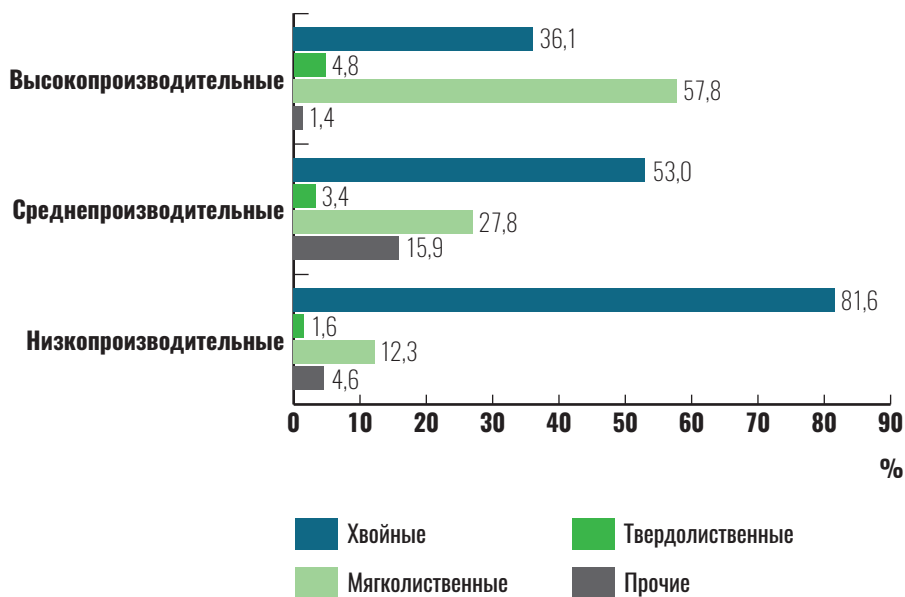


Рис. 1.3. Распределение лесной площади по продуктивности насаждений и группам пород, %

Для сохранения биоразнообразия лесных экосистем большое значение имеет мёртвая древесина, общий запас которой составляет 27,4 млрд м³, или 24,3% запаса сырораствующего леса.

При проведении первого цикла ГИЛ впервые было выполнено массовое обследование лесных почв. В результате установлено более 100 типов и подтипов почв, из которых наиболее распространены 10 типов, представленных на 72% лесной площади. Преобладают подзолистые (слабо-, средне- и сильноподзолистые) и дерново-слабо-, средне- и сильноподзолистые почвы (рис. 1.4).

В зоне вечной мерзлоты расположено 60–65% территории Российской Федерации. При активном влиянии мерзлотных процессов в холодном резко континентальном климате при низких температурах формируются мерзлотно-таёжные, горные мерзлотно-таёжные, горно-тундровые, горно-тундровые подбуры, тундровые болотные типы почв. Лесорастительный потенциал этих почв низкий, так как лимитирующие факторы сдерживают развитие биологических процессов.

В лесах преобладают почвы лёгкого и среднего гранулометрического состава. По степени увлажнения наиболее представлены свежие и влажные почвы; сырые и мокрые, а также сухие встречаются значительно реже.

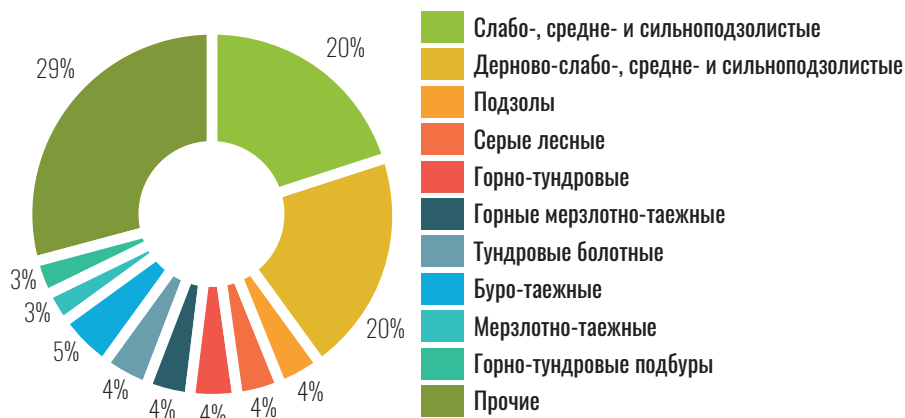


Рис. 1.4. Распределение лесной площади по типам почв, %

Почти на всей площади лесов присутствует подстилка разной мощности. Большая мощность подстилки характерна для бореальных лесов, процессы разложения органического вещества в которых замедленны, а её накопление в ходе естественного развития древостоев может служить индикатором доминирования хвойных насаждений старших групп возрастов в северных лесах России. Наиболее представительные типы подстилки – модер и мор, которые в совокупности занимают 93% площади лесов. Тип подстилки мульч представлен на 7% площади.

Объем заготовок древесины на землях лесного фонда за последние 10 лет составлял в среднем около 200 млн м³, более половины объема – древесина хвойных пород.

Расчетная лесосека по стране составляет около 700 млн м³/год, а ее ежегодное использование не превышает 35%. Основной объем заготовок древесины приходится на сплошные рубки, площадь которых в последние годы около 1 млн га. Выборочные и постепенные рубки проводят в ограниченном объеме, однако в Государственной программе развития лесного хозяйства до 2024 года было предусмотрено увеличение объема заготовки древесины несплошными рубками до 50% общего объема. Лесовосстановительные мероприятия практически полностью компенсируют площади сплошных рубок.

Кроме заготовки древесины, в лесах допускается еще 17 видов использования лесов: заготовка живицы, заготовка и сбор недревесных лесных ресурсов, осуществление видов деятельности в сфере охотничьего хозяйства, ведение сельского хозяйства и др.

На состояние лесов страны негативное воздействие оказывают лесные пожары, вредители-насекомые и болезни леса, а также неблагоприятные погодные условия. Основной причиной гибели лесов в 2022 г. были лесные пожары, усыхание от которых выявлено на площади 52,2 тыс. га. В последние 10 лет отмечается тенденция уменьшения площади лесов, погибших в результате воздействия негативных факторов (рис. 1.5).

Среди негативных факторов, воздействующих на леса, первое место занимают лесные пожары, они привели к гибели или повреждению более 1/3 деревьев. Второй по значимости причиной является морозобой, затем механические повреждения, а также вредные организмы. Прочие виды повреждений насчитывают 3,7% (рис. 1.6), на повреждения дикими и домашними животными приходится 1,8% деревьев.

В целом, по данным ГИЛ, отмечается удовлетворительное санитарное и лесопатологическое состояние лесов. Насаждения I и II классов биологической устойчивости (хорошего роста, с подростом и подростком,

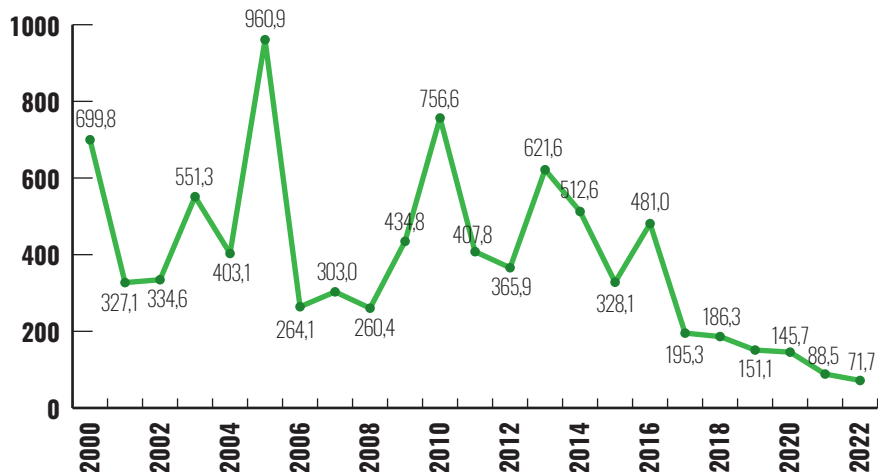


Рис. 1.5. Динамика площади погибших лесных насаждений в 2000–2022 гг., тыс. га

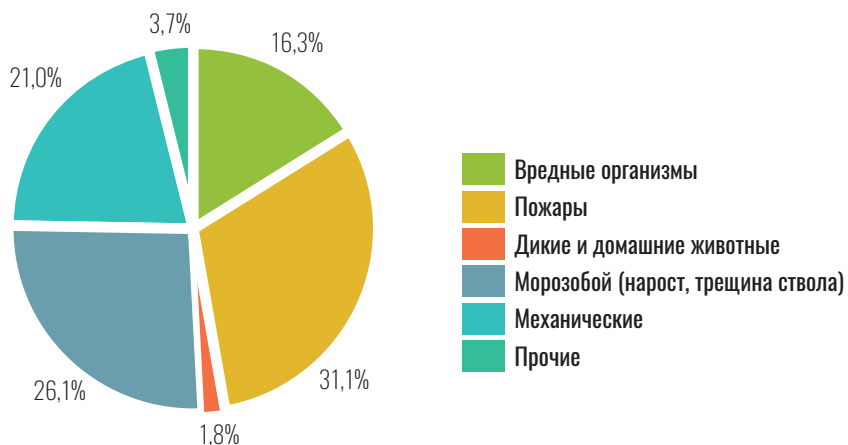


Рис. 1.6. Распределение деревьев по основным типам повреждений, %

живым напочвенным покровом хорошего качества) занимают 86% лесной площади. Деревья, имеющие признаки ослабления, составляют в хвойных насаждениях не более 10%, в лиственных – до 30%. Площадь насаждений низших классов биологической устойчивости не превышает 1%.

На территории России среднемноголетнее значение площади действующих очагов вредных организмов составляет около 3,0 млн га (рис. 1.7). Среди различных групп вредных организмов преобладают хвое- и листогрызущие вредители, на долю которых приходится до 80% общей площади очагов вредных организмов, действовавших в лесных насаждениях с 2020 по 2022 г.

Климатические изменения вносят определенные коррективы в естественную динамику лесов, прежде всего за счет интенсификации лесных пожаров. Согласно некоторым модельным прогнозам, к концу XXI в. на большей части территории России следует ожидать удвоения числа возгораний в лесах при росте количества крупных лесных пожаров, выходящих из-под контроля, в том числе возникших от молниевых разрядов. Прогнозируется и увеличение продолжительности пожароопасного периода [Национальный доклад..., 2019]. Наряду с эскалацией пожарных режимов ожидается увеличение площади и темпов

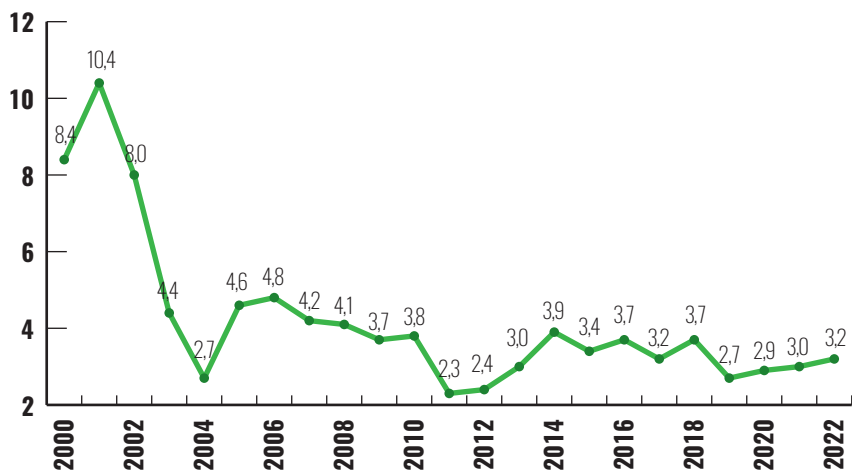


Рис. 1.7. Динамика площади очагов вредных организмов за 2000–2022 гг., млн га

размножения лесных вредных организмов. Видимо, в будущем следует ожидать смещение их ареалов и непредсказуемые вспышки массового размножения в ставших пригодными для обитания северных и восточных регионах России [Глобальный климат..., 2018].

Значительную опасность для лесов представляют неблагоприятные погодные условия, особенно опасные метеорологические явления, которые в сочетании с будущими климатическими изменениями могут создать новые угрозы для состояния лесов, изменения структуры лесных земель и ведения лесного хозяйства [Второй оценочный..., 2014; Глобальный климат..., 2018].

Существенная трансформация структуры земель лесного фонда может быть связана со смещением зон многолетней мерзлоты, за которым последует не только изменение лесорастительных условий (снижение уровня грунтовых вод, доступной влаги и т. п.), но и аридизация ландшафтов северных широт, повышение их эрозионности и «зеленого опустынивания» [Швиденко, Щепаченко, 2013]. Вместе с тем ожидаемое значительное сокращение тундровой зоны и продвижение более южных лесообразующих древесных пород на север [Второй оценочный..., 2014] могут привести к снижению площади естественных редиин (насаждения с относительной полнотой менее 0,3 в лесорастительных условиях, не обеспечивающих формирование сомкнутых древостоев), занимающих сегодня огромные пространства (более 60 млн га) на севере лесной зоны. В то же время таяние многолетней мерзлоты в северных районах европейской и азиатской частей России может усилить процессы болотообразования и увеличить долю болот в структуре земель лесного фонда [Глобальный климат..., 2018].

В Российской Федерации наработан огромный опыт в агролесоводстве, в том числе на землях сельскохозяйственного назначения: лесные насаждения использовали для повышения плодородия почв, защиты их от дефляции и водной эрозии, снижения опустынивания территории, повышения урожайности лесной и сельскохозяйственной продукции и т.д. Выделены и охарактеризованы агролесомелиоративные зоны отдельных регионов страны, составлен перечень рекомендуемых видов деревьев и кустарников для защитного лесоразведения на различных почвах; для закрепления берегов рек, водоемов и выращивания на переувлажненных участках; создания многофункциональных защитных лесных насаждений, овражно-балочных, прирусловых и припрудовых защитных лесных насаждений; защитных лесных насаждений вдоль дорог и пр. [Чепурной, Максимцов, 2016]. Методы агролесоводства

применяют при облесении песков в Заполярье, на территории Байкало-Амурской магистрали, в Бурятии, Алтайском крае и европейской части России при сочетании лесоводства, агролесомелиорации и агролесоводства в нагорных, байрачных, пойменных и колочных лесах [Кретьинин, 2016].

Можно привести некоторые примеры практической реализации и постановки задач в области защитного лесоразведения и агролесоводства. Так, площади земель выработанных торфяных месторождений составляют сотни тысяч гектаров, и проблема их рекультивации может быть частично решена путем создания искусственных плантаций культур быстрорастущих деревьев и кустарников. Площади осушенных земель, которые использовались для добычи торфа, составляют в России более 1 млн га. Такие земли характеризуются разнообразием экологических условий и низким плодородием. Лесоразведение на этих площадях ограничено из-за высокой кислотности почв, низкой степени разложения торфяного слоя и доступности минеральных элементов. Одним из перспективных направлений лесоразведения на таких землях является создание мини-ротационных плантаций быстрорастущих деревьев и кустарников: ивы, тополя, ольхи черной, биомасса которых может применяться в энергетике. Рост продуктивности таких плантаций возможен при использовании в селекционном процессе видов ивы, более приспособленных для выработанных торфяников, например, ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm.), продуктивность растений которой выше по сравнению с растениями ивы прутовидной (*Salix viminalis* L.). На основе *S. dasyclados* создано большинство быстрорастущих сортов ивы [Родькин, 2018].

В аридных регионах России главной целью лесного хозяйства и лесоразведения является создание и поддержание устойчивых защитных насаждений, которые способны максимально долго обеспечивать выполнение средообразующих и средоохранных функций. С 1787 г. на территории современной Российской Федерации было создано 5,2 млн га защитных лесных насаждений. Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук (ФНЦ агроэкологии РАН) разрабатывает приемы повышения биологической устойчивости древесных видов при выращивании их в экстремальных условиях аридной зоны России (Волгоградская, Астраханская, Самарская области и Алтайский край) и формировании искусственных лесных ценозов многофункционального назначения.

Большое значение для стабилизации климатических условий и развития сельского хозяйства на аридных территориях европейской части России имеют государственные защитные лесные полосы (ГЗЛП). ГЗЛП создавались с 1949 г. согласно постановлению Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) от 20.10.1948 № 3960 «О плане полезащитных лесонасаждений, внедрения травопольных севооборотов, строительства прудов и водоёмов для обеспечения высоких и устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах Европейской части СССР» (Сталинский план преобразования природы).

К настоящему времени часть созданных защитных насаждений погибла в результате различных причин (пожары, вредители и болезни, усыхание и пр.), оставшаяся общая площадь оценивается, примерно, в 85 тыс. га, а их общая протяжённость составляет 4,5 тыс. км. За 50–75 лет своего существования ГЗЛП стали важным элементом региональных экосистем: они предотвращают губительное влияния суховеев на урожай сельскохозяйственных культур, предохраняют почвы от выдувания, способствуют восстановлению луговых угодий, улучшают водный режим и климатические условия значительной территории Поволжья, Северного Кавказа и Центрально-Чернозёмного региона.

Ухудшение почвенно-климатических условий в сочетании с достижением естественных возрастных пределов некоторых древесных пород и усилением глобальных климатических изменений привели к снижению качества созданных ГЗЛП на значительной части площадей. Это требует разработки научно обоснованной системы мер по повышению устойчивости сохранившихся ГЗЛП, а также по закладке новых защитных лесных насаждений в аридных районах европейской части России.

Глава 2.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ РОССИИ

Тенденции изменения численности и распространения видов являются ключевым показателем ожидаемой трансформации биоты, который тесно связан с уровнем генетического разнообразия. Он позволяет дать косвенную оценку объема генетических ресурсов. В этой связи число видов и динамика их ареалов рассматриваются в качестве одного из глобальных индикаторов [ВІР, 2010], который активно применяют в мире для формирования политики в области сохранения биоразнообразия и управления экосистемами.

Дерево – одна из базовых категорий жизненных форм растений¹⁶. Согласно эволюционно-экологической классификации И.Г. Серебрякова можно выделить 4 основных отдела жизненных форм семенных растений – древесные растения, полудревесные растения, наземные травы и водные травы [Серебряков, 1962, 1964]. Древесные растения имеют многолетние надземные скелетные побеги, на которых расположены почки возобновления. Отдел жизненных форм древесных растений объединяет три типа жизненных форм – деревья, кустарники, кустарнички.

Деревья появились на Земле более 300 млн лет назад. Их считают наиболее древней, исходной жизненной формой семенных растений [Гатцук, 1976; Мейен, 1987]. Они сыграли основополагающую роль в формировании и эволюции биоморфологического разнообразия семенных растений. Практически все голосеменные были древесными растениями. Во многих таксонах цветковых растений происходило образование травянистых форм на основе древесной жизненной формы. Оно осуществлялось разными путями и способами и стало кардинальным направлением структурной эволюции доминирующей в современной флоре группы покрытосеменных растений [Серебрякова, 1973; Гатцук и др., 1974]. В рамках этого направления эволюции

¹⁶ Жизненная форма – понятие биоморфологическое, отражающее связь строения организма с особенностями его экологии. Классификация жизненных форм основана на особенностях роста и развития вегетативных органов растений. Жизненная форма исторически возникает как результат приспособления растений к конкретным почвенно-климатическим условиям [Серебряков, 1962, 1964; Шафранова и др., 2009]. Она представляет собой своеобразный облик (габитус) группы растений, формирующийся в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды.

растений сформировалось колоссальное разнообразие вариантов жизненных форм всех типов, что создает значительные трудности в разграничении не только древесных, полудревесных и травянистых растений, но и таких крупных групп жизненных форм, как деревья, кустарники, кустарнички [Серебряков, 1962, 1964; Гатцук, 1974, 1976; Костина, Барбанщикова, 2023].

Биоразнообразие дендрофлоры России достаточно полно отражает результаты длительной эволюции биоморф, таксонов и биомов Земли. Огромная территория, значительная гетерогенность климатических условий и растительного покрова обусловили исключительную широту спектра жизненных форм древесных растений [Серебряков, 1962, 1964; Мазуренко, Хохряков, 1977; Безделев, Безделева, 2006]. Их структурное разнообразие существенно увеличивает поливариантность онтогенеза и лабильность фитоценотической приуроченности и ценологических позиций многих видов деревьев и кустарников [Смирнова и др., 1989; Истомина, 1994; Чистякова, 1994]. Все это значительно осложняет точную оценку уровня видового богатства дендрофлоры России, а также выделение группы лесных деревьев и кустарников. В данной монографии мы стремились учесть виды, которые без сомнения могут быть отнесены к этой группе и представляют, прежде всего, компоненты природной дендрофлоры. В этой связи мы не включили в список (см. приложения 1 и 2) виды растений, занимающие промежуточное положение между древесными и полудревесными биоморфами, кустарнички и близкие к ним кустарниковые формы, а также виды, которые приурочены преимущественно к нелесным сообществам. Из чужеродных деревьев и кустарников учтены только наиболее распространенные интродуценты и прежде всего те из них, которые обладают способностью к натурализации и распространению в лесных фитоценозах России.

Фундаментальной основой, позволяющей четко обособлять ключевые элементы биоразнообразия при решении разных задач, является название вида, которое дает возможность активно использовать всю информацию о его биологии, распространении, практической ценности для человека, соотносить результаты исследований любого уровня с общемировыми. В последние десятилетия для традиционной таксономии¹⁷ и полевого изучения региональных флор, которые ранее

¹⁷ Таксономией называется раздел систематики, ориентированный на выяснение филогении и создание системы организмов. Таксономия – наука о наименовании, описании и классификации организмов, включая все растения, животные и микроорганизмы мира.

осуществлялись только на базе классической морфологии, становятся все более доступными генетические и молекулярные исследования¹⁸. Получаемые при этом результаты позволяют уточнить границы видов, представление об их филогенетических связях, оценить роль межвидовой гибридизации и интрогрессии.

Теоретическим фундаментом биологии и экологии, а также сопряженных с ними прикладных направлений, является система органического мира. При более детальном таксономическом анализе систематических групп нередко становится очевидным, что некоторые из описанных ранее видов идентичны либо часть из них нуждается в разделении на два или несколько обособленных видов. В ходе специальных исследований корректируется также система таксонов надвидового ранга. В этом случае уточняется объем родов, характер филогенетических взаимосвязей между ними, описываются новые роды, появляются новые номенклатурные комбинации.

Корректировка системы и уточнение границ между разными видами нередко приводит к изменению представлений о видовом составе отдельных родов, семейств, региональных флор. С учетом этого меняются взгляды на границы ареалов отдельных видов и родов.

Порядок описания новых видов, присвоения им соответствующих наименований, принципы признания идентичности ранее выделяемых таксонов и синонимизации их названий регламентируются номенклатурными кодексами¹⁹. Кодексы поясняют, как следует обращаться с именами таксонов. Например, существующее биномиальное название вида может быть изменено путем присоединения прежнего видового эпитета к названию нового принимаемого видом рода. Со временем многие научные названия, ранее действительные с номенклатурной точки зрения, исключаются систематиками, изучающими данный таксон. Прежние названия в этом случае рассматриваются как синонимы нового названия вида, а если объект описывается как новый вид, он получает другое название. Каждый из кодексов регламентирует правила присвоения новых названий и публикации работ с описанием новых

¹⁸ Флора (лат. *flora*) в ботанике – исторически сложившаяся совокупность видов растений, распространённых на конкретной территории («флора России») или на территории с определёнными условиями («флора болот») в настоящее время или в прошедшие геологические эпохи.

¹⁹ Установлены правила формального наименования видов в каждом царстве живых организмов (кодексы или правила номенклатуры): животные – Международный кодекс зоологической номенклатуры (ICZN); растения, водоросли и грибы – Международный свод номенклатуры водорослей, грибов и растений (ICNafp); бактерии и археи – Международный кодекс номенклатуры прокариот (ICNP); вирусы – Международный кодекс классификации и номенклатуры вирусов (ICVCN).

видов для соответствующих групп организмов. Раздел систематики, связанный с установлением и использованием названий организмов, называется номенклатурой. Номенклатуру не следует путать с таксономией. Таким образом, номенклатура связана, прежде всего, с формализацией процессов присвоения названий и процедурой описания новых видов.

Таксономические исследования важны не только с позиции фундаментальной научной задачи, связанной с упорядочиванием видового разнообразия на основе представлений о филогении и эволюции систематических групп. Таксономия играет ключевую роль и в решении многих практических вопросов. Особое место среди них занимают вопросы рационального использования природных ресурсов и сохранения биоразнообразия.

2.1. Инвентаризация видового разнообразия

За более чем 260-летний период работы по созданию системы органического мира, прошедший с момента появления классификации растений К. Линнея, ученые признали существование около 2 млн видов живых организмов. Однако общее число научных названий в опубликованных работах существенно больше. В связи с интенсификацией темпов развития таксономии, проблема отсутствия актуальных полных и точных списков видов растений и животных приобрела в настоящее время глобальный характер. Правительства стран мира через Конвенцию о биологическом разнообразии ООН (КБР) еще в 1998 г. признали существование «таксономического препятствия» для сохранения и рационального управления биоразнообразием. По мере того как изменяются представления о каждой таксономической группе, корректируется система органического мира. Уже существующие названия соотносят с теми, которые признаны действительными в современной актуализированной системе. Основным проявлением «таксономического препятствия» являются затруднения в точной идентификации видов.

В прошлом системы растений базировались, преимущественно, на морфоанатомических признаках растений, как правило, выделенных и описанных одним ученым-ботаником или небольшой группой ботаников. В результате появилось много разных систем. Так, в континентальной Европе широко использовали систему Энглера, в Великобритании – систему Бентама и Хукера, в Советском Союзе и странах, находящихся в его сфере влияния, – систему Тахтаджяна, в США – систему Кронквиста.

Материалы коллекций многих крупнейших гербариев мира расположены по системе Энглера. Сегодня систематика относится к числу бурно развивающихся разделов биологии. Повышению уровня флористических и таксономических исследований способствует комплексное применение методов, включающих классический морфологический, анатомический анализ и изучение палеонтологических материалов, а также современные биохимические и молекулярные методы, математическую статистику, компьютерную обработку данных и моделирование, анализ ультраструктуры клеток и многие другие источники информации. Это позволяет уточнять представление о филогении разных групп и системе растений [Паленова и др., 2022].

Колоссальный объём новой информации, получаемой благодаря широкому внедрению молекулярных методов исследований, способствовал подтверждению части выявленных ранее филогенетических связей, но радикально изменил взгляды на многие систематические группы и их взаимоотношения. Так, важным этапом в создании нового варианта системы цветковых растений стал проведенный в 1990-х гг. молекулярный анализ 5 000 видов цветковых растений и гена фотосинтеза (*rbcL*). Эти исследования объединили беспрецедентное число ученых, поэтому система получила название «Angiosperm Phylogeny Group» (APG – Группа филогении покрытосеменных). Данная систематика кардинально изменила подход к изучению филогении и эволюции, а создание самой системы стали рассматривать как появление новой точки отсчёта в систематике покрытосеменных растений [Паленова и др., 2022].

Одним из важнейших подходов к решению проблемы «таксономического препятствия» на международном уровне стало составление исчерпывающего всеобъемлющего списка научно описанных видов сосудистых растений – Всемирного контрольного списка сосудистых растений (WCVP)²⁰. WCVP представляет собой устойчивый, тщательно отобранный, глобальный консенсусный перечень всех известных видов сосудистых растений (цветковые растения, хвойные деревья, саговники, папоротники и мхи), работа над которым продолжается в течение четырех десятилетий (1988–2024 гг.). Список был составлен на основе рецензируемой литературы, авторитетных научных баз данных, гербариев и наблюдений, а также оценок экспертов. Он подготовлен экспертами Королевского ботанического сада Кью (Великобритания) путем согласования названий видов с концепциями таксонов. Таксономическая компиляция

²⁰ The World Checklist of Vascular Plants (<http://wcvp.science.kew.org/>).

WCVP в настоящее время завершена: для семейств цветковых растений список следует системе APG IV [Chase et al., 2016], а для хвойных деревьев и папоротников – энциклопедии Plants of the World [Christenhusz et al., 2017], включая некоторые недавно опубликованные изменения и дополнения. Основой WCVP является Международный указатель названий растений (IPNI)²¹, – авторитетный источник объективных номенклатурных данных. Базируясь на них, WCVP добавляет таксономические данные, определяя каждому названию статус «принят»²², «синоним»²³ или «не размещён»²⁴ [Govaerts et al., 2021].

По состоянию на 19 декабря 2023 г. база данных WCVP включала 445 319 623 названия растений, из них 522 945 на уровне видов [Govaerts, 2024]. Для каждого принятого вида WCVP предоставляет библиографическую информацию (автор, место и дата публикации) и информацию о концепции таксона, включающую исчерпывающую синонимию и размещение в семействе в соответствии со стандартными ссылками. Признание видов в WCVP следует рассматривать как процесс, а не как разовое решение, которого научное сообщество жёстко придерживается. WCVP редактируется ежедневно и обновляется еженедельно.

С самого начала работы по компиляции WCVP для унификации данных использовались согласованные на международном уровне стандарты. Первоначально база данных соответствовала структуре, предложенной Международным форматом передачи записей ботанических садов [IUCN..., 1987]. Это оказалось важным при переносе данных в новые IT-системы и обмене информацией с партнёрами. Некоторые из рабочих процессов создания WCVP со временем стали более автоматизированными, но передаваемая информация в основном не изменилась.

Период составления, редактирования и рецензирования WCVP совпал с наступлением цифровой революции. В этой связи с течением времени радикально менялись форматы, в которых хранились

²¹ <http://www.ipni.org>

²² Статус «принят» присваивается названию/бину, если название было принято в научном издании как отдельный вид с опубликованной концепцией вида, в этом случае в WCVP из того же источника добавляются также данные о географическом распространении. Основное правило верификации видов в WCVP очень простое: принимаются последние опубликованные концепции видов, если эксперты не рекомендуют иное.

²³ Регистрируется несколько различных типов синонимов: легитимные синонимы, недопустимые синонимы, недостоверно опубликованные синонимы, орфографические варианты и неправильно применённые.

²⁴ Биномы, не относящиеся к видовому понятию, не соответствующие Международному кодексу номенклатуры (ICN) или принадлежащие к непринятому роду, заносят в список в статусе «не размещён».

и распространялись данные, а также режим получения и доступа к данным. Тем не менее ключевые элементы и основные рабочие процессы остались в основном прежними [Govaerts et al., 2021]. В системе WCVP документируют процессы сопоставления и анализа данных, лежащую в их основе структуру и международные стандарты, проводят техническую валидацию данных. Все это в совокупности обеспечивает качество и целостность Всемирного контрольного списка сосудистых растений.

WCVP стремится представить глобальный консенсусный взгляд на текущую таксономию растений на уровне видов, отражающий недавние публикации и включающий мнения систематиков растений со всего мира, что делает WCVP жизненно важным инструментом, который способствует исследованию, сохранению и эффективному управлению разнообразием растений, включая устойчивое использование и справедливое распределение выгод. С данными WCVP работают как отдельные исследователи и научные институты, так и глобальные международные инициативы, включая Глобальный информационный центр по биоразнообразию²⁵, Plants of the World Online²⁶, Каталог жизни [Banki et al., 2019] и World Flora Online²⁷. WCVP является центральным узлом доступа к поддерживаемым научным сообществом согласованным таксономическим спискам видов сосудистых растений.

Во многих академических публикациях данные WCVP были напрямую использованы для исследований, например в области биогеографии, охраны природы, филогеномики, фитохимии. Потенциальное повторное применение данных выходит далеко за рамки академических публикаций: данные WCVP ускоряют подготовку национальных контрольных списков видов, способствуют оценке риска исчезновения видов, оказывают поддержку в реализации международных конвенций и экологической политики.

Таксономические исследования тесно сопряжены с флористическими. Работа по составлению флор продолжается во всем мире и в нашей стране. Необходимость уточнения состава флор обусловлена развитием систематики, а также усиливающейся тенденцией к унификации номенклатуры растений. Решение этих задач актуально также в связи с реализацией проектов по созданию глобальных флор и баз данных по биоразнообразию.

²⁵ <https://www.gbif.org>

²⁶ www.plantsoftheworldonline.org

²⁷ www.worldfloraonline.org

2.1.1. Формирование актуального списка деревьев и кустарников России

Флора России разнообразна и уникальна, являясь одной из самых богатых в нетропических широтах. Растительный покров страны составляет существенную часть северной внетропической растительности земного шара. Уровень его видового богатства значительный – более 25 тыс. видов растений. Природная флора Российской Федерации включает свыше 12,5 тыс. видов дикорастущих сосудистых растений [О состоянии..., 2023], принадлежащих к 1 488 родам и 197 семействам. По предварительным оценкам, приблизительно 30% видов сосудистых растений (около 3,5 тыс. видов) связано с лесными экосистемами²⁸.

Первая сводка по флоре России была составлена П.С. Палласом в XVIII в. Более полное описание флоры России, которое было издано в Германии в середине XIX в., выполнено К. Ледебуром. Результаты масштабного изучения флоры России в XX в. нашли отражение в 30-томной сводке «Флора СССР», издававшейся в 1930–1960-х гг. Позднее активное изучение флоры продолжилось. Практически все регионы страны были охвачены планомерными и детальными исследованиями. В них участвовали сотрудники институтов РАН, университетов и ботанических садов. Научная информация о видовом составе сосудистых растений была обобщена в авторитетной работе «Сосудистые растения России и сопредельных государств» [Черепанов, 1995]. Однако после её издания появилось много новых данных по систематике растений, произошли существенные изменения в номенклатуре. Актуальной итоговой научной сводки по флоре России и её дендрофлоре в настоящее время нет.

Наиболее подробными работами, отражающими видовой состав крупных регионов России, можно считать следующие флористические сводки: «Флора Европейской части СССР» (1974–1994), продолженная под названием «Флора Восточной Европы» (1996–2004), в дополнение которой начато издание «Конспекта флоры Восточной Европы» (2012); «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996); «Флора Сибири» (1987–1994). Кроме того, периодически издаются определители растений и флоры отдельных субъектов Российской Федерации [Силаев и др., 2010; Конспект..., 2012; Ефимов, Конечная, 2018; Иванов, 2019 и др.].

²⁸ http://www.sevin.ru/bioresrus/classification/plants_pr.html

Создание актуальной исчерпывающей научной сводки по дендрофлоре осложняется, в том числе, большим разнообразием интродуцированных в стране древесных растений и недостаточно регулярными исследованиями региональной специфики видового состава деревьев и кустарников. Составленные в 1960-х гг. обзоры «Деревья и кустарники СССР» в 6-ти томах (1949–1962) и «География древесных растений СССР» (1965) в настоящее время сильно устарели во многих отношениях, включая взгляды на систематику многих таксонов, номенклатуру, особенности географического распространения.

Вопросами развития и актуализации флористических, таксономических методов изучения, включая систематику и номенклатуру различных групп деревьев и кустарников России, занимаются преимущественно представители академической и вузовской науки, сотрудники ботанических садов и дендрариев страны. Породный состав дендрофлоры лесов Российской Федерации изучен и описан в том числе на основе проводимых в стране уже более 150 лет лесоустроительных работ. В настоящее время наиболее полно отражают видовой состав деревьев и кустарников некоторые сводки дендрофлоры отдельных регионов России [Коропачинский, Встовская, 2002; Рубцова, 2006; Беркутенко, 2007; Олонов, Олонова, 2009; Иванов и др., 2012].

Современный полный актуальный список видов древесных и кустарниковых растений страны был создан авторами данного раздела монографии в рамках подготовки для Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН национальных докладов Российской Федерации «Состояние лесных генетических ресурсов Российской Федерации» [Состояние..., 2012, 2020]. Список подготовлен по итогам анализа отраслевых данных и научных публикаций. Кроме того, была проведена работа по уточнению и актуализации видового статуса таксонов согласно международной базе данных World Flora Online.

С учетом сведений о таксономическом разнообразии сосудистых растений России и сопредельных государств, изложенных в сводке С.К. Черепанова [Черепанов, 1995], и подхода к установлению видовых границ, который в ней использован, природная дендрофлора России включает 820 аборигенных видов. Среди них 225 деревьев, 566 кустарников и 29 древесных лиан. В книге С.К. Черепанова, которая стала практически общепризнанной в нашей стране, для многих систематических групп принято дробное представление видов, например, для родов *Alnus*, *Betula*, *Cytisus*, *Crataegus*, *Juniperus*, *Populus*, *Ribes*, *Rosa*, *Rubus*, *Salix*, *Spiraea*, *Tilia*.

Сопоставление списка таксонов из сводки С.К. Черепанова и Всемирного контрольного списка сосудистых растений (и соответствующих исследований) показало, что часть таксонов первой сводки не является самостоятельными видами, а их названия мировым научным сообществом в настоящее время рассматриваются в качестве синонимов. Например, сосну Фриза (*Pinus friesiana*)²⁹ и сосну Коха, или крючковатую (*Pinus kochiana*), следует считать разновидностями (*varietas*) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Обоснована также необходимость более широкого понимания вида берёза пушистая (*Betula pubescens*). Целый ряд описанных ранее видов: берёзы мозолистая (*B. callosa*), стройная (*B. concinna*), Крылова (*B. krylovii*), Кузмищева (*B. kusmisscheffii*), саянская (*B. sajanensis*), субарктическая (*B. subarctica*) – полностью идентичны берёзе пушистой или представляет лишь ее разновидности. Клён Майра (*Acer mayrii*) и клён моно (*A. mono*) в настоящее время рассматривают как подвиды клёна мелколистного (*A. pictum*). Таким образом, специальные таксономические исследования позволяют точнее охарактеризовать уровень видового разнообразия основных таксонов, в которых представлены древесные растения России. Данные о числе видов дендрофлоры страны корректируют также с учетом изменения номенклатуры в соответствии с правилами, установленными в Международном кодексе ботанической номенклатуры.

Согласно современному, уточненному на 2024 г., варианту таксономии растений (см. World Flora Online) природная дендрофлора России насчитывает 744 таксона, включая виды и подвиды. В их числе 207 деревьев, 509 кустарников и 28 древесных лиан из 127 родов сосудистых растений (см. приложение 1). Отнесение некоторых представителей родов *Betula*, *Alnus*, *Salix*, *Sorbus*, *Crataegus* и др. к деревьям или кустарникам иногда проблематично в связи с поливариантностью жизненных форм некоторых видов в зависимости от условий произрастания. Из аборигенных деревьев и кустарников России около 300 видов являются доминантами или субдоминантами лесных экосистем.

Для мониторинга видового разнообразия деревьев и кустарников Российской Федерации актуален также учет наиболее распространенных интродуцентов, среди которых особое значение имеют используемые в лесном хозяйстве виды, обладающие экономической, экологической или социальной ценностью. Так, по материалам государственного лесного реестра (ГЛР), на землях лесного фонда произрастают 4 породы,

²⁹ Здесь и далее в тексте монографии авторство таксона не приводится (кроме особых случаев). Полное научное название всех таксонов с указанием авторов приведено в приложениях 1 и 2.

которые являются экономически значимыми интродуцентами: робиния лжеакация, или акация белая (*Robinia pseudoacacia*), гледичия трёхколочковая (*Gleditsia triacanthos*), грецкий орех (*Juglans regia*) и лох (*Elaeagnus* spp.). Немало лесных культур создано другими интродуцентами, например, в Южном федеральном округе – искусственные насаждения абрикоса обыкновенного (*Prunus armeniaca*), бархата амурского (*Phellodendron amurense*), шелковицы (*Morus* spp.) и пр. [Алексеев, Связева, 2009]. Интродуцированные виды деревьев и кустарников могут также использоваться в лесном хозяйстве России при осуществлении агролесомелиорации и агролесоводства, среди них уже упомянутая робиния лжеакация, орех чёрный (*Juglans nigra*), дуб красный (*Quercus rubra*), тополь пирамидальный, или чёрный (*Populus nigra*), лжетсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*), сосна Веймутова (*Pinus strobus*) и др. [Чепурной, Максимцов, 2016].

Научной интродукцией занимаются преимущественно специализированные государственные учреждения – ботанические сады и дендрарии, а также институты Рослесхоза, РАН, ряд учебных заведений. Составление списка растений-интродуцентов России поддерживается научным Советом ботанических садов России⁵⁰ в рамках программы Отделения биологических наук РАН «Проблемы общей биологии и экологии: рациональное использование биологических ресурсов» по направлению «Проблемы интродукции растений и сохранение генофонда природной и культурной флоры». Коммерческие питомники также активно занимаются интродукцией древесных и кустарниковых видов растений как России, так и других стран мира. Точное число интродуцированных на территории России видов древесных и кустарниковых растений не установлено. Составленный авторами данного раздела монографии список основных интродуцентов дендрофлоры России включает 105 видов, среди которых 79 деревьев, 23 кустарника и 3 древесные лианы (см. приложение 2). Составление полного списка интродуцированных видов деревьев и кустарников, используемых в лесном хозяйстве и озеленении, представляет собой отдельную, очень сложную задачу. Её решение предполагает специальные таксономические исследования, комплексный анализ перспектив и динамики натурализации адвентивных растений.

Деревья и кустарники – ключевой компонент лесных фитоценозов. Адекватное отражение информации об их видовом разнообразии

⁵⁰ <http://www.gbsad.ru/science/sbsr/>

имеет большое значение для всех направлений деятельности лесного хозяйства. Научную информацию о лесах России предоставляют ученые отраслевых институтов Рослесхоза, Российской академии наук и вузов. Получение объективной информации из столь разнообразных источников, необходимость ее адекватного анализа и объединения в единой цифровой среде, задачи снижения рисков дублирования и искажения таксономических данных предполагают создание и использование единых актуальных научно обоснованных методик, универсальных справочников русских/латинских названий, специальных технологий синхронизации, актуализации и сохранения целостности баз данных.

В то время как в вузах и академических институтах постепенно переходят на использование упомянутых выше международных таксономических баз данных, в лесной отрасли дело обстоит несколько иначе. Авторами проанализированы отраслевые информационные системы Рослесхоза (информационная система федерального государственного лесного реестра; единая государственная автоматизированная информационная система учета древесины и сделок с ней; система государственного мониторинга воспроизводства лесов; информационная система сбора и обработки информации по защите и воспроизводству лесов и др.). Установлено, что при формировании баз данных информационных систем и отчетных форм к ним используют отраслевые общегосударственные и региональные справочники и классификаторы видов деревьев и кустарников России. Эти справочники сформированы на основе советской информационной системы обработки лесоустроительной информации (СОЛИ) 1980–1990-х гг. Следует отметить, что регионы при формировании баз данных по итогам лесоустроительных работ и лесных реестров зачастую создают и используют модернизированные региональные аналоги этих справочников. При актуализации баз данных и расчете многих показателей в информационных системах Рослесхоза (агрегация информации для передачи на более высокий уровень) также ориентируются на региональные справочники видов деревьев и кустарников. За прошедшие 40 лет работы с базами данных и модификации справочников для условий конкретного региона в них накопились многочисленные недействительные названия-синонимы, различные региональные списки, ошибки в названиях видов и пр. [Паленова и др., 2022].

Рослесинформ в ходе государственной инвентаризации лесов использует справочник «Виды древесных и кустарниковых растений

Российской Федерации (русские названия)», который также сформирован на основе СОЛИ и в настоящее время представляет собой перечень из 857 видов. Анализ данного справочника позволил выявить несколько серьезных проблем. Первая – наличие устаревших научных видовых названий, которые употребляют для 10% общего числа видов справочника. Вторую выявленную проблему мы обозначили как «избыточность» справочника – лишь относительно небольшая часть входящих в него видов включена в реальный отраслевой поток данных Рослесхоза. Избыточность обусловлена прежде всего тем, что в него «исторически» включены (по предварительным оценкам) 157 видов, ареал которых находится за пределами территории современной России – на территории сопредельных государств. Они составляют 18% общего числа видов, содержащихся в справочнике, используемом Рослесинфоргом. Кроме того, некоторые виды включены в справочник ошибочно, например, астрагал мохнатый, который относится к травянистым растениям, или некоторые полудревесные лианы (виды рода *Clematis*) и кустарнички (виды рода *Ruscus*).

Перечисленные проблемы могут привести как к ошибкам ввода данных в информационные системы Рослесхоза, так и к осложнению понимания и взаимодействия, связанного, например, с передачей информации в базы данных ФАО ООН. Кроме того, могут возникнуть проблемы с согласованием товарных названий древесины для международных таможенных процедур торговли и пр.

2.1.2. Исследования межвидовой генетической дифференциации и филогении древесных растений

В целом видовое разнообразие дендрофлоры России можно охарактеризовать как невысокое по сравнению с лесами тропической зоны, особенно если принимать во внимание лишь лесообразующие экономически важные виды с широким ареалом произрастания. Однако число видов бореальной зоны Российской Федерации, варьируя по регионам, в среднем не уступает аналогичному показателю других областей произрастания бореальных лесов. Основные лесообразующие породы (виды) древесных растений России имеют потенциально сложную пространственную структуру ареалов, которая определяет распределение по ним отдельных аллелей, генотипов и гаплотипов. Дифференциация между частями ареала по перечисленным генетическим параметрам является индикацией принадлежности к одному монотипическому виду

или к разным таксонам (внутривидового или видового ранга). Поскольку для древесных растений характерна морфоэкологическая лабильность, крайне важно понимание генетической природы наблюдаемых различий. На основе анализа собственно генетической изменчивости разрабатываются важные в лесохозяйственном отношении принципы охраны и рационального использования генофондов, лесосеменного районирования, создания различных селекционных объектов и борьбы с незаконным оборотом древесины и продукции переработки древесины (см. главы 4–7).

Во многих регионах и природных зонах часто наблюдается перекрытие ареалов и симпатрия (совместное произрастание) нескольких видов одного рода, примерами чему служат: 1) ели европейская (*Picea abies*), сибирская (*P. obovata*) и корейская (*P. koraiensis*); 2) двухвойные сосны Дальнего Востока; 3) кедровые сосны: сибирская (*Pinus sibirica*) и кедровый стланик (*P. pumila*); 4) виды лиственниц; 5) виды берёз; 6) виды ольхи; 7) тополь белый (*Populus alba*) и осина (*P. tremula*); 8) многочисленные виды ив и многие другие таксоны хвойных и покрытосеменных древесных растений. Несмотря на то что родительские виды часто имеют различия в сроках наступления фенологических фаз, при перекрытии сроков их цветения, генетической и физиолого-биохимической совместимости создаются предпосылки для межвидовой гибридизации [Бобров, 1961, 1972, 1974, 1980, 1982; Коропачинский, 1966, 1969, 1975; Коропачинский, Милютин, 1979, 2006; Козубов, Завинская, 1983]. Формирование гибридных зон ведёт к отсутствию чётких границ ареалов в пределах видовых комплексов. Сетчатый механизм видообразования приводит к возникновению существенных таксономических проблем и, как следствие, усложняет инвентаризацию видового разнообразия, поскольку Международный кодекс ботанической номенклатуры неоднозначно трактует статус гибридных форм. Широкое распространение гибридов свидетельствует о неразвитости механизмов презиготической изоляции у древесных растений. У хвойных феномен консерватизма хромосомных наборов и групп сцепления облегчает гибридизацию, что способствует нормальному протеканию мейоза. Вероятно, способность к гибридизации позволяет деревьям и кустарникам поддерживать и повышать уровень адаптивно важной изменчивости в условиях субарктической и бореальной зон, особенно на границах ареалов, за счёт генов близкородственных видов.

Список отмеченных на территории России пар гибридирующих видов древесных растений достаточно обширен [Коропачинский,

Милютин, 2006]. Проблема гибридизации и интрогрессии требует интенсивного изучения с помощью генетических методов. В разработке этой темы активно участвуют институты РАН [Политов, Крутовский, 1998; Политов и др., 1998; Семериков, Семерикова, 2007; Петрова и др., 2010, 2012; Semerikova et al., 2011; Политов, 2013; Мудрик и др., 2015; Полякова и др., 2016, 2017; Ефимова и др., 2019; Semerikov, Semerikova, 2023a].

Хвойные деревья и кустарники

У сосен (род *Pinus*) на основании морфоанатомических признаков выделяют два всеми признаваемых подрода: жёсткие сосны (подрод *Pinus*, или *Diploxyton*) и мягкие сосны (подрод *Strobus*, или *Halpoxylon*), валидность которых полностью подтверждают генетические данные [Шурхал и др., 1991а,б 1993; Подогас, 1993]. Из представителей жёстких сосен на территории России произрастают сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), а также дальневосточные виды – сосна многоцветковая (*P. densiflora*) и сосна могильная (*P. funebris*). С помощью аллозимного анализа [Потенко, Попков, 2003] была показана существенная генетическая дифференциация между соснами многоцветковой и обыкновенной, которые рассматриваются в настоящее время как валидные таксоны. В то же время сосна могильная представляет собой северные популяции сосны многоцветковой, испытавшие интрогрессию со стороны *P. sylvestris*, что подкрепляет ее статус как гибридогенного вида *P. × funebris* Kom., предложенный ещё В.Л. Комаровым и В.Е. Бобровым (цит. по [Бобров, 1978]).

Коллективом исследователей с помощью хлоропластных микросателлитов показано генетическое обеднение и более высокая дифференциация кавказских популяций сосны калабрийской (*P. brutia*) в Причерноморье, однако их различия между собой, между крымскими и кавказскими выборками и выборками из центра ареала в Турции лежат в пределах, характерных для внутривидовых таксонов [Семерикова, Семериков, 2020].

Представителями сосен подрода *Strobus* на территории России являются лишь так называемые кедровые сосны, обладающие характерными признаками, а именно: нераскрывающимися при созревании шишками и крупными бескрылыми съедобными семенами, что является адаптацией к распространению семян кедровками (*Nucifraga caryocatactes*). Кедровые сосны представлены на территории России тремя видами – широко распространенной от Приуралья до юга Якутии сосной кедровой сибирской (*Pinus sibirica*), произрастающей в Приморье

и Хабаровском крае сосной корейской (*P. koraiensis*) и кедровым стлаником (*P. pumila*), обладающим уникальной кустовидной или стелющейся жизненной формой и распространенным от Прибайкалья до Тихоокеанского побережья, Камчатки, Сахалина и Курил. Генетические исследования с применением аллозимного анализа показали близкое родство кедрового стланика с сосной корейской, в то время как сибирская кедровая сосна родственна (возможно, даже на уровне подвидов одного вида) сосне кедровой европейской (*P. cembra*) из Альп и Карпат [Политов, 1989, 2007; Подогас и др., 1991а; Шурхал и др., 1991а; Политов и др., 1992; Shurkhal et al., 1992; Подогас, 1993; Krutovskii et al., 1994, 1995; Белоконь и др., 1998а; Politov, Krutovsky, 2004; Политов, Белоконь, 2008]. Валидность подсекции *Cembrae* подрода *Strobus* как монофилетической группы подвергается сомнениям уже давно, и генетические исследования подтвердили [Белоконь и др., 1998; Политов, 2007], что такие отличительные признаки кедровых сосен, как крупные размеры и бескрылость семян, а также нераскрываемость шишек, возникли в процессе эволюции как адаптация к авихории и могут жёстко детерминироваться отбором. Таким образом, перечисленные выше аргументы указывают на полифилетическое происхождение кедровых сосен [Liston et al., 2003; Gernandt et al., 2005].

В зоне перекрытия ареалов в Прибайкалье, Забайкалье и на юге Якутии встречаются формы, промежуточные между *P. sibirica* и *P. pumila* по морфологии и анатомии, которые с помощью молекулярных маркёров были идентифицированы как межвидовые гибриды [Politov et al., 1999]. Показано, что гибридизация заходит дальше, чем F1, т. е. образуются гибриды второго поколения F2 и потомки возвратных скрещиваний – беккроссы на одного или обоих родителей [Горошкевич и др., 2007, 2010; Политов, 2009; Белоконь и др., 2010; Петрова и др., 2011, 2012].

Среди комплексов видов елей (род *Picea*) на территории России, бывшего СССР и в целом Евразии наиболее широким ареалом характеризуется комплекс, образованный континуумом популяций ели европейской (*Picea abies*), ели сибирской (*P. obovata*) и ели корейской (*P. koraiensis*). Многочисленные генетические исследования [Krutovskii, Bergmann, 1995; Политов, Крутовский, 1998; Гончаренко, 1999; Гончаренко, Падутов, 2001; Политов, 2007] подтвердили существование широкой зоны интрогрессивной гибридизации между *P. abies* и *P. obovata*, изначально описанной по морфологическим данным (размеру семян, размеру и форме женских шишек) и диагностическому признаку (форме

семенных чешуй – закруглённой и гладкой у сибирской ели и заострённой и зубчатой у европейской) [Бобров, 1971, 1974, 1978; Правдин, 1975; Попов, 2005]. Аллозимные данные [Политов, Крутовский, 1998; Политов, 2007; Политов и др., 2011] и результаты анализа изменчивости мини-сателлита в интроне митохондриального гена *nad1* показали, что зона гибридизации даже шире, чем это предполагалось ранее. Она занимает огромную площадь – от западных границ России до Западной Сибири включительно, где аллельные частоты аллозимных локусов изменяются клинально, а граница между распространением митотипов достаточно резкая и проходит примерно по р. Оби, на юге заходя на её правобережье [Мудрик и др., 2015]. На востоке и юге Забайкальской Сибири и Дальнего Востока усиливается влияние генов ели корейской [Potenko, 2007; Политов и др., 2011], где она также образует зону интрогрессивной гибридизации с елью сибирской.

Исследования генетического разнообразия пихт (род *Abies*) на территории России до распада СССР проводили в основном белорусские специалисты [Гончаренко, Падутов, 1995; Гончаренко, 1999], а позднее – группа В.Л. Семерикова (ИЭРиЖ УрО РАН). Было показано, что эволюционная история и генетическое разнообразие пихт северо-восточной части Азии тесно связаны. Полученные с помощью маркёров ядерной ДНК и цитоплазматической ДНК (митохондриальной и хлоропластной) филогенетические реконструкции позволили сделать вывод о неоднократных миграциях пихт из Северной Америки в Азию, сопровождавшихся интрогрессивной гибридизацией; при этом следы «сетчатых» сценариев эволюции пихт особенно характерны для приморских регионов в зоне прошлых межконтинентальных миграций. В то же время показано, что изоляция в условиях тихоокеанских островов способствовала сохранению ряда древних филогенетических линий [Семерикова, 2008, 2016; Семерикова, Семериков, 2008, 2014а,б, 2016; Semerikova et al., 2011, 2012, 2018; Semerikov et al., 2022; Semerikov, Semerikova, 2023].

Анализ филогенетических взаимоотношений лиственниц (род *Larix*) осложняется тем, что трудно провести чёткие границы между ареалами их видов из-за наличия широких гибридных зон в местах их совместного произрастания [Коропачинский, Милютин, 1964, 2006, 2011; Коропачинский, 1992], что подтверждается генетическими данными, полученными с применением различных классов ядерных и цитоплазматических молекулярных маркёров [Semerikov et al., 1999, 2003, 2006, 2013; Семериков, 2006; Семериков, Полежаева,

2007; Полежаева, Семериков, 2009; Polezhaeva et al., 2010]. Лиственница сибирская (*Larix sibirica*) имеет зону интерградации на западе с лиственницей Сукачева (*L. sukaczewii*), а на востоке – с лиственницей даурской (*L. gmelinii*), формируя гибридные популяции лиственницы Чекановского (*L. czekanowskii*). На Дальнем Востоке описана зона интрогрессивной гибридизации лиственниц Каяндера (*L. cajanderi*) и ольгинской (*L. olgensis*). Наиболее сильно дивергировала от других видов лиственница камчатская (*L. kamtschatica*). Генетические данные также свидетельствуют в пользу самостоятельности популяций лиственницы окрестностей Магадана – лиственницы охотской (*L. ochotensis*), хотя этот вид в настоящее время не обособляет от *L. gmelinii*.

Филогеография лиственниц и пихт по данным изменчивости митогеномов демонстрирует параллельное существование сходных пространственных паттернов, что объясняется общими событиями плейстоценовой и голоценовой истории таксонов на территории России [Semerikov et al., 2019]. Недавние исследования хпДНК лиственниц сибирской и Гмелина в датированных с помощью радиоуглерода озерных отложениях севера Сибири [Shulte et al., 2022] продемонстрировали динамичный характер ареалов этих родственных видов и периодические замены одного вида другим в ходе климатических флуктуаций позднего плейстоцена.

Лиственные деревья и кустарники

В России лиственные деревья в значительно меньшей мере изучены с помощью генетических методов, чем хвойные.

Семейство берёзовые (Betulaceae). По современной таксономической классификации³¹ сем. Betulaceae включает 6 родов и относится к порядку Букоцветные (Fagales). На территории России к этому семейству принадлежат роды берёза (*Betula*), ольха (*Alnus*), лещина (*Corylus*) и граб (*Carpinus*).

Из лесообразующих видов рода *Betula* наиболее широко распространены берёза повислая (*B. pendula*) и викарирующая в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке родственная ей берёза плосколистная (*B. platyphylla* s.l.). Во флоре России насчитывается множество видов рода, однако большинство из них представляет собой кустарники, например: берёзы низкая, или приземистая (*B. humilis*), и малорослая, или карликовая (*B. nana*). На Кавказе встречается редкий вид – берёза Радде (*B. raddeana*). Комплекс видов каменных берёз Дальнего Востока

³¹ Система APG IV.

и юга Восточной Сибири включает берёзы Эрмана (*B. ermanii*), на Дальнем Востоке – ребристую (*B. costata*), в Приамурье и Приморье – даурскую (*B. dahurica*), на крайнем юго-западе Приморья – Шмидта (*B. schmidtii*), на Курилах – Максимовича (*B. maximowicziana*).

В отечественной литературе есть несколько примеров молекулярной диагностики и идентификации видов берёз. На основе микросателлитного анализа и уровня плоидности в сырых и болотных типах леса центра Русской равнины определен таксономический статус берёз повислой (*B. pendula*) и пушистой (*B. pubescens*) и их гибридов [Маслов и др., 2019]. Впервые показано, что на олиготрофных торфяных болотах преобладает *B. pendula*, в то время как гибриды редки, а *B. pubescens* встречается лишь единично. В сыром сосняке-черничнике *B. pendula* выходит в первый ярус древостоя, а нижний ярус сформирован *B. pubescens* и гибридами *B. pendula* × *B. pubescens*, на которые приходится 11% исследованных деревьев.

Существует точка зрения, что берёза карельская (*Betula pendula* var. *carelica*) также заслуживает видового статуса. Был проведён анализ различных сценариев происхождения (генетическая, эпигенетическая и эколого-генетическая гипотезы) и таксономического статуса берёзы карельской [Ветчинникова, 2003; Ветчинникова, Титов, 2016, 2020а; Ветчинникова и др., 2021]. Авторы подчёркивают важное значение признания видового статуса берёзы карельской, что, по их мнению, будет способствовать эффективности охраны её генофонда.

Интересное исследование филогенетических связей между некоторыми видами берёз было проведено с помощью анализа как первичной (нуклеотидные последовательности), так и вторичной (конформации) структуры двух внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомной ДНК (ITS1 и ITS2), которые часто используются в качестве филогенетических маркеров. Лишь при проведении некоторых видов филогенетического анализа, основанных на методах объединения соседей, максимальной экономии, максимального правдоподобия и байесовского вывода, удалось получить более сильную поддержку некоторых клад реконструированных филогенетических деревьев, что позволило сделать вывод о приоритете современных геномных подходов для решения подобного рода задач.

Во флоре России представлено несколько видов и видовых комплексов рода ольха (*Alnus*). Из признанных на международном уровне видов наиболее широко распространены ольха чёрная (*A. glutinosa*), комплекс видов ольхи серой (*A. incana*) и пушистой (*A. hirsute*), ольха

зелёная (*A. alnobetula*), включая популяции синонимизированной с ней *A. viridis*. В Приморье и на о. Кунашир встречается ольха японская (*A. japonica*). Ольху кустарниковую (*A. fruticosa*) в последнее время относят к роду *Duschekia* вместе с родственными ей видами/подвидами ольховников камчатского (*D. kamtschatica*), маньчжурского (*D. manshurica*) и Максимовича (*D. maximowiczii*).

Дифференциация некоторых видов рода *Alnus* изучена с помощью спейсеров рибосомной ДНК, что позволило уточнить ряд вопросов филогении и филогеографии. Так, в пределах комплекса видов *A. fruticosa* s.l. молекулярные данные [Банаев, Адельшин, 2009] указывают на видовой ранг *A. viridis* и подвидовой – *A. fruticosa*, *A. sinuata* и *A. crispa* с приоритетным видовым названием *A. crispa*. В то же время *A. maximowiczii*, *A. glutipes*, *A. kamtschatica* и *A. mandshurica* должны рассматриваться в пределах полиморфного вида *A. fruticosa*. Секвенирование ITS1 у *A. incana*, *A. glutinosa* и *A. kolaënsis* [Ильинский и др., 2006] показало возможность придания последней форме видового статуса, генетически близкого *A. incana*. Обнаруженная в ходе данного исследования гетерозигота предположительно является гибридом *A. incana* × *A. kolaënsis*.

Семейство буковые (Fagaceae). Согласно современной классификации буковые относятся к тому же порядку Fagales, что и берёзовые. Из семейства буковые на территории России распространены несколько видов родов бук (*Fagus*), каштан (*Castanea*) и дуб (*Quercus*). Последние два рода по результатам филогеномного анализа очень близки между собой [Jiang et al., 2022]. Бук европейский (*Fagus sylvatica*) широко распространён в Европе, заходит на территорию России в Калининградской обл. и Крыму. Бук восточный (*F. orientalis*) произрастает на Кавказе. Как показало филогеномное исследование [Jiang et al., 2022], принадлежность этих видов к одной секции *Fagus* подрода *Fagus* очевидно, фактически данная пара родственных сестринских видов (при этом второй иногда включают в синонимию первого) эту секцию и составляет. Изучены уровни генетического разнообразия и дифференциации у ряда видов рода *Quercus* [Бушбом и др., 2012; Degen et al., 2020; Семерикова и др., 2021, 2023а,б; Degen et al., 2021; Semerikova et al., 2023, 2024]. В европейской части России и до южного Урала распространён дуб черешчатый.

Семейство ивовые (Salicaceae). Род *Salix* по современным представлениям включает 450–550 видов³². На территории России

³² <http://www.theplantlist.org>

произрастают более 50 видов этого рода, молекулярно-филогенетическими исследованиями пока затронута лишь часть из них. Виды семейства ивовые являются представителями двух родов – ивы (*Salix*) и тополя (*Populus*), которые входят в выделенный относительно недавно порядок Мальпигиецветные (Malpighiales). Систематика ив крайне запутана из-за большой внутривидовой изменчивости морфологических и молекулярных признаков, а также огромного числа межвидовых гибридов [Коропачинский, Милютин, 2006]. Наличие некоторых гибридов подтверждается молекулярными данными, что в значительной мере размывает границы видов. Устоявшиеся на некоторое время взгляды [Скворцов, 1968] с появлением новых публикаций на основе молекулярных данных постоянно изменяются, что приводит к очередным ревизиям [Chen et al., 2010; Hardig et al., 2010; Hantemirova et al., 2017; Gulyaev et al., 2022]. Ранее выделенные подроды могут быть признаны полифилетическими, если внутри некоторых клад разрешение оказывается крайне слабым.

Филогенетический анализ дальневосточных видов ив [Barkalov, Kozyrenko, 2014; Баркалов, Козыренко, 2014, 2017; Полякова и др., 2016, 2017; Баркалов и др., 2018; Ефимова и др., 2019] проведён по данным секвенирования фрагментов хпДНК и ITS ядерной рДНК. В исследование были включены ивы из трёх подродов: *Salix*, *Chamaetia*, *Vetrix* и 27 секций, а также чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia*). Дивергенция изученных видов внутри рода *Salix* оказалась низкой. Молекулярные различия выявлены главным образом у видов, принадлежащих подроду *Salix* в прежнем широком его понимании. Дивергенция по ITS в основном согласуется с современными классификационными схемами рода *Salix* на уровне подродов: хорошо поддерживается выделение подродов *Pleuradenia*, *Chosenia*, *Salix* (кроме секции *Triandrae*) и *Longifoliae*, тогда как выделение подродов *Protitea* и *Chamaetia* (+*Vetrix*) не поддерживается. Высокая степень сходства большинства включенных в изучение видов *Salix* по результатам анализа пластидного и ядерного геномов может указывать на их относительно недавнюю дивергенцию от общего предка и/или на пересечение генеалогических линий через гибридизацию. Чозения должна быть включена в состав рода *Salix* как *S. arbutifolia*, поскольку эта группа кластеризуется внутри клад, составленных видами ив.

Межвидовой гибрид между ивами коротконожкой (*S. brachypoda*) и грушанколистной (*S. pyrolifolia*) из Центральной Якутии – ива жатайская (*Salix* × *zhataica*) – был верифицирован с помощью ядерных

микросателлитов и спейсера ITS рибосомной ДНК [Ефимова и др., 2019].

Всего в мире выделяют около 60 видов тополей (род *Populus*), объединяемых в 6 секций. Самый обширный палеарктический ареал имеет осина (*P. tremula*) – вид, относимый, как и тополь белый (*P. alba*), к секции осин и белых тополей *Populus* (syn. *Leuce*). Секция дельтовидных тополей (*Aigeiros*) представлена в России тополем чёрным, или осоко-рем (*P. nigra*), распространённым от Европы до юга Урала и Западной Сибири. К секции бальзамических тополей (*Tahamasa*) относятся тополя лавролистный (*P. laurifolia*), произрастающий на юге Средней Сибири, и душистый (*P. suaveolens*) из Сибири и Дальнего Востока (от Приангарья до Приамурья, севера Приморья и Северо-Востока России). Иногда выделяют ещё несколько видов, но большинство из них сводится к синонимике вышеуказанных. Об отечественных исследованиях по молекулярной филогении тополей неизвестно, но в целом их принадлежность к вышеуказанным секциям подтверждается новейшими данными филогеномного анализа [Wang et al., 2022]. Исключение составляет тополь чёрный, который не образует монофилетической группы с другими представителями секции *Aigeiros*, а сама валидность этой секции вызывает большие сомнения. *P. nigra* является одной из клад общей сборной группы, которую формируют виды секций *Aigeiros* и *Tahamasa*. Близость чозении к тополем молекулярные данные опровергают, и вид включают сейчас в род ив *Salix*.

Таким образом, в связи с широким распространением у древесных растений межвидовой гибридизации и гибридогенных видов возникают существенные трудности при систематизации их видового разнообразия. Это обуславливает необходимость более детальных трудоёмких исследований с использованием генетических методов каждой группы видов, в которой могло происходить гибридогенное видообразование. Незнученность в этом отношении многих таксонов деревьев и кустарников сильно усложняет инвентаризацию видового разнообразия дендрофлоры России.

2.2. Динамика состава дендрофлоры и основные угрозы видовому разнообразию

Флора в целом, все её компоненты и фракции весьма динамичны. В настоящее время во всем мире темпы изменения ее видового состава приобретают катастрофическую скорость.

Для корректной оценки основных тенденций динамики видового состава дендрофлоры необходимо глубокое понимание основных этапов генезиса растительного покрова и аборигенной флоры, а также детальный анализ процессов формирования адвентивной флоры. При этом важно учитывать возможные прогнозы как в отношении уязвимых и редких видов, так и применительно к натурализующимся интродуцентам. Такой анализ требует также выявления и оценки соотносительной значимости основных факторов, способствующих обеднению видового состава дендрофлоры и возникновению угроз биоразнообразию.

История развития лесного пояса Восточной Европы с конца плейстоцена до современного периода с детальным анализом динамики видового состава лесных биоценозов в ходе филоценогенеза, ключевых факторов и механизмов изменения уровня разнообразия рассмотрена в монографии «Восточноевропейские леса» [Восточноевропейские..., 2004].

Современный лесной покров Земли сильно трансформирован в результате антропогенных воздействий и природных катастроф [Восточноевропейские..., 2004; Мониторинг..., 2008; Gorshkov, Makarieva, 2020; Makarieva et al., 2023]. К важнейшим видам хозяйственной деятельности человека, влияющим на динамику видового разнообразия дендрофлоры, относятся рубки леса, лесные пожары, добыча полезных ископаемых, загрязнение атмосферы, осушение болот и заболоченных лесов, уничтожение естественной флоры и фауны, занос чужеродных видов, создание лесных культур/плантаций и т.д. Любая из этих форм хозяйственной деятельности в каждом конкретном случае может приводить к определенным последствиям, вызвать разную степень нарушения естественных процессов в лесных экосистемах и различные по характеру и интенсивности естественные восстановительные процессы. Направленность и темпы динамики видового разнообразия определяются характером сочетания отмеченных факторов и их соотносительной ролью. На изменение структуры лесных экосистем и видового состава дендрофлоры огромное влияние оказывают также природные катастрофы. Среди них особенно значимы крупные спонтанно возникающие лесные пожары, очаги распространения вредителей и болезней, опасные метеорологические и гидрологические явления (ураганы, смерчи, ливни, сильные снегопады и морозы, экстремальная жара, бурные половодья и наводнения, речная эрозия и пр.).

Многие исследователи и организации, такие как Межправительственная научно-политическая платформа по биоразнообразию и экосистемным услугам ООН, Международный союз охраны природы и др., недавно оценили категории и рейтинг глобальных угроз с точки зрения их предполагаемого вклада в утрату биоразнообразия. Изменение среды обитания признано важнейшей угрозой. Следующие места по значимости занимают чрезмерная эксплуатация, изменение климата, загрязнение и биологические инвазии [IPBES, 2019]. В качестве основных угроз разнообразию лесов Российской Федерации рассматриваются: уничтожение и фрагментация растительного покрова; глобальное изменение климата; увеличение площадей и частоты пожаров; неправомерные и необоснованные системы рубок и использования лесных ресурсов; создание монокультур хозяйственно ценных аборигенных видов и необоснованное использование интродуцентов; инвазии чужеродных видов; техногенная деградация лесов.

Отличительной особенностью России следует считать множественность, разновидность и сопряженность факторов и процессов, способствующих трансформации лесных экосистем, неоднозначность их проявления в разных регионах, которая обусловлена как многообразием природных условий, так и различиями в уровне антропогенной нагрузки.

Непосредственной и наиболее очевидной реакцией бореальных лесов на глобальное изменение климата является изменение границ ареалов растений и, в конечном итоге, смещение границ лесорастительных зон к северу. Это может оказать существенное влияние на видовой состав лесных экосистем [Григорьева, Нотов, 2018]. Прогноз изменения продуктивности, распределения растительности и видового состава можно делать на основе следующих расчётов: глобальное потепление на 2 °C повлечёт смещение бореальной зоны на 500 км к северу по окончании текущего столетия. Это подтверждается несколькими климатическими моделями и означает, что климатическая зона будет смещаться на север со скоростью 5 км в год, в то время как скорость миграции деревьев не превышает в среднем 200–300 м в год [Kirilenko, 2007] и для некоторых видов даже на порядок меньше [Удра, 1988]. Изменение климата может также сочетаться с другими природными факторами, такими как пожары и распространение вредителей и болезней. Их сопряженность существенно повышает уровень трансформации лесных экосистем.

Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды древесных растений, которые относятся к наиболее уязвимым, но очень важным

компонентам лесных экосистем, часто являются индикаторами их состояния. Эта категория видов³⁵ в России четко формализована в виде конкретного списка, так как их сохранение предполагает обязательную инвентаризацию и учет как в масштабе страны, так и в ее регионах. С этой целью созданы и регулярно корректируются национальная и региональные красные книги (вставка 2). Приоритеты охраны таких видов определены КБР ООН и российским природоохранным законодательством.

В Красную книгу Российской Федерации занесен 71 вид дендрофлоры: 26 видов деревьев, 38 видов кустарников и 7 видов древесных лиан. Наибольшее число редких видов дендрофлоры, имеющих ограниченное распространение или сокращающих свой ареал, сосредоточено в широколиственных, хвойно-широколиственных и хвойных лесах Кавказа, юга Сибири и Дальнего Востока. Значительное число редких видов приурочено к области распространения широколиственных лесов европейской части России и Урала. За последнее десятилетие новых редких и находящихся под угрозой исчезновения видов древесных и кустарниковых растений на территории Российской Федерации не выявлено.

Многие виды-эндемики дендрофлоры России имеют низкую численность и существуют в форме малых изолированных популяций, что определяет их уязвимость при антропогенном воздействии. Вследствие этого многие эндемичные виды наряду с видами других категорий (реликтовыми, интенсивно эксплуатируемыми ресурсными, редкими из-за особенностей биологии) нуждаются в специальных мерах охраны. Эндемизм естественной флоры России не очень высок – эндемичные виды составляют около 20% флоры, что определяется в основном равнинным рельефом территории страны. Эндемизм дендрофлоры более всего выражен на Кавказе (74 вида) и Дальнем Востоке (20 видов).

В Красную книгу Российской Федерации включено 4 вида древесных растений – узкоареальных эндемиков (категория 3а): кизильник кинобарнокрасный (*Cotoneaster cinnabarinus*), кизильник блестящий (*Cotoneaster lucidus*), рябинник сумахолистный (*Sorbaria rhoifolia*) и рябинокизильник Позднякова (*Sorbocotoneaster pozdnjakovii*).

³⁵ Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов составляют две основные группы: 1) естественно редкие виды, потенциально уязвимые в силу своих биологических особенностей (низкая численность, малая площадь ареала, низкий темп воспроизводства популяции); 2) виды, широко распространенные, но находящиеся под угрозой исчезновения или сокращающие свою численность и ареал в результате антропогенного воздействия.

ВСТАВКА 2. Красные книги России

Красная книга Российской Федерации и красные книги субъектов Российской Федерации являются официальными юридическими документами, которые содержат свод сведений о редких и находящихся под угрозой исчезновения видах (подвидах, популяциях) диких животных, дикорастущих растений и грибов, а также о необходимых мерах по их охране и восстановлению. Красные книги ведут на основе систематически обновляемых данных о состоянии и распространении редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, произрастающих на территории Российской Федерации / субъектов Российской Федерации. В соответствии с российским законодательством виды животных, растений и грибов, занесенные в красные книги, находятся под охраной. Для решения вопросов, связанных с ведением Красной книги Российской Федерации, координации взаимодействия научных организаций, общественных природоохранных организаций и органов власти, а также экспертной проработки проектов Перечней (списков), при Минприроды России была создана Комиссия по редким и находящимся под угрозой исчезновения животным, растениям и грибам. Красные книги не только играют большую природоохранную роль, но и имеют огромное познавательное и просветительское значение, неопределима их роль в формировании экологической культуры взрослого и подрастающего поколений.

Красная книга Российской Федерации. Впервые Красная книга была учреждена в СССР в 1974 г., а первое ее издание появилось в 1978 г. Красная книга РСФСР (растения) была издана в 1988 г., Красная книга Российской Федерации (растения) – в 2008 г. Ведение Красной книги Российской Федерации, согласно пункту 5.5 Положения о Минприроды России (постановление Правительства РФ от 11.11.2015 № 1219), осуществляет Минприроды России. В 2016 г. утвержден новый Порядок ведения Красной книги Российской Федерации (приказ Минприроды России от 23.05.2016 № 306). В соответствии с утвержденным Порядком ведение Красной книги Российской Федерации включает занесение в нее (или исключение) в установленном порядке объектов животного и растительного мира, подготовку и ведение государственного учета объектов животного и растительного мира (включая сбор и анализ научных данных о современном состоянии и тенденциях изменения состояния). Кроме того, ведение Красной книги Российской Федерации охватывает организацию и ведение государственного мониторинга объектов животного и растительного мира, а также подготовку и ведение государственного кадастра объектов животного и растительного мира, занесенных в нее. Порядок также регламентирует разработку и реализацию специальных мер по охране и восстановлению объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу. Согласно Порядку повышена доля ответственности органов власти – как на уровне субъектов Российской Федерации, так и на уровне федеральных органов (Минсельхоза России, Росрыболовства, Рослесхоза, Росприроднадзора). Помимо этого, Порядок определяет подготовку и издание не реже одного раза в 10 лет на электронном и бумажном носителях Красной книги Российской Федерации. По состоянию на 2023 г. в стране зарегистрировано 1 384 редких вида различного статуса редкости, из них 741 вид растений и грибов и 443 вида животных (приказ Минприроды России от 23.05.2023 № 320 «Об утверждении Перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации»).

Красные книги субъектов Российской Федерации. В настоящее время законодательная охрана редких и исчезающих видов животных и растений установлена на всей территории страны. Многие субъекты Российской Федерации превосходят самые крупные европейские страны не только по площади территории, но и по биоразнообразию, и характеризуются достаточно большим числом редких, реликтовых и эндемичных видов, кроме того, включают в себя природные зоны, которым свойственна различная степень хозяйственной освоенности и антропогенной трансформации ландшафтов. Это определяет необходимость ведения в стране красных книг на двух уровнях – федеральном (Красная книга Российской Федерации) и региональном (территориальные списки охраняемых видов и красные книги субъектов Российской Федерации). Федеральная и региональные красные книги взаимно дополняют друг друга и их составляют по единой методике. Такая практика способствует сохранению видового и популяционного/генетического разнообразия: виды деревьев и кустарников, не находящиеся под угрозой исчезновения и даже не являющиеся редкими для территории Российской Федерации в целом, могут иметь уязвимые популяции, например, на границах своего ареала, т.е. в отдельных субъектах Российской Федерации. В таком случае они попадают в красные книги конкретных субъектов Российской Федерации. Наглядным примером таких «регионально редких» видов может служить лиственница сибирская (*Larix sibirica*), которая, будучи одним из основных лесообразующих видов Сибири, в то же время включена в красные книги 5 субъектов Российской Федерации (Республика Карелия, Удмуртская Республика, Вологодская, Нижегородская и Архангельская области). Другой пример – багульник болотный (*Ledum palustre*), типичный вид таежной зоны России, который, тем не менее, включен в список видов красных книг Республики Башкортостан, Республики Татарстан, Чувашской Республики, Белгородской, Липецкой и Пензенской областей.

Проблема распространения на территории России чужеродных (инвазионных) видов, видов-интродуцентов³⁴, их натурализации и внедрения в природные фитоценозы, в том числе и лесные, приобретает в последние годы все большее значение. В силу трансформации природной среды исчезают наиболее уязвимые аборигенные виды, происходит активная натурализация чужеродных растений. Если в XX в. расселение адвентивных видов происходило в основном по синантропным местобитаниям, то сейчас биологическим инвазиям активно подвергаются и лесные фитоценозы. На рубеже XX–XXI в. ускорились процессы натурализации чужеродных деревьев и кустарников; часть из них уже стала характерными компонентами лесных сообществ. Например, в разных

³⁴ Интродукция растений – деятельность человека по введению в культуру растений за пределами их естественного ареала. В силу значительной протяженности территории Российской Федерации и наличия древесных и кустарниковых видов, ареал которых занимает лишь часть площади страны, понятие «интродукция» в России может иметь отношение и к перемещению видов как из-за, так и в пределах территории страны.

регионах России уже сформировались лесные сообщества с иргой колосистой (*Amelanchier spicata*), клёном ясенелистным, или американским (*Acer negundo*), бузиной кистевидной (*Sambucus racemosa*), черноплодной рябиной (*Aronia × mitschurinii*). В дендрариях и лесопарках регулярно регистрируются начальные стадии натурализации редких интродуцентов, которые постепенно включают в состав адвентивной флоры. Контролировать процессы распространения чужеродных видов крайне сложно, и в перспективе адвентивные компоненты дендрофлоры будут приобретать все большее ценотическое значение в лесных экосистемах России.

Можно отметить как негативные, так и позитивные последствия интродукции чужеродных видов [Виноградова, 2012]. В России угроза трансформации аборигенного биоразнообразия за счет инвазий чужеродных видов сохраняется для регионов Северного Кавказа, Дальнего Востока, степной зоны европейской части страны [Пятый национальный доклад..., 2014]. Инвазионные виды на данных территориях вызывают трансформацию природных экосистем, ярким примером которой является гибель самшита на Черноморском побережье Северного Кавказа из-за случайного завоза с саженцами самшита из Италии огнёвки самшитовой, которая уничтожила тысячелетние растения [О состоянии..., 2023].

Итогом исследований инвазий в Российской Федерации стали чёрные книги флор [Plant invasion..., 2021]. Деревья и кустарники входят в чёрные книги флор всех крупных регионов страны: Средняя Россия – 9 видов [Виноградова и др., 2010], Сибирь – 5 видов [Чёрная книга флоры Сибири, 2016], Дальний Восток – 6 видов [Чёрная книга флоры Дальнего Востока, 2021].

Наиболее агрессивным инвазионным видом в России является клён ясенелистный, который включен во все три чёрные книги. Он отнесен к группе «трансформеров» – видов, существенно преобразующих экосистемы и исходный тип растительности. Его распространение часто ведет к сильной трансформации лесных экосистем, а также к вытеснению аборигенных видов деревьев и кустарников. В чёрные книги Средней России и Сибири занесены лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia*) и ирга колосистая (*Amelanchier spicata*). Важно отметить, что некоторые виды, пока еще не проявляющие значительной инвазионной активности, на фоне изменения климата, усиления антропогенного воздействия могут стать опасными в будущем. Поэтому необходим мониторинг их состояния и распространения.

Работы по мониторингу распространения в лесах Российской Федерации чужеродных видов животных, растений и микроорганизмов

ежегодно осуществляются Рослесхозом и органами исполнительной власти субъектов Российской Федерации. В рамках государственного лесопатологического мониторинга наземным способом на землях лесного фонда Российской Федерации выявляют инвазионные и карантинные виды вредных организмов; информацию ежегодно направляют в Федеральную службу по ветеринарному и фитосанитарному надзору.

2.3. Использование информации о видовом разнообразии деревьев и кустарников в лесной отрасли России

Видовое разнообразие – один из общепризнанных индикаторов благополучия и устойчивости экосистем [Глобальная перспектива..., 2020]. Для устойчивого управления лесами, торговли лесной продукцией и лесоматериалами, решения задачи сохранения лесного биоразнообразия большое значение имеет актуальная и достоверная научная информация о состоянии лесов, которая основана прежде всего на данных о видовом составе деревьев и кустарников лесных экосистем. Оценка состояния и мониторинг, в том числе анализ числа видов деревьев и кустарников в лесах России, позволяют получить объективную информацию о стабильности, состоянии и продуктивности лесных экосистем, генетическом разнообразии видового состава лесов.

В задачи Рослесхоза не входит описание и изучение всех видов дендрофлоры России. Цели отраслевой науки связаны с мониторингом видового разнообразия приоритетных видов деревьев и кустарников³⁵. Актуальный список таких видов является необходимым элементом мониторинга состояния лесов и их экосистем, а также полезен при оценке продовольственной безопасности страны, решении задач сохранения генетического разнообразия лесов.

Наиболее полный и актуальный список видов древесных и кустарниковых растений в отраслевом потоке информации формируется в настоящее время в рамках государственной инвентаризации лесов. В 2020 г. завершен первый цикл ГИЛ, в ходе которого проведены натурные измерения показателей на постоянных пробных площадях для получения качественных и количественных характеристик лесов страны. Эти беспрецедентные по объему данные собраны на 69,1 тыс. постоянных пробных площадей [Филипчук и др., 2022]. Методика

³⁵ Эксперты ФАО в области лесных генетических ресурсов приоритетными считают те виды деревьев и кустарников, которые имеют большое значение для обеспечения нужд промышленности, продовольственной и экологической безопасности страны [The State..., 2014].

проведения ГИЛ включает сбор информации по видовому составу дровостоя, подроста и подлеска на каждой пробной площади, учёт редких и находящихся под угрозой исчезновения видов деревьев, кустарников, лиан и других лесных растений. По итогам первого цикла ГИЛ доступны данные по 273 видам деревьев и кустарников.

Площади и запасы (а значит, и перечень видов) основных и большинства второстепенных древесных видов-лесообразователей учитывают также при проведении лесоустроительных работ. Более регулярный (один раз в 5 лет с ежегодным обновлением), но менее подробный поток данных по видовому разнообразию государственного лесного реестра (ГЛР) представляет информацию только по 55 преобладающим породам [Филипчук и др., 2020].

Наиболее детальный научно обоснованный подход к указанию видового названия деревьев и кустарников используют структуры Рослесхоза, связанные с заготовкой и хранением семян, государственным мониторингом воспроизводства лесов, а также созданием и обслуживанием объектов единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК). Так, в одном из справочных приложений приказа Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 02.07.2014 № 298 «Об утверждении порядка заготовки, обработки, хранения и использования семян лесных растений» приведена информация о семенах 435 видов лесных деревьев и кустарников. В то же время в отчетной информации Рослесхоза представлены данные только о 81 виде для объектов ЕГСК и о 76 видах лесных деревьев и кустарников для заготовки семян.

Анализ информационных систем Рослесхоза показал, что в практической работе с потоком отраслевой информации (например, в сводках ГЛР, отчетных материалах лесоустроителей, проектах освоения лесов и пр.) чаще всего указывают ограниченный список видов деревьев и кустарников. Кроме того, при их составлении достаточно часто используют упрощенную (агрегированную) форму представления данных о списке видов, применяя термин «порода». При этом объем понятия «порода» в российском лесном хозяйстве с таксономической точки зрения весьма вариативен и неоднозначен. Породой может быть назван как конкретный вид, так и группа сходных видов в пределах рода или даже все виды одного рода в целом.

Чем обусловлено такое упрощенное представление данных о видовом составе древесных и кустарниковых растений в отраслевом потоке информации Рослесхоза? Одной из причин ограниченности информации о видовом разнообразии на этапе сбора данных может быть

невысокий уровень знаний таксаторов, которые заполняют исходные отраслевые формы сбора первичных сведений и баз данных. Такое «таксономическое препятствие», или таксономическая некомпетентность, может приводить к серьезным ошибкам [Паленова и др., 2022]. Причиной появления в ГЛР таких категорий, как «другие деревья», «другие кустарники», может быть не только недостаточный уровень таксономической компетентности, но и невозможность в некоторых случаях определить видовой состав лесообразующих пород в момент сбора информации, например, при использовании дистанционных методов обследования территорий. Общая площадь таких нечетко (с точки зрения видового разнообразия) описанных категорий насаждений составляет, согласно данным ГЛР (по состоянию на 01.01.2023), соответственно 682,9 тыс. га и 4,6 млн га (пример подробного анализа по регионам см. [Алексеев, Связева, 2009]).

Еще одной причиной неполноты отраслевой информации является ограничение уровня детальности мониторинга видового разнообразия деревьев и кустарников лесов России, обусловленное реализуемым в настоящее время в отрасли подходом. Обоснованно считается, что лесным специалистам нет необходимости уметь идентифицировать каждого представителя дендрофлоры страны. Лесоустроителям, например, достаточно знать основные виды лесообразующих деревьев и кустарников, а также широко используемые пищевые и лекарственные древесные растения [Алексеев, Связева, 2009]. На государственном уровне такой подход к набору данных о видовом биоразнообразии древесных растений отражен в одной из итоговых таблиц ГЛР, которая включает только 55 названий преобладающих пород деревьев и кустарников. Такое осознанное ограничение потока отраслевой информации определено самой процедурой ее сбора и обработки:

- ✓ в исходных отраслевых формах сбора первичной информации о преобладающих видах деревьев на выделе исключена возможность внесения большого числа видов (лимитировано число строк форм для ввода данных по видам);
- ✓ при лесоустроительных работах не проводится учет видов деревьев и кустарников с невысокой ценотической и/или экономической значимостью;
- ✓ используемый в отрасли алгоритм передачи собранной информации на более высокий уровень предполагает ее обобщение – сведения, собранные по отдельным видам, объединяют до уровня «данных по породам». Такая агрегация данных обусловлена

необходимостью представления отраслевой информации по товарным группам деревьев, но она же приводит к недоступности/потере исходной более детальной информации.

Таким образом, в практической работе данные о видовом разнообразии древесных и кустарниковых растений российских лесов и их характеристики Рослесхоз собирает и представляет преимущественно на уровне пород, а не отдельных видов. В ГЛР большинство деревьев и кустарников рассматривают в качестве пород, т.е. систематических групп в основном родового ранга (48 таксонов), и только для 7-ми указывают видовую принадлежность (осина, ольха серая, ольха чёрная, бархат амурский, граб восточный, орех маньчжурский и кедровый стланик). В таком виде информация о породном составе деревьев и кустарников России приведена в том числе и в лесных реестрах регионов и отдельных лесничеств.

Отмеченное «отраслевое ограничение» потока информации, приводящее к искусственному «сужению» объема данных о числе видов, имеет историческую и экономическую обусловленность. Исходно предоставляемые в лесном хозяйстве сведения были ориентированы преимущественно на лесопользователей, для которых полный список дендрофлоры лесных экосистем избыточен. Изначально информацию собирали о коммерческих видах деревьев, которые представляют ту или иную экономическую ценность. Фактическую экономическую ценность и, соответственно, значимость для управления, адаптации и селекции имели и имеют виды деревьев и кустарников, которые являются основными объектами лесозаготовок в Российской Федерации. Среди них: сосны обыкновенная и кедровая сибирская, ели европейская и сибирская, лиственницы сибирская и Гмелина, пихта сибирская, дуб черешчатый, берёзы пушистая и повислая, осина и пр. В связи с этим в базах данных ГЛР, как и ранее в базах данных государственного учета лесного фонда, полученные лесостроителями первичные данные о деревьях и кустарниках (занимаемые площади, запасы) агрегируют по преобладающим в древостоях породам. Согласно отраслевому алгоритму виды распределяют по следующим категориям: 1) основные лесообразующие породы: хвойные – 6 пород (сосна, ель, пихта, лиственница, кедр, можжевельник древовидный); твердолиственные – 10 пород (дуб высокоствольный, дуб низкоствольный, бук, граб, ясень, клён, вяз, берёза каменная, саксаул, акация белая) и мягколиственные – 7 пород (берёза, осина, ольха серая, ольха чёрная, липа, тополь и ивы древовидные); 2) прочие древесные породы – 16 таксонов (абрикос, бархат амурский, граб восточный, гледичия, груша, дзельква, каштан, орех грецкий, орех маньчжурский,

рябина, самшит, алыча, фисташка, черёмуха, шелковица, яблоня) и категория «другие древесные породы»; 3) кустарники – 15 таксонов (бамбук, кустарниковые берёзы, бересклет, боярышник, гребенщик, дёрен, джугун, кустарниковые ивы, кедровый стланик, лещина, лох, можжевельник, облепиха, рододендрон, смородина) и 4) «другие кустарники».

В общей сложности в ГЛР приводятся сведения о 55 таксонах в основном родового и близкого к ним ранга, названия которых «скрывают» информацию о более 200 видах деревьев и 200 видах кустарников. Следующие два примера хорошо иллюстрируют влияние применяемого в отраслевом потоке данных алгоритма агрегации на безвозвратную потерю собранной значимой информации:

- ✓ растущие на Северном Кавказе пихта Нордмана (*Abies nordmanniana*) и ель восточная (*Picea orientalis*) существенно отличаются от других видов пихт и елей этого региона значительными размерами и высокой продуктивностью, но представление сведений на уровне породного состава в ГЛР по Южному федеральному округу приводит к потере этой ценной информации [Алексеев, Связева, 2009];
- ✓ на территории Дальневосточного федерального округа произрастает 130 видов деревьев, 165 видов кустарников и 25 видов древесных лиан; однако в материалах ГЛР приводятся статистические данные о 7 видах и 21 таксоне родового ранга (21 порода): порода «лиственница» включает 4 вида данного рода, «сосна» – 6 видов, «ель» – 4 вида, «пихта» – 5 видов. Не менее разнообразны по видовому составу и другие породы-лесообразователи этого федерального округа, учет которых также проводится на уровне указания названия рода: название «липа» объединяет 4 вида, «клён» – 12, «дуб» – 4, «ясень» – 3, группа «вяз и другие ильмовые» – 4, «рябина» – 5, «черёмуха» – 5, древовидные ивы – 15 видов [Алексеев, Связева, 2009].

Таким образом, анализ отраслевого потока информации о видовом разнообразии показал, что Рослесхоз в настоящее время оперирует ограниченным и неактуализированным набором данных, который отражает информацию только о 20% видового состава дендрофлоры России. Это вполне оправдано с практической точки зрения, но приводит к появлению ряда вопросов [Паленова и др., 2022]: что теряет отрасль, ограничивая информацию по видовому разнообразию деревьев и кустарников в отраслевом потоке данных, и нужно ли её расширять? Какие категории видов все же необходимо дополнительно учитывать? Какие преимущества даст такое расширение потока отраслевой информации?

Ограничивая и упрощая информацию о видовом разнообразии деревьев и кустарников в отраслевом потоке данных, Рослесхоз теряет возможность адекватной оценки биологического разнообразия лесов (на уровне видов), которое является ключевым индикатором состояния лесных экосистем. Это существенно снижает качество лесного мониторинга из-за потери в процессе агрегации уже собранных данных по видовому составу деревьев и кустарников, в то время как видовое разнообразие рассматривается в качестве одного из индикаторов в наборе индикаторов ЦУР и Куньминско-Монреальской глобальной рамочной программы в области биоразнообразия КБР ООН.

В этой связи одной из ключевых задач Рослесхоза в области управления лесными генетическими ресурсами и сохранения биоразнообразия является подготовка актуального Справочника по номенклатуре видов деревьев и кустарников Российской Федерации (русские и латинские названия видов) для информационных систем лесной отрасли [Паленова и др., 2022]. Его формализация и внедрение позволят оптимизировать работу с данными по видовому разнообразию деревьев и кустарников в лесной отрасли России. Корректировка алгоритмов агрегации данных будет способствовать предоставлению актуальной, полной и достоверной информации по видовому разнообразию и позволит избежать потери уже собранной.

Данные по видовому разнообразию необходимы для корректных, научно обоснованных стратегических управленческих решений в лесном секторе, межотраслевого взаимодействия внутри страны, а также для международной торговли и отчётности Российской Федерации о состоянии лесов и лесных генетических ресурсов. Первым этапом работы в данном направлении является определение и обоснование списка приоритетных для отрасли видов деревьев и кустарников Российской Федерации, которые требуют сохранения и управления на национальном и региональном уровнях. Эти действия будут способствовать ограничению объема справочника (предварительная оценка определила общее число – 200 приоритетных видов деревьев и кустарников России), рациональному распределению ограниченных ресурсов на охрану и разработку необходимых селекционных программ, а также научно обоснованному контролю и регулированию численности популяций наиболее значимых видов.

Глава 3.

ВНУТРИВИДОВАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Популяционная генетика возникла в XX в. в результате синтеза менделевской генетики и представлений о популяционном уровне организации живой материи как ключевом, в значительной степени определяющим само её существование. Между тем, среди древесных растений не так мало видов, способных к вегетативному размножению, при котором фактически материнское растение клонирует себе подобных потомков. Основным для длительных периодов эволюции способом репродукции древесных растений является половое размножение, предусматривающее объединение гамет (половых клеток) родителей с формированием зиготы, в которой хромосомы родителей не только объединяются в новом ядре, но и гены этих родительских хромосом перемешиваются вследствие обмена их участками – кроссинговера.

Процеируя законы Менделя на свободно скрещивающиеся популяции, Г. Харди и В. Вайнберг в 1908 г. независимо друг от друга постулировали фундаментальный закон, согласно которому при свободном (панмиктическом) скрещивании в популяции неограниченного объёма частоты генов и генотипов AA, Aa и aa остаются постоянными из поколения в поколение (после первого) независимо от изменения количества индивидуумов и от того, насколько велики (или малы) частоты аллелей при условии, что на саму эту популяцию не воздействуют такие факторы, как мутации, миграция и отбор. Соотношение между частотами генотипов в популяции удовлетворяет равновесию Харди-Вайнберга: $p^2(AA) : 2pq (Aa) : q^2(aa)$ ⁵⁶. Существуют расширения этого закона (равновесия Харди-Вайнберга) на случай более двух аллелей. Этот закон представляет собой модель, используя которую генетики могут количественно определять изменения в распределении генов в популяции, вызванные, например, мутациями или миграцией. Другими словами, этот закон является теоретическим критерием для объективной оценки изменений в распределении генов в популяции.

⁵⁶ Где А и а — аллели не сцепленного с полом гена, p — частота аллеля А, q — частота аллеля а.

3.1. Подходы и методы исследования генетической структуры популяций древесных растений

Древесные растения имеют по крайней мере две особенности, выделяющие их в мире живых существ. Как все растения, они неподвижны на протяжении жизни одного поколения. Кроме того, они обладают длительными жизненными циклами, обычно от нескольких десятков до нескольких сотен лет, а в предельном случае продолжительность их жизни может исчисляться тысячелетиями, как у секвойи вечнозелёной (*Sequoia sempervirens*) и сосны долговечной (*Pinus longaeva*). Методы классической генетики лишь в крайне слабой степени применимы к подобным организмам-долгожителям, поскольку эксперименты по скрещиваниям и анализу потомства затянулись бы не только на более долгий срок, чем любой исследовательский проект, но и на срок, превышающий жизнь самих экспериментаторов. Именно поэтому молекулярные маркёры стали основным инструментом для анализа популяционно-генетической структуры древесных растений.

Нужно отметить, что не только в отношении древесных растений, но и в целом для природных популяций генетика долгое время формулировала лишь теоретические законы, описывающие реализацию передачи наследственной информации в чередующихся поколениях. Реально количественно оценить уровни внутривидовой популяционной генетической разнообразия и его распределение между популяциями в эпоху традиционной лесной генетики было сложно.

На первых этапах развития лесной генетики в России на основе полигенных (находящихся под контролем многих генетических локусов), а также, вероятно, олигогенных (контролируемых небольшим числом генов) и анонимных морфологических признаков было проанализировано существующее формовое разнообразие основных лесобразующих пород, в том числе сосны [Правдин, 1964], ели [Правдин, 1964, 1975; Морозов, 1976], лиственницы [Дылис, 1947, 1961, 1981], дуба [Семерилов, 1986] и др.

Фенетическая изменчивость. Для ряда лесных пород были разработаны фенетические подходы, использующие изменчивость в основном генеративных признаков, таких как морфология шишек и фены окраски семян, форма кроны, цвет и особенности коры, средняя масса 1 000 шт. семян и пр. [Данченко, 1975; Милютин, 1982; Мамаев, Махнев, 1988; Попов, 1999; Видякин, 2001, 2003]. Для оценки

внутрипопуляционного разнообразия сосны обыкновенной по морфологическим признакам предложены и апробированы показатели «ожидаемой» и «наблюдаемой» фенотипической изменчивости [Путенихин и др., 2004, 2005; Путенихин, 2009; Шигапов и др., 2009]. Основными недостатками фенетического подхода являются малое количество доступных для анализа фенотипов и неизвестные механизмы их наследования. Несмотря на то что древесные растения сложны для фенетических исследований [Милютин, 2014], относительная простота и перспективность применения этого подхода привела к его широкому распространению в лесной генетике [Видякин, 1995, 2001, 2004]. Имеются отдельные удачные попытки использования фенотипов в лесной селекции и семеноводстве [Кальченко, 2013; Тараканов, Кальченко, 2015]. Фенетический анализ окраски семян был, в частности, предложен для идентификации клонов сосны на лесосеменных плантациях [Видякин, Тараканов, 2009] и рекомендован для практического применения [Кальченко, Тараканов, 2010] в качестве недорогого метода, позволяющего получать относительно надёжные параметры идентификации и предваряющего молекулярные исследования.

Карриологическая изменчивость. После открытия хромосом как основных носителей генов возник интерес к анализу их изменчивости у разнообразных живых организмов, в том числе у древесных растений. Методы анализа числа и морфологии хромосом в общих чертах универсальны для всех эукариот. К настоящему времени сообщения об установлении хромосомных чисел можно обнаружить почти для всех видов хвойных [Козубов, Муратова, 1986; Муратова, Круклис, 1988; Князева, Муратова, 2010]. Консерватизм основных чисел хромосом и стабильность диплоидного генома практически всех голосеменных неоднократно отмечались многими исследователями [Муратова, Круклис, 1988 и др.]. Российские хвойные относятся в основном к представителям сосновых (роды – *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Larix*) и кипарисовых (*Juniperus*, *Cupressus*, *Miscrobiota*). Большинство хвойных имеет постоянное число хромосом в пределах семейств [Муратова, Круклис, 1988].

Семейство сосновые считается одним из эволюционно базальных и одновременно наиболее консервативных в цитогенетическом отношении семейств, и основное число их хромосом ($x=12$) многими считается исходным для большинства родственных семейств хвойных. Между видами в пределах родов у сосновых, как и у большинства семейств хвойных, наблюдается удивительный консерватизм,

все роды имеют $x=12$. Такое же значение наблюдается у рода тис (*Taxus*) из семейства тиссовых (Taxaceae) порядка Кипарисовых (Cupressales). У других кипарисовых основное число хромосом уменьшилось до 11 ($2n=22$).

Таким образом, изменчивость хромосомных чисел в пределах видов у хвойных является редким феноменом: например, у можжевельников (*Juniperus*) описано варьирование хромосомных чисел $2n=22$ или 24. Так же как редкое явление можно отметить полиплоидию среди таких родов сосновых, как *Larix*, *Pinus*, *Picea* и *Abies*: у представителей некоторых видов известны три- ($2n = 36$) или тетраплоиды ($2n=48$). Однако полиплоидные и миксоплоидные формы у сосновых обычно имеют выраженные морфологические нарушения и редко доживают до взрослого состояния. Что касается нормального кариотипа рода *Pinus*, все изученные виды имеют 12 пар хромосом; и практически во всех группах сосен этот набор состоит из 11 пар равноплечих хромосом и одной пары с субмедианным расположением центромеры [Saylor, 1972; Saylor, 1983; Муратова, Круклис, 1988]. Исключением являются сосны подсекции *Sylvestres*, у которых обнаружена вторая пара неравноплечих хромосом [Saylor, 1972].

Детали структуры кариотипа, прежде всего соотношения длин плеч конкретных хромосом, были использованы для уточнения систематического положения вида [Saylor, 1972; Price et al., 1998]. Например, кариологическое исследование по соснам подрода *Strobus* показало ряд несоответствий с традиционными взглядами на родство видов [Saylor, 1983]: кариотип кедрового стланика оказался ближе к кариотипу сосны мелкоцветковой (*P. parviflora*), а не *P. sibirica*, которому стланик считался близким.

За десятилетия исследований стало очевидным, что анализ внутривидовой изменчивости хромосом у хвойных на базе различий в морфологии хромосом основного набора затруднен в еще большей степени, чем на надвидовом уровне. Тем не менее подходы к анализу популяционной структуры с помощью кариологии все же существуют. Так, у сосновых достаточно широко распространено наличие небольших добавочных хромосом (В-хромосом), которые описаны, например, у ряда видов елей, а также сосны обыкновенной [Муратова, Круклис, 1988]. Нередки добавочные хромосомы и у представителей других семейств хвойных (Taxodiaceae, Cupressaceae).

Описаны также внутривидовые различия по суммарной длине хромосом, размеру отдельных гомологов, их морфологии по числу

хромосом с вторичными перетяжками, числу таких перетяжек на геном и т.д. Из числа представителей сосновых можно отметить изученные в этом отношении на территории России широко распространённые виды: сосну обыкновенную [Бударагин, 1973; Буторина и др., 1975, 1979а,б; Буторина, Мурая, 1976] и комплекс европейской и сибирской елей [Скупченко, 1975; Муратова, Круклис, 1988], а также ель аянскую [Шершукова, 1976, 1978]. При сравнении болотной и суходольной популяций сосны обыкновенной было показано, что изменчивость морфологических параметров генеративных органов и посевных качеств семян, полиморфизм нуклеолярных локусов хромосом, уровень и спектр хромосомных мутаций характеризуют адаптивную реакцию растений и являются основными критериями дифференциации болотных и суходольных популяций хвойных [Седельникова и др., 2001, 2004, 2007; Седельникова, Пименов, 2003, 2005].

В целом можно заключить, что использование кариологических методов у хвойных затрудняется методическими проблемами, а также очень консервативной организацией генома, при которой существенные делеции, транслокации и инверсии на внутривидовом уровне редки и не обнаруживают необходимого уровня изменчивости для использования в популяционных исследованиях.

При анализе кариотипов берёзы повислой и берёзы пушистой было выявлено, что последняя является тетраплоидом, а берёза желтая – гексаплоидом. Кариологический анализ также позволил выявить триплоидные особи осины с высокой скоростью роста, устойчивые к поражению сердцевинной гнилью.

В последнее время одним из наиболее перспективных методов кариологического анализа, позволяющим проводить физическое картирование генов, признается FISH (Fluorescent In Situ Hybridization) – подход, связанный с флуоресцентной гибридизацией *in situ* [Бадаева, Салина, 2013], который пока не получил массового применения в связи с его объективной методической сложностью.

Молекулярные методы. Во всем мире, начиная с 1970-х гг., наблюдалось внедрение новых биохимических и молекулярных методов в изучение, сохранение и улучшение лесных генофондов. Основным методом, доступным исследователям и практикам лесного хозяйства с конца 1960-х гг., был метод аллозимного анализа. Электрофорез белков – продуктов специфических генов – позволил впервые в лесной генетике получить молекулярные маркёры генов, построить первые генные карты, приблизиться к количественной

характеристике генофондов лесных деревьев. Несмотря на имеющиеся примеры использования в популяционных исследованиях и неферментных белков, особую роль играют именно локусы, контролирующие ферменты. Применяемые после электрофореза методы специфической гистохимической окраски в сложных смесях соединений водных экстрактов позволяют выделить продукты гомологичных локусов, что приводит к идентификации аллелей отдельных генных локусов. Таким образом, впервые появилась возможность получать сравнимые оценки генетического разнообразия для разных популяций одного вида, а в большинстве случаев и для группы родственных видов, и даже для видов эволюционно не близких, относящихся к разным под родам и родам.

С помощью электрофореза изоферментов был получен основной массив данных о генетических процессах в популяциях древесных растений России. Впервые, начиная с 1980-х гг., получены количественные оценки уровней генетического разнообразия (доля полиморфных локусов, аллельное разнообразие, гетерозиготность) и его структуры, а именно пространственно-временного распределения параметров, таких как оценки уровней инбридинга на разных стадиях онтогенеза, доли межпопуляционной изменчивости в общей изменчивости вида и т.д.

С 1990-х гг. активно развиваются методы анализа непосредственно молекулярно-генетической изменчивости, т. е. первичной структуры ДНК как носителя генетической информации. На этом этапе в основном это были опосредованные методы анализа анонимных продуктов полимеразной цепной реакции (ПЦР), такие как RAPD (ПЦР со случайными праймерами), ISSR (ПЦР-анализ межмикросателлитных участков ДНК), AFLP (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов). Основными недостатками так называемых неспецифических маркеров являются анонимность и доминантность (RAPD, ISSR, AFLP), а также невысокая воспроизводимость (RAPD, в меньшей степени ISSR). Однако для ДНК клеточных органелл (митохондрий и хлоропластов), обладающих собственными небольшими геномами/субгеномами) стало возможным проводить рестрикционный анализ и секвенирование по Сэнгеру. Для так называемых митохондриальной ДНК (мтДНК) и хлоропластной ДНК (хпДНК) анализ упрощается отсутствием гетерозигот, поскольку они наследуются клонально и вертикально по материнской линии (у покрытосеменных), а у хвойных – и по отцовской

(хпДНК). Отсутствие рекомбинации по маркёрам органельной ДНК является преимуществом для реконструкций филогеографических паттернов.

Развивались и методы анализа повторяющейся ДНК, преимущество которой заключается в том, что после ПЦР электрофорез выявляет аллельную изменчивость непосредственно по длинам фрагментов, содержащих различное число повторов. Минисателлитные (свыше 10 пар нуклеотидов в мотиве) и микросателлитные локусы хлоропластной и ядерной локализации и др. могут анализироваться как на капиллярных ДНК-анализаторах, так и в блоках полиакриламидного геля.

В настоящее время существенное развитие методов анализа полиморфизма ДНК связано с внедрением геномных технологий, основанных на секвенировании нового поколения. Одновременный анализ многих, вплоть до десятков тысяч, генов является несомненным преимуществом. Сложности здесь связаны с технологическими и биоинформационными проблемами, а также с высокой абсолютной стоимостью полногеномных проектов.

Методические затруднения возникают из-за гораздо больших по размеру (в 6–9 раз по сравнению с млекопитающими) и значительно более сложно организованных геномов хвойных растений. Геномы лиственных несколько меньше и проще. Тем не менее существенная часть усилий должна быть затрачена на сборку с высоким покрытием полных геномов из коротких «ридов» (прочтений последовательностей генома). Кроме того, для массового анализа образцов методами частичного полногеномного секвенирования нового поколения (RAD-seq, GBS=Genotyping By Sequencing) и др. нужны образцы ДНК высокого качества и в достаточном количестве, желательно унифицированные по исходным тканям, методам фиксации и выделения ДНК.

Нужно, однако, отметить, что при общей высокой стоимости анализа и каждого «запуска» секвенатора нового поколения стоимость в расчете на один анализируемый маркёр или изменчивый нуклеотидный сайт при полногеномном анализе ниже, чем для традиционных маркёров. На основе получаемых полногеномных данных разрабатываются и традиционные маркёры, в том числе микросателлитные локусы (ядерные [Белоконь и др., 2016] и органельные [Шилкина и др., 2014]), что является хорошей альтернативой анализу клоновых библиотек.

3.2. Особенности популяционно-генетической структуры древесных растений российских бореальных экосистем

3.2.1. Жёсткие сосны

Сосна обыкновенная занимает один из самых обширных ареалов среди хвойных мира, произрастая в широком диапазоне экологических условий, зачастую на небольших пространствах образуя экологически контрастные насаждения. В первый период исследования этого вида на территории России главным образом включали анализ полиморфизма аллозимных локусов [Семериков, 1991; Семериков и др., 1993а,б, 2014; Санников и др., 1997а,б, 2001, 2002, 2010, 2011, 2014; Ларионова, 2002; Санников, Петрова, 2003, 2012; Филиппова и др., 2006; Ларионова, Экарт, 2010]. В пределах бореальной зоны Северной Евразии, где этот вид имеет сравнительно сплошное распространение, был выявлен относительно высокий, слабоварьирующий уровень генетического разнообразия. Например, по 17 аллозимным локусам ожидаемая гетерозиготность H_e , средняя по популяциям, в Скандинавии была 0,275, на Русской равнине – 0,289, в Забайкалье – 0,283. Несколько сниженное разнообразие наблюдалось на Кавказе – 0,238 и Дальнем Востоке – 0,245 [Санников и др., 2012].

Что касается межпопуляционной компоненты изменчивости, исследования с помощью аллозимных локусов не обнаружили выраженной пространственной генетической дифференциации и чёткой корреляции изменчивости аллозимных локусов с географическими дистанциями между популяциями. Исследования аллозимной изменчивости продемонстрировали, что экологические механизмы дифференциации по частично адаптивно нагруженным аллозимным локусам преобладают у этого вида над изоляцией расстоянием [Петрова и др., 1989, 2013а,б; Петрова, 1994; Белоконь и др., 1998; Ларионова, Экарт, 2010; Егоров, 2013; Тихонова, 2015; Тихонова и др., 2016, 2019]. Сосна обыкновенная занимает обширный ареал, что свидетельствует о её способности к адаптации в широком диапазоне экологических условий. Ряд исследований был направлен на поиск связи изменчивости по генетическим маркерам и типам местообитания – суходолом и болотом [Семериков, 1992; Семериков и др., 1993а; Санников, Петрова, 2003]. При изучении с помощью аллозимных локусов семи пар соседних популяций

«суходол – болото» в Западной Сибири и в соседних регионах [Семериков и др., 1993а] дифференциация между типами местообитаний не имела направленного характера. В то же время при обширных исследованиях [Санников, Петрова, 2003], проведенных в Западной Сибири, Карелии, на Русской равнине и в Карпатах, обнаружили, что генетические дистанции между смежными популяциями «суходол–болото» заметно превосходят генетические различия между географически близкими популяциями одного типа местообитаний. Эти результаты могут быть обусловлены, предположительно, как действием естественного отбора, так и накоплением различий в результате длительной фенологической изоляции между популяциями болотных и суходольных местообитаний [Санников, Петрова, 2003].

По результатам аллозимных исследований в популяциях сосны обыкновенной была выявлена иерархическая структура дифференциации [Санников и др., 2012]. Наиболее генетически удаленными от основной части ареала являются популяции Пиренейского полуострова с генетическими дистанциями $D_{72} M$ относительно других регионов, равными приблизительно 0,052. Также довольно обособленными являются Апеннинская ($D_{72} M = 0,034$), Карпатская (0,025), Крымско-Западно-Кавказская (0,026), Восточно-Кавказская (0,030) и Приамурская (0,026) группы популяций. В основной части ареала генетические дистанции, как правило, не превышали 0,016 между популяциями соседних регионов [Санников, Петрова, 2003]. Низкая дифференциация популяций сосны обыкновенной в основной части ареала соответствует теоретическому предсказанию для ветроопыляемого вида с большими непрерывными популяциями [Hamrick, Godt, 1996], а также, вероятно, обусловлена недавним заселением территории после одного из ледниковых климатических интервалов. При исследовании генетических расстояний между популяциями на всем ареале сосны обыкновенной с помощью анализа главных координат [Санников, Петрова, 2007], помимо выделения небольших региональных кластеров, в облаке популяций из основной части ареала наблюдается отчетливый тренд разделения восточных (Восточная Сибирь, Прибайкалье, Монголия) и западных популяций. Масштабные исследования популяционной структуры подтвердили слабую дифференциацию, которую можно объяснить следствием расселения из нескольких ледниковых рефугиумов, расположенных в отдельных горных областях – Балканы, Урал, Южная Сибирь, – и изоляцией расстоянием [Санников и др., 2014].

Исследования с помощью хлоропластных микросателлитных локусов дали сходные результаты [Семериков и др., 2014]. В основной части ареала была выявлена весьма низкая дифференциация ($F_{ST} = 2,1\%$).

Благодаря сниженной подвижности семян по сравнению с пыльцой наследуемая по материнской линии мтДНК в череде поколений перемещается на меньшее расстояние по сравнению с ядерной или хлоропластной ДНК. Вследствие этого географическая структура её изменчивости гораздо медленнее гомогенизируется генетическим потоком и лучше сохраняет следы прошлых событий, таких как расселение из отдельных рефугиумов. Исследования географической структуры изменчивости сосны обыкновенной, проведённые с помощью маркёров мтДНК [Naydenov et al., 2007; Pyhäjärvi et al., 2008; Видякин и др., 2012; Semerikov et al., 2018, 2020; Wachowiak et al., 2022], выявили гораздо более выраженную географическую структуру по сравнению с полученной с помощью ядерных и хлоропластных маркёров. В основной части ареала популяции разделились на два основных кластера, отличающихся по составу гаплотипов, разделенных примерно по меридиану Москвы: западнее встречались семь гаплотипов, восточнее – лишь два из них, из которых восточнее Сургута остался только один [Semerikov et al., 2018, 2020]. Это распределение соответствует гипотезе о первоначальном расселении сосны обыкновенной в восточной части ареала из европейских рефугиумов после одного из наиболее суровых оледенений. В ходе этого расселения, в результате эффекта основателя, изменчивость более восточных популяций оказалась снижена по сравнению с европейскими популяциями. Во время последующих ледниковых климатических интервалов сосна могла сохраниться не только в европейских рефугиумах (например, в Карпатах), но и в более восточных районах, например, на Южном Урале. Соответственно распространение сосны после последнего оледенения, имевшего место около 20 тыс. лет назад, происходило как из европейских рефугиумов, так и из рефугиума на Южном Урале, что сформировало современную структуру изменчивости по мтДНК.

В Восточном Причерноморье по митохондриальным маркёрам была обнаружена выраженная пространственная дифференциация [Semerikov et al., 2020]. Общий гаплотип был фиксирован в популяциях Малой Азии, Малого Кавказа и Крыма. Другой гаплотип был найден на Восточном Кавказе, а промежуточные между ними и гаплотипами Восточной Европы химерные гаплотипы обнаружены на Западном Кавказе.

Последние, вероятно, возникли в результате миграции сосны из бореальной зоны Восточной Европы на Западный Кавказ и гибридизации с местными популяциями.

В результате исследований сосны обыкновенной по ядерным маркерам [Sheller et al., 2023a; Семериков, Петрова, 2023; Bruhaus et al., 2024], охватывающих значительную часть ареала, обнаружен высокий уровень изменчивости без заметных географических трендов, что вполне отвечает результатам работ по аллозимным маркерам. Например, в работе, включающей популяции из европейско-сибирской части ареала и из Причерноморья, ожидаемая гетерозиготность H_e варьировала от 0,525 до 0,719 при среднем 0,668 [Семериков, Петрова, 2023]. Некоторое снижение изменчивости наблюдается только в восточно-якутских и дальневосточных популяциях: $H_e = 0,602-0,616$ [Семериков, Петрова, 2023]. F_{ST} составляло 5,0–5,4% [Семериков, Петрова, 2023; Sheller et al., 2023b]. Исследование структуры изменчивости ядерных маркеров обнаруживает однородную группу популяций в основной части ареала – от Восточной Европы до Монголии. По микросателлитным данным, отдельный кластер образуют дальневосточные популяции. В Причерноморье по результатам обработки данных программным пакетом STRUCTURE выделяются группы: первая – Западный Кавказ и вторая – Восточный Кавказ плюс Малая Азия. Крым был близок по микросателлитам, как и по мтДНК, к Малой Азии, что доказывает его колонизацию из Турции [Семериков, Петрова, 2023].

Исследование исторической демографии популяций сосны обыкновенной, проведенное с помощью аппроксимирующих байесовских вычислений на основе микросателлитных данных, позволило дать оценку возраста отдельных событий: время отделения популяций Восточного Причерноморья от основного ареала – около 500 тыс. лет назад, время разделения восточно- и западно-кавказских популяций – около 150 тыс. лет назад и время отделения дальневосточных популяций от популяций основного ареала – около 100 тыс. лет назад [Семериков, Петрова, 2023].

У дальневосточного вида из подрода жестких сосен – сосны густоцветковой (*Pinus densiflora*) – дифференциация сравнима с наблюдаемой у сосны обыкновенной (3%), а у сосны могильной (*Pinus funebris*), несмотря на небольшой ареал, несколько выше (9,8%), что, очевидно, объясняется гибридной природой этой формы сосны [Potenko, 2003].

С помощью хлоропластных микросателлитов обнаружено низкое генетическое разнообразие и высокая генетическая дифференциация

крымских и кавказских популяций сосны чёрной (крымской и Станкевича) [Семерикова, Семериков, 2020].

3.2.2. Кедровые сосны

Из видов подрода мягкие сосны (*Strobus*), имеющих один проводящий пучок в хвое, в России в естественных условиях распространены только так называемые кедровые сосны. Монофилетичность этой группы сейчас отрицается большинством исследователей (см. раздел 2.1.2).

Кедровые сосны обладают уникальным механизмом распространения семян – орнитохорией, преимущественно с помощью специализированных видов врановых (*Corvidae*) – кедровок (род *Nucifraga*); в Евразии это евразийская кедровка (*Nucifraga caryocatactes*). Эта особенность потенциально должна оказывать существенное гомогенизирующее влияние на пространственное распределение генетической изменчивости по ареалам кедровых сосен из-за высокой подвижности птиц при сборе семян для создания зимних запасов, особенно в малоурожайные годы.

Генетическая структура популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) изучалась несколькими группами исследователей. С помощью аллозимного полиморфизма показана слабая пространственная дифференциация этого вида в Зауралье и Западной Сибири [Подогас и др., 1991б; Подогас, 1993] и в популяциях юга Средней Сибири и Забайкалья [Гончаренко и др., 1987, 1992б; Гончаренко, Силин, 1997]. В центральной части ареала вида с оптимальными условиями произрастания была отмечена низкая дифференциация ($F_{ST}=2,5\%$) по аллозимным локусам [Крутовский и др., 1989; Политов и др., 1992; Krutovskii et al., 1994, 1995; Politov, Krutovskii, 2004], однако при анализе прибайкальских и забайкальских популяций показатель F_{ST} был выше (4,4%), а при расширении области исследования генетическая подразделенность оказалась достаточно выраженной (5,9%) и сравнимой с дифференциацией между *P. sibirica* и близким альпийско-карпатским видом (разорванный ареал которого находится вне границ России) – сосной кедровой европейской (*P. cembra*) – 8,9% по объединённым данным [Политов, 2007]. Более поздние исследования с ядерными микросателлитными маркерами выявили сходный с изоферментами характер подразделенности крупных анклавов популяций сосны сибирской. В Западной Сибири идентифицировано два кластера популяций, разделенных рекой Обь [Shuvaev, Ibe, 2021]. Показано различное происхождение этих кластеров,

соответствующее расположению ледниковых рефугиумов кедр на Урале и в Кузнецком Алатау [Shuvaev et al., 2023].

Сосна корейская (*P. koraiensis*) оказалась единственным видом кедровых сосен, генетическая дифференциация которой явно не была ассоциирована с географией [Потенко, Великов, 1999, 2002; Великов, Потенко, 2006; Белоконь, 2007; Политов, 2007; Belokon et al., 2008]. Доля межпопуляционной компоненты изменчивости в российской части ареала была невысокой – 1,8–2,1%.

Родственный сосне корейской кедровый стланик (*P. pumila*) оказался видом, достаточно хорошо дифференцированным в границах ареала ($F_{ST} = 12\%$). Так, только в тихоокеанском регионе межпопуляционная компонента изменчивости (F_{ST}) составила 10,9%. По аллозимам хорошо выделяется прибайкальская группа популяций, переходный кластер популяций Станового хребта и Станового нагорья (зона БАМ) и тихоокеанские популяции, среди которых наиболее выраженную дифференциацию обнаруживают выборки юга Камчатки, Сахалина и Курил, для которых генетическая изоляция установилась достаточно давно [Белоконь и др., 2010]. Примечательно, что авторы других исследований этого же вида [Гончаренко и др., 1992; Гончаренко, Силин, 1997] пытались констатировать более низкую степень подразделенности (4,9%) и отсутствие связи аллозимной изменчивости с географией, что, вероятно, было вызвано недостаточной репрезентативностью материала, в частности, небольшими выборками, использованными для анализа. В одной из работ [Наконечная и др., 2010] описана аллозимная изменчивость в популяциях кедрового стланика на значительно удалённых друг от друга участках видового ареала, где дифференциация была несколько выше, чем обычно наблюдается у хвойных.

Исследование изменчивости гетерологичных ядерных микросателлитных локусов у кедрового стланика [Орешкова и др., 2017а] обнаружило высокие показатели аллельного и генного внутривидового разнообразия, при этом около 13% общей генетической изменчивости объясняется генетическими различиями между популяциями ($F_{ST} = 0,129$). Генетические расстояния по микросателлитным локусам достоверно коррелировали с географическими расстояниями между местами сбора выборок. Уровень генетической изменчивости популяций с полуострова Камчатка был ниже по сравнению с материковыми и островными популяциями, что может объясняться их происхождением из разных плейстоценовых рефугиумов. Слабая дифференциация по микросателлитам была выявлена для популяций кедрового стланика Амурской обл. [Полякова и др., 2013].

Описана широкомасштабная естественная гибридизация кедрового стланика с кедром сибирским [Politov et al., 1998; Горошкевич, 1999; Петрова и др., 2011, 2012; Petrova et al., 2018 и др.]. Было показано, что в ряде случаев происходит не просто гибридизация с образованием гибридов первого и второго поколений, а именно интрогрессия, т. е. гибридизация с возвратными скрещиваниями, опыление гибридов как самими гибридами, так и родительскими видами [Петрова и др., 2007, 2012; Petrova et al., 2018; Белоконь и др., 2022]. Для популяций юга Якутии было показано, что мтДНК полностью замещена.

3.2.3. Лиственницы

На начальных этапах изучения географической и формовой изменчивости лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) – основного лесообразователя зон северной и горной тайги и лесотундры Сибири – исследователи пользовались морфологическими признаками, что позволило описать ряд разновидностей или вариететов [Дылис, 1947].

Анализ изоферментов в популяциях *L. sibirica*, *L. olgensis*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* из разных локалитетов проводился рядом авторов [Потенко, Разумов, 1996; Semerikov et al., 1999; Semerikov, Lascoux, 1999; Ларионова и др., 2004; Oreshkova et al., 2006; Орешкова, 2009, 2012; Орешкова, Барченков, 2009]. В целом был выявлен умеренный уровень полиморфизма; в некоторых популяциях наблюдался недостаток гетерозигот, указывающий на высокую степень инбридинга, связанную с неблагоприятными условиями произрастания. Был установлен низкий уровень генетических дистанций как между популяциями каждого из видов, так и между двумя видами. Виды были схожи по общему аллельному составу, отличаясь набором редких видоспецифичных аллелей. Интересно, что в ряде работ [Semerikov et al., 1999; Орешкова, 2012] было подчеркнута заметное отличие популяций лиственницы Каяндера из Магаданской обл. с побережья Охотского моря (описываемых также под названием *L. ohotensis*) от популяций из Якутии. В целом для большинства видов лиственниц России (*L. sibirica*, *L. gmelinii*, *L. kamtschatica*) характерны умеренные уровни генетической подразделенности по аллозимным маркерам генов (от 2% на региональном уровне до 8% на межрегиональном). По аллозимным данным, в пределах вида *L. sibirica* доля межпопуляционной изменчивости (F_{ST}) составила 0,079, а у *L. gmelinii* – всего 0,021. По данным изменчивости ядерных маркеров ddRAD [Новикова и др., 2023], популяция *L. sibirica* дифференцирована как в широтном

направлении (западная раса *L. sibirica* – *L. sukaczewi* хорошо отделяется от восточной расы), так и в меридиональном направлении (южноуральская популяция отличается от более северных).

Лиственницы достаточно подробно изучены и по цитоплазматическим маркерам. По маркерам мтДНК внутри вида *L. sibirica* дифференциация достигала 64%, а на межвидовом уровне – 82,3%. По мтДНК популяции отчетливо дифференцируются на несколько групп, как результат расселения из нескольких ледниковых рефугиумов [Semerikov et al., 2013, 2019]. Учитывая сложную таксономическую структуру лиственниц с отсутствием чётких видовых границ, оценки внутривидовой дифференциации интерпретировать так же непросто. Так, по маркерам мтДНК [Polezhaeva et al., 2010] между *L. gmelinii* и *L. cajanderi* наблюдались отличия не столько в составе, сколько в частоте митотипов. К востоку от Верхоянского хребта зафиксирована почти 100%-я частота митотипа G1, митотип G2 выявлен в нескольких популяциях с низкой частотой. К западу от Верхоянского хребта, напротив, митотипы G1 и G2 были распространены почти в равных пропорциях. Анализ изменчивости микросателлитов хпДНК подтвердил близкое родство *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, однако выявил видоспецифические хлоротипы, а также обособление выборок с побережья Охотского моря. Географическое распределение митотипов и хлоротипов отражает самостоятельное историческое развитие лиственниц по разные стороны от Верхоянского хребта, покрытого во время последнего ледникового максимума ледниками [Спасская и др., 1993]. Подобный барьер для потока генов способствовал обособленной эволюции лиственницы на крайнем северо-востоке и образованию нового вида – *L. cajanderi*. Полученные молекулярные данные согласуются с палеогеографическими, указывающими на существование позднеплейстоценового рефугиума древесной растительности в западной Берингии [Kremenetski, 1994; Tarasov et al., 2007], в том числе вдоль осушенного шельфа на побережье Охотского моря [Ложкин, 2002; Brubaker et al., 2005].

Использование анализа унипарентально цитоплазматических генетических маркеров впервые позволило установить гибридный характер происхождения популяций лиственниц Камчатки. У них выявлен единственный митотип S, который с небольшой частотой также присутствует в краевых (северных и южных) популяциях Сахалина. Это подтверждает близкое родство лиственниц Камчатки и Сахалина. Напротив, маркеры хпДНК, наследуемые по отцовской линии, указывают на

родство камчатских популяций лиственницы с *L. gmelinii* s.l. Следует отметить, что по ядерным маркерам (изменчивость ядерных генов 4CL и C3H) было зафиксировано значительное отличие *L. gmelinii* var. *kamtschatica* от *L. gmelinii* из Центральной Сибири, однако *L. gmelinii* var. *kamtschatica* практически не отличалась от *L. cajanderi* [Khatav et al., 2008]. Подобное несоответствие в распределении митохондриальных и хлоропластных гаплотипов у лиственницы на Камчатке может быть объяснено, например, гибридогенным происхождением последней в эпоху, предшествующую одному из последних оледенений.

Недавние исследования по изменчивости ядерных микросателлитных локусов в совокупности с морфологическим анализом также подтверждают дифференциацию популяций лиственницы из Колымского региона и Камчатки от популяций лиственницы даурской в Сибири [Орешкова и др., 2013].

Анализ изменчивости маркеров хпДНК и мтДНК показал обособление популяций со среднего и северного Сахалина и их родство с материковыми популяциями из Хабаровского края, а южно-сахалинских популяций – с популяциями островов Шикотан и Итуруп [Polezhaeva et al., 2010]. Таким образом, на основе характера дифференциации и изменчивости изученных популяций можно заключить, что «чистый» вид *L. kamtschatica* произрастает только на юге о. Сахалин и Курильских островах. Начиная со среднего Сахалина, к северу острова популяции лиственницы являются продуктом смешения с *L. gmelinii* s.l., что обусловлено слиянием северной части острова с материком в историческом прошлом.

Особый интерес представляет изучение *L. olgensis* в Приморском крае. Эта лиственница занимает небольшой ареал и имеет самое древнее из всех произрастающих на Дальнем Востоке лиственниц происхождение. У нее были выявлены сниженные показатели изменчивости изоферментов [Semerikov et al., 1999]. Уровень внутривидового полиморфизма у популяций, отнесенных к этому виду, был сопоставим с таковым у гибридных таксонов лиственниц, произрастающих в Приморском крае. Кроме того, была выявлена существенная дифференциация изученных выборок в пределах ареала за счет генетической удалённости некоторых популяций от представителей из *locus classicus*, что может указывать на протекание в них гибридных процессов. Анализ изменчивости маркеров мтДНК [Полежаева и др., 2013] у лиственниц в Приморском крае выявил преобладание митотипа, характерного для *L. olgensis*, только в выборке из района бухты Ольга (место описания этого вида), по мере отдаления от *locus classicus* доля его в выборках

уменьшается как при продвижении на запад, так и в северном направлении вдоль побережья.

Интересен факт генетического сходства *L. olgensis* и некоторых гибридных таксонов Приморского края с *L. sibirica*, что было показано ещё по изоферментам [Потенко, Разумов, 1996; Semerikov et al., 1999] и свидетельствует об общей эволюционной истории этих видов. Напомним, что Н.В. Дылис (1961) также указывал на родство *L. olgensis* и её эко-типов с *L. sibirica*.

3.2.4. Ели

В пределах наиболее широко распространённого в Палеарктике комплекса европейской и сибирской елей наблюдается клинальная изменчивость по аллозимным локусам, вызванная интрогрессией генов между *Picea abies* и *P. obovata* на западе и между *P. obovata* и *P. koraiensis* на востоке [Гончаренко, Потенко, 1991; Krutovskii, Bergmann, 1995; Гончаренко, Падутов, 2001]. В пределах «чистых», не затронутых гибридизацией, популяций ели сибирской подразделённость на больших пространствах слабая – 2,83% [Кравченко и др., 2004; Ларионова и др., 2007; Политов и др., 2011]. Максимальные значения параметров внутри-популяционного генетического разнообразия наблюдаются на Урале и прилегающих территориях Северо-Востока европейской части России и Западной Сибири [Krutovskii, Bergmann, 1995; Политов и др., 1998; Политов, 2007], т. е. в предполагаемом вторичном центре разнообразия вида, где в последнее межледниковье и затем в голоцене встретились расселяющиеся из европейских и уральско-сибирских рефугиумов генные пулы ели. В пределах «чистой» сибирской ели изменчивость по аллозимным локусам невысока.

Изучение на основе ядерных SNP комплекса интрогрессивных популяций *P. abies* – *P. obovata* охарактеризовало их возраст, как превышающий последний ледниковый максимум [Zhou et al., 2024].

Анализ генетического разнообразия популяций ели в северо-западном регионе европейской части России по пяти SSR-локусам с использованием *F*-статистик и Байесовской кластеризации в программе *STRUCTURE* [Потокина и др., 2012], по мнению авторов, подтвердил относительную генетическую обособленность деревьев, которые были фенотипически классифицированы как *P. abies*, от растений, определенных как *P. fennica* и *P. obovata*. В то же время авторы полагают, что результаты исследований не дают оснований для положительного

рассмотрения вопроса о самостоятельности гибридного вида ели финской. Показано достоверное убывание частоты «*abies*»-кластера в генотипах елей в направлении с юга на север. Сообщалось также и об обнаружении RAPD-маркера OPD14₃₀₀. Амплификация с этим олигонуклеотидным праймером даёт специфические паттерны для *P. abies* и *P. fennica*/*P. obovata* [Копылова и др., 2012].

Анализ мтДНК и хпДНК популяций ели Карелии показал, что вид на этой территории имеет гибридную природу [Volkova et al., 2014], однако следует признать, что из-за огромного размаха фенотипической изменчивости и отсутствия диагностических признаков статус *P. × fennica* остаётся спорным. Анализ мтДНК показал наличие резкой пространственной границы между европейскими и сибирскими гаплогруппами, проходящей по бассейну р. Оби [Мудрик и др., 2015, 2017], однако это не нашло подтверждения при анализе ядерного генома [Tsuda et al., 2016], что вызвано, по всей видимости, более дальними дистанциями разлёта пыльцы. Исследование с помощью хлоропластных маркёров обнаружило значительные отличия *P. koraiensis* от *P. abies* и *P. obovata* на фоне слабых различий между последними [Larionova et al., 2024].

Континентальные популяции ели аянской (*P. jezoensis*) имеют невысокий (2,4%) уровень внутривидовой генетической дифференциации по аллозимам [Potenko, Knysh, 2003]. Проведено также сравнение структуры шести популяций ели аянской на Камчатке в районах с разным уровнем вулканического воздействия по результатам аллозимного анализа и геометрической морфометрии семенных чешуй, на основании чего выделено 12 морфотипов. Выявленная корреляция матриц генетических и фенотипических расстояний между группами деревьев разных морфотипов указывает на генетическую детерминацию формы семенных чешуй. Достоверные различия между морфотипами выявлены по локусам *Pgm-2* и *Mdh-1*. В зоне слабых вулканических воздействий (пеплопадов) обнаружен высокий уровень генетического и фенотипического разнообразия, тогда как при сильном влиянии выбросов вулканов наблюдаются низкий уровень фенотипического разнообразия и изменения в генетической структуре.

3.2.5. Пихты

В пределах видов пихт (род *Abies*) наиболее высокие уровни внутривидовой генетической дифференциации по аллозимам и хлоропластным микросателлитам демонстрирует пихта сахалинская

(*Abies sachalinensis*), тогда как остальные виды менее изменчивы [Семерикова, Семериков, 2006; Semerikova et al., 2011; Semerikov, Semerikova, 2023a]. Внутривидовая дифференциация была сравнительно высокой у *A. sachalinensis* – $F_{ST} = 8,3\%$, достаточно низкой у пихты белокорой (*A. nephrolepis*) – $4,4\%$ [Семерикова, Семериков, 2006] и у пихты сибирской (*A. sibirica*) в центральной части ареала, даже с учетом гетерогенности выборок по высоте произрастания, – $4,3\%$ [Экерт, 2004, 2006]. В то же время при рассмотрении более обширного ареала *A. sibirica* удалось выявить существенную дифференциацию по аллозимам ($F_{ST} = 9,3\%$) [Семерикова, Семериков, 2006; Семерикова, 2008], а также по AFLP-маркерам ($14,1\%$) [Семерикова, Семериков, 2011], по мтДНК (93%) и по ядерным микросателлитам – $10,4\%$ [Semerikov et al., 2019; Semerikov, Semerikova, 2023b]. Географическая структура изменчивости пихты сибирской близка к структуре изменчивости лиственницы сибирской [Semerikov et al., 2013, 2019] и кедра сибирского [Shuvaev et al., 2023] и в основном является результатом расселения из отдельных ледниковых рефугиумов, располагавшихся в горных системах юга Сибири.

3.2.6. Берёзы

Среди лиственных древесных пород на территории Евразии наиболее широкое распространение получила берёза повислая (*Betula pendula*), которая формирует здесь мелколиственные леса во всех климатических зонах, кроме тундры. Почти повсеместно берёзе повислой сопутствует берёза пушистая (*B. pubescens*). В северо-западной части их ареалов аборигенным представителем лесной дендрофлоры является берёза карельская (*B. pendula* Roth var. *carelica*). Согласно существующей ботанической номенклатуре, берёза карельская считается разновидностью берёзы повислой, но отличается от нее прежде всего своим отношением к световому фактору, поэтому (наряду с другими причинами) лесов не образует. Появление берёзы карельской исключительно на территории стран Балтийского региона, вероятно, стало результатом особого направления в эволюции рода *Betula* [Ветчинникова и др., 2021].

В частности, анализ ядерной ДНК подтвердил существование двух предковых популяций берёзы повислой, условно разделённых на западные (европейские) и восточные (азиатские), с наличием зон вторичной интрогрессии на территории Финляндии [Salojarvi et al., 2017]. По всей вероятности, это отражает географическое разделение видов

во время последнего ледникового периода и их воссоединение после отступления ледника, как было показано ранее в результате изучения хпДНК [Lascoux et al., 2004]. Высокая концентрация близкородственных перекрестноопыляемых видов берёзы на территории северо-западной части Европы, по-видимому, стала важной предпосылкой для возникновения зон вторичной интрогрессии, которые обуславливают существенное повышение их генотипического и фенотипического разнообразия. На основании географического распределения генотипов и гаплотипов также установлено, что деревья берёзы повислой и берёзы пушистой в симпатрических популяциях более схожи между собой, чем деревья берёзы повислой, произрастающие в аллопатрических популяциях, что, скорее всего, обусловлено их гибридизацией [Palmé et al., 2004].

Результатом более ранней гибридизации считается и появление самого вида берёзы пушистой, что отчасти является причиной её более высокого полиморфизма по сравнению с берёзой повислой. Долгое время существовала точка зрения, согласно которой берёза пушистая – автотетраплоид, образовавшийся путем удвоения набора хромосом, имеющегося у берёзы повислой. Однако к настоящему времени убедительно доказано, что берёза пушистая является не автотетраплоидом, а аллотетраплоидом, т.е. в её генотипе присутствуют два разных диплоидных генома, только один из которых может соответствовать геному берёзы повислой [Ветчинникова и др., 2021]. Аллотетраплоидность берёзы пушистой, или присутствие в её генотипе ($2n = 56$) генома берёзы повислой ($2n = 28$), очевидно, «облегчает» гибридизацию между этими видами, имеющими разную плоидность.

Подобное явление – межвидовое скрещивание берёз – неоднократно отмечалось ранее и другими авторами [Махнев, 1987; Данченко, 1990; Цвелев, 2002; Schenk et al., 2008; Коропачинский, 2013 и др.]. Однако интрогрессивная гибридизация наблюдается только в зоне перекрытия ареалов родственных видов и при наличии экологических ниш, пригодных для распространения интрогрессантов, а также при нарушении репродуктивной изоляции и совпадении сроков цветения этих видов. При отсутствии хотя бы одного из этих факторов естественная гибридизация между видами не происходит. Так, например, при продвижении на восток вероятность скрещивания берёзы повислой и берёзы пушистой резко снижается, поскольку климат приобретает все более континентальный характер. В результате между этими видами усиливаются различия не только в сроках цветения, но и по

условиям их местообитаний. При изучении генетической изменчивости и дифференциации популяций берёзы повислой, произрастающих, например, на Урале, выявлен вклад изофермента NADH-1-дегидрогеназы в разделение южноуральских и предуральских насаждений на две группы кластеров – равнинные и горные. При этом влияние инбридинга на генетическую структуру популяций вида фактически отсутствовало [Коновалов, 2003].

На основании секвенирования ядерного генома берёзы повислой, произрастающей в разных природно-климатических условиях в бореальных лесах Евразии, получены первые результаты по изучению её адаптаций и функциональной роли некоторых генов [Salojarvi et al., 2017]. В частности, установлено, что в процессе эволюции у берёзы повислой происходили полногеномные и тандемные дупликации. Изменение плоидности способствовало увеличению количества транскрипционных факторов, связанных с регуляцией роста и развития растений, а тандемные дупликации способствовали увеличению количества генов, участвующих в адаптации растений к факторам внешней среды. Например, в ходе этих исследований у берёзы повислой впервые обнаружены фитохромные гены *PHYC* и *FRS10*, которые являются основными медиаторами реакции растений на красный и дальний красный свет, ускоряющими рост, развитие и плодоношение. Другие два гена, также впервые обнаруженные в геноме берёзы повислой (*КАК* и *MED5A*), экспрессируются в клетках камбия и определяют соотношение ксилемы и флоэмы в ходе формирования сосудистой системы.

В целом исследования последних десятилетий показывают, что многие современные виды рода *Betula* характеризуются высоким уровнем разнообразия в связи с тем, что их изменчивость, если не полностью, то в своей значительной части, является комплексом двойных и тройных гибридов и беккроссов разных поколений. Более того, благодаря наличию зон вторичной интрогрессии в результате внутри- и межвидовой гибридизации могли появиться необычные генотипы и гаплотипы.

Применение современных молекулярных методов способствует выявлению генетических факторов, обуславливающих узорчатую текстуру древесины берёзы карельской. В настоящее время геномные исследования этой породы ведутся в Республике Беларусь, России, Финляндии и Польше, а количество публикаций постоянно растёт [Можаровская и др., 2018; Баранов и др., 2019; Jadwiszczak et al., 2020; Shestibratov et al., 2021]. В частности, секвенирование хлоропластного генома этой

породы белорусскими учеными позволило выявить 134 кодирующих локуса, а его общий размер составил 161,1 тыс. пар нуклеотидов [Баранов и др., 2018; Кирьянов и др., 2018]. Исследования показали, что по структурно-функциональной организации хлоропластного (а также и митохондриального) генома берёза карельская очень схожа с берёзой повислой [Shestibratov et al., 2021]. Небольшие различия между ними выявлены исключительно в некодирующих областях, включая те, которые содержат короткие tandemно повторяющиеся последовательности ДНК [Кирьянов и др., 2018].

Ранее с помощью изоферментного анализа (13 ферментных систем, находящихся под контролем 20 генов) были выявлены существенные различия в генетической структуре популяций берёзы карельской и берёзы повислой, произрастающих на территории Республики Беларусь [Баранов, Марковская, 2003]. Наибольшее расхождение при этом было отмечено по аллозимному локусу *Gpi-2* (глюкозофосфатизомеразы), у которого в популяциях берёзы повислой частоты аллелей 1.00 и 1.30 составляли соответственно 77,2 и 18,6%, а у берёзы карельской – 47,9 и 51,1%. Добавим, что у большинства деревьев берёзы карельской (более 90%) *Gpi-2* находится в гетерозиготном состоянии по аллелям 1.00 и 1.30 или в гомозиготном по аллелю 1.30, а для берёзы повислой более характерно присутствие аллеля 1.00. Отличия, выявленные у берёзы карельской по гену *Gpi-2*, авторы объясняют ее гибридным происхождением и обособленностью от берёзы повислой, а относительно высокий процент у последней аллеля 1.30 (18,6%) – существованием генного потока между видами.

Однако особенности размножения берёзы карельской (двойное оплодотворение, расщепление признаков в потомстве при свободном опылении с берёзой повислой или берёзой пушистой) затрудняют изучение системы скрещивания, а отсутствие гаплоидной ткани в семенах не позволяет устанавливать аллельные частоты в пулах мужских и женских гамет. Поэтому популяционно-генетические работы с берёзой карельской, как правило, ограничиваются анализом генетического разнообразия и уровня инбридинга, а для установления генетического контроля и характера наследования узорчатой текстуры в древесине более целесообразно изучать ядерную ДНК.

На основе микросателлитного анализа установлено, что для популяций берёзы карельской характерно довольно высокое аллельное разнообразие (от 4 до 14 на один локус), что согласуется с данными

финских ученых (от 4 до 15) [Koivuranta et al., 2008]. У берёзы повислой и берёзы пушистой оно оказалось существенно ниже (1–2 и 2–4 соответственно) [Жирьянов и др., 2019]. Исследования, проведённые по пяти микросателлитным локусам, свидетельствуют о том, что аллельное разнообразие берёзы карельской несколько выше в южной части ее ареала (29 аллелей) по сравнению с северной (26,5–27 аллелей). По всей вероятности, это обусловлено значительно более высокой численностью популяций без выраженной фрагментации ареала на территории Республики Беларусь, а не экологической нагрузкой, которую могут испытывать виды на границах ареала или в неблагоприятных условиях произрастания [Лебедева и др., 2012; Федоренко и др., 2014; Шигапов и др., 2014]. Учитывая предельный возраст берёзы карельской (около 100 лет), можно предположить, что сравнительно высокий полиморфизм северных популяций сохранился благодаря тому, что необратимое снижение эффективной численности популяций и сокращение их площадей произошло относительно недавно [Ветчинникова и др., 2021].

Различия, обнаруженные в соотношении наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности в сторону увеличения последней, являются отражением инбридинга, отбора против гетерозигот и дрейфа генов в популяциях с низкой численностью [Ellstrand, Elam, 1993; Динамика., 2004; Падутов и др., 2008; Шигапов и др., 2014]. О дефиците гетерозигот в популяциях берёзы карельской свидетельствуют также различия, выявленные на основании F -статистики Райта, характеризующей уровень инбридинга особи относительно отдельной популяции (F_{IS}). Так, наибольшие значения F_{IS} отмечены в карельской популяции, которые по сравнению с финской были выше более чем в 2 раза. F_{IT} по значениям оказался выше и обнаружил 33,51%-й недостаток гетерозигот у особей относительно вида, тогда как F_{ST} составил лишь 0,1450 [Ветчинникова и др., 2012]. Следовательно, только 14,5% всей генетической изменчивости берёзы карельской приходится на межпопуляционную составляющую, а 85,5% – на внутривидовую. Причиной этого могла стать высокая частота близкородственных скрещиваний, происходящих, вероятно, вследствие пространственной изоляции северных популяций и входящих в них субпопуляций и, соответственно, ослабления потока генов между ними.

Следует также отметить, что заонежская и белорусская субпопуляции берёзы карельской характеризуются статистически достоверным накоплением избытка доли гетерозигот. Последнее согласуется с тем,

что первая субпопуляция является наибольшей по численности в России, а вторая – наибольшей в мире. В составе белорусских популяций среди «узорчатых» особей берёзы карельской более 70% являются гетерозиготными [Кириянов и др., 2019]. Ранее с использованием изоферментного анализа (NADH-1-дегидрогеназы) показано, что в условиях Южного Урала популяции берёзы имели уровень наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности, равный 0,52 и 0,48 соответственно [Коновалов и др., 2003].

Показатели генетического сходства (в пределах от 0,92 до 0,77) подтвердили выявленные генетические различия между северными (включая российскую часть Карелии и Финляндию) и южной популяциями берёзы карельской. Генетическое своеобразие южной популяции (Беларусь) прежде всего может быть следствием ее географической отдаленности и действия фактора «изоляция расстоянием» [Алтухов, 2003; Видякин и др., 2015].

Таким образом, полученные результаты демонстрируют довольно высокое генетическое разнообразие популяций берёзы карельской, что необходимо учитывать при выборе путей предотвращения негативных последствий, связанных с сокращением численности ее популяций.

3.2.7. Осина и тополя

Методы идентификации насаждений осины были разработаны и апробированы на реальных клоновых плантациях с помощью ядерных микросателлитных локусов [Politov et al. , 2015, 2017]. При этом в Татарстане выявлен высокогетерозиготный клон осины, занимающий площадь более 2 га [Политов и др., 2016; Politov et al. , 2017], оказавшийся диплоидным и не имеющим абсолютной резистентности к сердцевинной гнили и хозяйственной ценности и, тем не менее, явно демонстрирующий признаки гетерозиса по устойчивости к этому патогену.

С помощью ISSR изучен полиморфизм тополя чёрного (*P. nigra*) на Южном Урале [Никоношина и др., 2016], при этом оценки G_{ST} оказались достаточно высокими – 23,9%.

Селекционные клоны тополей изучались различными методами: цитогенетическими, молекулярными и, главным образом, микросателлитным анализом [Машкина и др., 2011; Сиволапов и др., 2014а, 2017]. Изучение проводили с целью молекулярной паспортизации,

определения пloidности, в том числе как поли-, так и миксопloidии. Использование микросателлитов и референсных гербарных образцов позволило восстановить информацию о фактически утраченных селекционных достижениях тополёвых плантаций Санкт-Петербурга и Ленинградской области [Лебедева и др., 2017].

3.2.8. Ивы

Внутривидовое разнообразие отдельных видов ив с помощью генетических маркёров на территории России практически не изучено. Опубликовано значительное число работ, посвящённых филогении ив (см. раздел 2.1.2). В то же время ряд работ посвящен полностью или частично упоминанию процессов межвидовой гибридизации и интрогрессии как ведущих факторов эволюции рода *Salix*, которые во многом определяют и формовое разнообразие ив [Лысенко, 2009; Fogelqvist et al., 2015; Полякова и др., 2016; Ефимова и др., 2019].

Предложен способ молекулярного маркирования индивидуальных генотипов ивы, в том числе ценных (независимо от вида) на основе многолокусных профилей по ядерным микросателлитным локусам [Полякова и др., 2017].

3.2.9. Ольха

Исследование филогеографии ольхи зелёной (*Alnus alnobetula*) в азиатской части ареала этого вида на территории России [Хантемирова и др., 2018] с использованием последовательностей хпДНК выявило девять гаплотипов, объединённых в пять высокодивергентных гаплогрупп: одну широко распространённую по всей Сибири и на Урале, а также несколько аллопатрических линий на Дальнем Востоке России (Чукотка, р. Яна в Магаданской обл., Приморье и центральная часть Сахалина, южная часть Сахалина). Обнаружены высокая межпопуляционная дифференциация ($G_{ST} = 0,914$, $N_{ST} = 0,928$) и выраженная филогеографическая структура ($N_{ST} > G_{ST}$, $p < 0,05$). Предполагается, что в плейстоцене ареал этого вида на Дальнем Востоке был фрагментирован, вид переживал ледниковье в нескольких рефугиумах, что могло способствовать высокому уровню внутривидовой дифференциации по данным маркёрам с почти неперекрывающимся распространением гаплотипов и гаплогрупп.

3.2.10. Дубы

Дуб черешчатый (*Quercus robur*) имеет средний уровень дифференциации, близкий к оценкам, полученным для хвойных [Габитова, 2012; Габитова и др., 2012]. При этом в маргинальной популяции Южного Урала [Бушбом и др., 2012] наблюдалась существенная динамика разнообразия во времени, связанная, очевидно, с различиями генетических потоков в разные годы. Анализ этой же популяции с помощью ядерных микросателлитов обнаружил достаточно высокий уровень полиморфизма [Degen et al., 2020], сравнимый с наблюдаемым в центральной части ареала.

Географическая структура изменчивости хпДНК в северо-восточной части ареала у *Q. robur* [Семерикова и др., 2021] демонстрирует резкие различия между западными и восточными популяциями, что обусловлено послеледниковой колонизацией из разных локаций, часть которых располагалась на востоке исследуемой территории. При этом по ядерным маркерам наблюдается лишь слабый тренд с востока на запад [Semerikova et al., 2023]. На Урале дифференциация между южными и более северными областями по хпДНК предположительно объясняется разными путями заселения дубом этих территорий [Семерикова и др., 2021].

Исследования филогеографии видов дуба в Крымско-Кавказском регионе маркерами хпДНК показали отчетливую географическую структуру, которая выявляет плейстоценовые рефугиумы и пути миграций [Семерикова и др., 2021, 2023а,б; Семерикова, 2023]. Совпадающий состав гаплотипов робуроидных дубов в пределах географических районов свидетельствует о наличии генетического потока между родственными видами.

По ядерным маркерам у *Q. robur* в восточной части ареала был также обнаружен высокий уровень дифференциации между географическими регионами [Semerikova et al., 2023]. Наибольшие различия у *Q. robur* наблюдаются между популяциями Кавказа и северо-восточной Европы. Это подразделение согласуется с глубокой дивергенцией этих регионов по маркерам хпДНК, что указывает на древний возраст их разделения. Выявлен низкий уровень интрогрессии ядерной ДНК *Q. petraea* в *Q. robur*. Существенного влияния *Q. petraea* на географическую структуру *Q. robur* не обнаружено [Semerikova et al., 2023]. На Кавказе у *Q. robur* наблюдалась глубокая дифференциация между западными и восточными популяциями, что соответствовало филогеографии по хпДНК и морфологическим данным.

Структура изменчивости на межвидовом и внутривидовом уровнях у близкородственных робуроидных дубов Крымско-Кавказского региона (*Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. calcarea*, *Q. hartwissiana*, *Q. macranthera*) была изучена с помощью 18 ядерных микросателлитных локусов [Semerikova et al., 2024]. Чёткая дифференциация таксонов по ядерным маркёрам показывает ограниченность интрогрессии близких видов дуба в регионе. Ядерные маркёры nSSR хорошо диагностируют таксономическую принадлежность, выявляя при этом гибридные образцы. Подтверждён видовой статус дуба известнякового *Q. calcarea* (= *Q. petraea* ssp. *medwediewii*), широко распространенного на Северном Кавказе и в Крыму. Наиболее высокая изменчивость наблюдалась в популяциях дуба пушистого *Q. pubescens* ($H_e = 0,777$). У *Q. calcarea* показатели изменчивости были ниже, чем у других широко распространенных таксонов ($H_e = 0,652$), и находились примерно на уровне изменчивости *Q. hartwissiana* ($H_e = 0,633$) и *Q. macranthera* ($H_e = 0,659$). Выделенные генетические кластеры могут быть использованы как референсные группы для дальнейших популяционно-генетических исследований дубов Крымско-Кавказского региона [Semerikova et al., 2024].

У дальневосточных дубов *Q. dentata* и *Q. mongolica* отмечен достаточно высокий уровень (0,199 и 0,165 соответственно) внутривидового генетического разнообразия по аллозимам [Потенко и др., 2007].

3.2.11. Клёны

Внутривидовая дифференциация клёна остролистного изучена в Башкортостане с помощью анализа изменчивости аллозимных локусов [Садыков, 2000; Гайнанов и др., 2013]. Этот же вид был исследован с применением неспецифических маркёров ДНК (ISSR), по которым показана достаточно сильная подразделённость даже на региональном уровне [Янбаев и др., 2014; Ахметов и др., 2021], что авторы объясняют фрагментацией ареала. Как ISSR-маркёры, так и микросателлитные локусы (SSR) были рекомендованы для молекулярно-генетической паспортизации различных видов клёна [Ржевский, Кондратьева, 2022].

Описан полиморфизм изоферментных локусов инвазивного вида клёна ясенелистного *A. negundo* [Янбаев и др., 1997]. Исследована также изменчивость ядерных (ITS рибосомной ДНК) маркёров и хпДНК у клёна ясенелистного вдоль Транссибирской магистрали, куда, как выяснили авторы [Виноградова, Галкина, 2023], он расселился не из естественного ареала в Северной Америке, а из европейской части России.

3.3. Уникальные особенности генетического разнообразия лесов России

В России были проведены широкомасштабные исследования генетического разнообразия лесных древесных видов с использованием морфологических, кариологических и молекулярных методов. Получены данные о филогенетических связях видов и надвидовых таксонов древесных растений страны, количественная оценка параметров генетической структуры популяций отдельных видов и видовых комплексов. Установлено, что для основных видов деревьев-лесообразователей России характерны высокие уровни внутривидового генетического разнообразия, особенно в центральной части их ареалов, а также в локальностях, близких к древним рефугиумам и зонам интрогрессивной гибридизации.

Для большинства видов характерна относительно слабая внутривидовая пространственная генетическая дифференциация в центральной части их ареалов: по маркерам ядерной локализации обычно 2–6% общей изменчивости приходится на межпопуляционную компоненту (см. приложение 3). На окраинах ареалов степень дифференциации возрастает, особенно в случае фрагментированных ареалов с различной степенью изоляции между частями и разной длительностью пространственного разобщения. Также обычно выше, чем по ядерным маркерам (до 25% и более от общей изменчивости), оказывается дифференциация по маркерам мтДНК, которые у хвойных наследуются только по материнской линии, т. е. с семенами, в то время как хлоропластная ДНК и отцовские аллели по ядерным локусам распространяются с пыльцой.

Структура древостоев лесов России характеризуется сравнительно низким видовым разнообразием с доминированием лишь нескольких видов-лесообразователей, сменяющих друг друга в различных природных зонах и регионах. На этом общем фоне внутривидовая генетическая изменчивость видов-доминантов и субдоминантов лесных экосистем приобретает критическое значение. Обширные ареалы большинства древесных растений Российской Федерации функционально непрерывны, что обеспечивает интеграцию видовых генофондов.

Особую роль в локальной адаптации популяций древесных видов к динамически изменяющимся в пространстве и времени экологическим условиям играет внутри- и межпопуляционное генетическое разнообразие. Локальная адаптация к конкретным местообитаниям, как результат естественного отбора, несомненно, имеет место, и это

обеспечивает популяциям древесных растений России возможность существовать в континууме или мозаике местных условий произрастания, несмотря на то что потенциально интеграционные процессы в их генофондах (обмен генами через распространение семян и пыльцы) должны доминировать над пространственной дифференциацией.

Установлено также, что для симпатричных пар видов одного рода, как правило, наблюдается межвидовая интрогрессия генов. Показано, что генетические различия у большинства изученных видов коррелируют с географическими дистанциями между популяциями.

Оценки внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия по молекулярно-генетическим маркерам получены для большинства видов хвойных и некоторых широко распространенных лиственных древесных растений России.

Глава 4.

СОХРАНЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПРИРОДНОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСОВ РОССИИ

Необходимость сохранения генетической гетерогенности популяций и естественно-исторически сложившейся популяционной структуры видов-лесообразователей, как основы их адаптации к изменяющимся условиям среды обитания, неоднократно подчёркивалась выдающимися представителями отечественной школы популяционной биологии [Правдин, 1969, 1974, 1978; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глотов, 1975, 1983; Семериков, 1986; Мамаев и др., 1988].

С 1992 г., когда руководителями правительств 150 стран была подписана Конвенция ООН о биологическом разнообразии (КБР), сохранение и устойчивое использование биоразнообразия становится все более приоритетным в мире. В 2020 г. ФАО одобрила Стратегию всестороннего учета вопросов биоразнообразия во всех сельскохозяйственных секторах³⁷, в том числе в лесном секторе. В декабре 2022 г. на 15-й Конференции Сторон КБР была принята новая Куньминско-Монреальская глобальная рамочная программа в области биоразнообразия на период до 2050 года³⁸, в которой были утверждены четыре главные цели и 23 задачи для достижения к 2030 г.³⁹

В соответствии с КБР еще в 1992 г. генетическое разнообразие признано одним из трех основных компонентов биоразнообразия. Сохранение генетического разнообразия имеет глобальное значение, однако только в 2022 г. в формулировках новой Куньминско-Монреальской глобальной рамочной программы в области биоразнообразия впервые было подчеркнуто, что необходимо принимать меры по сохранению и поддержанию генетического разнообразия не только домашних/сельскохозяйственных, но и диких видов⁴⁰.

³⁷ <https://www.fao.org/3/ca7722ru/ca7722ru.pdf>

³⁸ <https://www.cbd.int/meetings/COP-15>

³⁹ <https://www.cbd.int/gbf>

⁴⁰ Ранее, в документах КБР 2001 и 2010 гг., формулировалась более узкая задача сохранения генетического разнообразия сельскохозяйственных видов, как, например, в целевой задаче 13 Айти на 2010–2020 годы: «К 2020 году генетическое разнообразие культивируемых растений, сельскохозяйственных и домашних животных и диких родственников, включая другие виды, ценные с социально-экономической и культурной точек зрения, сохраняются, а стратегии разрабатываются и реализуются для минимизации генетической эрозии и защиты их генетического разнообразия».

Эксперты ранее неоднократно отмечали недостатки используемых КБР генетических индикаторов и их слабую корреляцию с оценкой генетического разнообразия [Hoban et al., 2020]. Для мониторинга Куньминско-Монреальской глобальной рамочной программы в области биоразнообразия предложен более совершенный набор индикаторов, в том числе связанных с оценкой генетического разнообразия⁴¹.

Охраной генетического разнообразия можно назвать действия, направленные на восстановление и сохранение видов в целях значительного снижения риска их исчезновения, а также на поддержание и восстановление генетического разнообразия и адаптационного потенциала внутри популяций местных, диких и одомашненных видов и между ними, в том числе с помощью методов сохранения *in situ* и *ex situ* и устойчивого управления. Для обеспечения эффективной охраны требуются расширенные знания о наилучших методах создания, ухода и хранения коллекций *ex situ* и интеграция концепции генетического разнообразия в управление сохранением генетического разнообразия *in situ*.

В целях повышения эффективности действий по предотвращению утраты биоразнообразия и обновлению системы экологического регулирования, включая сохранение и восстановление естественных лесных экосистем, Правительством Российской Федерации принят ряд документов государственного долгосрочного стратегического планирования: Основы государственной политики в области экологического развития Российской Федерации на период до 2030 года, Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 года, Стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации. Кроме того, Минприроды России разработало проект Стратегии развития системы особо охраняемых природных территорий на период до 2030 года (ранее приняты Концепция развития системы особо охраняемых природных территорий федерального значения на период до 2020 года и план мероприятий по реализации Концепции развития системы особо охраняемых природных территорий федерального значения на период до 2020 года).

Сохранение *in situ* (в природной среде обитания) лесных генетических ресурсов позволяет обеспечивать динамическое поддержание

⁴¹ <https://www.gbf-indicators.org/#>

генетического разнообразия лесов, а также сохранять естественный ход эволюционных процессов в популяциях в пределах ареалов видов. Для древесных и кустарниковых растений, характеризующихся длительным онтогенезом особей и значительными площадями популяций с естественным возобновлением (самоподдержанием), этот подход является предпочтительным, поскольку именно таким путем можно обеспечить непрерывное динамическое сохранение генофонда.

В Российской Федерации реализованы следующие подходы и способы сохранения *in situ*, в том числе лесных генетических ресурсов (ЛГР):

- ✓ охрана видов и экосистем на ООПТ;
- ✓ сохранение и восстановление среды обитания редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и субъектов Российской Федерации;
- ✓ регламентирование промысла разрешенных к заготовке видов, включая борьбу с их нелегальной эксплуатацией, нормирование их легального использования в различных целях, проведение экологической экспертизы хозяйственных проектов, затрагивающих объекты биоразнообразия и др.;
- ✓ мониторинг, контроль и регулирование состояния популяций неэксплуатируемых видов, включая борьбу с их нелегальной заготовкой, нормирование их легального использования в различных целях (рекреационных, научных, культурных и др.), проведение экологической экспертизы хозяйственных проектов, затрагивающих объекты биоразнообразия лесов и др.;
- ✓ сохранение и восстановление среды обитания видов, реконструкция биотопов.

Сохранение *ex situ* (за пределами естественной среды обитания) также играет важную роль в предотвращении исчезновения видов и сохранении их генетического разнообразия. Для некоторых видов этот подход обеспечивает возможность их существования после исчезновения в дикой природе. Так, в начале XXI в. исключительно в коллекциях *ex situ* сохраняется 41 вид дендрофлоры мира. Ботанические сады и банки семян в этом случае обеспечивают выживание таких видов, подерживая надежду на то, что когда-нибудь они снова появятся в естественной среде обитания.

В России для сохранения *ex situ* ЛГР используют традиционные и современные подходы и методы, такие как банки долгосрочного

хранения семян (когда это позволяет биология видов⁴²), живые коллекции и полевые генетические банки⁴³, банки клеточных культур, депонирование растительного материала *in vitro*⁴⁴ и пр.

Стратегически важной для сохранения ЛГР страны является целенаправленная деятельность Рослесхоза по сохранению *in situ* и *ex situ* генетического разнообразия экономически значимых видов лесных древесных и кустарниковых растений (рис. 4.1), которая реализуется в рамках программ выделения лесных генетических резерватов, плюсовых деревьев и насаждений, постоянных лесосеменных участков, а также создания географических и испытательных культур, лесосеменных и архивно-маточных плантаций. С целью смыслового объединения всех перечисленных объектов, предназначенных для сохранения внутривидового разнообразия и использования ЛГР, в 2000 г. в Российской Федерации был введен термин – единый генетико-селекционный комплекс (ЕГСК). Были разработаны методики

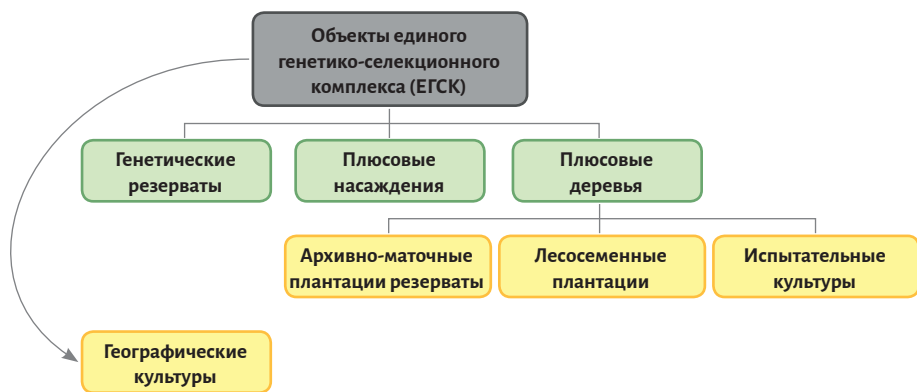


Рис. 4.1. Селекционно-семеноводческие объекты Рослесхоза, которые реализуют задачи по сохранению *in situ* и *ex situ* лесных генетических ресурсов лесобразующих пород России (зеленым обозначены объекты *in situ*, желтым – *ex situ*)

⁴² Существует значительное число видов деревьев, имеющих семена, которые лишены покоя и/или чувствительны как к высушиванию, так и к низким температурам.

⁴³ Полевые генетические / генные банки – специальные, часто клоновые посадки плодовых и лесных пород, корневых и клубневых культур.

⁴⁴ Банки растительного материала *in vitro* – это хранение культур меристем, тканей сеянцев и пр. в условиях замедленного роста.

и технологии создания объектов ЕГСК. В насаждениях перечисленных объектов лесного селекционного семеноводства установлен соответствующий ограниченный режим ведения лесного хозяйства и использования лесов: по категории защиты от антропогенных воздействий они относятся к особо защитным участкам лесов, т.е. имеют статус, аналогичный VI категории охраняемых территорий Международного союза охраны природы и природных ресурсов⁴⁵ (МСОП). Выделение этих объектов сопровождается составлением необходимой документации, предусмотрены формы паспортов и соответствующих сводных ведомостей и реестров, разработана система их учета [Указания..., 2000; Приказ... № 438, 2015].

Таким образом, можно утверждать, что в Российской Федерации реализуется сбалансированный подход к сохранению лесных генетических ресурсов методами *in situ* и *ex situ*.

4.1. Сохранение *in situ* лесных генетических ресурсов

Россия – один из лидеров по площади первичных лесов в мире, в которых естественным образом сохраняется уникальная адаптивная генетическая изменчивость древесных видов, аккумулированная в течение их длительной эволюции и играющая роль «мобилизационного генетического резерва» для многих экономически значимых видов деревьев Северной Евразии. По данным ГОЛР–2020, в России первичные (девственные) леса занимают 255,2 млн га [FRA 2020, 2020]. Эти огромные по площади массивы лесных экосистем, для которых характерны естественные состав, структура и динамика популяционно-ценотических мозаик и генетических процессов, обеспечивают развитие популяций древесных растений в спонтанном режиме. Первичные леса представляют собой эталоны, поскольку имеют естественный уровень генетического, видового и экосистемного разнообразия. Сохранение огромного генетического потенциала естественных популяций лесообразующих видов России, который позволяет им и лесному покрову в целом благополучно существовать на протяжении длительного

⁴⁵ Классификация охраняемых территорий МСОП. Категории Ia и b: строгий природный резерват – участок с нетронутой природой, полная охрана; категория II: национальный парк – охрана экосистем, сочетающаяся с туризмом; категория III: памятник природы – охрана природных достопримечательностей; категория IV: заказник – сохранение местообитаний и видов через активное управление; категория V: охраняемые наземные и морские ландшафты – охрана наземных и морских ландшафтов и отдых; категория VI: охраняемые территории с управляемыми ресурсами – шадящее использование экосистем (введена последней, по строгости охраны находится между III и IV категориями).

исторического времени, является одной из главнейших задач российских лесоводов, лесных генетиков и селекционеров.

Большое значение для сохранения *in situ* природного генетического разнообразия лесов России также имеет выделение на землях лесного фонда страны значительных площадей резервных и защитных лесов (ст. 10 Лесного кодекса РФ). Суммарная площадь защитных и резервных лесов в России составляет 550,4 млн га. Для защитных лесов⁴⁶, которые признаны «природными объектами, имеющими особо ценное значение», установлен особый правовой режим использования, охраны, защиты, воспроизводства лесов, существенно снижающий степень антропогенного воздействия. К минимальному уровню сводятся антропогенные воздействия и в резервных лесах⁴⁷, в которых проведение рубок лесных насаждений допускается только при выполнении работ по геологическому изучению недр и заготовке гражданами древесины для собственных нужд. В резервных и защитных лесах сохраняется естественная динамика популяционных генофондов древесных растений.

Для сохранения защитных и иных экологических функций лесов, в том числе лесного биоразнообразия, в лесах различного целевого назначения (в том числе эксплуатационных) в соответствии со ст. 119 Лесного кодекса РФ выделяют небольшие по площади особо защитные участки (ОЗУ) лесов (соответствуют категории III–VI МСОП), для которых установлен соответствующий ограниченный режим ведения лесного хозяйства и использования лесов. Площадь ОЗУ лесов по состоянию на 01.01.2021 г. составляет 79,6 млн га, или 10,4% лесопокрытых земель лесного фонда.

Важнейшим и эффективным инструментом и способом сохранения *in situ* природного биоразнообразия признаны особо охраняемые природные территории (ООПТ). По данным Росстата, в 2022 г. в Российской Федерации насчитывалось 11,9 тыс. ООПТ федерального, регионального и местного значения на общей площади 244,3 млн га. С 2014 по 2022 г. совокупная площадь ООПТ увеличилась на 42,0 млн га (рис. 4.2), что является показателем эффективности государственного управления в сфере ООПТ в Российской Федерации [О состоянии..., 2023].

⁴⁶ К защитным относятся леса, основным назначением которых является выполнение средообразующих, водоохраных, защитных, санитарно-гигиенических, оздоровительных и иных полезных функций (ст. 111 Лесного кодекса РФ).

⁴⁷ К резервным лесам относятся леса, в которых в течение двадцати лет не планируется осуществлять заготовку древесины (ст. 118 Лесного кодекса РФ).

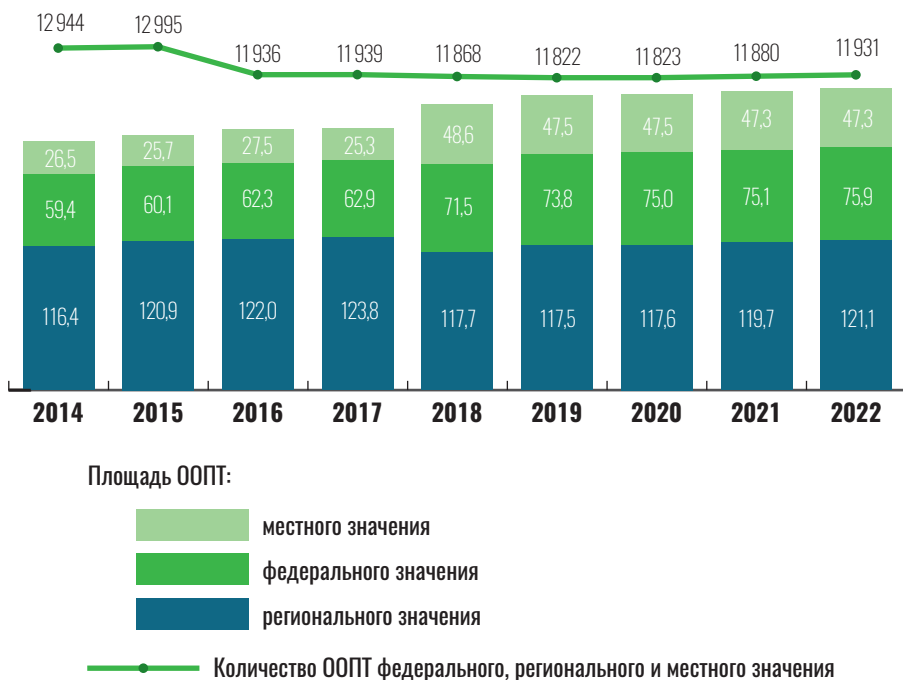


Рис. 4.2. Динамика площади ООПТ и их количества в 2014–2022 гг., млн га* [0 состоянию..., 2023]

* Без учета статистической информации по Донецкой Народной Республике, Луганской Народной Республике, Запорожской и Херсонской областям

В России выделены следующие категории ООПТ, отличающиеся особенностями режима охраны и проводимыми на их территориях мероприятиями:

- ✓ государственные природные заповедники, в том числе биосферные (ООПТ федерального значения, соответствуют категориям Ia и Ib МСОП);
- ✓ национальные парки (ООПТ федерального значения, соответствуют категориям Ib и II МСОП);
- ✓ природные парки (ООПТ регионального и местного значения, соответствуют категории V МСОП);
- ✓ государственные природные заказники (соответствуют категории IV МСОП);

- ✓ памятники природы (соответствуют категории III МСОП);
- ✓ дендрологические парки и ботанические сады (соответствуют категории VI МСОП).

В 2022 г. совокупная площадь ООПТ федерального значения составила 75,9 млн га [О состоянии..., 2023]. Всего в Российской Федерации насчитывалось 300 ООПТ федерального значения: 107 государственных природных заповедников (40,7% площади всех ООПТ федерального значения), 67 национальных парков (41,4%), 62 государственных природных заказника (17,8%), 17 памятников природы (0,03%), 47 дендрологических парков и ботанических садов (0,01%).

В соответствии с международными конвенциями, договорами и Международной программой ЮНЕСКО «Человек и биосфера» ряд российских ООПТ имеет международный статус и входит в состав объектов Всемирного наследия ЮНЕСКО, водно-болотных угодий международного значения, биосферных резерватов ЮНЕСКО, трансграничных ООПТ.

Государственные природные заказники, памятники природы, дендрологические парки и ботанические сады могут относиться к ООПТ федерального или регионального значения, природные парки – к ООПТ регионального значения. Законами субъектов Российской Федерации могут быть установлены и иные категории ООПТ регионального и местного значения. В 2022 г. общее количество ООПТ регионального значения составило 10 625 ед., включая: 118 природных парков, 2 458 государственных природных заказников, 7 495 памятников природы, 29 дендрологических парков и ботанических садов, а также 525 ООПТ иных категорий. Общая площадь ООПТ регионального значения составила 121,1 млн га, а 1 006 ООПТ местного значения – 47,3 млн га.

Особое внимание во всех категориях ООПТ уделяется сохранению популяций редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, занесенных в красные книги (вставка 3).

В границах государственных природных заповедников природная среда сохраняется в естественном состоянии, поскольку полностью запрещается экономическая и иная деятельность, за исключением случаев, предусмотренных Федеральным законом от 14.03.1995 № 33-ФЗ «Об особо охраняемых природных территориях». В границах национальных парков выделяют зоны, в которых природная среда также сохраняется в естественном состоянии и запрещается осуществление любой не предусмотренной Федеральным законом от 14.03.1995 № 33-ФЗ деятельности, а также зоны, в которых ограничивается экономическая и иная деятельность в целях сохранения объектов природного и культурного

ВСТАВКА 3. Особо охраняемые природные территории с участием берёзы карельской

Берёза карельская уже в 1930-е гг. была признана в России особо охраняемой породой [Соколов, 1950]. Была запрещена её рубка, начались работы по её инвентаризации и воспроизводству. В 1985, 2007 и 2020 г. берёза карельская включена в Красную книгу Республики Карелия как «исчезающие, находящиеся в опасном состоянии виды и популяции», в 2010 г. она также вошла в Красную книгу Владимирской обл. Кроме того, берёза карельская включена в перечень видов (пород) деревьев и кустарников, заготовка древесины которых в России запрещена (приказ Рослесхоза от 05.12.2011 № 513 «Об утверждении Перечня видов (пород) деревьев и кустарников, заготовка древесины которых не допускается»).

Наиболее важную роль в сохранении генофонда берёзы карельской играют ООПТ, которые созданы, главным образом, на территории Республики Карелия [Ветчинникова и др., 2013; Особо охраняемые., 2017]. Кроме того, она охраняется на территории памятников природы во Владимирской и Ульяновской областях. В Псковской обл. на территории национального парка «Себежский» организован генетический резерват берёзы карельской.

При этом именно в Карелии сосредоточено более 90% российских ресурсов берёзы карельской, их сохранение обеспечивают государственный природный заповедник «Кивач», государственный природный заказник «Кижский» и четыре государственных ботанических заказника регионального значения («Анисимовщина», «Спасогубский», «Каккоровский» и «Берёза карельская у деревни Царевичи»), территории которых представляют собой типичные для этой породы местообитания. Большая часть деревьев (95%) сконцентрирована в первых трех из выше перечисленных заказниках, занимающих в общей сложности не более 0,01% площади всех ООПТ с участием этой породы [Ветчинникова, Титов, 2018а, 2020б, 2021а]. Обследование ООПТ, расположенных на территории Республики Карелия, выявило резкое ухудшение их состояния в последние десятилетия, а количество деревьев со времени их образования существенно уменьшилось [Ветчинникова, Титов, 2018б, 2021а, 2023].

Сравнительный анализ генетического разнообразия внутри популяций берёзы карельской, расположенных на территории заказников «Анисимовщина» и «Каккоровский», с применением микросателлитных маркёров позволил установить, что в обоих заказниках значения ожидаемой гетерозиготности (H_e) превосходят величину наблюдаемой гетерозиготности (H_o), что говорит о преимущественном накоплении в них гомозигот [Ветчинникова и др., 2012, 2021]. Обнаруженное снижение доли гетерозигот, в свою очередь, может свидетельствовать о пониженной выживаемости растений в изученных популяциях в целом и уменьшении генетического разнообразия в каждой из них [Динамика., 2004]. Нельзя исключить, что результатом происходящих процессов в перспективе может стать полное исчезновение берёзы карельской в природных условиях на территории Карелии, а следовательно, и в России.

В настоящее время для сохранения генофонда берёзы карельской наиболее приемлемое решение видится как в её охране на уже существующих ООПТ, так и в создании нескольких новых, небольших по площади ООПТ, основанных на реинтродукции и плантационном выращивании этой породы с обязательным проведением регулярных уходов.

наследия и их использования в рекреационных целях. Во всех ООПТ организованы единая система экологического мониторинга и инвентаризации биоразнообразия, мониторинг состояния видов и популяций, их сохранения на ландшафтном и популяционно-видовом уровне.

В целом на долю ООПТ регионального и местного значения приходится 97,5% общего числа ООПТ Российской Федерации, или 69,9% их суммарной площади. Среди ООПТ регионального и местного значения преобладают наземные природные комплексы и объекты. Именно сеть такого большого числа и площади охраняемых территорий федерального, регионального и местного значения, расположенных практически во всех субъектах РФ, составляет экологический каркас сохранения генетического разнообразия видов деревьев и кустарников России, многие из которых имеют протяженные ареалы.

Следует отметить, что сохранение именно генетического разнообразия древесных растений редко является непосредственной целью создания ООПТ. В то же время к середине XX в. в России пришли к выводу, что доминирование в практике лесопользования сплошно-лесосечных, преимущественно концентрированных, рубок, которое стало причиной массовой смены коренных хвойных насаждений на производные мягколиственные [Цветков, 2000; Залесов, 2020; Калачев, 2020], привело к снижению генетического разнообразия насаждений и ухудшению качества семян экономически важных пород. Этой ситуации во многом способствовал тот факт, что первоочередными объектами рубки становились наиболее производительные хвойные насаждения. Так, например, за 70 лет (с 1948 по 2018 г.) доля елово-пихтовых насаждений в покрытой лесной растительностью площади Пермского края сократилась с 69,5 до 46,2% при увеличении доли березняков за тот же период с 16,1 до 32,0% и осинников с 2,1 до 6,2% [Ведерников, 2019]. Аналогичная картина наблюдалась и в других субъектах РФ. Еще одним примером негативного влияния на лесные генетические ресурсы является выборка лучших деревьев при проведении приисковых и подневольно-выборочных рубок в европейской части России, которые привели, в том числе, к обеднению генетического разнообразия и деградации дубрав [Шутяев, 2000; Харченко и др., 2010], а также к резкому сокращению доли триплоидной осины, для которой характерны высокая продуктивность и устойчивость к гнилям [Усольцев, 2008]. Таким образом, возникла и возрастает угроза необратимого нарушения и утраты генетически сбалансированной структуры природных популяций древесных растений на всей

территории Северной Евразии [Санников и др., 2015]. Сложившаяся ситуация обусловила необходимость принятия в стране мер по сохранению генетического потенциала лесов: в 1982 г. было утверждено Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР.

Согласно этому Положению, в целях сохранения в природной среде всего объема внутривидового разнообразия приоритетных видов древесных растений в стране были выделены лесные генетические резерваты. Лесной генетический резерват (генрезерват) представляет собой участок леса, типичный по фитоценологическим, лесоводственным и лесорастительным показателям для данного природно-климатического (лесосеменного) района, в котором сосредоточена ценная в генетико-селекционном отношении часть популяции вида, подвида, экотипа. Генрезерваты, которые выделяют в природных популяциях (и как исключение – при отсутствии в регионе естественных насаждений – в лесных культурах, созданных из местных семян), предназначены для неограниченного во времени сохранения генетического фонда соответствующих видов, они считаются «основной формой сохранения генофонда видов древесных растений» [Ирошников, 2005]. Количество генрезерватов для той или иной породы определяется размерами видового ареала, полиморфизмом вида и его хозяйственным значением. Чем выше уровень перечисленных показателей, тем больше закладывается резерватов. Общая площадь лесов, занятых под генрезерваты, должна быть не менее 2% лесопокрытой площади региона и до 3% в малолесных районах.

Насаждения генрезерватов исключают из лесопромышленного использования, и все побочные пользования лесом в них запрещены, поскольку основной целью их выделения является поддержание чистоты генофонда и его сохранение. В генрезерватах сохраняется естественный процесс самоизреживания и не рекомендуется создание лесных культур (как способ лесовосстановления), так как при этом будет нарушен природный ход естественного отбора.

Выделение генрезерватов проводило Всесоюзное объединение «Леспроект» при лесоустроительных работах и Всесоюзный проектно-изыскательский институт «Союзгипролесхоз» по специальным заказам и при научно-методической помощи научно-исследовательских организаций Гослесхоза СССР, АН СССР и других ведомств. Только, например, в Свердловской обл. с 1982 по 1990 г. было выделено 111 генрезерватов общей площадью 109 627 га, что составляло 0,56%

площади области [Пономарева, 2013]. При этом площади выделенных резерватов варьировали от 219 до 3 004 га, при средней площади около 1,0 тыс. га. При выделении генрезерватов были созданы условия для сохранения на территории области следующих лесобразующих пород: сосна обыкновенная, сосна сибирская, ель сибирская, пихта сибирская, лиственница Сукачёва, лиственница сибирская, берёза повислая, берёза пушистая, липа мелколистная, тополь дрожащий и вяз гладкий [Лебедев, 2017].

Создание ООПТ регионального и местного значения для сохранения генетического разнообразия встречается довольно редко. Например, в Вологодской обл. в 1986 г. была создана сеть из 11 региональных ООПТ для сохранения генетического разнообразия древесных пород, суммарная площадь которых составила 14 476 га. По территории области эти генрезерваты распределены неравномерно, а некоторые из них располагаются внутри объектов сети ООПТ иных категорий, которые становятся естественными буферными зонами [Борисова, 2004].

Интересным примером является проведение на Южном Урале в 1984–1987 и 1991–1995 гг. экспедиционных работ по выяснению популяционной структуры хвойных лесов, идентификации популяций, оценке их фенотипического и генетического потенциала, что позволило обоснованно подойти к проблеме сохранения генетических ресурсов ряда видов-лесообразователей в регионе. Наряду с решением популяционных задач были обследованы и выбраны участки генрезерватов лиственницы, сосны и ели [Путенихин, 1993, 2000; Путенихин и др., 2004, 2005; Шигапов, 2005].

Еще несколько примеров. В 1989–2000 гг. в результате научно-практического сотрудничества между Ботаническим садом-институтом Уфимского научного центра РАН и Министерством лесного хозяйства Республики Башкирия в естественных популяциях хвойных пород были выделены 20 лесных генрезерватов: 7 генрезерватов – в трех популяциях лиственницы Сукачёва (на площади 5 335 га), 12 резерватов – в трех популяциях сосны обыкновенной (9 896 га), 1 резерват – в популяции ели сибирской (192 га).

По состоянию на начало 2011 г. площадь выделенных в России генрезерватов дуба черешчатого составила 12,8 тыс. га, или 0,5% площади насаждений дуба в стране, при этом в Центрально-Черноземном районе⁴⁸ произрастали 566 тыс. га насаждений дуба черешчатого, что

⁴⁸ В состав Центрально-Черноземного района входят: Белгородская, Воронежская, Курская, Липецкая и Тамбовская области.

составляло около 20% всей площади дубрав России. При этом специалисты отмечают, что генрезерваты дуба выделены в нагорных дубравах, в то время как дубовые насаждения в байрачных лесах, а также произрастающие на песках и засоленных почвах, не имеют генрезерватов [Кострикин, Ширнин, 2019].

В целом к 1995 г. в России были выделены генрезерваты на площади 18 тыс. га, а к 2003 г. их площадь увеличилась в 13 раз, составив 235 тыс. га. За последние десятилетия по разным объективным и субъективным причинам (пожары, старение, ухудшение санитарного состояния и др.) площадь генрезерватов страны существенно уменьшилась [Царев и др., 2021а]. Эта тенденция обусловлена тем, что многие годы генрезерваты практически не выделяют, в то время как имеющиеся списывают из-за несвоевременных уходов и других причин. Не разработана методика омоложения генрезерватов, часто не проведено их реальное межевание. Отмечается неудовлетворительное состояние генрезерватов, отобранных ранее в приспевающих и спелых насаждениях [Лаур, 2012; Тараканов и др., 2019а].

По состоянию на 01.01.2019 г. в России на землях лесного фонда выделено 149 534,3 га генетических резерватов 24-х видов деревьев (рис. 4.3, приложение 4). По видовой представленности 46,3% суммарной площади всех генрезерватов приходится на насаждения сосны обыкновенной, более 13% – на различные виды ели, 14,3% – на насаждения сосны кедровой сибирской и др.

Лесные генетические резерваты, выделяемые на популяционной основе, рассматриваются в мировой практике популяционной генетики и селекции в качестве важнейшей формы сохранения ЛГР [Путенихин, 2010]. Выделение генрезерватов лесообразующих пород является, безусловно, основным, целенаправленным и наиболее значимым мероприятием для сохранения *in situ* ЛГР России, поскольку в них сохраняются целые комплексы генотипов, части популяций, которые могут служить основой для более полного их восстановления. В генрезерватах создаются условия для поддержания естественного генетического баланса за счет переопыления, а само насаждение имеет значительную устойчивость против воздействия неблагоприятных природных и антропогенных факторов. Следует подчеркнуть значимость этих объектов для мониторинга состояния, изучения и воспроизводства ЛГР, поскольку генрезерваты обеспечивают сравнительную оценку генетического разнообразия «фоновых», контрольных, популяций (не испытывающих антропогенных воздействий) и популяций в эксплуатационных лесах,

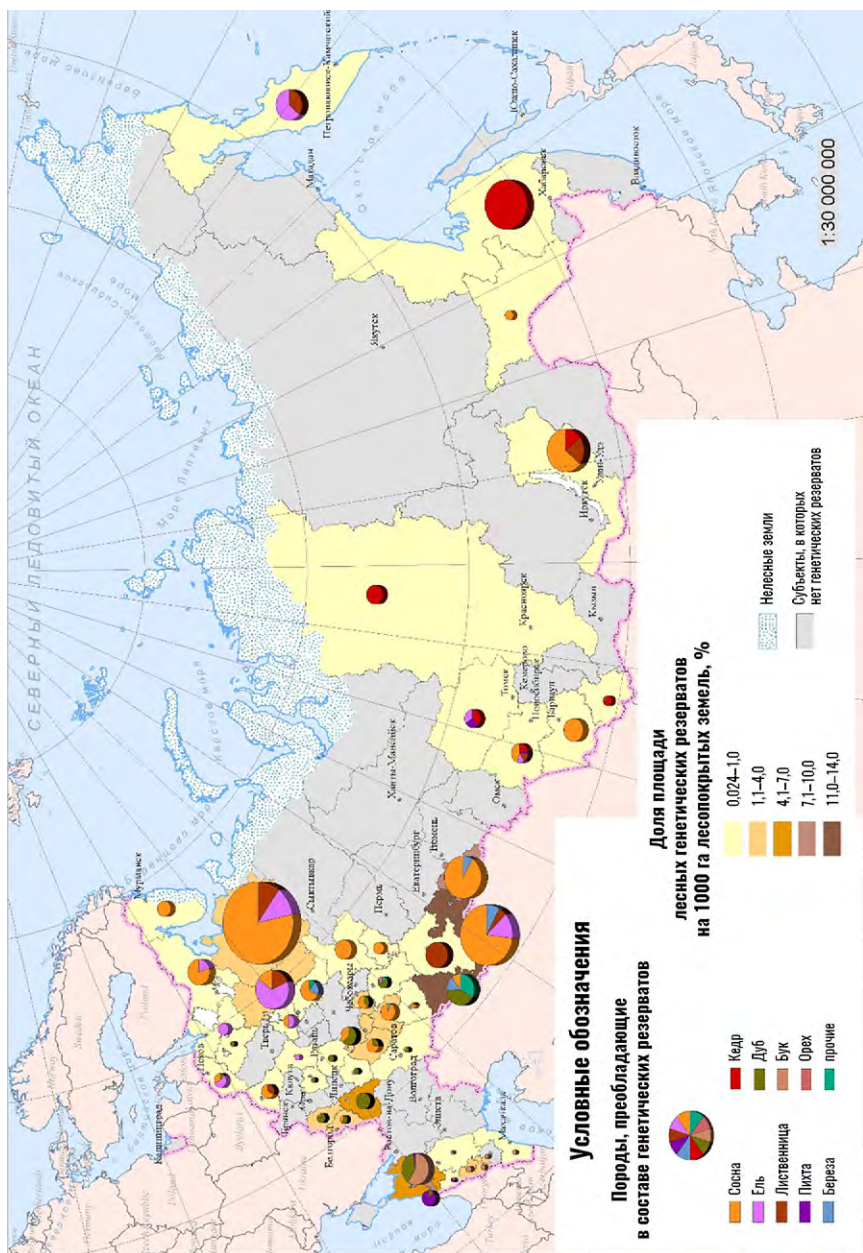


Рис. 4.3. Площадь и породный состав лесных генетических резерватов Российской Федерации (на 01.01.2019)

являются основой семенных заказников и объектом популяционной селекции.

Целенаправленные мероприятия по сохранению *in situ* ЛГР Рослесхоз проводит также в рамках программ выделения плюсовых деревьев и насаждений⁴⁹ и создания постоянных лесосеменных участков (ПЛСУ) в популяциях лесобразующих пород. Для этих объектов ЕГСК тоже установлен соответствующий ограниченный режим ведения лесного хозяйства и использования лесов. Выявление и сохранение таких насаждений, характеризующихся значительным генетическим разнообразием, также обеспечивает возможность проведения работ по улучшению генофонда приоритетных видов деревьев. К 1995 г. в России было отобрано 35 тыс. плюсовых деревьев (ПД) и 15 тыс. га плюсовых насаждений (ПН). Максимальная площадь ПН отмечена в 2000 г. – 18 тыс. га [Царев и др., 2021а]. Позднее площадь ПН стала снижаться за счёт их деградации вследствие старения, ветровалов и пожаров. По состоянию на 01.01.2019 г. в России насчитывалось 14 122,2 га ПН 29-ти видов древесных растений и одного вида кустарника (рис. 4.4, приложение 4). Из них 62,6% (8 778,0 га) приходится на ПН сосны обыкновенной, 11,0% – разных видов дуба, 8,9% – разных видов ели, 4,8% – кедра, 4,5% – лиственницы сибирской, 3,7% – бука и др.

По состоянию на 01.01.2019 г. в России насчитывалось 32 061 ПД 63-х видов древесных растений (рис. 4.4, приложение 4): из них сосны – 15 291 шт., ели – 4 282, дуба – 3 386, сосны кедровой сибирской – 3 067, лиственницы – 3 715, бука – 653, пихты – 434, берёзы – 343, ореха – 131 шт. и 759 плюсовых деревьев прочих видов. Черенки и семена ПД используют при создании клоновых лесосеменных плантаций (ЛСП), архивов клонов, испытательных культур, а также для размножения и сохранения ценных генотипов методами *in vitro*.

Постоянные лесосеменные участки (ПЛСУ) также относятся к объектам сохранения *in situ* ЛГР, поскольку на их площади в естественной среде обитания произрастают лучшие для данных лесорастительных условий деревья и насаждения [Вересин, 1963; Вересин и др., 1985; Беспаленко, Мамонов, 2007 и др.]. В России максимальное значение площадей, отведенных под ПЛСУ, было отмечено в 1983 г. – 160 тыс. га [Царев и др., 2021а]. На 01.01.2019 г. площадь выделенных в стране ПЛСУ 56-ти видов древесных растений составляла 17 149,2 га, в том числе аттестованных – 12 596,6 (рис. 4.5, приложение 4),

⁴⁹ Плюсовые насаждения – это самые высокопродуктивные, высококачественные и устойчивые для данных лесорастительных условий насаждения.

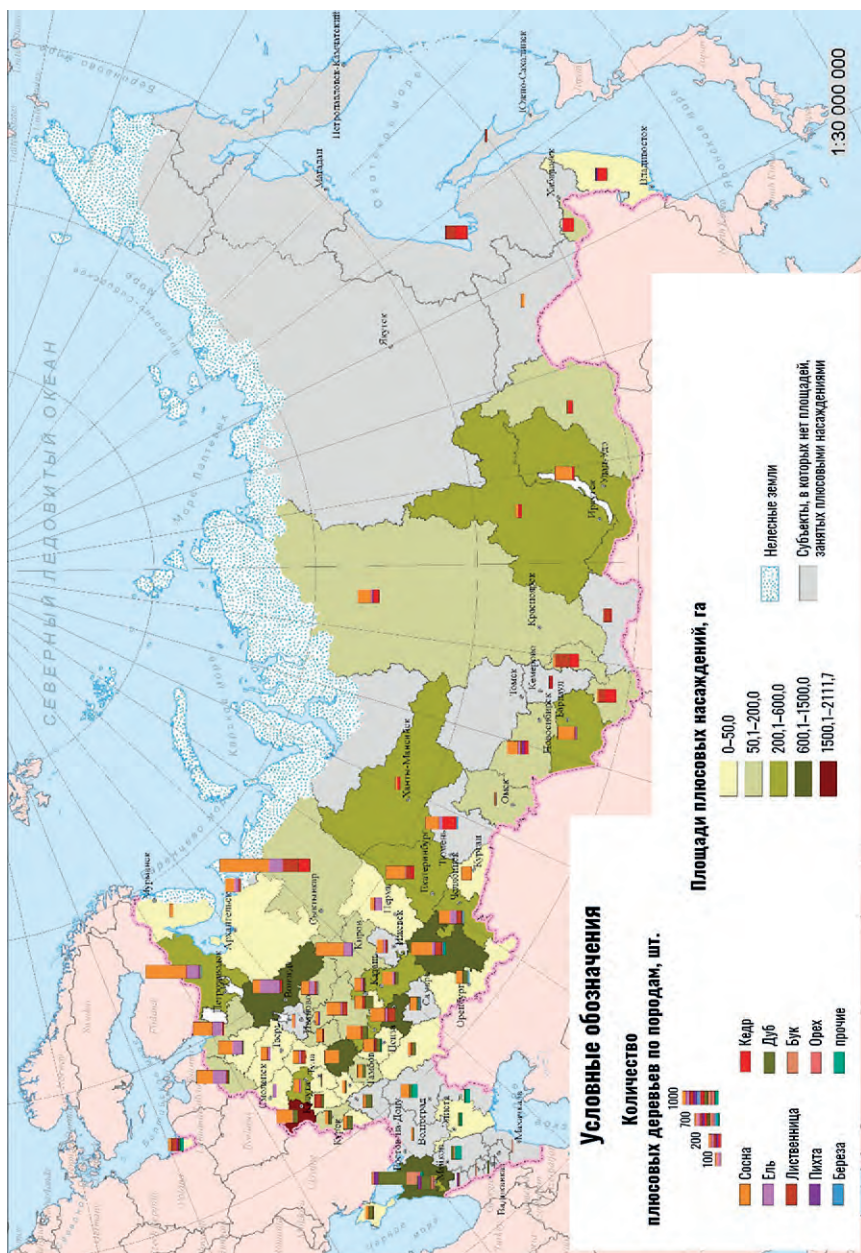


Рис. 4.4. Площадь плюсовых насаждений, число плюсовых деревьев Российской Федерации (на 01.01.2019)

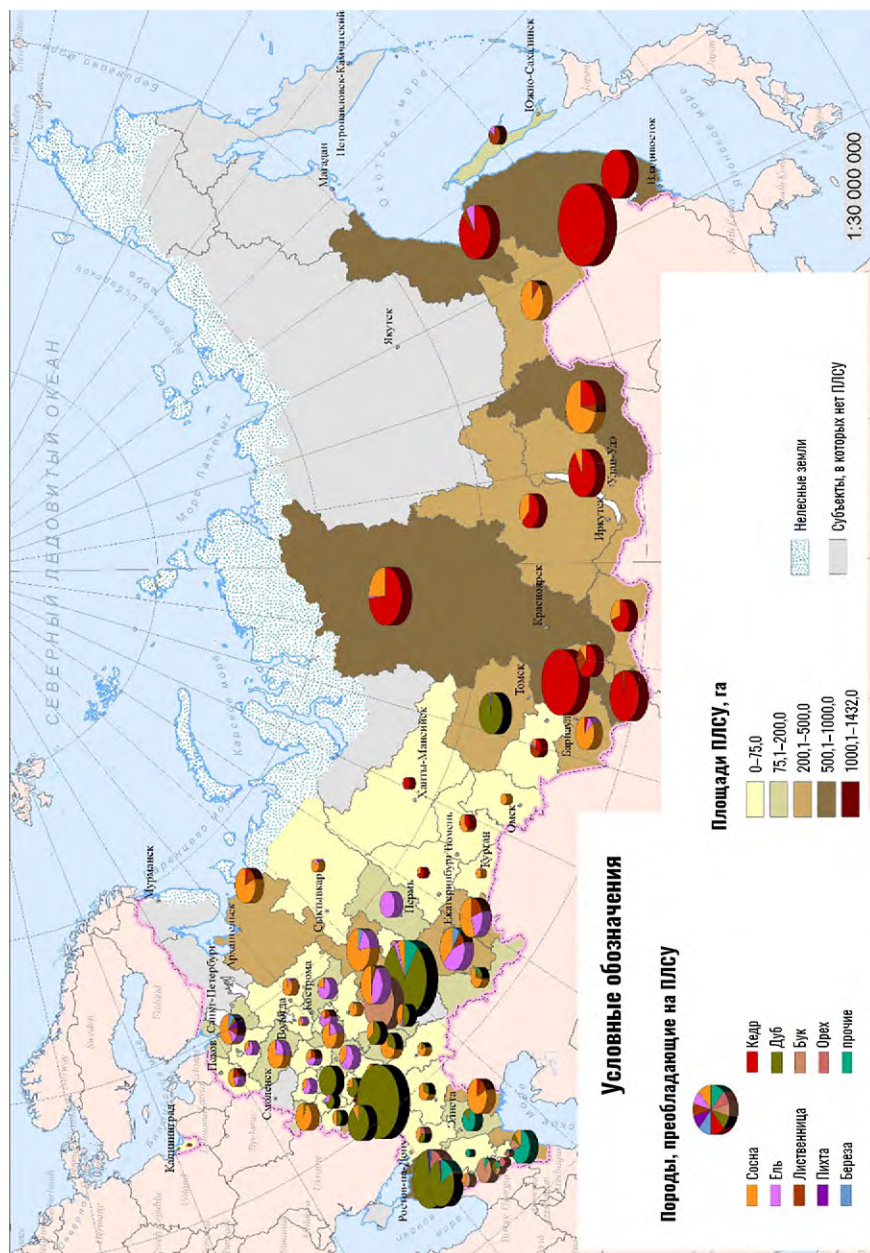


Рис. 4.5. Площадь и породный состав постоянных лесосеменных участков Российской Федерации (на 01.01.2019)

т.е. с 1983 по 2019 г. она уменьшилась более чем в 10 раз. Изучены положительные и отрицательные особенности ПЛСУ, показано, что в одних регионах и условиях такие участки могут эффективно использоваться, в других это не всегда целесообразно [Царев, Лаур, 2018; Царев и др., 2021а].

Таким образом, динамика числа и площади объектов ЕГСК в России, которые предназначены для сохранения *in situ* ЛГР, демонстрирует явное снижение. Особенно это заметно в последние годы. Сложившаяся ситуация требует тщательного научного анализа и обоснования выделения новых объектов с привлечением актуальных данных по популяционно-генетической структуре видов.

Несмотря на отмеченные негативные тенденции, в целом организация усилий по сохранению *in situ* ЛГР в Российской Федерации на национальном и региональном уровнях реализована достаточно успешно через сохранение экосистемного разнообразия и ландшафтных комплексов разного уровня. Применяются два эффективных подхода сохранения *in situ* генофонда природных популяций: 1) их естественное возобновление, обеспечивающее 100%-е воспроизведение генофонда; 2) создание репрезентативной системы природных генрезерватов [Санников и др., 2015]. Сложившаяся в России система ООПТ, выделение различных категорий резервных, защитных лесов и ОЗУ лесов, объектов ЕГСК в целом также соответствуют разработанным КБР Добровольным руководящим указаниям по интеграции охраняемых районов и других эффективных природоохранных мер на порайонной основе в более широкие наземные и морские ландшафты и рекомендациям КБР по актуализации данной тематики в рамках секторов, в частности для содействия достижению ЦУР 15 Целей в области устойчивого развития.

4.2. Сохранение *ex situ* лесных генетических ресурсов

Сохранение *ex situ* в Российской Федерации рассматривается как исключительно важная составная часть общей стратегии надёжного сохранения и сбалансированного использования биологического разнообразия, в том числе лесных генетических ресурсов.

Рубеж XVIII–XIX в. ознаменовался созданием в России первых ботанических садов (в современном понимании) и, соответственно, – первых живых коллекций древесных растений [Новиков и др., 2017]. В 1785–1805 гг. в Москве был создан Ботанический сад Московского

университета, в 1812 г. в Ялте – Никитский ботанический сад, а в 1823 г. в Санкт-Петербурге – Императорский ботанический сад⁵⁰.

В конце XIX в. в России началось создание специализированных объектов сохранения *ex situ* ЛГР для решения задач лесного семеноводства: М.К. Турским в 1877–1878 гг. были заложены первые географические культуры⁵¹. В 1910–1916 гг. по инициативе В.Д. Огиевского в России была создана сеть географических культур сосны, дуба и лиственницы. В 1973–1976 гг. по государственной программе и единой методике под руководством региональных научно-исследовательских институтов была проведена работа по созданию географических культур сосны, ели, лиственницы и дуба.

Заложенные в России географические культуры в настоящее время образуют широкую сеть живых полевых коллекций [Шутяев, 2011]. По данным Рослесхоза на 01.01.2019 г., площадь географических культур в стране составляет 812,0 га (рис. 4.6, приложение 4), в том числе сосны обыкновенной – 393,5 га; ели европейской – 210,6 га; лиственницы – 110,3 га (из них лиственницы Сукачёва – 20,2 га, лиственницы сибирской – 6,3 га); сосны кедровой сибирской – 11,7 га; дуба – 85,9 га (из них дуба черешчатого – 76,7 га). Подробнее о географических культурах см. главу 7.

В 1973–1976 гг. в России были заложены другие объекты ЕГСК, которые также являются элементами системы сохранения *ex situ* ЛГР, а именно: полевые генные банки (архивы клонов плюсовых деревьев и маточные плантации), коллекционные участки, испытательные, популяционно-экологические культуры, лесосеменные плантации. Работы по созданию, поддержанию и эксплуатации перечисленных живых коллекций *ex situ* как объектов лесного селекционного семеноводства осуществляют подведомственные организации Рослесхоза на основе системы целевого финансирования. Указанные работы до 2013 г. включительно выполнялись Рослесхозом. С 2014 г. перечисленные полномочия переданы субъектам РФ, которые ежегодно подают сведения об этих объектах в Рослесхоз.

⁵⁰ Прообразы ботанических садов как научных учреждений стали появляться в России в XVII в. в виде аптекарских огородов с определенными функциями, отраженными в самом названии, где всемерно развивались медико-ботанические исследования. До наших дней на своих первоначальных местах сохранились два аптекарских огорода: в Москве (заложен в 1706 г., а в 1805 г. преобразован в Ботанический сад Московского университета) и в Петербурге (заложен в 1713 г., ныне носит название Ботанического сада Петра Великого и входит в состав Ботанического института РАН) [Новиков и др., 2017].

⁵¹ Географические и экологические культуры создают для проверки влияния происхождения семян на рост древесных растений одного и того же вида в конкретных условиях произрастания данного лесорастительного района. Они позволяют определить наиболее приспособленные и продуктивные климатические типы и экотипы вида в данных условиях произрастания.

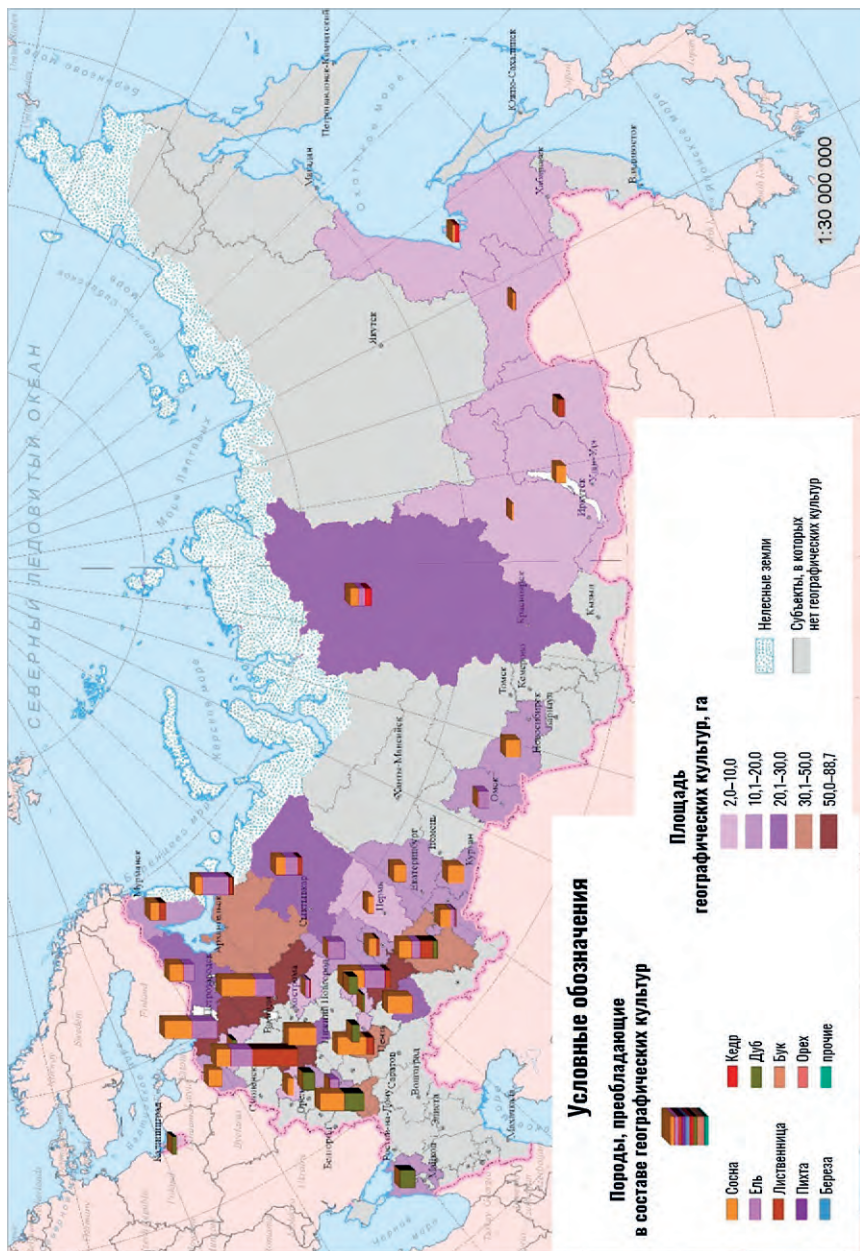


Рис. 4.6. Площадь и породный состав географических культур основных лесобразующих пород Российской Федерации (на 01.01.2019)

Важнейшими объектами ЕГСК сохранения *ex situ* ЛГР являются полевые генные банки: специальные насаждения небольшого числа приоритетных видов древесных растений – архивы клонов (АК)⁵² и маточные плантации, которые служат для сохранения генофонда и изучения генетического разнообразия экономически важных видов деревьев, ведения на генетико-селекционной основе лесного семеноводства. По состоянию на 01.01.2019 г. в России архивы клонов занимают площадь 573,6 га, маточные плантации – 210,2 га (рис. 4.7, приложение 4), в том числе аттестованные – 172,8 га.

Архивы клонов предназначены для сохранения отобранных плюсовых деревьев. Как правило, при создании АК от каждого ПД отбирают по 10 рамет в одной повторности. Для страховки от пожаров, повреждений животными и пр. АК должны создаваться в двух повторностях, т.е. по 20 рамет от каждого ПД. При размещении каждой раметы на площади 25 м² (5 × 5 м) на 1 га АК можно высадить раметы от 40 ПД. В настоящее время соотношение площадей созданных в стране АК не представляет все выделенные в стране плюсовые деревья: если учесть, что в России было отобрано 31,5 тыс. экземпляров ПД, то для их сохранения было необходимо создать АК на площади 787,5 га в одной повторности и 1 575,0 га в двух повторностях [Царев и др., 2021а]. Фактически к 2019 г. площадь созданных АК составляла около 36% необходимой по нормативу. При этом с 1996 по 2019 г. площадь АК страны уменьшилась на 115,4 га, или на 20% [Царев и др., 2021а]. Учитывая, что интенсивность отбора ПД в России значительно ниже, чем в некоторых зарубежных странах, напрашивается вывод, что этой проблеме необходимо уделять больше внимания (см. также главу 6).

Площадь маточных плантаций за 6 лет (с 2013 по 2019 г.) уменьшилась на 22 га. Видовое разнообразие существующих маточных плантаций ниже, чем в АК; соотношение площадей маточных плантаций разных видов в настоящее время соответствует потребностям страны в лесосеменных плантациях.

Работы по созданию в стране объектов лесного селекционного семеноводства продолжаются. Так, в 2013–2018 гг. ВНИИЛГИСбиотех созданы живые полевые коллекции отобранных форм, клонов и сортов

⁵² Архивы клонов – это специальные клоновые посадки, главной задачей которых является сохранение генотипов плюсовых деревьев для дальнейшей селекционной работы и биологических исследований. При этом сохраняется очень небольшая часть генофонда данного вида. Архивы клонов создают с целью проверки секционированных генотипов, что обеспечивает ценный материал для анализа наследственности и вариабельности отдельных признаков.

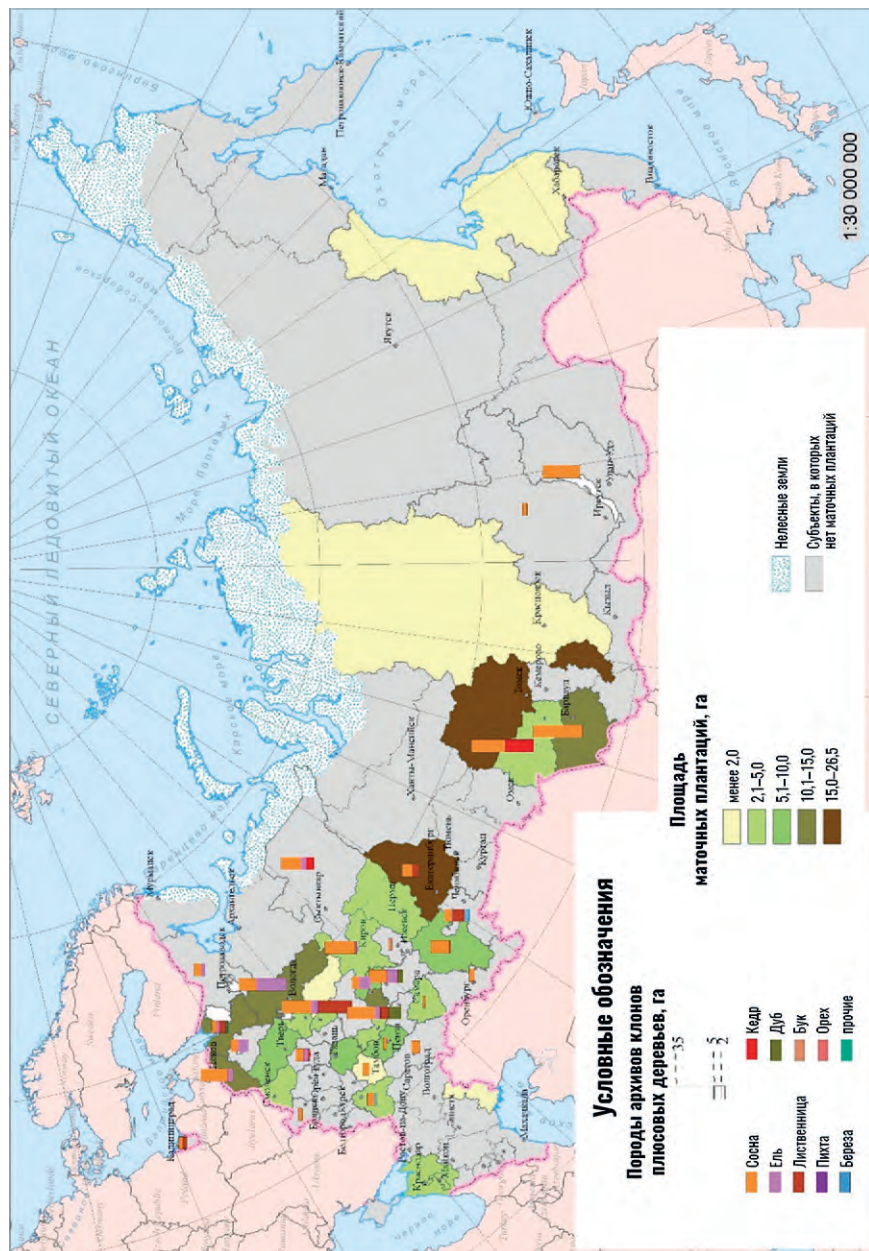


Рис. 4.7. Породный состав архивов клонов и площадь маточных плантаций основных лесобразующих пород Российской Федерации (на 01.01.2019)

тополей, коллекционный участок морфологически изменённых форм сосны обыкновенной и коллекционно-маточные плантации тополей для выращивания генетически ценного посадочного материала в производственных целях. ВНИИЛГИСбиотех использовал черенки и семена ПД ольхи при создании клоновых ЛСП, архива клонов и испытательных культур [Благодарова, 1995; Благодарова и др., 2014; Сиволапов и др., 2014а]. Коллекция дендрария ВНИИЛГИСбиотех содержит образцы разноплоидных гибридов тополя и др. Ценные биотипы ольхи были использованы для гибридизации. ВНИИЛГИСбиотех и ВГЛТУ проведено более 50 вариантов скрещиваний ольхи чёрной и серой [Сиволапов и др., 2014а], созданы полевые коллекции гибридов ольхи и тополя. СПбНИИЛХ с 2013 г. поддерживает коллекции быстрорастущих клонов древесных пород с ценными хозяйственными свойствами: триплоидные и диплоидные линии осины селекции Центрально-европейской ЛОС ВНИИЛМ и финской селекции, быстрорастущие и устойчивые к сердцевинной гнили, а также линии берёзы отечественной селекции. Коллекция дендрологического сада СевНИИЛХ насчитывает 600 видов древесных растений (74 рода, 31 семейство).

К живым полевым коллекциям сохранения *ex situ* лесных генетических ресурсов в России относятся также лесосеменные плантации. На каждой ЛСП первого порядка (ЛСП-1)⁵³ сконцентрированы потомства ПД одной или нескольких популяций данного лесосеменного района. На 01.01.2019 г. в России создано 5 857,4 га ЛСП (рис. 4.8, приложение 4), в том числе аттестованных – 4 388,4 га (из них 102,4 га ЛСП повышенной генетической ценности, в том числе аттестованных – 68,0 га).

В последние годы в России наблюдается снижение площади ЛСП: например, с 1996 по 2019 г. площадь ЛСП-1 в целом по стране уменьшилась с 8 000 га до 5 857,4 га. Списание ЛСП обусловлено такими причинами, как: поражение патогенными организмами, недостаточность либо чрезмерная интенсивность лесоводственных и агротехнических уходов, вследствие которых произошли смена пород или гибель насаждений, а также несоответствие конкретных объектов требованиям нормативов [Лаур, Горбунова, 2006]. Вместе с тем в стране продолжается создание новых ЛСП: ВНИИЛГИСбиотех заложена ЛСП засухоустойчивой сосны обыкновенной; разработана технология создания клоновых ЛСП дуба черешчатого с использованием микрочеренков ПД и генетически совместимых подвоев с применением методов биотехнологии

⁵³ Лесосеменные плантации первого порядка (ЛСП-1) создают вегетативным или семенным материалом от плюсовых деревьев, не проверенных по семенному потомству в испытательных культурах.

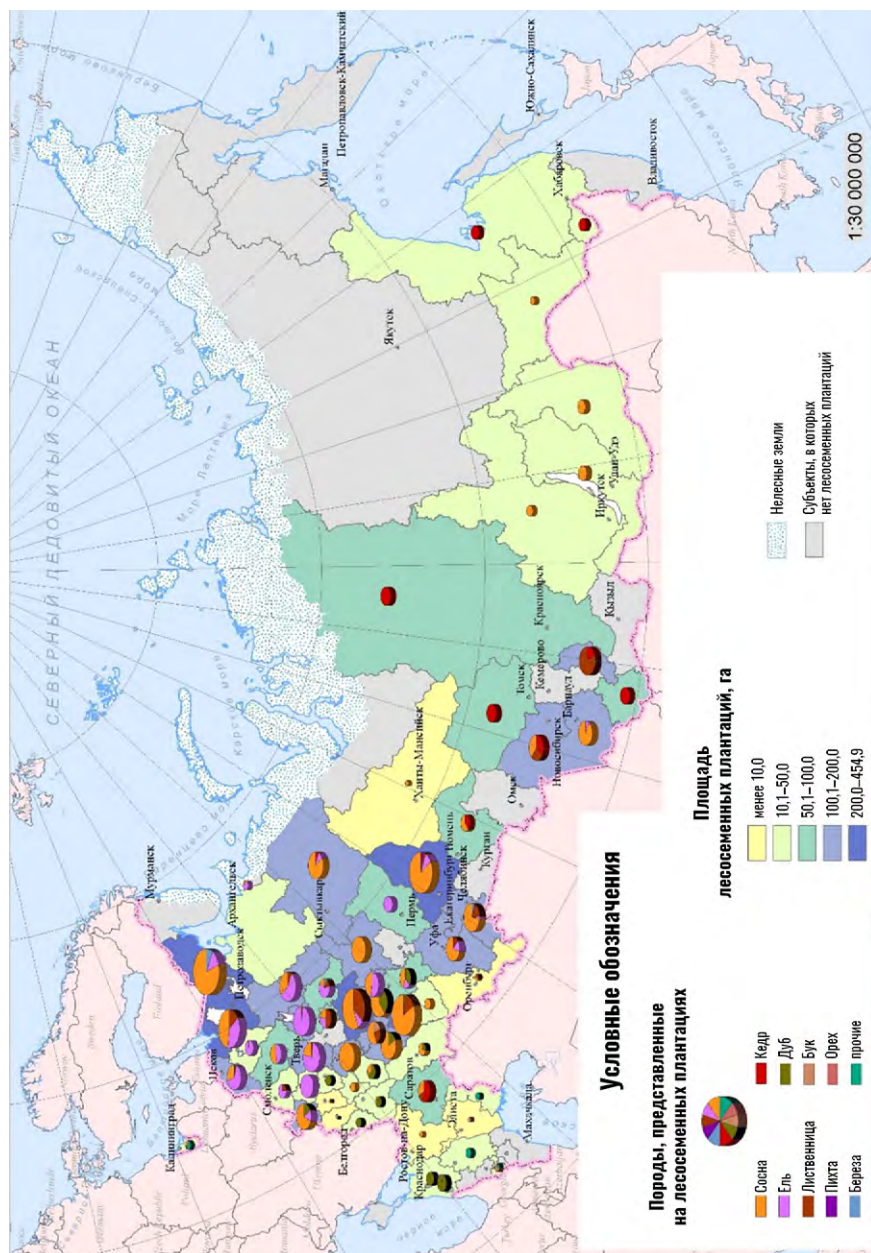


Рис. 4.8. Породный состав и площадь лесосеменных плантаций основных лесобразующих пород (на 01.01.2019)

и молекулярно-генетического анализа; получен привитой посадочный материал ПД дуба черешчатого. В целом созданных в России ЛСП недостаточно, чтобы обеспечить качественным посевным материалом воспроизводство лесов страны. Кроме того, соотношение площадей ЛСП различных видов деревьев в настоящее время не в полной мере отражает потребности страны в семенах отдельных видов деревьев для лесовосстановительных работ. Необходимо принять во внимание, что ЛСП-1 – это только первый шаг к селекционному процессу. Во многих странах уже много лет заготавливают семена на ЛСП-2 и даже ЛСП-3⁵⁴ (подробнее см. главу 6).

По состоянию на 01.01.2019 г. в России создано 785,1 га испытательных культур (ИК) и 35,1 га популяционно-экологических (типологических) культур, преимущественно сосны обыкновенной, ели европейской и дуба черешчатого (рис. 4.9, приложение 4). Площадь перечисленных объектов ЕГСК недостаточна для ведения селекционных работ, однако следует отметить, что с 2012 по 2019 г. на 3,8 га увеличилась площадь популяционно-экологических культур [Царев и др., 2021a]. Например, в Карелии посадочный материал (415 растений 43 генотипов), полученный в 2021 г. Институтом леса КарНЦ РАН путем клонального микроразмножения, послужил основой для создания первых в России популяционно-экологических культур березы карельской (1,5 га). В 2023 г. они включены в состав объектов лесного селекционного семеноводства Республики Карелии [Ветчинникова, Титов, 2022a].

По мнению отдельных российских лесных селекционеров, спорным остается многолетнее размножение отобранных ПД без предварительных испытаний их семенного потомства. Так, в соответствии с отраслевой нормой [Основные положения... испытательных культур, 1982] в Республике Карелии необходимо было заложить около 380 га ИК сосны обыкновенной [Лаур, 2012], а в Алтайском крае – около 400 га [Тараканов и др., 2001]. В целом по России для создания ИК должны были использоваться немалые площади (см. также разделы 6.4 и 6.5), что требовало значительных затрат. В то же время выращенная на этих объектах ЕГСК древесина останется в пользовании хозяйств, где они будут заложены, что в определенной степени должно компенсировать затраты данных хозяйств на заготовку семян со стоящих деревьев, закладку ИК, уходы и пр. [Царев и др., 2021a].

⁵⁴ В ЛСП-2 учитывается общая комбинационная способность материнских растений, а в ЛСП-3 – не только генетическая особенность отдельных женских родителей, но и их сочетаемость с разными отцовскими родителями, то есть специфическая комбинационная способность тех или иных пар растений.

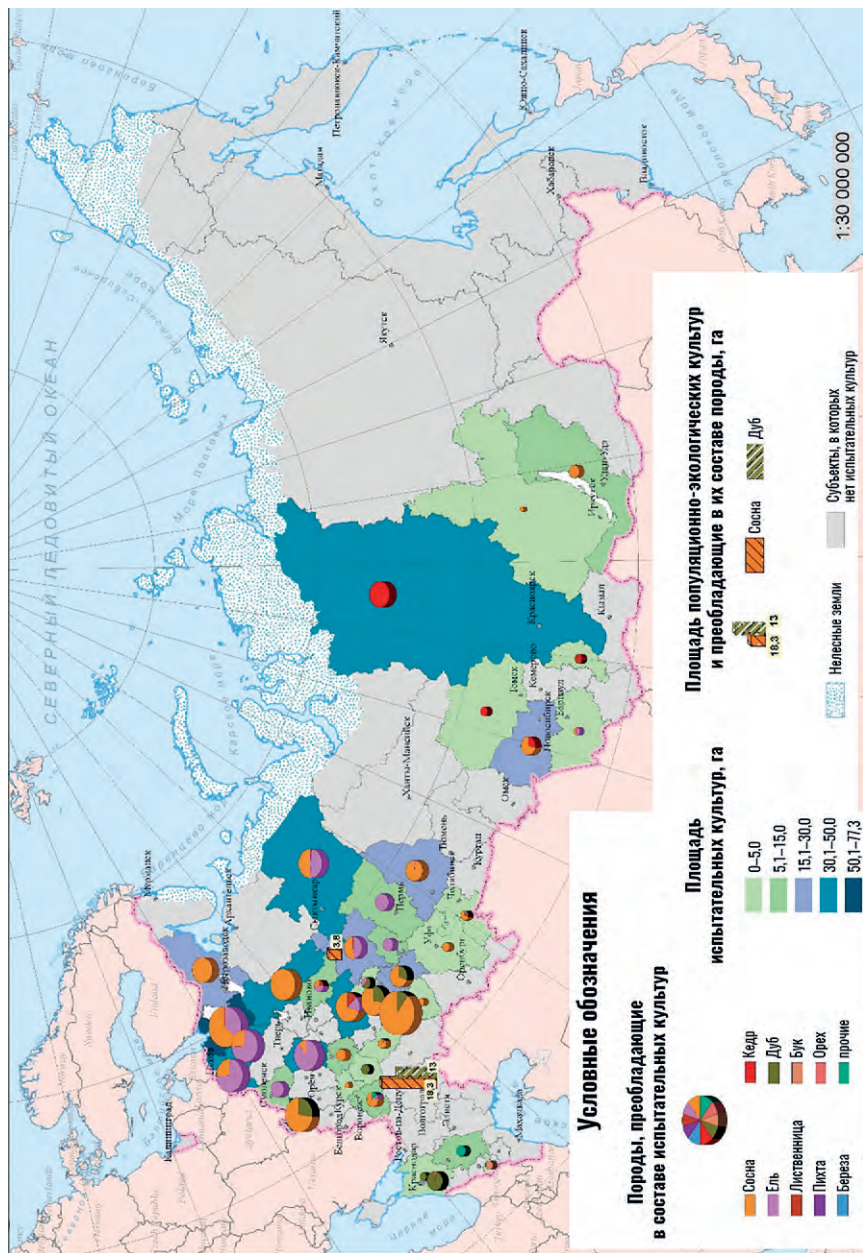


Рис. 4.9. Породный состав и площадь испытательных и преобладающе-экологических культур основных лесобразующих пород (на 01.01.2019)

Работа по созданию живых коллекций, в том числе редких и исчезающих видов древесных и кустарниковых растений, проводится в научных институтах и организациях различных ведомств, большинстве ботанических садов и дендрологических парков России. Полевые генетические банки⁵⁵ и живые коллекции видового разнообразия древесных растений России и мира создаются и поддерживаются в ботанических садах и дендрологических парках страны. Только коллекция дендрария Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН (ГБС РАН) насчитывает более 10 000 экземпляров древесных растений, относящихся к более чем 130 родам и, приблизительно, к 1 000 видам⁵⁶. Дендрологические парки и ботанические сады – это специальная категория ООПТ, предназначенная для формирования коллекций растений в целях сохранения растительного мира и его разнообразия. Национальные живые коллекции лесных древесных растений России сохраняются в 118 ботанических садах и дендрологических парках общей площадью более 7,5 тыс. га. В коллекционных культурах ботанических садов и дендрологических парков семенным или вегетативным путём воспроизводятся также генетические ресурсы ценных интродуцированных видов деревьев и кустарников, адаптированных к новым условиям среды.

Деятельность ботанических садов и дендропарков координируется Советом ботанических садов России⁵⁷, который является одним из подразделений Международного союза ботанических садов. Совет объединяет ботанические сады и дендропарки страны различной ведомственной принадлежности: Российской академии наук, Министерства сельского хозяйства, Министерства науки и высшего образования Российской Федерации и др. Информационно-аналитический центр Совета ботанических садов России осуществляет сбор информации о таксономическом составе их коллекционных фондов. Ботанические сады высших учебных заведений являются структурными подразделениями вузов России и обеспечивают формирование и сохранение документированной коллекции живых растений, используемой в образовательных и научных целях⁵⁸.

Сохранение *ex situ* в ботанических садах редких и исчезающих видов позволяет спасти от уничтожения часть их генофонда, организовать их

⁵⁵ Полевые генетические банки, как и живые коллекции, создаются прежде всего для тех видов деревьев и кустарников, семена которых не переносят условий продолжительного хранения.

⁵⁶ <https://www.gbsad.ru/ekspozitsiya-dendrarj>

⁵⁷ <https://www.gbsad.ru/sovot-botanicheskikh-sadov-rossii>

⁵⁸ <http://garden.karelia.ru/gardens/index.html>

искусственное размножение и реинтродукцию в естественные места обитания для увеличения численности популяций. В коллекции дендрария ГБС РАН насчитывается почти 500 видов дендрофлоры России, что составляет около 60% общего видового состава флоры древесных растений страны, в том числе 58 видов из категории редких и исчезающих, из них 24 вида, внесённых в Красную книгу Российской Федерации. Созданная база данных по видам растений Красной книги Российской Федерации, произрастающих в ботанических садах, предоставляет информацию для оценки общего положения дел с охраной *ex situ* редких видов флоры России, степени надёжности этой охраны, помогает наметить конкретный план действий по выполнению национальной и Глобальной стратегии сохранения растений и мероприятий по спасению видов, которые не обеспечены мерами сохранения *in situ*. Анализ собранных в базе сведений показал, что в российских ботанических садах и дендропарках выращивают около 60% видов растений из Красной книги Российской Федерации, в том числе все виды деревьев из списка Красной книги Российской Федерации [О состоянии..., 2020].

Некоторые отраслевые и академические учреждения и организации, коммерческие питомники и пр. также создают живые коллекции *ex situ* видов древесных и кустарниковых растений. ФНЦ агроэкологии РАН разрабатывает научные основы и методы сохранения биоразнообразия древесных видов с целью отбора адаптированного генофонда хозяйственно ценных растений для формирования защитных лесных насаждений различного целевого назначения в степи и полупустыне. Центр поддерживает интересную коллекцию, в которой распределены коллекционные фонды деревьев и кустарников, созданные в разное время в различных почвенно-климатических условиях, в том числе как производственные питомники. Активные работы ведутся в Институте леса КарНЦ РАН, где на опытных участках (около 8 га) не только поддерживаются созданные в 1950–1970-е гг. коллекции гибридов (сибсов и полусибсов) и клонов берёзы карельской (полученных путем прививки), но и создаются новые, теперь уже на основе клонального микроразмножения [Ветчинникова и др., 2014]. В научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических проблем СО РАН создана живая коллекция 5-хвойных сосен⁵⁹. Коллекция уникальна в части климатической обусловленного разнообразия кедровых сосен, а также своими декоративными культиварами лесных древесных растений России (вставка 4).

⁵⁹ <http://www.imces.ru/index.php?rm=news&action=view&id=742>

ВСТАВКА 4. Биологическая коллекция стационара «Кедр»

Научный стационар «Кедр», организованный в 1986 г., принадлежит Институту мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (ИМКЭС СО РАН). Основная задача стационара – создание целостной системы ведения хозяйства в кедровых лесах. В настоящее время стационар является уникальным, единственным в мире специализированным центром по исследованию репродуктивной биологии, резервации генофонда и селекции бореальных видов 5-хвойных сосен.

Питомники стационара служат научно-производственным полигоном, предназначенным для выполнения преимущественно прикладных исследований по селекции и технологии выращивания кедра сибирского. Стационар также является базой для работ в области лесовосстановления, плантационного выращивания, морфологии, физиологии, генетики и селекции лесных древесных растений Сибири, прежде всего кедра сибирского и лиственницы сибирской, а также полигоном для внедрения научных разработок в производство. Кроме того, это лучшая в России коллекция мирового генофонда декоративных клонов хвойных растений умеренного пояса. В нее входят примерно 160 видов и 1 600 клонов. В коллекции представлено разнообразие кедровых сосен: все 5 видов, 75 экотипов, 750 клонов (самая представительная в мире коллекция).

Главной ценностью стационара «Кедр» является единственный в мире комплекс опытных объектов по селекции и технологии выращивания кедровых сосен. Общая площадь объектов на территории стационара – 2,8 га, в том числе селекционный питомник – 0,9 га, географические культуры – 0,3 га и клоновые архивы – 1,6 га. В питомнике и клоновых архивах представлено семенное и вегетативное потомство исходных генотипов для выведения сортов. На прилегающей территории Калтайского опытного лесхоза создано более 50 га опытных селекционных объектов. Это испытательные культуры полусибсов и сибсов, архивно-маточные и лесосеменные плантации различных типов. Уникальна географическая коллекция: культуры

Кроме государственных, в России существует несколько частных коллекций деревьев и кустарников, например: коллекция А. Верещака (Калужская обл.), в которой насчитывается более 1 800 культиваров и 90 видов хвойных, в том числе признанные мировыми экспертами сорта хвойных собственной селекции; живая коллекция ООО «Сибирская академия деревьев и кустарников»⁶⁰, в которой представлены все виды кедровых сосен, а также их климатические и почвенные экотипы (всего 18 видов и гибридов), 12 экотипов кедрового стланика в виде ИК (выращены из семян), 85 экотипов кедра сибирского (в прививках на местный, томский экотип).

Наиболее доступный, традиционный и дешевый способ сохранения *ex situ* ЛГР – генетические банки семян, созданные для долговременного

⁶⁰ <https://sadik.tomsk.ru/about/>

и клоновый архив. В клоновом архиве на площади 12 га находится вегетативное потомство 700 деревьев 40 экотипов кедровых сосен, представляющих высотный, широтный и долготный профили их ареалов. На всех объектах осуществляется комплекс мероприятий по уходу за растениями и проводятся многолетние исследования по решению фундаментальных вопросов и реализации перспективного плана селекции. Из материала, собранного во время многолетних экспедиционных работ, созданы архивы из 700–750 клонов, организованных в несколько логических совокупностей: широтный профиль, долготный профиль, несколько высотных профилей, несколько экологических (лесоболотных) профилей и др.

Научный стационар «Кедр» также курирует производственные культуры кедров сибирского разного возраста, созданные различными способами и в разной степени обеспеченные уходом, на территории Калтайского опытного лесхоза, в междуречье рек Томи и Оби. Здесь также заложены постоянные пробные площади полустественных насаждений кедров – припоселковых кедровников, кроме того, представлен весь экологический ряд естественных кедровников – от низкопродуктивных болотных до высокопродуктивных суходольных. Во всех этих типах насаждений ведутся многолетние наблюдения за почвами и растительностью, ростом и плодоношением деревьев; проводится отбор генотипов, перспективных для использования в селекционных программах. Все объекты располагаются в радиусе 30 км от стационара.

Научный материал, полученный на стационаре, послужил основой для разработки теории эколого-географической дифференциации и интеграционных процессов в группе близкородственных видов с трансконтинентальным ареалом, теории репродуктивной дифференциации организма и популяции у кедров сибирского, а также программы его селекции как орехоплодного и декоративного вида. Важнейшим результатом работы является также коллекция уникальных генотипов кедровых сосен, проходящих в настоящее время испытание как будущие сорта-клоны и сорта-линии.

хранения при контролируемой температуре и влажности, при низких положительных температурах (+5 °С), неглубоком (до -20°...-25 °С) или глубоком (-196 °С) замораживании (вставка 5). В России разработаны технологии сбора, послеуборочной обработки и хранения семян разных видов деревьев и кустарников. Проведено изучение продолжительности, режимов и условий хранения семян. Технологии всех операций для лесобразующих пород деревьев детально прописаны в отраслевых нормативных документах Рослесхоза.

Самой значительной по объему сбора семян древесных растений является работа по созданию банков семян Рослесхоза и органов управления лесным хозяйством субъектов РФ, в которых хранится достаточно большой запас семян основных лесобразующих видов деревьев для целей лесовосстановления и лесоразведения (подробнее см. главу 5). В научно-исследовательских институтах Рослесхоза активно ведутся

ВСТАВКА 5. Криоконсервация

В России активно совершенствуются методы криоконсервации – глубокого (-196 °С) замораживания семян и другого репродуктивного материала, обычно в жидком азоте. При температуре -196 °С все клеточные деления и метаболические процессы останавливаются, поэтому материал может храниться без изменений или модификаций, теоретически в течение неограниченного периода времени. Кроме того, при таком подходе репродуктивный материал хранится в небольшом объеме, защищен от загрязнения и требует минимального ухода. Криоконсервация уменьшает возможность соматоклональной изменчивости, поскольку метаболизм растительных клеток приостанавливается. В России применяются как традиционные методы программного (медленного) замораживания растительных объектов, так и более современные методы быстрого замораживания: инкапсуляция-дегидратация, витрификация, инкапсуляция-витрификация, дроплет-метод, дроплет-витрификация [Воронкова, Холина, 2010; Вержук, Павлов, 2015; Ухатова, Гавриленко, 2018 и др.]. Развиваются новые методы, например, метод криоконсервации почек с помощью криопротекторной обработки [Павлов, Вержук, 2014]. Все эти методы применяются для криоконсервации образцов полевых генбанков и образцов из *in vitro* коллекций. В криобанках отрабатываются технологии хранения семян, пыльцы, тканей и меристем для разных видов древесных растений, которые обеспечивают практически неограниченное хранение материала без ухудшения качества в течение длительного времени.

разработки технологических регламентов и методик низкотемпературного хранения и криосохранения семян. Так, в 2014 г. в результате внедрения методики низкотемпературного хранения и криоконсервации семени хвойных пород заложены на криосохранение в Северо-Западном и Центральном федеральных округах.

Банки семян древесных и кустарниковых растений созданы также в большинстве ботанических садов России, организациями и учреждениями различных ведомств страны. Это не столь большие по объему, скорее коллекционные (видовое разнообразие), банки семян, а также банки растительного материала *in vitro*, которые содержат в том числе генетический материал видов деревьев и кустарников России. В ГБС РАН на длительное хранение заложены семена 210 дикорастущих видов, на постоянное криохранилище – 1 320 пробирок с семенами (49 семейств, 217 видов, 392 образца). Эти работы ГБС РАН ведёт совместно с Институтом физиологии растений РАН (ИФР РАН) с 1986 г. по настоящее время. Криобанк растений ИФР РАН⁶¹ имеет 6 криоколлекций, которые

⁶¹ В 2018 г. криобанк Института физиологии растений РАН, который был основан в 1982 г., получил статус «Уникальная научная установка Криобанк растений ИФР РАН».

содержат более 1 000 образцов растительного материала⁶². Уникальная особенность криобанка ИФР РАН заключается в том, что некоторые образцы сохраняют в жидком азоте уже более 20 лет. Накопленный опыт позволяет разрабатывать эффективные протоколы криосохранения для новых образцов растительного материала разных систематических групп растений, оперативно оценивать их криоустойчивость и жизнеспособность, а также восстанавливать после длительного криосохранения. ИФР РАН разработаны и запатентованы протоколы оригинальных методов криосохранения, культивирования и депонирования растений *in vitro*.

Самым известным из российских генетических банков семян растений является Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Коллекция генетических ресурсов растений ВИР⁶³ – систематизированное и документированное собрание живых образцов и гербарных референтов мирового разнообразия культивируемых растений и их диких родичей, сопряженное с инструментально-методическим комплексом, с системой крио- и низкотемпературных хранилищ, Кубанским генетическим банком семян, а также с сетью из 11 опытных станций в основных растительно-климатических зонах России для работы с генетическими ресурсами растений в области селекции и семеноводства, физиологии, биохимии, генетики, иммунитета, молекулярной биологии, биотехнологии. Коллекция ВИР не имеет аналога в нашей стране и входит в топ-5 ведущих генбанков мира. Она насчитывает свыше 300 тыс. образцов (более 2 тыс. видов), представленных семенами, вегетативными органами и частями растений, культурой ткани, клеток (половых и соматических), ДНК (геномными, хлоропластными и митохондриальными), отдельными генами или их частями, факторами регуляции генной экспрессии. В криобанке ВИР находятся 1 824 образца; поддерживается 750 образцов коллекции *in vitro*; 2 687 образцов ДНК.

В Якутии развиваются технологии длительного хранения биологического материала в подземных хранилищах в многолетней мерзлоте. Работы по хранению в условиях многолетнемерзлых грунтов в шахте Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (ИБПК СО РАН) начаты в 1976 г. В настоящее время в криохранилище ИБПК СО РАН на площади около 1 900 м² хранится более 1 млн образцов

⁶² https://ippras.ru/nauka/nauchnye_podrazdeleniya/gruppa-kriosokhraneniya-rasteniy/kriobank-ifr-ran/

⁶³ С 2017 г. коллекция генетических ресурсов растений ВИР оформлена в качестве Объекта научной инфраструктуры – «Уникальной научной установки».

тканей и семян сельскохозяйственных, редких, исчезающих, древесных и других хозяйственно ценных и перспективных видов растений из более чем 90 стран мира. Благодаря наличию уникальных сортов, криохранилище имеет не только национальное, но и мировое значение, на его базе предлагается создать международный криобанк семян.

С созданием банков семян непосредственно связан вопрос мониторинга и формирования индикаторов сохранения генетического разнообразия, поскольку один из первых индикаторов сохранения генетического разнообразия КБР – «Количество генетических ресурсов растений для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства, находящихся на специальных объектах среднесрочного или долгосрочного хранения». На практике это означает количество коллекций семян, хранящихся в банках семян. Теоретически консервация большего количества особей или семян *ex situ* должна способствовать сохранению генетического разнообразия. Однако банки семян не всегда обеспечивают достаточную защиту генетического разнообразия, поскольку в них часто представлено потомство только одной популяции или нескольких особей вида [Maunder et al., 2001; Beckman et al., 2019]. По существу, названный индикатор КБР относительно слабо связан с сохранением генетического разнообразия видов, а более тесно – с сохранением видового разнообразия. Улучшением данного индикатора могло бы стать включение в него пункта, указывающего, что коллекции должны быть генетически репрезентативными (т.е. отобранными по географическому ареалу, например, не менее 5 популяций), устойчивыми (т.е. иметь достаточно большие выборки, например, семена от >50 растений на популяцию) и тиражируемыми (т.е. сохраняться в нескольких местах) [Hoban, 2019]. Приходится констатировать, что методы и технология создания системы популяционных коллекций *ex situ* эколого-генетически и экономически еще не обоснованы [Санников и др., 2015].

Наряду с традиционными способами сохранения *ex situ* ЛГР – живыми коллекциями и банками семян – все большее значение в России приобретает использование для этих целей современных биотехнологических приемов создания и хранения культур изолированных тканей и органов. Технология *in vitro* – культивирование органов и тканей растений на искусственной питательной среде в аксенической культуре – решает две задачи: размножение определенных генотипов для получения посадочного материала (подробнее см. раздел 5.2.1) и сохранение *ex situ* коллекций ценных генотипов.

Основной метод, используемый при хранении большинства таксонов *in vitro*, – это активация уже существующих в растениях пазушных меристем. По мнению большинства исследователей, он считается наиболее надежным с точки зрения генетической стабильности размножаемых форм. Установлены важнейшие факторы, влияющие на длительность сохранения образцов в условиях *in vitro*: особая функция принадлежит осмотикам, ретардантам и физическим факторам культивирования – температуре и освещенности [Молканова и др., 2016].

Сохранение коллекции ценных генотипов в условиях *in vitro*⁶⁴ имеет несколько преимуществ: а) за счет использования вегетативного размножения хранится точная копия генотипа исходного растения; б) доступно быстрое размножение хранящегося материала; в) растительный материал свободен от вредителей и болезней; г) для хранения коллекции требуется немного места; д) до минимума снижены риски воздействия на коллекцию неблагоприятных условий внешней среды.

Коллекции микрорастений, тканей и клеток *in vitro* созданы в ботанических садах, а также в научных организациях различных ведомств. Генетический банк растений *in vitro* в ГБС РАН формировался с 1996 г. и в настоящее время является уникальным и наиболее представительным в России. При этом более 70% видов его коллекции относится к фиторесурсным. Банки *in vitro* других ботанических учреждений России (Центральный сибирский ботанический сад, БИН им. В.Л. Комарова РАН и Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН и др.) не столь велики, однако они взаимно дополняют друг друга. Проводится работа по оптимизации методик клонального микроразмножения и разработке эффективных методов воспроизводства растений из коллекций *in vitro*.

ГБС РАН впервые разработаны методики клонального микроразмножения для многих видов редких и исчезающих растений, а также научные основы формирования и методологические аспекты сохранения редких и ценных видов растений в генетических банках *in vitro*. Коллекция *in vitro* редких и исчезающих видов растений ГБС РАН представлена 82 таксонами, что составляет 17,3% общего числа покрытосеменных растений, занесённых в Красную книгу Российской Федерации. На основе комплексов показателей (частота регенерации, органогенетический индекс, эффективность микроразмножения) и с учётом

⁶⁴ Создание таких банков особенно актуально для тех видов деревьев и кустарников, семена которых не переносят условий продолжительного хранения.

биологических особенностей определены оптимальные экспланты растений для сохранения краснокнижных растений в условиях *in vitro*.

Одна из первых в России коллекций *in vitro* листовенных древесных растений была создана в 1991 г. во ВНИИЛГИСбиотех. Коллекция сформирована с целью сохранения *in vitro* и воспроизводства экономически ценных и уникальных генотипов листовенных пород (в том числе трудноразмножаемых и/или исчезающих видов), проведения методических, прикладных и фундаментальных исследований в области лесной генетики, селекции и биотехнологии. Коллекция уникальна по составу и продолжительности хранения живых образцов (свыше 26 лет). В настоящее время она включает 88 клонов (генотипов), которые представлены гибридами, сортами, видами и разновидностями, относящимися к 18 видам, 3 родам, 2 семействам. В коллекции хранятся экономически ценные и уникальные клоны, гибриды, полиплоиды и сорта берёзы, тополя, осины и ивы, отселектированные в природе или являющиеся продуктом достижения российской селекции: продуктивные диплоидные и триплоидные гибриды тополя белого (*Populus alba*) и тополя сереющего (*P. canescens*), продуктивные и гнилеустойчивые формы осины; формы берёзы повислой и березы пушистой; генотипы берёзы карельской с узорчатой текстурой древесины; декоративные формы берёзы далекарлийской (*Betula pendula f. dalecarlica* (L. f.) C.K. Schneid.), а также быстрорастущие формы различных видов ивы (*Salix spp.*) [Машкина, Табацкая, 2018].

Долговременное поддержание клонов в коллекции ВНИИЛГИСбиотех осуществляется двумя способами: 1) длительными (до полугода) субкультивациями на безгормональной среде; 2) депонированием при пониженных температурах, что удлиняет интервал между пересадками до года. Было показано, что в процессе хранения в условиях *in vitro* (от 1 года до 26 лет) с использованием питательных сред без гормонов и периодического тиражирования микрорастений для получения посадочного материала все клоны сохраняли высокую жизнеспособность, хорошую спонтанную укореняемость микрочеренков (87–100%), нормальный рост и развитие с сохранением ростовых и морфологических особенностей. В ходе длительного культивирования клоны проявляли цитогенетическую стабильность, сохраняя однородную плоидность и миксоплоидную природу материнских деревьев [Машкина и др., 2016; Ржевский и др., 2019; Табацкая, Машкина, 2020]. В институте также проводят исследования по поддержанию коллекций дуба в культуре *in vitro* [Гусева и др., 2018; Гусева, 2020].

Во ВНИИЛГИСбиотех достигнуты определённые успехи в репродукции и сохранении ценных генотипов берёзы карельской на основе коллекций *in vitro* [Корчагин и др., 2023], разработан и запатентован способ хранения микрорастений берёзы в условиях *in vitro* [Машкина и др., 2016]. Изобретение позволяет более года без пересадки хранить различные ценные генотипы берёзы без потери регенерационного потенциала и жизнеспособности. Исследование влияния условий долгосрочного хранения *in vitro* (более 27 лет) на последующее поведение растений *B. pubescens* и *B. pendula* var. *carelica* показало, что оба режима обеспечивают высокие показатели мультипликации и ризогенеза, а также отсутствие признаков соматклональной изменчивости [Машкина и др., 2019б].

Коллекция *in vitro* ВНИИЛГИСбиотех ежегодно пополняется новыми генотипами с расширением видового состава. Например, в 2020–2022 гг. коллекция была дополнена 18 новыми клонами берёзы и тополя, в том числе устойчивыми к засолению (NaCl и Cd), полученными на основе клеточной и тканевой селекции *in vitro*. Таким образом, коллекция института может использоваться не только для сохранения *ex situ*, но и с целью селекции и выращивания посадочного материала для лесных плантаций.

В ФИБХ РАН создана коллекция асептических культур *in vitro* ценных генотипов осины, берёзы, ивы [Шестибратов и др., 2015]. По результатам исследований получен ряд патентов на способы хранения и криоконсервации растительного материала *in vitro* [Видягина, Шестибратов, 2014, 2015; Филиппов и др., 2016].

Созданы коллекции клонов триплоидной осины и берёзы (СПбНИИЛХ); ясеня, осины, ивы, берёзы, тополя (ИБХ РАН); лиственницы, сосны, ели (ИЛ СО РАН). В Институте леса Карельского научного центра РАН в 2003 г. сформирована коллекция *in vitro* клонов уникальных и редких представителей семейства Betulaceae, имеющих узорчатую текстуру древесины, декоративную форму листовой пластинки или кроны [Ветчинникова и др., 2014; Ветчинникова, Титов, 2022а]. К ним, например, относятся берёза далекарлийская (*Betula pendula* Roth var. *dalecarlica* Schneid. (L.f.)), берёза красностлистая (*B. pendula* Roth, f. *purpurea* (André) Schneid), ольха мелкорезная (*Alnus incana* f. *angustissima* Holmberg et Nylander) и др. Основную часть коллекции (85%) составляет берёза карельская, которая представлена более чем 100 генотипами разного географического происхождения – из России, Беларуси, Финляндии, Швеции, Дании, – что отражает генофонд основных частей ограниченного и фрагментированного ареала этого таксона. Данная коллекция берёзы карельской является крупнейшей

в мире. Продолжительность хранения клонов в коллекции составляет более 20 лет [Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2022a]. На основе культуры тканей разработана и апробирована биотехнология получения крупномерного посадочного материала с закрытой корневой системой в течение одного вегетационного периода [Ветчинникова, Серебрякова, 2021]. В результате этой работы созданная ранее живая полевая коллекция генотипов берёзы карельской (возраст деревьев – от 15 до 65 лет, общая площадь – около 5 га) дополнена её новыми генотипами, выращенными на основе клонального микроразмножения, в количестве около 500 растений (более 80 генотипов в возрасте от 1 до 15 лет и старше).

В научно-технологическую инфраструктуру Российской Федерации включены три из перечисленных выше коллекций: коллекция *in vitro* клонов ценных генотипов лиственных древесных растений⁶⁵, коллекция *in vitro* клонов редких растений семейства Betulaceae⁶⁶, коллекция генотипов берёзы карельской⁶⁷.

В Сибирском институте физиологии и биохимии растений СО РАН создан Банк семян редких растений Байкальской Сибири, в котором хранятся каллусы лесных древесных растений (*Picea glauca*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica*, *Populus × berolinensis*).

Организация коллекций ценных генотипов и клонов *in vitro* не только способствует развитию исследований по сохранению биоразнообразия растений и созданию клоновых плантаций, но и является хорошей основой для изучения многих фундаментальных проблем лесной генетики (с использованием в зависимости от задач исследования генотипический однородного или, наоборот, разнородного растительного материала), а также проведения селекционно-генетических работ. Технологии *in vitro* часто используются с целью получения необходимого опытного материала (каллуса, протопластов и т.п.) для научных исследований, а также являются незаменимым инструментом последних этапов селекционных исследований [Tzafira et al., 1998].

Таким образом, богатейшая биоресурсная база древесных и кустарниковых растений, которой обладает Россия, в сочетании с многолетними усилиями лесных генетиков и селекционеров, специалистов по

⁶⁵ <http://ckp-rf.ru/usu/569228/>

⁶⁶ <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>

⁶⁷ <https://ckp-rf.ru/catalog/usu/3564416/>

интродукции растений позволили сформировать в стране уникальные по своему многообразию коллекции *ex situ* ЛГР. Созданные коллекции активно используются не только для сохранения и экологического просвещения, но и для изучения, интродукции, организации лесного семеноводства и селекционных работ.

4.3. Прикладные аспекты: способы минимизации негативного воздействия на природное разнообразие и естественную динамику генетического разнообразия лесов России

В контексте экологических, природоохранных и эволюционных исследований двумя важными показателями, оценку которых часто проводят в природных популяциях, являются эффективный размер популяции (N_e в поколении или N_b в репродуктивном цикле, т.е. эффективное число производителей) и число взрослых особей популяции (N_c) [Frankham, 1995; Waples, 2002; Waples et al., 2014]. Эффективная численность, или эффективный размер популяции (N_e), – количество особей в популяции, генный вклад которых объясняет наблюдаемую генетическую изменчивость. Согласно классическому определению « N_e – размер гипотетической (виртуальной) популяции, демонстрирующей ту же степень генетического дрейфа и инбридинга, что и рассматриваемая популяция» [Wright, 1931].

Эффективный размер популяции является теоретической концепцией, которая имеет важное практическое значение. В природоохранной биологии N_e важен главным образом потому, что этот индикатор определяет скорость потери генетической изменчивости и увеличения инбридинга в популяции [Hoban et al., 2020]. Для разных видов в зависимости от их популяционно-генетической структуры, системы скрещивания и репродуктивной системы N_e имеет разные пороговые значения. Предполагается, что для поддержания способности популяции адаптироваться к окружающей среде N_e должен быть равен не менее 500 [Jamieson, Allendorf, 2012] или даже 1 000 особей [Frankham et al., 2014]. Это пороговое значение N_e , которое обеспечивает предотвращение генетической эрозии, задано экспертами с большим запасом и применимо к популяциям многих организмов независимо от редкости/обычности вида, размера его особей и особенностей жизненного цикла. Ниже этого порога адаптивное генетическое разнообразие в популяции не может поддерживаться, а случайные колебания вариантов генов могут подавить нормальный уровень естественного отбора. Меньшее значение N_e

приводит к большему инбридингу и потере генетического разнообразия. Более высокий N_e помогает поддерживать больше аллелей и более высокое генетическое разнообразие. Эта взаимосвязь не линейна: чем меньше N_e , тем быстрее утрачивается и сокращается генетическое разнообразие. Особенно быстро это происходит в небольших популяциях. Для видов с аутбридингом, большими и стабильными по размерам популяциями (например, широко распространенных видов хвойных деревьев, имеющих относительно большой полиморфизм последовательностей ДНК), значение N_e может исчисляться сотнями тысяч [Brown et al., 2004].

Эксперты КБР предложили следующий индикатор генетического разнообразия «Доля популяций внутри видов с генетически эффективной численностью популяции >500 особей». Он позволит оценить количество отдельных популяций/метапопуляций⁶⁸ вида, у которых текущий известный или предполагаемый N_e ниже 500, что предопределяет вероятную потерю ими адаптивного потенциала. Согласно КБР, для выявления риска генетической эрозии предложено применять порог $N_e > 500$ к различным популяциям и/или функциональным метапопуляциям. Для видов с непрерывным ареалом границы популяций/метапопуляций вида могут определяться по экорегионам, генетическим данным, семенным районам или другим разграничениям, в зависимости от вида.

Необходимо подчеркнуть, что значение N_e популяции/вида ниже 50 может свидетельствовать об экстремальной ситуации, которая требует немедленных природоохранных действий для предотвращения быстрого и негативного роста инбридинга, снижения адаптационной и репродуктивной способности, а также очень быстрой потери генетического разнообразия популяции/вида. В то же время N_e выше порогового значения не обязательно означает, что природоохранное вмешательство больше не требуется, а N_e ниже порогового значения не означает утраты надежды на восстановление вида [Hoban et al., 2020].

N_e можно оценить несколькими способами: рассчитать на основе демографических данных [Waples et al., 2011; Palstra, Fraser, 2012] или на основе молекулярно-генетических данных [Do et al., 2014; Wang et al., 2016 и др.]. Однако для большинства видов до сих пор нет достаточных генетических данных, позволяющих оценить минимально необходимый (пороговый) эффективный размер популяции для поддержания её долговременной жизнеспособности. Знание относительных величин

⁶⁸ Набор местных популяций, которые обмениваются несколькими мигрантами в каждом поколении.

упомянутых выше трех параметров (N_e , N_b и N_c), выраженных соотношениями N_e/N_c и N_b/N_c , важно для выявления факторов демографических, экологических и генетических рисков, которые могут стать причиной исчезновения популяций/видов в краткосрочной перспективе [Frankham, 1995; Palstra, Ruzzante, 2008]. Проще говоря, популяция с небольшим значением соотношения N_e/N_c потеряет генетическое разнообразие быстрее, чем популяция равного размера с большим значением соотношения N_e/N_c .

В отсутствие знаний об упомянутых параметрах популяций значение N_e конкретной популяции можно приблизительно определить, используя предполагаемый размер N_c , умноженный на 0,1. Такое значение коэффициента (0,1) принято как среднее и/или медианное в научных обзорах из расчёта отношений N_e/N_c для изученных устойчивых популяций животных и растений [Frankham, 1995; Palstra, Ruzzante, 2008] и подразумевает, что при N_c , равном 5 000, в отсутствие других данных, N_e в среднем равно 500. Соотношение N_e/N_c отличается для разных видов, главным образом из-за их демографических особенностей и специфики жизненного цикла [Frankham, 1995; Palstra, Ruzzante, 2008; Palstra, Fraser, 2012; Wang et al., 2016]. И все же, используя соотношение N_e/N_c (например, равное 0,1), в отсутствие надёжных генетических или демографических оценок для большинства видов необходимо придерживаться принципа предосторожности. С увеличением числа работ по генетическому мониторингу соответствующие знания будут накапливаться, методы оценки совершенствоваться [Ryman et al., 2019], и станет возможным получать для каждого вида оценку доли популяций внутри видов с генетически эффективной численностью популяции >500 особей. В дальнейшем, при получении генетических данных и расчетов по многочисленным видам, N_e должен стать надёжной информативной оценкой генетической эрозии популяций/видов.

4.3.1. Поддержание генетического разнообразия и оценка минимальной численности популяций (в случае редких видов и создания лесосеменных плантаций)

В общей системе охраны редких и исчезающих видов важными составляющими являются изучение их ареалов и конкретных местобитаний, а также оценка численности популяций. При этом следует иметь в виду, что понятия «редкий вид» и «исчезающий вид» (или

нуждающийся в охране) не являются синонимами [Стойко, 1992; Амельченко, 2010], поскольку в природе встречаются редкие, но не исчезающие виды и, соответственно, не требующие особой охраны. К тому же вид может быть редким на одной части своего ареала и довольно широко представленным – в другой [Амельченко, 2010; Злобин и др., 2013]. Категории «редкие» и «исчезающие» (или находящиеся в опасном состоянии) виды разведены и в шкале, которая используется для оценки состояния видов и внесения их в красные книги (вставка 6).

Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов составляют две основные группы: естественно редкие виды, потенциально уязвимые в силу своих биологических особенностей (низкая численность, малая площадь ареала, низкий темп воспроизводства популяции), и виды, широко распространенные, но находящиеся под угрозой исчезновения или сокращающиеся в численности и ареале в результате антропогенного воздействия [Стратегия..., 2014].

ВСТАВКА 6. Категории списка объектов Красной книги Российской Федерации

Согласно правилам и порядку ведения Красной книги Российской Федерации⁶⁹ для каждого из объектов, включенных в перечни объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации, определены:

- ✓ категория статуса редкости: 0 – Вероятно исчезнувшие, 1 – Находящиеся под угрозой исчезновения, 2 – Сокращающиеся в численности и/или распространении, 3 – Редкие, 4 – Неопределенные по статусу, 5 – Восстанавливаемые и восстанавливающиеся;
- ✓ категория статуса угрозы исчезновения⁷⁰ объектов животного и растительного мира, характеризующая их состояние в естественной среде обитания: ИП – Исчезнувшие в дикой природе (EW – Extinct in the Wild), ИР – Исчезнувшие в Российской Федерации (RE – Regionally Extinct), КР – Находящиеся под критической угрозой исчезновения (CR – Critically Endangered), И – Исчезающие (EN – Endangered), У – Уязвимые (VU – Vulnerable), БУ – Находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому (NT – Near Threatened), НО – Вызывающие наименьшие опасения (LC – Least Concern), НД – Недостаточно данных (DD – Data Deficient).

На основе указанных выше двух категорий для каждого вида устанавливаются степень и первоочередность принимаемых или планируемых природоохранных мер (природоохранный статус).

⁶⁹ «Об утверждении Перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации» (приказ Минприроды России от 23.05.2023 № 320 и «Порядок ведения Красной книги Российской Федерации» (приказ Минприроды России от 23.05.2016 № 306 с изменениями и дополнениями).

⁷⁰ Соответствует категориям Красного списка МСОП [IUCN, 2012].

Ключевым показателем при определении минимальной численности популяций может выступать величина критической численности, ниже которой их длительное существование становится невозможным. Однако точные данные такого рода в литературе, к сожалению, отсутствуют, а приводимые значения варьируют в широких диапазонах. Как правило, при определении критической численности учитывают не все особи, а только те, которые активно участвуют в процессе воспроизводства и составляют так называемую эффективную численность популяции. Поскольку в популяции часть растений может находиться в пре- или постгенеративной стадии развития, то эффективная численность обычно значительно меньше общей [Ветчинникова, Титов, 2020б].

Серьёзной проблемой выживания популяций редких видов растений является фрагментация их ареалов [Злобин и др., 2013], когда конкретные места нахождения локальных популяций значительно удалены друг от друга, а обмен пыльцой между растениями затруднён или не происходит вообще. Известно, что жизнеспособность пыльцы растений (например, берёзы) резко падает с увеличением времени и дальности её переноса. Наконец, далеко не все семена попадают в места с условиями внешней среды, подходящими для их развития [Ветчинникова, Титов, 2020а].

Прогнозируемым генетическим последствием небольшого размера популяции является снижение её эффективной численности [Gilpin, 2008; Furlan et al., 2012] и, как следствие, – близкородственные скрещивания (инбридинг) и накопление вредных мутаций [Young et al., 1996]. Утрата генетического разнообразия, в свою очередь, может уменьшить устойчивость растений к колебаниям факторов окружающей среды [Nantel et al., 1996], а инбридинг способен привести к снижению индивидуальной жизнеспособности и плодовитости [Pannell, Barrett, 2001; Furlan et al., 2012; Злобин и др., 2013]. Популяция при этом становится все более гомозиготной. С увеличением же гомозиготности даже на 10% общая репродуктивная способность популяции может снизиться на 25% [Сулей, 1983]. К тому же в малых по численности популяциях существует достаточно высокая вероятность случайной утраты редких аллелей, которые в новом поколении могут отсутствовать уже у половины особей [Динамика..., 2004; Падутов и др., 2008].

Однако следует учитывать, что для экспериментального установления величины эффективной численности популяций у лиственных древесных видов существуют объективные ограничения, связанные

с особенностями их биологии. В частности, двойное оплодотворение, характерное для этих видов, и отсутствие гаплоидной ткани в семенах затрудняют изучение системы скрещивания и не позволяют устанавливать аллельные частоты в пулах мужских и женских гамет [Pekkinen et al., 2005]. Поэтому популяционно-генетические работы в этом случае чаще всего ограничиваются только анализом генетического разнообразия и инбридинга.

Как было сказано выше, среди широко распространенных видов рода *Betula* берёза карельская относится к редким растениям в пределах всего ареала (за исключением территории Республики Беларусь). Из-за длительного периода активной эксплуатации к началу XXI в. её ареал приобрел дизъюнктивный характер, а численность популяций уменьшилась почти на 2/3 [Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2021a]. Столь значительное сокращение с большой вероятностью сопровождалось обеднением генофонда берёзы карельской и не могло не сказаться кардинально на уровне генетического разнообразия и генетической структуре её популяций [Ветчинникова и др., 2021].

Наблюдения, которые осуществляются в Карелии с определённой периодичностью на протяжении нескольких десятилетий, указывают на важность сохранения относительно большой численности популяций вида [Ветчинникова, Титов, 2021a]. На примере природной популяции берёзы карельской, расположенной в Медвежьегорском районе Республики Карелии (ботанический заказник «Анисимовщина»), можно с большой долей уверенности говорить о том, что при численности 2–3 тыс. особей популяция существует стабильно на протяжении длительного времени. Можно также допустить, что в условиях слабого влияния конкурентных отношений и численности популяций в 100–500 особей они вполне способны к самовозобновлению, т.е. сохранению в течение нескольких поколений. Однако в случае более сильного влияния конкурентных отношений потребуется существенно бóльшая численность популяции – от 1 тыс. деревьев и более.

Вопрос сохранения генетического разнообразия возникает при создании ЛСП. Согласно отраслевым требованиям на ЛСП-1 должно быть представлено потомство не менее 50 плюсовых деревьев⁷¹. При этом в зависимости от целей селекции, генетических свойств и числа

⁷¹ «Правила создания и выделения объектов лесного семеноводства (лесосеменных плантаций, постоянных лесосеменных участков и подобных объектов». Утверждены приказом Минприроды России от 20.10.2015 № 438.

используемых деревьев, ЛСП разделяют на категории: многокლოновые, с ограниченным числом клонов и одноклоновые (см. раздел 4.3.4).

Для сохранения аллельного разнообразия популяций берёзы, равнозначного природному, необходимо отобрать 500 деревьев из разных локальных популяций [Consensus., 2003]. В Финляндии количество клонов берёзы, например, на ЛСП в крупногабаритных пленочных теплицах, варьирует от 33 до 50, в отдельных случаях насчитывая всего 2 клона [Velling et al., 2002]. В Германии ЛСП берёзы включают не менее 30 деревьев, а в теплицах, как правило, около 100 различных генотипов [Kleinschmit, 2002].

На основе генетических исследований показано, что на ЛСП сосны обыкновенной с небольшим числом клонов (20–50 шт.) не воспроизводится разнообразие природных популяций, значительно повышается уровень самоопыления, нарушается стабильность генетической структуры потомства по годам; следовательно, такие клоновые плантации не выполняют и селекционную функцию по производству семян с улучшенными генетическими свойствами [Шигапов, 1995; Шигапов и др., 2009]. Молекулярно-генетические исследования показали, что для воспроизводства генетического разнообразия сосны обыкновенной на ЛСП достаточно использовать 150 генотипов, чтобы сохранить около 93% общего числа выявленных аллелей [Шигапов, 2005]. Увеличение числа деревьев до 200 приводит к повышению аллельного разнообразия всего на 2 аллеля. В дальнейшем появление одного нового аллельного варианта обнаруживалось только через каждые 50 дополнительных деревьев.

4.3.2. Актуальные задачи и практические рекомендации по сохранению лесных генетических резерватов

Ключевые принципы и методы поиска, выбора, выделения, размещения (в том числе на пространстве ареала вида) и классификации по качеству лесных генетических резерватов (генрезерватов) установлены в России в настоящее время далеко не полно. В частности, не выяснены популяционно-генетические критерии определения их минимальной площади, достаточной для предотвращения инбридинга и эколого-генетической деградации. Не обоснованы минимально необходимые параметры буферной зоны, защищающей генрезерват от иммиграции чуждой пыльцы и семян, а также ключевые демографо-экологические параметры жизнеспособности выделяемых резерватов, от которых зависят

их самовоспроизводство, стабильность, урожайность и качество семенной продукции [Санников и др., 2015]. К числу генетических параметров, определяющих целесообразность и перспективность выделения генрезерватов, следует отнести следующие: 1) минимально достаточную площадь популяции; 2) степень антропогенно-селективной нарушенности её природного генофонда выборочными рубками, т.е. искусственным отбором; 3) степень иммиграции (инфлюкса) в генрезерват чуждой пыльцы (или семян) – обычно от лесных культур неопределённого генетического состава из окружающей генрезерват буферной зоны [Санников и др., 2015]. Научное обоснование значений предложенного набора параметров будет способствовать определению перспективности долговременного использования генрезервата как источника генетически полноценного сертифицированного семенного материала для его размножения на семенных плантациях, создания популяционных лесных культур, селекции и гибридизации. Кроме того, анализ видового спектра созданных в России генрезерватов (см. раздел 4.1) показал, что для части экономически значимых древесных видов они не выделены. Соответственно, возникает необходимость обследования земель лесного фонда и выделения генрезерватов для каждого вида. Кроме того, имеет смысл провести анализ пробелов (Гар-анализ) в целях уточнения достаточности площади созданных генрезерватов для конкретных видов в соответствии с эволюционно сложившимися особенностями организации эколого-генетической структуры их популяций. Учитывая несомненную значимость созданных в России генрезерватов, необходимо провести их натурное обследование с уточнением современного состояния, а также проектирование конкретных мероприятий по сохранению.

Все генрезерваты относятся к особо защитным участкам лесов, на территории которых, согласно ст. 105 Лесного кодекса РФ, запрещены все виды рубок, за исключением санитарных. Санитарные рубки проводят преимущественно для предупреждения распространения и/или ликвидации очагов вредителей и болезней. В большинстве насаждений они не решают задачу омоложения древостоев, значимую для поддержания генрезерватов. Кроме того, при проведении выборочных санитарных рубок происходит изреживание древостоев, которое сопровождается разрастанием живого напочвенного покрова и подлеска, что зачастую исключает естественное лесовосстановление и повышает потенциальную пожарную опасность. Нередко после проведения выборочных санитарных рубок, особенно снижающих относительную

полноту древостоев до критической, начинается деградация оставшейся части деревьев, что определяет необходимость сплошных санитарных рубок. В результате генрезерват прекращает свое существование как таковой.

В настоящее время действующим нормативно-правовым документом по проведению рубок ухода [Приказ... № 534, 2020] недостаточно учитывается специфика различных категорий защитных лесов. Критериями назначения и проведения рубок ухода служат лишь относительная полнота древостоя и степень угнетения главных пород сопутствующими. Необходима разработка на зонально-типологической основе показателей, характеризующих насаждения в конкретном возрасте как оптимальные или близкие к оптимальным с учетом целевого назначения лесов. Другими словами, следует научно обосновать и установить на зонально-типологической основе показатели эталонных насаждений и с учетом их характеристик разработать программу лесовыращивания. В этом случае можно будет объективно говорить о лесоводственной эффективности планируемых мероприятий в защитных лесах в целом и на территории генрезерватов в частности.

Проведение лесоводственных мероприятий на территории генрезерватов не только допустимо, но и необходимо [Махнев, 2010]. Насаждение генрезервата представляет собой живой организм, который может нуждаться в лечении. Кроме того, деревья стареют, в связи с чем возникает необходимость в проведении мероприятий по омоложению насаждения. Исходя из вышеизложенного, для генрезерватов на законодательном уровне должны быть разрешены специализированные рубки ухода за лесом. Периодическое проведение рубок обновления может обеспечить не только хорошее санитарное состояние древостоев генрезерватов, но и их омоложение. Необходима разработка официально утвержденной системы лесоводственных мероприятий в генрезерватах, которая обеспечит постоянно выполнения ими целевых задач без изменения их площади. Система должна быть направлена не только на поддержание состава древостоя, но и на омоложение целевого древостоя путем использования семян (естественное возобновление популяции) данного резервата.

При этом проведение лесоводственных мероприятий должно обеспечивать преемственность поколений древостоев, т.е. сохранять разнообразие генотипов. Омоложение древостоев следует осуществлять за счет естественного лесовосстановления. Поскольку задачей лесных генрезерватов является сохранение генофонда основных

видов-лесообразователей, напрашивается вывод о возможности проведения на их территории мер содействия естественному возобновлению, в частности минерализации почвы. Это обеспечит прорастание семян древесных растений непосредственно на минерализованной поверхности почвы, накопление самосева, подроста и молодняка, формирующихся из семян деревьев, произрастающих на территории генрезервата. Таким образом будет сохранён генофонд конкретной популяции и вида. Из подроста путём равномерного изреживания древостоя можно сформировать второй ярус, а затем и заменить материнский древостой, проведя тем самым омоложение древостоя генрезервата. Если под пологом перестойного древостоя, произрастающего на территории генрезервата, имеется в достаточном количестве жизнеспособный подрост главной породы, минерализация почвы не требуется. Предлагаем в процессе рубок обновления в несколько приемов удалять вначале большие, повреждённые и необратимо угнетённые, а затем наиболее старые деревья. При этом конечной целью рубок обновления генрезервата является замена перестойного материнского древостоя за счёт подроста, выросшего из семян данного древостоя.

Когда на территории генрезервата заменить материнский древостой на более молодой путём равномерного разреживания невозможно, допускается проводить омоложение перестойных древостоев площадковым способом [Приказ... № 534, 2020]. В таксационном выделе, где проводятся рубки обновления, интенсивность изреживания не должна превышать 25% при строгой регламентации по размеру вырубаемых площадей. На них создают лесные культуры посадочным материалом с открытой или закрытой корневой системой. Обязательным условием создания таких лесных культур является использование посадочного материала, выращенного из семян, собранных на территории конкретного генрезервата.

С целью изыскания способов и технологий воспроизводства распадающихся насаждений генрезерватов дуба во ВНИИЛГИСбиотех разработаны Рекомендации по восстановлению генетических резерватов дуба [Фабричный, 2004], предназначенные для использования в свежих нагорных дубравах. Согласно основным положениям этого документа сохранить генофонд генрезерватов дуба можно двумя способами:

- ✓ проведением технологических приёмов ухода за всходами, появляющимися после обильного урожая желудей в генрезервате. Под пологом сомкнутого, не тронутого рубкой насаждения

генрезервата складываются оптимальные условия для прорастания и укоренения желудей: рыхлая подстилка достаточной влажности и температуры, с доступом воздуха. После появления всходов главным фактором, определяющим жизнеспособность самосева дуба, наряду с обеспеченностью влагой и питательными веществами, становится световой режим. Нормальное развитие самосева возможно только при наличии прямого солнечного освещения. Полог насаждения генрезерватов дуба черешчатого любой структуры и сомкнутости оказывает отрицательное воздействие как на сохранность, так и на рост и развитие самосева и подроста. Чем раньше будет убрано материнское насаждение, тем больше сохранится жизнеспособного подроста. Наибольшую опасность для подроста дуба представляют постепенно отрастающая после рубки древостоя поросль и обильно появляющийся самосев сопутствующих деревьев и кустарников. Только при систематическом уходе за подростом можно восстановить дубовое насаждение генрезервата [Петров, Балясный, 2018];

- ✓ созданием «генресурсных» культур потомством большого количества деревьев (не менее 500) из генрезерватов и окружающих насаждений. Этот вариант более надёжен, а по результатам выполняемых мероприятий и трудоёмкости не отличается от технологии активного содействия естественному возобновлению [Кострикин, 2023]. Из созданных культур впоследствии можно формировать постоянные лесосеменные участки, которые будут продуцировать семена с природным генетическим разнообразием. Создание таких культур можно отнести к приёмам непрерывного «динамического» сохранения ЛГР [Тарakanов и др., 2015] при лесозэксплуатации и лесовосстановлении.

На территории генрезерватов необходимо также проводить рубки ухода. Так, в молодняках, формируемых на вырубках после сплошных санитарных рубок, рубки ухода осуществляют во избежание смены пород [Видякин, 2007]. В средневозрастных насаждениях рубки ухода будут способствовать сокращению массы напочвенных горючих материалов, что минимизирует ущерб от возможных лесных пожаров за счёт повышения пожароустойчивости древостоев генрезервата. Рубки ухода при этом проводятся по низовому методу с удалением деревьев IV–V классов роста по Крафту, не участвующих в формировании семян. Рубки ухода по низовому методу, а также возможные беглые низовые

пожары, обеспечивающие сохранение деревьев I–III классов роста по Крафту, участвующих в репродукции и определяющих генетический пул генрезервата, не могут существенно нарушить структуру генофонда [Санников и др., 2015]. При этом особо следует подчеркнуть, что проведение рубок ухода по низовому методу исключит интенсивные низовые лесные пожары и их переход в верховые, что, естественно, будет способствовать сохранению генрезервата.

В связи с тем что основной причиной гибели древостоев лесных генрезерватов являются лесные пожары, повышенное внимание следует уделить противопожарному обустройству территории. Поскольку уборка сухостоя и внелесосечной захламлённости не прописана регламентом, сохраняется высокий риск пожаров. Для его снижения на территории генрезерватов должны быть введены в практику соответствующие лесохозяйственные мероприятия. Уборка захламлённости минимизирует запас напочвенных горючих материалов, что уменьшит интенсивность горения и термического воздействия на растущие деревья в случае возникновения лесного пожара. Кроме того, уборка захламлённости будет способствовать снижению интенсивности распространения, точнее размножения, вторичных вредителей, а следовательно, повышению биологической устойчивости древостоев генрезерватов. Последнее особенно важно в связи с изменением климата.

Территория всех лесных генрезерватов должна быть отмежёвана с установлением границ и нанесением их координат на картографическую основу. Последнее исключит конфликтные ситуации между лесопользователями и контролирующими органами и минимизирует нарушения лесного законодательства при заготовке древесины.

Вокруг каждого генрезервата следует выполнить противопожарное обустройство, т. е. создать систему противопожарных барьеров, способных остановить или, по крайней мере, замедлить продвижение любого вида лесного пожара. Создание такой системы не потребует значительных финансовых затрат, поскольку может быть выполнено в процессе реализации лесоводственных мероприятий. Так, в частности, противопожарные полосы из лиственных пород можно создать рубками ухода, запроектировав в проектах рубок ухода регулирование состава древостоев путем снижения в нем доли хвойных пород. Устройство полос из лиственных пород шириной 300 м в сочетании с минерализованными полосами шириной 1,4 м через каждые 50 м по периметру генрезервата позволит надежно защитить его от низовых и верховых пожаров. В научной и ведомственной литературе

подробно изложены варианты создания противопожарных заслонов в насаждениях различных лесных формаций и типов леса [Залесов и др., 2014; Чижов и др., 2022], поэтому для конкретных генрезерватов можно подобрать оптимальные варианты.

В том случае когда часть выделенных генрезерватов уже утратила свою устойчивость по каким-либо причинам, следует выполнить реабилитационные мероприятия. Так, на участках погибших древостоев необходимо провести сплошные санитарные рубки, а затем создать лесные культуры той древесной породы, по которой был выделен резерват. Посадочный материал для закладки таких лесных культур следует выращивать из семян, собранных на территории сохранившейся части генрезерватов. Кроме того, целесообразно создать запас семян, собранных на всех генрезерватах, как это сделано, например, в Беларуси. Указанный запас семян будет служить основой для восстановления генрезервата в случае его гибели по каким-либо причинам.

Если запаса семян конкретного генрезервата нет, то, в случае гибели древостоя на его территории, он ликвидируется, т.е. подлежит исключению из реестра. Генрезерваты, пройденные лесными пожарами и/или утратившие свое целевое назначение в связи со значительным возрастом и воздействием неблагоприятных факторов природного и антропогенного характера, также должны быть списаны и исключены из учета.

Особо следует подчеркнуть, что при проведении лесоводственных мероприятий на территории генрезерватов необходимо использовать технику и технологии, максимально сохраняющие лесные экосистемы. В частности, рубку деревьев желательно проводить в зимний период при промерзшем грунте и наличии снежного покрова, что обеспечит минимальное повреждение подроста, молодняка, почвы, а также корневых систем, стволов и ветвей деревьев, оставляемых для дальнейшего выращивания. Кроме того, при проведении выборочных санитарных рубок и рубок ухода желательно использовать малогабаритную технику или канатные установки, обеспечивающие подвесную или полуподвесную трелёвку древесины срубленных деревьев.

Считаем, что научная инвентаризация созданных генрезерватов (с привлечением молекулярных методов) и разработка методики проведения лесоводственных мероприятий на территории генрезерватов, при условии выделения необходимого финансирования, позволит сохранить уникальный генофонд древесных растений России для будущих поколений.

4.3.3. Влияние пожаров и лесохозяйственной деятельности на генетическое разнообразие и структуру популяций хвойных видов

Одним из важных результатов воздействия человека на леса и природу в целом являются «генетические эффекты» [Ledig, 1992; Giovannetti, 2003; Алтухов, 2004; Schaberg et al., 2008], которые, в свою очередь, опосредованно влияют на продуктивность и устойчивость природных экосистем и будущих поколений леса [Мамаев и др., 1988; Schaberg et al., 2008]. По некоторым оценкам, современные способы эксплуатации лесов по масштабам разрушений на порядок превышают природные катастрофы [Мамаев и др., 1988; Санников и др., 2012] и, соответственно, существенно изменяют естественную структуру и динамику генофондов. Поэтому в условиях длительного сокращения площади лесов России [Щепаченко и др., 2015], на которую приходится большая часть хвойных лесов Евразии и, следовательно, генофонда хвойных видов, необходимо проводить детальную оценку всех возможных прямых и косвенных долгосрочных генетических последствий лесохозяйственной деятельности: рубок, пожаров, искусственного лесовосстановления, интродукции и др.

Такие исследования с использованием молекулярных методов анализа проводятся за рубежом в эксплуатационных лесах от бореального пояса до тропиков с 1980-х гг. [Cheliak et al., 1988; Ledig, 1992; Savolainen, Kärkkäinen, 1992; Buchert et al., 1997; Rajora et al., 2000; Schaberg et al., 2008; Ratnam et al., 2014]. В России и на постсоветском пространстве они пока немногочисленны [Шигапов и др., 1996; Падутов, 2001; Тараканов и др., 2004; Ивановская и др., 2007, 2019; Ильинов и др., 2010; Ильинов, Раевский, 2018; Тихонова и др., 2021, 2023; Тараканов, Хомутова, 2023]. Однако популяционно-биологические исследования по данной проблеме на основе морфологических признаков в России проводятся давно и успешно, опубликованы теоретические обобщения [Глотов и др., 1983; Семериков, 1986; Мамаев и др., 1988; Авров, 1998, 2001; Исаков, 1999; Видякин, 2007; Видякин, Тараканов, 2009; Тараканов, 2009; Санников и др., 2017; Рогозин, 2013; Горошкевич, 2014; Тараканов и др., 2021]. Эти обобщения служат основой для дальнейшего развития генетико-лесоводственных подходов к совершенствованию практики лесного хозяйства в соответствии с принципами неистощительного и рационального использования лесов.

Из основных антропогенных факторов рубки оказывают наибольшее воздействие на ЛГР. Обзор проведенных работ показывает, что большинство исследователей подтверждают неполное воспроизводство генетического разнообразия в лесах после рубок вследствие фрагментации ареалов, сокращения численности популяций, а также после проведения мероприятий по искусственному восстановлению и селекции [Мамаев и др., 1988; Cheliak et al., 1988; Young et al., 1996; Buchert et al., 1997; Adams et al., 1998; Raja et al., 1998; Rajora et al., 2000; Тараканов и др., 2004; Великов, Потенко, 2006; Политов, 2007; Падутов, 2008; Тараканов, 2009; Ortego et al., 2010; Konnert et al., 2015; Тихонова и др., 2021, 2023].

Наибольшее сокращение аллельного разнообразия изоферментов наблюдается при сплошных широколесосечных рубках [Ledig, 1992; Buchert et al., 1997; Ratnam et al., 2014], особенно если они сопровождаются полным удалением (изъятием) живого напочвенного покрова с подростом, подстилки и верхнего слоя почвы⁷² [Тихонова и др., 2021]. Негативный эффект от сплошных рубок узкими лентами, постепенных выборочных рубок и рубок ухода слабее, однако даже их проведение не гарантирует сохранение редких аллелей в популяциях [Schaberg et al., 2008; Ивановская и др., 2019; Rungis et al., 2019]. По более строгим оценкам, в том числе с использованием методов генетического моделирования, выборочные системы лесозаготовок с коротким циклом рубки, а также рубки ухода, которые нередко проводятся как подневольно-выборочные, в настоящее время представляют наибольшую угрозу для сохранения генетической изменчивости в локусах генов, кодирующих хозяйственно полезные и адаптивные признаки [Мамаев и др., 1988; Cheliak et al., 1988; Рогозин, 2021]. Наименее разрушительны в этой связи сплошные рубки в виде узких лент шириной до 30–50 м [Тихонова и др., 2021]. Проиллюстрируем общие выводы некоторыми примерами: после сплошной или выборочной рубки наблюдается сокращение уровня полиморфизма и общего числа аллелей на 25–33%, уменьшение числа очень редких и нечастых аллелей на 14–90% (в отдельных случаях до 100%) у сосен обыкновенной и веймутовой, елей белой и сибирской, пихт сибирской и Дугласа [Cheliak et al., 1988; Buchert et al., 1997; Rajora et al., 2000; Падутов, 2008; Ratnam et al., 2014; Тихонова и др., 2021]. При этом сокращение числа редких аллелей отмечено при разных вариантах выборочной рубки: после удаления только отстающих в росте деревьев

⁷² Именно такие технологии рубок с середины 1970-х гг. применяли на юге Дальнего Востока и Восточной Сибири России в лесах, сданных в аренду китайским лесозаготовителям.

или только лучших, либо выборки деревьев по возрастам [Schaberg et al., 2008].

В этой связи следует отметить нерешённость вопроса о необходимости сохранения редких аллелей. Приводятся случаи обнаружения большего числа редких аллелей у оставшихся после рубки отстающих в росте или с отклонениями по форме ствола деревьев, которые могут быть носителями вредных мутаций (в гетерозиготном состоянии) [Schaberg et al., 2008] и поэтому не влияют либо отрицательно влияют на приспособленность особей. Однако, на наш взгляд, такое объяснение приемлемо для плантационного лесоводства с коротким оборотом рубки, но не для естественных лесов из-за длительности циклов их воспроизводства и недостатка знаний. Забракованные по форме ствола деревья могут обладать потенциальной устойчивостью к иным условиям произрастания. Это было показано при исследовании роста разных морфологических групп деревьев и их корреляций с климатическими условиями, в результате которого сделан вывод о том, что наследуется не признак кривоствольности, а иная зависимость роста от климата [Тихонова, 2011]. Подтверждена наследуемость корреляций роста сосны обыкновенной с большим числом климатических переменных [Тихонова и др., 2015]. Кроме того, генетическое разнообразие ключевых лесообразующих видов на уровне экосистем может влиять на общую устойчивость и видовое разнообразие сообществ [Whitham et al., 2006], в том числе опосредованно через процессы почвообразования [Тараканов и др., 2004; Наумова и др., 2009]. Последствия утраты лесного генетического разнообразия после рубок по эффектам сопоставимы с воздействием крупных пожаров, насекомых-вредителей или ураганов [Alfaro et al., 2014].

Долгосрочные последствия обеднения генофондов популяций во многом остаются неизвестными и трудно предсказуемыми [Buchert et al., 1997; Nampe, Petit, 2005; Alfaro et al., 2014], особенно учитывая, что деревья живут долго и на разных этапах онтогенеза задействованы различные группы генов [Драгавцев, Малецкий, 2016]. В настоящее время недостаточно исследована связь генотипа и фенотипа долгоживущих видов, в том числе значение редких аллелей [Karhu et al., 1996; Драгавцев, Малецкий, 2016]. Предполагаемый риск искусственного отбора в пользу более частых аллелей в популяциях заключается в нарушении баланса между реализованной приспособленностью к современным условиям роста и потенциальной приспособленностью к изменяющимся условиям среды [Алтухов, 1995, 2004; Авров, 2001; Koskela

et al., 2007; Schaberg et al., 2008; Yakovlev et al., 2010], который поддерживает устойчивость популяции и лесной экосистемы на протяжении длительного времени их существования.

Второе место после рубок по степени влияния на генетическую изменчивость лесов отводится пожарам антропогенного происхождения, число которых в настоящее время составляет до 90% всех пожаров в России [Филипчук и др., 2022]. В ряде работ [Schaberg et al., 2008; Ratnam et al., 2014] отмечается в целом незначительное сокращение (иногда повышение) генетического разнообразия популяций некоторых хвойных видов после низовых пожаров. Влияние пожаров на генофонды популяций в российской части ареала лесообразующих видов исследовано в меньшей степени [Ларионова и др., 2004; Политов, 2007; Тихонова и др., 2021]. В северной подзоне таёжных лесов установлена особенная значимость пожаров для их естественного восстановления [Поздняков, 1986; Чижов и др., 2011] и поддержания генетического разнообразия популяций древесных растений. Ряд хвойных видов, таких как ель чёрная, отличается длительным периодом рассеивания и всхожести семян, что позволяет популяциям таких видов восстанавливаться без значительной утраты генетической изменчивости после пожара [Ratnam et al., 2014]. Для видов лиственницы, произрастающих в зоне вечной мерзлоты, отмечен существенный дефицит гетерозигот в связи с частым воздействием пожаров и восстановлением популяций из небольшого числа генотипов [Ларионова и др., 2004]. То же характерно для некоторых популяций кедрового стланика [Политов, 2007] и одной из популяций сосны обыкновенной, произрастающей на высоте 1400–1600 м над ур. моря в Западном Саяне после сильного пожара [Экерт и др., 2014a].

Показано, что в зависимости от сочетания факторов (рубки и пожар) наблюдаются разные изменения в мелкомасштабной пространственной генетической структуре популяций и в эффективном потоке генов у некоторых хвойных видов [Schaberg et al., 2008]. Отмечено также влияние природно-климатических условий района исследования: в южной тайге и лесостепи эффекты от воздействия названных выше двух факторов на генетическое разнообразие популяций сосны обыкновенной могут быть противоположными [Тихонова и др., 2021]. В частности, установлено существенное сокращение числа аллелей изоферментных локусов после рубок средней и высокой интенсивности без пожара, но отсутствие сокращения (и даже небольшое увеличение) относительно контроля в случае, когда низовой пожар, прошедший за 5–10 лет до

рубки, стимулировал активное естественное возобновление сосны. Исследователи также отмечают, что в лесостепи основным источником возобновления сосняков является самосев, появившийся в период между пожаром и рубкой [Иштутин и др., 2006]. Однако, если бы участок выгорел после рубки, то эффект от совместного влияния двух факторов на генетическое разнообразие молодого поколения популяции был бы негативным. Отчасти это подтверждают факты неудовлетворительного возобновления лесостепных боров при таком сочетании событий и на крупных вырубках после сильного пожара [Фуряев, 1996; Иштутин и др., 2006; Санников и др., 2012], а также после выборочных рубок насаждений, позже пройденных низовым пожаром, с последующей заменой подроста сосны на берёзу порослевого происхождения [Семенякин, Тихонова, 2024].

Наиболее противоречивые оценки «генетических эффектов» дают исследователи относительно влияния искусственного восстановления лесов (создания лесных культур, лесосеменных плантаций и др.). Такие новые насаждения иногда по уровню генетической изменчивости превышают естественные «субпопуляции» [Ильинов и др., 2010; Ratnam et al., 2014; Криворотова, Шейкина, 2014; Ильинов, Раевский, 2018; Rungis et al., 2019; Тараканов, Хомутова, 2023]. По мнению большинства авторов, причины расхождений в оценках следует искать в различиях между объектами исследования (биологическими и экологическими особенностями видов и истории формирования генофондов разных видов и их популяций); в различиях в размерах популяций, площади вырубок и их геометрической форме (квадрат – узкий прямоугольник), размерах окружающей место рубки малонарушенной территории; в возможном неучтенном воздействии пожаров до и после рубки; в наличии факторов, препятствующих либо способствующих восстановлению лесов; в применяемых технологиях лесовосстановления или методике исследования. Отсутствие статистически достоверных различий по уровню генетического разнообразия между природными популяциями и лесосеменными плантациями можно объяснить не только высоким генотипическим разнообразием выборки деревьев на ЛСП, отобранных с территорий (лесосеменных районов), включающих несколько популяций, но и недостаточностью обычно используемой выборки применительно к высокоизменчивым маркерам ДНК [Тихонова и др., 2023]. Причиной выявления меньшего генетического разнообразия в природных популяциях по сравнению с культурами могут также стать методические ошибки [Семериков

и др., 1998]. Например, следует обратить внимание на то, что в работе [El-Kassaby, Ritland, 1996] не совсем корректно было сделано сравнение при отборе выборок для контроля. В частности, материал для создания клоновых культур был собран в двух природных популяциях, выборки для контроля отобрали там же, но отдельно в каждой из популяций, поэтому в выборках клонов получилось на 2 аллеля больше, чем в каждой из природных популяций, откуда они были взяты (географический фактор и/или дело случая). В других вариантах испытательных культур были использованы выборки из иных популяций в смеси с первыми, таким образом и в них получилось превышение опыта над контролем – отдельной популяцией.

Возможно незначительное влияние хозяйственной деятельности человека на генетическое разнообразие популяций древесных видов в тех случаях, когда используют методы содействия естественному возобновлению: оставляют достаточное число семенных деревьев; осуществляют посев семян из местной популяции, собранных со срубленных деревьев; рубку в годы высокого урожая семян [Авров, 2001; Санников и др., 2012; Видякин, 2014; Тараканов и др., 2014а]; сплошную рубку небольшой площади с шириной лесосек 30 м [Тихонова и др., 2021]; искусственное лесовосстановление [Ильинов и др., 2010]. Следует также признать, что лесные культуры, лесные селекционно-семеноводческие объекты, бесспорно, способствуют сохранению и увеличению генофондов популяций видов в генетически обеднённых, небольших по площади лесных массивах, особенно в лесах, произрастающих изолированно за пределами лесной зоны.

Учитывая важность выбора методов исследования, подчеркнем, что генетический мониторинг – первое необходимое условие оценки влияния использования лесов на состояние генофондов популяций основных лесообразующих хвойных видов. Методы его проведения во многом определяют результат оценки. Однако, как отмечают многие исследователи, конкретные методические рекомендации по ведению мониторинга отсутствуют [Fussi et al., 2016]. Наиболее детальные рекомендации приводятся в работе [Ratnam et al., 2014]. Ряд авторов [Fady et al., 2016; Санников и др., 2017] предлагают использовать эволюционный подход не только к генетическому мониторингу [Мамаев и др., 1988; Авров, 2001], но и к оценке сохранения генофондов популяций и объектов лесовосстановления, что особенно актуально в связи с изменением климата и усыханием хвойных лесов. Ввиду нарушения структуры лесов России [Шутов, 2006], разной истории их лесовосстановления

в недавнем и более далёком прошлом, в регионах предлагается включать в анализ не менее двух (местный и региональный) видов контроля [Тихонова и др., 2021].

Как показывают результаты исследования популяций сосны обыкновенной на основе изоферментных и ядерных микросателлитных локусов, объемы выборок для генетического мониторинга необходимо привести в соответствие уровню изменчивости выбранных маркеров [Тихонова и др., 2023]. Наиболее информативны для этой цели показатели аллельного разнообразия изоферментных локусов nSSR и RAPD, особенно по числу редких аллелей [Rajora et al., 2000; Schaberg et al., 2008]. Такие показатели, как H_o , H_E и F , для генетического мониторинга малоинформативны [Buchert et al., 1997; Rajora et al., 2000]. Важно также учитывать площадь популяции и нарушенного участка, основные характеристики насаждения, следы повреждений вредителями или пожарами. Для получения более строгих оценок и уточнения правил рубок на популяционно-генетической основе, на наш взгляд, необходима организация серии запланированных эколого-географических экспериментов, чтобы в качестве местного контроля был выбран тот же участок до рубки (пожара), с последующим генетическим мониторингом с периодичностью 10–20 лет в нескольких поколениях. Большое значение имеют также различия между используемыми генетическими маркерами.

При этом получение знаний о пространственной популяционной структуре и определение размеров и границ между популяциями хвойных видов – отдельная трудоёмкая, предвещающая генетический мониторинг задача. В настоящее время отсутствие таких знаний – основная проблема для внедрения разработок лесной популяционной биологии в практику лесного хозяйства [Семериков, 1986; Мамаев и др., 1988; Видякин, 2007, 2014; Тихонова и др., 2014; Ветрова и др., 2016; Зацепина и др., 2016; Санников и др., 2017; Тараканов и др., 2021], решение которой осложняется не только большой площадью, но и значительной нарушенностью лесов. О том, насколько это важно, свидетельствуют данные о прямой связи величины генетической изменчивости с размером и сложностью пространственной структуры популяции [Ellstrand, Elam, 1993; Гончаренко и др., 1993; Санников и др., 2012; Тихонова и др., 2023]. Таким образом, многие исследования, проведённые в популяциях хвойных видов, подверженных антропогенному воздействию, свидетельствуют о важности рассматриваемой проблемы для сохранения продуктивности и устойчивости лесов, выполнения ими экологических

функций, а также о нерешённости многих связанных с ней фундаментальных и прикладных вопросов, в том числе и отсутствия методики генетического мониторинга популяций.

4.3.4. Сохранение генетического разнообразия при решении задач лесной селекции

Естественные популяции лесообразующих видов обладают огромным генетическим потенциалом, позволяющим им и образуемым ими лесным фитоценозам в целом благополучно существовать на протяжении длительного времени. Сохранение этого уникального потенциала особенно актуально для России, в которой естественные высокополиморфные леса занимают значительную площадь и в меньшей степени в сравнении с европейскими странами затронуты антропогенным воздействием [Брайант и др., 1997].

Задача сохранения генетической изменчивости популяций древесных растений при искусственном отборе возникла вместе с зарождением лесной селекции [Ромедер, Шенбах, 1962]. Необходимость её сохранения обусловлена тремя причинами:

- ✓ интуитивно понятными и частично доказанными представлениями о зависимости устойчивости популяций от уровня их генетической изменчивости [Селекция лесных пород, 1982; Алтухов и др., 2004; Ковалевич и др., 2022], которую важно рассматривать также в рамках концепции сохранения оптимума уровня индивидуальной и популяционной генетической изменчивости [Алтухов, 2003];
- ✓ снижением уровня генетической изменчивости и жизнеспособности (приспособленности) организмов при близкородственном скрещивании для перекрёстноопыляющихся видов, к которым относится большинство лесных древесных видов [Eriksson et al., 2006];
- ✓ снижением генетической изменчивости и, как следствие, эффективности внутрилинейного отбора при самоопылении [Йогансен, 1935].

Первым способом, предложенным генетиками и селекционерами для решения поставленной задачи, было увеличение числа генотипов/клонов на ЛСП до некоего «оптимального» уровня. Согласно первоначальным рекомендациям было рекомендовано при закладке использовать не менее 25 клонов на каждую ЛСП [Основные положения..., 1976]. Впоследствии этот порог был увеличен до 50 клонов [Отраслевой

стандарт, 1996; Указания..., 2000]. Не вникая в обоснование этой величины, которое ссылается на темпы потери редких аллелей, гетерозиготность и увеличение коэффициента инбридинга в зависимости от эффективной численности популяции [Сулей, 1983], отметим, что такая полумера снижает остроту проблем, но полностью их не решает. Во-первых, эффективность направленного отбора положительно связана с его интенсивностью; во-вторых, отбор неизбежно сопровождается потерей генетической изменчивости; в-третьих, генетическая изменчивость оценивается не только гетерозиготностью, но и другими параметрами, в том числе аллельным разнообразием, которое даже более чувствительно к снижению эффективной численности, чем гетерозиготность [Шейкина, 2022; Тихонова и др., 2023]. Поэтому следует искать более обоснованные решения.

Кратко перечислим возможные подходы к сохранению генетического разнообразия при решении задач лесной селекции, которые наиболее приемлемы для России:

1. Применение группового или популяционного отбора в селекции древесных растений. В этом случае, в отличие от индивидуальной селекции, в качестве единицы отбора выступает не выдающееся дерево (генотип), а достаточно представительная совокупность деревьев (генотипов) – климатип, плюсовое насаждение, отобранное насаждение, ПЛСУ [Семериков и др., 1998]. Недостатком этого подхода может быть меньший селекционный и генетический эффекты. Преимущество заключается в возможности сохранения генетической изменчивости и, как следствие, в большей устойчивости формируемых сортов-популяций [Тараканов и др., 2001].

2. Ориентация селекционеров на выведение сортов, максимально адаптированных к будущим условиям произрастания насаждений с учётом изменения климата. Применение этого подхода подразумевает не только отбор на основе местных популяций и использование выведенных сортов в границах этих естественных популяций (лесорастительных условий), но и использование лесного посадочного материала из районов, чьи современные климатические условия соответствуют будущим условиям произрастания новых насаждений. Конечно, при использовании местного материала ниже вероятность, что нарушение изоляции сорта от исходной естественной популяции (что должно быть исключено – см. ниже пункт 4) окажет отрицательное влияние на устойчивость последней, чем в аналогичной ситуации с интродуцированным сортом. В этой связи крайне важно иметь данные об адаптивной

пространственной генетико-популяционной структуре лесообразующих видов, которая должна быть известна и максимально точно отражена в лесосеменном районировании.

3. Выращивание сортовых саженцев в смеси с генетически гетерогенным материалом из местных насаждений, что может повысить генетическую изменчивость и устойчивость лесных культур [Richter, 1946; Милютин, 1997]. Этот метод подойдёт для выращивания относительно густых насаждений, в которых дички будут играть роль подгона быстрорастущих сортовых деревьев, обеспечивая их лучшую очищаемость и полндревесность.

4. Выделение генетически обеднённых сортовых лесов в отдельную категорию, предназначенную для ускоренного получения нужной человеку продукции и генетически максимально изолированную от категории естественных высокополиморфных лесов [Семериков и др., 1998; Горошкевич, Крутовский, 2017]. При таком подходе сорта лесообразующих видов уподобляются сортам сельскохозяйственных растений. В этом случае численность клонов на ЛСП не будет иметь принципиального значения, а сниженная устойчивость сортовых лесов будет компенсироваться соответствующими мероприятиями по уходу за ЛСП. Принципиально важно, чтобы создание сортов не снизило устойчивость естественных популяций того же вида и лесного покрова страны в целом. В этой связи площадь селекционно улучшенных, но генетически обеднённых лесов должна быть оптимально ограничена и изолирована от естественных популяций конкретного вида. Полагаем, что моделирование оптимальной пространственной структуры размещения сортовых насаждений на пространстве ареала вида с учётом оптимума уровня индивидуальной и пространственной структуры популяционной генетической изменчивости является наилучшим подходом к сохранению генетической изменчивости естественных популяций.

В заключение отметим, что, несмотря на значительный прогресс в методах оценки генетического разнообразия в последние десятилетия, научное сообщество всё ещё находится на стадии представлений о генетической структуре популяции как о «мешке с генотипами». До сих пор недостаточно изучены закономерности распределения генотипов и их родственных группировок (семей, демов) в пространстве популяций, динамика генетической структуры популяций в ходе развития насаждений и в целом лесообразовательного процесса, не ясны также механизмы и степень эволюционной «подогнанности» генетических

характеристик популяций разных видов, длительное время сосуществующих в естественных биоценозах, и многое другое [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Красилов, 1976; Пианка, 1981]. Тем не менее это не мешает осознать, насколько сильно выведение сортов и методы создания сортовых культур могут повлиять на эволюционно сложившиеся особенности организации эколого-генетической структуры популяций лесообразующих видов естественных лесов.

Глава 5.

ОБОРОТ И ПРОИЗВОДСТВО ЛЕСНОГО РЕПРОДУКТИВНОГО МАТЕРИАЛА, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ

Каждый этап производства лесного репродуктивного материала (ЛРМ), от сбора семян до производства сеянцев и саженцев древесных и кустарниковых пород в питомнике, оказывает влияние на генетическое разнообразие будущих насаждений. При массовом производстве ЛРМ необходимо обращать внимание на такие этапы, как сбор, обработка и хранение семян, а также условия и технологии операций в питомнике, которые могут благоприятствовать одним генотипам и снижать частоту других. Произвольная или непроизвольная сортировка семян, сеянцев и саженцев может привести к направленному отбору ЛРМ [Ivetić et al., 2016].

Совершенствование существующих стратегий сбора может способствовать увеличению генетического разнообразия в партиях семян. Такими стратегиями могут быть: сбор семян с деревьев разного возраста, смешивание семян, собранных в разные годы, семян различных классов качества перед посевом. Что касается производства саженцев, то выбраковка низкорослых растений оказывает наибольшее влияние на снижение генетического разнообразия посадочного материала. В этом контексте посев семян вместо использования саженцев снижает риски потери генетического разнообразия, которые связаны с направленным отбором при обработке семян и в дальнейшем с производством саженцев.

5.1. Тенденции в производстве и спросе на лесной репродуктивный материал

Для повышения эффективности лесного семеноводства в России осуществляются: лесосеменное районирование; создание и выделение объектов лесного селекционного семеноводства (см. главу 6); формирование федерального и страховых фондов семян лесных растений; семенной контроль в отношении семян лесных растений (оценка качества и всхожести семян); другие регламентированные мероприятия по

производству, заготовке, обработке, хранению, реализации, транспортировке и использованию семян лесных растений. В отношении семян лесных растений органами государственной власти страны осуществляется контроль в области семеноводства при проведении федерального государственного лесного надзора (лесной охраны).

В лесном хозяйстве Российской Федерации семена лесных растений в зависимости от наследственных свойств подразделяют на категории: сортовые, улучшенные и нормальные. Нормальными называют семена, заготовленные на постоянных лесосеменных участках (ПЛСУ), временных лесосеменных участках (ВЛСУ)⁷³, а также с нормальных деревьев в насаждениях (в том числе на лесосеках) нормальной селекционной категории. Улучшенные – это семена, получаемые на лесосеменных объектах, созданных или выделенных на основе отбора по фенотипу, но не испытанных по потомству, в том числе: на лесосеменных плантациях (ЛСП); ЛСП повышенной генетической ценности; ЛСП-1 (клоновых и семейственных), а также на ПЛСУ, сформированных в культурах, созданных из семян, заготовленных в плюсовых насаждениях. Сортовые семена получают на объектах, прошедших генетическую оценку по потомству, выделенных в качестве сортов-популяций, сортов-гибридов и включенных в Государственный реестр охраняемых селекционных достижений, в том числе: на ЛСП-2, созданных с использованием вегетативных потомств элитных деревьев; на ЛСП-1, ПЛСУ и в иных насаждениях, генетическая ценность которых подтверждена результатами испытания их семенных потомств.

Посадочный материал лесных растений (саженцы, сеянцы) выращивают на лесных участках, предоставляемых уполномоченными федеральными органами исполнительной власти в постоянное (бессрочное) пользование государственным и муниципальным учреждениям, другим лицам – в аренду.

За организацию и контроль работ по лесному семеноводству отвечает Рослесхоз. Для концентрации работ в области лесного семеноводства и получения посадочного материала с улучшенными свойствами в России создана сеть лесных селекционно-семеноводческих центров (ЛССЦ). Каждый из селекционно-семеноводческих центров представляет собой современный селекционно-семеноводческий комплекс,

⁷³ В урожайные годы в районах интенсивных рубок для заготовки семян используют временные лесосеменные участки, которые отводят в спелых и приспевающих насаждениях нормальной селекционной категории и специально подготавливают для заготовки семян. Рубку ВЛСУ совмещают с оптимальными сроками заготовки шишек, плодов и семян.

включающий весь цикл работ, связанных с заготовкой, хранением улучшенных семян и выращиванием селекционного посадочного материала. Центры оснащены современными технологическими линиями для переработки лесосеменного сырья и семян, в них представлен весь цикл подготовки посадочного материала – от сушки шишек до закаливания семян. Помимо производства посадочного материала с закрытой корневой системой из семян с улучшенными наследственными свойствами, в функции ЛССЦ входит выполнение комплекса работ по созданию объектов лесного семеноводства, включая ЛСП для производства семян с улучшенными наследственными свойствами; хранение и переработку лесосеменного сырья, поступающего с пунктов сбора в зоне деятельности; производство и хранение лесных семян; реализацию партий семян для нужд воспроизводства лесов в регионе; поставку семян в федеральный фонд.

В соответствии с государственной программой «Развитие лесного хозяйства на 2012–2020 годы»⁷⁴ в России для производства в теплицах посадочного материала с закрытой корневой системой (ЗКС) с ценными наследственными свойствами были созданы шесть ЛССЦ: в Республике Татарстан, Алтайском крае, Костромской, Архангельской, Воронежской, Ленинградской областях. Крупнейшим является ЛССЦ в Республике Татарстан. Производственная мощность этого центра составляет 2 т семян хвойных пород, 12 млн шт. посадочного материала с ЗКС, в том числе: 4 млн шт. сосны обыкновенной, 4 млн шт. ели европейской, 2 млн шт. лиственницы сибирской, 2 млн шт. декоративных древесно-кустарниковых пород. Центр имеет 4 теплицы и 13 полей доращивания посадочного материала, в том числе 8 с автоматизированным затенением. Сейчас комплекс полностью обеспечивает потребность республики в воспроизводстве лесных ресурсов.

Внедрение технологий производства посадочного материала с ЗКС позволяет не только существенно уменьшить сроки выращивания и обеспечить его высокую приживаемость и всхожесть, но и повысить рентабельность использования такого посадочного материала и эффективность продуцирующих площадей. Так, по традиционным методикам, применяемым в лесном хозяйстве, норма посадки семян и саженцев на 1 га лесокультурной площади составляет 4 000–5 000 шт., а внедряемая технология использования посадочного материала с ЗКС предполагает посадку 2 000 семян на 1 га. В базисных лесных питомниках,

⁷⁴ <https://www.gosprog.ru/gp-razvitie-lesnogo-hozyaystva/>

ориентированных на выращивание посадочного материала в открытом грунте, с 1 га продуцирующей площади, в зависимости от породы, можно получить от 650 тыс. до 1,7 млн шт. посадочного материала. Новые технологии в ЛССЦ позволяют на 1 га площади (4 теплицы по 0,25 га каждая) производить 12 млн шт. посадочного материала с ЗКС за счет внедрения системы ротаций, т.е. более эффективно использовать продуцирующую площадь.

5.1.1. Формирование фондов семян и организация процесса их заготовки

Федеральный фонд семян лесных растений – объект стратегического значения, элемент экологической безопасности Российской Федерации. Создание федерального фонда лесных семян предусмотрено Федеральным законом «О семеноводстве»⁷⁵ в целях гарантированного воспроизводства лесов в любом регионе страны в случаях стихийных бедствий или катастроф, а также для обеспечения воспроизводства лесов в регионах с ограниченными возможностями для заготовки семян. Фонд формируется в соответствии с постановлением Правительства Российской Федерации «О формировании и использовании федерального фонда семян лесных растений» и Инструкцией по формированию и хранению федерального фонда семян лесных растений⁷⁶ по основным лесообразующим породам: ели, лиственнице, сосне обыкновенной и кедровой. В фонде представлены семена из всех лесосеменных районов страны, в которых осуществляется их заготовка. Федеральный фонд семян лесных растений является федеральной собственностью.

Формирование и хранение федерального фонда осуществляется Рослесхозом за счет и в пределах средств, выделяемых из федерального бюджета на ведение лесного хозяйства. Функции по формированию и хранению федерального фонда семян лесных растений, в числе прочих работ, выполняет Рослесхоззащита. В здании этого учреждения создано современное хранилище семян федерального фонда. Оно рассчитано на хранение 25 т семян основных лесообразующих пород – сосны, ели, лиственницы – в течение 30 лет без потери посевных качеств. Для этого

⁷⁵ Федеральный закон от 17.12.1997 № 149-ФЗ «О семеноводстве» (с изменениями от 03.07.2016).

⁷⁶ Постановление Правительства Российской Федерации от 03.10.1998 № 1151 «Об утверждении Положения о формировании и использовании федерального фонда семян лесных растений» (с изменениями на 27.04.2016) и приказ Рослесхоза от 08.04.2013 № 100 «Об утверждении Инструкции по формированию и хранению федерального фонда семян лесных растений» (ред. от 28.09.2017).

в хранилище с использованием кондиционеров и автоматики поддерживаются постоянная температура -18°C и влажность воздуха 70%. Ведется ежедневный контроль за температурным режимом и относительной влажностью воздуха.

Для целей формирования фонда закупаются семена лесных растений, имеющие сертификаты, удостоверяющие их качество, при этом посевные качества семян должны соответствовать первому классу, согласно действующим нормативам «семена должны быть заготовлены в текущем или прошлом году, переработка лесосеменного сырья и семян должна быть произведена в соответствии с требованиями нормативных документов в области лесного семеноводства, семена не должны быть повреждены вредителями и иметь патогенной микрофлоры».

Каждая партия семян до закладки на хранение подвергается сепарации (очистке от посторонних примесей, удалению пустых семян), а также подсушке до оптимальной влажности. Семена сосны, ели, лиственницы, прошедшие все этапы сепарации, подсушиваются до влажности 5%, семена сосны кедровой сибирской и сосны кедровой корейской – до 7%. Семена хранятся в герметичной упаковке. Ведется проверка семян на всхожесть.

Рослесозащита в электронном виде ведет базу данных о количестве поступивших, хранящихся, отпущенных (по решению Рослесхоза для нужд субъектов Российской Федерации) семян федерального фонда, в базу заносится информация о происхождении и посевных качествах коллекционных образцов⁷⁷. На 01.12.2023 г. в федеральном фонде хранилось 16,9 т семян основных лесообразующих пород, из них 10,8 т семян сосны, 5,4 т ели, 0,7 т лиственницы.

Семена федерального фонда всегда сопровождаются документом, удостоверяющим их посевные качества. Всего с 2007 г. фондом передано более 11,7 т семян. Эти семена использованы для лесовосстановления в 20 субъектах Российской Федерации.

С 2013 г., согласно Лесному кодексу РФ, полномочия по организации лесного семеноводства и обеспечения воспроизводства лесов переданы

⁷⁷ Коллекционный образец семян лесных растений, являющийся единицей хранения в федеральном фонде, получают из партии семян лесных растений, закупленной для целей формирования фонда, путем ее очистки от посторонних включений, подсушки до оптимальной влажности и герметичной упаковки. Для контроля качества семян коллекционного образца из партии семян также отбирают контрольные образцы. Контрольный образец хранят в тех же условиях, что и соответствующий коллекционный образец семян, в отдельной упаковке. Семена, находящиеся в контрольных образцах, в соответствии с установленными сроками оцениваются на посевные качества. Каждый коллекционный образец имеет паспорт с уникальным номером, данные которого переносятся на этикетку тары для хранения семян.

субъектам РФ, которые могут осуществлять заготовку (приобретение) семян лесных растений, т.е. формировать страховые фонды семян лесных растений. Страховые фонды создают согласно Федеральному закону от 17.12.1997 № 149-ФЗ «О семеноводстве» (с изменениями от 03.07.2016). Разработан Порядок формирования и использования страховых фондов семян лесных растений⁷⁸, который реализует специально уполномоченный федеральный орган управления лесным хозяйством субъекта Российской Федерации.

Страховые фонды семян создают в субъектах РФ, и они предназначены для хранения запасов семян лесных растений в целях обеспечения воспроизводства лесов и лесоразведения на территории соответствующих субъектов в случае неурожая семян лесных растений. Формирование страховых фондов осуществляется путём заготовки (закупки) нормальных или улучшенных семян лесных растений. Семена, заготавливаемые (закупаемые) для страховых фондов, проверяют на посевные качества. В соответствии с национальными стандартами в сфере лесного семеноводства семена должны удовлетворять требованиям первого класса качества. В настоящее время в страховых фондах семян лесных растений субъектов РФ находится 0,5–10 т семян.

Независимо от места хранения, семена, относящиеся к федеральному и страховым фондам, содержатся и учитываются отдельно от общего объёма заготовленных и хранящихся семян.

5.1.2. Процесс сертификации лесного репродуктивного материала

Главными задачами сертификации репродуктивного материала лесных растений являются: защита интересов государства и потребителя от недобросовестного производителя и продавца семян; подтверждение соответствия сортовых и посевных (посадочных) качеств семян требованиям государственных и отраслевых стандартов; осуществление инспекционного контроля; оказание содействия потребителям в компетентном выборе семян с высокими сортовыми и посевными качествами. В Российской Федерации утвержден Порядок проведения сертификации семян сельскохозяйственных и лесных растений⁷⁹.

⁷⁸ Приказ Рослесхоза от 19.02.2015 № 58 «Об утверждении Порядка формирования и использования страховых фондов семян лесных растений»

⁷⁹ Приказ Министерства сельского хозяйства и продовольствия от 08.12.1999 № 859 «Об утверждении Положения о порядке проведения сертификации семян сельскохозяйственных и лесных растений»

Выдача сертификатов, удостоверяющих сортовые и посевные качества семян, осуществляется аккредитованными отборщиками партий семян на лесосеменных станциях. Объектом сертификации являются партии семян, предназначенные для реализации или поставок в федеральный или региональные страховые фонды. Сертификация семян проводится по показателям, удостоверяющим их сортовые и посевные качества, в соответствии с действующей нормативной документацией. Сертификат выдаётся на партию семян вида лесных растений⁸⁰.

Процесс сертификации семян лесных растений включает: подачу заявки на проведение сертификации; контроль за соблюдением стандартов и другой нормативной документации при упаковке и маркировке семян; отбор проб для проведения испытаний; проведение испытаний; анализ полученных материалов и принятие решения о возможности выдачи сертификата; выдачу сертификата; осуществление инспекционного контроля за сертифицированными семенами; осуществление корректирующих мероприятий при выявлении в результате инспекционного контроля нарушений соответствия сертифицированных семян установленным требованиям; информацию о результатах сертификации и последующих изменениях. Вместе с заявкой представляется документация, удостоверяющая торговую принадлежность высеваемых семян, происхождение и качество, а также законность их получения. Заявкой на проведение сертификации семян лесных растений является акт отбора средних проб установленной формы. У каждой партии семян лесных растений определяют всхожесть (доброкачественность, жизнеспособность), чистоту семян, влажность, зараженность вредителями, наличие карантинных объектов, массу 1 000 семян.

Регламентацию географических и экологических перемещений семян древесных пород для целей лесовыращивания осуществляют на основе лесосеменного районирования [Приказ... № 353, 2015; Приказ... № 1032, 2022]. Лесосеменное районирование в Российской Федерации установлено отдельно по видам древесных растений. Основной единицей лесосеменного районирования является лесосеменная район, т.е. определенная территория в пределах ареала вида со сравнительно

⁸⁰ Приказ Рослесхоза от 10.01.2012 № 2 «Об утверждении Порядка реализации и транспортировки партий семян лесных растений», приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 02.06.2014 № 298 «Об утверждении Порядка заготовки, обработки, хранения и использования семян лесных растений», приказ Рослесхоза от 10.01.2012 № 3 «Об утверждении Порядка производства семян отдельных категорий лесных растений» и др.

однородными природными условиями и генотипическим составом популяций, с ясно выраженными природными и лесохозяйственными особенностями. В каждом лесосеменном районе принят общий характер основных мероприятий по организации лесного семеноводства и использованию однородного по наследственным свойствам семенного материала, установлены лесосеменные районы, в пределах которых можно перемещать семена. Основная задача лесосеменного районирования – рациональное использование географической (популяционной) изменчивости видов для выращивания высокопродуктивных и устойчивых лесных насаждений. Лесосеменное районирование является основой создания лесосеменной базы в отдельных районах, что обеспечивает оптимизацию породного и генетического состава создаваемых насаждений, перевод лесокультурного производства на использование генетически ценных семян, сохранение генофонда основных лесообразующих пород (см. главы 6 и 7).

Для осуществления контроля при сертификации лесных репродуктивных материалов Рослесозащита предлагает использовать перспективные методы молекулярно-генетического анализа. На основании применения молекулярно-генетических методов может быть составлен индивидуальный генетический паспорт ЛГР (см. раздел 5.2). Генетическая паспортизация растений позволяет осуществлять контроль за оборотом репродуктивного материала и оценку законности переброски его в соответствии с разработанными основами лесосеменного районирования Российской Федерации, а также устанавливать принадлежность семян лесных растений к селекционной категории.

5.2. Применение современных молекулярно-генетических методов и подходов в работе с оборотом лесных генетических ресурсов

Непременным условием организации в Российской Федерации контроля за оборотом ЛРМ при воспроизводстве лесов и законности происхождения древесины является проведение масштабного мониторинга состояния лесных генетических ресурсов на основе молекулярно-генетических методов анализа. Решение этой задачи стало возможным с 2008 г., когда на базе Рослесозащиты была создана необходимая приборная база, апробированы методы работы и подготовлено достаточное число квалифицированных кадров.

На Рослесозащиту были возложены полномочия по сбору материалов и проведению ДНК-анализа популяций основных лесобразующих пород с целью изучения состояния генофонда лесобразующих видов. На базе филиалов Рослесозащиты в системе Рослесхоза была создана сеть из восьми отделов мониторинга состояния лесных генетических ресурсов, включающих восемь лабораторий молекулярно-генетического анализа, которые работают в Пушкино Московской обл. (с 2008 г.), Красноярском крае (с 2010 г.), Алтайском крае и Воронежской обл. (с 2013 г.), Хабаровском крае, Архангельской и Ленинградской областях (с 2016 г.), Республике Бурятия (с 2021 г.). Сеть лабораторий оснащена приборной базой и оборудованием, позволяющим осуществлять работы с применением различных методов (молекулярное маркирование методами полимеразной цепной реакции, в том числе в реальном времени, капиллярное секвенирование, фрагментный анализ, детектирование на основе капиллярного электрофореза с применением мультиплексных панелей) в объеме 34 тыс. анализов в год.

Восемь ДНК-лабораторий Рослесозащиты вошли в состав сети лесных биотехнологических кластеров⁸¹, создаваемой в России по территориальному признаку (рис. 5.1). Каждый кластер включает в себя генетические лаборатории, селекционно-семеноводческие центры, научно-исследовательские отраслевые и академические институты, в целом покрывая исследованиями данного направления всю территорию страны. Такой подход обеспечивает эффективность разработки и внедрения инновационных методов биотехнологии в лесном хозяйстве.

Ключевыми задачами созданных Рослесхозом на базе Рослесозащиты лабораторий являются: осуществление мониторинга состояния ЛГР, в том числе на основе генетического контроля при проведении работ в сфере лесовосстановления и лесного семеноводства (сертификация репродуктивного материала по месту происхождения, контроль его оборота), лесопатологического мониторинга (ранняя диагностика заболеваний насаждений), мониторинга фитосанитарного состояния питомников (определение наличия инфекции экспресс-методами), а также ДНК-контроль иной хозяйственной деятельности (в том числе при контроле оборота круглых лесоматериалов или любой древесной продукции).

⁸¹ Созданы в соответствии с планом мероприятий «Развитие биотехнологий и геномной инженерии», утвержденным распоряжением Правительства Российской Федерации от 28.02.2018 № 337-р.

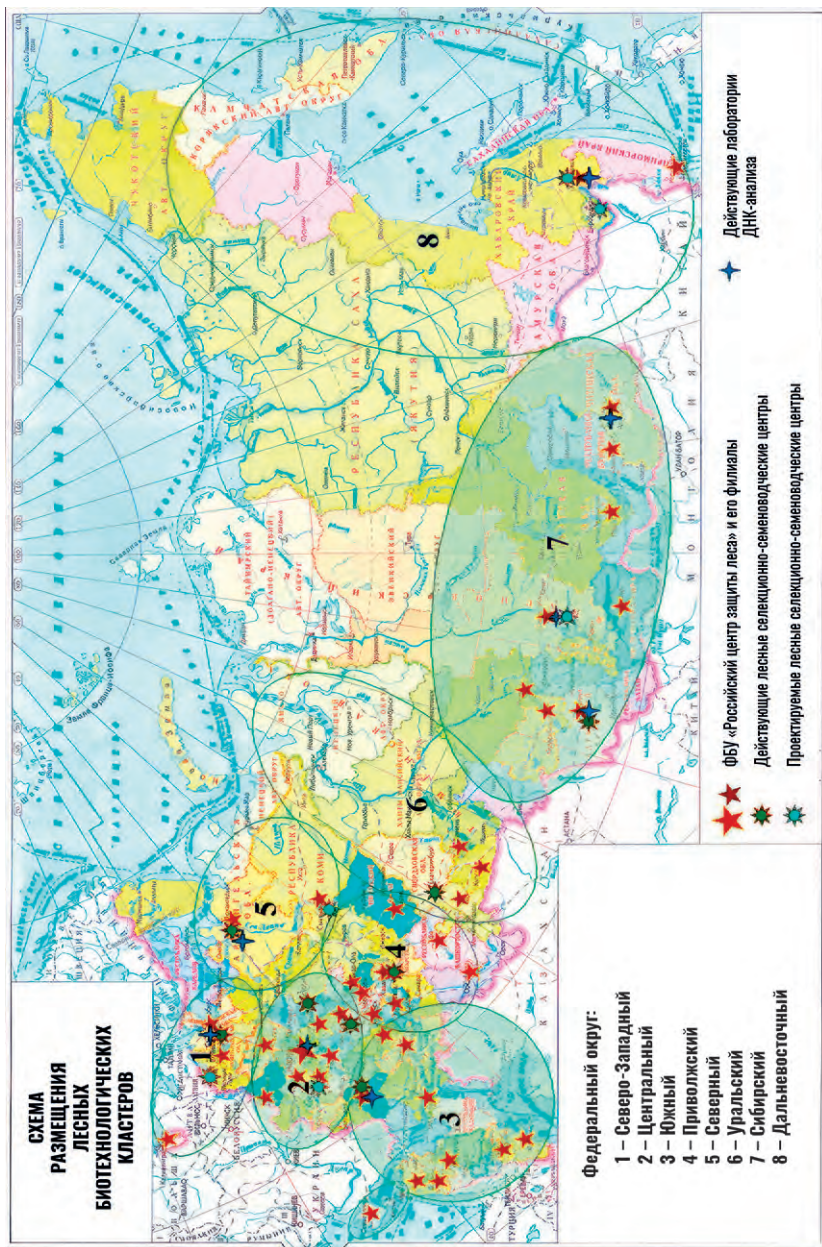


Рис. 5.1. Схема размещения лесных биотехнологических кластеров в России

Рослесозащита проводит генетическую паспортизацию ЛРМ и объектов лесного семеноводства (см. также раздел 6.5). На основе отбора образцов и генотипирования ядерных микросателлитных локусов создается компьютерная референсная база генетических данных, которая содержит информацию о деревьях четырех родовых комплексов основных лесобразующих пород лесов России (лиственница, сосна, в том числе кедровая, ель и дуб). В базе собраны результаты более 200 тыс. ДНК-анализов по генетической паспортизации образцов. База данных является основой сформированной в Рослесозащите автоматизированной аналитической системы (ААС) «Лесная генетика»⁸², в которой собрана информация о результатах генотипирования порядка 15 тыс. образцов основных лесобразующих пород: лиственницы даурской, сосны обыкновенной, сосны кедровой сибирской, сосны кедровой корейской, ели европейской, ели сибирской, ели колючей, дуба черешчатого, дуба красного и др. из 73 субъектов Российской Федерации.

Рослесозащита планирует развивать компьютерную базу данных разнообразия генотипов лесобразующих пород в зависимости от места их произрастания с расчетом уровня гетерозиготности популяций, а также формировать геногеографические карты распределения митотипов популяций деревьев и кустарников лесных насаждений по всей территории России. Накопление данных по уровням генетической изменчивости (в виде частот аллелей и распределения генотипов) основных лесобразующих пород из разных точек произрастания необходимо для установления границ ареалов видов и оценки внутривидовой дифференциации популяций. Эти данные могут быть использованы, в том числе, как часть экспертной доказательной базы при осуществлении контроля за легальностью оборота не только круглого леса, но и пиломатериалов, деловой древесины, а также ЛРМ.

Рослесозащита при существующей развитой филиальной сети, которая позволяет целенаправленно и регулярно обеспечивать сбор, обработку данных, а также проводить оценку состояния генетического разнообразия лесов по всей стране, является единственным учреждением в России, обладающим наработанной базой данных о молекулярно-генетической структуре популяций основных лесобразующих видов. Эта база данных содержит сведения об аллельных вариантах образцов основных лесобразующих пород, их

⁸² Запущена в производственную эксплуатацию в 2022 г. в соответствии с приказом Рослесозащиты от 21.11.2021 № 243-Р «О вводе в производственную эксплуатацию ААС «Лесная генетика».

описательных и статистических характеристиках. База данных постоянно актуализируется и пополняется результатами мониторинга ЛГР в местах их естественного произрастания и искусственного лесовосстановления.

5.2.1. Технологии *in vitro* в производстве лесного репродуктивного материала

В России, как и во всем мире, появление и активное развитие лесных биотехнологий для производства ЛРМ связано с последними десятилетиями XX – началом XXI в. За почти полвека исследований в данной области их цели и задачи постепенно менялись. Так, в 1970-е гг. основная цель заключалась в исследовании возможностей выращивания изолированных органов, тканей и клеток древесных растений *in vitro*. В 1980–1990-е гг., в связи с достижениями в области изучения механизмов действия фитогормонов, ставились и решались задачи создания инновационных для того времени методик (протоколов) культивирования тканей. Эти разработки до сих пор сохраняют свою актуальность и позволяют инициировать *in vitro* морфо- и органогенез трудноукореняемых видов древесных растений с сохранением их биологических особенностей и хозяйственно ценных свойств [Ветчинникова, Титов, 2022а].

Клональное микроразмножение (микрклональное размножение) в культуре *in vitro* по своей сути аналогично вегетативному типу размножения растений с той лишь разницей, что осуществляется в искусственных условиях вне организма и основано на тотипотентности соматических клеток высших растений. Вегетативное размножение древесных растений в культуре тканей может происходить тремя способами за счёт: 1) активации развития пазушных (аксиллярных) почек, уже имеющих в пазухах листовых зачатков на ранних этапах развития материнского побега; 2) индукции образования новых придаточных (адвентивных) побегов непосредственно, например, из придаточных почек, возникающих не в пазухе листа, как обычно, а на междоузлии, листьях или из каллусных клеток; 3) возникновения почек или эмбриоидов (соматический эмбриогенез) из каллусной ткани, суспензионной культуры клеток или протопластов.

Важной особенностью первого способа размножения является генетическая стабильность получаемых растений. Размножение путем адвентивного побегообразования показало его преимущество по количеству вновь формируемых побегов. Однако, как правило, оно сопровождается

процессом каллусообразования, при котором существует вероятность появления соматклональной изменчивости. Преимущество соматического эмбриогенеза состоит в том, что у соматических зародышей апикальные меристемы побега и корня формируются одновременно. Этот путь в силу особенностей биологии является пока единственным для размножения *in vitro* хвойных пород. Необходимо, однако, отметить, что при соматическом эмбриогенезе повышается вероятность возникновения мутаций [Larkin, Scowcroft, 1981]. Таким образом, одной из проблем при клональном микроразмножении ценных генотипов растений является соматклональная изменчивость. Генетическая стабильность в культуре *in vitro* рассмотрена в ряде работ [Kumar, Mathur, 2004; Nontaswatsri, Fukai, 2005; Mishiba et al., 2006; Clarindo et al., 2008; Лебедев и др., 2012; Krutovsky et al., 2014; Гуляева и др., 2020]. Как правило, при поддержании коллекции микроклонов в виде культуры микропобегов на безгормональных средах длительное время удаётся избегать проявлений соматклональной изменчивости [Машкина и др., 2019б].

Изолированная меристемная ткань под воздействием определённых факторов (например, гормональной природы) в соответствующих стерильных условиях культивирования *in vitro* может давать начало большому числу новых растений, по своим свойствам и признакам полностью идентичных исходным (материнским) генотипам. При этом коэффициент размножения растений может быть в несколько десятков и даже сотен раз выше, чем при использовании обычных способов вегетативного размножения, позволяя получить в более короткие сроки в массовом количестве высококачественный посадочный материал и даже искусственные семена⁸⁵ ценных пород. Чрезвычайно важно, что при этом методе размножения происходит освобождение растений от патогенных микроорганизмов и во многих случаях от вирусов, т.е. оздоровление посадочного материала.

В последние годы многие российские лесные научные институты и университеты наибольшее внимание уделяют клональному микроразмножению лиственных древесных пород. Разработаны технологии клонального микроразмножения триплоидных осин и других тополей [Машкина, Табацкая, 2005; Бовичева и др., 2006; Машкина, Исаков, 2007; Зонтиков, 2011; Зонтиков, Корнев, 2012; Королева и др., 2012; Лебедев и др., 2012; Жигунов и др., 2014; Шабунин, 2014; Зонтиков и др.,

⁸⁵ Искусственные семена – соматические эмбрионы (эмбриогенный каллус, диспергированный на отдельные эмбриониды), пазушные и верхушечные почки, а также стеблевые и корневые сегменты, капсулированные в гелевую оболочку.

2014; Лобанова, 2014; Луценко и др., 2015; Макаров, Панкратова, 2016; Луценко и др., 2017; Korchagin et al., 2019; Машкина и др., 2019а; Petrova et al., 2021; Анохина и др., 2021; Петрова и др., 2022; Макаров и др., 2023]. Многолетние полевые испытания клонов после их длительного хранения *in vitro* демонстрируют хорошее состояние и высокую сохранность (75–97%), а также идентичность исходным экземплярам (по особенностям роста, габитусу, качеству древесины, пloidности и молекулярно-генетическим особенностям), т.е. сохранение специфичных для их исходных генотипов особенностей роста и относительной внутриклоновой однородности. Активные исследования ведутся по берёзе [Машкина и др., 2019б], особенно по берёзе карельской [Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2022а] (см. раздел 5.4.3).

Посадочный материал тополя, берёзы и ивы (свыше 1 млн растений), полученный в ФИБХ РАН методом клонального микроразмножения, был использован для закладки лесных плантаций площадью более 300 га в пяти регионах страны⁸⁴. Во ВНИИЛГИСбиотех выращены опытные партии посадочного материала и созданы опытные плантационные культуры берёзы, тополя и осины, возраст которых варьирует от 1 до 30 лет [Машкина, Табацкая, 2014; Машкина, Табацкая, 2017, Машкина и др., 2019а]. ВНИИЛГИСбиотех одним из первых предложил проводить «прямую» высадку микрорастений берёзы, тополя и осины из культуры *in vitro* непосредственно в нестерильный грунт теплицы, что упрощает и удешевляет процесс выращивания посадочного материала, обеспечивая достаточно высокую его приживаемость и сохранность *ex vitro* (теплица, лесной питомник) – 70–100% [Машкина и др., 2019а; Табацкая, Машкина, 2020].

Намного более сложными объектами для клонального микроразмножения *in vitro* являются хвойные растения. Первые работы в нашей стране по органогенезу *Pinus sylvestris* и *Picea abies* были выполнены в РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева [Родина, 1989], *Picea abies* – в СПбНИИЛХ [Божков, 1994], *Pinus sibirica* – в ИЛ СО РАН [Скрипаченко, 1992]. Удалось разработать методику размножения, выращены опытные партии посадочного материала и заложены опытные лесные культуры *Pinus sylvestris* и *Picea abies* [Божков, 1994; Бутенко и др., 2016].

В настоящее время разработка методов получения посадочного материала на основе использования соматического эмбриогенеза сибирских видов хвойных растений (*Larix sibirica*, *L. gmelini*, *L. sukaczewii*,

⁸⁴ <https://www.ibch.ru/press/news/science/1895>

Pinus sibirica, *P. pumela*, *Picea ajaensis*) активно ведется в ИЛ СО РАН [Третьякова, 2012; Третьякова, Пак, 2018, 2023; Третьякова и др., 2022; Tretyakova, Park, 2023], сосны и ели – в ИБХ РАН [Лебедев, Шестибратов, 2018] и в ИЛ КарНЦ РАН [Ершова и др., 2022], ели – в СПбНИИЛХ [Шабунин, 2014]. Однако в этих экспериментах только экспланты единичных донорских растений формируют эмбриогенный каллус, зародыши и растения пока удается получить только из эксплантов зародышевой семян. Такой посадочный материал аналогичен посадочному материалу из семян, а уровень наследуемости ценных признаков составляет всего 10–20% [Долголиков, Попивший, 1992].

Поскольку работы по культуре *in vitro* лиственных пород родов *Populus*, *Betula*, *Pinus*, *Salix* и *Fraxinus* ведутся в России достаточно давно и интенсивно, можно прогнозировать успешное использование этих пород для плантационного лесовыращивания [Жигунов и др., 2011]. Так, для осины преимуществом использования технологии клонального микроразмножения является получение посадочного материала, устойчивого к сердцевинной гнили, для берёзы – увеличение запаса насаждения. Однако необходимо принимать во внимание, что насаждения, полученные в рамках данной технологии от ограниченного количества особей, будут генетически менее разнообразными, следовательно, и менее устойчивыми к неблагоприятным экологическим факторам.

В настоящее время и на ближайшую перспективу можно выделить следующие научные и прикладные задачи в области биотехнологии производства ЛРМ: а) использование клонального микроразмножения для производства посадочного материала в целях создания лесосырьевых культур плантационного типа⁸⁵ или для ландшафтного дизайна; б) определение генетической чистоты полученных растений-регенерантов с помощью ДНК-маркёров (особенно в случае их выращивания из каллусной ткани), их генетическая паспортизация. Таким образом, применение современных лесных биотехнологий позволяет существенно расширить возможности сохранения и воспроизводства экономически ценных генотипов древесных растений, а метод клонального микроразмножения дает возможность поддерживать их морфо- и органогенез круглогодично и сохранять в течение десятилетий.

⁸⁵ Сдерживающим фактором разработки и внедрения технологий клонального микроразмножения древесных растений в России является отсутствие спроса на соответствующий посадочный материал, что объясняется конъюнктурой рынка и особенностями правового регулирования в области лесовосстановления.

5.2.2. Применение молекулярно-генетических методов в области генетической идентификации вида и категории семян

С 2016 г. Рослесозащита с помощью молекулярно-генетических методов на постоянной основе проводит генетическую оценку семян, получаемых с объектов единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК), а также имеет возможность регулярно осуществлять контроль среднепопуляционного сбора семян с целью установления их категории. Эти возможности предоставляет проводимая учреждением генетическая паспортизация ЛРМ, основанная на определении количества материнских линий в партиях лесного репродуктивного материала.

С целью установления принадлежности семян к определенной селекционной категории (нормальные или улучшенные) применяется метод исследования митохондриальной ДНК (мтДНК). Методика разработана и апробирована Рослесозащитой в 2011–2014 гг. на зарастающих сосной обыкновенной бывших сельхозугодьях Московской и Владимирской областей. Определение селекционной категории проведено на основе двух полиморфных фрагментов митохондриальных генов сосны обыкновенной *nad3* (intron1) и *mh09*. Изучены количество и частота гаплотипов в зависимости от места сбора и удаленности от культур посадки 1983–1985 гг. Расстояние между объектами от 42 до 190 км. Получены данные по распределению основных материнских линий мтДНК в естественных насаждениях сосны обыкновенной в зависимости от расстояния до плодоносящих культур.

В силу цитоплазматического наследования, у голосеменных растений мтДНК по материнской линии на ЛСП хвойных деревьев представлено столькими же клонами, сколько линий (как правило, материнских по митохондриальной ДНК-единице) отобрано с плюсовых деревьев. Выявление методом ДНК-идентификации в партии семян более 5–7 гаплогенотипов (материнских линий) позволяет характеризовать семена данной партии как семена улучшенной категории. В случае определения в партии семян меньшего числа генотипов, партию можно отнести к категории нормальных семян, собранных в естественном насаждении (рис. 5.2).

Применение данного метода позволяет достоверно устанавливать, где заготовлена партия семян сосны, ели, лиственницы или другой древесной породы – в естественном насаждении или на ЛСП. Этот подход даст возможность в дальнейшем осуществлять эффективный контроль за действиями заготовителей семян и пресекать возможные попытки

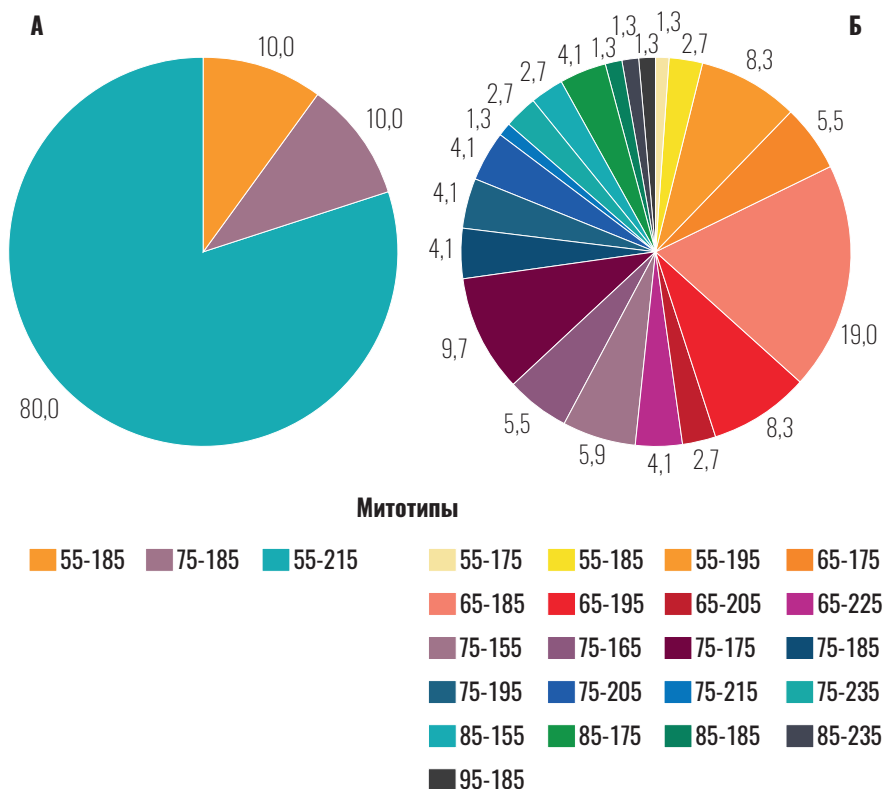


Рис. 5.2. Соотношение митотипов в (А) естественном насаждении сосны обыкновенной (Московская обл.) и (Б) ЛСП (Московская обл., Орехово-Зуевское лесничество)

выдать за улучшенные обычные семена, заготовленные в естественных насаждениях.

В случае необходимости, которая порой возникает в практике работы с семенами древесных растений, молекулярно-генетические методы позволяют решать вопросы установления их видовой принадлежности. Метод ДНК-тестирования эффективен, поскольку со 100%-й вероятностью обеспечивает идентификацию близких таксонов лесных растений, например, видов рода лиственница или рода сосна. Это актуально и значимо, в том числе для предотвращения недобросовестных поставок семян.

5.2.3. Контроль за оборотом репродуктивного материала лесных растений

Главные инструменты выполнения функции контроля – наблюдение, проверка всех сторон деятельности, учет и анализ. Для осуществления генетического контроля за оборотом ЛРМ наиболее информативными на сегодняшний день считаются ядерные микросателлиты (nrSSR) – кодоминантно-наследуемые, высокополиморфные маркёры. Разработка информативных молекулярно-генетических маркёров открывает возможности для достаточно точного и эффективного надзора и хозяйствования на основе сравнения генетического состава семян или сеянцев, использование таких маркёров необходимо для создания результативной системы оценки перемещения лесных репродуктивных материалов.

Послесозащитой разработана методика, основанная на комплексном анализе ядерной микросателлитной и митохондриальной ДНК. В процессе проведения работ по генотипированию ЛРМ апробирован набор из 10–15 наиболее информативных ядерных микросателлитных локусов для каждой породы. На основе сравнительного анализа состава и частот аллелей в локусах дифференцированно по исследуемым породам отобраны наиболее оптимальные и отбракованы мономорфные и малоинформативные локусы. Выбранные наборы маркёров с довольно высоким уровнем достоверности позволяют подтверждать идентичность происхождения обследуемого ЛРМ. Наиболее часто используют следующие локусы:

- ✓ для сосны обыкновенной – Psyl_44, Psyl_42, Psyl_17, Psyl_57 [Sebastiani et al., 2012], PtTx_3116, PtTx_3107, PtTx_2123, PtTx_2146 [Liewlaksaneeyanawin et al., 2004], lw isotig_04195, lw isotig_04306, lw isotig_07383, lw isotig_21953, lw isotig_27940 [Fang et al., 2014], PtTx_4001 [Gonzalez-Martinez et al., 2004], Spag 7.14 [Soranzo et al., 1998];
- ✓ для ели европейской – EATC1B02, EATC1E03 [Scotti et al., 2002]; EATC206, EATC1F07B; Pa_28, Pa_33, Pa_36, Pa_41, Pa_56, Pa_59 [Fluch et al., 2011]; Pa_60, UAPgAG105, UAPgAG150, UAPgTG25 [Hodgetts et al., 2001]; SpagG3 [Pfeiffer et al., 1997];
- ✓ для ели сибирской – EATC1B02, UAPgAG105 [Экарт и др., 2014]; EATC1E03; Pa_33; Pa_36;
- ✓ для лиственниц сибирской и даурской – bcLK056, bcLK60, bcLK066, bcLK224, bcLK225, bcLK232, bcLK235, [Isoda et al., 2006], UAKLly6 [Khasa et al., 2000], UBCLXtet_1–22 [Chen et al., 2009];

- ✓ для сосны кедровой корейской – Pc_1b, P_5, Pc_7, Pc_18, Pc_22, Pc_23, P_29, Pc_35, Pc_52, P_79 [Salzer et al., 2009];
- ✓ для сосны кедровой сибирской – PS_25981, PS_31489, PS_39709, PS_80612, Ps_364418, Ps_718958, PS_1375177, PS_1502048, Ps_1915155 [Белоконь и др., 2016; Орешкова и др., 2020];
- ✓ для дубов черешчатого и красного – QrZAG 5b, QrZAG 7, QrZAG 11, QrZAG 20, QrZAG 39, QrZAG 65, QrZAG 87, QrZAG 96, QrZAG 110, QrZAG 112 [Lepais et al., 2006].

В качестве примера на рис. 5.3 показаны аллельный состав и частоты аллельных вариантов изученных микросателлитных локусов в контрольных партиях семян и сеянцев ели сибирской из питомников Красноярского края.

Подход, используемый Рослесозащитой, состоит в том, чтобы контролировать происхождение семян путем использования референсной базы, куда заносятся генетические данные взрослых насаждений, происхождение которых достоверно известно, и дальнейшего их сравнения с генетическими данными семян сомнительного происхождения. С целью контроля за оборотом ЛРМ при воспроизводстве лесов по

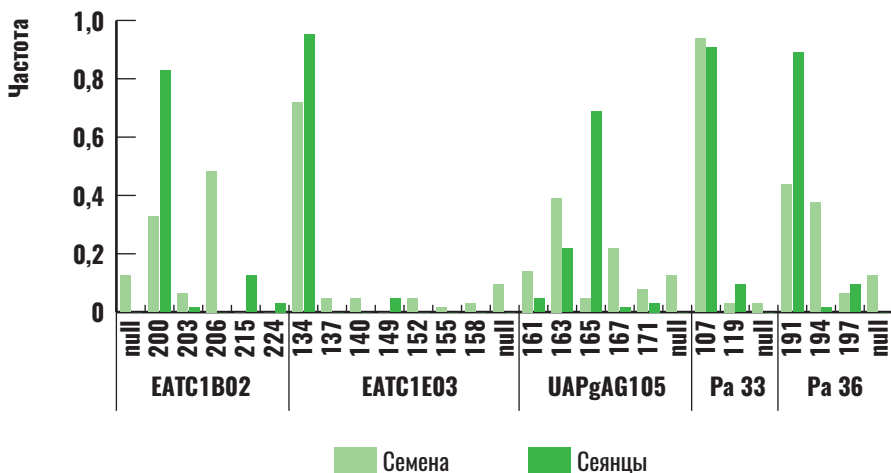


Рис. 5.3. Аллельный состав и частоты встречаемости аллелей 5 изученных ядерных микросателлитных локусов в контрольных партиях семян и сеянцев ели сибирской в питомниках Красноярского края

предложенной схеме проводится его выборочная генетическая паспортизация в разрезе этого вида мониторинга (ст. 61.1 Лесного кодекса РФ).

5.2.4. Разработка подхода «от семени до взрослого растения» для контроля оборота репродуктивного материала лесных растений при воспроизводстве лесов

Работы по контролю оборота репродуктивных материалов генетическими методами по схеме «от семени до взрослого растения» проводятся в сети генетических лабораторий Рослесозащиты с 2016 г. на основе типирования ядерных микросателлитных и митохондриальных локусов ДНК образцов семян и сеянцев. Основная задача заключается в осуществлении контроля за перемещением ЛРМ от ЛСП к питомникам, а затем к лесным культурам/насаждениям с заданными полезными свойствами.

В рамках разработки данного метода контроля в 2016 г. были протипированы партии семян сосны обыкновенной и выращенные из них в Ульяновском лесном питомнике Московской обл. однолетние сеянцы. Данный посадочный материал в 2018 г. был использован для создания участков лесных культур на площади 5 га в Отраденском участковом лесничестве лесничества «Русский лес» Московской обл. По итогам проведённого ДНК-анализа нативных образцов изучено сходство генетических показателей партий семян с партиями сеянцев, выращенных из них в питомнике (2018 г.), и с теми же ДНК-показателями образцов хвои лесных культур, созданных этими сеянцами в 2021 г.

Средние значения генетического сходства (r) между выборками рассчитывали по формуле Майяла и Линдстрема:

$$r = \frac{\sum(X_i \times Y_i)}{\sqrt{\sum X_i^2 \times Y_i^2}},$$

где:

r – индекс генетического сходства;

X_i, Y_i – частоты одних и тех же аллелей в сравниваемых выборках.

Проведённые расчеты показали, что уровень сходства партий семян и выращенных из них однолетних сеянцев, составил 90,6%. Показатель сходства между партиями сеянцев из обследуемого питомника и трёхлетних растений лесных культур сосны обыкновенной, созданных из них, составил 95,8%. Высокие показатели генетического сходства между сравниваемыми

группами репродуктивного материала позволили подтвердить идентичность их происхождения. Таким образом, в условиях Московской обл. в 2021 г. осуществлен контроль полного цикла оборота ЛРМ «от семени до взрослого растения» для лесохозяйственных предприятий.

Разработанный подход предполагается использовать в практике лесного хозяйства как элемент генетического контроля за формированием и последующей генетической сертификацией искусственно создаваемых лесных насаждений. Объёмы работ данного направления ежегодно расширяются, и каждый год закладка новых участков лесных культур осуществляется под ДНК-контролем используемого ЛРМ в зоне деятельности отделов мониторинга состояния ЛГР Рослесозащиты.

Аналогично данные схемы анализа можно применять для ежегодного контроля за оборотом ЛРМ при воспроизводстве лесов, определения идентичности генотипов семян и сеянцев при установлении их происхождения в целях надзора за соблюдением допустимости переброски семян согласно Правилам лесосеменного районирования.

5.2.5. Контроль соблюдения правил лесосеменного районирования в процессе переброски семян

Для осуществления генетического контроля за оборотом ЛРМ при воспроизводстве лесов путём сравнения партий семян и предположительно выращенных из них сеянцев на основании проведенных ДНК-анализов при помощи программного пакета GenAEx 6.2 статистически определяется степень генетического сходства партий семян и партий сеянцев. Уровни идентичности, полученные сотрудниками Рослесозащиты с 2016 по 2022 г. между партиями семян и их предполагаемым потомством, лежат в достаточно широком интервале средних значений сходства, определяемых по 5–9 локусам. Степень сходства в зависимости от вида (породы) деревьев и года обследований варьировала от 0,4 до 1,0 (или от 40 до 99,9% идентичности).

В Северо-Западном федеральном округе (Республика Карелия, Ленинградская, Архангельская, Вологодская, Кировская, Мурманская области) значения этого показателя находились в пределах:

- ✓ по сосне обыкновенной – 0,77–0,91 (77–91%);
- ✓ по ели европейской – 0,69–0,96 (69–96%).

В Центральном федеральном округе (Московская, Липецкая, Орловская, Владимирская, Смоленская области) и Приволжском федеральных округах (Пензенская, Саратовская, Волгоградская области):

- ✓ по сосне обыкновенной – 0,77–0,96 (77–95,8%);
- ✓ по ели европейской – 0,96–0,99 (96–99%);
- ✓ по дубу черешчатому – 0,72 (72%);
- ✓ по дубу красному – 0,87–0,98 (87–98%).

На территории Сибирского федерального округа (Республика Хакасия, Республика Алтай, Алтайский, Красноярский края):

- ✓ по сосне обыкновенной – 0,4–0,98 (40–98%);
- ✓ по сосне кедровой сибирской – 0,92–0,96 (92–96%);
- ✓ по ели сибирской – 0,53–0,98 (53–98%).

В Дальневосточном федеральном округе (Хабаровский край, Еврейская автономная области):

- ✓ по сосне кедровой корейской – 0,98–0,999 (98–99%).

Анализ ДНК семян и сеянцев указанных выше видов, а также высокие значения вычисленной степени генетического сходства между ними (выше 0,7) позволяют утверждать, что основная масса обследованных сеянцев, выращенных из семян известного (по документам) происхождения и проверенных методами молекулярно-генетической диагностики, соответствует областям заготовки семян, указанным в документах. Однако в отдельных случаях полученные невысокие значения сходства (0,4; 0,53; 0,69) не позволяют достоверно подтвердить идентичность проверяемых партий ЛРМ. Такие расхождения могут быть объяснены смешением разнородных партий семян в процессе посева.

Применение описанных выше методических подходов даёт возможность Рослесозащите проверять принадлежность партий семян определённым местам сбора и их соответствие информации, заявленной в прилагаемых документах (паспортах, сертификатах). В подавляющем большинстве случаев выявлено, что работы по производству посадочного материала (проверенного в рамках проведённых обследований в целях контроля за переброской семян основных лесообразующих пород) ведутся на должном уровне, с соблюдением основных положений лесосеменного районирования.

5.2.6. Оценка фитосанитарного состояния репродуктивного материала и насаждений основных лесообразующих пород

Своевременное выявление и идентификация патогенной микрофлоры являются необходимыми процедурами для разработки стратегии защиты лесных насаждений, в том числе при организации оборота ЛРМ для лесовосстановления и лесоразведения, поскольку поражение

болезнями лесных насаждений приводит к снижению их продуктивности, ухудшению санитарного состояния, потере потребительских качеств заготавливаемых лесоматериалов и другим негативным последствиям [Федоров, 2004].

Уже несколько десятилетий отмечается ослабление и частичное усыхание лесов Байкальской природной территории (БПТ). С 2019 г. в России реализуется федеральный проект «Сохранение озера Байкал» в рамках национального проекта «Экология». Показано, что во многих случаях причиной усыхания крон деревьев в данном регионе является массовое развитие грибных и бактериальных болезней, а также размножение насекомых-вредителей [Плешанов, Морозова, 2009], а не химические повреждения от аэровыбросов Байкальского целлюлозного комбината [Воронин, Соков, 2005], как считалось изначально.

С 2020 г. в рамках упомянутого выше проекта Рослесозащита проводит работы по внедрению системы молекулярно-генетического мониторинга фитосанитарного состояния БПТ. Объектами исследований служат древесные породы в возрасте от 7 до 100 лет: сосна кедровая сибирская, пихта сибирская, лиственница сибирская, сосна обыкновенная, ель сибирская в естественных насаждениях, а также посадочный материал в виде 2-летних сеянцев сосны обыкновенной из питомников.

Молекулярно-генетический анализ является одним из самых эффективных методов диагностики фитопатогенных организмов, поскольку позволяет определять трудноидентифицируемые по морфологическим признакам виды заболеваний, а также выявлять их на ранней стадии патогенеза. Молекулярно-генетическое обследование фитосанитарного состояния было проведено в лесничествах Республики Бурятия, Иркутской обл. и Забайкальского края. Идентифицировано более 80 видов грибов, среди которых 60 видов фитопатогенов и 24 вида грибов, не имеющих морфологического описания, с неизвестным болезнетворным потенциалом и идентифицированных в настоящее время исключительно молекулярно-генетическими методами диагностики [Бедрицкая и др., 2024]. Выявленные изоляты наиболее значимых фитопатогенов *Cyclaneusma minus* и *Dothistroma septosporum* депонированы⁸⁶ в международный генный банк Национального центра биотехнологической информации (NCBI, США).

Кроме того, в лесах БПТ зафиксировано более двух десятков инфекционных заболеваний, таких как диплодиоз, дотистромоз,

⁸⁶ Присвоены идентификационные номера OP804516, OP804517 и OP804518.

кладоспориоз, побурение хвои, ржавчина и пузырчатая ржавчина хвои, рак ветвей, ризосфериоз, склеротиниоз, склерофомоз, сосновый вертун, филлостиктоз (бурая пятнистость), фомоз, ценангиевый некроз, цитоспороз, разные типы шютте (пожелтение хвои, фацидиоз, шютте сосны обыкновенное, шютте ели, шютте лиственницы, шютте пятихвойных сосен и др.), различные виды пятнистостей и усыхания побегов.

В зарегистрированных очагах бактериальной водянки пихты сибирской отдельных лесничеств Республики Бурятия проведена молекулярно-генетическая диагностика возбудителей бактериозов. Идентифицировано 8 видов и один видовой комплекс фитопатогенных бактерий – возбудителей бактериальной водянки, бактериального рака, ожога и мягкой гнили (*Pectobacterium*, *Erwinia*, *Pseudomonas*, *Brenneria*, *Pantoea*, *Serratia*, *Rhizobium*).

Выявлена эндوفитная условно-патогенная микрофлора (*Burkholderia* spp., *Sodalis* spp.), а также почвенные бактерии (*Pseudoxanthomonas*), включая виды с неизвестным болезнетворным потенциалом (*Uncultured soil bacterium*). Находка *Erwinia* sp. на *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* в очагах бактериальной водянки Гусиноозерского, Прибайкальского и Бабушкинского лесничеств Республики Бурятия также зафиксирована путём регистрации нуклеотидных сиквентов, по которым идентифицированы патогены, в международном геномном банке NCBI⁸⁷. Проведено депонирование в международном геномном банке NCBI двух видов патогенных грибов, выявленных впервые на БПТ: чашевидного гриба *Crumenulopsis sororia*⁸⁸, вызывающего язвы на коре сосны кедровой сибирской, из насаждения Быстринской дачи Слюдянского лесничества Иркутской обл., и гриба *Stagonospora bicolor*⁸⁹, обнаруженного в Хилокском лесничестве Забайкальского края, вызывающего стагоноспороз, или «красный ожог», на лиственнице даурской. При дальнейших исследованиях планируется депонирование других выявленных патогенов, поражающих хозяйственно ценные лесные породы БПТ.

На основании вышеперечисленного рекомендован постоянный лесопатологический и генетический мониторинг инфекционных заболеваний в лесных питомниках Республики Бурятия и насаждениях БПТ во избежание их массового распространения. Актуальность контроля за развитием инфекционных болезней лесных древесных растений БПТ

⁸⁷ Присвоены идентификационные номера OP804634, OR835529.1, OR872176.1–OR872179.1.

⁸⁸ Присвоен идентификационный номер OR852615.1.

⁸⁹ Присвоен идентификационный номер OR852616.1.

обусловлена и тем фактом, что на охраняемой природной территории запрещены химические способы борьбы с ними.

Общеизвестно, что фитопатогенные организмы оказывают негативное влияние на сеянцы, выращенные в лесных питомниках. Классический фитопатологический анализ посадочного материала основан на обнаружении болезней на поздних стадиях развития по внешним признакам растений. Такой подход упускает возможность проведения ранней профилактики заболеваний посадочного материала и оздоровления сеянцев, что создает условия для частичной или даже полной гибели посадочного материала. Благодаря методам молекулярной диагностики можно выявить наличие патогенной микрофлоры задолго до появления видимых признаков заболевания, если проводить её на регулярной основе.

В рамках федерального проекта «Сохранение озера Байкал» специалистами Рослесозащиты обследован посадочный материал в лесничествах Республики Бурятия. Было идентифицировано 19 видов микобиоты, из которых 14 являются возбудителями инфекционных заболеваний растений: фомоз, диплодиоз, склерофомоз, цитоспороз, некрозы и пятнистости хвои, заболевания типа шютте. В результате обследования в 7 питомниках, расположенных в лесничествах БПТ, были выявлены следующие виды фитопатогенов: *Phoma* Sacc. и *Didymella* Sacc. (фомозы), *Cyclaneusma* DiCosmo, Peredo & Minter (пожелтение хвои сосны), *Cytospora* Ehrenb. (цитоспороз), *Sclerophoma* Höhn. (телеоморфа – *Sydowia* Bres.) (склерофомоз), *Sphaeropsis* Sacc. (диплодиоз – сферопсисовый некроз сосны). Среди перечисленных есть фитопатогенные грибы, ранее не определяемые в Республике Бурятия [Бедрицкая и др., 2024].

Актуальность знания видов грибов возбудителей болезней в питомниках многократно возрастает в связи с изменением правил лесовосстановления, увеличением объёмов лесовосстановления, в том числе на БПТ, появлением инвазионных видов и угроз распространения болезней, наносящих существенный материальный ущерб лесному хозяйству. Для снижения ущерба, вызываемого болезнями, планирования и проведения мероприятий по защите растений особенно важны сведения по каждому конкретному лесному питомнику. Необходимо иметь сведения о видах встречающихся фитопатогенов, болезнях, которые они вызывают, а также о способах профилактики и борьбы с ними.

Сотрудниками Рослесозащиты также проведено обследование питомников в шести федеральных округах России (Северо-Западный,

Центральный, Приволжский, Южный, Сибирский, Дальневосточный) на территориях 26 субъектов РФ: республик Крым и Хакасия, Алтайского, Красноярского и Хабаровского краев, Еврейской автономной области, Архангельской, Белгородской, Брянской, Воронежской, Владимирской, Ивановской, Калужской, Костромской, Курской, Ленинградской, Липецкой, Московской, Новосибирской, Орловской, Рязанской, Смоленской, Тамбовской, Тверской, Тульской, Ульяновской областей.

В 114 питомниках проверен посадочный материал 17 видов: ели европейской, ели сибирской, лиственницы сибирской, можжевельника, сосны обыкновенной, сосны крымской, сосны чёрной, сосны кедровой, сосны кедровой корейской, берёзы повислой, вяза шершавого, груши лесной, дуба черешчатого, липы мелколистной, осины обыкновенной, туи западной, ясеня обыкновенного.

По данным молекулярно-генетического анализа, в лесных питомниках Дальнего Востока, Сибири, европейской части России, Республики Крым обнаружены представители более 50 видов, относящихся к более чем 40 родам патогенных и условно-патогенных сумчатых (Ascomycota) и трубчатых (Basidiomycota) грибов. В значительной степени патогенная микрофлора представлена сумчатыми грибами. На обследованных сеянцах хвойных и лиственных растений чаще идентифицировали представителей родов *Cladosporium*, *Alternaria*, *Phoma*, *Lophodermium*. Полученные данные использованы при разработке рекомендаций по профилактическому и защитным мероприятиям в лесных питомниках.

В рамках работ над федеральным проектом «Сохранение озера Байкал» специалисты Рослесозащиты секвенируют образцы геномного разнообразия в наиболее распространенных линиях грибов, взаимодействующих с растениями, и сапрофитных грибов, имеющих важнейшее экологическое значение для понимания функционирования наземных экосистем. Сравнительный анализ геномов сапротрофных, микоризных и патогенных грибов дает новое представление о специфических и законсервированных адаптациях, связанных с образом жизни каждого гриба, что позволяет наиболее полно и корректно использовать полученный комплекс знаний.

Результаты исследований по оценке фитосанитарного состояния посадочного материала в лесных питомниках и насаждений на территории страны представлены в разделе «Фитопатология» формируемой в Рослесозащите компьютерной автоматизированной аналитической системы «Лесная генетика».

5.2.7. Перспективы применения современных молекулярно-генетических методов диагностики происхождения древесины в борьбе с незаконным оборотом древесины и продукции её переработки⁹⁰

Незаконная рубка лесов⁹¹ имеет масштабные негативные экологические, социальные и экономические последствия. Это приводит к усилению обезлесения, эрозии почвы, нарушению водного режима, опустыниванию, снижению биоразнообразия и генетической эрозии насаждений, ускорению изменения климата, криминализации общества и коррупции [Sheng et al., 2023].

Борьба с незаконным оборотом древесины должна иметь комплексный характер и сопровождаться как устранением факторов спроса на незаконно заготовленные лесные материалы, так и пресечением незаконных операций на региональном, национальном и международном уровнях [Johnson, Laestadius, 2011]. В России предусмотрен федеральный государственный надзор в сфере транспортировки, хранения древесины, производства продукции переработки древесины и учета сделок с ним (далее – надзор за оборотом древесины)⁹². В задачи системы отслеживания Рослесхоза входят контроль движения древесины и лесоматериалов с момента рубки на лесосеке до приобретения конечным покупателем по всей территории страны. Разработаны и вступили в действие электронные сопроводительные документы на продукцию из древесины, где в обязательном порядке должны быть указаны породный состав, точные географические координаты лесосек и мест складирования лесоматериалов. В целях обеспечения надзора за оборотом древесины в 2016 г. в России была введена единая государственная автоматизированная информационная система учета древесины и сделок с ней (ст. 50.6 Лесного кодекса РФ). С её помощью проводится комплексный учет древесины, поставляемой лесопользователями на сырьевые рынки.

⁹⁰ Коллектив авторов раздела 5.2.7 благодарит Е.А. Шилкину (Центр защиты леса Красноярского края, г. Красноярск), М.А. Арефьеву и Т.В. Нарбутовских (Рослесозащита, г. Пушкино), О.В. Шейкину (Поволжский государственный технологический университет, г. Йошкар-Ола) и С.А. Семерикову (ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург) за ценные замечания и помощь в ходе подготовки рукописи. Отдельные слова благодарности авторы выражают В.Л. Семерикову (ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург) за продуктивное обсуждение основных работ по филогеографии хвойных, проводимых в рамках государственного задания № 122021000090-5.

⁹¹ В международных правовых актах к незаконному лесопользованию отнесены рубки, произведённые с нарушением норм законодательства в области устойчивого управления лесами.

⁹² Постановление Правительства РФ от 30.06.2021 № 1099 «О федеральном государственном надзоре в сфере транспортировки, хранения древесины, производства продукции переработки древесины и учета сделок с ними» (с изменениями и дополнениями).

К сожалению, общей проблемой перечисленных выше и соответствующих нормативных актов является возможность фальсификации деклараций и данных, которые с ними связаны, например, информации о местопроисхождении лесных материалов [Космодемьянская и др., 2021]. В решении последней проблемы могут помочь научные достижения в области идентификации происхождения древесины [Dormontt et al., 2015]. В зависимости от используемого метода подходы к идентификации древесины можно подразделить на структурные (анализ анатомии древесины, визуальный осмотр или использование технологий машинного зрения), физико-химические методы (стабильные изотопы, масс-спектрометрия и спектроскопия ближнего инфракрасного диапазона) и генетические методы (ДНК-штрихкодирование и ДНК-профилирование, фило- и геогеография). Перечисленные методы объединяет то, что в анализ вовлечены созданные самой природой уникальные характеристики лесных материалов, которые невозможно подделать. Эти методы можно применять в мониторинге незаконного оборота древесины как комплексно, так и по отдельности. Наибольшая эффективность может быть достигнута при использовании комплекса методов.

Сравнительный анализ молекулярно-генетических методов, используемых для выявления происхождения лесных материалов (ДНК-штрихкодирование, ДНК-фингерпринтинг и популяционно-генетические/филогеографические), представлен в табл. 5.1 (см. также Введение). ДНК-штрихкодирование направлено на выявление принадлежности растения к тому или иному виду на основе сравнения нуклеотидных последовательностей нескольких стандартных генов. Следует отметить, что каждое дерево, если только оно не является раметой клона, имеет уникальный генотип (как отпечаток пальца «фингерпринт»), что можно использовать в судебно-ботанической практике для установления связи между изъятым лесным материалом и древесиной пня незаконно заготовленного дерева [Шилкина и др., 2019; Рябухина, Крутовский, 2023а,б]. Суть метода состоит в сравнительном анализе генотипов образцов растений (древесина и др. ткани), изъятых в партии неизвесного происхождения, с образцами конкретного насаждения, взятыми, например, с места незаконной рубки.

Для определения вероятности совпадения генотипических профилей образцов необходимы популяционные данные о частоте аллелей маркёров, использованных для генотипирования образцов, что является основой экспертного заключения об их принадлежности

Таблица 5.1. Диагностические генетические методики для судебно-ботанической идентификации древесины (по [Dormont et al., 2015] с изменениями)

Задача	ДНК-штрихкодирование	Популяционная генетика / филогеография	ДНК-фингер-принтинг
Идентификация рода	Да	–	Иногда
Идентификация вида	Да	Иногда	Иногда
Выявление происхождения	Иногда	Да	Иногда
Идентификация особи	Нет	Нет	Да
Определение возраста	Нет	Нет	Нет
Приблизительная стоимость образца	100–300 долл.		
Скорость анализа	Несколько дней		
Необходимость предварительной информации	Нет, но информация о предполагаемом таксоне полезна	О роде для вида, о регионе для вида, популяционно-генетические данные о частоте аллелей	О виде. В случае выявления происхождения нужна информация о локализации незаконной рубки
Требования к оборудованию	Лаборатория молекулярной биологии		
Требования к материалу	Образцы листьев, камбия или древесины нужных таксонов и потенциальных видов-двойников	Образцы листьев, камбия или древесины от многих особей со всего ареала вида	
Использование в настоящее время	Используется для идентификации видов в широком диапазоне таксонов, для древесины в настоящее время применяется ограниченно	Используется преимущественно в контексте исследований и в пилотных проектах	ДНК-дактилоскопия, ДНК-паспортизация с.-х. видов растений и животных. Для древесины в настоящее время применяется ограниченно
Ограничения для использования	Разработка видоспецифичных генетических маркёров (ДНК-штрихкодов), которые работают с ДНК, выделенной также из древесины	Разработка генетических маркёров и референсных баз, позволяющих различать области и таксоны, представляющие интерес	Разработка генетических маркёров и референсных баз, позволяющих различать особей в таксонах, представляющих интерес
Потребности в исследованиях	Разработка и судебно-ботаническая валидация методов	Разработка и судебно-ботаническая валидация дискриминирующих генетических маркёров и референсных баз данных	

к одному и тому же дереву. Несмотря на высокую точность данного подхода, при наличии достаточных популяционных данных, у метода есть существенный недостаток – это необходимость в информации о нахождении предполагаемого места незаконной рубки [Шуваев и др., 2022]. Для определения источника происхождения древесины отдельных деревьев и их групп необходимы популяционно-генетические базы с данными по частотам аллелей генетических маркёров для всех или основных районов рубок, которые основаны на результатах популяционно-генетических и филогеографических исследований.

Технологии ДНК-штрихкодирования и ДНК-фингерпринтинга в России могут быть особенно полезными для охраны краснокнижных древесных видов в таких флористически богатых регионах, как Кавказ и Дальний Восток. Так, они могут представлять большой интерес для охраны берёзы карельской [Ветчинникова, Титов, 2021a]. Хлоропластный геном берёзы карельской был полностью секвенирован и аннотирован, что дает возможность дополнительного выбора генов для разработки ДНК-штрихкодов этого ценного вида [Shestibratov et al., 2021].

Применение результатов популяционно-генетических и филогеографических исследований для определения источника происхождения древесины хозяйственно ценных древесных видов хвойных России (*Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *P. korainensis*, *Picea abies*, *P. obovata*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *L. sukaczewii*, *L. gmelinii*) дает более сложную картину. Это связано с тем, что данные виды произрастают от европейской части России до Дальнего Востока в разнообразных эколого-географических условиях, формируя огромные непрерывные ареалы. Для этих видов характерны низкие уровни межпопуляционной дифференциации, что способно снизить точность ДНК-методов при идентификации географического происхождения древесины. Тем не менее исторически повторявшиеся циклы репродуктивной изоляции и консолидации популяций у вышеперечисленных видов привели к формированию сложной генетической структуры, что было обусловлено дрейфом и потоками генов, гибридизацией и естественным отбором [Krutovskii, Bergmann, 1995; Semerikov, Lascoux, 2003; Polezhaeva et al., 2010; Semerikova et al., 2011; Petrova et al., 2018; Semerikov et al., 2018, 2020; Vasilyeva et al., 2021; Shuvaev, Ibe, 2021; Semerikov, Semerikova, 2023a,b; Zhou et al., 2023; Shuvaev et al., 2023; Bruxaux et al., 2024]. Выявленную с помощью фило- и геногеографических исследований генетическую структуру популяций можно использовать в качестве основы для разработки методов идентификации источников происхождения

древесины и репродуктивного материала хвойных видов России. К сожалению, перспективные широкоареальные исследования с применением большого числа маркёров из-за наличия у хвойных больших и сложных геномов и высокой распространенности этих видов в России очень затратны и поэтому редки [Новикова и др., 2023; Zhou et al., 2023; Bruhaux et al., 2023 и др.].

Для отечественных видов полностью секвенированы, собраны и аннотированы геномы: лиственницы сибирской – хлоропластный [Bondar et al., 2019], митохондриальный [Putintseva et al., 2020] и ядерный [Kuzmin et al., 2019; Bondar et al., 2022b]; ели европейской – хлоропластный и ядерный [Nystedt et al., 2013], а также митохондриальный [Sullivan et al., 2020]; сосны обыкновенной – хлоропластный⁹³ [Yu et al. 2022]; пихты сибирской – хлоропластный⁹⁴; сосны кедровой сибирской – хлоропластный [Baturina et al., 2019] и частично ядерный [Крутовский и др., 2014; Oreshkova et al., 2015].

Полногеномные данные позволили разработать высокоэффективные микросателлитные маркёры (SSRs) для сосны кедровой сибирской [Белоконь и др., 2016], лиственницы сибирской [Орешкова и др., 2017б, 2019] и пихты сибирской [Oreshkova et al., 2023], анализ которых можно проводить без привлечения дорогостоящего оборудования и специалистов.

Таким образом, возможности применения результатов проведённых исследований в области филогеографии и популяционной генетики для идентификации древесины и лесоматериалов выглядят следующим образом: 1) виды, исследованные с помощью митохондриальных и ядерных микросателлитных маркёров: сосна обыкновенная [Semerikov et al., 2018, 2020; Semerikov, Petrova, 2023], сосна сибирская [Shuvaev, Ibe, 2021; Shuvaev et al., 2023], пихта сибирская [Semerikov et al., 2019; Semerikov, Semerikova, 2023a], пихта сахалинская и белокорая [Semerikov, Semerikova, 2023б], ель сибирская и ель европейская [Tollefsrud et al., 2015; Tsuda et al., 2016], а также виды лиственниц Сибири и Дальнего Востока [Semerikov, Lascoux, 2003; Polezhaeva et al., 2010]; 2) виды, исследованные с помощью анализа однонуклеотидных полиморфизмов: лиственница сибирская [Blanc-Jolivet et al., 2018; Новикова и др., 2023] и другие виды лиственниц (*L. gmelinii*, *L. gmelinii* var. *olgensis*, *L. cajanderi*, *L. czekanowskii*) [Blanc-Jolivet et al., 2018], сосна

⁹³ NCBI GenBank accession number NC_035069.1.

⁹⁴ NCBI GenBank accession number KR476376.1.

обыкновенная [Vruxaugh et al., 2023], или сибирская и европейская [Zhou et al., 2023]. Идентификацию происхождения древесины вышеперечисленных видов можно проводить на уровне крупных регионов России. В крайнем случае, если район предполагаемого географического происхождения образцов отсутствует в геногеографической базе данных, то его всегда можно проверить на соответствие тому, который указан в электронных сопроводительных документах, собрав и проанализировав растительный материал из заявленной области.

Если для большинства видов хвойных России фило- и геногеографический подход в контроле за оборотом древесины в целом оправдан, то для популяций сосны обыкновенной не все так однозначно. С одной стороны, на западе Русской равнины, в Причерноморье и Крыму, в западной и восточной частях Кавказа и на Южном Урале можно проследить происхождение образцов сосны обыкновенной с помощью цитоплазматических маркёров [Semerikov et al., 2018, 2020]. С другой стороны, цитоплазматические маркёры не выявляют дифференциацию для всей остальной восточной части ареала вида. В то же время ядерные микросателлитные маркеры и данные по изменчивости 25830 SNP-локусов выделяют дальневосточный кластер сосны обыкновенной, но при этом обширная сибирская группа популяций остается крайне однородной по своему генетическому составу [Vruxaugh et al., 2023; Semerikov, Petrova, 2023; Sheller et al., 2023b]. Следовательно, возможность ДНК-идентификации географического происхождения древесины сосны обыкновенной в Сибири пока является открытым вопросом, что отнюдь не означает бесперспективности применения подхода, а лишь свидетельствует об ограничениях ДНК-метода при данных генетических маркёрах. Поэтому необходимы дальнейшие поиски более информативных маркёров с высоким уровнем генетической дифференциации между регионами и популяциями. Возможно, что для сибирских популяций сосны потребуется изучение большего числа локусов SNP ядДНК, разработка высокоизменчивых локусов мтДНК, а также комплексное применение физико-химических и дендрохронологических методов анализа. Альтернативным подходом к идентификации нелегальной древесины сосны в Сибири может стать метод ДНК-фингерпринтинга на основе ядерных локусов SSR [Шуваев и др., 2022] или ISSR [Сбоева и др., 2020; Vasilyeva et al., 2021], конечно, при условии обязательного наличия представительной референсной генетической базы данных популяций, а также информации о возможных районах нелегальных рубок.

Необходимо также отметить, что из-за дороговизны разработки высокопроизводительных панелей SNP-локусов важен предварительный анализ популяционной структуры вида с помощью более дешёвых методов (например, микросателлитной ядДНК). Это поможет отобрать референсные популяции, а также путём моделирования определить оптимальное число локусов для географических областей, где вид малоизменчив. Одновременно с этим можно проводить и подбор генетических маркёров путем их пространственной фильтрации на корреляции с географическими расстояниями, как это было продемонстрировано в исследовании по лиственницам [Blanc-Jolivet et al., 2018], где была показана эффективность применения пространственно скоррелированных SNP-мутаций при идентификации географического происхождения древесины лиственниц в России на уровне физико-географических областей Урала, Средней Сибири, Восточной Сибири и Дальнего Востока.

Результаты упомянутых выше работ Рослесозащиты по созданию базы данных по генетической изменчивости основных лесообразующих пород России могут стать основой при отборе референсных популяций, а также помочь в выявлении структуры изменчивости лесообразующих видов. Результаты дифференциации популяций позволят провести анализ и пространственную фильтрацию полногеномных наборов SNP-локусов, чтобы определить значимые корреляции их изменчивости с географическими расстояниями.

В случае комплексов видов лиственницы, в зависимости от наличия соответствующего набора оборудования, можно использовать маркёры митохондриальной и в некоторых случаях хлоропластной ДНК [Semerikov, Lascoux, 2003; Polezhaeva et al., 2010] или уже разработанный метод генотипирования 76 SNP-локусов [Blanc-Jolivet et al., 2018]. Кроме того, проведение пространственной фильтрации гораздо более масштабных панелей SNP-локусов [Новикова и др., 2023; Novikova et al., 2023a,b] даст возможность использовать географические карты с более высоким пространственным разрешением. Нужно подчеркнуть, что имеющийся задел для ДНК-идентификации древесины в ареале лиственниц на территории Российской Федерации связан, прежде всего, с генетическими кластерами комплекса видов лиственницы сибирской, даурской, ольгинской, Чекановского и Сукачёва, а также подразделением популяций лиственницы сибирской на западную и восточную группировки [Semerikov, Lascoux, 2003], причем дополнительные 3 кластера были выявлены

в западной части ареала по широтной трансекте Урала [Новикова и др., 2023].

Результаты исследования комплекса двух видов елей – сибирской и европейской – с применением набора из 480 тыс. SNP-локусов [Zhou et al., 2023] также позволяют анализировать происхождение их древесины в макрогеографическом масштабе (предуральский, уральский, обский и енисейский кластеры популяций). Однако, как и в случае с лиственницами, большое число локусов данной SNP-панели, возможно, избыточно и их следует проверить на корреляции с географическими расстояниями, чтобы отобрать наиболее информативные сайты. Аналогично этому географическое происхождение древесины других распространенных хвойных видов Сибири и Дальнего Востока – сосны сибирской и видов пихт – можно выявить на уровне крупных географических областей России (Алтай, Урал, Прибайкалье и т.д.) [Shuvaev et al., 2023; Semerikov, Semerikova, 2023a,б]. Таким образом, для всех перечисленных видов хвойных в той или иной мере существует потенциал при ДНК-контроле происхождения их древесины, за исключением протяжённых зон гибридизации (как внутри-, так и межвидовых), поскольку для них отследить происхождение образцов крайне сложно [Blanc-Jolivet et al., 2018].

По сравнению с хвойными видами, широко распространённые лиственные древесные растения с большими непрерывными ареалами в популяционно-генетическом отношении исследованы в России несравнимо меньше. Для некоторых из них (берёза повислая, осина и др.) проблема незаконного оборота древесины не является острой. Исключением являются дубы с их ценной древесиной, особенно дуб черешчатый. Для этого вида проведены масштабные популяционно-генетические исследования с применением современных генетических маркёров. В европейской части России и соседних странах наблюдается закономерное географическое размещение хлоропластных гаплотипов (хпДНК) этого вида [Семерикова и др., 2021]. В восточной части Русской равнины распространены два гаплотипа, не встречающиеся на северо-западе России, а также в Белоруссии, Польше и Западной Украине. В свою очередь, в западной части обнаружено девять других географически структурированных гаплотипов дуба черешчатого.

Крымско-Кавказская часть ареалов дуба сложна в отношении таксономической структуры и долгое время оставалась малоизученной с применением современных генетических маркёров. Исследования С.А. Семериковой с сотрудниками показали уникальность гаплотипов

популяций дуба Кавказа и Крыма [Семерикова и др., 2023а]. В Крыму выделены две географические группы популяций [Семерикова и др., 2023б]. В восточной горно-лесной части Крыма и на Западном Кавказе были распространены одни и те же гаплотипы. Установлено, что на Кавказе наиболее часто встречающиеся и родственные им гаплотипы территориально четко ограничены [Семерикова и др., 2023а]. Кроме того, выраженная генетическая дифференциация групп кавказских популяций дуба черешчатого подтверждена при использовании микросателлитных локусов ядерной ДНК [Семерикова и др., 2023б], а также SNP митохондрий и хлоропластов [Degen et al., 2023]. Показано резкое отличие Крымско-Кавказских популяций дуба черешчатого от популяций северной части ареала и дифференциация популяций внутри Крымско-Кавказского региона. Структура матерински наследуемых хпДНК-маркёров у близкородственных видов робуроидных дубов (дубы скальный, пушистый и др.) в Крымско-Кавказском регионе совпадает географически со структурой *Q. robur* [Семерикова и др., 2023а,б]. Однако виды дубов хорошо отличаются по ядерным микросателлитным маркёрам, как описано для *Q. robur* и *Q. petraea* [Семерикова и др., 2023б].

Результаты вышеперечисленных популяционно-генетических и филогеографических исследований дают возможность с высокой эффективностью географически локализовать древесину дуба в региональных масштабах, а также определить происхождение лесных материалов из России и других стран Европы. Например, исследование генетической дифференциации 197 выборок дуба черешчатого по 359 локусам SNP и InDel (мутация по типу инсерция-делеция) ядерной ДНК позволило выявить в пределах всего ареала вида подразделенность популяций на несколько крупных групп (рис. 5.4) [Degen et al., 2021].

Показано, что генетические расстояния между популяциями дуба черешчатого, вычисленные для ядерных генетических маркёров, достоверно коррелируют с расстояниями, вычисленными для хлоропластных и митохондриальных генетических маркёров. Для более точного выявления места происхождения древесины или репродуктивного материала лучше использовать несколько типов генетических маркёров, каждый из которых имеет собственные методические преимущества. Результативность тестов на правильность определения принадлежности выборки из 10 особей дуба черешчатого к той или иной группе популяций составила 93–95%. Высокий процент правильной идентификации объясняется статистически значимой ($p < 0,001$)

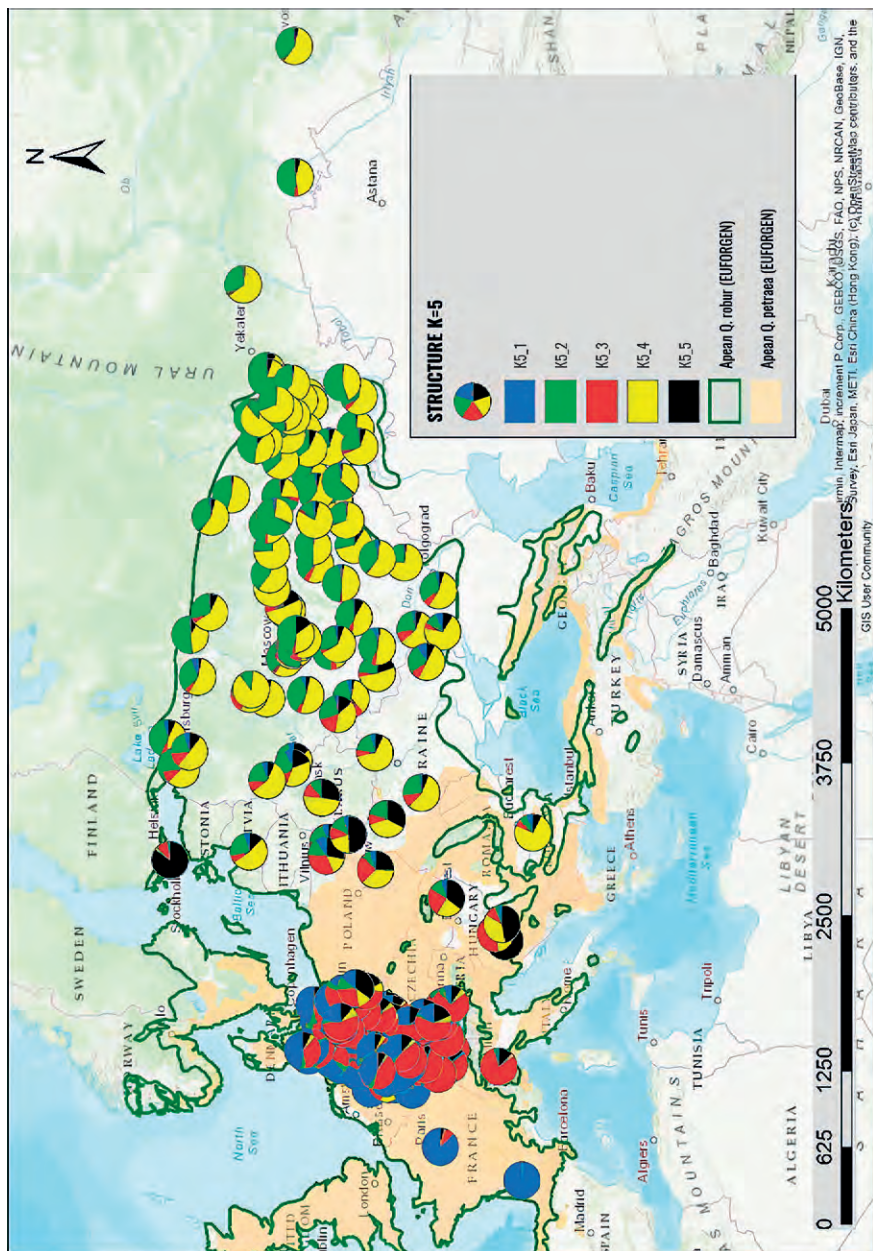


Рис. 5.4. Генетическая кластеризация 197 выборков дуба черешчатого в пределах ареала вида по данным 359 локусов SNP и InDel (инсерция-делеция) ядерной ДНК [Degen et al., 2021b].

корреляцией географических и генетических дистанций на расстоянии до 1 300 км (рис. 5.5). На Русской равнине число генетических групп дуба сравнительно небольшое (см. рис. 5.4). Тем не менее правильность географической идентификации выборок для данных локальных популяций достигала 93% [Degen et al., 2022]. Приведенное выше исследование генетической структуры робуроидных дубов является хорошим примером международного сотрудничества с целью решения проблем сохранения генетического разнообразия и мониторинга основных лесообразующих пород.

Интенсификация исследований в области разработки ДНК-маркёров древесных видов позволяет предположить, что потенциал методов ДНК-анализа при установлении законности происхождения древесины будет только повышаться. По мере развития ДНК-технологий их разрешающая способность и производительность увеличиваются, а стоимость анализа многократно снижается.

Развитие молекулярно-генетического подхода в контроле за оборотом древесины, помимо сугубо практической пользы, также обещает

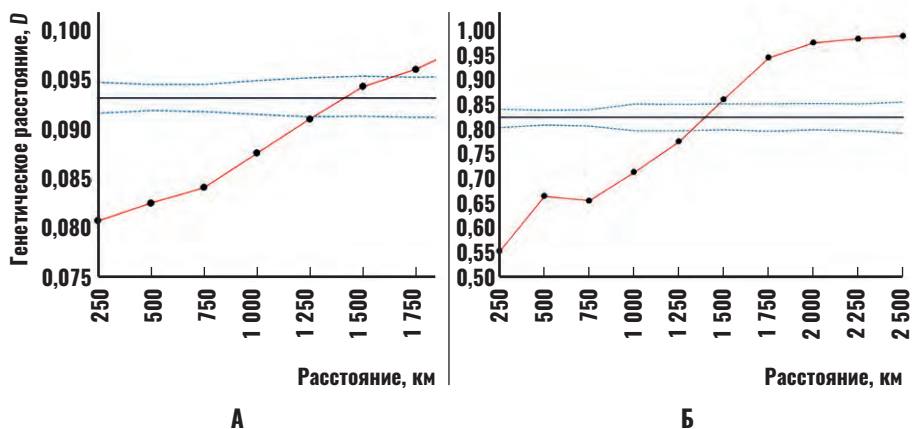


Рис. 5.5. Корреляция географических расстояний с генетическими, вычисленными по частотам аллелей локусов ядерной ДНК (А), хлоропластных и митохондриальных гаплотипов (Б) дуба черешчатого [Degen et al., 2021в].

Горизонтальной линией черного цвета обозначены генетические расстояния между популяциями при их случайном распределении, синими пунктирными линиями показаны границы 95%-го доверительного интервала, за пределами которого корреляции статистически значимы

и беспрецедентные перспективы в области мониторинга биоразнообразия и устойчивого управления лесными экосистемами. В свою очередь, эффективность применения генетических маркёров в контроле за происхождением древесины напрямую определяется наличием соответствующих референсных популяционно-генетических баз данных конкретных видов и большинства их популяций. В отсутствие таких баз использование генетических методов ограничено и эффективно часто только в сочетании с другими методами.

5.3. Использование лесных генетических ресурсов⁹⁵

Лесные генетические ресурсы используются в лесном хозяйстве, прежде всего, для воспроизводства лесов и проведения мероприятий по защитному лесоразведению. Воспроизводство лесов включает комплекс мероприятий по лесному семеноводству, лесовосстановлению и уходу за насаждениями. В России мероприятия по лесовосстановлению и лесоразведению регулируются законодательно на федеральном уровне Лесным кодексом РФ и соответствующими приказами Минприроды России⁹⁶. Они направлены на сохранение видового и типологического разнообразия лесных ресурсов, повышение потенциала самовоспроизводства, улучшение качества лесов, в том числе на увеличение их продуктивности.

Искусственное восстановление лесов, лесоразведение, реконструкция малоценных лесных насаждений осуществляются путем создания лесных культур: посадки семян, саженцев, в том числе с закрытой корневой системой, черенков или посева семян лесных растений. Для выращивания посадочного материала и создания лесных культур используют районированные семена лесных насаждений. Не допускается применение нерайонированных семян, а также семян лесных растений, посевные и иные качества которых не проверены.

⁹⁵ В данном разделе сообщается об использовании ЛГР с упором на лесной репродуктивный материал и воспроизводство лесов/плантационное лесоводство, в то время как в главах 6 и 7 обсуждается использование ЛГР в программах лесной селекции.

⁹⁶ Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 25.03.2019 №188 «Об утверждении Правил лесовосстановления, состава Проекта лесовосстановления, Порядка разработки проекта лесовосстановления и внесения в него изменений», приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 28.12.2018 № 700 «Об утверждении Правил лесоразведения, состава проекта лесоразведения, порядка его разработки», постановление Правительства Российской Федерации от 07.05.2019 № 566 «Об утверждении Правил выполнения работ по лесовосстановлению или лесоразведению лицами, использующими леса в соответствии со статьями 43–46 Лесного кодекса Российской Федерации, и лицами, обратившимися с ходатайством или заявлением об изменении целевого назначения лесного участка» и др.

Для устойчивого обеспечения воспроизводства лесов семенами лесных растений с ценными наследственными свойствами в стране созданы объекты лесного селекционного семеноводства (см. главу 6).

Лесные культуры могут создаваться одной главной лесной древесной породой (чистые культуры) или несколькими главными и сопутствующими видами лесных деревьев и кустарников (смешанные культуры). Главную породу отбирают из местных лесных древесных пород, и она должна отвечать целям лесовосстановления и соответствовать природно-климатическим условиям лесного участка. При выборе сопутствующих пород учитывают их влияние на главную породу. Сопутствующие породы вводят в лесные культуры в основном путем чередования их рядов с рядами главной породы или путем смешения звеньев главной и сопутствующих пород в ряду.

Лесовосстановление осуществляется естественным, искусственным или комбинированным способом в целях восстановления вырубленных, погибших, повреждённых лесов, а также сохранения полезных функций лесов, их биологического разнообразия (ст. 62 Лесного кодекса РФ). В лесах, повреждённых в результате промышленных выбросов, рекреационных нагрузок, воздействий вредных организмов и пр., лесовосстановительные мероприятия проводят для формирования лесных насаждений, устойчивых к указанным факторам повреждения. В защитных лесах и на особо защитных участках лесов эти мероприятия обеспечивают создание лесных насаждений, соответствующих целевому назначению категорий защитных лесов и особо защитных участков лесов.

Лесовосстановительные мероприятия в России в последние десятилетия практически полностью компенсируют площади сплошных рубок. В 2023 г. лесовосстановительные мероприятия проведены на площади 1 420,1 тыс. га, в том числе искусственное лесовосстановление – на площади 217,8 тыс. га, комбинированное лесовосстановление – 72,5 тыс. га, меры содействия естественному лесовозобновлению – 1 129,8 тыс. га. Большая часть площадей (80%) восстанавливается естественным путем, что гарантирует в будущем сохранение ЛПР, характерных для местных условий произрастания лесов. Кроме того, Рослесхозом, в целях привлечения внимания общества к вопросам сохранения благоприятной окружающей среды и воспитания бережного отношения к российскому лесу, ежегодно проводятся общественные акции по посадке деревьев и кустарников с привлечением общественности, активистов и студентов. В 2022 г. в рамках акции «Сад памяти» было высажено 33,2 млн

деревьев, а в рамках акции «Сохраним лес» – 70,6 млн деревьев [О состоянии..., 2023].

Лесоразведение осуществляется на землях лесного фонда и землях иных категорий, в основном на землях сельскохозяйственного назначения, в целях предотвращения эрозии почв и других связанных с повышением потенциала земель целях. Основным методом создания лесных насаждений при лесоразведении является посадка культур. Большое значение для восстановления генетического разнообразия имеет лесоразведение на землях иных категорий, на которых ранее леса не произрастали, их создают с целью предотвращения водной, ветровой и иной эрозии почв, формирования защитных насаждений. Объемы работ по лесоразведению из года в год сокращаются (от 6,6 тыс. га в 2007 г. до 0,8 тыс. га в 2018 г.). Между тем в России резерв площадей для проведения лесоразведения, в том числе в целях защиты почв, водных источников и населенных пунктов, имеется в различных категориях земель.

С 2016 г. юридические лица, осуществляющие воспроизводство лесов, ежегодно предоставляют в органы государственной власти (Рослесхоз) и/или органы местного самоуправления отчет о воспроизводстве лесов. В отчете о воспроизводстве лесов содержится информация о мероприятиях по лесовосстановлению: площади, на которой осуществляется воспроизводство лесов, характеристики используемых при воспроизводстве лесов семян и посадочного материала лесных растений и другая информация, установленная законом.

В Российской Федерации разработана система мер, обеспечивающих проведение государственного мониторинга воспроизводства лесов⁹⁷. Работы по мониторингу воспроизводства лесов выполняет Рослесозащита. Государственный мониторинг воспроизводства лесов включает ежегодную оценку изменения площади земель, на которых расположены леса; ежегодное выявление земель, требующих лесовосстановления; оценку характеристик лесных насаждений при воспроизводстве лесов; оценку характеристик используемых при воспроизводстве лесов семян лесных растений и посадочного материала лесных растений, а также оценку эффективности воспроизводства лесов. Государственный мониторинг воспроизводства лесов осуществляется путем наблюдения с использованием наземных, авиационных или космических средств, а также

⁹⁷ Приказ от 19.02.2015 № 59 «Об утверждении Порядка осуществления государственного мониторинга воспроизводства лесов» и приказ от 20.01.2015 № 28 «Об установлении Порядка предоставления отчета о воспроизводстве лесов и лесоразведении и его формы».

путем сбора и анализа информации. Государственный мониторинг воспроизводства лесов является частью государственного экологического мониторинга (государственного мониторинга окружающей среды).

5.4. Промышленные лесные плантации

Плантационное лесовыращивание широко распространено во многих странах мира и является доходной статьёй лесного бизнеса. Ежегодно в мире создается более 1 млн га плантационных культур для получения балансов, пиловочника, фанерного кряжа, сырья для энергетических нужд и др. [Цивенкова и др., 2005]. По экспертным оценкам, от 10 до 17% древесины, потребляемой в мире, производится на плантациях [Комментарии..., 2022].

По определению ФАО «лесные плантации – это лес, созданный посевом или посадкой в рамках лесовосстановления или лесоразведения, представленный интродуцированными породами». В России несколько иной подход к данному понятию: согласно статье 42 Лесного кодекса РФ «Плантации – лесные насаждения искусственного происхождения определённых пород (целевых пород), за счет которых обеспечивается получение древесины с заданными характеристиками», т.е. в нашей стране ключевым является то, что лесные плантации создаются не только интродуцированными, но и аборигенными породами и предназначены для ускоренного выращивания древесины разного целевого назначения [Загидуллина, 2018].

В России имеется достаточно большой опыт плантационного (ускоренного) лесовыращивания [Шутов и др., 1984; Шутов, Маркова, 2007; Желдак, 2013]. Создание лесных плантаций и их эксплуатация в стране являются новым видом использования лесов, который введен с 2007 г. Лесным кодексом РФ, и представляет собой предпринимательскую деятельность. Лесные плантации могут создаваться на землях лесного фонда и землях иных категорий. Проведение рубок на лесных плантациях допускается без ограничений.

Создание специальных балансовых плантаций хвойных пород с коротким оборотом рубки способствует обеспечению лесопильной и целлюлозно-бумажной промышленности сырьём. Для создания лесных плантаций используют ель, сосны, пихты и лиственницы. В южных регионах с той же целью в основном выращивают быстрорастущие лиственные породы: эвкалипт, тополь и осину. В Центральной России и в некоторых других регионах страны выделено большое число

быстрорастущих и хозяйственно ценных форм (клонов) тополя, осины, березы, которые могут быть использованы для создания лесных плантаций [Царев и др., 2019, 2021в; Паничев и др., 2023].

В зависимости от сроков ротации лесные плантации подразделяются на мини-ротационные, миди-ротационные и лонг-ротационные. Мини-ротационными, или короткоротационными, плантациями считаются насаждения с оборотом рубки для быстрорастущих лиственных пород 1–5 лет и для хвойных – 10 лет с густотой посадки 5–40 тыс. шт./га. Они позволяют в короткие сроки получать большие объемы древесной биомассы. Миди-ротационными плантациями называются плантации с оборотом рубки 6–10 лет при густоте посадки 1–4 тыс. шт./га [Zuffa, 1981; Царев, Мироненко, 1997]. Лонг-ротационными плантациями считаются искусственные насаждения с ротацией 11–20 лет и более (до наступления количественной спелости древесины, например, у тополей количественная спелость древесины наступает в 25–27 лет) [Царев и др., 2010, 2023].

При создании лесосырьевых плантаций в России всё большее применение находит клональное микроразмножение (см. раздел 5.2.1.), которое позволяет не только производить репродуктивные материалы наиболее ценных генотипов древесных пород, но и в ускоренном режиме использовать селекционные достижения на основе производства высококачественного посадочного материала [Сиволапов и др., 2014б]. Лесные плантации, как и любые лесные насаждения, имеют экологическое значение. Можно отметить их почвозащитное значение в борьбе с деградацией почв, их роль в поглощении углерода и пр.

Следует учесть, что при создании промышленных лесных плантаций воспроизводится узкое генетическое разнообразие, поскольку ЛРМ для них часто формируют на уровне клонов. Это не несёт рисков при коротких «севооборотах» быстрорастущих пород, поскольку даже при сильном снижении генетического разнообразия создаваемой плантации риск неудачи не очень высок. При культивировании медленнорастущих видов, выращиваемых в длительных «севооборотах», сокращение генетического разнообразия создаваемой плантации увеличивает риск неудачи по неизвестным или неожиданным причинам, даже начиная со времени посадки. Этот риск дополнительно возрастает в случае переноса семян и в условиях изменения климата, главным образом за счет направленного отбора, и его следует учитывать представителям лесного бизнеса (см. раздел 5.4.4).

5.4.1. Промышленные плантации тополей

Интерес к тополи для создания высокопродуктивных плантационных насаждений связан с его быстрым ростом, способностью к вегетативному размножению, высокой приживаемостью, большим разнообразием видов, гибридов и сортов. Имеются исследования о возможности плантационного выращивания тополей в условиях полупустыни Астраханской обл. при орошении сточными водами [Царев, 1985; Царев и др., 2021б].

Сырье, выращиваемое на мини-ротационных плантациях, используют в следующих целях: получение щепы и пеллет для энергетических нужд, производство спичечной соломки, лекарственного сырья, веточного корма для скота; в химической промышленности – для изготовления винного спирта, шёлка, штапеля, кордовых волокон, целлофана и прочих изделий. Для создания мини-ротационных плантаций можно использовать бальзамические тополя и их гибриды как наиболее быстрорастущие в ювенильном возрасте виды. Черные тополя на мини-ротационных плантациях в ювенильном возрасте несколько уступают бальзамическим. Исследования показали, что средний выход фитомассы плантаций бальзамических тополей, созданных в условиях лесостепи при густоте посадки 20 тыс. шт./га, составляет 12 т/га в год. Максимальный выход отмечен при обороте рубки 2–3 года [Царев, Мироненко, 1997].

В видовой ассортимент миди-ротационных плантаций входят в основном чёрные тополя и некоторые межсекционные гибриды, которые к возрасту 6–10 лет догоняют и даже обгоняют по росту бальзамические. Тополя, выращенные на миди-ротационных плантациях, в 7–10 лет имеют высоту 11,5–19,7 м, диаметр – 16–29 см. По результатам многолетних испытаний, проведённых селекционерами ВНИИЛГИСБиотех, в группу перспективных из 84 изученных на Семилукском популетуме⁹⁸ клонов отобрано 11 лучших генотипов [Царев и др., 2010]. В ассортимент для миди-ротационных плантаций включены в основном евро-американские культивары (9 клонов), отечественный межсекционный гибрид ‘Э.с.-38’ и спонтанный гибрид тополь берлинский (табл. 5.2). Древесина тополей миди-ротационных плантаций может использоваться в целлюлозно-бумажной промышленности, строительстве, для химической переработки и в других производствах.

⁹⁸ Популетум – это испытательное насаждение тополей, созданное в соответствии с методикой полевого опыта с определенным числом повторностей и рандомизированным размещением растений.

Таблица 5.2. Динамика роста тополей Семилукского популутума, рекомендуемых для закладки миди-ротационных плантаций в лесостепной и степной зонах Воронежской обл.

Тополь	Инв. №	Средние показатели роста в зависимости от возраста, лет										Запас в 10 лет, м ³ /га
		Высота, м					Диаметр, см					
		7	8	9	10	7	8	9	10			
'Бахельери'	30	11,8	15,1	17,6	19,7	17	22	23	26	186		
'Вернирубенс'	54	13,0	15,8	17,1	19,2	18	21	22	26	240		
'Гельрика'	21,80	11,5	14,8	16,8	19,0	20	24	25	29	256		
'Брабантика175'	158	12,4	14,4	16,6	18,6	18	21	24	26	166		
'Брабантика176'	56	12,4	14,8	16,9	18,8	18	22	24	27	277		
'Каролинский'	162	12,2	14,7	16,5	18,9	18	21	22	24	182		
'Регенерата'	78,79	11,9	14,7	16,6	19,1	19	24	26	29	282		
'Робуста-236'	156	11,5	14,5	16,4	18,9	16	20	22	24	269		
'Сакрау-59'	161	12,3	15,3	16,2	17,8	17	19	21	23	173		
'Э.с.-38'	94	11,5	14,0	16,3	19,1	17	21	22	25	232		
Берлинский	130	10,5	13,4	15,5	17,8	16	19	21	23	166		
Среднее по рекомендуемым тополям		12,0	14,7	16,6	18,8	18	21	23	26	212		
Осокорь (контроль № 1)	131	10,2	12,2	14,0	15,6	14	20	21	22	72		
'Пионер' (контроль № 2)	42	11,0	13,3	15,1	16,7	16	19	21	22	119		

Для создания лонг-ротационных плантаций рекомендуются в основном деревья чёрного тополя с раскидистой формой кроны, включая евро-американские культивары, как наиболее быстрорастущие клоны. Сохранность рекомендуемых клонов тополей в возрасте количественной спелости древесины достаточно высокая (86%). Запасы древесины в 20-летнем возрасте в среднем составляли 423 м³/га. В 25 лет они существенно увеличились – до 613 м³/га. Запасы древесины на контрольном участке (местного тополя осокоря) в 20-летнем возрасте составляли всего 185 м³/га (табл. 5.3).

При создании лонг-ротационных плантаций тополя с оборотом рубки 11–20 лет и более необходимо тщательно подбирать участки, которые должны отличаться высоким плодородием, оптимальной влажностью и близкой к нейтральной реакцией среды (рН 6,8–7,2). Необходимо также отбирать перспективный ассортимент конкурентно способных культиваров, обеспечивать оптимальную технологию выращивания, своевременно и тщательно проводить уходы.

Таблица 5.3. Сохранность и продуктивность тополей Семилукского популетума, рекомендуемых для закладки лонг-ротационных плантаций в лесостепной и степной зонах Воронежской обл.

Тополь	Инв. No	Средний показатель			
		Сохранность, %		Запас древесины, м ³ /га	
		20 лет	25 лет	20 лет	25 лет
Волосистоплодный	83	100	96	342	428
‘Вернирубенс’	54	92	88	465	612
‘Гельрика’	21,80	88	79	535	824
‘Брабантика175’	158	63	63	352	512
‘Регенерата’	78,79	82	82	710	976
‘Робуста-236’	156	92	88	370	414
‘Э.с.-38’	94	100	100	405	641
Берлинский	130	88	88	371	570
Среднее по рекомендуемым тополям		88	86	423	613
Осокорь (контроль No 1)	131	54	50	185	218
‘Пионер’ (контроль No 2)	42	63	50	285	410

Древесина тополя, выращенная на лонг-ротационных плантациях, может использоваться в целлюлозно-бумажной промышленности с целью получения пиловочника, балансов, целлюлозы, бумаги и специальных бумажных изделий (салфетки, полотенца, картон и пр.). Она также может применяться в строительстве (бревна, доски, брусья, ДСП, ДВП, фанера, дрань для кровли), в химической промышленности и биоэнергетике [Царев, 2018].

5.4.2. Промышленные плантации хвойных деревьев на севере европейской части России

В России плантационное выращивание хвойной древесины слабо развито, но определенный опыт в этом направлении все же имеется. Ниже представлены некоторые итоги создания плантаций хвойных деревьев в Республике Карелии, Псковской и Ленинградской областях.

Лесные плантации Республики Карелии. В настоящее время лесная промышленность Республики Карелии обеспечивает два гиганта целлюлозно-бумажной промышленности – Кондопожский ЦБК (сульфитная варка ели) и Сегежский ЦБК (сульфатная варка сосны) – как собственным сырьем, так и поставками за счет привозной древесины. Со временем вопрос обеспечения ЦБК сырьём будет еще актуальнее. Наряду с неудачными плантационными посадками ели⁹⁹, в Карелии имеется успешный опыт плантационного выращивания сосны обыкновенной.

Культуры сосны обыкновенной созданы в Петрозаводском лесхозе в 1982–1984 гг. на площади 2,9 га по плантационному типу¹⁰⁰. В качестве посадочного материала использованы 1–2-летние сеянцы, выращенные в теплице базисного питомника Петрозаводского лесхоза. Первоначальное количество сеянцев сосны при схеме посадки 3 × 1 м составило 3 тыс. шт./га, при схеме 3 × 2 м – 1,5 тыс. шт./га. Почва супесчаная. В начале XXI в. было проведено обследование 3-х участков [Царев, Лаур, 2009; Лаур, 2012]. Результаты измерений, приведенные в табл. 5.4, показывают, что в 28–29-летнем возрасте запас культур сосны, созданных

⁹⁹ Балансовая плантация ели Пудожского лесхоза Республики Карелии, заложенная 1–2-летними сеянцами в 1981–1984 гг. на песчаной почве без гумусового слоя посадочным материалом неизвестного происхождения. Неудачный опыт показал, что при создании промышленных плантаций необходимы подбор соответствующих лесорастительных условий и использование селекционно улучшенного посадочного материала.

¹⁰⁰ Культуры созданы под руководством доцента СПбГЛТУ Ф.А. Чепика.

Таблица 5.4. Показатели культур сосны обыкновенной при разной густоте посадки в черничном типе леса (2009 г.)

№ участка	Год посадки	Схема посадки, м	Кол-во живых, шт./га	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Средний объем* ствола, м ³	Запас, м ³ /га	Средний прирост, м ³ /га/год
1	1982	3×2	697	20,5	14,0	0,22	154,3	5,14
2	1983	3×1	2 161	15,1	13,2	0,11	241,6	8,33
3	1987	3×1	1 526	13,3	10,0	0,07	105,9	4,24

* Видовое число при определении объема ствола $f = 0,47-0,50$; коэффициент формы $q = 0,67$

по плантационному типу при разной схеме посадки, составил 154,3 и 241,6 м³/га, что для условий Карелии высокопродуктивно. При более редкой посадке сосны (3 × 2 м) средний объем ствола составил 0,22 м³, что в 2 раза превышает объем ствола при более густой посадке (3 × 1 м) в том же возрасте. Также отмечено, что недостаток ухода (участок № 3) существенно влияет на прирост. Несмотря на минимум ухода (проведены прополка после посадки и рубки ухода в междурубьях), состояние культур удовлетворительное. Низкая приживаемость культур связана с отсутствием дополнения и естественным отпадом.

Балансовые плантации сосны можно закладывать с различной исходной густотой:

а) При посадке сосны по схеме 3 × 1 м (3 тыс. шт./га) к 30-летнему возрасту в черничниках можно получить запас до 240 м³/га. При этом средний диаметр деревьев составляет 15 см, средняя высота – 13 м. Необходимо проведение рубок ухода (рубка больших, отстающих в развитии или имеющих пороки деревьев). При отсутствии изреживания будет происходить естественный отпад деревьев. Культуры такого типа пригодны для выращивания древесины на биомассу в условиях низкоинтенсивного лесного хозяйства.

б) При более редкой посадке 3 × 2 м (1,5 тыс. шт./га) запас сосны на 1 га в том же возрасте на 36% ниже (154,3 м³ по сравнению с 241,6 м³). Но средний объем одного ствола в 2 раза больше (0,22 м³ по сравнению с 0,11 м³), что при дальнейшем выращивании позволит получать не только балансы, но и пиловочник.

Лесные плантации Ленинградской и Псковской областей. В 1975–1992 гг. СПБНИИЛХ были созданы опытные объекты с целью

изучения роста и продуктивности лесных плантаций сосны обыкновенной и ели обыкновенной в зависимости от методов их создания, первоначальной густоты, разной интенсивности разреживаний и комплексных уходов [Ковалев, 2005; Лесосырьевые плантации, 2008]. Например, опытные и опытно-производственные участки лесных культур сосны и ели II класса возраста были заложены по сходным технологиям в Балтийско-Белозёрском таежном лесном районе (лесной стационар «Орлинский», Ленинградская обл.) и в лесном районе хвойно-широколиственных (смешанных) лесов (лесной стационар «Дигонец», Псковская обл.).

Лесной стационар «Дигонец» площадью 12 га был создан на пахотных землях, вышедших из сельскохозяйственного оборота в конце 1930-х гг. Типы лесорастительных условий – кисличные и кислочно-черничные. Обработка почвы выполнена летом 1975 г. плугом ПЛО-400. Весной 1976 г. проведена посадка 4-летних (2+2) саженцев ели и 3-летних (1+2) саженцев сосны. Для выращивания сеянцев сосны и ели использовали местные семена нормальной селекционной категории.

Лесной стационар «Орлинский» площадью 11 га был заложен на бывшем осушенном закусаренном сенокосе. Лесорастительные условия – от разнотравных до травяно-таволжных. Обработка почвы проведена летом 1975 г. плугом ПЛО-400. Посадка осуществлена в мае 1976 г. 3-летними сеянцами ели, выращенными из местных семян нормальной селекционной категории.

Обследование этих участков плантационных культур позволило выявить закономерности, определяющие их устойчивость и получение максимального объема древесного сырья. Установлено, что механическая обработка почвы является эффективным технологическим приёмом, она обеспечивает высокую скорость роста лесных плантаций на протяжении 26 лет [Бутенко, 2008]. При посадке в плужные пласты в кисличных лесорастительных условиях ель быстро выходит из-под влияния травяного покрова. Внесение минеральных удобрений без ограничения развития травянистой растительности химическими методами мало сказывается на росте ели, поскольку почва богата элементами питания, которых достаточно для нормального роста и развития ели в течение первых 20–25 лет.

Оценивая влияние минеральных удобрений (100 кг/га аммиачной селитры) на динамику роста плантаций сосны, нужно отметить, что их внесение в первом 5-лети не сказалось на росте сосны как в высоту, так и по диаметру при всех режимах густоты (в вариантах без

ограничения развития травяного покрова гербицидами). В 15-летнем возрасте 2-кратное внесение минеральных удобрений вызвало увеличение среднего диаметра на 7–11%, запаса древесины – на 20–26 м³/га. Таким образом, в кисличных и кислично-черничных лесорастительных условиях богатство почвы обеспечивает сосну элементами питания в первые 15–25 лет и даже 2-кратное внесение аммиачной селитры не во всех вариантах опытов приводит к увеличению диаметра и запаса древесины [Ковалев и др., 2004].

Более значительное влияние на рост плантаций сосны и ели оказывает густота посадки. Опытные участки были заложены с разной густотой культур: 1 000, 2 000 и 4 000 шт./га (среднее расстояние между рядами 3,5 м, в ряду – 3,2 м, 1,6 м и 0,8 м соответственно).

В первое 5-летие достоверных различий в показателях роста сосны по вариантам исходной густоты не выявлено. Во втором 5-летию с увеличением густоты посадки от 1 тыс. до 4 тыс. шт./га средний диаметр снижается на 3–20%. В последующие 5 лет высота практически во всех вариантах густоты выравнивается, а диаметр с увеличением густоты уменьшается на 31–54%. Средняя высота насаждений в этом возрасте практически не реагирует на густоту древостоя. Площади сечения стволов и запасы древесины в вариантах с густотой посадки 2 тыс. и 4 тыс. шт./га выравниваются. В 26-летнем возрасте процесс выравнивания некоторых показателей роста культур между вариантами густоты посадки продолжается. В густых посадках отмечается интенсивный отпад деревьев в процессе самоизреживания, в редких культурах отпад растений не наблюдается. В 34-летних культурах (через 25–27 лет после разреживания) при количестве сохранившихся деревьев 0,88–2,5 тыс. шт./га площадь сечения стволов составляет 18,5–45,5 м²/га, запас древесины – 300–500 м³/га. Класс бонитета – Iа–II.

Закономерности, установленные в сосновых насаждениях, проявляются и в культурах ели, но в более сглаженном виде из-за биологических свойств породы. Конкуренция в культурах ели с густотой посадки 4 тыс. шт./га возникает уже в 10–15-летнем возрасте. Максимальные значения средней высоты и диаметра в этот период наблюдаются при исходной густоте посадки 1 тыс. шт./га. В вариантах с исходной густотой 2,0 тыс. шт./га эти показатели меньше на 6–18%, а при густоте 4 тыс. шт./га – на 11,5–43,9%. В густых культурах преобладают более тонкомерные деревья, усиливается процесс дифференциации деревьев. К 35 годам продолжается самоизреживание: при густоте 4 тыс. шт./га отпад составляет 22,7–42,4%, 2 тыс. шт./га – 3,4–33,6%,

а при густоте 1 тыс. шт./га – 2,2 %. На разреженных секциях отпад растений – 2,3–24,3%.

Изучение динамики пространственной структуры искусственных древостоев показало, что лучшие, хорошо сформированные деревья растут быстрее средних в 1,5–1,8 раза и производят в течение жизни древостоя 2/3 его общей биологической и древесной массы. Ранговый статус деревьев определяется в 8–10 лет, затем на уровне высокой (0,8–0,9) вероятностной детерминации устойчиво сохраняется [Лесосырьевые плантации..., 2008].

Жёсткая внутривидовая конкуренция при избыточной густоте сильно снижает влияние лесохозяйственных мероприятий. Негативное воздействие избыточной густоты проявляется тем раньше, чем быстрее и лучше растут культуры. Удаление отставших в росте и мешающих лидерам особей позволяет в процессе ухода сформировать интенсивно растущий древостой целевого назначения [Степаненко, 2013].

Для плантационных культур старше 11–12 лет разреживание особенно важно, но именно в этом возрасте оно редко выполняется из-за отсутствия коммерчески ценной древесины. В возрасте 15–25 лет максимальные значения диаметра ствола имеют культуры густотой до 2,0 тыс. шт./га. С увеличением густоты уменьшаются средние диаметры стволов, усиливается дифференциация и естественный отпад культур (сосновых меньше, чем еловых). В последующие годы происходит увеличение запасов разреженных древостоев до показателей продуктивности, соответствующих типу условий местопроизрастания [Степаненко, 2013]. К 25-ти годам средние запасы древесины на стационарах в вариантах опытов, рекомендуемых к внедрению в Ленинградской обл., по ели составляли 117 м³/га, по сосне – 147 м³/га, что соответствует показателям прогнозных таблиц хода роста плантационных древостоев и в 2,0–2,5 раза превышает запасы хвойных молодняков естественного происхождения [Лесосырьевые плантации..., 2008]. В 40-летних культурах ели средние запасы составляют 300 м³/га, сосны – 350 м³/га.

В настоящее время плантационные культуры сосны и ели в Псковской и Ленинградской областях по высоте в 1,5–2 раза превосходят аналогичные одновозрастные естественные древостои и производственные лесные культуры в схожих условиях произрастания.

При низкой густоте закладки лесных плантаций сосны и ели не обеспечивается требуемое количество растений для отбора (деревьев-лидеров) при разреживании, а также исключается возможность

Таблица 5.5. Рекомендуемая густота плантационных культур в таежной зоне по возрастным этапам

Порода	Возраст, лет	Густота, тыс. шт./га*
Сосна	11–13	2,0–2,5
	21–25	1,5–2,0
	35–40	0,6–0,9
Ель	12–15	1,8–2,5
	25–30	1,5–2,0
	35–40	0,7–1,0

* Рекомендуемая густота по возрастным этапам для выращивания посадочного материала семян селекционной категории улучшенные и сортовые будет корректироваться.

коммерческого промежуточного пользования. Использование улучшенных и сортовых семян для выращивания посадочного материала для закладки лесных плантаций позволит снизить исходную густоту. В зависимости от густоты будет меняться и сбег ствола: в редких культурах заметна сильная сбежистость, с увеличением густоты она уменьшается. Реализация режимов оптимальной густоты на протяжении всего цикла выращивания древостоев сосны и ели (табл. 5.5) обеспечивает формирование основной массы древесины за счет деревьев с повышенной энергией роста.

Следовательно, при разреживании формируются более крупномерные деревья, а фитоценозы восстанавливают сомкнутость и продуктивность в соответствии с лесорастительными условиями. При этом будет формироваться высокопродуктивный древостой, однородный по размерам и качеству древесины.

Таким образом, определяющими факторами на этапе закладки плантационных культур сосны и ели являются обработка почвы и исходная густота посадки. Для закладки рассмотренных выше участков были использованы нормальные семена, при этом относительная разница в продуктивности насаждений, созданных из генетически улучшенных семян, по сравнению с опытными культурами могла бы достигать от 9 до 15%. Еще больший эффект при создании лесных плантаций ели (повышение на 35–40%) может дать применение технологии клоновой селекции для вегетативного размножения отобранных лучших генотипов.

5.4.3. Лесные плантации берёзы карельской

Берёза карельская – один из наиболее ценных и уникальных представителей аборигенной лесной дендрофлоры Северо-Запада России. Лесов берёза карельская не образует, произрастает одиночно или небольшими, как правило, изолированными друг от друга группами [Ветчинникова и др., 2013].

В России первые лесные культуры берёзы карельской были созданы в 1930-е гг. Н.О. Соколовым по инициативе академика В.Н. Сукачева Карелии. С 1949 г. эти работы проводились планомерно, хотя ежегодные объёмы до 1971 г. были незначительными. Для их увеличения в конце 1960-х гг. в Карелии были организованы специализированные хозяйства. Посев семян заменили на выращивание посадочного материала: сначала в открытом грунте, а с 1972 г. – с использованием полиэтиленовых теплиц [Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2022б]. В результате к 1986 г. в Республике Карелии (табл. 5.6) площадь лесных культур берёзы карельской составила более 5,5 тыс. га [Щурова, 1992]. Однако лесные культуры берёзы карельской, созданные в Карелии в 1970–1980 гг. по принятым на тот период в лесном хозяйстве методикам без учета её биологических особенностей, не оправдали связанные с ними ожидания: в 2005 г. более 70% культур были оценены как неудовлетворительные [Лаур, 2012; Ветчинникова, Титов, 2021а]. Основные причины низкого качества созданных культур связаны с недостатком знаний о биологических особенностях породы, использованием семян от общего сбора со случайных деревьев, отсутствием своевременных и регулярных уходов, а также незаконными рубками, объём которых резко возрос в 1990-е гг. [Ветчинникова и др., 2013].

Таблица 5.6. Годы создания и площадь лесных культур берёзы карельской на территории Республики Карелии

Годы создания	Площадь, га
1934–1952	15,5
1953–1958	134,5
1959–1960	9,0
1961–1969	141,5
1970–1986	5 202,0
1987–2003	17,5
2004–2007	29,4
2008–2022	1,0
Всего	5 550,4

Положительные результаты были получены при плантационном выращивании берёзы карельской с использованием её семенного потомства, полученного в результате контролируемого опыления плюсовых деревьев между собой.

Анализ технологий воспроизводства карельской берёзы, применяемых как в России, так и за рубежом, позволил установить, что при создании её лесных плантаций необходимо использовать посадочный материал, полученный путем клонального микроразмножения и/или из семян в результате контролируемого опыления [Ветчинникова и др., 2013]. В настоящее время не менее 70% общего объёма производства посадочного материала берёзы карельской приходится на клональное микроразмножение. При создании искусственных насаждений необходимо обращать внимание на густоту посадки, так как при высокой плотности узорчатость в древесине проявляется слабо или может вообще отсутствовать [Ветчинникова, Титов, 2022б]. Эффективность интродукции зависит также от выполнения своевременных и регулярных уходов.

Следует подчеркнуть, что создание лесных плантаций берёзы карельской экономически оправданно, так как она является быстрорастущей породой, достигает возраста спелости в 20–30 лет. В ИЛ КарНЦ РАН на основе клонального микроразмножения разработаны и поддержаны патентами технологии, позволяющие за один вегетационный период выращивать посадочный материал с ЗКС высотой в среднем 0,8 м и более (в зависимости от генотипа) с сохранением уникальных признаков и свойств берёзы карельской [Ветчинникова, Кузнецова, 2017; Ветчинникова и др., 2018; Ветчинникова, Серебрякова, 2021]. Эти технологии значительно удешевляют процесс культивирования древесных растений *in vitro* и получения микрорастений. Эффективность создания плантаций берёзы карельской увеличивается при использовании земель, бывших в сельскохозяйственном пользовании, благодаря снижению затрат на подготовку почвы и проведение регулярных уходов [Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2021в, 2022б].

Новые возможности открывают недавно полученные результаты молекулярно-генетических исследований, благодаря которым удалось вывить маркер «гена узорчатости» [Gubaev et al., 2024], позволяющий проводить прямую диагностику посадочного материала берёзы карельской на ранних стадиях её развития.

5.4.4. Вопросы пространственного размещения промышленных плантаций

Поскольку спрос на лесную продукцию и накопление углерода лесными насаждениями увеличивается, ожидается, что объёмы посадки лесных плантаций также будут возрастать. Учитывая расширение

практики создания промышленных плантаций, необходимо понимать, какие факторы влияют на вероятность того, где будут создаваться такие плантации. Потенциальное их распределение в ближайшие десятилетия будет определяться политической и рыночной конъюнктурой, а также необходимостью их генетической изоляции от естественных насаждений (в случае использования для создания плантаций генетически обеднённого сортового материала).

Лесное законодательство Российской Федерации допускает создание лесных плантаций на землях лесного фонда. Научно разработанной стратегии или рекомендаций по их размещению на территории России не разработано. Отечественная плантационная экономика в настоящее время находится на начальной стадии своего развития, отдельные публикации носят отрывочный характер, на уровне постановки проблемы [Шутов и др., 1984, 2007; Желдак, 2013]. Можно выделить следующие предпосылки для принятия решения по размещению промышленных плантаций:

Лесоводственные: выбор древесных пород с генетической предрасположенностью к быстрому росту (или иным свойствам) и соответствующих им мест произрастания (макро- и мезорельеф, климат, плодородие и водный режим почвы и др.).

Экономические: величина арендной платы за право пользования лесным участком, единовременных и текущих затрат, расчётная прибыль от реализации конечной продукции, транспортная инфраструктура, перерабатывающие мощности, рынки сбыта продукции и др.

Социальные: квалифицированная рабочая сила, средняя заработная плата в регионе, объекты социальной инфраструктуры и др.

Экологические: возможные последствия трансформации лесов после создания монокультур, внесения удобрений, снижение биологического разнообразия и экосистемных функций лесов, а также поступления углерода в почву и др.

Юридические: разработка нормативов и правил плантационного выращивания и размещения промышленных плантаций и др.

Земли лесного фонда находятся в федеральной собственности. Для создания лесных плантаций и их эксплуатации лесные участки из состава земель лесного фонда гражданам и юридическим лицам предоставляются в аренду согласно Лесному кодексу РФ. Следовательно, юридическим основанием для размещения на той или иной территории промышленных плантаций является договор аренды лесного участка, предоставленного для плантационного выращивания.

Аренда лесных участков – разновидность предпринимательской деятельности, преследующая получение прибыли, следовательно, любой предприниматель будет стремиться к сокращению текущих и единовременных затрат, связанных с созданием, уходом и эксплуатацией лесных плантаций, поиском рынков сбыта продукции. При этом ключевым аргументом лесного бизнеса является то, что пространственное размещение промышленных плантаций должно отвечать требованиям минимальных транспортных расходов потребителя или переработчика соответствующих ресурсов. Соответственно, местоположение лесного участка, планируемого для создания промышленных плантаций, за счёт которых будет обеспечено получение древесины и иных продуктов с заданными характеристиками, должно быть максимально приближено к местам их потребления. Создание в России новых лесоперерабатывающих мощностей, ориентированных только на промышленные плантации, в настоящее время маловероятно. Следовательно, при решении вопроса оптимизации размещения промышленных плантаций лесной бизнес ориентируется на имеющиеся деревообрабатывающие мощности, целлюлозно-бумажные комбинаты и пр.

Экономическим обоснованием для размещения на той или иной территории промышленных плантаций с точки зрения бизнеса является превышение конечных экономических результатов – цены – над единовременными и текущими затратами, связанными с созданием, уходом и эксплуатацией промышленных плантаций. В настоящее время в отсутствие разработанной стратегии или рекомендаций по размещению промышленных плантаций на территории России основными факторами, влияющими на решение лесного бизнеса вложить в этот вид деятельности свои капиталы, являются наличие свободных лесных участков, производственных мощностей, рабочей силы и разработанных правовых оснований.

Таким образом, для принятия на государственном уровне решения по размещению промышленных плантаций необходим анализ всего комплекса вышеперечисленных факторов. Однако государственный, стратегический подход требует, прежде всего, разработки для каждого вида деревьев, которые планируются к промышленному плантационному лесовыращиванию, научно обоснованного отбора площадей, возможных для размещения промышленных плантаций, во избежание снижения устойчивости лесных экосистем России в целом [Семериков и др., 1998; Горошкевич, Крутовский, 2017].

Представители как лесного бизнеса, так и лесной администрации, которая дает разрешение на размещение лесных промышленных плантаций, недостаточно осведомлены о потенциальных угрозах, которые несут такие насаждения, и не учитывают, что в силу природы лесных репродуктивных материалов, которые используют для их создания (искусственные семена клонального микроразмножения, вегетативные потомки отселектированных продуктивных генотипов, отобранный элитный семенной материал и пр.), для таких насаждений будет характерен очень низкий уровень генетического разнообразия. Сорты и ценные генотипы лесных древесных растений используются для ускоренного получения заданного количества нужных продуктов в условиях лесосырьевых плантаций, создаваемых в лучших лесорастительных условиях и при соответствующих уходах, компенсирующих их сниженную устойчивость к лимитирующим факторам. В этой связи принципиальное значение имеет не число клонов на плантациях, а генетическая изоляция плантационных сортовых лесов от естественных насаждений. Создание промышленных плантаций может привести к потере генетического разнообразия соседних локальных популяций, вызывая генетическую эрозию, что подразумевает потерю отдельных аллелей, изменение их частоты внутри локальных популяций насаждений лесообразующих видов, произрастающих рядом с лесными промышленными плантациями [Quiñones-Pérez et al., 2017]. Стратегический подход требует устойчивого и неистощительного ведения лесного хозяйства, которое подразумевает в том числе постоянные усилия для сохранения популяционных генофондов основных лесообразующих пород России [Динамика..., 2004].

Оптимальное пространственное размещение промышленных плантаций должно быть научно обосновано, в частности, исходя из доли площадей наивысших классов бонитета, пригодных для интенсивного лесопользования [Семерилов и др., 1998; Онучин и др., 2012], и возможностей изоляции промышленных плантаций (сортовых насаждений) от естественных популяций вида. Решение данной задачи необходимо совместить с разграничением функций продукционных лесов и генетических резерватов, определением соотношения их площадей для стабильного воспроизводства генетической изменчивости каждого древесного вида при сочетании естественного и безопасного для генофонда искусственного воспроизводства.

Таким образом, хотя проблема создания промышленных плантаций в России на конкретных территориях имеет локальный коммерческий

характер, но её решение невозможно без научно обоснованного пространственного планирования и, соответственно, требует участия органов государственной власти, принимающих политические, стратегические и управленческие решения в лесной отрасли.

5.4.5. Ключевые итоги опыта создания промышленных плантаций

В России идеи плантационного лесовыращивания сдерживаются широко распространенным представлением о неисчерпаемости запасов древесины. Поэтому лесные плантации не получили широкого распространения в стране. Россия действительно имеет обширную покрытую лесом площадь, тогда как запасы древесины, доступные для эксплуатации по экологическим и экономическим обстоятельствам, невелики [Шутов, Жигунов, 2008]. Однако неизбежное в современных условиях развитие лесопромышленной деятельности должно сопровождаться, по нашему мнению, организацией промышленного производства деловой древесины на лесосырьевых плантациях повышенной продуктивности с сокращенными оборотами рубки.

Сопоставление показателей роста плантационных культур с нормативными затратами на их производство позволяет сделать вывод, что, несмотря на 1,5–2-кратное увеличение стоимости закладки таких культур, экономическая эффективность производства возрастает из-за положительного взаимодействия комплекса используемых лесохозяйственных мероприятий, каждое из которых усиливает действие друга [Маркова, Жигунов, 2003].

Исследования мини-, миди- и лонг-ротационных плантаций тополей, осин и других лиственных пород в Центральной России, полупустыне и некоторых северных регионах европейской части страны показали положительные результаты в получении древесины различного целевого назначения. Использование отселектированного материала (быстрорастущее семенное потомство плюсовых деревьев, лучшие гибриды и сорта) позволит повысить производительность плантаций лесных древесных растений и получить более высокий результат на единицу площади в единицу времени.

Например, перспективно выращивание плантационных культур сосны на юге Карелии: запас в 30-летнем возрасте в черничном типе леса достигает 241,6 м³/га. Для сравнения: в этом регионе запас 220–260 м³/га наблюдается при полноте 0,7 в 60-летних сосняках I класса бонитета, 80-летних сосняках II класса бонитета или 100-летних

сосняках III класса бонитета. На опытных участках лесных плантаций сосны и ели в Ленинградской и Псковской областях к 40-летнему возрасту формируются однородные по составу, производительные (Ia класс бонитета), высокополнотные древостои. Под влиянием лесоводственных мероприятий структура древостоев и их таксационные показатели значительно отличаются от таксационных показателей естественных древостоев, а также рядовых производственных лесных культур. Варьирование исходной густоты закладки лесных плантаций сосны и ели к 35-летнему возрасту обуславливает большое различие по запасу – от 270 до 532 м³/га. Наибольшие запасы приходятся на исходную густоту 4 тыс. шт./га, наименьшие – на 1 тыс. шт./га. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что для получения в России балансовой древесины в 40-летнем возрасте оптимальной следует считать густоту древостоя 1,5–2 тыс. шт./га для ели и 1,0–1,2 тыс. шт./га для сосны. При этом будет сформирован высокопродуктивный древостой, однородный по размерам и качеству древесины.

В то же время необходимо помнить, что для сохранения генетического разнообразия и устойчивости соседних локальных популяций, сохранения популяционных генофондов лесобразующих пород России необходима разработка научно обоснованной стратегии оптимального пространственного размещения промышленных плантаций.

5.5. Кедровые плантации и кедросады

По разнообразию полезных свойств сосна кедровая сибирская (кедр сибирский) превосходит все лесные породы России. Этот вечнозелёный исполин сибирской тайги не только даёт уникальную древесину, но и имеет высокую пищевую ценность и широкий спектр целебного воздействия. Кедровые орехи – экономически важный ресурс России и востребованный продукт экспорта, который в настоящее время стал дефицитным и дорогостоящим товаром при неограниченном спросе. В редкие урожайные годы объём орехозаготовок в стране не превышает 1–3(10) тыс. т вместо регулярно заготавливаемых 15–20 тыс. т.

Ускоренное массовое, регулярное и рентабельное производство кедрового ореха связано с созданием надёжной орехопромысловой базы на качественном новом уровне, на генетико-селекционной и сортовой основе путем: 1) формирования кедровых лесосадов (кедросадов) из кедровых и кедрово-лиственных молодняков; 2) закладки прививочных высокоурожайных орехопродуктивных плантаций.

Технологии создания объектов орехопроизводства основаны на биологии формирования высоких урожаев кедровых орехов с учетом биоэкологии и физиологии репродуктивных органов кедрового сибирского, половой специализации растений, эффекта репродуктивного взаимодействия биологически разнокачественных организмов, возрастной специфики формирования женского генеративного яруса кроны, что обеспечивает максимальную реализацию потенциальной семенной продуктивности генотипов в предлагаемых условиях.

Кедросады. Раннее осветление позволяет деревьям кедрового сибирского (на 30–40 лет) ускорить начало плодоношения, быстрее достичь максимальной семенной продуктивности и полнее использовать свои потенциальные биологические возможности. В своевременно осветлённых кедровых молодняках у деревьев формируется низкоопущенная, хорошо развитая крона с большой протяженностью плодоносящего яруса. При интенсивности рубки в молодом возрасте 80–90% по запасу и 60–80% по числу стволов, т.е. при полном освобождении от затенения, кедровые деревья в течение 2–3 лет адаптируются к изменяющимся условиям [Поликарпов, 1985]. Среднегодовой прирост в высоту осветлённых деревьев увеличивается в 1,5–2,0 раза, а их диаметр в 2–3 раза больше, чем в неосветленных насаждениях; объем кроны возрастает в 2–3 раза, общая масса хвои – в 3–4 раза [Коловский, 1965]. Это доказывает, что в кедрово-лиственных молодняках целесообразны и эффективны одноприёмные рубки высокой интенсивности.

С учётом этих биологических особенностей породы селекционными рубками ухода целесообразно формировать высокоурожайные кедровые лесосады из доступных, произрастающих в наиболее продуктивных (II–III класс бонитета) лесорастительных условиях 10–30(40)-летних кедровых и кедрово-лиственных молодняков с участием кедрового сибирского в составе 5 ед. и более. Цель проведения мероприятий – создание благоприятных условий для их плодоношения и роста, формирования хорошо развитой кроны у перспективных деревьев.

При осветлении в первый прием (в 10–20 лет) проводят интенсивное изреживание. В смешанных кедрово-лиственных молодняках вырубают все сопутствующие породы и худшие по развитию кроны кедровые, интенсивность рубки – 70–80% по числу стволов. В чистых кедровниках удаляют не перспективные для плодоношения особи. На 1 га оставляют 400–500 кедров с протяженностью кроны не менее 40–70% высоты ствола, желательного равномерно размещённых на площади, сомкнутость – 0,3–0,4 [Титов, 2019].

Через 8–10 лет проводят второй прием, который обеспечивает создание благоприятных условий для формирования кроны у лучших деревьев и регулярное равномерное размещение их по площади. На 1 га оставляют 250–300 деревьев кедра [Данченко, Бех, 2010]. В это время начинают плодоносить достигшие генеративного возраста осветлённые деревья. Урожай орехов на 1 га достигает 40–80 кг [Титов, 2019].

Еще через 8–10 лет проводят селекционную рубку – отбирают на дорастивание лучшие по урожайности и пыльцевой продуктивности деревья в количестве 150–160 шт./га, что соответствует показателям орехопродуктивной плантации [Титов, 2012]. Надёжное семеношение кедра сибирского обеспечивается в результате репродуктивного взаимодействия биологически разнокачественных особей [Титов, 2004]. Поэтому в формируемых кедросадах для получения высоких урожаев необходимо оставлять вместе с высокоурожайными деревьями небольшое количество среднеурожайных деревьев-опылителей в соотношении 6:1...5:1.

Через 15–20 лет после окончания осветления, к 50–60-летнему возрасту деревьев, в сформированных рубками ухода насаждениях промышленный урожай может достигать средних показателей спелых 161–200-летних таежных кедровников (160–200 кг/га). К 100 годам достоверно прогнозируется его рост до 300–500 кг/га [Поликарпов, 1985].

В насаждениях, достигших возраста прореживания (41–80 лет), ранее не пройденных рубками ухода, проводят селекционные рубки стимулирования семеношения. Их цель – создание благоприятных условий для максимальной реализации урожайности у перспективных деревьев [Ирошников, 1985; Титов, 2021]. В первый прием удаляют полностью все второстепенные породы и худшие, низкоурожайные кедр: до 70–80% по числу стволов или 80–90% по запасу. На 1 га оставляют 400–500 деревьев кедра, в том числе 300–400 высокой и повышенной урожайности, 100 – среднеурожайных, равномерно размещённых по площади, с протяжённой общей кроной и хорошо развитым женским генеративным ярусом (с большим количеством плодоносящих побегов), занимающим соответственно не менее 60 и 40% высоты ствола. Для достижения потенциально возможного объема женского генеративного яруса у перспективных деревьев через 5–7 лет проводят второй прием рубок ухода, чем завершают селекционный отбор лучших по семеношению и пыльцевой продуктивности деревьев. На корню оставляют 150–160 шт./га лучших особей, в том числе 120–130 шт. высокой

и повышенной урожайности, 20 шт. среднеурожайных, в соотношении 6:1, равномерно размещенных на площади.

К 90–100 годам в кедросадах достоверно прогнозируется повышение урожая орехов не менее чем в 1,7 раза: на отдельных деревьях – до 2,5–3,5 кг в среднеурожайные годы и до 4–6(8) кг в высокоурожайные. К 100 годам рост промышленного урожая достигает 300–500 кг/га [Поликарпов, 1985]. Общая семенная продуктивность – 750–1 000 кг/га.

Прививочные кедровые орехопродуктивные плантации. Главное назначение таких плантаций – массовое получение пищевого и товарного ореха, а не селекционная работа по улучшению вкусовых качеств семян. Поэтому на них размещают небольшое количество клонов (6–8 шт./га). Повышенная вероятность близкородственных скрещиваний не оказывает существенного влияния на качество ореха.

Постоянная лесосеменная база для плантационного ореховодства кедра сибирского стала формироваться в России с 1991 г. с началом выполнения государственной программы «Кедр». Почти 40-летняя работа по селекции кедра сибирского на семенную продуктивность дала выдающийся результат: выявлены и зарегистрированы в качестве сортов-клонов два высокоурожайных сорта кедра сибирского – ‘Кедроградский’ и ‘Романтик’¹⁰¹. Эти сорта – основа для создания элитных высокоурожайных промышленных орехопродуктивных плантаций. Их использование может обеспечить создание прибыльных целевых хозяйств, являясь инновационным решением.

Разработаны научные основы создания орехопродуктивных плантаций кедровых сосен [Титов, 2004, 2021]. Технологический процесс создания прививочных кедровых орехопродуктивных плантаций включает выполнение следующих основных этапов: выбор участка и организация территории, обработка почвы, подбор, размещение и смешение клонов, получение привитого посадочного материала, посадка привитых саженцев, уход за плантацией. На плантации используют два типа клонов: 1) отселектированные по семенной продуктивности и ритмике семеношения высокоурожайные генотипы-клоны и 2) клоны среднеурожайных плюсовых деревьев с хорошими товарными признаками семян (крупношишечные, многосемянные, крупносемянные), с высокой пыльцевой продуктивностью и оплодотворяющей способностью, развивающиеся синхронно с высокоурожайными

¹⁰¹ Реестр селекционных достижений Госсорткомиссии: род, вид – сосна кедровая сибирская. Селекционное достижение – 54971/8953669 КЕДРОГРАДСКИЙ и селекционное достижение – 54970/8953668 РОМАНТИК.

генотипами. Их состав и размещение на плантации определяется с учётом физиологической разнокачественности (половой специализации), эффекта репродуктивного взаимодействия особей различной сексуальности, биоэкологии развития генеративных органов, дальности разлёта основной массы пыльцы, избирательности оплодотворения и других факторов [Ефимов и др., 1980; Минина, Ларионова, 1979; Титов, 1998, 2004, 2018, 2021].

Размещение клонов на плантации должно обеспечить эффективное переопыление, гарантирующее максимальный биологически возможный выход полнозернистых семян из шишки. Установлено, что при опылении высокоурожайных деревьев среднеурожайными, их семенная продуктивность в 80% наблюдений была в среднем на 30% выше, чем при переопылении с высокоурожайными [Титов, 2006]. Поэтому для получения высоких урожаев на орехопродуктивной плантации, при отсутствии естественных источников пыления, необходимо размещать клоны различного полового типа и урожайности: высоко- и среднеурожайные. Сроки цветения высокоурожайных генотипов (клонов) должны совпадать со временем пыления клонов-опылителей. Размещение клонов – рядами, смещение – регулярное. Преимущество такого чередования не только в надёжной обеспеченности пыльцой опыляемых клонов, но и в эффекте репродуктивного взаимодействия разнокачественных по типу сексуализации генотипов.

Представительство клонов-опылителей на плантации зависит от источников естественного опыления – прилегающих стен леса или отдельных взрослых деревьев кедра сибирского. В районах кедровых лесов, на участках вблизи них, на плантации высаживают преимущественно высокоурожайные привои. При их отсутствии в естественном ареале породы и в районах успешной её интродукции необходимо в непосредственной близости с высокоурожайными размещать среднеурожайные клоны-опылители в соотношении 3:1 или 4:1.

С учетом особенностей развития кроны у свободностоящих деревьев кедра сибирского рекомендуется на орехопродуктивных плантациях в зоне экологического оптимума вида размещать привитые деревья в ряду и между рядами по схемам 8×8 , 8×10 , 10×10 м (100–150 шт./га). В подзонах хвойно-широколиственных лесов, южной тайги европейской части России и в близких к ним по природно-климатическим условиям регионах Западной Европы – 7×7 м (200 шт./га) или 7×6 м (240 шт./га). На плантации прививают клоны, отобранные из одного географического района или высотно-экологического подпояса.

Плантации создают по определенной схеме посадкой 7–9-летних привитых саженцев или прививкой ценных генотипов на ранее высаженные кедровые подвои. Установлена ускоренная и повышенная репродуктивная способность клонов на возрастном (13–17-летнем) крупном (высотой до 1,7 м) подвое кедров сибирского по сравнению с 6–10-летними [Матвеева и др., 2007; Титов, 2018].

Первый промышленный урожай семян (70–100 кг/га) на орехопродуктивной плантации формируется в 10–14-летнем возрасте привоев, в 20 лет он достигает 150–200, в 25 – 230–310, в 30 – 320–400 кг/га, при использовании сортов-клонов – 500–600 кг/га [Титов, 2021], в высокоурожайные годы – 1 225 кг/га [Земляной, 2010] и возрастает в дальнейшем. Урожайность 30-летних плантаций сопоставима с показателями высокоурожайных 140–180-летних припоселковых кедровников (250–450 кг/га). По сравнению с ними максимальное семеношение на плантациях наступает на 20 лет раньше, в 60–100 лет.

Большая концентрация отселектированных по семенной продуктивности генотипов-клонов и сортов-клонов из высокопроизводительных кедровников позволяет получать на орехопродуктивных кедровых плантациях высокие промышленные урожаи кедровых орехов (180–240 кг/га) уже к 20-летнему возрасту, т.е. на 20–30 лет раньше, чем в кедросадах.

В России имеются все условия для создания кедровых лесосадов и орехопродуктивных плантаций. География создания орехопродуктивных кедровых плантаций обширна. На основе лесорастительного районирования С.Ф. Курнаева (1973) разработана очередность закладки орехопродуктивных кедровых плантаций [Титов, 2012]. Постоянная лесосеменная база кедров сибирского России включает: а) более 1 000 шт. плюсовых деревьев, отобранных в различных регионах, от Республики Коми до Иркутской обл., из них в Республике Алтай, зоне экологического оптимума породы – 406 шт., в том числе 242 шт. – по семенной продуктивности; в Красноярском крае, Хакасии, Республике Тыва – по 200–220 шт. [Матвеева, Буторова, 2000]; б) более 120 га клоново-испытательных плантаций и архивов клонов плюсовых деревьев, в том числе в Республике Алтай – 92 га; в) более 50 шт. генотипов-клонов, отселектированных по семенной и пыльцевой продуктивности в Республике Алтай, 5 сортов и кандидатов в сорта-клоны по семенной продуктивности [Титов, 2021].

Использование ценного генофонда кедров сибирского и современных биологически обоснованных технологий плантационного

и таёжного ореховодства позволит за 30–40(50) лет создать в России надёжную высокопродуктивную базу орехозаготовок (10–12 тыс. т кедрового ореха), снизить их себестоимость и приступить к промышленному производству кедрового масла. При ежегодной закладке отселектированным материалом в течение 20 лет по 1 000 га прививочных плантаций, кедровых лесосадов и припоселковых кедровников и проведении интенсивных селекционных рубок ухода через 20 лет промышленный урожай кедровых орехов на этих рукотворных объектах составит не менее 1–1,5 тыс. т, достигнув к 30 годам 3–4 тыс. т, к 40 – 6–7 тыс. т, к 50 – 10–12 тыс. т, возрастая в дальнейшем. Затраты на формирование кедросадов в первом десятилетии полностью окупаются за один урожайный год второго десятилетия [Поликарпов, 1985]. Затраты на создание плантаций при реализации неочищенного кедрового ореха окупаются через 24–27 лет, очищенного ядра – через 14–17 лет, кедрового масла и жмыха – через 13–15 лет [Титов, 2021].

5.6. Лесные генетические ресурсы в условиях радиоактивного загрязнения

Авария на Чернобыльской АЭС стала первой в истории мировой атомной энергетики тяжёлой аварией с длительным и масштабным выбросом радиоактивных веществ в окружающую среду. Площадь загрязнённых лесных территорий в СССР в 1986 г. оценивалась более 1,5 млн га. По состоянию на 2020 г. площадь российских лесов с плотностью загрязнения почвы выше 1 Ки/км² составляла 662 тыс. га [Российский..., 2021].

Через почти 40 лет после аварии наиболее серьёзную проблему представляет радиоактивное загрязнение лесов Брянской обл., где до сих пор сохраняются участки с высокой плотностью загрязнения почвы. В отдельных районах области плотность загрязнения почвы ¹³⁷Cs превышает 100 Ки/км², тогда как законодательно установлено, что загрязнение лесных территорий ¹³⁷Cs свыше 1 Ки/км² требует принятия защитных мер по радиационной безопасности¹⁰². Помимо Брянской обл. небольшие участки с уровнем загрязнения 15–40 Ки/км² сохраняются в Калужской обл. В Тульской, Белгородской и Курской областях встречаются локальные участки с уровнем 5–15 Ки/км².

¹⁰² Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 08.06.2017 № 283 «Об утверждении особенностей осуществления профилактических и реабилитационных мероприятий в зонах радиоактивного загрязнения лесов».

Основная масса работ по изучению действия ионизирующего излучения была выполнена на территориях с высокими уровнями радиоактивного загрязнения в первые 5–10 лет после радиационных аварий. Эти исследования показали, что генетические эффекты радиационного поражения на популяции древесных растений проявляются не только в увеличении темпов мутирования, но и в изменении структуры популяции [Динамика., 2004]. Несмотря на значительный прогресс в понимании процессов формирования радиобиологической реакции в ответ на острое облучение (видом-индикатором для изучения служит в основном сосна обыкновенная), воздействие хронического низкодозового облучения остается малоисследованным. Наиболее существенными последствиями хронического облучения являются снижение репродуктивной функции организмов, а также изменение генетической структуры популяций. Это было показано в многочисленных исследованиях на Восточно-Уральском радиоактивном следе и в зоне аварии на Чернобыльской АЭС [Дубинин, Кальченко, 1984; Кальченко и др., 1991; Шевченко и др., 1996; Федотов и др., 2006; Geras'kin, Volkova, 2014; Volkova et al., 2018].

Выявлено достоверное увеличение цитогенетических нарушений в условиях хронического радиационного воздействия наряду с возрастанием мутаций изоферментных локусов [Федотов и др., 2006; Гераськин и др., 2009, 2010; Волкова, Гераськин, 2012]. Однако проведенный аллозимный анализ не даёт информацию об изменчивости всего генома, так как опосредованно анализирует лишь его кодирующую часть.

Анализ ДНК-полиморфизма, в связи с разработкой новых методов ПЦР-анализа и использованием молекулярно-генетических маркёров, позволяет значительно расширить и углубить понимание адаптации популяций к радиационному воздействию. Подобные исследования создают реальную основу для прогнозирования отдалённых популяционно-генетических последствий хронического облучения, прогнозирования характера индуцированной микроэволюции. Тем не менее в случае применения неспецифических маркёров определить степень воздействия радиации не представляется возможным.

Метод AFLP обладает гораздо большей воспроизводимостью, чем неспецифические маркёры. Было показано, что в природных популяциях сосны обыкновенной, испытывающих хроническое облучение в районе Чернобыльской аварии, воздействие радиации статистически значимо увеличивает частоту мутаций в AFLP-локусах – в 3,5–3,8 раза по сравнению с контрольной группой [Kuchma, Finkeldey, 2011].

В другом исследовании популяций сосны обыкновенной Брянской и Гомельской областей при хроническом радиационном воздействии с ростом годовой поглощённой дозы была обнаружена тенденция к увеличению числа полиморфных AFLP-локусов [Volkova et al., 2018]. Среднее генетическое разнообразие на локус по Неи статистически значимо превышало контрольный уровень на радиоактивно загрязнённых участках. Основной пул мутаций составляли нулевые варианты, частота которых была в 1,4–7,5 раза выше, чем мутаций, изменяющих электрофоретическую подвижность. В свою очередь, частота мутаций, изменяющих электрофоретическую подвижность, в облучаемых популяциях в 1,5–2,8 раза выше, чем в контроле. Исследуемые популяции при анализе генетических расстояний между ними разделяются на два географических кластера, в пределах которых экспериментальные участки чётко подразделены по уровням радиационного воздействия. Однако использование метода AFLP для целей обнаружения мутационных событий ограничено сложной многостадийной технологией анализа, к тому же метод очень требователен к количеству и качеству исследуемых образцов ДНК [Kuchma, Finkeldey, 2011]. Опасность мутагенного действия радиоактивных веществ состоит в том, что увеличение частоты соматических мутаций и снижение жизнеспособности особей может проявляться не только в поколении, подверженном действию поллютантов, но и в последующих поколениях, и выражается в том числе ранней гибелью особей.

Наиболее перспективным методом анализа представляется микросателлитный анализ [Vornam et al., 2004], поскольку вследствие кодоминантности микросателлитов, для которых характерно высокое аллельное разнообразие и гетерозиготность, легко выявляются все гомо- и гетерозиготные генотипы. Высокий уровень полиморфизма делает анализ экономически эффективным, поскольку выход информации с учетом затраченных средств и усилий получается весьма высоким. Методом SSR-анализа был проведен поиск соматических мутаций в хвое сосны обыкновенной, произрастающей в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС [Kuchma et al., 2011]. Для анализа были использованы 9 полиморфных ядерных микросателлитных (SSR) локусов. Обнаруженные соматические мутации были подтверждены секвенированием полученных фрагментов.

Большой интерес представляет исследование передачи наследственного материала семенному потомству. Особенности репродуктивной биологии хвойных позволяют обнаружить наследуемые мутации

через генеративную систему в процессах мейоза, опыления и развития зародыша. По результатам фрагментного анализа частота мутаций на контрольном участке составила 0,003, на участке среднего уровня радиоактивного загрязнения – 0,016, а на участке высокой степени радиоактивного загрязнения ^{137}Cs – 0,031 (включая подтверждённые случаи отсутствия амплификации материнского аллеля в мегагаметофите и зародыше одного семени по определенным локусам, которые на контрольном участке не наблюдались) [Krutovsky et al., 2016]. Высокий уровень мутагенеза может оказывать негативное влияние и приводить к снижению средней приспособленности популяций. В то же время повышенные частоты мутаций могут быть основой адаптации растений к хроническому радиационному воздействию.

Исследования деревьев сосны обыкновенной, переживших радиационную аварию, показали тенденцию к увеличению генетической и фенотипической изменчивости популяций в процессе адаптации к умеренному стрессу [Mengoni et al., 2000; Slomka et al., 2011; Geras'kin et al., 2013]. Биологические последствия наблюдаемых изменений все ещё остаются предметом обсуждения. При исследовании генетического полиморфизма второго поколения деревьев средние значения основных показателей генетического разнообразия свидетельствуют о недостаточно высоком его уровне у потомства [Ромашкина, 2024]. В ходе анализа полученных данных было отмечено уменьшение аллельного разнообразия при передаче наследственного материала потомству деревьев, испытывающих хроническое радиационное воздействие, при этом отмечалось значительное снижение биологической устойчивости насаждений.

При изучении генетических процессов в популяциях сосны на радиоактивно загрязнённых территориях отмечали также эпигенетическую изменчивость [Zelena et al., 2005] и гиперметиляцию генома [Volkova et al., 2018; Bondarenko et al., 2023]. Анализ транскриптома показал чёткую картину адаптивной реакции на стресс, которая, по-видимому, зависит от дозы загрязнения. Транскрипционный ответ свидетельствует о постоянной модуляции клеточной редокс-системы, усилении экспрессии шаперонов и гистонов, а также о контроле баланса ионов [Duarte et al., 2019].

При изучении механизмов адаптации растений к выживанию в условиях радиоактивного загрязнения обнаружили более чем в 10 раз пониженный уровень рекомбинации и высокий уровень метилирования генома, что в совокупности позволяет растениям снизить уровень

нежелательных перестроек генома [Kovalchuk et al., 2003, 2004]. При этом на наиболее загрязнённых участках наблюдается увеличение концентрации антиоксидантов и более высокий уровень окислительного стресса по сравнению с контрольными участками [Geras'kin, Volkova, 2014].

Особенностью радиоактивного загрязнения лесов являются относительно медленные скорости снижения содержания радиоактивного цезия в ряде компонентов лесной биоты. В этой связи для загрязнённых территорий актуальными являются также вопросы, связанные с получением нормативно-чистой лесной продукции, обеспечением радиационной безопасности в лесах и предотвращением вторичного загрязнения вследствие лесных пожаров и других природных и антропогенных процессов [Раздайводин, Марадудин, 2014].

Глава 6. ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ В РОССИИ: ДОСТИЖЕНИЯ, ПРОБЛЕМЫ, ПРИОРИТЕТЫ

Вопросам лесного семеноводства и селекции уделяли внимание ещё в период становления лесоводства в XVIII–XIX вв. [Ромедер, Шенбах, 1962; Молотков и др., 1982; Царев и др., 2001]. Большое значение при этом имело доказательство наследственно обусловленных различий между географически удалёнными популяциями, а также наличие морфологически отличающихся форм внутри популяций некоторых видов. Селекция растений как наука получила теоретическое обоснование после переоткрытия в 1900 г. законов Г. Менделя. Селекция основных лесобразующих пород, которые в силу их больших размеров и позднего вступления в семеношение неудобны для селекционно-генетических манипуляций, начала активно развиваться позднее. Лесная генетика и селекция как комплекс научных дисциплин начинают формироваться в конце XIX – начале XX в., когда в России и странах Европы стали проводить обширные опыты по селекции лесных древесных пород, связанные, главным образом, с изучением и использованием разных типов географической изменчивости. В 1936 г. на II Всемирном съезде лесоводов С. Ларсен сделал доклад о клоновых семенных плантациях главных лесобразующих пород. В тот же период шведским селекционером Б. Линдквистом [Lindquist, 1954, 1958] были введены в употребление понятия «плюсовые», «нормальные» и «минусовые» деревья. Масштабные работы в области лесной селекции развернулись сразу после Второй мировой войны.

В России импульс в развитие лесной селекции и семеноводства внесли А.Т. Болотов, М.М. Орлов, М.К. Турский, С.З. Курдиани, Г.Ф. Морозов и другие исследователи [Правдин, 1957]. В советский период их идеи получили дальнейшее развитие в трудах Н.П. Кобранова [1925], В.Н. Сукачёва [1933, 1934], А.С. Яблокова [1962], А.В. Альбенского [1959], С.С. Пятницкого [1954], М.М. Вересина [1946, 1963, 1985], Е.П. Проказина [1959, 1962], Л.Ф. Правдина [1964; Правдин, Яркин, 1978], Е.Г. Мининой [1965; Минина, Ларионова, 1979], Т.П. Некрасовой [1960, 1964, 1972, 1981], А.И. Ирошникова [1967, 1970, 1977], Л.И. Милютина [1974, 2019] и других выдающихся исследователей и их учеников.

Для нашей страны решающую роль сыграло создание ВНПО «Союзлесселекция», Центрального НИИ лесной генетики и селекции

(ЦНИИЛГиС)¹⁰³ и его региональных лабораторий [Молотков и др., 1982; Корчагин и др., 2020]. С начала 1970-х гг. до начала 1990-х гг. на огромной территории страны в процесс селекции были вовлечены все важнейшие лесообразующие породы, отобраны десятки тысяч плюсовых деревьев (ПД) и созданы их потомками значительные площади испытательных культур (ИК), архивов клонов, лесосеменных плантаций (ЛСП), заложены географические культуры и другие генетико-селекционные объекты [Тараканов и др., 2001; Царев и др., 2001]. В последующие 20–25 лет, вследствие распада СССР, работы по лесной селекции в государственном масштабе были в значительной мере приостановлены.

С 2007 г., после реформы лесного хозяйства России, началось постепенное возрождение лесного селекционного семеноводства, в котором большую роль сыграла передача лесосеменных станций и координирующих функций по лесному семеноводству Рослесозащите [Кобельков, 2008]. Цель настоящей главы – кратко обобщить состояние этой сложной наукоёмкой отрасли лесного хозяйства России и наметить перспективы её дальнейшего развития. Более подробные данные с анализом по регионам и лесным породам России планируется изложить во 2-й книге монографии (2025).

Необходимо отметить, что в России и мире наблюдался и остается дефицит знаний в области лесной генетики количественных и качественных признаков, поскольку биологические особенности древесных видов длительное время затрудняли их получение с использованием методов классического генетического анализа. Последнее в значительной мере затормозило развитие лесной селекции и привело к свертыванию полномасштабных селекционных программ в ряде стран Европы после своеобразного «подъема» лесной селекции в 1960–1990 гг. Однако появление новых климатических вызовов, а также успешное развитие методов молекулярно-генетического анализа и технологий клонального микроразмножения способствовали возобновлению интереса к лесной генетике и селекции [Râques, 2013].

Главной целью лесной селекции является повышение продуктивности и качества насаждений, в связи с чем она неразрывно связана с лесным семеноводством, лесовосстановлением, лесосеменным районированием, интродукцией хозяйственно ценных экзотов, а также с сохранением генофондов лесообразующих видов. В связи с необходимостью в семенах для лесовосстановления, с одной стороны, встают

¹⁰³ ЦНИИЛГиС в настоящее время переименован в ФГБУ ВНИИЛГИСбиотех.

вопросы о возможности их перемещения и селекционного улучшения. С другой стороны, при реализации селекционных программ сохраняется часть генофонда, ценного для селекции на хозяйственно полезные признаки, а также снижается эксплуатация естественных лесов, что способствует сохранению генофондов и биоразнообразия лесов в целом.

6.1. Целевые породы и направления лесной селекции

С учётом огромной экологической и хозяйственной значимости преобладающих в России хвойных (сосны, лиственницы, ели, кедр, пихты), твердолиственных (дуба, ясеня, бука, клёна) и мягколиственных (берёзы, осины, тополя, ольхи, липы) лесообразующих пород именно они были преимущественно вовлечены в процесс селекции. При этом первоочередное внимание было обращено на повышение быстроты роста и продуктивности. Следующее по значимости направление селекции (целевой признак) – семенная продуктивность. Необходимость улучшения данного показателя обусловлена тем, что большинство перечисленных пород размножается семенным путём, а также пищевой ценностью семян/орешек отдельных пород (например, кедровых сосен). Третье важнейшее направление – качество древесины, под которой чаще всего подразумевается её плотность, прочность и отсутствие дефектов, а для некоторых видов – декоративность (например, для берёзы карельской).

Кроме перечисленных направлений, селекция основных лесообразующих пород осуществляется на устойчивость к неблагоприятным факторам (например, к засолению почв, засухе и т.п.), вредителям и болезням, на смолопродуктивность (кедр, сосна, лиственница), содержание тех или иных химических компонентов (например, таннидов у ивы), нектаропродуктивность (липа), декоративность.

Конкретные примеры целевых признаков для разных видов древесных растений приведены в обзоре [Тараканов и др., 2021], а также будут рассмотрены в следующих разделах, посвящённых частной селекции различных пород.

6.2. Методы лесной селекции

В своей основе лесная селекция использует базовые закономерности естественного отбора и имитирует его. Однако есть существенные отличия по ряду позиций: интенсивная селекция лесных древесных видов ведётся в отношении наиболее экономически важных видов

(пород); искусственный отбор всегда имеет чёткое направление и осуществляется по ограниченному числу хозяйственно важных признаков и адаптивных характеристик; по сравнению с природной эволюцией её искусственный аналог работает быстрее.

Основным методом селекции является искусственный отбор, который эффективен лишь при наличии наследственной изменчивости [Иогансен, 1935]. В этом плане имеются очень хорошие предпосылки для успешной селекции лесообразующих видов дендрофлоры России, которые существуют в виде генетически гетерогенных диких популяций. Однако, в связи с большими размерами деревьев и поздним вступлением в генеративный возраст, даже обычное испытание по потомству выдающихся деревьев, не говоря уже о контролируемых скрещиваниях, представляет значительную проблему. По этой причине наибольшие успехи селекционеров достигнуты на быстрорастущих и легкоразмножаемых вегетативно видах ивы и тополя [Сукачев, 1934; Яблоков, 1962; Старова, 1980; Царев, 1985; Бакулин, 1990; Царев и др., 2019]. Благодаря разработанным приёмам скрещиваний на срезанных побегах и полиплоидизации одним из основных методов получения сортов-клонов этих видов стала межвидовая гибридизация с последующим отбором выдающихся экземпляров и их вегетативным размножением стеблевыми (зимними) черенками. В естественных популяциях местных видов тополя большое значение имеет отбор, в том числе спонтанных межвидовых гибридов, с их последующим испытанием по вегетативным потомствам [Климов, Прошкин, 2017, 2021].

Значительно сложнее обстоят дела с видами, которые в природе размножаются только семенами. Первые успехи в селекции хвойных лесообразующих видов были достигнуты при испытаниях потомств географически удалённых популяций/климатипов. Отбор лучших популяций считается наиболее старым и надёжным методом, он относится к «групповому» отбору [Ромедер, Шёнбах, 1962]. Теоретически отбор популяций возможен и внутри одноимённых климатипов, например, в пределах лесосеменных районов [Лесосеменное., 1982]. Такой отбор предложено называть «популяционным» [Семериков и др., 1998].

Схема популяционной селекции в Российской Федерации предусматривает 3 этапа: 1) отбор плюсовых насаждений и закладку на их основе «популяционных» постоянных лесосеменных участков (ПЛСУ); 2) испытание плюсовых насаждений по потомствам и отбор среди них элитных, разграничение заложенных ПЛСУ на плюсовые и элитные;

3) дальнейшую селекцию на базе элитных насаждений и ПЛСУ. Данный подход имеет преимущество, поскольку позволяет сохранять высокий уровень полиморфизма и задействовать эволюционно сложившиеся механизмы генетического гомеостаза [Семериков и др., 1998]. Принципиально важно, что успешность отбора лучших популяций по их потомствам не зависит от соотношения аддитивных и неаддитивных компонентов генетической дисперсии внутри популяций. Выделенные по результатам испытаний элитные популяции и созданные на их основе ПЛСУ могут сразу использоваться как семенные заказники для производства сортовых семян, что сокращает время на выведение «сортов». Сотрудники ВНИИЛГИСбиотех отмечают, что «... наиболее важная часть первого этапа – репродукция плюсовых насаждений – была повсеместно пропущена. Новый сценарий развития семеноводства предполагает концентрацию усилий именно на этой части...» [Корчагин и др., 2020].

В настоящее время в России для большинства хвойных пород преимущественно используют массовый отбор по фенотипу ПД (так называемая «плюсовая» селекция в узком смысле этого термина) в сочетании с их индивидуальным отбором по потомству, получаемому из семян от свободного опыления в естественных насаждениях. Последнее обстоятельство «сглаживает» генетические различия как между контролем и опытом [Федорков, 2019], так и между семьями в ИК. Этому может способствовать также низкая доля аддитивной дисперсии по селективируемым признакам [Молотков и др., 1982; Пути..., 1985; Тараканов и др., 2001; Видякин, 2010]. В сочетании с низким качеством отбора ПД это приводит некоторых авторов к выводу о принципиально низкой эффективности массового отбора [Туркин, 2007; Горошкевич, 2008; Видякин, 2010; Корчагин и др., 2020].

Что касается качества массового отбора ПД, то потенциально важными факторами его снижения являются: экологическая гетерогенность среды обитания; возрастная изменчивость; рубки «на прииск» (начинающиеся с проходных рубок) [Тараканов и др., 2021]. Влияние этих факторов должно быть минимизировано, в частности, за счёт снижения возраста отбора ПД (до начала проходных рубок), инструментальной оценки возраста и применения принципа идентификации генотипов по фенотипам без смены поколений [Драгавцев, Дьяков, 1982]. В последнем случае необходимо учитывать различия в уровне экологической изменчивости между основными таксационными показателями, используемыми при отборе, – более лабильным диаметром

и менее лабильной высотой ствола. Также информативным может оказаться ретроспективный анализ динамики роста деревьев на фоне изменений погодных условий [Драгавцев, 1974; Тихонова и др., 2015].

В отличие от сельскохозяйственных видов растений, массовый и индивидуальный виды отбора лесобразующих древесных растений имеют свои особенности. По своей сути отбор ПД по фенотипу относится к массовому отбору, однако в лесной селекции он осуществляется не на выровненном экологическом фоне, а в экологически гетерогенной естественной среде обитания, что снижает его эффективность. Индивидуальный отбор, основанный на испытаниях выдающихся особей по потомству, отличается в применении к древесным растениям тем, что после идентификации лучших семей лесной селекционер может отобрать в них для создания новой популяции и дальнейшей селекции не только лучшие деревья F_1 , но и сами родительские ПД, которые после подтверждения их выдающихся качеств в потомстве становятся элитными. Такой возврат к лучшему родителю повышает надёжность прогноза генетического сдвига, который оценивается по росту его потомства в ИК относительно контроля. В то же время дальнейшая селекция возможна и на основе лучших деревьев в лучших семьях. При низких межсемейных различиях в ИК значительная часть генетической дисперсии сосредотачивается внутри семей, что способствует проведению внутрисемейного отбора, по результатам которого возможно создание ЛСП-2 [Федорков, 2021]. В этой связи определённый потенциал для отбора представляют как ИК, так и семейственные ЛСП-1, а также улучшенные ПЛСУ, созданные смесью полусибсов ПД [Федорков, 2013; Рогозин, 2018]. Эффективность внутрисемейного и массового отбора на этих объектах, приближенных по густоте к плантационным культурам, возрастает благодаря отсутствию различий по возрасту и выровненности экологических условий. Этот метод пока не получил широкого распространения в России.

Значительное сдерживающее влияние на развитие отечественной лесной селекции оказало преувеличение значимости проблемы ранней диагностики лучших деревьев [Молотков и др., 1982; Указания..., 2000]. В настоящее время многие исследователи отмечают, что качество диагностики «деревьев будущего» не столь существенно повышается с возрастом, особенно если ориентироваться на ускоренное выращивание древесины [Маслаков, 1984; Рогозин, 2018; Жигунов, Бондаренко, 2018; Раевский и др., 2020, 2022]. При более раннем отборе некоторое снижение точности идентификации лучших генотипов компенсируется

выигрышем во времени. Шведские селекционеры считают, что отбор ПД возможен с 20–40 лет [Федорков, 2019]. В практических целях при отборе на интенсивность роста вполне приемлемо проводить отбор ПД в III классе возраста (до начала проходных рубок), а отбор потомств, по крайней мере, с периода кульминации прироста культур по высоте и начала семеношения, который в лучших лесорастительных условиях начинается в конце I класса возраста [Тараканов и др., 2019а]. Возможно, что дальнейший прогресс в решении этой задачи может быть получен при использовании селекционного фитотрона, что позволит тестировать норму реакции генотипов в широком спектре условий [Драгавцев, 2018]. Сравнивая результаты «фитотронного» опыта с данными, полученными в ИК и архивах клонов ПД, можно выявить диагностически ценные для ранней (ювенильной) оценки особенности нормы реакции генотипов/семей. Дискуссионным является вопрос о минимальном размере семей и числе повторностей в ИК [Райт, 1978; Основные положения..., 1982; Туркин, Федорков, 2007; Бондаренко, Жигунов, 2016а; Рогозин, 2018]; он будет рассмотрен далее в разделе 6.5.

Теоретически у перекрёстноопыляемых хвойных пород перспективен также отбор на гетерозис [Пути..., 1985; Иевлев, Исаков, 1988]. Наиболее впечатляющий результат получен при скрещивании видов лиственниц [Ненюхин и др., 1983; Пути..., 1985]. Для сосны обыкновенной, у которой гибридизация с другими видами рода *Pinus* проблематична, возможен отбор на внутри- и межпопуляционный гетерозис [Молотков и др., 1982; Иевлев, Исаков, 1988]. С этой целью Ю.Н. Исаковым предложено использовать для гибридизации самофертильные генотипы, которые хотя и достаточно редко, но встречаются практически у всех древесных перекрёстноопыляемых видов и являются в некотором смысле аналогами инбредных линий кукурузы, успешно применяемых для гетерозисной селекции [Исаков, 1999]. Теоретически у древесных возможно выявление «компенсационных комплексов генов», которые, по теории В.А. Струнникова, могут обуславливать явление гетерозиса [Струнников, 1974; Тараканова и др., 2003; Тараканов, 2004]. Эти методы лесной селекции пока находятся в стадии разработки.

Кратко опишем реализуемую в России в производственных масштабах с начала 1970-х гг. принципиальную схему лесного селекционного семеноводства, которое осуществляется с учётом естественно-исторического районирования территории, нашедшего интегральное воплощение в лесосеменном районировании лесообразующих пород [Лесосеменное..., 1982]. При этом мероприятиями по

лесному семеноводству были охвачены преимущественно главные лесообразующие породы в наиболее благоприятных для их произрастания эдафоклиматических условиях хвойно-широколиственных лесов, южной тайги, лесостепи и предгорий. Массовый отбор ПД осуществляется в предварительно выделяемых лучших по продуктивности и состоянию плюсовых насаждениях. Затем с использованием семенных и вегетативных потомств ПД создают селекционно-семеноводческие объекты плантационного типа: испытательные полусибсовые культуры и архивы клонов для генетической оценки ПД и дальнейшей селекции, лесосеменные плантации вегетативного и семенного происхождения для производства семян улучшенной категории, а также маточные клоновые плантации для заготовки черенков. В настоящее время во многих регионах России наметился переход от описанного выше первого этапа селекции к следующим этапам – выделению лучших по росту потомств ПД и созданию на их основе ЛСП повышенной генетической ценности (ЛСП_{птц}, или ЛСП-1,5) и ЛСП второго порядка (ЛСП-2) [Царев, Лаур, 2013]. Различия между ними определяются возрастом ИК, в котором происходит выделение лучших ПД: во II классе возраста осуществляется предварительная оценка с выделением предэлиты для создания ЛСП_{птц}, а в конце III класса возраста – выделение элиты для создания ЛСП-2 (рис. 6.1).

Геномика, полногеномное секвенирование, референсные геномы и геномная селекция имеют значительный потенциал для повышения эффективности селекции древесных видов и устойчивого развития лесных ресурсов. Геномика изучает весь генетический материал организмов, включая структуру, функцию и эволюцию геномов и позволяет идентифицировать гены, связанные с важными адаптивными и селекционными признаками, такими как рост, устойчивость к болезням и климатическим стрессам. Для проведения этих исследований, прежде всего, необходимо полногеномное секвенирование (WGS) приоритетных древесных видов и получение референсных геномов. В России такую работу проводит единственная в стране лаборатория лесной геномики Сибирского федерального университета, где впервые был полностью просеквенирован, собран и проаннотирован ядерный геном важнейшего вида бореальных лесов – лиственницы сибирской [Kuzmin et al., 2019; Bondar et al., 2022a,b]. Кроме того, были полностью просеквенированы, собраны и проаннотированы оба оргanelльных генома этого вида – хлоропластный [Bondar et al., 2019] и митохондриальный [Putintseva et al., 2020]. Такие полногеномные данные позволяют

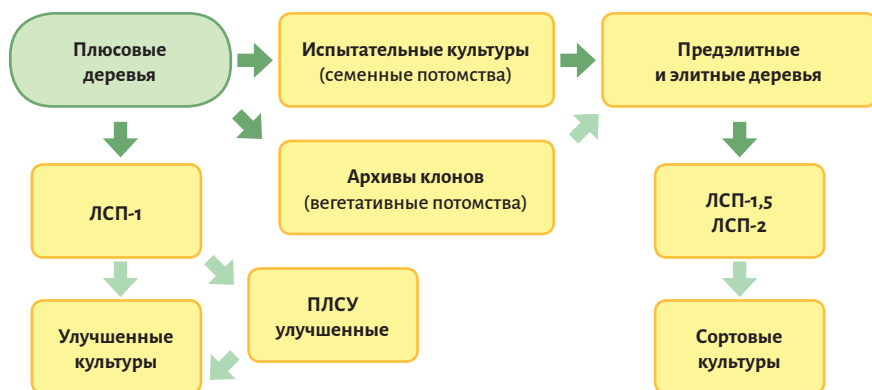


Рис. 6.1. Основная схема лесной селекции и семеноводства в России (ПЛУ – постоянный лесосеменной участок; ЛСП – лесосеменная плантация, соответственно 1-, 1,5- и 2-го порядков)

наиболее эффективно проводить поиск генетической изменчивости, ассоциированной с изменчивостью адаптивных признаков, и выделять маркёры, которые связаны с желаемыми селекционными признаками и могут быть потенциально использованы для селекции. Например, такие исследования проведены для лиственницы сибирской: выявлен ряд маркёров, ассоциированных с адаптивными признаками [Novikova et al., 2023a,b; Новикова и др., 2023].

Полногеномные данные помогли также идентифицировать высокополиморфные генетические маркёры, такие как микросателлитные локусы, например у лиственницы [Орешкова и др., 2017б, 2019], кедра [Белоконь и др., 2016] и пихты [Oreshkova et al., 2023], которые можно использовать в селекционной работе и других программах [Krutovsky et al., 2019].

Очень важное направление в современной селекции – геномная селекция (GS), которая использует полногеномную информацию о генетических маркёрах по всему геному с целью прогнозирования селекционной ценности и отбора лучших деревьев и клонов для лесных плантаций и лесовосстановления с нужными признаками [Lebedev et al., 2020]. Геномная селекция особенно перспективна для древесных видов с поздним созреванием, позволяя сократить селекционные циклы в несколько раз, например, с 15–20 лет для одного поколения

хвойных до 4–5 лет. Таким образом, геномная селекция значительно сокращает время, необходимое для выведения новых сортов деревьев с улучшенными характеристиками, в том числе с повышенной устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессам, таким как болезни и изменение климата.

В России также очень активно развивается новое междисциплинарное направление исследований – дендрогеномика, которая интегрирует данные дендрохронологии, дендроэкологии, дендроклиматологии и геномики и позволяет более эффективно изучать адаптивную генетическую изменчивость и выявлять важные генотипы для использования в селекции [Крутовский, 2022; Novikova et al., 2023a].

Региональные особенности созданных объектов и отклонения от общей схемы лесной селекции, применение новейших методов молекулярной генетики и биотехнологии, а также проблема уточнения лесосеменного районирования рассмотрены далее.

6.3. Лесосеменное районирование и актуальность его уточнения

Исторически лесные генетические ресурсы достаточно часто переносили на значительные расстояния и использовали для различных целей в пределах и за пределами естественных ареалов видов [Koskela et al., 2014]. В связи с необходимостью сохранения устойчивости и продуктивности искусственных насаждений при перемещении семян от места их заготовки на огромных ареалах древесных видов России возникла проблема лесосеменного районирования страны. При понимании пространственной популяционной структуры вида она идеально решается посредством приравнивания границ лесосеменных районов к границам соответствующих популяций, внутри которых перемещение семян гарантирует сохранение устойчивости конкретных насаждений и популяционной структуры вида в целом. Данный вывод естественным образом следует из популяционного подхода к лесоводству [Правдин, 1969, 1974, 1978; Семерилов, 1986; Мамаев и др., 1988]. Однако знания о популяционной структуре главных лесообразующих видов, имеющих в России огромные ареалы, до сих пор весьма фрагментарны. На момент разработки первого лесосеменного районирования (1982) они в значительной мере отсутствовали. Эта задача была решена в основном посредством использования комплекса данных о природном районировании территории в пределах ареалов видов, исходя из имеющихся представлений

о популяции, как «естественно-исторической структуре» [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глотов, 1975]. Такой подход подразумевает определяющее влияние на генетическую структуру популяций их естественной истории и эколого-географических особенностей местообитания: «Под лесосеменным районированием понимается разделение территории СССР на части, относительно однородные по природным факторам, обусловившим формирование в процессе эволюции популяций определённого генотипического состава...» [Лесосеменное..., 1982].

При подготовке лесосеменного районирования был проанализирован огромный пласт данных по изучению видов-эдификаторов лесных сообществ, в том числе: внутривидовая изменчивость, особенности роста потомств географически удалённых популяций в географических культурах, история расселения видов в межледниковые периоды, численность популяции в разных частях ареала, наличие «изоляцияционных барьеров», границы ареалов эдификаторных видов в пределах ареалов лесообразующих пород, циклы плодоношения и качество семян, а также данные о физико-географическом, агроклиматическом, почвенном, геоботаническом, геоморфологическом, лесорастительном и лесохозяйственном районировании и, конечно же, все имеющиеся в то время рекомендации по переброске семян и лесосеменному районированию. В таблицах по лесоводственной характеристике районов использовано около 10 показателей: доля лесопокрытой площади, преобладающие типы леса, средний класс бонитета, периодичность и средний балл плодоношения и др., в примечаниях указаны внутривидовые систематические особенности, характеристика почв и рельефа и др. В таблицах по климатической характеристике районов использованы 7 показателей: средняя продолжительность вегетационного периода, среднегодовая температура воздуха, сумма температур выше 5 °С, годовое количество осадков, гидротермический коэффициент, средняя температура воздуха в вегетационный период, континентальность климата. При разработке лесосеменного районирования было проанализировано 70 источников, среди которых преобладали справочники. В работе принимали участие 22 исследователя из различных научных учреждений. В итоге на территории РСФСР (ныне Российская Федерация) районирование было осуществлено для всех основных лесообразующих пород. Например, по сосне обыкновенной было выделено 172 лесосеменных района вместе с подрайонами. По нашим расчётам, с учётом общей площади сосновых лесов около 110 млн га средняя площадь одного района/подрайона составила около 0,6 млн га.

Предполагалось, что лесосеменное районирование будет уточняться по мере получения информации об особенностях популяционной структуры видов. При этом большие надежды возлагались на изучение географических культур (ГК) последней наиболее крупной серии 1972 г. [Изучение..., 1972]. Предложения по корректировке районирования на основе данных об исследовании этих объектов продолжают непрерывно поступать [Шутяев, 2007; Демина и др., 2012, 2013; Новикова, 2017; Кузьмин, Кузьмина, 2020а,б и др.] (см. также разделы 6.5 и 7.3). Не вызывает сомнений, что анализ особенностей дифференциации происхождений в зависимости от физико-географических условий среды их обитания позволит выявить обобщённые закономерности такого рода. На их основе теоретически возможен прогноз пространственной динамики наследственно обусловленных таксационных показателей древостоев, но не идентификация пространственных границ между разными популяциями в понимании популяционных биологов [Тимофеев-Ресовский и др., 1973]. Это обусловлено тем, что расстояния между родительскими насаждениями, использованными для сбора семян в программе закладки ГК, как это выяснилось в ходе некоторых более поздних экспериментов [Семериков, 1986; Видякин, 2004, 2010, 2014], оказались намного больше размеров (протяжённости) ареалов популяций. При этом даже совпадение таксационных параметров потомств климатипов в ИК ещё не является доказательством их генетического сходства (принадлежности к одной популяции с общим генофондом). Это подтверждается, например, наличием морфологически идентичных, но репродуктивно изолированных «видов-двойников» [Левонтин, 1978]. Также очень вероятно, что в связи с отсутствием рубок ухода в ГК различия между наиболее адаптивными (в силу этого более загущенными) и менее адаптивными (менее загущенными) происхождениями по высоте и запасу древесины по мере развития насаждений и обострения конкуренции сглаживаются [Погребняк, 1968; Рогозин, Разин, 2015]. Это может приводить к необоснованным выводам о близости некоторых географически удалённых происхождений и о необходимости расширения границ соответствующих лесосеменных районов [Шутяев, 2007; Кузьмин, Кузьмина, 2020а].

В 1980–1990-х гг. появилось много работ по оценке изменчивости популяций лесообразующих видов с применением изоферментных, а в настоящее время и ДНК-маркёров (см. главу 3). К сожалению, изменчивость этих маркёров в большинстве случаев селективно нейтральна, и они более пригодны для изучения истории расселения видов и дрейфа генов, но не для оценки влияния отбора (экологических особенностей

местообитания) на генетическую структуру популяций. Попытки решить проблему с применением селективно нейтральных генетических маркёров обуславливают заведомо «укрупнённый» размер популяций (например, [Санников и др., 2017]). Однако следует отметить, что в последнее время проводятся исследования популяционной структуры с использованием функциональных [Крутовский, 2006] и полногеномных маркёров [Новикова и др., 2023; Novikova et al., 2023a,b] и так называемых генов-кандидатов и маркёров, чья изменчивость находится под влиянием отбора [Krutovsky, Neale, 2005; Eckert et al., 2009; Cuervo-Alarcon et al., 2021].

Перечисленные выше и подобные им данные (в особенности по ГК) были приняты в расчёт сотрудниками отраслевых институтов Рослесхоза при разработке нового лесосеменного районирования, которое было утверждено в конце 2015 г. и незначительно изменено впоследствии [Приказ... № 353, 2015; Приказ... № 1032, 2022]. В основу нового районирования было положено деление ареалов лесообразующих пород (видов) на участки-«климатопы», исходя из значений «биотемпературы» и «коэффициента увлажнения» [Александров, Проказин, 2018]. Не вдаваясь в подробности расчёта этих показателей, отметим, что такое районирование, по сути, является сугубо климатическим. Оно исходит из возможности переброски семян внутри ареалов климатипов (групп популяций), практически игнорируя все остальные эколого-географические особенности территории и данные о степени межпопуляционной генетической дифференциации видов. Принимая во внимание количество учтённых факторов, по сравнению с районированием 1982 г., новое районирование является упрощённым. Поэтому не удивительно, что в новой схеме районирования число районов значительно уменьшено. Например, по сосне обыкновенной оставлено 25 районов вместо 142 согласно районированию 1982 г., т.е. средняя площадь одного района увеличилась почти в 6 раз.

На этот, с нашей точки зрения, недостаточно обоснованный документ в открытой научной печати появилось уже несколько критических отзывов [Никитенко, 2016; Янбаев и др., 2017; Николаева и др., 2019; Тараканов и др., 2019б; Федорков, 2020]. Как и следовало ожидать, критикуется в основном укрупнение районов. Необоснованность объединения различных популяций в один лесосеменной район подтверждается и новыми данными с применением молекулярных маркёров. Например, при изучении популяционной структуры дуба черешчатого с применением ISSR-маркёров выявлена существенная дифференциация

между насаждениями западного макросклона южной части Урала, с одной стороны, и насаждениями Белебеевской возвышенности, с другой [Янбаев, 2017]. Это согласуется с более ранними исследованиями по изменчивости листовой пластинки в этих же популяциях [Путенихин, 2014], но определённо не соответствует новому районированию 2015 г. В другой работе на основе результатов изучения дубрав с применением SNP-маркёров поставлен вопрос о корректировке границ лесосеменных районов этой породы в Самарской обл. [Деген и др., 2020].

В то же время проведены исследования, подтверждающие существование нескольких популяций внутри некоторых лесосеменных районов версии 1982 г. Это свидетельствует о том, что в отдельных случаях возникает необходимость их разделения, а не слияния. Например, в монографии по изменчивости дубов Л.Ф. Семериков сообщает, что размер популяции у исследованных им видов предположительно соответствует размеру урочища в понимании ландшафтоведов или лесного массива, площадь которого у дуба может достигать «нескольких тысяч гектаров» [Семериков, 1986]. Однако понятие «лесной массив» четко не определено [Седых, 2009]. Например, по мнению Р.А. Зиганшина [2014]: «Лесной массив – это большая территориально единая совокупность лесонасаждений и не покрытых лесом площадей в пределах одного географического ландшафта или его части...» Если считать площадь лесного массива за максимально возможную площадь ареала популяции, то исходя из этой работы и монографии А.Н. Громцева [2008] она составит в таёжных лесах приблизительно от 10 до 180 тыс. га. Если принять её в среднем равной около 100 тыс. га и исходить из средней площади одного лесосеменного района около 0,6 млн га в схеме первого районирования (1982), то в каждом районе/подрайоне в среднем может находиться около 6 лесных массивов/популяций. Это, конечно, весьма приблизительные данные, так как размер популяций зависит не только от ландшафтно-географических особенностей биотопы, но и от биологических особенностей каждого вида, прежде всего от дальности эффективного распространения пыльцы и семян. Исходя из этого размер популяции у таких пионерных пород, как сосна и берёза, должен быть существенно выше, чем, например, у дуба [Семериков, 1986].

Тем не менее А.И. Видякиным [2004, 2010, 2014] при дифференциации популяций сосны на северо-востоке европейской части России методами популяционной фенетики показано, например, что в одном лесосеменном подрайоне выделяют 6 популяций сосны. Особенность методики исследований этого автора заключается в том, что им вначале

были выделены фены популяционного уровня, которые дифференцируют ареальные совокупности сосны на уровне различий между смежными насаждениями из суходольных и болотных местообитаний Кировской обл. Применение фенотипов популяционного уровня в ленточных борах Алтая дало сходный результат [Зацепина и др., 2016].

В то же время В.П. Путенихиным с соавторами при анализе изменчивости основных лесообразующих видов по комплексу количественных и качественных признаков генеративных органов в Башкортостане и на Урале была получена более укрупнённая пространственная популяционная структура изученных видов [Путенихин и др., 2004, 2005, 2009]. С учётом этих работ и исследований З.Х. Шигапова с соавторами, проведённых с применением изоферментных маркёров [2009], ориентировочные площади популяций (популяционных ареалов) на обозначенной территории составляют: сосны обыкновенной – 0,35–6,0 млн га; ели сибирской – 1,5–2,5 млн га; лиственницы Сукачёва – 0,25–12,0 млн га. При этом пространственные очертания выделенных ими популяций в большинстве случаев в той или иной мере не совпадают ни с лесосеменными районами 1982 г., ни, тем более, с лесосеменными районами 2015 г. Вместе с тем границы ряда популяций более или менее определённо соотносятся с отдельными лесосеменными подрайонами (или их группами) районирования 1982 г.

Эти отличия в оценке размеров популяций разными исследователями могут иметь следующие причины: 1) региональные особенности популяционной структуры видов; 2) различные методы исследований (выбор признаков для исследований, схема закладки пробных площадей и варианты анализа результатов в связи с особенностями естественно-исторического районирования территории и др.).

Так или иначе, в решении проблемы лесосеменного районирования в отечественной науке господствует подход, основанный на представлениях популяционных биологов о популяции как об «эколого-генетической общности» [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Готов, 1975, 1983; Семериков, 1986; Животовский, 2021]. На необходимость сохранения естественной популяционной структуры видов обращают внимание и сотрудники ВНИИЛГИСБиотех, которые предлагают в этой связи «новый инновационный сценарий селекции» [Корчагин и др., 2020]. Частным случаем этого подхода является необходимость учёта в популяциях дуба черешчатого частот ранних и поздних форм (разновидностей), соотношение которых зависит от лимитирующих факторов среды [Шутяев, 1998, 2007; Кострикин, 2013]. Наряду с этим

предлагается разделять ареал лесообразующих видов на относительно однородные участки исходя из зависимости таксационных показателей от таких значимых климатических факторов, как, например, сумма активных температур [Федорков, 2020]. Этот подход близок к тому, который использовали авторы новой версии лесосеменного районирования 2015 г. С нашей точки зрения, анализ такого рода зависимостей может применяться как дополнительный в ситуации с очень большими размерами лесных массивов, внутри которых отсутствуют выраженные изоляционные барьеры.

Таким образом, совершенно очевидно, что проблема уточнения лесосеменного районирования очень сложна [Ирошников и др., 1978; Семериков, 1986; Милютин, Новикова, 2019]. Для её решения необходима консолидация усилий всех специалистов, обобщение накопленных данных и разработка на этой основе специальной программы с отбором и применением комплекса методов, дающих сопоставимые результаты. С учётом этих результатов необходимо организовать всестороннее обсуждение данной проблемы с привлечением всех заинтересованных компетентных исследователей, что позволит разработать новый научно обоснованный вариант лесосеменного районирования или же вернуть первый вариант районирования до накопления и обобщения недостающей информации. До этого момента более правильно при лесовосстановлении или использовать семена исключительно местной заготовки по принципу «как можно ближе к месту посадки культур» [Горошкевич, 2008], или ориентироваться на более аргументированную схему лесосеменного районирования 1982 г. В связи с возможными отдалёнными негативными последствиями трансформации генофондов естественных популяций, принцип «не навреди» как никогда актуален для взвешенного подхода к решению данной проблемы. Отметим также, что, во-первых, формальное применение на практике правил лесосеменного районирования 1982 г. не будет нарушением, так как более «мелкие» районы/подрайоны этой версии не выйдут за пределы более крупных районов версии 2015 г. Во-вторых, львиная доля объектов ЕГСК заложена с учётом лесосеменного районирования 1982 г., что должно способствовать высокой адаптации будущих сортов к местным условиям.

Ещё одна пока не решённая проблема состоит в необходимости разработки специального районирования для сортов лесообразующих видов, в том числе «сортов-популяций», которые вскоре будут выделены по результатам изучения ГК. Очевидно, что с лесохозяйственной

точки зрения их выращивание возможно и за пределами исходных популяций (лесосеменных районов), если они сохраняют своё превосходство в соответствующих «чужих» районах и если при этом будет гарантирована их репродуктивная изоляция от естественных насаждений (во избежание трансформации генофондов и снижения устойчивости природных популяций). При этом недопустимо смешивать проблему лесосеменного районирования видов с проблемой лесосеменного районирования сортов. Данный вопрос будет подробнее рассмотрен во 2-й книге монографии.

6.4. Программы по лесной селекции и семеноводству

В связи с длительным жизненным циклом и поздним вступлением в плодоношение древесных пород, особенно в климатических условиях России, роль долгосрочного планирования в лесном селекционном семеноводстве, которое осуществляется в виде соответствующих программ, особенно важна. Вопрос создания программ по лесной селекции и семеноводству детально проанализирован в монографии и обзоре А.П. Царёва [2013, 2014].

В советский период (в 1965 г.) были опубликованы Основные положения по лесному семеноводству в лесах СССР. Однако планомерная разработка крупных государственных программ в этой сфере началась после создания в 1971 г. отраслевого института – ЦНИИЛГиС. В 1970–1980-е гг. и позднее были подготовлены: Генеральная схема лесного семеноводства [Тараканов и др., 2001], региональные программы для отдельных субъектов РФ, неоднократно переизданы Основные положения по лесному семеноводству [1976, 1994], ОСТы и основные положения на различные объекты ЕГСК [Основные положения ... испытательных культур, 1982; Основные положения ... архивов, 1982; Отраслевой стандарт, 1978, 1984, 1996а,б], приняты программа по изучению имеющихся и закладке новых ГК основных лесообразующих пород [Изучение..., 1972], лесосеменное районирование [1982].

Генеральная схема лесного семеноводства при отборе на скорость роста в качестве основной последовательности этапов селекции включала: отбор ПД, массовое создание на их основе ЛСП-1 (преимущественно клоновых), архивов клонов и маточных плантаций ПД, испытание по семенным полусибсовым потомствам ПД (так называемая «генетическая оценка» ПД), отбор по результатам испытаний элитных деревьев, создание многоклоновых ЛСП-2 вегетативными

потомствами элитных деревьев, дальнейшую селекцию на основе изучения элитных деревьев. Возможность выделения элиты среди ПД ограничивалась возрастом ИК – не менее половины возраста рубки; при этом следовало также учитывать генеративные особенности лучших по росту потомств в архивах клонов. Позднее [Указания., 2000] была допущена возможность отбора предэлиты по результатам изучения ИК, достигших II класса возраста. На её основе допускалось создание ЛСП-1,5. Также было разрешено создание ЛСП-2 из одного и ограниченного количества (менее 50) клонов. В первом случае клон должен был отличаться или высокой общей комбинационной способностью (ОКС) и самостерильностью, или высокой специфической комбинационной способностью (СКС) при искусственном его опылении пыльцой нужного генотипа. На многоклоновых ЛСП-1 в первых редакциях регламентирующих документов допускалось включать не менее 25 клонов, в последних – не менее 50. Требования по числу клонов на ЛСП-1,5 не были оговорены.

Разработка и научное сопровождение программ были возложены в основном на ЦНИИЛГиС, при котором для координации исследований был создан Проблемный совет, и на его региональные лаборатории, а также на некоторые другие институты и вузы. Сопровождение осуществлялось на планово-договорной основе через систему научных кураторов, закреплённых за регионами. Проекты на объекты ЕГСК разрабатывались институтом «Союзгипролес»¹⁰⁴ и его филиалами. В регионах были созданы лесосеменные производственные станции (ЛСПС), которые при взаимодействии с научными кураторами и лесными предприятиями осуществляли работы по закладке объектов ЕГСК. Большая часть плантационных селекционно-семеноводческих объектов (ССО)¹⁰⁵ создавалась при специализированных предприятиях. Например, в Новосибирской обл. был образован Бердский спецлесхоз, в Алтайском крае – Озёрский опытно-показательный леспромхоз и т.д. В Карелии практической деятельностью (и курированием) по отбору, аттестации, проектированию и созданию объектов лесосеменной базы занимались специалисты Петрозаводской

¹⁰⁴ ФГУП «Росгипролес», в настоящее время – ликвидирован.

¹⁰⁵ Ранее объекты лесного селекционного семеноводства (часть которых вместе с ПЛСУ входила в постоянную лесосеменную базу) и объекты, предназначенные для сохранения генофонда и изучения географической изменчивости, объединяли в так называемый «Единый генетико-селекционный комплекс» (ЕГСК). Приказом Рослесхоза от 20.10.2015 № 438 все объекты ЕГСК отнесены к «объектам лесного семеноводства». Далее в тексте монографии использованы оба термина.

и Олонецкой производственных лесосеменных станций, Карельского проектного селекционно-семеноводческого центра и лесных семеноводческих станций [Лаур, 2012]. Во всех субъектах страны действовали аттестационные комиссии по приёмке/списанию ССО, возглавляемые главными лесничими департаментов/управлений лесным хозяйством регионов. В их состав обязательно входили сотрудники ЛСПС, представитель зональной лесосеменной станции, научный куратор и главный лесничий лесного предприятия, на территории которого находился аттестуемый ССО. Все сведения об объектах ЕГСК заносили в государственный реестр. Работы по созданию серии ГК курировал ВНИИЛМ. Вопросы стратегического характера решались на уровне Государственного комитета СССР по лесу. Первичные документы хранились в ЛСПС, зональных лесосеменных станциях, управлениях лесами, лесхозах, на территории которых создавались ССО, а также в курирующих институтах.

Неудивительно, что при таком подходе и государственном финансировании количество ССО в 1970–1980-е гг. стремительно росло [Тараканов и др., 2001]. Эта тенденция была прервана распадом СССР [Милютин, 1998]. Она сменилась почти 30-летней тактикой сохранения созданных объектов при очень слабых темпах создания новых. Принятие Лесного кодекса РФ (2006), упразднение лесхозов и передача наиболее продуктивных участков леса в аренду не способствовали развитию лесного семеноводства в России. Отрасль пережила период неоднократной реорганизации, что в совокупности с другими причинами негативно сказалось на её состоянии. Тем не менее и в постсоветский период состояние созданных объектов контролировалось на уровне подразделений Рослесхоза и в регионах. В 2000 г. были изданы Указания по лесному семеноводству, в которых были обобщены ранее действовавшие нормативно-правовые документы, усовершенствованные с учетом накопленных знаний и опыта.

Возникла настоятельная потребность в объективной оценке состояния этой сложной наукоёмкой сферы (инвентаризация ССО, обобщение накопленного опыта и разработка модернизированных программ по селекционному семеноводству), которая была реализована лишь в последнее время в единичных субъектах РФ [Лаур, 2012; Рогозин, 2016; Корчагин и др., 2020; Тараканов и др., 2021; Царев и др., 2021а; Тараканов, Бородинцева, 2023]. В качестве примера региональных модернизированных программ, учитывающих накопленный опыт и последние достижения в лесном селекционном семеноводстве, отметим

разработку этих важных документов на 20-летний период в Новосибирской обл. и Алтайском крае [Тараканов и др., 2019а; Тараканов, Бородинцева, 2023]. Они основаны на принципах оптимизации соотношения площадей селекционно улучшенных и нормальных насаждений главных пород, ускорения селекции, повышения эффективности массового и индивидуального отбора с акцентом на главную лесообразующую породу – сосну обыкновенную. По итогам реализации программ планируется увеличение числа ПД до 1–1,5 тыс. шт. на лесосеменной район, приоритет генетической оценки ПД над закладкой ЛСП-1, создание ЛСП-1,5. По ориентировочным оценкам, ежегодные затраты на реализацию программ в каждом регионе составят около 5–6 млн руб. Закладка первой в азиатской части России ЛСП_{пид} сосны в Новосибирской обл. уже финансируется из федерального бюджета.

Основные проблемы по созданию каждого из ССО будут рассмотрены в следующем разделе главы. Здесь же отметим, что наряду с рассмотренным выше централизованным подходом к развитию лесной селекции и семеноводства, в рамках региональных программ были приняты и реализуются программы, имеющие специфические особенности. Как уже отмечалось выше, для сохранения генофондов и повышения устойчивости будущих сортов все работы по лесной селекции осуществлялись с учётом лесосеменного районирования. Однако в некоторых случаях исследователи широко использовали генетический потенциал вида и рода, не только создавая коллекции ценных генотипов из различных частей ареала вида, но и осуществляя межвидовые скрещивания, в том числе с интродуцентами. Прежде всего это относится к тополю [Сиволопов, 1980, 2020; Царев, 1985; Бакулин, 1990]. В данном случае, в отличие от ценных хвойных пород, активно используется химический мутагенез с целью получения полиплоидов. Благодаря этому и возможности клонового размножения для тополя получено наибольшее по сравнению с другими породами число ценных сортов и гибридов отечественной селекции. В этом и в других аналогичных случаях после получения ценного генотипа встаёт вопрос о его размножении и испытаниях с целью определения амплитуды эколого-географических условий возможного выращивания в лесохозяйственных целях. Возникает проблема районирования сортов [Царёв, 2013]. Понятно, что в этой ситуации должна обеспечиваться генетическая изоляция от местных популяций вида, с которой возможен потенциальный обмен генами. Аналогичная картина имеет место при селекции берёзы карельской на узорчатость (декоративность) древесины [Ветчинникова, Титов, 2016],

при отборе кедра сибирского и его гибридов с другими кедровыми соснами на декоративность и другие признаки [Матвеева и др., 2006; Горошкевич, 2008].

Наряду с программами по селекции и семеноводству местных лесообразующих видов в перечень основных направлений лесного селекционного семеноводства традиционно входят вопросы интродукции хозяйственно ценных экзотов древесных видов. Обычно экзоты недостаточно адаптированы к новым для них лесорастительным условиям, поэтому интродукция подразумевает их дальнейшее селекционное улучшение не только по хозяйственно ценным признакам, но и по устойчивости к лимитирующим экологическим факторам [Белобородов, Ширяев, 1997; Путенихин, 2008; Демидова и др., 2018a].

Опираясь на анализ отечественного и зарубежного опыта лесной селекции, укажем на 3 важнейших положения программы, которые нуждаются в существенной редакции. Первое из них состоит в необходимости научно обоснованного ограничения площадей сортовых генетически обеднённых лесов во избежание снижения устойчивости лесных экосистем России в целом [Семериков и др., 1998; Горошкевич, Крутовский, 2017]. Оно может быть определено исходя из доли площадей наивысших классов бонитета, пригодных для интенсивного лесопользования [Семериков и др., 1998; Онучин и др., 2012], и возможностей изоляции сортовых насаждений от естественных популяций вида. Второе положение сводится к невозможности сохранения высокого уровня генетической изменчивости при селекции, особенно на её продвинутых этапах, что было доказано В.Л. Иогансеном ещё в начале XX в. [1935]. Наконец, третье, очень важное, положение сводится к ускорению этапов селекции, что реализуется возможностью отбора ПД и их окончательной генетической оценки по потомствам в более молодом возрасте. Последнее положение более детально обосновывается при рассмотрении особенностей создания ССО.

6.5. Лесные селекционно-семеноводческие объекты

В таких селекционно-семеноводческих объектах, как ЛСП и селекционно улучшенные ПЛСУ, а также ПН и даже ПД, осуществляют производственную заготовку семян категории «улучшенные». В генетических резерватах могут заготавливать семена нормальной категории. В архивах клонов и на маточных плантациях с повышенной вероятностью самоопыления, а также в ГК, где возможно переопыление

климатипов из различных лесосеменных районов, могут проводиться контролируемые скрещивания и сбор семян (только для научных целей).

Согласно данным Рослесозащиты, на 01.01.2023 г. в России отобрано около 31,6 тыс. ПД и 14 тыс. га ПН, создано 5,8 тыс. га ЛСП-1 (в том числе 4,5 тыс. аттестованных) и 119 га ЛСП_{птц} (91 га аттестованных), 573 и 210 га архивных и маточных плантаций соответственно, 792 га испытательных культур ПД, а также 812 га ГК (табл. 6.1); кроме этого, выделено 197 тыс. га генетических резерватов.

Некоторые объекты пока не аттестованы из-за небольшого возраста и иных причин. В целом большая часть ССО сконцентрирована в европейской части России. По числу отобранных ПД всех пород лидируют Северо-Западный и Приволжский федеральные округа. Среди лучших по сумме рангов преобладают субъекты РФ европейской части России и Урала (табл. 6.1). В азиатской части России, с учётом качества ССО, лидируют Новосибирская обл. (все хвойные породы) и Алтайский край (сосна). К сожалению, обобщёнными данными о представительстве ПД на испытаниях и ЛСП мы не располагаем.

Что касается породного состава ССО, то по объёмам созданных объектов в порядке убывания породы образует ранжированный ряд: сосна, ель, лиственница, дуб, кедр, бук, пихта, берёза, орех (табл. 6.2). Всего в селекции на разных ССО задействовано от 31 до 80 видов лесных древесных растений [Тараканов и др., 2021; Состояние..., 2020], но наиболее представлены самые ценные в лесохозяйственном отношении сосна обыкновенная, лиственница сибирская, ель европейская, кедр сибирский и дуб черешчатый. По упомянутым видам отобрана также львиная доля ПН и генетических резерватов.

Для краткости и структуризации изложения условимся подразделять все ССО на натурные, выявленные в естественных условиях обитания, и плантационные, созданные искусственным путем (см. рис. 4.1). К первым относятся плюсовые насаждения и деревья, а также генетические резерваты, которые могут использоваться как семенные заказники. В свою очередь, плантационные ССО с некоторой долей условности подразделяются на научные (или селекционные) и производственные (или семеноводческие). К научным относятся ИК и архивы клонов ПД, предназначенные для их генетической оценки и сохранения ценного генофонда. К производственным – ЛСП и селекционно улучшенные ПЛСУ, создаваемые для массового производства улучшенных и сортовых семян, а также маточные плантации, предназначенные для получения

Таблица 6.1. Количество и площадь основных ССО в Российской Федерации суммарно по всем породам (по данным ФБУ Рослесозащита на 01.01.2023)

Федеральный округ (ФО) и субъект РФ	ПД, шт.	ЛСП, га	ЛСП ^{пцц} , шт.	Архивы клонов, га	Маточные плантации, га	ПЛУУ улучшенные, га	Испытательные культуры, га	Географические культуры, га
Всего на землях лесного фонда	31 612	5 847,8	119,0	573,6	210,2	1 394,3	791,5	812,0
Суммарное количество и площадь ССО в ФО России (ранжированы по числу ПД)								
Северо-Западный	8 338	1 291,8	4,2	118,8	34,6	291,4	286,0	250,6
Приволжский	7 131	1 756,4	102,3	181,9	51,9	353,2	250,7	215,4
Центральный	4 144	1 117,1	10,0	43,4	30,6	165,7	135,5	201,1
Сибирский	3 541	656,7	0,0	150,8	57,0	286,7	58,9	51,5
Южный	2 990	222,6	0,0	0,4	8,6	158,7	18,6	16,6
Уральский	2 836	592,4	2,5	29,7	26,5	75,2	25,6	47,6
Дальневосточный	2 136	176,8	0,0	28,1	1,0	42,3	7,1	29,2
Северо-Кавказский	496	34,0	0,0	20,5	0,0	21,1	9,1	0,0
Лучшие субъекты РФ по сумме рангов всех объектов ССО (среди 77 субъектов РФ)								
Ленинградская область	876	311,5	0,0	11,6	10,9	127,4	77,3	56,2
Вологодская область	835	184,6	0,0	34,2	13,2	36,1	45,9	57,3
Республика Коми	2 548	155,6	0,0	23,8	0,0	36,4	40,6	28,9
Свердловская область	791	356,4	2,5	11,9	26,5	27,2	20,7	13,2
Ульяновская область	722	357,8	44,0	39,2	0,0	19,4	89,4	0,0
Республика Карелия	1 520	424,8	4,2	8,0	0,0	13,4	29,4	26,9
Псковская область	911	131,4	0,0	23,1	10,5	30,8	49,8	14,0
Нижегородская область	578	349,1	35,2	50,2	0,0	20,6	40,9	0,0
Челябинская область	725	169,4	0,0	17,8	0,0	48,0	4,9	17,4
Новосибирская область	564	139,5	0,0	51,4	3,5	26,3	15,8	15,4

Таблица 6.2. Количество и площадь основных ССО различных пород, ранжированных по числу ПД (по данным ФБУ Рослесозащита на 01.01.2023)

Порода	ПД, шт.	ЛСП, га	ЛСП _{пл} , шт.	Архивы клонов, га	Маточные плантации, га	ПЛУ улучшенные, га	Испытательные культуры, га	Географические культуры, га
Сосна	15 198	3 166,5	108,2	296,5	111,0	733,5	396,6	393,5
Ель	4 093	1 160,8	0,0	83,9	35,8	313,8	265,5	210,6
Лиственница	3 619	576,0	10,8	61,5	31,6	93,4	12,3	110,3
Дуб	3 405	448,8	0,0	17,3	3,8	138,5	64,6	85,9
Кедр	3 050	399,6	0,0	87,1	23,2	82,8	40,9	11,7
Бук	653	11,0	0,0	20,5	0,0	0,0	3,5	0,0
Пихта	390	2,0	0,0	0,0	0,0	9,9	0,0	0,0
Береза	300	32,5	0,0	5,4	0,0	2,0	0,5	0,0
Орех	131	1,8	0,0	0,0	0,0	2,5	0,7	0,0
Прочие	773	48,8	0,0	1,4	4,8	17,9	6,9	0,0

черенков. В связи с необходимостью точной маркировки родословных деревьев и для удобства организации исследований научные объекты целесообразно создавать при институтах под методическим контролем научных кураторов. Коротко проанализируем состояние перечисленных лесных ССО.

6.5.1. Натурные селекционно-семеноводческие объекты

В связи с преувеличением значимости проблемы «ранней диагностики» плюсовые насаждения и деревья в России на начальном этапе работ по селекционной инвентаризации насаждений были отобраны преимущественно в приспевающем и спелом возрасте. В настоящее время они находятся в перестойном состоянии, их численность неуклонно уменьшается [Тараканов и др., 2019а; 2021; Царев и др., 2021а]. После инвентаризации ССО силами Рослесозащиты в 2007 г. к списанию было представлено особенно много натуральных объектов (см. главу 4). Например, в лидирующей в Сибири по лесному семеноводству

Новосибирской обл. число ПД к 2010 г. уменьшилось на 27%. При этом отношение площади лесов к числу ПД (интенсивность отбора) в России на порядок ниже, чем в соседних Скандинавских странах [Царев и др., 2019].

С учётом ориентирования исследователей на завышенную 25%-ю частоту встречаемости элитных деревьев среди ПД, низкого качества отбора в спелом возрасте и тенденции сокращения численности перестойных ПД (значительная часть которых не была испытана по семенным потомствам и не сохранена в архивах клонов), количество выделенных ПД явно недостаточно для отбора среди них нужного числа элитных вариантов, особенно, если ориентироваться на требование создания многоклоновых ЛСП-2 из 50 клонов на плантацию [Указания.., 2000; Приказ... № 438, 2015]. Если исходить из встречаемости элиты среди ПД на уровне 5–10%, то численность ПД необходимо пополнить из расчёта 0,5–1,5 тыс. шт. на каждый лесосеменной район, соответствующий районированию 1982 г. В этом отношении в стране выгодно отличаются лишь некоторые регионы европейской части России: например, в Карелии отобрано около 1,7 тыс. ПД сосны и ели. В то же время в лидирующих по семеноводству в Сибири Новосибирской обл. и Алтайском крае их число составляет около 200–300 ПД на лесосеменной район/подрайон [Болонин и др., 2010; Бондарев, Кальченко, 2010].

Но самое главное, как уже отмечено в разделе 6.2, для повышения качества отбора и ускорения селекционного процесса ПД следует отбирать в наилучших лесорастительных условиях и в более молодом возрасте – до начала проходных рубок, при которых прежде всего изымаются быстрорастущие высококачественные деревья. В насаждениях, не затронутых приисковыми рубками, которые встречаются до III класса возраста включительно, возможен отбор ПД с превышениями над средним диаметром на 30–60% и над средней высотой на 10–15% [Тараканов и др., 2021]; в пройденных рубками насаждениях критерии отбора снижаются до 20 и 8% соответственно [Указания.., 2000]. Уже этот факт говорит о нецелесообразности отбора ПД в насаждениях после проведения в них первых рубок ухода (обычно с IV класса возраста). Кроме того, более молодые деревья отличаются лучшим качеством черенков и семян [Бондаренко, Жигунов, 2017; Велисевич, Горошкевич, 2021], что положительно сказывается на состоянии всех плантационных объектов, в первую очередь ЛСП.

Отобранные ПД прежде всего необходимо испытать по их семенным потомствам и размножить в архивах клонов. Приступить

к массовой закладке ЛСП рационально лишь после отбора хотя бы предэлитных вариантов. В этом случае будет обеспечено также повышение семенной продуктивности и сроков эксплуатации семеноводческих объектов.

Что касается ПН, то критерии их отбора в Указаниях по лесному семеноводству 2000 г. стали менее чёткими и конкретными по сравнению с предыдущими нормативными документами, а в новых Правилах создания и выделения объектов лесного семеноводства [Приказ... № 438, 2015] они и вовсе отсутствуют. Так, в Указаниях по лесному семеноводству [2000] написано: «п. 1.5 ... плюсовые насаждения – самые высокопродуктивные, высококачественные и устойчивые для данных лесорастительных условий насаждения», при этом в п. 2.4 указано, что «...конкретные придержки для выделения селекционных категорий насаждений и деревьев ... определяются региональными методическими рекомендациями научно-исследовательских учреждений». Совершенно очевидно, что должны быть установлены чёткие критерии отбора. С нашей точки зрения, при отборе ПН целесообразно оставить в качестве критериев суммарную долю «лучших нормальных» и «плюсовых» деревьев, которая устанавливается по данным сплошного перечёта на пробных площадях. Она может варьировать в зависимости от породы и других условий и составляет, например, для сосны 13–20% [Демиденко, Урусов, 1984; Демиденко, 1997]. А.П. Царёв и Н.В. Лаур [2019] рекомендуют применять в качестве критерия число ПД в расчёте на 1 га (не менее 5 шт./га для условий Карелии). Отобранные ПН и генетические резерваты должны использоваться в качестве семенных заказников и объектов для популяционной селекции [Некрасова, 1981; Семериков и др., 1998; Тараканов и др., 2021]. В противном случае их выделение и сохранение не имеет селекционно-семеноводческого смысла.

6.5.2. Селекционные объекты: испытательные культуры плюсовых деревьев

Одной из самых серьёзных проблем отечественной лесной селекции является отсутствие адекватной методики генетической оценки ПД по их семенным потомствам. Именно первая устаревшая методика закладки и изучения ИК [Основные положения., 1982], которая не была своевременно пересмотрена, стала основной причиной «замедления» процесса лесной селекции в России. С позиций современного опыта и анализа схем селекции, эффективно используемых в других странах,

основные недостатки российской методики заключаются в громоздкости и длительности испытаний [Исаков, 1999; Федорков, 2011, 2021; Бондаренко, Жигунов, 2016а, 2020; Рогозин, 2018; Раевский и др., 2020, 2022; Тараканов и др., 2021]. Последнее было обусловлено опасениями ошибок в идентификации элиты при слишком раннем возрасте оценки потомств ПД, в связи с чем время окончательного выявления лучших потомств было отодвинуто на достижение ими возраста, составляющего не менее половины возраста рубки. При этом предполагалось, что будущие сортовые леса будут создаваться по методике, близкой к методике закладки обычных лесных культур, а не по технологии ускоренного выращивания древесины в условиях оптимально загущенных лесосырьевых плантаций. На громоздкость испытаний (большой объём опытов) повлиял факт варьирования фона опылителей ПД, что обуславливало отличия в рангах потомств, полученных из семян от разных урожаев (генераций) [Ефимов и др., 1982; Ефимов, 2010]. В связи с этим было предложено создавать испытательные культуры ПД потомствами не менее трёх различных генераций, полученных от свободного опыления. С учётом завышенных статистических требований к объёму выборок на каждое ПД планировалось задействовать около 0,5 га ИК [Основные положения., 1982; Тараканов и др., 2021]. Несложно посчитать, что в 2008 г. для 36 тыс. шт. ПД, числящихся в Госреестре по данным Рослесозащиты [Кобельков, 2008], площадь ИК должна была достигать 18 тыс. га. В действительности, по их же данным, было заложено менее 1 тыс. га этих объектов, при этом, по нашим косвенным расчётам, в испытания было вовлечено менее половины отобранных ПД.

Как отмечено в обзорной статье [Тараканов и др., 2021]: «Столь грандиозный объём запланированных испытаний не был реализован ни в одном регионе России. Элементарные расчёты показывают, что эта проблема устраняется при получении потомств из семян от переопыления клонов ПД на плантациях, проведении поэтапных тестирований с постепенным уменьшением числа испытываемых ПД при снижении возраста окончательной оценки и густоты опытных насаждений... Если же ИК встраивать в план закладки соответствующих промышленных плантаций, занимая ими часть площадей, то проблема специального поиска необходимых площадей снимается в принципе».

Давно обсуждается вопрос о числе повторностей, числе растений на делянку и на семью [Райт, 1978]. Обобщая опыт скандинавских исследователей, А.Л. Федорков и А.А. Туркин [2009] полагают, что при большом числе делянок и контрольных растений, в зависимости от

цели исследования, число деревьев на семью может составлять около 20–40 экземпляров. А.С. Бондаренко и А.В. Жигунов считают достаточным около 200 деревьев на семью [2016a]. Последнее совпадает с новыми нормативными требованиями по закладке ИК [Приказ... № 438, 2015]. Для минимизации эффектов взаимодействия «генотип–среда» и «популяция–среда» важно также, чтобы условия роста ПД и их потомств были максимально близки и в испытаниях были вовлечены контрольные деревья из разных популяций [Рогозин, 2018; Федорков, 2019].

При разработке схем селекции с учётом низкой эффективности массового отбора и возможностей ранней диагностики некоторые авторы предлагают основной акцент делать не на отбор ПД, а на индивидуальный отбор в краткосрочных испытаниях большого количества «случайных» деревьев по их потомству. М.В. Рогозиным на основе анализа 1 700 деревьев, отобранных на ПЛСУ сосны в качестве материнских (РР), и изучения 3–18-летних потомств от них общим числом свыше 41 000 полусибсов (F1) разработана схема отбора на ОКС [Рогозин, 2018]. Она базируется на краткосрочном анализе потомств, полученных из семян от нескольких урожаев/генераций РР. По мнению автора, первая оценка роста потомства возможна уже в 4–5 лет с отбором 60% лучших матерей; с них собирают второй, третий и четвертый урожаи, в которых проводят аналогичную отбраковку. После четырех испытаний у оставшихся деревьев последнего этапа возможен отбор матерей на ОКС с превышением контроля на 10%. Расчётная доля таких элитных деревьев составляет 3% от начального числа. На весь цикл испытаний в этом случае потребуется 20 лет (4×5). При этом, во избежание отрицательных эффектов «генотип–среда», необходимо соблюдать однотипность условий произрастания РР и F1.

Отметим, что ИК служат не только для отбора элитных деревьев и создания ЛСП-1,5 и 2-го порядков, но и для оценки эффективности массового отбора ПД по их фенотипам (именно этот вид отбора относится к «плюсовой селекции» в узком смысле этого термина). В этой связи дискутировалась проблема «контроля», с которым сравнивается опыт (средние значения селектируемых признаков по всей выборке испытываемых потомств ПД) [Исаков, 1999; Тараканов и др., 2001; Видякин, 2010; Федорков, 2019]. Она будет рассмотрена во 2-й книге монографии. Здесь же отметим, что факт статистически значимой дифференциации семей в ИК, подтверждающий потенциальную эффективность индивидуального отбора, никто из исследователей не подвергает

сомнению. Именно по этой причине в программах по лесной селекции первоочередное внимание должно быть уделено созданию ИК и архивов клонов, а не массовой закладке ЛСП из не проверенных по потомствам ПД. Наряду с семенными потомствами при генетической оценке ПД необходимо оценивать их вегетативное потомство, в том числе не только по генеративным, но и по «ростовым» показателям [Раевский, Щурова, 2016]. В этой связи крайне интересен и пока недостаточно изучен вопрос о корреляции между признаками интенсивности роста у семенных потомств в ИК, с одной стороны, и вегетативных потомств в архивах клонов, с другой.

При изучении прививок кедра сибирского от родителей разного возраста установлено, в частности, выраженное наследование возраст-специфического уровня ростовых процессов [Велисевич, Горошкевич, 2021]. По мнению авторов исследования, это может быть использовано для селекции на скорость роста. Вероятно, авторы имеют в виду возможность повышения скорости роста при вегетативном размножении хвойных пород за счёт использования в качестве донора черенков молодых (незрелых) деревьев. Это явление свидетельствует также о важности учёта возраста ПД при анализе интенсивности роста и других признаков в архивах клонов, а также, возможно, и в ИК. Последнее обусловлено влиянием возраста на качество семян [Азниева, 1972], что может отразиться и на росте семенного потомства. Интересен также вопрос о возможности ускорения ростовых процессов методами «реювенилизации» [Путенихин, 2007] и его зависимости от возраста ПД.

Подчеркнём, что в испытании по семенному потомству целесообразно вовлекать не только ПД, но и ПН, а также другие семеноводческие объекты известного происхождения (ЛСП, ПЛСУ, генетические резерваты, лучшие климатипы в ГК), которые могут быть объектами популяционной (групповой) селекции [Некрасова, 1981; Семериков и др., 1998; Указания..., 2000].

Несмотря на определённую позитивную модернизацию нормативных требований, что отражено в приказе Рослесхоза от 20.10.2015 № 438, очевидна необходимость в разработке новой методики генетической оценки плюсовых деревьев и насаждений, в которой должны быть аккумулированы все значимые достижения в этой области. На наш взгляд, в обновлённой методике следует допустить возможность применения различных схем и методов селекции на усмотрение научных кураторов, но с обязательной рецензией проектов квалифицированными специалистами.

6.5.3. Семеноводческие объекты

Основным поставщиком селекционно улучшенных семян являются лесосеменные плантации. После 1996 г. в составе семеноводческих объектов появились также постоянные лесосеменные участки, заложенные посадкой сеянцев/саженцев, выращенных из семян плюсовых насаждений и деревьев [Отраслевой стандарт, 1996; Указания., 2000]. Однако их доля в производстве семян улучшенной селекционной категории пока очень мала. Среди ЛСП в настоящее время преобладают клоновые/прививочные ЛСП-1 основных лесообразующих пород, созданные привитыми саженцами не испытанных по потомству ПД. На основе полученного опыта можно утверждать, что с точки зрения селекционного эффекта в сравнении с финансовыми затратами на их создание и эксплуатацию в дальнейшем рационально закладывать не эти объекты, а ЛСП-1,5 из предварительно выделенной по результатам генетической оценки ПД предэлиты. Тем не менее создание и эксплуатация ЛСП-1 позволили получить опыт по массовому производству селекционно улучшенных семян лесообразующих видов, который позволит избежать многих ошибок при создании ЛСП более высоких порядков [Ефимов, 2010].

Проанализируем имеющийся в России опыт создания ЛСП. Как было отмечено выше (см. табл. 6.1), в Российской Федерации создано 5,8 тыс. га ЛСП-1 и 119 га ЛСП-1,5. В Новосибирской обл. начато создание первой в Сибири ЛСП-1,5 площадью 10 га. Если принять во внимание, что большая часть ЛСП-1 заложена до 1991 г., то они уже должны плодоносить. Однако вклад семян улучшенной селекционной категории в общий объем заготовки составляет в настоящее время меньше 5%. Авторы не располагают обобщенной информацией по сбору улучшенных семян, однако данные региональной статистики свидетельствуют о недостаточной высокой семеноводческой эффективности ЛСП. Причём это является следствием не только экономических причин (низкий уровень финансирования, снижение потребности в семенах), но и причин технологического характера. Например, в Алтайском крае с ЛСП сосны сбор семян составляет менее 20% их биологического урожая. Основная причина – отсутствие технических средств для сбора семян с высоких деревьев (выше 5–7 м). Несмотря на редкую посадку с размещением саженцев по схеме 6 × 8 м (208 шт./га), по производительности дерева на ЛСП характеризуются I–II классами бонитета и к 30–40 годам становятся практически недоступными для сбора семян имеющимися средствами даже на своевременно изреженных плантациях.

Эта ситуация усугубляется смыканием крон и смещением вверх женского яруса деревьев в загущенных насаждениях. В условиях высших классов бонитета ширина кроны большинства хвойных лесообразующих пород к 30–35 годам достигает 8–10 м. Расчёты, выполненные для сомкнутости крон 0,5 с учётом реальной динамики роста крон деревьев на ЛСП сосны, показывают, что в насаждениях I–II классов бонитета оптимальная густота к 40–50 годам составляет около 55–70 шт./га [Тараканов и др., 2001, 2019a]. Поскольку изреживания убыточны и не оправдывают надежду на существенное пополнение урожая семян за счёт обеспечения повышенной густоты в молодом возрасте насаждений, то эти объекты целесообразно создавать без расчёта на изреживание.

Для сбора шишек сосны и кедра с высоких деревьев в АО «Бердский лесхоз» (бывший ОГУ «Бердский спецлесхоз») изобрели приспособление, состоящее из рамного устройства с площадкой для сборщика шишек, расположенной в верхней части. Оно крепится на полозьях/санях и передвигается колёсным трактором. Габариты устройства позволяют осуществлять сбор шишек на высоте до 10–11 м. Однако из-за относительно большой ширины, равной ширине трактора, его можно применять только на плантациях с расстоянием между перифериями крон не менее 2–3 м. В противном случае при продвижении устройства по междурядьям возможен слом скелетных ветвей деревьев.

Таким образом, для повышения семеноводческой эффективности ЛСП прежде всего необходимо оптимизировать густоту посадки и изобрести устройство для сбора шишек в кронах. На уже созданных объектах хорошего состояния необходимо осуществить подеревный учёт с отбором лучших клонов и деревьев и провести изреживание.

Условия для сбора семенного сырья теоретически можно также улучшить обезвершиниванием (декапитацией) семенных деревьев, что позволит к тому же продлить срок эксплуатации этих объектов. Эффективное применение этого приёма согласно методике [Методические рекомендации..., 1999] возможно в аридных малоснежных условиях Забайкалья на свободно растущих интенсивно семяносящих деревьях семенного происхождения. Апробация метода для клоновых ЛСП в иных лесорастительных условиях и на других породах не проводилась. Декапитация семенных деревьев сосны и лиственницы без разработанной методики, выборочно осуществлённая на некоторых плантациях в лесостепи Сибири, дала отрицательный результат. Без решения этой

проблемы ЛСП сосны в лесостепи Западной Сибири могут эксплуатироваться до 40–45 лет. Аналогичные данные приводятся для других регионов [Ефимов, 2010; Федорков, 2019].

Семенной продуктивность плантаций можно повысить за счёт дополнительного отбора деревьев на семенную продуктивность. Поскольку генетическая корреляция между этим признаком и интенсивностью роста отсутствует, отбор на семенную продуктивность среди потомков ПД у такой породы, как сосна, не приведёт к снижению интенсивности роста [Тараканов и др., 2001; Ефимов, 2010].

Исходя из предельного срока эксплуатации в настоящее время назрела необходимость в замене многих высоковозрастных плантационных ССО на новые. Вместо них целесообразно создавать ИК, архивы клонов и ЛСП-1,5.

6.5.4. Маркировка родословных на плантационных объектах

Ещё одной важной проблемой лесного селекционного семеноводства является точность маркировки деревьев на ЛСП и в особенности на близких к ним по схемам размещения (и по рассмотренным выше проблемам избыточной густоты) архивах клонов и маточных плантациях. Эта проблема может быть решена методами фенетики и молекулярной генетики или же их комбинацией [Кострикин и др., 1999; Зацепина и др., 2012; Тараканов и др., 2014б; Шейкина, 2022]. Паспортизация деревьев на ЛСП и в архивах клонов свидетельствует о достаточно высокой точности маркировки на объектах, созданных при НИИ и под методическим контролем научных кураторов. Это говорит о несомненной целесообразности воссоздания института кураторов и базовых по лесному семеноводству хозяйств [Тараканов и др., 2001, 2021, 2022; Кобельков, 2008].

Архивы клонов и маточные плантации создают с такой же густотой, что и ЛСП, и в них тоже необходимо поддерживать оптимум густоты, но в связи с рядовым размещением клонов сбор семян в них запрещён. Это обусловлено большей вероятностью самоопыления и последующей инбредной депрессии. Рядовое размещение клонов облегчает их изучение и точность маркировки при массовой заготовке черенков. В то же время в условиях производственной заготовки семенного сырья запрет на сбор шишек с архивов и маточных плантаций, размещённых на одной площади с ЛСП, трудно соблюсти. Поэтому данные объекты, как и ИК, целесообразно создавать при НИИ. Если же их закладывают

в условиях производственных питомников, то можно рандомизировать размещение на них клонов так же, как и на ЛСП, или использовать часть ЛСП как архивно-маточную плантацию.

6.5.5. Инвентаризация селекционно-семеноводческих объектов

По мере реализации программ по лесному семеноводству, особенно перед их модернизацией, необходимо осуществлять инвентаризацию имеющихся ССО. Это мероприятие регламентировано соответствующим документом [Методика..., 2007]. Единовременная инвентаризация ЕГСК была осуществлена в 2007 г. под руководством М.Е. Кобелькова силами Рослесозащиты. Она была обусловлена реформированием системы лесного хозяйства, в том числе передачей Рослесозащите 29 лесосеменных станций «Центрлессема». По итогам инвентаризации было опубликовано значительное число статей о состоянии объектов ЕГСК [Кобельков, 2008; Кальченко, Тараканов, 2010; Бондарев и др., 2012]. В настоящее время наметилась необходимость очередной инвентаризации.

Основная цель инвентаризации – получение объективной информации о состоянии всех объектов ЕГСК/ССО. При инвентаризации силами региональных подразделений Рослесозащиты и лесничеств учитывались такие общие показатели состояния плантационных ССО, как: площадь и сохранность деревьев, наличие паспортов и схем смешения клонов/семей, маркировка деревьев и делянок в натуре и др. В современный период некоторые из этих показателей могут быть получены средствами дистанционного зондирования Земли [Дубовик, Тараканов, 2020]. Не менее важно проверять сохранность привоев, которые могут замещаться подвоями, и особенно точность маркировки родословных, без которой невозможна дальнейшая селекция. Для учёта последнего важнейшего показателя требуются специальные исследования, которые были выполнены только для некоторых объектов [Чубугина, 2011; Зацепина и др., 2012; Кальченко, 2013].

В рамках научных исследований по направлениям «генетическая паспортизация объектов лесного семеноводства» и «генетический контроль за оборотом репродуктивного материала при воспроизводстве лесов» (см. раздел 5.2) Рослесозащита проводит работы по оценке состояния ССО с целью идентификации клонов основных лесообразующих пород и установления фактической схемы размещения привитых рамет на площадях ЛСП, архивов клонов, маточных плантаций и др. Применение для этих целей современных методов молекулярно-генетического

анализа образцов ДНК позволяет идентифицировать раметы клонов и их принадлежность потомству того или иного ПД, выявлять существующие нарушения в размещении рамет клонов ПД или соответствие их локализации первоначальной схеме создания ССО.

В 2008–2011 и 2017–2022 гг. на территориях Республики Карелии, Республики Хакасии, Алтайского, Красноярского краев, Московской, Владимирской, Вологодской, Тверской, Архангельской, Нижегородской областей сотрудниками Рослесозащиты обследовано 14 ЛСП сосны обыкновенной, ели европейской, лиственницы Сукачёва и 11 архивов клонов сосны обыкновенной, сосны сибирской кедровой, лиственницы Сукачёва, заложенных с 1976 по 2007 г. на общей площади около 80 га. Было также обследовано более 11 тыс. шт. привитых рамет от 1 200 клонов ПД. В настоящее время учреждением уточняются схемы смешения клонов на ЛСП и архивах клонов в Алтайском, Красноярском краях, Московской, Владимирской, Воронежской, Нижегородской, Рязанской, Тверской областях и других регионах Российской Федерации. Результаты проведенной ДНК-инвентаризации внесены в базу данных автоматизированной аналитической системы «Лесная генетика» и в дальнейшем могут быть использованы при проведении реконструкций ССО.

Опыт обследования таких объектов с использованием молекулярно-генетических методов показал, что доля нарушений по отдельным объектам может составлять от 2,5 до 48,5%. Нарушениями считают клоны неизвестного происхождения, которые не соответствуют генетическим характеристикам ни одного из представленных ПД, самосев и растения, выросшие из подвоев в результате гибели привоя. Такой «генетический мусор» негативно влияет на производство семян на ЛСП и, соответственно, снижает ожидаемый селекционный эффект от использования улучшенных и сортовых семян при создании искусственных лесных насаждений. Для минимизации ошибок такого плана необходимо осуществлять закладку новых ССО под генетическим контролем [Шишкина и др., 2013].

6.6. Достижения в частной селекции лесных пород

Успешность лесной селекции можно оценивать по различным критериям. Один из формальных критериев – количество ССО, что было рассмотрено выше (см. табл. 6.1 и 6.2). С этой точки зрения наибольший успех достигнут при селекции хвойных пород, особенно сосны и лиственницы. Но если руководствоваться определением селекции как

науки о выведении сортов и гибридов [Милютин, 2013], то наибольшего успеха добились селекционеры тополей, что связано с быстрым ростом и относительной лёгкостью клонирования этой породы. Успехи в селекции наиболее ценных в хозяйственном отношении ветроопыляемых хвойных пород (сосна, ель, лиственница, кедр, пихта) с этой точки зрения значительно скромнее [Царев, 2016]. На 2016 г. в России официально зарегистрированы всего 13 сортов лесных древесных пород, среди которых преобладают быстрорастущие (тополь, ива). Сотрудниками ВНИИЛ-ГИСбиотех были также получены патенты на 3 сорта тополя (автор д-р б. н. А.П. Царёв) и 2 сорта сосны – патент № 9187 на сорт сосна ‘Острогужская’, отличающийся засухоустойчивостью (авторы к.б.н. Н.Ф. Кузнецова и О.С. Машкина), и патент № 9188 сосна ‘Красавица’ высокой смолопродуктивности и устойчивости к корневым патогенам (автор д-р с.-х. н. А.А. Высоцкий). Сотрудниками ВНИИЛГИСбиотех обоснована несомненная экономическая эффективность селекции сортов и ценных гибридов тополя [Царев, 2014].

Ничтожно малое число сортов лесообразующих видов в определённой мере обусловлено юридическими и социально-экономическими факторами. Существенное влияние на скорость выведения сортов оказывают также биологические особенности видов. Тем не менее и у хвойных в результате многолетних кропотливых исследований зарегистрированы в качестве сортов-клонов 2 высокоурожайных сорта кедра сибирского – ‘Кедроградский’ и ‘Романтик’¹⁰⁶, а также выделены перспективные популяции, генотипы и гибриды – кандидаты в сорта, которые представляют несомненный интерес для селекции хвойных. Значительная часть этих достижений «на пути к сорту» не отражена в рейтинговых журналах, но составляет основу для дальнейшей работы по селекции и репродукции.

Цель настоящего раздела – коротко перечислить основные достижения российских лесных селекционеров, что может быть полезным не только для специалистов, но и для лиц, ответственных за формирование государственной политики в сфере лесного селекционного семеноводства. Эти достижения столь многочисленны и разнообразны, что мы не имеем возможности перечислить их все в настоящей главе, в связи с чем приносим свои извинения коллегам, приславшим свои материалы. Основное внимание в этой главе будет сосредоточено на селекционном улучшении

¹⁰⁶ Реестр селекционных достижений Госсорткомиссии: Род, вид – Сосна кедровая сибирская. Селекционное достижение – 54971/8953669 КЕДРОГРАДСКИЙ и Селекционное достижение – 54970/8953668 РОМАНТИК.

лесообразующих пород, имеющих наибольшее экономическое значение. Более подробные данные о достижениях лесных селекционеров России планируется привести во 2-й книге монографии (2025).

6.6.1. Селекция тополей и осин во ВНИИЛГИСбиотех

Сотрудниками ВНИИЛГИСбиотех¹⁰⁷ за 50 лет на землях института, ряда лесхозов и лесных питомников было создано 59 опытных полевых объектов тополей (табл. 6.3) на общей площади 66,1 га [Царев и др., 2019, 2021в, 2023]. Проведено более 800 вариантов скрещиваний, получено более 54 тыс. гибридных семян и выполнено их первичное испытание. Для дальнейшего сортоизучения отобраны сотни новых перспективных гибридов, из которых заложены 8 коллекций клонов и новых гибридов тополей и осин (9,6 га).

За 10 лет (2014–2023 гг.) во ВНИИЛГИСбиотех осуществлены следующие опытно-производственные и научные мероприятия:

- ✓ Проведены работы по ювенилизации и репродукции более 30 клонов и сортов тополей.
- ✓ Создано 5 коллекционно-маточных плантаций тополей с целью выращивания посадочного материала в виде черенков на общей площади 0,87 га, включающих более 20 клонов и сортов белых и настоящих тополей в Воронежской и Липецкой областях. Работы выполнены на лесопарковом участке ВНИИЛГИСбиотех (2016 г.), в Куликовском лесхозе Липецкой обл. (2019–2020 гг.), в ООО «Объединённые питомники» Воронежской обл. (2022–2023 гг.). На этих объектах можно ежегодно заготавливать более 10 000 стандартных стеблевых черенков тополя.
- ✓ На лесопарковом участке ВНИИЛГИСбиотех создано укоренительное отделение для выращивания 1–2-летних саженцев тополей в объеме 800 экземпляров в год.
- ✓ Создано 6 сортоиспытательных участков тополей и осин на общей площади 8,0 га (15 клонов и сортов тополей и 25 гибридных семей осины). Эти объекты заложены с 2017 по 2022 г. в различных почвенно-климатических зонах европейской части России (Воронежская обл. – на чернозёмных почвах, Чеченская Республика – на южном чернозёме, промзона г. Волгограда – на светло-каштановых почвах).

¹⁰⁷ Ранее – ЦНИИЛГиС, НИИЛГиС.

Таблица 6.3. Сеть опытных полевых объектов рода *Populus*, созданных ВНИИЛГИСбиотех в европейской части России

Объект	Годы закладки	Кол-во участков	Площадь, га	Кол-во испытываемых клонов, гибридов
Сортоиспытательные участки	1968–2022	21	41,99	6–80
Коллекции клонов и гибридов	1976–2021	8	9,60	> 1 000
Мини-ротационные плантации	1991	3	1,20	10
Защитные лесные насаждения	1985, 1997	2	1,40	33
Коллекционно-маточные плантации	1968–2023	25	11,87	> 100
Итого		59	66,06	

- ✓ За последние 3 года выращено и передано предприятиям лесохозяйственного и озеленительного профиля более 25 тыс. стеблевых черенков, более 2 тыс. укоренённых саженцев различных генотипов тополей и 760 гибридных сеянцев осины.
- ✓ Получено 6 патентов и авторских свидетельств на сорта тополей ‘Болид’, ‘Ведуга’, ‘Степная Лада’ (автор А.П. Царёв); ‘Бриз’, ‘Сюрприз’ (авторы Р.П. Царёва и В.А. Царёв); ‘Белар’ (авторы А.П. Царёв и Р.П. Царёва). Еще один кандидат в сорта проходит процедуру получения патента на сорт тополя ‘Э.с.-38’ (авторы М.М. Вересин и А.П. Царёв).
- ✓ Опубликованы Рекомендации по выращиванию посадочного материала тополей методами *in vivo* и *in vitro* с целью закладки долгосрочных сортоиспытательных насаждений [Царев и др., 2023] и две монографии по селекции и гибридизации тополей [Царев и др., 2019, 2021б].

6.6.2. Селекция тополей и осин во ВГЛТУ

В лесах России наиболее распространен вид рода *Populus* – осина, её насаждения в 2014 г. занимали 24,04 млн га с запасом древесины 3 715 млн м³. Выявлены, описаны и внедряются в производство гнилеустойчивые, быстрорастущие и ценные по качеству древесины формы осины. Доказано значение для селекционного отбора различных форм осины по особенностям коры, типу ветвления кроны, срокам листо-распускания (ранняя и поздняя форма) и ряду других особенностей,

а также декоративных форм (пирамидальная, плакучая и др.) [Царев и др., 2019].

Особый интерес представляют обнаруженные в России триплоидные клоны осины, получившие название «исполинская осина» (*Populus tremula f. gigas*), которые отличаются мощным ростом, гнилеустойчивостью, хорошим качеством древесины. Они были изучены А.С. Яблоковым, С.П. Иванниковым, В.Т. Бакулиным, Ю.А. Таммом, Г.Я. Ярвекюльг, А.И. Сиволаповым [Сиволапов, 1980, 2005]. Запас древесины исполинской обоянской осины¹⁰⁸ в 90 лет составлял 565 м³/га, средняя высота деревьев – 33,5 м, средний диаметр – 43,0 см [Сиволапов и др., 1997].

В лесостепи Воронежской обл. аутохтонные тополя, кроме осины, представлены тремя видами: тополь белый (*Populus alba*), осокорь (*P. nigra*) и спонтанно гибридогенный вид – тополь сереющий (*P. canescens*). Выдающиеся (плюсовые) насаждения тополя белого в возрасте 80–95 лет в лесорастительных условиях С₃–D₃ имеют запас до 1,2–1,5 тыс. м³/га, тополя чёрного (70 лет, С₂) – до 0,6 тыс. м³/га [Кузнецова, 2023].

Наибольшее разнообразие форм тополя сереющего встречается в пойме рек Хопёр и Дон [Сиволапов, 2005]. В естественных насаждениях выделены: типичная, исполинская, крупнолистная, осиноподобная, узкокронная и полуплакучая формы этого вида [Сиволапов и др., 2014а]. Отобраны особи, древесина которых имеет высокую плотность (650 кг/м³) и длинное древесинное волокно (1,7 мм) [Сиволапов, 2007]. Триплоид тополя сереющего зарегистрирован как сорт для промышленного разведения¹⁰⁹ [Сиволапов, 2001]. С целью его сохранения и разведения на основе микросателлитного анализа составлен генетический паспорт. Плюсовые деревья вида клонированы прививкой в питомнике Учебно-опытного лесхоза ВГЛТУ. Из укоренённых черенков от привитых растений создана маточная плантация, с которой путем черенкования зелеными черенками и клональным микроразмножением получены саженцы и созданы культуры [Сиволапов и др., 2014б]. Тополь сереющий относится к слабоукореняющимся видам деревьев. Опыты по размножению тополя сереющего представлены в монографии [Сиволапов, 2005].

Таким образом, в Воронежской обл. впервые в России (1976 г.) выявлены аллотриплоиды (миксиплоиды) тополя сереющего, на которых

¹⁰⁸ Исследования клона исполинской формы обоянской осины, проведенные спустя 40 лет после первой публикации, показали ошибочность описания ее как триплоидной, она оказалась диплоидной [Сиволапов и др., 1997].

¹⁰⁹ Патент на селекционное достижение № 118.

хорошо отработаны методы аналитической (отбор плюсовых насаждений и деревьев) и синтетической (полиплоидия, мутагенез, гибридизация, биотехнология) селекции, вегетативное, включая микрклональное, размножение и создание плантационных культур. Женский клон, отобранный в пойме реки Хопёр, стал родоначальником сорта тополь сереющий 'Хоперский 1'. Мужской клон, отобранный в пойме реки Дон близ села Прияр, стал родоначальником сорта тополь сереющий 'Приярский'.

Кроме тополей, отобраны также выдающиеся насаждения и деревья ветлы (*Salix alba*).

6.6.3. Селекция и изучение тополей в других регионах России

Работы по селекции тополей осуществляются не только в Воронежской обл., но и в других регионах России, например в Московской и Ленинградской областях. Выведенные ранее сорта изучают с целью определения их устойчивости и энергии роста в городских посадках, пригодности для плантационного выращивания и защитного лесоразведения, оптимизации методов выращивания [Иозус и др., 2014а; Сродных и др., 2014; Жигунов и др., 2016; Брынцев и др., 2019; Бускин, Жигунов, 2020; Эрст, Банаев, 2021]. При этом продолжают изучать и использовать для скрещиваний сорта и гибриды, полученные ещё в XX в. А.С. Яблоковым, А.М. Березиным, А.В. Альбенским, П.Л. Богдановым, М.М. Вересиным, Н.А. Коноваловым и др. выдающимися отечественными селекционерами. Значительный объём исследований по отбору ценных генотипов и гибридов тополей и ив был осуществлён на Урале [Шабуров, Беляева, 1995] и в Сибири [Бакулин, 1990, 2005]. Например, В.Т. Бакулиным получены многочисленные гибриды тополей, 7 из которых он особенно рекомендовал для целей озеленения в условиях Сибири. В частности, в условиях опытного полигона ЦСБС СО РАН и в озеленительных посадках Новосибирской обл. хорошо зарекомендовал себя тополь сибирский 'Серебристый № 12', полученный от скрещивания *P. alba* × *P. bolleana*, который к 20-ти годам достигает высоты 20,6 м, зимостоек и газоустойчив, размножается зимними стеблевыми черенками, декоративен [Бакулин, 2005; Эрст и др., 2019]. Изучаются внутривидовая изменчивость и спонтанная гибридизация тополей в природе и в культуре [Климов, Прошкин, 2017, 2021]. Среди гибридов обнаружены декоративные и быстрорастущие деревья, отобранные для дальнейшего изучения.

6.6.4. Создание и изучение биоресурсных коллекций берёзы в Воронежской области

Начало исследований древесных видов по системам размножения положено Ю.Н. Исаковым с соавторами, изучавшими генетическую гетерогенность популяций основных лесообразующих видов по этому признаку [Исаков и др., 1989; Исаков, 1999]. В настоящее время эти исследования продолжают И.Ю. Исаков и др. авторы [Исаков, Исаков, 2015; Исаков, Мацнева, 2015; Исаков и др., 2017а,б, 2019; Isakov et al., 2019; Grodetskaya et al., 2020; Гродецкая и др., 2020; Isakov, 2021; Исаков, 2022]. По сути, речь идёт об оценке реакции перекрёстноопыляемых видов на самоопыление. В результате исследований установлено, что в популяциях многих видов, в том числе берёз, преобладают аллогамные генотипы, но с той или иной незначительной частотой встречаются и аутогамные (самоопыляемые без признаков инцухта) генотипы.

Достаточно продолжительный срок онтогенеза особей берёзы позволяет неоднократно получать вегетативное и генеративное потомство от отобранных ценных форм. К настоящему времени исследователи имеют систему объектов/коллекцию, включающую: 1) предварительно отобранные в местных естественных насаждениях деревья «родительского поколения» (РР) – 36 деревьев берёзы повислой и 63 дерева берёзы пушистой; также в систему объектов включены виды-интродуценты, деревья которых отобраны в географических культурах (берёзы бумажная, белокитайская, железная, лжеэрмана, маньчжурская, далекарлийская, вишнёвая, карельская); 2) гибриды первого поколения от свободного опыления (контроль – F_1), самоопыления (I_1) и гибридизации (H_1), выращиваемые в различных лесорастительных условиях; 3) гибриды второго поколения.

Изучение этой коллекции по разным биохимическим, физиологическим и молекулярно-генетическим параметрам/признакам позволило оценить долю аутогамных генотипов в популяциях разных видов берёз, норму реакции алло- и аутогамных генотипов на экологические условия, а также получить представление о наследовании систем размножения и их связи с фенотипическими, в том числе «целевыми», признаками. Крайне важный вывод из проведённых исследований состоит в необходимости учёта при селекции берёз обнаруженного полиморфизма по системам размножения. На основе аутогамных форм (по аналогии с сельскохозяйственными растениями) возможно получение чистых линий и межлинейных гетерозисных гибридов; на основе аллогамных – получение сортов-популяций. В этой связи разрабатываются

методы клонального микроразмножения отобранных ценных генотипов, на стадии укоренившихся растений-регенерантов оценивается их норма реакции на добавление в почвенные субстраты различных компонентов [Исаков и др., 2017; Grodetzskaya et al., 2020]. Данное направление работ осуществляется ВГЛУ при партнёрстве с ВНИИЛГИСбиотех в рамках Федеральной научно-технической программы развития генетических технологий на 2019–2027 годы¹¹⁰.

6.6.5. Селекция и интродукция берёзы карельской

Берёза карельская привлекает внимание потребителей и учёных благодаря наличию высокоценной узорчатой древесины. Работы по её селекции и интродукции ведутся уже более полувека [Соколов, 1950; Багаев, 1963; Любавская, 1966, 1978; Ветчинникова, 2003]. Наиболее широко применяются отбор ПД по косвенным признакам проявления «узорчатости» в древесине и контролируемое опыление. Эффективность отбора деревьев берёзы карельской с целевыми признаками повышается при учёте ее формового разнообразия, которое проявляется по целому ряду признаков, включая форму роста (высоко- и короткоствольная, кустообразная) и тип поверхности ствола (мелкобугорчатый, шаровидноутолщенный и ребристый). Косвенными признаками «узорчатости» являются выпуклости или утолщения, образующиеся на поверхности ствола [Ветчинникова и др., 2013].

Изучение показало, что при контролируемом опылении доля растений с ярко выраженными признаками «узорчатости» может достигать в потомстве 90% и выше [Ветчинникова, Титов, 2021a]. Успех гибридизации берёзы карельской в значительной степени зависит от подбора деревьев для скрещиваний. Однако длительный срок получения результатов гибридизации ограничивает использование метода.

Наиболее полно признаки и свойства берёзы карельской сохраняются в вегетативном потомстве, полученном, например, в результате клонального микроразмножения *in vitro*. В связи с этим наиболее эффективными являются клоновая селекция и вегетативное размножение: ранее – путем прививки, на современном этапе – путем клонального микроразмножения. Последнее может осуществляться различными способами, из которых, в связи с проблемой соматоклональной изменчивости, наиболее предпочтительным является активация развития

¹¹⁰ <http://static.government.ru/media/files/1FErVexYSovYFduUn1tStWlkyrKTEmu.pdf>

меристем уже имеющихся в пазухах зачаточных листьев вегетативных почек, минуя процесс каллусообразования [Ветчинникова, Титов, 2022а].

Каждому морфотипу берёзы карельской свойственны свои особенности проявления селективируемого признака, что учитывается при отборе. Например, в целях получения из древесины шпона рекомендуется отбирать деревья высоко- и короткоствольной формы роста, а для изготовления из древесины небольших по размеру предметов, наоборот, предпочтительнее использовать низкорослые растения кустообразной формы роста. Наиболее насыщенная текстура древесины наблюдается у деревьев, имеющих мелкобугорчатый и шаровидноутолщённый типы поверхности ствола. Ребристый тип наименее желателен, поскольку он свидетельствует о слабой волнистости текстуры в древесине и проявляется в основном на начальных этапах развития. Обычно признаки узорчатости становятся визуально заметными на 8–10-й год жизни растений, спустя 30–40 лет возможность диагностики может быть затруднена вследствие утолщения коры. Прямых способов прижизненной диагностики узорчатой текстуры и определения степени насыщенности рисунка в древесине пока не найдено, в связи с чем особую актуальность приобретает развитие молекулярно-генетических методов идентификации ценных генотипов [Ветчинникова, Титов, 2023].

Большой объём данных получен по интродукции берёзы карельской, которая, благодаря относительной неприхотливости этого вида к экологическим условиям, оказалась довольно успешной. Опыт интродукционной работы насчитывает от 40 (Республика Марий Эл) до 70 лет (Московская обл.). В России география интродукции берёзы карельской очень широка и охватывает территории с различными природно-климатическими условиями – от лесотундры и северной тайги с умеренно холодным климатом до лесостепи и степи с резко континентальным и даже субтропическим внутриконтинентальным климатом [Ветчинникова, Титов, 2021б]. Один из наиболее важных результатов многолетней исследовательской работы состоит в том, что при интродукции в разные годы и в различных почвенно-климатических условиях у берёзы карельской сохраняются разнообразие форм роста и узорчатая текстура древесины [Любавская, 1978; Хакимова, 2002; Багаев, 2011 и др.]. Но для максимального проявления в семенном потомстве всех признаков и свойств необходимо использовать семена от контролируемого опыления деревьев с хорошо выраженными признаками узорчатости древесины [Любавская, 1966, 1978; Ермаков, 1986; Щурова, 2011;

Ветчинникова и др., 2013]. Проведённые исследования и созданные коллекции *in vitro* (более 100 генотипов) и *ex vitro* (около 800 генотипов) на площади около 8 га определяют условия для дальнейшей успешной селекции берёзы карельской на узорчатость древесины и интродукции в другие регионы России [Ветчинникова, Титов, 2021б,в].

6.6.6. Создание селекционно-семеноводческих объектов берёзы традиционными методами

По площади насаждений берёза – третья порода после лиственницы и сосны и первая среди лиственных пород России. Наибольшую лесоводственную ценность имеют берёзы повислая и пушистая, которые, несмотря на различие в числе хромосом ($2n = 28$ и $2n = 56$ соответственно), легко скрещиваются. В то же время даже по берёзе повислой при отборе на быстроту роста «селекционные работы ... относятся, в основном, к изучению формового разнообразия. Характер наследования этих форм изучен слабо. Опыты по гибридизации не доведены до получения взрослых растений и выведения перспективных сортов» [Царев и др., 2001].

Что касается отмечаемого многими исследователями формового разнообразия по особенностям корки и габитуса [Яблоков, 1962; Гроздова, 1979; Махнев, 1987; Царев и др., 2001, 2014; Коновалов, 1983, 2003; Ветчинникова, 2003; Погиба, Казанцева, 2014; Иозус, Завьялов, 2019; Кухар, 2021], то прослеживается связь этих параметров со скоростью роста и особенностями древесины, например, у берёзы повислой большей высотой ствола отличаются деревья с ромбовидно-трещиноватой коркой [Коновалов, 1983, 2003].

Несмотря на выраженный фенотипический полиморфизм, широкую распространённость и хозяйственную значимость берёзы, по состоянию на 2001 г. в 10 субъектах РФ было отобрано всего 449 ПД этой породы [Царев и др., 2001]. На 2023 г. в целом по России числятся 300 ПД и 32,5 га ЛСП-1, а также 5,4 га архива клонов и 0,5 га ИК этой породы (см. табл. 6.2). Эти цифры контрастируют с приведёнными выше данными, которые получены на генетико-селекционных объектах при соответствующих институтах и вузах (см. разделы 6.6.4 и 6.6.5). В совокупности они приводят к выводу о настоящей необходимости модернизации программ по селекции и семеноводству этой ценной породы и о значимости участия научных организаций в развитии лесного селекционного семеноводства.

6.6.7. Селекция дуба

Дуб – один из символов лесов России и одна из самых ценных твёрдолиственных пород. Наибольшее лесоводственное значение имеет дуб черешчатый. Он является перекрёстноопыляемым и долгоживущим видом и по сложности селекционной работы с ним приближается к хвойным породам. В частности, в связи с проблемностью его вегетативного размножения, большое значение имеют исследования по методам прививки, которые продолжают по сей день [Молотков и др., 1982; Лебедева, Прохорова, 2009; Морозова и др., 2016; Камалова и др., 2019]. Основные усилия селекционеров в настоящее время направлены на отбор экотипов и популяций дуба. Этому способствуют результаты исследований его популяционной структуры [Семериков, 1986], а также ГК, заложенных в 14 пунктах его ареала [Корчагин и др., 2020]. На основании исследований были внесены соответствующие предложения по уточнению лесосеменного районирования, а также выделены лучшие экотипы, рекомендованные для разведения в соответствующих лесорастительных условиях [Шутяев, 1998]. В частности, уточнены рекомендации по созданию культур в связи с фенологическими формами дуба. На богатых почвах с достаточным увлажнением лучше растёт дуб поздней формы, а на деградировавших солонцах – ранней. В аридной зоне европейской части России осуществляется изучение засухо- и солеустойчивости популяций и экотипов для защитного лесоразведения [Крючков и др., 2022].

В дубовых насаждениях встречаются триплоидные деревья, характеризующиеся повышенной энергией роста [Иевлев и др., 1978]. В недалёком прошлом были осуществлены исследования по межвидовой гибридизации дубов, которые показали перспективность этого подхода для повышения интенсивности роста и устойчивости культур [Пути..., 1985], однако его применение пока сдерживается сложностью вегетативной репродукции ценных гибридов.

Огромный вклад в создание селекционно-семеноводческих объектов этой ценной породы внесён сотрудниками ВНИИЛГИСБиотех, с участием и под методическим руководством которых отобраны 523 ПД и 103,5 га ПН, создано 1 511 га ПЛСУ, а также 63,2 га ЛСП-1, которые начинают плодоносить [Ширнин и др., 2018; Корчагин и др., 2020].

Информация о перспективах селекционного улучшения других твердолиственных пород содержится в учебниках по селекции, изданных под редакцией А.П. Царёва [Царев и др., 2001, 2014], а также будет представлена во 2-й книге монографии.

6.6.8. Селекция ольхи

В качестве примера селекции пород, которые не относятся к главным лесообразователям, но представляют интерес для отбора на быстроту роста и другие признаки, остановимся на видах ольхи. Среди них наибольшее лесоводственное значение в европейской части России имеет ольха чёрная. Черноольшаники широко распространены в Брянской, Калининградской и Рязанской областях, но наиболее продуктивные сохранились в Воронежской обл. Ольха чёрная произрастает на переувлажненных почвах в условиях D_4 – D_5 , где никакая другая древесная порода расти не может. В этой связи вид представляет большой интерес для выращивания продуктивных лесов на таких территориях. При правильной технологии создания культур ольховые древостои имеют высокие таксационные и экологические показатели [Благодарова, 2011]. По этой причине ольха чёрная имеет огромное значение как источник биоэнергетического сырья и целлюлозы для короткоротационного хозяйства.

Большая часть древостоев ольхи чёрной в Хопёрском государственном природном заповеднике выделена в генетический резерват площадью 1 118 га. Средний запас древесины ольхи чёрной составляет 408 м³/га при ежегодном приросте 5,5 м³/га. Максимальный прирост отмечается в 40–45 лет. В лучших насаждениях высших классов бонитета средний запас достигает 630 м³/га, а ежегодный прирост – 11,2 м³/га при полноте до 1,4 и густоте от 322 до 981 шт./га. В лучших древостоях отобрано 20 ПД, 12 из которых зарегистрированы в Госреестре. ПД ольхи чёрной в возрасте 75–85 лет имели высоту 33–38 м, диаметр ствола – 41–61 см, диаметр кроны – 5–14 м, все стволы – прямые, полндревесные. У одного из отобранных ПД длина либриформа составила 1,46±0,03 мм (длинноволокнистая форма).

Черенки и семена от ПД ольхи используют при создании клоновых ЛСП, архива клонов и ИК, а также для размножения и сохранения методами *in vitro* [Благодарова, 1995; Благодарова и др., 2014; Сиволапов и др., 2014б]. Ценные биотипы ольхи были применены для гибридизации. ВНИИЛГСбиотех и ВГЛТУ проведено более 50 вариантов скрещиваний ольхи чёрной и серой [Сиволапов и др., 2014б], созданы полевые коллекции гибридов ольхи и тополя.

Большая работа по уточнению таксономии, изучению изменчивости, популяционной структуры, гибридизации и отработке методов сохранения и репродукции ценных генотипов разных видов ольхи,

произрастающих в азиатской части России, проведена Е.В. Банаевым с соавторами [Банаев, Шемберг, 2000; Банаев, 2011; Banaev, Važant, 2007]. Их исследования обеспечивают основу селекции данной породы, в том числе для создания сортов с целью повышения эффективности рекультивации переувлажнённых техногенных земель, в частности днищ шламовых амбаров нефтекомплекса Западной Сибири. Важно, что ольха является азотфиксирующей породой, поскольку образует симбиоз с почвенными бактериями *Frankia* [Banaev et al., 2008], что используется для повышения плодородия техногенных субстратов.

6.6.9. Селекция сосны обыкновенной

Селекция сосны обыкновенной, считающейся одной из самых ценных пород Евразии и «русским национальным деревом» [Правдин, 1964], как и большинства хвойных лесообразующих пород России, которые занимают доминирующее положение в таёжных лесах и имеют огромное хозяйственное значение, осложнена длительностью её онтогенеза, поздним вступлением в период плодоношения, повышенной чувствительностью к отклонениям от нормального набора хромосом ($2n = 24$) и сложностью вегетативного размножения, в том числе методами клонального микроразмножения. Поэтому при селекции хвойных видов используют традиционную систему методов, включающих отбор популяций и климатипов, массовый отбор ПД, их индивидуальную генетическую оценку в ИК и архивах клонов. Вегетативное размножение сосны обыкновенной осуществляют с помощью прививки. Основные успехи селекции этого вида выражаются в относительно большом числе отобранных ПД и создании ЛСП-1, продуцирующих семена улучшенной селекционной категории.

По сосне обыкновенной в России отобрано 15,2 из 31,6 тыс. ПД всех видов (48%) и создано 3,2 тыс. из 5,8 тыс.га всех ЛСП-1 (55%), а также 108,2 из 109 ЛСП_{пид} (99%) (см. табл. 6.2). Преобладающими направлениями отбора этого вида, как и других хвойных пород, являются быстрота роста и качество стволовой древесины. Наряду с отмеченными выше особенностями хвойных пород, сосна обыкновенная отличается также самым обширным ареалом и пониженной способностью к межвидовой гибридизации. Эти особенности предопределили наличие у этого вида большого количества внутривидовых таксонов (см. главу 3) и перспективность групповой/популяционной селекции [Молотков и др., 1982; Царев и др., 2001; Милютин и др.,

20136]. Неслучайно создание первых географических культур и наиболее объёмные опыты по закладке самой крупной серии ГК были осуществлены именно по этому виду (см. главу 7). По результатам этих исследований выявлены и продолжают выделяться климатипы, лидирующие в испытаниях и рекомендуемые для выращивания в качестве сортов-популяций [Шутяев, 2007; Роговцев и др., 2008; Кузьмин, Кузьмина, 2017; Новикова, 2017 и др.]. Например, по испытаниям 84 климатипов в южной тайге Красноярского края для выращивания на богатых почвах рекомендованы 15 климатипов, отличающихся превышением контроля по высоте ствола на 15%, обладающих удовлетворительной формой ствола и хорошей устойчивостью к патогенам [Кузьмин, Кузьмина, 2017; Кузьмин, 2023]. В лесостепи Новосибирской обл. при испытании 37 происхождений в качестве кандидата в сорт предложен Зеленодольский климатип, превышающий контроль по высоте на 4%, по запасу древесины – на 24%, по качеству ствола – на 13% [Роговцев и др., 2008]. При активном участии алтайских лесоводов на территории, арендуемой ООО «Алтай-Форест», создан первый в России ПЛСУ сосны на базе ПН, который в настоящее время производит семена улучшенной категории [Тараканов и др., 2001, 2021].

Значительным достижением популяционной селекции является запатентованный сорт-популяция сосна 'Острогожская', отличающийся повышенной засухоустойчивостью в условиях лесостепи Воронежской обл. [Кузнецова, Машкина, 2017; Кузнецова, 2023]. Следует отметить, что этот сорт был выделен как естественное насаждение по результатам его длительного изучения (включая и подрост) в природных условиях на протяжении многолетнего цикла погодных условий (включая сильные засухи) в сравнении с контрольным естественным насаждением в сходных лесорастительных условиях. Представляет несомненный интерес дальнейшее изучение этого сорта в сравнении с контролем в ИК (по потомству) с учётом динамики погодных условий.

Как отмечено выше, при выполнении программ по селекционному семеноводству сосны обыкновенной на территории России созданы значительные площади ЛСП-1, которые производят улучшенные семена этого вида, однако доля селекционно улучшенных семян в общем объёме заготовок по сравнению с советским периодом очень низка. Например, в Алтайском крае, лидирующем в Сибири по числу отобранных ПД, созданных ЛСП-1 и улучшенных ПЛСУ сосны, производственный сбор семян улучшенной категории за 2018–2022 гг. составил в среднем 13 кг/

год, или около 1,7% общего объёма заготовок (744,5 кг/год). Такая невысокая доля улучшенных семян в значительной мере обусловлена старением созданных ССО, высокой плотностью их насаждений и отсутствием механизмов для сбора шишек.

Помимо селекции на скорость роста, сосну отбирали также на повышение смолопродуктивности [Высоцкий, 2015; Высоцкий, Корчагин, 2018]. Отбор на этот признак представляет интерес не только из-за применения живицы в промышленности, но и в связи с устойчивостью смолопродуктивных форм к корневой губке. ПД, отобранные на повышенную смолопродуктивность, сохранены в архивах клонов и размножены на ЛСП-1. Изучается возможность отбора смолопродуктивных генотипов по косвенным морфологическим признакам шишек и семян [Петрик, 2006]. Показана перспективность отбора сосны на элементный состав фитомассы, антимикробную активность, устойчивость к конобионтам и фитопатогенам [Тараканов и др., 2007, 2017; Никитина и др., 2012; Чиндяева и др., 2015; Гончарова и др., 2022].

Для повышения эффективности селекционного семеноводства этой ценной породы, как отмечалось выше, необходимы модернизация методик создания ССО, инвентаризация и оценка состояния всех объектов ЕГСК, разработка соответствующих программ и их финансирование. Определённым достижением в области повышения эффективности селекционного семеноводства сосны обыкновенной можно считать разработку ЗСО ИЛ СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН программ по лесному семеноводству на ближайшие 20 лет, которые были утверждены региональными министерствами природных ресурсов Новосибирской обл. и Алтайского края. Также нельзя не отметить профинансированное Рослесхозом создание к 2025 г. первой в Сибири ЛСП_{пнц} сосны в Новосибирской обл. [Тараканов и др., 2021]. Аналогичная программа по селекции сосны и ели разработана, но пока не утверждена региональным министерством в Пермском крае [Рогозин, 2016]. Большие усилия по разработке новых программ и рекомендаций для европейской части России предпринимает ВНИИЛГИСБиотех [Корчагин и др., 2020]. Не вызывает сомнений, что имеющийся научно-производственный потенциал в этой сфере может быть эффективно реализован только при соответствующей государственной поддержке. Если это произойдёт, то объём производства семян улучшенной и даже сортовой категорий сосны обыкновенной будет существенно увеличен в ближайшие годы.

6.6.10. Селекция лиственницы

Лиственница ценится за быстроту роста и качество древесины, отличающейся повышенной плотностью и прочностью, что предопределило основное направление её селекции. Это наиболее распространенная порода в лесах России, которая отличается довольно большим числом видов, способностью к межвидовой гибридизации, небольшим радиусом разлёта относительно тяжёлой пыльцы и относительно небольшими размерами популяций в сравнении с сосной [Милютин, 1974, 2010; Молотков и др., 1982; Ирошников, 2004; Семериков, 2007; Коропачинский, Милютин, 2011; Милютин и др., 2013а]. Для лиственницы доказана перспективность селекции на межвидовой гетерозис и рациональность клонального размножения, в том числе с помощью прививки, ценных гибридов [Молотков и др., 1982; Храмова, 1988; Ирошников, 2011]. Различные виды лиственницы, особенно сибирская, даурская, Каяндера и Сукачёва, активно изучаются на предмет внутривидовой изменчивости и дифференциации популяций по морфологическим и генетическим маркёрам [Путенихин, 2000; Путенихин и др., 2004; Семериков, 2007; Ветрова и др., 2018].

Наиболее комплексное исследование по анализу изменчивости, особенностей популяционной структуры, отбору выдающихся деревьев, отработке методов размножения с помощью методов *in vitro*, разработке рекомендаций и созданию опытных объектов для сохранения генофонда и селекции лиственницы Сукачёва на Урале выполнено В.П. Путенихиным с соавторами [Путенихин, 2000; Путенихин и др., 2004]. В частности, ими созданы опытные плантации на площади около 5 га для изучения межпопуляционного и межвидового гетерозиса лиственниц. Довольно обширные опыты по испытанию потомства климатипов лиственницы заложены в Воронежской обл., Красноярском крае и в других регионах страны [Дерюжкин, 1970; Ирошников, 1977; Макаров, 1999; Николаева и др., 2019; Корешков, Царева, 2021; Кулаков, Сиволапов, 2023]. Они представляют большой интерес для выделения сортов-популяций и плюсовых деревьев этой ценной породы.

На основе ПД лиственницы сибирской, отобранных в Линдуловской роще Ленинградской обл., созданы клоновые плантации и выявлена существенная межклоновая изменчивость, что свидетельствует о перспективности селекции этого вида в условиях интродукции [Алексеев и др., 2014а].

Этот вид отличается засухоустойчивостью и очень высокой урожайностью семян на ЛСП, созданной в условиях степи в Нижнем Поволжье [Иозус и др., 2014б]. Однако на ЛСП и ПЛСУ высока вероятность поражения лиственницы почковой галлицей (*Dasineura rozkovi* Mam. et Nik.), что приводит к резкому снижению семеношения деревьев [Буглова, 2000].

6.6.11. Селекция кедра

Сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica*), которую в лесоводственной литературе принято называть кедр сибирский, отличается не только декоративными качествами, но и рядом хозяйственно ценных свойств. Декоративность сосны кедровой сибирской, огромный потенциал использования её семян в пищевой промышленности, наличие живицы, полезной для фармацевтических нужд, – качества, которые давно привлекали селекционеров и определили основные направления её отбора: на урожайность семян, смолопродуктивность и декоративность. Развёртыванию работ по селекции кедра сибирского предшествовало изучение изменчивости природных популяций и особенностей генеративного цикла вида [Некрасова, 1972; Ирошников, 1985].

На основе ранее опубликованных рекомендаций по ретроспективной оценке урожайности кедровых лесов по следам от шишек [Шарнас, Джебеян, 1934] и результатов собственных исследований Т.П. Некрасовой и А.И. Земляным [1980] была разработана первая официальная методика по отбору ПД кедра на семенную продуктивность. В связи с трудоёмкостью поднятия в крону эта методика не нашла широкого применения. На основе многолетних исследований горных кедровников Алтая Е.В. Титовым совместно с А.И. Ирошниковым была разработана новая методика двухэтапного отбора кедра на семенную продуктивность. На первом этапе наземных наблюдений осуществляется отбор кандидатов в ПД, отличающихся повышенным числом женских побегов в кроне. На втором этапе отобранные кандидаты обследуют более тщательно с оценкой: 1) общего количества плодоносящих побегов, 2) средней доли ежегодно плодоносящих побегов, 3) среднего количества зрелых шишек на побеге, 4) средней массы зрелых семян в шишке. Перемножением этих показателей определяется общий урожай ореха на дереве, который у ПД должен быть не менее чем на 70% выше среднего для ПД (при данных условиях и возрасте ПД). Критерии

отбора дифференцированы для различных высотных поясов и полноты насаждений Северо-Восточного Алтая. Выбор для селекционных исследований в качестве модельного района Северо-Восточного Алтая основан не только на факторе обилия вида. Ранее данный район был определен как зона экологического оптимума кедр [Лебединова, 1952]. Более того, последнее комплексное исследование филогеографии кедр пролило свет на статус Горного Алтая как одного из немногих мест сохранения кедровых лесов во время неблагоприятных периодов позднего плейстоцена [Shuvaev et al., 2023]. Это предполагает наличие на Алтае значительных запасов генетического разнообразия вида, что особенно ценно для селекции кедр.

В дальнейшем генетическую оценку ПД проводили путем испытаний вегетативного потомства. При подтверждении повышенной урожайности в потомстве ПД его переводили в сорт-элиту. Подробности отбора ПД и выведения сортов-клонов по семенной продуктивности, а также создания на сортовой основе кедросадов описаны в монографиях [Титов, 1990, 2004, 2008, 2015, 2021]. Используя разработанный подход, Е.В. Титов первым вывел патентованные сорта кедр по семенной продуктивности – ‘Кедроградский’ и ‘Романтик’. Например, сорт ‘Кедроградский’ отличается крупными шишками и семенами (масса 1 000 шт. – 346 г) и большой массой полнозернистых семян в шишке (около 38 г), на 70–80% превышающей средние значения.

Описанный выше метод отбора ПД по семенной продуктивности практически не зависит от размера текущего урожая, что позволяет проводить отбор в любое время. С.Н. Горошкевич и др. авторы [Горошкевич, 2000; Татаринцева и др., 2011] на основе длительного изучения особенностей плодоношения и структуры кроны, зависимости урожая от метеорологических факторов в условиях южной тайги Западной Сибири пришли к выводу, что отбор ПД рационально осуществлять по прямому признаку (среднегодовалому урожаю зрелых шишек и семян) в средне- и высокоурожайные годы, нормируя общий урожай на экологически лабильный признак – площадь проекции кроны.

На декоративность кедровых сосен обращают внимание представители научной школы С.Н. Горошкевича¹¹¹ и многие другие исследователи [Ирошников, Твеленев, 1996; Горошкевич, 2008; Путенихин, 2008; Кузнецова, 2010 и др.]. Рассматривая вопросы эволюции, генетической

¹¹¹ ИМКЭС СО РАН, г. Томск.

дифференциации видов и популяций, гибридизации и селекции 5-хвойных сосен, С.Н. Горошкевич с учениками изучают генетическую природу различных наследующихся уклонений от нормы (мутаций), имеющих декоративное значение и затрагивающих размеры, ветвление, окраску и размеры хвои и т.д. На основании этих исследований получены многие ценные генотипы и гибриды, выведены декоративные сорта-клоны, в том числе с использованием мутантов типа «ведьминой метлы». Результаты этих исследований отражены в многочисленных публикациях и монографиях, а также на сайте «Сибирская академия деревьев и кустарников»¹¹² [Горошкевич, 2000, 2008, 2019а,б, 2021; Ямбуров, Горошкевич, 2007; Васильева, Горошкевич, 2012; Vasilyeva, Goroshkevich, 2018; Велисевич, Горошкевич, 2021].

Красноярские исследователи Р.Н. Матвеева с соавторами пошли путём концентрации генофонда кедра в географических коллекциях, выращиваемых в контролируемых лесорастительных условиях при разной густоте и сомкнутости крон [Матвеева и др., 2006, 2016, 2017, 2020, 2022]. Отбор ПД в коллекциях осуществляется ими по прямому признаку – урожаю шишек и семян. Выявлены клоны с различной реакцией на декапитацию. Преимущество данного подхода – в выровненности экологических условий и возраста деревьев, а также в возможности выявления полезных уклонений на ранних этапах онтогенеза, которые в естественных насаждениях могут элиминировать, что повышает эффективность отбора.

Исследуя архивы клона кедра из Елбашинского селекционного питомника Новосибирской обл., А.И. Земляной с соавторами выявили значимые различия между клонами по различным элементам семенной продуктивности, особенно по числу однолетних шишек на дереве [Земляной и др., 2010]. По результатам этих и других исследований намечены кандидаты в сорта-клоны по семенной продуктивности.

Значительный объём исследований по оценке географической изменчивости вида в Западной Сибири и отбору ПД кедра на смолопродуктивность в Республике Алтай осуществлён Ю.Н. Ильичёвым [Ильичев, Демиденко, 1981; Ильичев, 1999, 2012; Ильичев, Тараканов, 2013; Ильичев, Шуваев, 2016]. По результатам этих исследований выявлены центры расположения продуктивных кедровников, перспективных для селекции; разработаны методы отбора плюсовых деревьев

¹¹² <https://sadik.tomsk.ru/>

и насаждений, а также создания архивов клонов и прививочных ЛСП-1 в условиях Горного Алтая. На основе разработанной методики по оценке удельного объёма живицы, выделившегося с единицы среза, к плюсовым относят деревья, смолопродуктивность которых выше среднего в 2 раза и более. Выявлена связь смолопродуктивности с признаками габитуса, корки, шишек, семян и хвои.

По данным на 2012 г., в Республике Алтай клонировано 282 ПД, а общее число привитых деревьев составило 4 837 шт. На уникальных прививочных плантациях кедра в Пыжинском участковом лесничестве Турочакского лесничества сконцентрированы потомки ПД, отобранных на смолопродуктивность, семенную продуктивность и быстроту роста. Их изучение свидетельствует о перспективности клоновой селекции на все признаки. При этом высокосмолопродуктивные генотипы обнаружены также и в группе клонов ПД, селективируемых на быстроту роста и семенную продуктивность. Урожайность ЛСП-1 и улучшенных ПЛСУ в возрасте 29–34 лет сопоставима с урожаем спелых естественных кедровников [Бородинцева и др., 2023]. Показано, что на скорость роста и ветвление кроны привитых деревьев значительное влияние оказывает возраст ПД, с которых заготавливают черенки [Велисевич, Горошкевич, 2021]. Возможно, что такого рода возрастные последствия связаны с эпигенетическими факторами и сказываются также на интенсивности семеношения и устойчивости привитых деревьев.

В последнее время большую тревогу вызывает распространение на ССО фитопатогенного гриба дотистромы (*Dothistroma septosporum* (Dorog.) M. Morelet.) [Ильичев, Шуваев, 2016]. На всех семеноводческих объектах кедра в Республике Алтай и Новосибирской обл. образуются также благоприятные условия для размножения насекомых-конобионтов. К наиболее распространённому из них относится шишковая огнёвка (*Dioryctria abietella* Schiff.), по устойчивости к которой клоны существенно различаются [Гончарова и др., 2021].

6.6.12. Селекция ели и пихты

Ель – ещё одна важнейшая порода-лесообразователь таёжных лесов, особенно в европейской части России. Наибольшие площади в стране занимают ели европейская и сибирская, а также продукт их гибридизации – ель финская. В монографиях Л.Ф. Правдина [1975] и А.М. Шутияева [2007] рассмотрены результаты исследования ГК этой породы

и отмечены лучшие климатипы. У ели выделены рано- и поздне­рас­пускающиеся формы, а также другие по типу кроны, цвету мега­стро­билов, особенностям строения корки и типу ветвления. Отмечается ценность для селекции ели гребенчатой формы ветвления, поскольку этот фенотип характеризуется значительным приростом по высоте [Попов и др., 1986]. Отбор по этому косвенному признаку в молодняках ели может повысить продуктивность спелых насаждений на 15–20%. В Сибири объёмы ССО этой породы незначительны. Например, в Новосибирской обл. по итогам инвентаризации оставлены в реестре 62 ПД и 5 га улучшенных ПЛСУ ели [Болонин и др., 2010], в Алтайском крае – 53 ПД, 8 га ЛСП-1 и 1,37 га ИК [Бондарев, Кальченко, 2010]. Наибольшее количество ССО ели создано в европейской части России и на Урале. В качестве примера приведём данные по селекции ели европейской на Северо-Западе России и ели финской в Пермском крае.

В Ленинградской и Псковской областях отобрано 667 ПД ели европейской, потомствами которых создано 65,2 га ИК, пригодных по возрасту для выделения предэлиты и элиты. У ели возможно также получение вегетативного потомства черенкованием, однако такие деревья отстают в росте от одно­воз­растных деревьев семенного происхождения и не рекомендуются для использования [Бондаренко и др., 2022]. По результатам оценки быстроты роста полусибсовых потомств ели сделаны выводы о существенных меж­се­мейных различиях и возможности отбора предэлиты и элиты в объёме около 20% испытываемых семей [Бондаренко, Жигунов, 2007, 2016а,б, 2020; Жигунов и др., 2012; Жигунов, Бондаренко, 2018; Бондаренко и др., 2022]. Максимальное превышение над контролем лучшей семьи по высоте ствола составляет 15%, по объёму – 120%. Авторами также сделан вывод о стабилизации рангов семей приблизительно с 7–8-летнего возраста и о возможности окончательной оценки испытаний ПД этой породы в возрасте 20 лет. При закладке ИК рекомендуется использовать около 200 деревьев на семью, а при их изучении ориентироваться, прежде всего, на высоту ствола. В ходе комплексной оценки около 100 ПД по данным изучения как семенных, так и вегетативных потомств выявлены лучшие варианты для создания ЛСП-1,5 и ЛСП-2. На основании проведённых исследований разработана поэтапная схема селекции ели европейской, включающая в том числе гибридизацию с елью сибирской и контролируемые скрещивания.

Селекция ели финской в Пермском крае осуществляется на основе изучения как природных популяций, так и уникального

объекта – лесных культур А.Е. и Ф.А. Теплоуховых [Рогозин, Разин, 2011]. В них были отобраны ПД и изучены их полусибсовыи потомства. При этом 301 ПД было отобрано в 7 естественных насаждениях/популяциях и 152 ПД – на 5 участках культур, отличающихся по густоте посадки. На этих же участках культур для сравнения были отобраны нормальные и минусовые деревья в количестве 72 шт. От всех деревьев было получено около 15 тыс. полусибсовых саженцев. Также в качестве контроля из смеси семян от 30 «случайных» деревьев этих же популяций были выращены около 800 саженцев. Опыт осуществлялся на 16 га на протяжении около 25 лет в двух вариантах густоты ИК: редкие и густые. Детали экспериментов и результаты описаны в монографии [Рогозин, 2018]. Сравнительный анализ результатов с учётом различной густоты произрастания материнских ПД и их потомств, а также особенностей химического состава хвои и диссиметрии в охвоении побегов [Рогозин и др., 2017] позволил авторам сделать следующие выводы и рекомендации:

1. Семенное потомство ПД ели финской проявляет свои «плюсовые» свойства по скорости роста при соответствии густоты выращивания потомства густоте роста ПД. Эффективность отбора может быть повышена при дополнительном учёте косвенных признаков – хемомаркёров и диссиметрических особенностей деревьев.

2. Разные популяции ели существенно различаются по селекционному потенциалу.

3. Индивидуальный отбор по потомству в краткосрочных опытах более эффективен, чем массовый отбор.

4. При выведении быстрорастущих сортов ели для плантационного выращивания селекцию следует начинать с отбора максимально возможного числа природных и искусственных популяций, с густотой при посадке 1,0–1,3 тыс. шт./га, близкой к густоте плантационных культур. Такую густоту в древостоях старше 50 лет идентифицируют по сбегу ствола 1,40–1,45 см/м.

5. В Пермском крае хорошие возможности по густоте и возрасту для отбора ПД имеются на 70 га семенных участков ели, созданных в 1988–1997 гг. смесью семян ПД. Здесь можно выделить 5 000 семенных деревьев и заложить опыты по испытанию их потомств.

6. В процессе 12–15-летних испытаний по разработанной методике [Рогозин, 2018] на 1-м этапе выделяют 500 лучших по потомству (предэлитных) деревьев, на основе которых могут быть созданы ЛСП для производства улучшенных семян. На 2-м этапе краткосрочных

испытаний предэлитных деревьев отбирают 70–100 элитных деревьев, формирующих основу промышленного сорта ели финской.

7. Разработанная схема селекции ели финской сокращает затраты на выведение сорта в 8–11 раз.

Что касается рода Пихта, то в России наибольший ареал имеет пихта сибирская, доминирующая в черневых лесах юга Сибири [Седых, 2009]. Особенности биологии семеношения пихты изложены в монографии [Некрасова, Рябинков, 1978] и продолжают уточняться в связи с усыханием пихтачей [Бажина, Третьякова, 2001]. Эта ценная в экологическом, декоративном и фитонцидном отношении порода наименее изучена и слабо вовлечена в селекционный процесс [Царев и др., 2001]. В определённой мере это обусловлено меньшей ценностью её древесины и низкой устойчивостью к атмосферному загрязнению. Пихта систематически повреждается пихтовым семяежом (*Megastigmus specularis* Walley). В настоящее время наблюдается её массовое усыхание под влиянием уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford) [Кривец и др., 2015]. В Новосибирской обл. сохранились 72 из 145 ПД пихты, отобранных на скорость роста Ю.Б. Алексеевым, но в настоящее время они находятся в перестойном возрасте [Тараканов и др., 2019]. Их планируется воспроизвести в архиве клонов. Крайне актуальны сохранение генофонда и селекция этого регрессирующего вида на устойчивость к вредителям и атмосферному загрязнению, а также на фитонцидность и декоративность.

6.7. Региональные особенности селекции и интродукции хвойных пород

Несмотря на определённую «генерализованность» схем селекции, поддерживаемую комплексом регламентирующих документов, в каждом регионе в силу специфики условий, включая научные предпочтения и достижения кураторов из научно-исследовательских институтов, при реализации программ по селекции и семеноводству возникли обоснованные региональные модификации методов и проявились уникальные особенности как самих объектов ЕГСК, так и в их соотношении. Они частично показаны в предыдущих разделах главы. Мы планируем продемонстрировать это многообразие в полном объёме в следующей книге монографии. Здесь же приведём характерные особенности программ и достижений в лесном семеноводстве на примере некоторых регионов России.

6.7.1. Селекция сосны обыкновенной в таёжной зоне Европейского Севера России

Республика Карелия. С начала 1970-х гг. по настоящее время в Карелии отобрано по фенотипу около 1 700 ПД сосны обыкновенной, из них на 01.01.2023 в реестре числятся 1 143 экз. Вегетативные потомства (клоны) большинства из них произрастают на трех ЛСП-1 (Олонецкой, Петрозаводской и Заонежской) на площади 347,0 га. Для сохранения генофонда также заложено 5,5 га клоновых архивов. Площадь ИК составляет 16,1 га, где генетическую оценку по семенному потомству проходят 228 ПД. ИК представлены двумя участками, заложенными в 1984–1989 гг. (11,1 га) и в 2012 г. (5 га).

В Карелии с 2007 г. на систематической основе осуществляется комплексная селекционно-генетическая оценка ПД сосны обыкновенной по показателям габитуса, вегетативного роста и репродуктивной активности их клонов на ЛСП, а также по скорости роста полусибсовых семенных потомств в ИК [Раевский, Щурова, 2016]. В результате проделанной работы была получена комплексная характеристика 123 ПД сосны. Результаты исследований свидетельствуют, что для достоверной селекционной оценки вегетативных потомств ПД на ЛСП необходимы наблюдения в течение не менее 3-х последовательных вегетационных периодов, а надёжные предварительные оценки полусибсовых потомств могут быть получены с 7-летнего возраста при общем сроке испытаний в ИК, не превышающем 25 лет. Отбор кандидатов в элиту осуществлялся по совокупности признаков габитуса, ростовым показателям и обилию семеношения с акцентом на два признака: скорость роста в высоту и количество полнозернистых семян на рамету. По результатам селекционно-генетической оценки из 123 ПД было отобрано 20 кандидатов в элиту при интенсивности отбора $\approx 15\%$ [Раевский и др., 2020]. В 2019–2020 гг. на Петрозаводской ЛСП-1 с выбранных клонов были заготовлены черенки, в теплице питомника «Вилга» выполнена их прививка методом «вприклад сердцевинной на камбий» и выращен привитой посадочный материал. В 2021–2023 гг. данными привитыми саженцами на площади 5,0 га была заложена ЛСП-1,5 в составе 20 ПД (клонов).

Республика Коми. В Республике Коми отобрано по фенотипу 1 390 ПД сосны обыкновенной. Семенное и вегетативное потомство большинства из них (1 175 шт.) представлено на трех ЛСП (Сыктывкарской, Сысольской и Прилузской) общей площадью 140 га. Для сохранения генофонда заложены 14,4 га клоновых архивов, в которых

высажено 146 клонов ПД. В испытательных культурах (13,9 га) генетическую оценку по семенному потомству от свободного опыления проходят 598 ПД. ИК закладывали в 1988–2005 гг. [Туркин, 2007], и к настоящему времени значительная часть из них достигла II класса возраста, что позволяет произвести отбор деревьев для закладки ЛСП повышенной генетической ценности.

Значительный научный и практический интерес представляет серия экспериментальных культур сосны обыкновенной, которая была заложена в 2002–2003 гг. совместно с Институтом лесного хозяйства Швеции в 7 пунктах: 4 – в северной Швеции и 3 – в Республике Коми [Andersson et al., 2003]. Все участки содержат идентичный по происхождению материал: 266 полусибсовых семей (100 из Швеции и 166 из Республики Коми), а также популяционные образцы. Исследование культур в первые годы жизни показало лучшую выживаемость растений российского происхождения по сравнению со скандинавским [Федоров, 2011]. Проведённое одновременно параллельное исследование сезонной изменчивости роста побегов на шведском (Баксьен) и российском (Сыктывкар) участках показало более раннее начало и окончание роста растений российского происхождения [Andersson et al., 2018].

Архангельская и Вологодская области. На территории Архангельской обл. для селекционной работы по сосне обыкновенной отобрано по фенотипу 256 ПД. Создана ЛСП на площади 3 га. В Обозерском лесхозе в 1972 г. сотрудниками Архангельского института леса и лесохимии (ныне СевНИИЛХ) разносемядольными потомствами популяции из семян двух репродукций, собранных в годы обильного и слабого урожая, были заложены экспериментальные культуры сосны обыкновенной на площади 0,7 га.

На территории Вологодской обл. выделено 238 ПД сосны и создано 67,8 га ЛСП-1. Для сохранения генофонда заложено 12,6 га клоновых архивов сосны и ели, заложено 10,0 га маточных плантаций. Высокую научную ценность представляют ИК сосны, заложенные разносемядольными потомствами, выращенными из семян, собранных на ЛСП, ПЛСУ, в естественных ценопопуляциях, а также с деревьев разной степени охвоенности в 1976 (3,6 га), 1977 (2,9 га), 1979 гг. (3,0 га). В 1983 г. создан объект площадью 3,6 га, где проводилось испытание потомств с ЛСП от свободного и контролируемого опыления. За всеми ИК, начиная с выращивания растений в питомнике и высадки на лесокультурную площадь, проводили регулярные наблюдения [Файзулин и др., 2014, 2015; Файзулин, Сеньков, 2019]. Многолетними исследованиями

установлена взаимосвязь между количеством семян долей и ростом растений. Также доказано, что лучшим ростом отличается потомство из семян, заготовленных на ЛСП.

6.7.2. Селекция и интродукция хвойных пород в Республике Башкортостан

В Башкирии научно-производственные работы по лесной селекции начались в 1950-х гг. [Из истории..., 1981]. В настоящее время ЕГСК республики по хвойным породам характеризуется следующими основными показателями: 871 шт. ПД, 903,1 га ПН, 122,7 га ЛСП-1, 349,8 га ПЛСУ, 3,9 га ИК, маточные плантации – 8,3 га, архивы клонов – 14,2 га.

В 1965–1979 гг. на территории Башкирии заложены ГК лиственницы (5 участков), сосны (5 участков) и ели (1 участок) [Нугаев, 1981]. В 1985–1986 гг. в Башкирском Предуралье созданы ЛСП лиственницы межпопуляционного и межвидового типа скрещивания (2,3 га и 2,4 га соответственно) [Путенихин, 2009]. В последние годы изучены состояние, ростовые и репродуктивные показатели ряда плодоносящих ЛСП и ПЛСУ сосны обыкновенной [Коновалов, Насырова, 2015].

На основе популяционных исследований в Республике Башкортостан создано 7 генетических резерватов лиственницы Сукачёва [Путенихин, 2009]. В естественных популяциях и искусственных насаждениях отобраны нетипичные формы деревьев в качестве исходного материала для селекции на декоративность и другие признаки (около 15 форм пяти видов хвойных). С 2000-х гг. осуществляется комплексная таксационная, селекционная и экологическая оценка лесных, лесоводственных и дендрологических памятников природы Республики Башкортостан, выделенных в хвойных насаждениях [Путенихин, 2012].

На основе методов фенотипического, генетического (изоферментного) и кариологического анализа установлено, что сосна обыкновенная на Южном Урале и в Башкирском Предуралье дифференцирована на 3 локальные биологические популяции, ель сибирская – на 4, лиственница Сукачёва – на 6 (4 + 2 частично «заходящие» с севера). Для оценки внутривидового разнообразия по морфологическим признакам предложены и апробированы показатели «ожидаемой» и «наблюдаемой» фенотипической изменчивости [Путенихин и др., 2004, 2005; Путенихин, 2009; Шигапов и др., 2009].

В качестве практического селекционного подхода для поддержания и повышения уровня генетического разнообразия создаваемых

искусственных насаждений разработаны схемы формирования межпопуляционных смесей семян (межпопуляционных лесных культур) [Путенихин, 2006, 2009]. Предложена также методика «комбинированной оценки» для отбора селекционно-ценных насаждений в пределах популяций с относительно сбалансированным сочетанием разнообразия, продуктивности и устойчивости.

В Республике Башкортостан проведено интродукционное изучение биологических и лесоводственных особенностей таких хвойных видов, как ель колючая (форма голубая), кедр сибирский, псевдотсуга Мензиса, сосны веймутова и желтая; выделены, в частности, селекционно-ценные насаждения, которые могут использоваться для сбора семян местной репродукции.

6.7.3. Перспективы интродукции сосны скрученной в европейской части России

Для Европейского Севера России перспективной, как по продуктивности насаждений, так и по качеству получаемой целлюлозы, признана сосна скрученная (*Pinus contorta*). Интродукция этого вида на Европейский Север России была начата в 1979 г. сотрудниками АИЛиЛХ (в настоящее время СевНИИЛХ) под руководством В.Н. Нилова. В результате проведенных работ создано 53 га опытных плантаций в Архангельской и Вологодской областях, Республике Коми [Демидова и др. 2016, 2018а,б]. В 2004 г. в Республике Коми под руководством А.Л. Федоркова заложено 4,6 га ИК сосны скрученной [Федорков, Туркин, 2010]. Б.В. Раевским в Республике Карелии создано 22 га опытных посадок этого вида, включая ЛСП [Раевский, 2004].

Преимущество сосны скрученной в наибольшей степени проявляется на лесных промышленных плантациях, где она к 40 годам достигает возраста рубки на балансы и на 30–40% превосходит по продуктивности местные ель и сосну [Раевский, 2010; Демидова и др., 2017а,б]. Отечественный опыт посадок сосны скрученной показал, что перспективным регионом для её выращивания является Северо-Запад России: Архангельская и Вологодская области [Демидова и др., 2016, 2018а,б, 2020], Ленинградская и Новгородская области [Маркова, Жигунов, 1999; Алексеев и др., 2014б], республики Коми [Федорков, Туркин, 2010; Fedorkov, 2010; Гутий и др., 2016а,б; Демидова и др., 2017а,б] и Карелия [Раевский, 2009, 2010, 2013, 2015]. Именно здесь она превосходит местные породы по производительности.

Успех создания плантаций сосны скрученной зависит от выбора материнской популяции, степени соответствия ее фитоценологических особенностей почвенно-климатическим условиям, в которых создаются культуры, полноты представленных генотипов, их способности к адаптивной изменчивости и семенной репродукции, от технологии создания и ухода за культурами, определяющей их сохранность. В результате интродукционного испытания эти исследовательские задачи были в значительной мере выполнены, но для дальнейшего использования сосны скрученной как быстрорастущей породы, для целей плантационного выращивания необходимо создание собственной семенной базы. Одним из этапов такой работы является отбор лучших деревьев и создание ИК. Отбор лучших деревьев сосны скрученной направлен на сохранение наиболее устойчивых особей для дальнейшей репродукции. Такой отбор способствует проявлению адаптивной изменчивости и служит повышению устойчивости и долговечности насаждений в России [Демидова и др., 2018а,б, 2020, 2021а,б, 2022; Demidova et al., 2022a,б].

6.8. Краткие итоги исследований

В Российской Федерации был создан хороший задел для дальнейшего развития лесного селекционного семеноводства в виде селекционно-семеноводческих объектов (ССО или ЕГСК). Однако из-за реорганизации лесной отрасли и отсутствия должного финансирования намеченные работы в основном были «заморожены» с начала 1990-х гг. по настоящее время. Допущенные при создании ССО научные ошибки (прежде всего в части громоздкости и неоправданной длительности испытаний ПД по потомствам) и недочёты могли быть выявлены значительно раньше и уже исправлены, если бы работы не были остановлены.

Первоочередными мероприятиями в области лесного селекционного семеноводства являются: инвентаризация всех ССО, модернизация нормативной базы, разработка новых региональных программ на ближайшие десятилетия и проектов на создание ССО по модернизированным методикам, а также формирование ускоренными темпами новых ССО взамен «перестойных».

Элементы методик селекционного процесса, ориентированного на создание лесосырьевых плантаций с ускоренным оборотом рубки (в 60 лет), уже разработаны и опробованы:

- ✓ отбор ПД в более молодом возрасте, до начала проходных рубок (61 год) [Рогозин, 1983, 1990; Федорков, Туркин, 2009; Федорков, 2011; Раевский и др., 2020; Тараканов и др., 2021];
- ✓ закладка ИК при меньшей численности потомств [Туркин, Федорков, 2007; Федорков, Туркин 2009; Раевский и др., 2020; Бондаренко, Жигунов, 2016а] и густоте лесосырьевых плантаций не более 2 тыс. шт./га [Тараканов и др., 2021];
- ✓ ускоренное выделение элиты в возрасте ИК – не более 20 лет, в период кульминации роста культур по высоте [Рогозин, 2009, 2019; Федорков, Туркин, 2009; Раевский и др., 2020; Бондаренко, Жигунов, 2016б].

Элементарные расчёты показывают, что внедрение перечисленных выше элементов методик сократит скорость выведения сортов в 2–3 раза [Тараканов и др., 2024].

Методы геномики и современных биотехнологий, которые относятся к технологиям будущего, по мнению молекулярных генетиков и биотехнологов, могут резко ускорить процесс лесной селекции и радикально повысить её эффективность. Следует, однако, отметить, что основные успехи зарубежных лесных селекционеров, выраженные в создании ЛСП-1,5, ЛСП-2 и более высоких порядков (т.е. сортов), достигнуты на основе традиционных методов лесной селекции. С использованием таких же традиционных методов выведены и немногочисленные российские сорта.

Новые методы лесной селекции интенсивно развиваются за рубежом и начинают внедряться в России. В частности, в последние годы в России становится нормой применение молекулярных маркёров при проведении генетической паспортизации ПД и их потомств, сравнительной оценке генетической изменчивости природных популяций и объектов ЕГСК, идентификации фитопатогенов на объектах ЕГСК. Наряду с этим в стране созданы надёживающие предпосылки и для развития маркёр-ассоциированной и геномной селекции лесообразующих пород, которая пока не нашла должного применения в России. Кроме того, эффективно используются методы культуры клеток и тканей для создания коллекций ценных генотипов и оценки устойчивости к различным воздействиям с применением методов *in vitro*. Достигнуты определённые успехи в клональном микроразмножении и создании культур ценных генотипов быстрорастущих лиственных пород. В последнее время получены многообещающие результаты в микроразмножении ценных хвойных пород, доведённые до этапа создания культур в открытом грунте.

Необходимо признать, что политика «сохранения объектов» без развития этой действительно наукоёмкой динамичной отрасли была как минимум недостаточно эффективной и привела к утрате значительной части объектов ЕГСК и прогрессирующему отставанию России в этой сфере от развитых зарубежных стран. Ключевые причины – низкий уровень финансирования, многолетнее отсутствие должного внимания к традиционным методам селекции и снижение уровня сотрудничества отраслевой науки с академическими институтами и научными центрами.

Разумеется, в России надо развивать геномику и биотехнологию, эффективно внедрять полученные достижения в лесную селекцию. В то же время, во-первых, неразумно делать ставку только на эти подходы в ситуации, когда основные результаты в селекции наиболее ценных в российских условиях хвойных пород достигнуты традиционными методами. Во-вторых, традиционные методы – это не догма, они также постоянно развиваются и совершенствуются. В этой связи не должна отставать и нормативная база. В-третьих, современные методы в значительной мере развиваются благодаря наличию селекционных объектов, созданных предыдущими поколениями селекционеров.

Приоритетные направления развития лесной селекции и семеноводства в России приведены в главе 8.

Глава 7.

ИТОГИ РЕАЛИЗАЦИИ ГОСУДАРСТВЕННОЙ ПРОГРАММЫ ПО ЗАКЛАДКЕ СЕТИ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР ОСНОВНЫХ ЛЕСОБРАЗУЮЩИХ ПОРОД

В мероприятиях по повышению продуктивности лесов ведущая роль отводится использованию современных методов селекции по подбору высококачественных лесных семян. При надлежащем агротехническом уровне и уходе за лесными культурами это гарантирует повышение продуктивности насаждений и качества получаемой древесины. Создание географических культур – один из основных приёмов лесной селекции, учитывающий наследственные особенности географического и экологического происхождения древесных растений. Географические культуры (ГК) – это лесные культуры, выращенные из семян и посадочного материала инорайонного происхождения. На их основе получают экспериментальные данные для сравнительной оценки климатипов, климаэкотипов и региональных экотипов [Пальцев, Мерзленко, 1990]. ГК являются основным средством для изучения географической изменчивости наследуемых свойств лесных пород [Правдин, 1971].

До середины XIX в. в России при оценке качества семян главное внимание обращали на их всхожесть и энергию прорастания, при этом не учитывали район их происхождения. Вместе с тем игнорирование сведений о происхождении семенного материала приводило к частым неудачам при искусственном лесовосстановлении. Особенно заметно это стало проявляться в последней четверти XIX в. Именно тогда, при резко увеличившемся в России объёме лесокультурных работ, недостаток в местных семенах начали компенсировать приобретением семян за рубежом. Так, семена сосны в основном поставлялись в Россию немецкой фирмой «Генрих Келлер в Дармштадте», а в Москве в основном торговали семенами ели из Норвегии. Позднее насаждения сосны, выращенные из «дармштадских» семян, оказались кривоствольными и во всех отношениях хуже тех, что были получены из местных семян (рис. 7.1).

Потерпев ряд крупных неудач, лесоводы России и ряда стран Европы приступили к созданию сети ГК, позволяющей выбрать наиболее



Рис. 7.1. Сосна «дармштадского» происхождения в ближней части Никольской лесной дачи.
Фото П.Г. Мельника, 10.02.2024 г.

высокопродуктивные и устойчивые климатические формы древесных пород, а также фиксировать приемлемые расстояния по дальности переброски лесосеменного материала [Пальцев, Мерзленко, 1990].

Первые опыты с ГК сосны были начаты в России проф. М.К. Турским ещё в 1877 г. под Москвой в Лесной опытной даче Петровской земледельческой и лесной академии¹¹³. В 1883–1897 гг. была заложена серия опытов по географии сосны, а в 1893 г. испытаны 9 и в 1896 г. 11 образцов

¹¹³ Здесь и далее названия учреждений даны в соответствии с актуальными названиями на год события.

ели, главным образом западно-европейского происхождения [Нестеров, 1935]. По многим теоретическим и экспериментальным направлениям М.К. Турский был первопроходцем, опередившим западных лесоводов, в определении задач и приоритетов развития лесного опытного дела. Это было отмечено ещё Г.Ф. Морозовым, который, в частности, в 1912 г. писал, что «Европа справедливо гордится теперь вероятно уже 15-летними опытами Cieslar'a относительно влияния происхождения семян на рост и другие особенности насаждений. Опыты нашего Митрофана Кузьмича гораздо старше – им теперь уже 25–30 лет, т.е. поставлены они были тогда, когда в Германии никто или почти никто, по крайней мере в лесоводственных кругах, не думал об экспериментальном разрешении подобных вопросов» [Мерзленко, Мельник, 2015]. Исследования географической изменчивости проф. М.К. Турского в Лесной опытной даче продолжил его ученик Н.С. Нестеров, который с 1902 по 1911 г. расширил площади географических посадок сосны обыкновенной, а в 1916 и 1917 г. заложил ГК ели семенами, полученными из 18 пунктов Европейской России [Пальцев и др., 1995].

По инициативе и под руководством В.Д. Огиевского с 1910 по 1916 г. на территории европейской части России были значительно расширены опыты, связанные с изучением значимости происхождения семян. ГК сосны были созданы в 18 пунктах европейской части царской России, охвативших территории современных России, Белоруссии, Польши и Украины, а также было заложено несколько опытов с лиственницей и дубом [Пальцев, Мерзленко, 1990]. Идея о необходимости постановки таких опытов возникла у В.Д. Огиевского задолго до того, как представилась возможность их осуществления в связи с его назначением в 1909 г. заведующим Центральной контрольной и опытной станцией древесных семян. Так, еще в июне 1898 г. на IX Всероссийском лесохозяйственном съезде он заявил: «...интересно сравнить различия качества сеянцев не от величины семян, а от различия местностей, откуда семена взяты, например, в Тульской губернии семена могут быть из Костромской или Харьковской губерний. Важно выявить разницу, которая окажется в саженцах, полученных от таких семян, взятых из различных местностей. Этим вопросом заинтересованы и за границей – на австрийских и швейцарских опытных станциях производятся соответствующие опыты. К нам неприменимы их результаты, потому что там не может быть такой огромной разницы в условиях местности, таких изменений температуры, какие наблюдаются у нас» [Огиевский, 1966].

Интерес европейских лесоводов к проблеме изучения географического происхождения семян возник в конце XIX в. в связи с неудачами при создании лесных культур инорайонными семенами. А. Энглером были заложены ГК в Швейцарии, близ Цюриха (1890 г.), А. Цизляром в Австрии, близ Вены (1893–1896 гг.), Г. Шотте в Швеции (1903–1904 гг.), Майером в Германии и др. В 1920–1930-х гг. первые опыты были заложены в США, Японии и ряде других стран. Наиболее широкомасштабные работы по созданию ГК за рубежом были выполнены в 1938 г. Международным союзом лесных исследовательских организаций (IUFRO). В 1964–1968 гг. в рамках работы IUFRO была создана вторая серия ГК ели, охватившая 1 100 провениенций¹¹⁴ всего природного ареала ели [Paule, 1982]. ГК этой серии заложены в 13 странах и включают в себя 20 географических экспериментов: Бельгия – 2; Германия – 3; Словакия – 1; Франция – 1; Финляндия – 1; Великобритания – 2; Ирландия – 1; Канада – 1; Норвегия – 2; Австрия – 1; Польша – 1; Швеция – 3; Венгрия – 1 [Пальцев, Мерзленко, 1990].

В 1928–1930 гг. под руководством В.Я. Гурского и А.Б. Жукова по инициативе и методике проф. А.И. Колесникова были созданы ценные и значительные по площади (18,8 га) ГК сосны обыкновенной в Сумской обл. (Красно-Тростянецкая лесная опытная станция). Здесь произрастают климатипы сосны из 244 основных районов, представляющих ареал вида на территории бывшего СССР.

В середине XX в., в связи с дефицитом проверенных семян и случаями гибели насаждений лиственницы, созданных из непроверенного посадочного материала, возникла необходимость проведения специальных исследований по выявлению новых возможных районов получения её семян. В Московской обл. для решения этой задачи были заложены ГК лиственницы: в 1946 г., 1948–1955 гг. – в Серебряно-Борском опытном лесничестве Института леса АН СССР [Дылис, 1961]; в 1952–1958 гг. – в Бронницком лесничестве [Дементьев, 1969]; в 1957, 1960 и 1964 г. – в Щёлковском учебно-опытном лесхозе [Мельник, 2002]. Московская обл. стала центром изучения географической изменчивости этого вида. Приказом министра лесного хозяйства РСФСР от 14.10.1966 № 467 предписывалось обеспечить в 1967–1968 гг. закладку ГК лиственницы в каждом специализированном лесосеменном лесхозе, используя опыт создания таких культур в Бронницком лесничестве Московской обл. [Карасев, 2009].

¹¹⁴ Провениенция – в архивоведении и ботанике – происхождение. Далее по тексту термины климатический экотип, или климатип, происхождение, провениенция и вариант употребляются как синонимы.

Значительный объем работ по закладке сети ГК ели в 1964–1968 гг. был выполнен Всесоюзной лесосеменной станцией. ГК были созданы в 7 пунктах страны: Гостилицком лесничестве Ломоносовского мехлесхоза (Ленинградская обл.), Кирачижско-Крыловском лесничестве Брянского учебно-опытного лесхоза (Брянская обл.), Васильевском лесничестве Сергиево-Посадского опытного лесхоза (Московская обл.), Сущевском лесничестве Костромского мехлесхоза (Костромская обл.), Зеленодольском опытно-показательном мехлесхозе (Республика Татарстан), Мотовилихинском лесничестве Пермского опытно-показательном мехлесхоза (Пермская обл.), Сысертском лесничестве Сысертского лесхоза (Екатеринбургская обл.) [Пальцев и др., 1995]. В 1969 г. подобные ГК были заложены в Белоруссии, в 1970 г. – в Эстонии, в 1972–1973 гг. – в Ленинградской обл. и в 1974 г. – в Литве [Мельник, 1996].

Результаты работ по изучению ГК основных лесобразующих пород отражены в публикациях С.А. Самофала (1925, 1929), Н.П. Кобранова (1930), Н.С. Нестерова (1935), В.М. Обновленского (1940, 1953), М.М. Вересина (1959), В.П. Тимофеева (1961), Л.Ф. Правдина (1964), А.С. Яблокова (1965), В.В. Гурского (1967), П.И. Войчаля (1971), С.А. Ростовцева (1980) и многих других.

Учитывая большую народнохозяйственную значимость ГК, Гослесхозом СССР в 1973 г. был издан приказ № 29 «О создании Государственной сети географических культур основных лесобразующих пород и уточнении лесосеменного районирования», а также разработаны программа и методические рекомендации, утвержденные Проблемным советом по лесной генетике, селекции и семеноводству [Изучение..., 1972]. С 1973 по 1978 г. по этой методике был заложен уникальный, не имеющий аналогов в мировой практике эксперимент по созданию сети ГК основных лесобразующих пород (сосны, ели, дуба, лиственницы, кедра, пихты), охватывающий все лесорастительные районы страны. Всего было создано 1 236 га ГК в 111 пунктах страны. К началу XXI в. в России сохранился 71 участок ГК указанных пород общей площадью 793,9 га [Родин, Проказин, 2000].

На основе проведенных в 1976–1980 гг. работ по анализу и обобщению итогов реализации государственной программы по закладке сети ГК было подготовлено Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород СССР (утверждено приказом Государственного комитета СССР по лесному хозяйству от 18.11.1980 № 181), что являлось важнейшим элементом общей программы генетического улучшения лесов страны.

7.1. Географические культуры лесобразующих пород в европейской части страны

7.1.1. Географические культуры центра Русской равнины

Географические культуры сосны. На территории Москвы до настоящего времени сохранились самые старые не только в России, но и в Европе ГК сосны, созданные проф. М.К. Турским в 1883 и 1889–1892 гг. на территории Лесной опытной дачи Петровской земледельческой и лесной академии (ныне РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева). Произрастающие на опытных объектах климатипы сосны обыкновенной условно разбиты на 6 групп [Сухоруков, 2008]:

- I. Северная группа.
 1. Архангельский (ПП Д);
 2. Норвежский (ПП 1);
 3. Вологодский (ПП 1, 3).
- II. Восточная группа.
 4. Нижегородский (ПП N);
 5. Костромской (ПП К);
 6. Пермский (ПП В);
- III. Южная группа.
 7. Воронежский (ПП 4);
 8. Тамбовский (ПП У);
 9. Липецкий (ПП С);
 10. Украинский (ПП М3).
- IV. Западная группа.
 11. Польский (ПП М4);
 12. Латвийский (ПП Н);
 13. Германский (ПП Т,О).
- V. Центральная группа.
 14. Владимирский (ПП Р, Л);
 15. Нижегородский («Рожнов бор», ПП Б);
 16. Московский (Никольская лесная дача бывшей Вознесенской мануфактуры, ПП Ж).
- VI. Местная группа.
 17. Городской (Москва – ЛОД МСХА, ПП Ф, М, А, Е и Лосиный Остров).

Не менее ценным объектом являются ГК сосны, созданные в 1948–1950 гг. под руководством Л.Ф. Правдина (кв. 43 Серебряно-борского опытного лесничества Института лесоведения РАН). Посадку осуществляли вручную по сплошь обработанной почве 2-летними сеянцами. Способ посадки – рядовой, с направлением рядов восток–запад. Густота посадки – $5,7 \pm 1,1$ тыс. шт./га, что соответствует средней ширине междурядий 1,75 м при шаге посадки 1,0 м. Лесорастительные условия лесокультурной площади соответствуют свежей простой субори (B_2). Почва дерново-скрытоподзолистая песчаная на древнеаллювиальном песке. Уход за ГК заключался в прополке и рыхлении вокруг посадочных мест, выкашивании травы в междурядьях 2–3 раза в год в течение первых трех лет. В дальнейшем в ГК вырубали самосев лиственных пород. По причине снеголома в 1978 и 1981 г. были проведены санитарные рубки: вырублено в общей сложности 175 деревьев с 1 га, что по запасу выбранной древесины не превышало $20 \text{ м}^3/\text{га}$ [Мерзленко и др., 2017]. В разные годы изучением этих ГК занимались Л.Ф. Правдин, А.Д. Вакуров (1968), Г.Ф. Михальченко (1989). В 2013 г. сотрудниками Института лесоведения РАН совместно с учёными и студентами МГУЛ под руководством проф. М.Д. Мерзленко проведена инструментальная таксация объекта со сплошной нумерацией деревьев, восстановлены пробные площади, установлены информационные аншлаги и столбы по границам экотипов [Мерзленко и др., 2014, 2017; Глазунов и др., 2015, 2016; Мельник и др., 2017].

Новая серия ГК сосны заложена на северо-востоке Подмосквья кафедрой лесных культур Московского лесотехнического института (МЛТИ) под руководством проф. С.С. Лисина и представлена двумя участками, расположенными в Свердловском лесничестве Щёлковского учебно-опытного лесхоза. Один из них создан в 1957 г., другой – в 1964 г. ГК заложены 2-летними сеянцами в типе условий местопроизрастания C_2 по сплошь обработанной почве, рядовой посадкой густотой 9–10 тыс. шт./га [Мельник, Мерзленко, 2014]. По результатам изучения этих ГК опубликован ряд работ [Александров, Грибков, 1963; Александров, 1971; Александров, Дроздов, 1985; Рысин, Смирнова, 1989; Мерзленко, 1996; Мельник, Мерзленко, 2014].

Большой объём работ по созданию ГК сосны обыкновенной выполнен в 1962 г. под руководством Е.П. Проказина (ВНИИЛМ) в условиях Мещерской изменности. ГК заложены в Ликинском лесничестве Орехово-Зуевского мехлесхоза Московской обл. на площади 5,5 га. Число испытываемых экотипов – 60, повторность варианта – 1–3-кратная.

ГК заложены на участке, вышедшем из-под сельскохозяйственного использования, в типе условий местопроизрастания В₂, микрорельеф – ровный. Почва среднеподзолистая супесчаная. Посадка 2-летних сеянцев рядовая под меч Колесова по сплошь обработанной почве густотой 6,7 тыс. шт./га с размещением 1,5 × 1 м. Приживаемость сеянцев сосны была высокой и составила в 1-й год 96%, во 2-й – 95%. Первые два года проводили прополку и рыхление вокруг посадочных мест, ежегодно осуществляли противопожарные мероприятия и очистку разрывов между экотипами сосны, в 1986 г. в ГК выполнили прореживания. Первые результаты исследований, полученные на этом объекте, опубликованы в работах А.Е. Проказина [Проказин, 1979; Проказин, Куракин, 1980], в 40-летнем возрасте ГК изучал С.В. Савосько [Савосько и др., 2002].

Ценнейший географический спектр испытываемых климатопов сосны заложен Всесоюзной лесосеменной станцией весной 1966 г. в Авсюнинском лесничестве Куровского мехлесхоза Московской обл. на площади 10,5 га, вышедшей из-под сельскохозяйственного использования. Технология создания культур: нарезка борозд плугом ПКЛ-70 с расстоянием 1,5 м между центрами борозд. Посадка вручную под меч Колесова в пласт с размещением в ряду 1 м, густота посадки – 6,7 тыс. шт./га. Дополнения ГК не проводили. Преобладает почва дерново-среднеподзолистая супесчаная на древнеаллювиальных отложениях. Тип условий местопроизрастания – суборь свежая (В₂), микрорельеф – волнистый, ровный. Всего было высажено 52 экотипа (часть вариантов – в 2–4-кратной повторности), охватывающих практически весь ареал рода *Pinus*. Начальные фазы роста ГК изучены А.Е. Проказиным, что подробно отражено в его кандидатской диссертации [1983]. Эти ГК в 35-летнем возрасте изучал С.В. Савосько [2002], в 47-летнем возрасте – П.Г. Мельник [Мельник, Ребко, 2023, 2024].

Весной 1978 г. в рамках реализации государственной программы Е.П. Проказиным заложены ГК сосны обыкновенной в Лев-Толстовском лесничестве Дзержинского лесхоза Калужской обл. Посадка проведена вручную 1-летними сеянцами, выращенными в теплице ВНИИЛМ. Размещение лесокультурных посадочных мест – 2,5 × 0,5 м, густота посадки – 8,0 тыс. шт./га. Направление рядов – восток–запад. Всего было высажено 120 климаэкоципов, охватывающих практически весь ареал рода *Pinus* – от Прибалтики, Белоруссии, Украины до Якутии и Дальнего Востока [Мельник и др., 2007]. Результаты исследований этих ГК опубликованы в статьях [Мельник и др., 2007; Мельник, Савосько, 2002; Melnik et al., 2002; Савосько, 2002; Мельник, 2020].

Географические культуры ели. Первые опыты с ГК ели были начаты под Москвой в 1893 г. проф. М.К. Турским на территории Лесной опытной дачи Петровской земледельческой и лесной академии¹¹⁵ [Тимофеев, 1965]. На сегодняшний день старейшими ГК ели, сохранившимися в Центральной России, является объект, заложенный в 1957 г. под руководством проф. С.С. Лисина в Свердловском лесничестве Щёлковского учебно-опытного лесхоза Московского лесотехнического института (МЛТИ) в северо-восточном Подмосковье. ГК заложены в типе условий местопроизрастания сложная свежая суборь (C_2), почва была обработана приёмами зяблевой вспашки. Посадка проводилась 2-летними сеянцами под меч Колесова с размещением посадочных мест $1,5 \times 0,75$ м, густота посадки – 8,9 тыс. шт./га. Географический спектр испытываемых климатипов представлен: Котласским (Архангельская обл.), Череповецким (Вологодская обл.), Шарьинским (Костромская обл.), Загорским, ныне Сергиево-Посадским (Московская обл.), Алексинским (Тульская обл.) и Касимовским (Рязанская обл.) лесхозами. На протяжении I и II классов возраста ГК ели исследовали А.И. Александров и В.В. Грибков [1963], А.И. Александров [1971], А.И. Александров и И.И. Дроздов [1985], А.М. Пальцев и М.Д. Мерзленко [1990], П.Г. Мельник [1996]. Более поздние исследования в 61-летнем возрасте ГК выполнены А.С. Тишковым [Мельник и др., 2020].

Васильевское лесничество Сергиево-Посадского опытного лесхоза Московской обл. является одним из пунктов реализации программы Всесоюзной лесосеменной станции, в котором весной 1967 г. созданы ГК ели. Семенной материал для закладки этих ГК был заготовлен зимой 1964/1965 г. на территории 25 лесохозяйственных предприятий Европейско-Уральской части СССР. Всего было выращено 22 150 шт. 2-летних сеянцев ели, которыми весной 1967 г. заложены ГК. Участок, отвёдённый под ГК ели, представлял собой сильно задернённую прогалину, местами заросшую корневыми отпрысками осины и ольхи. Рельеф ровный; почва – дерновосреднеподзоленный свежий суглинок. Обработывали почву трёхкорпусным плугом на глубину 20 см. Этой операции предшествовала расчистка площади от корневых отпрысков. Затем вся площадь была разбита на 42 участка; их длина составляла 22 м, ширина в основном – 22 и 14 м. В пределах участков размещали по 12 и по 8 рядов ели. Участки разграничены между собой 3-метровым пространством. Густота посадки – 10 000 шт./га, размещение $2 \times 0,5$ м. Густое

¹¹⁵ Эти ГК, как и более поздние, в том числе созданные на Лесной опытной даче проф. Н.С. Нестеровым в 1916–1917 гг., погибли после засух 1938 и 1939 гг.

размещение растений в ряду определялось низкими показателями развития сеянцев северных и восточных климатипов, а также ориентировкой на последующее изреживание растений в рядах с учётом отпада. В зависимости от наличия сеянцев экотипы были представлены разным числом повторностей (от 1 до 4). Сеянцы высаживали по шнуру вручную (под лопату). Дополнений и уходов не было [Ростовцев, 1980; Ростовцев, Куракин, 1981; Мельник, 1996; Пронина, 2008].

Среди авторских культур наиболее известны четыре серии ГК ели в Солнечногорском опытном лесхозе Московской обл., заложенные в 1967, 1977, 1990–1991 и 1997 г. в Поваровском, Сенежском и Верхне-Клязьминском лесничествах. ГК занимают площадь около 30 га. Не без основания эти ГК ели можно считать лучшими не только в России, но и в Европе. Подтверждением этому является и широкий диапазон испытываемых региональных экотипов ели, и состояние самих ГК, – чёткие ряды растущих елей, отграничение блоков с различными климатипами визирами с указателями и пронумерованными бетонными столбиками, а также наличие аншлагов и системы противопожарных минерализованных полос. Всё это сочетается с пунктуальностью ведения документации [Мерзленко, Мельник, 2002]. С 1992 г. семенами, собранными с этих ГК, начали создавать производственные культуры ели.

В 1965 г. заслуженным лесоводом России А.М. Пальцевым начаты работы по созданию ГК ели, для которых были получены семена из 107 географических пунктов СССР, в том числе 80 образцов семян ели из европейской части СССР. Сеянцы были выращены в питомнике и в 1967 г. в возрасте 2-х лет высажены на площади 3,5 га в Поваровском лесничестве (кв. 34) с размещением $1,5 \times 1$ м, густота посадки – 6 700 шт./га и на 8,9 га в Сенежском лесничестве (кв. 97) с размещением $2,2 \times 1$ м, густота посадки – 4 500 шт./га. Всего высажено по 300 или 500 шт. стандартных сеянцев для каждого экотипа, число повторностей – от 1 до 5. На всей площади ГК преобладают дерново-слабоподзолистые, среднесуглинистые на покровном суглинке почвы. На первом участке почва сильнокислая, обеспеченность калием высокая, фосфором – низкая, гумусированность низкая. На втором участке почва сильнокислая, богата калием, фосфором обеспечена средне, малогумусирована [Пальцев, 1984]. В 1967–1969 гг. были выполнены 3-кратные лесокультурные уходы КЛБ-1,7 между рядами и ручное дополнение в рядах. В 1970 г. проведено ручное окашивание между рядами ГК. Ежегодно выполнялись противопожарные мероприятия. В 1986 г. проведена рубка отдельного ряда для разграничения экотипов и измерения модельных деревьев.

Всего вырублено 600 деревьев с запасом 80 м³/га. В 2002 г. выполнена сплошная нумерация деревьев на всех пробных площадях, позже установлен памятный знак из гранита с указанием названия объекта и его характеристик.

Новая серия ГК ели была заложена весной 1990 г. в Верхне-Клязьминском лесничестве Солнечногорского опытного лесхоза (кв. 54) Московской обл., под руководством проф. М.Д. Мерзленко (МЛТИ). Посадка осуществлена 2-летними сеянцами по предварительно раскорчеванным широким полосам, направление рядов – восток–запад. Размещение посадочных мест 2 × 1 м, густота посадки – 5 000 шт./га. Тип условий местопроизрастания С₃. Разные провениенции ели были размещены блоками, число повторностей – от 1 до 3. Таким образом, каждая провениенция ели (от 100 до 800 деревьев) произрастает компактно в виде модельной популяции. В среднем в представленных провениенциях насчитывалось около 350 экземпляров. Спектр испытываемых происхождений ели довольно широк и в меридиональном направлении охватывает ареал рода *Picea* от Моравии (Центральная Европа) до Якутии (Восточная Сибирь) [Мельник и др., 2013а].

Одновременно в 1990–1992 гг. были созданы ещё несколько ГК в пределах Московской обл., в основном из быстрорастущих экотипов ели: в Огудневском лесничестве Щёлковского учебно-опытного лесхоза МЛТИ (4 экотипа); в Воря-Богородском лесничестве Щёлковского учебно-опытного лесхоза МЛТИ (10 экотипов) и Волоколамском лесничестве Волоколамского опытного лесхоза (5 экотипов).

Таким образом, всего за 130-летний период в нашей стране в пределах зоны смешанных лесов Европейской России испытано свыше 400 провениенций ели широкого географического спектра – от Центральной Европы до Дальнего Востока [Мерзленко, Мельник, 2002].

Географические культуры лиственницы. С целью определения перспективных для интродукции видов и форм, а также возможных расстояний переброски семенного и посадочного материала, с середины 1940-х гг. в Подмосковье был заложен ряд ГК лиственницы. В Московской обл. первые ГК лиственницы созданы в 1946 г. Н.В. Дылисом в Серебряноборском опытном лесничестве Института леса АН СССР, однако представленность видов и климатипов лиственницы была незначительной.

В 1950 г. на территории Серебряноборского опытного лесничества Института лесоведения АН СССР заложены ГК лиственницы, в обосновании и создании которых принимали участие проф. В.П. Тимофеев,

Л.Ф. Правдин и Н.В. Дылис. Последнему принадлежит заслуга в доставке для опыта семян из Дальнего Востока и Китая [Дылис, 1961]. ГК были созданы по сплошь обработанной почве путём рядовой посадки 2-летних сеянцев со средней густотой первоначальной посадки около 7 тыс. шт./га. Почва – дерново-скрытоподзолистая супесчаная на древнеаллювиальном песке. Лесорастительные условия, по классификации А.А. Крюденера [1917], соответствуют наземистому бору, то есть близки к простой свежей субори (B₂). Всего в этих ГК насчитывается 18 провениенций, представленных 14 видами рода *Larix*: польской (*L. polonica*), европейской (*L. decidua*), Сукачёва (*L. sukaczewii*), сибирской (*L. sibirika*), Каяндера (*L. cajanderi*), Гмелина (*L. gmelinii*), Чекановского (*L. czekanovskii*), амурской (*L. amurensis*), ольгинской (*L. olgensis*), Кемпфера (*L. kaempferi*), курильской (*L. kurilensis*), принца Рупрехта (*L. principis Rupprechtii*), Потанина (*L. potaninii*), американской (*L. laricina*). К сожалению, не по всем испытываемым образцам сохранились данные об их точном месте происхождения [Мерзленко и др., 2018].

ГК лиственницы, созданные в 1954–1955 гг. в Бронницком лесничестве Виноградовского лесхоза лесничим П.И. Дементьевым под научным руководством проф. В.П. Тимофеева, являются наиболее ценными опытными культурами лиственницы Московской обл. К особенностям данных посадок относятся местоположение территории и различные схемы смешения с местными породами [Тимофеев, 1977]. Территория Бронницкого лесничества имеет слабоподзолистые среднесуглинистые почвы, подстилаемые лёгкими моренными суглинками. Располагаясь в переходной зоне от елово-широколиственных лесов к лесостепи, этот район характеризуется произрастанием мягколиственных и смешанных дубово-мягколиственных насаждений, а хвойные породы в естественном виде встречаются редко. Таким образом, без создания лесных культур формирование хвойных высокопроизводительных насаждений в этих условиях практически невозможно. Традиционными породами лесных культур данного региона являются сосна и ель.

Посадку ГК лиственницы проводили вручную под меч Колесова 2-летними (в 1954 г.) и 3-летними (в 1955 г.) сеянцами по раскорчёванной вырубке. Посадки 1954–1955 гг. разбиты на 9 полей, разделённых между собой коридорами шириной 10 м. Экотипы в пределах поля отделены друг от друга разрывом шириной 5 м. Большинство климатипов представлено в пяти вариантах: чистые посадки лиственницы; посадки лиственницы в смешении через ряд с сосной обыкновенной; с елью

европейской; с липой мелколистной и клёном остролистным (частично с дубом). В связи с избыточным увлажнением в 1955–1956 гг. участок был мелиорирован путем проложения осушительных канав протяжённостью более 11 км [Дементьев, 1969].

В посадках на площади 41,7 га (кв. 74) были изначально представлены 6 видов лиственницы из 41 географического пункта СССР. В дальнейшем (1958–1963 гг.) видовой и формовой состав лиственницы был расширен до 12 видов и 53 климатипов (табл. 7.1). Последние посадки по возрасту оказались моложе первых, что затрудняет их сравнение, однако они представляют большую ценность, поскольку имеют сравнительно редко встречающиеся географические различия.

В настоящее время ГК лиственницы Бронницкого лесничества достигли 70-летнего возраста. Однако необходимые полные регулярные их обследования проводили лишь в первые десятилетия после создания,

Таблица 7.1. Количество видов лиственницы, представленных в географических культурах Бронницкого лесничества Московской обл.

Вид лиственницы	Количество испытанных экотипов	Год посадки
<i>Посадка 1954 г.</i>		
Л. Сукачёва	15	1954
Л. сибирская	16	1954
Л. европейская	5	1954
Л. даурская	4	1954
Л. Чекановского	1	1954
Л. Кемпфера	1	1954
<i>Посадка 1958–1963 гг.</i>		
Л. даурская (амурская)	4 (2)	1958
Л. курильская	1	1958
Л. ольгинская	2	1958
Л. европейская	1	1959
Л. польская	2	1959
Гибрид Л. Кемпфера × Л. европейская	1	1959
Л. американская	1	1963

при жизни их авторов. В связи с отсутствием финансирования в последние десятилетия XX в. эти ГК практически оказались забытыми. С 2004 г. на этом уникальном объекте регулярно проводят исследования учёные МГУЛ (с 2016 г. МФ МГТУ им. Н.Э. Баумана) и РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева [Мельник, Карасев, 2005а, 2012; Melnik, Karasyov, 2006; Карасев, 2008, 2009; Маликов и др., 2012, 2017; Мельник и др., 2013б; Павловский и др., 2013; Лобова, 2015, 2017; Мельник, Мельник, 2016; Маликов, 2018; Хлюстов, Корешков, 2019; Корешков, Царева, 2021; Мельник, 2022; Мерзленко и др., 2022].

ГК лиственницы Щёлковского учебно-опытного лесхоза имеют 70-летнюю историю. В общей сложности в посевах и посадках были испытаны 6 видов (21 климатип) лиственницы, географический спектр охватывает ареал произрастания рода *Larix* от Западной Европы на западе до Камчатки на востоке. В настоящее время эти ГК расположены на трёх опытных участках, достаточно однородных по рельефу и почвенно-грунтовым условиям. Почвы дерново-среднеподзолистые, среднесуглинистые на моренном суглинке. Тип лесорастительных условий – влажные сложные субори (С₃). Различия между опытными участками имеются только в размещении посадочных мест в Свердловском лесничестве:

- ✓ на участке 10, размещение посадочных мест – 1,5 × 0,75 м; густота посадки – 8,9 тыс. шт./га;
- ✓ на участке 30, размещение посадочных мест – 1,0 × 1,0 м; густота посадки – 10 тыс. шт./га;
- ✓ на участке в Воря-Богородском лесничестве, размещение посадочных мест – 2,0 × 0,75 м; густота посадки – 6,7 тыс. шт./га.

Следует отметить, что на объекте в Воря-Богородском лесничестве первоначально был заложен также климатип лиственницы ольгинской происхождением из Китая. Несмотря на преимущества по росту перед лиственницей сибирской, лиственница ольгинская практически выпала из состава насаждения после засухи 1972 г., в то время как у лиственницы европейской были отмечены лишь отдельные засохшие экземпляры [Мельник, Карасев, 2005б].

7.1.2. Испытание климатипов основных лесобразующих пород на Северо-Западе России

В границах Северо-Западного федерального округа ГК были заложены в 1976–1981 гг.: в Ленинградской обл. – ГК сосны, ели и лиственницы на общей площади 65,5 га и в Псковской обл. – ГК сосны площадью

14 га. Данные объекты являются частью широкомасштабного эксперимента, организованного по единой для страны Программе и методике ВНИИЛМ в 1970-х гг.

На объектах ГК периодически проводят учёты сохранности и роста, оценивают состояние потомств по наличию болезней и повреждений, наносимых позвоночными животными и энтомо вредителями. В 2001 и 2008 г. были отобраны модельные деревья сосны и ели с целью оценки физико-механических свойств древесины, а также для заготовки шишек; в ГК ели проводили фенологические наблюдения и оценивали урожайность и качество шишек и семян; в 2012 г. были взяты образцы хвои для анализа филогеографии популяций ели с использованием маркёров органельной ДНК.

В Ленинградской обл. ГК сосны (*Pinus sylvestris*) и ели (*Picea abies*, *P. obovata* и гибридные формы этих двух видов) созданы под руководством Н.И. Уваровой, Л.Н. Филипповой, Г.К. Марисая (ЛенНИИЛХ). Два объекта – ГК сосны (1976 г. посадки, 29 га) и ели (1977 г. посадки, 24 га) – расположены в границах Любанского лесничества, в Тосненском участке лесничества, кв. 69 (59°30' с.ш. 30°52' ÷ 30°54' в.д.). До освоения участки представляли собой свежую вырубку из-под берёзово-еловых и берёзово-осиновых насаждений II–III классов бонитета кисличных и черничных типов леса. Рельеф равнинный. Почвы подзолистые, глееватые, среднесуглинистые на моренном валунном тяжёлом суглинке. Под культуры проведена сплошная подготовка почвы с предварительной раскорчёвкой и расчисткой площади; напашка борозд плугом ПКЛ-70 через 2,5 м; посадка в 3-кратной повторности, блоками, в пределах блока – рядами; площадь одного блока – 0,1–0,25 га; схема посадки – 0,75 × 2,5 м; исходная густота – 5,35 тыс. шт./га. ГК сосны представлены семенным потомством 43 климатипов, ели – потомством 35 климатипов. Ещё один объект ГК ели (1977 г. посадки, 3,6 га) расположен в юго-западной части Ленинградской обл., на территории Гатчинского лесничества, в Орлинском участке лесничества, кв. 15 (59°09' с.ш. 30°02' в.д.), где испытывают потомства 22 климатипов. Под посадку занята свежая вырубка из-под ельника черничного II класса бонитета. Почвы дерновые, слабоподзолистые, легкосуглинистые на моренном валунном суглинке. Обработка почвы проведена за год до посадки напашкой борозд по нераскорчёванной площади. Расстояние между центрами борозд – 6,5–8,0 м, шаг посадки – 0,75 м, густота – 3,5 тыс. шт./га. Посадка – 3-летними сеянцами в пласт с обеих сторон борозды [Николаева и др., 2023].

В ГК 1976–1977 гг. посадки до 1985 г. уходы заключались в весенней opravке саженцев, прополке травы, рубке поросли; в 1986–1997 гг. культуры оставались без уходов. В 1998–1999 гг. в ГК сосны и ели в Любанском лесничестве выполнен уход с выборкой лиственных и самосева хвойных пород, в ГК ели в Гатчинском лесничестве – химический уход инъекцией раундапа в ствол осины. После 1999 г. уходы не проводили.

В ГК сосны с 25–30-летнего возраста, в ГК ели – с 30–35 лет в вариантах с хорошим ростом деревьев наблюдается ветровал (вывал деревьев), что связано с высокой густотой посадки в ряду и формированием поверхностной корневой системы в условиях недостаточной мелиорации. В 2007 г. был отмечен массовый вывал сосны с диаметром стволов 16–20 см.

В результате заготовок шишек в урожайные годы в ГК ели Любанского лесничества [Николаева, Жигунов, 2012] под руководством М.А. Николаевой и М.Е. Гузюк созданы объекты ГК II поколения полусибсовым потомством 20 климатипов *Picea abies* и гибридных форм *P. abies* × *P. obovata* [Николаева и др., 2018], в том числе в Гатчинском (2006 г.) и Кировском (2015 г.) лесничествах и в Лисинском учебно-опытном лесхозе (2013 г.).

ГК лиственницы были заложены в 1980–1981 гг. в Орлинском участковом лесничестве (кв. 30) Гатчинского лесничества на площади 10 га и в Гостилицком участковом лесничестве (кв. 147) Ломоносовского лесничества и представляли семенные потомства 14 климатипов *Larix sukaczewii*, *L. sibirica* и *L. dahurica*. К 19-летнему возрасту сохранность ГК варьировала в пределах от 0–1% (Хабаровский край, Иркутская обл.) до 65% (Ивановская обл.). К настоящему времени объект в Гатчинском лесничестве практически утрачен в связи с образованием бобровых плотин и затоплением территории.

Кроме того, в Ломоносовском лесничестве имеются ГК ели 1967 г. [Дурсин, 1980] и ГК лиственницы 1972 г. закладки [Николаева, Жигунов, 2022]; в 50-летних ГК лиственницы непревзойдённым лидером является лиственница принца Руппрехта (*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii* (Mayr) Pilg.) [Николаева и др., 2024].

В Гатчинском лесничестве практически утрачен объект ГК сосны кедровой сибирской, который был заложен в 1984 г. на площади 2,5 га. ГК погибли от пожара, в связи с частичным переувлажнением и отсутствием рубок ухода, а также – в связи со строительством ЛЭП. Однако в 2021 г. была проведена инвентаризация объекта и дана оценка состояния ГК [Николаева и др., 2022].

ГК сосны обыкновенной в Псковской обл. находятся в границах государственного казённого учреждения «Псковское лесничество», кв. 690 (57°50' с.ш. 28°26' в.д.), которое относится к району хвойно-широколиственных лесов европейской части России. Объект создан в 1976 г. под руководством А.И. Толстопятенко и М.С. Ковалёва в 3-кратной повторности¹¹⁶ [Ковалев, 2005; Голиков, 2012]. Посадка – 2-летними сеянцами в пласт борозды, рядами, с размещением посадочных мест 2,5 × 1,0 м и густотой 4,0 тыс. шт./га. Тип условий произрастания – чернично-кисличный на дренированных и недостаточно дренированных почвах, развитых на двучленных наносах. Почвы дерново-среднеподзолистые, глееватые, супесчаные. Рельеф слабоволнистый с перепадом высот до 2 м. Испытание проходят семенные потомства 38 климатипов. К концу II класса возраста сохранность культур находилась в пределах от 4% (оренбургское) до 49% (псковско-стругокрасненское).

В сравнении с ГК Ленинградской обл. диапазон «лучших» по росту смещён южнее; лидером по запасу стало московско-куровское потомство [Николаева и др., 2016], в то время как в Ленинградской обл. – местное ленинградское и медвежьегорское потомства.

7.1.3. Географические культуры основных лесобразующих пород на Европейском Севере России

На Европейском Севере России ГК сосны обыкновенной созданы по унифицированной методике ВНИИЛМ в рамках широкомасштабного государственного проекта 1970-х гг. в Мурманской, Архангельской, Вологодской областях и Республике Коми, ели обыкновенной – в Архангельской, Вологодской областях и Республике Коми, лиственницы – в Мурманской, Архангельской областях и Республике Коми. Ответственным за создание ГК стал АИЛиЛХ (Архангельский институт леса и лесохимии, в настоящее время – СевНИИЛХ), который и продолжает авторский надзор за объектами и проводит их инвентаризацию. Большинство ГК находится в удовлетворительном состоянии и соответствует своему целевому назначению, но все же часть ГК потеряла свое научное значение и была списана. Сохранившиеся ГК являются единственными в регионе. Ранее созданные П.И. Войчалем (Архангельская обл.), В.Ф. Цветковым (Мурманская обл.) авторские ГК утрачены.

¹¹⁶ Повреждение лосями и нарушение гидрологического режима почв привело к утрате одной из повторностей к концу 1990-х гг.

В Вологодской обл. (Судское лесничество Череповецкого лесхоза) созданы ГК ели (1977 г.) и сосны (1976 г.) площадью 20,8 и 25,5 га соответственно с испытанием 32 климатипов ели и 36 климатипов сосны. Подготовку площади и посадку проводили под руководством Н.В. Улисовой (АИЛиЛХ). Тип условий местопроизрастания ГК сосны и ели – черничник свежий, брусничник. Технология создания ГК заключалась в сплошной подготовке почвы со вспашкой без оборота пласта и боронования, посадке вручную под лопату 2-летних сеянцев сосны и 3-летних сеянцев ели. Географические координаты мест заготовки семян сосны: от 62°54' с.ш. 32°33' в.д. до 37°57' с.ш. 105°45' в.д.; географические координаты мест заготовки семян ели: от 64°45' с.ш. 23°02' в.д. до 48°07' с.ш. 65°18' в.д. На момент инвентаризации 2011 г. число оставшихся климатипов сосны – 31, ели – 27.

В Республике Коми (Корткеросский лесхоз Корткеросского лесничества) были созданы ГК ели, сосны (1977 г.) и лиственницы (1980, 1987 г.)¹¹⁷. Методическое руководство по закладке ГК сосны и ели осуществлялось А.И. Барабиным (АИЛиЛХ). Площадь ГК сосны составляет 8,7 га, испытание проходят 24 климатипа, которые на момент последней инвентаризации полностью сохранились. Тип условий местопроизрастания ГК – брусничник. Географические координаты мест заготовки семян: от 67°51' с.ш. 32°33' в.д. до 56°30' с.ш. 120°30' в.д. ГК ели имеют площадь 16,5 га, испытание проходят 33 климатипа, сохранившихся по настоящее время. Тип условий местопроизрастания ГК – черничник. Географические координаты мест заготовки семян: от 67°51' с.ш. 25°38' в.д. до 56°23' с.ш. 65°18' в.д. Технология создания ГК сосны и ели заключалась в сплошной подготовке почвы, однократной вспашке, бороновании и ручной посадке под меч Колесова 3-летних сеянцев.

В Архангельской обл. (Пуксинское лесничество Плесецкого лесхоза) под руководством Т.С. Непогодыевой (АИЛиЛХ) в 1977 и 1978 г. созданы ГК сосны, ели, лиственницы на вырубке 1950-х гг., в дальнейшем использованной как пастбище, из-под брусничного (черничного для лиственницы) типа леса. Площадь ГК ели (2 объекта) – 8,0 и 20,2 га соответственно. Испытание проходят 28 и 29 климатипов, на момент последнего обследования этих ГК сохранилось 27 климатипов. Географические координаты мест заготовки семян: от 67°51' с.ш. 25°38' в.д. до 56°30' с.ш. 65°18' в.д. Технология создания ГК в 1977 г. заключалась

¹¹⁷ ГК лиственницы практически утрачены в связи с зарастанием и нарушениями водного режима почв.

в одноразовой сплошной плужной вспашке, бороновании перед посадкой, а в 1978 г. – в одноразовой сплошной плужной вспашке (1977 г.) и повторной частичной обработке уже заросшей площади путем подготовки взрыхленных полос плугом ПЛД-1,2 перед посадкой. Посадку ГК ели проводили вручную под лопату 3-летними сеянцами, выращенными в открытом грунте.

ГК сосны создавали в 1977 и 1978 г. на площади 3,0 и 5,1 га соответственно. Испытание проходят 31 и 36 климатипов, на момент последнего обследования ГК 1977 г. создания сохранилось 24 климатипа. Координаты мест заготовки семян ограничены от 67°51' с.ш. 26°28' в.д. до 56°20' с.ш. 130°00' в.д. Технология создания ГК в 1977 г. заключалась в одноразовой сплошной вспашке плугом ПКС-3-35 и бороновании. При создании ГК в 1978 г. перед посадкой весной по заросшей пахоте 1977 г. проводили повторную частичную вспашку плугом ПЛД-1,2 (подготовка взрыхлённых полос). Посадка ГК сосны осуществлялась вручную под лопату 3-летними сеянцами, выращенными в открытом грунте.

В Мурманской обл. (Мурманский стационар АИЛиЛХ) под руководством И.И. Сизова созданы ГК сосны (1976, 1977, 1978 г.) площадью 5,9, 2,7 и 0,8 га с испытанием 27, 9 и 8 климатипов соответственно. На момент инвентаризации 2011 г. сохранилось 14, 5 и 3 вариантов испытания. Все ГК заложены в бывшем сосняке брусничном. Подготовку почвы не проводили, посадка сеянцев – вручную 2-летним (3-летним для ГК 1978 г.) посадочным материалом. Места заготовки семян для ГК сосны 1976 г. имеют следующие координаты: от 67°51' с.ш. 30°28' в.д. до 55°32' с.ш. 130°00' в.д.; для ГК 1977, 1978 г. – от 67°51' с.ш. 32°57' в.д. до 53°50' с.ш. 90°10' в.д.

ГК лиственницы Архангельской и Мурманской областей (1977, 1978, 1981, 1982, 1987 г. закладки) были обследованы в 2000 г. [Попов и др., 2001]. ГК частично утрачены и требуют проведения инвентаризации.

На территории Архангельской, Вологодской, Мурманской областей¹¹⁸, Республики Коми в конце 1980-х и начале 1990-х гг. под руководством сотрудников АИЛиЛХ были созданы межгеографические культуры сосны. В Вологодской обл. межгеографические культуры полусибсов сосны, семена которых получены опылением климатипов вологодской сосной (местное естественное насаждение), были созданы в 1987 г. на площади 3,5 га, испытываются 15 вариантов.

¹¹⁸ Культуры сосны, представляющие спонтанные внутривидовые гибриды, созданные в Мурманской обл. под руководством И.И. Сизова и А.Л. Федоркова, в настоящее время не идентифицированы.

Объект расположен в Ваучском лесничестве Череповецкого лесхоза. Подготовка площади и посадка проведены под руководством Н.В. Улисовой. Культуры созданы в черничнике свежем. Технология их создания заключалась в частичной вспашке плугом ПКЛ-70, посадке вручную под лопату 1-летних сеянцев, выращенных в закрытом грунте. Количество высаженных растений по вариантам составило от 81 до 165 шт.

В Корткеросском лесхозе Республики Коми в 1990 г. С.Н. Тархановым под методическим руководством Е.Н. Наквасиной заложены ГК в 5 вариантах: 3 варианта полусибсов сосны, полученных в ГК Архангельской обл., и 2 контрольных происхождения [Наквасина, 2014]. Высажены 2-летние сеянцы, выращенные в теплице, вручную по микроповышениям, подготовленным плугом ПКЛ-70, с расстоянием между рядами 2,5 м, между растениями в ряду – 0,7–0,8 м. Количество высаженных растений по вариантам составило от 165 до 380 шт., приживаемость сеянцев в первый год после посадки – 83–95%.

В Архангельской обл. в Пинежском лесхозе в 1990 г. Е.Н. Наквасиной созданы ГК с использованием полусибсовых межгеографических гибридов сосны 4-х вариантов (2 варианта полусибсовых гибридов, 2 варианта – контрольные потомства из семян хозяйственной заготовки происхождений, участвующих в гибридизации). Лесокультурная площадь представлена нераскорчёванной вырубкой из-под сосняка брусничного. Обработка почвы проведена плугом ПДП-1 путем напашки борозд. Площадь ГК – 1 га, число растений по вариантам – 200–400 шт., приживаемость – 85–91% [Наквасина, Барабин, 2009].

Сотрудники АИЛИЛХ (СевНИИЛХ) в рамках выполнения государственного задания с периодичностью, предусмотренной программой «Изучение имеющихся и создание новых географических культур» (1972 г.), обследовали все существующие географические и межгеографические культуры, начиная с момента закладки объектов и до 2011 г.

Материалы, полученные в первые годы изучения ГК, были использованы для разработки Лесосеменного районирования [1982]. В монографиях [Тарханов, 1998; Географические культуры..., 2008; Наквасина, 2013] и диссертационных работах (С.Н. Тарханов, О.А. Гвоздухина, Е.Н. Наквасина, Н.А. Демина) были представлены обобщения по итогам анализа роста и продуктивности климатипов сосны и ели в ГК (до их 25-летнего возраста). Результаты исследований роста

и продуктивности климатипов сосны и ели в ГК Европейского Севера России II класса возраста приведены в материалах последней инвентаризации ЕГСК, выполненной СевНИИЛХ (2008–2010 гг.), и авторских публикациях при последующих обследованиях. По материалам инвентаризации подготовлены уточнения лесосеменного районирования сосны и ели в части дальности переброски семян [Демина и др., 2012, 2013].

Приказом Рослесхоза от 08.10.2015 № 353 «Об установлении лесосеменного районирования» все муниципальные районы Архангельской, Вологодской, Мурманской областей и Республики Коми отнесены к одному лесосеменному району. Учитывая достаточно обширную территорию этого нового лесосеменного района, действующее лесосеменное районирование нуждается в корректировке для конкретных регионов лесовосстановления. Изучение ГК, которые достигли III класса возраста, позволяет провести рациональный отбор климатипов сосны обыкновенной инорайонного происхождения по продуктивности, что и было сделано для сосны Архангельской обл. [Чупров и др., 2021]. Необходимо возобновить инвентаризацию и изучение существующих ГК для внесения региональных поправок в действующее лесосеменное районирование.

7.1.4. Географические культуры сосны и ели в Карелии

В Карелии было создано 2 участка ГК сосны: в северной подзоне тайги (Амбарское лесничество Чупинского лесхоза – 12 га, 29 происхождений) и в средней подзоне тайги (Кумсинское лесничество Медвежьегорского лесхоза – 15,2 га, 45 происхождений). Северный участок ГК в силу ряда причин утратил свою информативность. Только для участка в районе г. Медвежьегорска (63°20' с.ш. 34°03' в.д., 100 м над ур. моря) удалось провести ретроспективный анализ данных по сохранности и росту provenиенций сосны обыкновенной за всю историю существования опыта. ГК были созданы под методическим руководством Института леса Карельского филиала АН СССР в 1977 г. на раскорчёванной вырубке из-под сосняка вересково-брусничного IV класса бонитета [Раевский, 2011].

ГК ели площадью 12,0 га с участием 26 происхождений были заложены в Карелии под руководством того же института в кв. 53 и 54 Южно-Святозерского лесничества Пряжинского лесхоза (61°25' с.ш. 33°00' в.д.). ГК закладывали весной 1978 г. в подзоне средней тайги на

свежей вырубке из-под ельника черничного IV класса бонитета. Анализ состояния, сохранности и показателей роста ГК ели проводился как отдельно по вариантам, так и по кластерам (группам) [Раевский, Ильинов, 2002]. Были выделены три кластера: 1 и 3 – варианты из зон произрастания «чистых» видов ели европейской и сибирской; сводный кластер 2 – все происхождения из зоны интрогрессивной гибридизации. Кластер 2 структурирован на 3 группы. Группа 2а (все карельские происхождения) являлась контролем ко всем остальным группам, а входящий в ее состав вариант 3 (местный) – контролем ко всем остальным вариантам. В группу 2б включены происхождения из северной и средней подзон тайги северо-востока европейской части России. В группу 2в вошли варианты из подзоны южной тайги центральных и восточных районов европейской части страны.

7.1.5. Географические культуры сосны М.М. Вересина в Воронеже

В 1959 г. в Воронежском и Учебно-опытном лесхозах под руководством М.М. Вересина (Воронежский лесотехнический институт) созданы крупнейшие в России и мире ГК сосны. Они были заложены на площади 37,6 га из семян разного географического происхождения (353 образца), полученных от сети лесных контрольно-семенных станций СССР. Главной задачей этих опытов являлась разработка лесосеменного районирования и создание лесосеменной базы на генетико-селекционной основе с использованием как местных происхождений, так и инорайонных климатипов. Исследования ГК М.М. Вересина продолжил проф. А.И. Чернодубов [Чернодубов и др., 2005, 2020], что позволило выделить популяции сосны в европейской части России от Архангельска (на севере) до Хреновского бора (на юге), от Калининграда (на западе) до Башкирии (на востоке) с учетом ландшафтной структуры (возвышенности, низменности, горные системы) ареала вида. Более поздние исследования в средневозрастных древостоях этих ГК разных экотипов на полигоне «Ступинское поле» позволили выявить особенности и изменчивость роста и продуктивности семенных потомств разных экотипов в возрасте 59 лет и старше [Михайлова, 2022].

В настоящее время сохранился один участок ГК сосны М.М. Вересина в Рамонском участковом лесничестве площадью 26,1 га (Ступинское поле, 51°57' с.ш. 39°24' в.д.), где проходят испытание 267 климатипов сосны. Особенность этих ГК состоит в том, что согласно постановлению

Администрации Воронежской области «О памятниках природы на территории Воронежской области» от 28.05.1998 № 500 [Постановление..., 1998] полигон является региональным памятником природы. На основе изучения географической изменчивости и группового отбора выделены наиболее перспективные по устойчивости, продуктивности и качеству происхождения, которые можно использовать для лесовосстановления и лесоразведения при отсутствии местных семян.

ГК сосны второго поколения созданы А.М. Шутяевым в 1974 г. в Новоусманском районе Воронежской обл. семенами, собранными в 16-летних ГК первого поколения [Опытно-производственные..., 2004; Шутяев, 2007]. ГК третьего поколения заложены в 1984 г. от урожая второго поколения в 1981 г. рядом с ГК сосны второго поколения.

7.1.6. Географические культуры сосны в Бузулукском бору

Две серии опытов с ГК сосны обыкновенной заложены в 1914–1916 гг. и в 1976 г. в Бузулукском бору. В общей сложности создано 5 объектов. Значительный научный и производственный интерес представляют ГК по испытанию климатипов сосны, заложенные А.П. Тольским по программе Центральной контрольной и опытной станции древесных семян в 1914–1916 гг. на четырех участках: один – на дюнных песках (кв. 26) в мшистом сосняке и три участка на чернозёмовидных супесях (кв. 75 и 84) в припойменном сосняке. На всех участках выращенные в местном питомнике 2-летние сеянцы высаживали по сплошь обработанной почве с размещением посадочных мест 1,5×0,75 аршина (1,07×0,53 м), густота посадки – 17,6 тыс. шт./га. Анализ состояния, роста и качества климатипов был сделан С.З. Никоновым [1926, 1928], В.А. Шишкиным и Г.В. Чесноковым [1936], Г.Г. Юнашом [1953] и А.А. Хировым [1974]. В кв. 75¹¹⁹ размещалась коллекция из 22 лесничеств 17 губерний России. Это был единственный участок с полной характеристикой древостоев, где заготавливались семена. Имеющиеся в архиве материалы прежних исследований вместе с публикациями С.З. Никонова [1928] и Г.Г. Юнаша [1953] позволяют оценить климатипы этих уникальных культур. К 15 годам на объекте сохранилось 41–79% [Никонов, 1926, 1928], а к 24 годам – 24–46% [Шишкин, Чесноков, 1936] высаженных деревьев. Снижение сохранности было минимальным у казанского, киевского и бузулукского экотипов

¹¹⁹ ГК сосны на этом участке погибли к 1970-м гг. от корневой губки. Посадки в кв. 84 с климатипами из Франции, Богемии, Венгрии, Тироля и Польши погибли молодыми.

и максимальным – у вятского (38%) и пермского (46%). К наихудшим по росту климатипам относились: архангельский, пермский, вятский, уфимский, волинский и киевский. Местная сосна росла лучше других, но со II класса возраста с ней начали конкурировать орловская, тамбовская и владимирская сосны.

В Боровом опытном лесничестве в настоящее время сохранилось два участка ГК сосны. В кв. 84 Борового опытного лесничества на территории старого питомника (поляна в припойменном бору) ГК были заложены в 1915 г. Здесь были высажены сеянцы из семян Архангельской, Вятской, Тамбовской, Казанской, групп западных губерний и Бузулукского бора (Самарская губ.). К 1972 г. сохранилось от 2,5% (Архангельская губ.) до 22,5% (Казанская и Самарская губернии) деревьев. Рост деревьев, выращенных из семян северного происхождения (Архангельская губ.), значительно хуже, чем из семян местных и центральных районов России [Годнев, 1974]. В 1916 г. в кв. 26 Борового опытного лесничества были заложены ГК сосны площадью 1,5 га. Тип леса – мшистый сосняк [Мельник и др., 2009].

ГК сосны обыкновенной второй серии опытов заложены в 1976 г. в кв. 107 Красно-Зорькинского лесничества Управления лесами «Бузулукский бор» в Борском районе Самарской обл. по общесоюзной программе и методике [Изучение..., 1972]. Общая площадь ГК – 21,4 га. В посадках представлены 40 экотипов из 27 лесосеменных районов и подрайонов, согласно действующему в тот период районированию [Лесосеменное..., 1982]. Все экотипы имеют по 3 повторности, кроме котипов № 57 (4 повторности) и № 86 (1 повторность). Размер блоков – 0,10, 0,15 и 0,25 га. Рельеф участка, занятого ГК, волнистый с общим подъёмом в северном направлении. Понижения (условные отметки 1,0–3,0 м) занимают 31% блоков, повышения (условные отметки 6,0–8,0 м) – 11% блоков. Почва на участке легкосупесчаная, подстилаемая мелкозернистым песком. Мощность гумусового горизонта на эродированных (сдутых) почвах – около 30 см, на обычных – 69–100 см, а на погребных вместе с эоловым наносом превышает 200 см. ГК высажены весной 1976 г. с размещением 2,5 × 0,75 м (5,3 тыс. шт./га) агрегатом из двух СЛЧ-1. В первые 3 года посадки сильно пострадали от выдувания ветром и личинок майского хруща, а в 1983–1985 гг. – от лосей. Многократное повреждение лосями привело к суховершинности и облому сухих вершинок на высоте до 2 м с образованием кустообразных сосен (в среднем 22,3% – от 3,5% в экотипе семипалатинском до 61% в литовском) [Мельник и др., 2008].

7.1.7. Географические культуры хвойных пород в Республике Башкортостан

ГК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) были заложены в 1976 г., ели (*Picea obovata*, *P. abies* и гибридных форм этих видов) – в 1977–1978 гг., под руководством И.Х. Нугаева (Башкирская научно-исследовательская ЛОС). Посадку выполняли через год после сплошной вспашки почвы с оборотом пласта, вручную, рядами в пласт борозды, в 3-кратной повторности; культуры сосны – 2-, ели – 3-летними сеянцами. Схема посадки – $2,5 \times 0,75$ м; исходная густота посадки – 5,35 тыс. шт./га [Николаева и др., 2015].

ГК сосны расположены в границах Юматовского участкового лесничества (кв. 28) Уфимского лесничества ($54^{\circ}31'$ с.ш. $56^{\circ}25'$ в.д.). Изначально ГК произрастали на площади 15,0 га, в настоящее время – на 13,4 га. Под ГК занята площадь из-под бывших сельхозугодий. Тип лесорастительных условий – С₂; тип леса – сосняк низкотравный; макрорельеф – равнина. Высота над уровнем моря – 212 м. Почвы тёмно-серые лесные, суглинистые. Испытание проходят семенные потомства 37 климатипов *P. sylvestris*, в том числе климатип происхождения из Новосибирской обл. (*P. sylvestris* subsp. *kulundensis* Sukaczew). Среди высокопродуктивных в 36-летних ГК выделены новосибирское, Кировское, воронежское потомства, из числа башкирских вариантов – потомство происхождения из лесной зоны (дюртюлинское).

ГК ели площадью 8,9 га созданы в Кирзинском участковом лесничестве (кв. 279) Караидельского лесничества ($55^{\circ}30'$ с.ш. $56^{\circ}57'$ в.д.). До освоения участок представлял собой свежую вырубку из-под елово-берёзового насаждения I класса бонитета. Тип лесорастительных условий – В₂; тип леса – снытьево-кисличный; макрорельеф – равнина. Высота над уровнем моря – 332 м. Почвы – серые лесные, на известняке мергелистом. Испытанию подлежат потомства 26 климатипов. В 35-летних ГК местное красноключевское потомство по запасу занимало среднее ранговое положение; наиболее успешными являлись костромское, татарское, коми-корткеросское; при учётах сильно повреждённые от снеголома ряды не учитывались¹²⁰.

Закладка ГК лиственницы состоялась в 1966 г. под руководством проф. В.П. Тимофеева и Г.Ф. Свистуна. На площади 14 га испытывается потомство 26 климатипов в смешении с липой, ясенем, елью [Николаева и др., 2019].

¹²⁰ В связи со снеголомом зимой 2007 г. объект подлежал списанию, но в результате обследования в 2011 г. были даны рекомендации по уходу за ГК ели (вырубка повреждённых снеголомом деревьев ели).

7.1.8. Географические культуры дуба

ГК дуба были заложены в 1973 г. на основании приказа Гослесхоза СССР от 06.02.1973 № 29 «О создании государственной сети географических культур основных лесообразующих пород и уточнении лесосеменного районирования». ГК были заложены в 14 пунктах нашей страны, из которых сохранились до настоящего времени культуры в Калининградской, Новгородской, Тульской, Воронежской, Волгоградской, Самарской областях, Краснодарском крае, Башкортостане, Калмыкии, Мордовии, Марий Эл, а в Дагестане, Ярославской и Курской областях установлена гибель ГК.

Разработку схем закладки и создание в 1976–1977 гг. ГК дуба в Тульской, Воронежской областях и Краснодарском крае (объекты 1, 2 и 3) координировал А.М. Шутяев (ЦНИИЛГиС) [Шутяев, 2000; Шутяев, 2002]. Цель создания ГК – изучение роста и состояния потомств региональных популяций дуба. Заготовку желудей для закладки ГК проводили в 33 географических пунктах, из них 19 экотипов – Россия, 4 – Беларусь, 8 – Украина и по 1 – Молдова и Латвия.

Объект № 1. ГК дуба площадью 12,6 га заложены в 1976 г. в Крапивенском лесхозе (кв. 215) Тульской обл. (53°59' с.ш. 37°15' в.д.) посевом желудей в двух повторностях. На объекте испытывают потомства 27 происхождений из России, Белоруссии, Украины и Латвии. ГК размещены блоками – 0,15–0,25 га, расстояние в рядах – 0,7 м, в междурядьях – 3 м, густота – 4,8 тыс. шт./га. Рельеф участка – ровный, почва – серая лесная грунтово-глееватая на тяжёлых бескарбонатных суглинках, тип леса – кленово-липовая дубрава, тип лесорастительных условий – D₂, культуры чистые по составу.

Объект № 2. ГК дуба площадью 14,8 га заложены в Воронцовском лесхозе (кв. 26, 42) Воронежской обл. (50°41' с.ш. 40°21' в.д. и 50°40' с.ш. 40°21' в.д.) в трех повторностях с испытанием 37 происхождений из России, Украины, Белоруссии и Латвии. Закладка ГК выполнена в три этапа из-за неравномерного поступления посадочного материала: 1 этап (9,5 га) – закладка секции в 1976 г. посевом желудей 1975 г. с размещением 0,15–0,20 м в ряду и 2,5 м в междурядьях, в 3-кратной повторности делянками по 0,10 га; 2 этап (3,5 га) – посадка 2-летними сеянцами в 1977 г., размещение – 0,5–0,7 м в ряду и 2,5 м в междурядьях в 3-кратной повторности; 3 этап (1,8 га) – посев желудей в 1978 г., одна повторность. Во всех вариантах ГК чистые по составу. Почва – чернозём среднеспособный глинистый на лёссовидной карбонатной глине среднего

гранулометрического состава, тип лесорастительных условий – D₂, тип леса – кленово-ясеневая дубрава.

Объект № 3. ГК дуба площадью 10,4 га заложены в 1976 г. в Кореновском (быв. Тихорецкий) лесхозе (кв. 22, 36) Краснодарского края (44°59' с.ш. 41°07' в.д.). На объекте представлен 31 климатип дуба происхождением из России, Украины, Белоруссии и Молдовы. Создание ГК проводили посевом желудей урожая 1975 г. с размещением – 1,5 × 0,75 м, делянками – 0,10–0,25 га, густота – 8,9 тыс. шт./га. Делянки в кв. 36 созданы посадкой 2-летних сеянцев (урожай желудей 1974 г.). Почва – чернозём южный тяжелосуглинистый, рельеф ровный.

На всех объектах ГК проводили рубки ухода по уборке второстепенных пород естественного возобновления и уход за деревьями главной породы – дуба.

Основные результаты исследований ГК дуба по объектам показали, что среди лучших оказались потомства происхождений: Белоруссии (объект № 1 – по высоте поздняя и по диаметру ранняя могилёвская-осиповичская; объект № 2 – по высоте и диаметру ранняя витебская-дисненская и гомельская-будакошелёвская и поздняя по диаметру гродненская-волковысская; объект № 3 – по высоте поздняя гомельская-будакошелёвская, по диаметру ранняя могилёвская-осиповичская); Украины (объект № 1 – по высоте и диаметру поздняя ровенская-раkitновская и сумская-тростянецкая ранняя по диаметру; объект № 2 – по высоте поздняя закарпатская-мукачёмская и ранняя крымская-белогорская, по диаметру ранняя сумская-тростянецкая; объект № 3 – по высоте поздняя закарпатская-мукачёмская, по диаметру ранняя луганская); Молдовы (объект № 3; поздняя феноформа) и Латвии (объект № 1). Объект № 3 показывает хорошие результаты роста по данным пункта сбора семян.

Хорошим ростом выделяются: в ГК Тульской обл. (объект № 1) – по высоте и диаметру поздняя феноформа белгородская-алексеевская, по высоте и диаметру брянская-навлинская и по диаметру ранняя тульская-крапивенская; в ГК Воронежской обл. (объект № 2) – по высоте поздняя воронежская-воронцовская и ранняя курская-щигровская, по диаметру ранняя волгоградская-краснослободская; в ГК Краснодарского края (объект № 3) – по высоте поздняя воронежская-воронцовская и белгородская-шебекинская, по диаметру поздняя курская-золотухинская и ранняя воронежская-теллермановская.

Исследование ГК дуба в Краснодарском крае, Тульской и Воронежской областях показало, что «...для такого ценного в генетическом

отношении массива, как Шипов лес, использование инорайонных желудей нецелесообразно» [Шутяев, 2000].

7.2. Географические культуры лесобразующих пород России в азиатской части страны

7.2.1. Географические культуры сосны обыкновенной в Западной и Восточной Сибири

Наиболее представительные по числу климатипов ГК сосны обыкновенной созданы в 1976–1977 гг. в Богучанском лесничестве Красноярского края (58°39' с.ш. 97°30' в.д.) под руководством сотрудников Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН А.И. Ирошникова и Н.А. Кузьминой. При их создании и изучении использовали программу и методику, утвержденные Проблемным советом по лесной генетике, селекции и семеноводству [Изучение..., 1972]. ГК создавали 3-летними сеянцами, высаженными рядами в отдельные блоки на участках с разными почвенными условиями.

Участок № 1 площадью 15 га расположен на старой вырубке, возобновившейся сосной, занимает частично ровное местоположение на второй надпойменной террасе р. Ангары с дерново-подзолистой песчаной почвой с маломощным гумусовым горизонтом (до 3 см), тип леса – сосняк бруснично-толокнянковый, состав древостоя – 10С. Участок № 2 площадью 9 га размещен на старой залежи, поверхность участка ровная, почва темно-серая лесная суглинистая с мощным гумусовым горизонтом (до 40 см), тип леса – сосняк разнотравный с составом 9С+1Л. Почва участка № 2 более богата микробиологическим азотом, диоксидом калия, нитритным азотом и диоксидом фосфора [Наумова и др., 2009].

Обработку почвы проводили по системе сплошной зяблевой вспашки на глубину 20–30 см. Весной перед посадкой осуществляли культивацию на глубину 10–15 см. Посадка под меч Колесова. Расстояние между рядами – 1,5 м, между деревьями в одном ряду – 0,75 м. Густота посадки – 8 900 шт./га. Каждое потомство каждого климатипа занимает площадку (блок), средние параметры которой 50 × 18 м, но в зависимости от количества высаживаемых деревьев эти значения могут отличаться. На участке с песчаной почвой было высажено от 235 до 900 деревьев разных климатипов, на суглинистой – от 100 до 900 деревьев.

В ГК сосны испытывали потомства 83 климатипов, места происхождения которых простираются от Кольского полуострова до Охотского

моря и от лесотундры до южной границы ареала сосны (между 50°10' и 69°40' с.ш., 26°28' и 138°00' в.д.). В ходе работы каждому климатипу присвоен индивидуальный авторский номер, контролем назначен богучанский климатип (№ 42). Названия климатипов даны по названиям лесхозов 1973–1975 гг., на территории которых проводился сбор семян. Перечень исследуемых климатипов, с авторским и единым инвентарным номером приведен в табл. 7.2. Место происхождения климатипов показано на схеме-карте (рис. 7.2).

Согласно внутривидовой систематике Л.Ф. Правдина [1964], изучаемые климатипы представляют четыре подвида сосны обыкновенной: сосну лапландскую (*Pinus sylvestris* L. subsp. *lapponica* Fries), сосну обыкновенную (*P. s.* subsp. *sylvestris* L.), сосну сибирскую (*P. s.* subsp. *sibirica* Ldb.) и сосну кулундинскую (*P. s.* subsp. *kulundensis* Sukaczew).

С 1977 по 1980 г. проводили ежегодные обследования роста и состояния ГК, а в последующие годы – один раз в 5 лет. При этом определяли

Таблица 7.2. Список климатипов, тестируемых в географических культурах сосны обыкновенной в Богучанском лесничестве Красноярского края

No		Климатип, регион	No		Климатип, регион
авт.	инв.		авт.	инв.	
1	1	Печенгский, Мурманская	43	101	Проспихинский, Красноярский
2	2	Кандалакшский, Мурманская	44	98	Абазинский, Хакасия
3	4	Плесецкий, Архангельская	45	100	Минусинский, Красноярский
4	9	Тотемский, Вологодская	46	102	Северо-Енисейский, Красноярский
5	3	Пинежский, Архангельская	47	103	Енисейский, Красноярский
6	12	Чупинский, Карелия	48	105	Балгазынский, Тыва
7	15	Пряжинский, Карелия	49	106	Усть-Кутский, Иркутская
8	16	Сортавальский, Карелия	50	107	Зиминский, Иркутская
9	17	Пудожский, Карелия	51	108	Вихоревский, Иркутская
10	21	Великолукский, Псковская	52	109	Катангский, Иркутская
11	43	Куровской, Московская	53	110	Мамский, Иркутская
12	44	Ковровский, Владимирская	54	111	Заудинский, Бурятия
13	45	Городецкий, Нижегородская	55	113	Кяхтинский, Бурятия

Окончание табл. 7.2

No		Климатип, регион	No		Климатип, регион
авт.	инв.		авт.	инв.	
14	48	Костромской, Костромская	56	116	Могочинский, Забайкальский
15	51	Гаваньский, Брянская	57	117	Олёкминский, Якутия
16	54	Челнавский, Тамбовская	58	118	Якутский, Якутия
17	55	Воронежский, Воронежская	59	119	Свободненский, Амурская
18	57	Никольский, Пензенская	60	120	Урушинский, Амурская
19	65	Зеленодольский, Татарстан	61	122	Аянский, Хабаровский
20	64	Вольский, Саратовская	62	125	Долонский, Абайская, Казахстан
21	59	Мелекесский, Ульяновская	63	10	Корткеросский, Коми
22	66а	Камский, Татарстан	64	24	Эльвасский, Эстония
23	68	Слободской, Кировская	65	25	Яунелгавский, Латвия
24	67	Воткинский, Удмуртия	66	33	Дубровицкий, Ровненская, Украина
25	69	Дюртюлинский, Башкортостан	67	29	Ленинский, Гомельская, Беларусь
26	71	Авзянский, Башкортостан	68	37	Бориспольский, Киевская, Украина
27	71а	Белорецкий, Башкортостан	69	38	Свесский, Сумская, Украина
28	83	Бузулукский, Оренбургская	70	50	Солотчинский, Рязанская
29	76	Ревдинский, Свердловская	71	58	Сурский, Ульяновская
30	77	Тавдинский, Свердловская	72	73	Оханский, Пермская
31	79	Курганский, Курганская	73	91	Боровлянский, Алтайский
32	82	Заводоуковский, Тюменская	74	93	Нижне-Енисейский, Красноярский
33	81	Сургутский, Тюменская	75	95	Ачинский, Красноярский
34	84	Тарский, Омская	76	96	Даурский, Красноярский
35	85	Кыштовский, Новосибирская	77	99	Ермаковский, Красноярский
36	86	Сузунский, Новосибирская	78	97	Канский, Красноярский
37	87	Болотнинский, Новосибирская	79	104	Туруханский, Красноярский
38	89	Гурьевский, Кемеровская	80	114	Нерчинский, Забайкальский
39	88	Колпашевский, Томская	81	115	Читинский, Забайкальский
40	90	Ракитовский, Алтайский	82	112	Баргузинский, Бурятия
41	92	Чемальский, Алтай	83	23	Крестецкий, Новгородская
42	94	Богучанский, Красноярский			

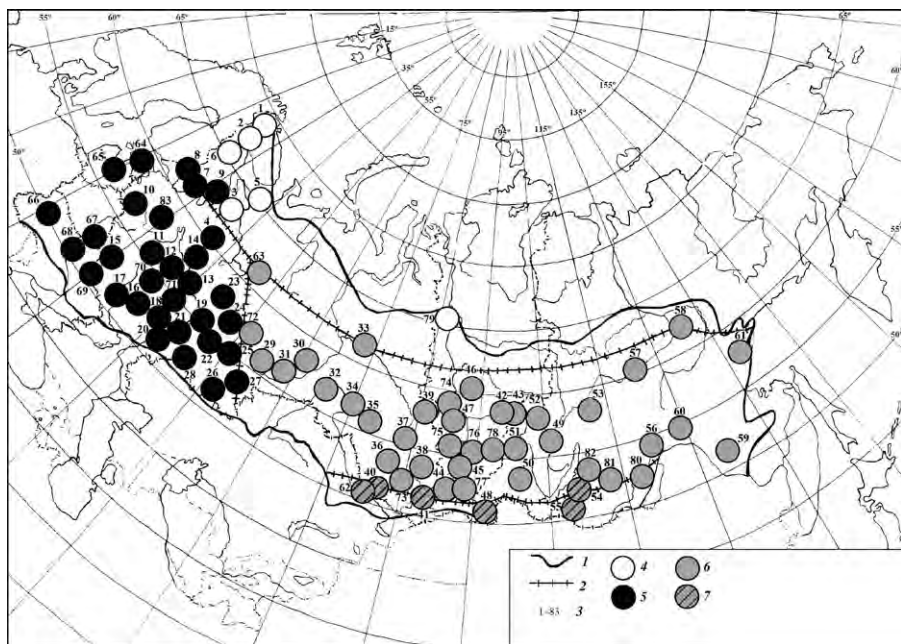


Рис. 7.2. Климатипы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), тестируемые в географических культурах Приангарья (1 – граница ареала вида; 2 – граница подвидов по Л.Ф. Правдину (1964); 3 – номера климатипов, 4 – *subsp. lapponica* Fries; 5 – *subsp. sylvestris* L.; 6 – *subsp. sibirica* Ldb.; 7 – *subsp. kulundensis* Sukaczew)

общую высоту, длину приростов осевого побега, диаметр ствола на высоте 1,3 м, длину хвои, а также вели учёт здоровых, больных и отмерших деревьев. Исследования показали высокую значимость влияния почвенных условий на рост отдельных климатипов сосны (рис. 7.3).

В ГК исследовали динамику сохранности и роста в высоту, запас стволовой древесины, структуру годичного кольца, устойчивость к грибным патогенам. Изучали размеры хвои, плотность устьиц, охвоенность побегов, летучие соединения в хвое, морфологию шишек и массу семян [Кузьмин, Ваганов, 2007; Кузьмина, Кузьмин, 2007а, б, 2009, 2012; Кузьмин и др., 2008, 2009, 2012, 2013, 2020; Кузьмин, 2012, 2020; Кузьмин, Кузьмина, 2015, 2020а, б; Кузьмин, Роговцев, 2016; Кузьмин, Карпюк, 2018].

Итоговыми результатами исследований ГК сосны в 40-летнем возрасте являются отбор перспективных климатипов на песчаной



Рис. 7.3. Плесецкий климатип сосны обыкновенной на двух участках географических культур в 27-летнем возрасте. Слева – участок на тёмно-серой лесной почве, справа – на дерново-подзолистой песчаной почве. Фото С.Р. Кузьмина

и суглинистой почвах и уточнение лесосеменного районирования сосны обыкновенной в Средней и частично Восточной Сибири [Кузьмин, Кузьмина, 2020а, б]. При отсутствии семян в Ангаро-Енисейском регионе поставщиками семян для создания плантаций и лесных культур целевого назначения на дерново-подзолистой песчаной и тёмно-серой лесной суглинистой почвах могут быть материнские насаждения восьми климатических экотипов, выделенных кандидатами в сорта-популяции [Кузьмин, Кузьмина, 2020а]. В рамках уточнения лесосеменного районирования и для лесных предприятий, занимающихся выращиванием лесных культур и плантаций, на территории Красноярского края, Хакасии, Тывы и Иркутской обл. рекомендовано вместо 11 действующих лесосеменных районов ограничиться пятью [Кузьмин, Кузьмина, 2020б]. В порядке практического внедрения рекомендаций созданы испытательные

культуры из шести климатипов – кандидатов в сорта-популяции в условиях Красноярской лесостепи на территории экспериментального хозяйства «Погорельский бор» Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН.

Практически одновременно с созданием ГК сосны обыкновенной описанного выше объекта весной 1976 г. на площади 15,4 га были заложены также ГК сосны в Сузунском лесхозе Новосибирской обл. Культуры созданы в полном соответствии с методикой [Изучение..., 1972], в условиях продуктивных приобских боров I класса бонитета, на дерново-подзолистых почвах, потомствами 37 климатипов в 3-х повторностях. Посадка осуществлялась стандартными 2-летними сеянцами. Густота посадки – 5,3 тыс.шт./га ($2,5 \times 0,75$ м).

Первоначально научное сопровождение работ на этом объекте осуществлялось сотрудниками Новосибирской лесной селекционной лаборатории ЦНИИЛГиС, с 1996 г. по настоящее время – сотрудниками ЗСО ИЛ СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН. Результаты периодически проводимых исследований ГК опубликованы в отчётах и в открытой печати [Демиденко и др., 1984; Тараканов и др., 2001; Роговцев и др., 2008; Тараканов и др., 2021]. В возрасте 45 лет средняя густота культур составила 1 420 шт./га, высота и диаметр ствола на высоте 1,3 м – 18,1 м и 19,8 см, запас древесины – 387 м³/га. По данным более ранних исследований, лучшим по росту и состоянию был Зеленодольский климатип из Татарстана. В настоящее время к нему приблизился местный (Сузунский) климатип. Выявлена криволинейная связь между запасом древесины и густотой насаждений, что ставит вопрос о замедлении прироста загущенных насаждений и о влиянии этого фактора на перераспределение рангов климатипов по интенсивности роста.

В связи с очень высокой относительной полнотой насаждений (которая на многих делянках превышает 1,0) и соответствующим требованием методики [Изучение..., 1972] в 2020 г. на половине делянок начато прореживание. Результаты этих и других исследований указанных ГК будут рассмотрены во 2-й книге монографии.

7.2.2. Географические культуры сосны обыкновенной в Западном Забайкалье

ГК сосны обыкновенной, созданные в 1979 г. в Западном Забайкалье в Заудинском лесничестве (51°50' с.ш. 107°40' в.д.), являются частью эксперимента по изучению географической изменчивости признаков и свойств этого вида. Территория относится к Забайкальскому

горно-лесостепному району, климат в районе эксперимента засушливый, резко континентальный.

ГК были созданы на площади, представляющей старую гарь. Посадку проводили под лопату в частично подготовленную (плужными бороздами) почву. Расстояние между рядами – 2,5 м, в ряду – 1,0 м, густота посадки – 4,0 тыс. шт./га. В ГК испытывают 57 климатипов (табл. 7.3), методика закладки и основные результаты изучения ГК подробно изложены в публикациях Т.Н. Новиковой [2002, 2006, 2016].

На основании анализа результатов исследований выживаемости и роста потомств климатипов сосны в ГК Западного Забайкалья даны рекомендации для уточнения лесосеменного районирования. Установлено, что для лесовосстановления в Селенгинском лесосеменном районе может быть использован семенной материал не только из южных районов Бурятии и юго-восточных районов Читинской обл., но и из восточных районов Читинской обл. и восточных районов Бурятии [Новикова, 2016].

7.2.3. Географические культуры лиственницы в Восточном Забайкалье

ГК лиственницы Восточного Забайкалья входят в состав широко-масштабного эксперимента по созданию и изучению сети эколого-географических культур основных лесобразующих видов на территории бывшего СССР, который стали проводить с 1970-х гг. [Изучение..., 1972]. Началом исследований ГК лиственницы в регионе является 1975 г., когда сотрудниками Института леса и древесины СО АН СССР были посеяны семена первых «перемещаемых» 17 климатипов. В 1977 г. дополнительно провели посев семян ещё 8 «перемещаемых» климатипов.

ГК лиственницы расположены в пределах Читинского лесничества Забайкальского края. Площадь объекта (14,0 га) имеет однородные почвенные, климатические условия и рельеф: макрорельеф – равнина, почвы – супесчаные, дерновые, слабооподзоленные. Климат характеризуется целым рядом неблагоприятных факторов: средняя годовая температура воздуха – +2,7 °С, средняя температура самого холодного месяца (января) -25...-30 °С. Посадка выполнена крупномерными сеянцами, по схеме 2,5 × 0,75 м, густота – 5,3 тыс. шт./га. Число повторностей менялось и зависело от числа выращенного посадочного материала. Испытаны потомства 5 видов и 20 климатипов лиственницы из присланных семян с территории бывшего Советского Союза [Пак, 2021]. По факту создания ГК в 1999 г. сотрудниками Читинской зональной

Таблица 7.3. Список климатипов сосны обыкновенной, испытываемых
в географических культурах в Западном Забайкалье

№		Климатип, регион	№		Климатип, регион
п/п.	инв.		п/п	инв.	
1	2	Кандалакшский, Мурманская	30	91	Боровлянский, Алтайский
2	3	Пинежский, Архангельская	31	92	Чемальский, Алтай
3	4	Плесецкий, Архангельская	32	93	Ниж.-Енисейский, Красноярский
4	8	Череповецкий, Вологодская	33	94	Богучанский, Красноярский
5	10	Корткеросский, Коми	34	95	Ачинский, Красноярский
6	15	Пряжинский, Карелия	35	96	Даурский, Красноярский
7	16	Сортавальский, Карелия	36	97	Канский, Красноярский
8	19	Тосненский, Ленинградская	37	98	Абазинский, Хакасия
9	42	Бежецкий, Тверская	38	99	Ермаковский, Красноярский
10	43	Куровской, Московская	39	100	Минусинский, Красноярский
11	45	Борский, Нижегородская	40	102	Сев.-Енисейский, Красноярский
12	47	Мантуровский, Костромская	41	104	Туруханский, Красноярский
13	50	Солотчинский, Рязанская	42	105	Балгазынский, Тыва
14	54	Челнавский, Тамбовская	43	106	Усть-Кутский, Иркутская
15	55	Воронежский, Воронежская	44	107	Зиминский, Иркутская
16	57а	Пензенский, Пензенская	45	108	Вихоревский, Иркутская
17	58	Сурский, Ульяновская	46	111	Заудинский, Бурятия
18	59	Мелекесский, Ульяновская	47	112	Баргузинский, Бурятия
19	62	Камышинский, Волгоградская	48	113	Кяхтинский, Бурятия
20	66а	Камский, Татарстан	49	114	Нерчинский, Забайкальский
21	67	Глазовский, Удмуртия	50	115	Читинский, Забайкальский
22	69	Дюртюлинский, Башкортостан	51	116	Могочинский, Забайкальский
23	70	Дуванский, Башкортостан	52	117	Олёкминский, Якутия
24	72	Зилаирский, Башкортостан	53	118	Якутский, Якутия
25	73	Оханский, Пермский	54	119	Свободненский, Амурская
26	79	Курганский, Курганская	55	120	Урушинский, Амурская
27	82	Заводоуковский, Тюменская	56	122	Аянский, Хабаровский
28	86	Сузунский, Новосибирская	57	124	Урумкайский, Кокчетавская
29	90	Ракитовский, Алтайский			

лесосеменной станции совместно с Институтом природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН проведена инвентаризация ГК, после которой до 2016 г. изучение в регионе проводилось выборочно по отдельным климатипам [Bobrinev, Pak, 2011].

7.2.4. Географические культуры кедровых сосен СибГУ им. М.Ф. Решетнёва

ГК кедровых сосен (*Pinus sibirica* и *P. koraiensis*) созданы на территории Учебно-опытного лесхоза СибГУ им. М.Ф. Решетнёва (плантации «Метеостанция», «Известковая», клоновые и семенные плантации II поколения, дендрарий) и Городского лесничества г. Красноярска под руководством проф. Р.Н. Матвеевой. Для закладки ГК использован посадочный материал сосны кедровой сибирской и корейской посева 1960–1964 гг., выращенный под руководством доц. О.П. Олисовой.

ГК на плантации «Метеостанция» заложены в 1979 и 1980 г. под руководством проф. Р.Н. Матвеевой по схеме посадки 5 × 5 м, густота – 0,4 тыс. шт./га. При создании использовали посадочный материал сосны кедровой сибирской, выращенный из семян, собранных в насаждениях Алтая (Каракокшинский ЛПХ, урочища Атушкень и Туштуезень), Красноярского края (Учебно-опытный лесхоз СибГУ, Бирюсинское лесничество; Танзыбейский ЛПХ, Ермаковское лесничество; Дивногорский лесхоз, Шумихинское лесничество; Ярцевский ЛПХ, Вороговское лесничество); Казахстана (Лениногорский лесхоз, Черно-Убинское лесничество); Хакасии (Таштыпский ЛПХ, Абазинское лесничество и Бирикчульский лесхоз, Балыксинское лесничество). Семена сосны кедровой корейской собраны в Приморском крае (Вакский лесхоз, Тудо-Вакское лесничество) и Хабаровском крае (Хабаровский лесхоз, Нанайское лесничество).

ГК на плантации «Известковая» заложены в 1982–1983 гг. под руководством проф. Р.Н. Матвеевой по схеме посадки 5 × 5 м, густота – 0,4 тыс. шт./га. При создании использовали следующие происхождения сосны кедровой сибирской: Алтай (Каракокшинский ЛПХ, урочища Курли и Туштуезень), Красноярский край (Учебно-опытный лесхоз СибГУ, Бирюсинское лесничество; Танзыбейский ЛПХ, Ермаковское лесничество; Дивногорский лесхоз, Шумихинское лесничество), Читинская обл. (Красночикоийский лесхоз), Иркутская обл. (Черемховский лесхоз, Мало-Иретское лесничество), Хакасия (Сонский лесхоз, Сонское лесничество) – и сосны кедровой корейской из Приморского края (Вакский лесхоз, Тудо-Вакское лесничество).

ГК дендрария СибГУ им. М.Ф. Решетнёва созданы с использованием посадочного материала кедровых сосен посева 1960–1972 гг. разного географического происхождения: из Красноярского края (Больше-Муртинский, Бирилюсский, Учебно-опытный, Ермаковский, Маганский, Козульский, Северо-Енисейский, Дивногорский, Ярцевский лесхозы), Хакасии (Абазинский, Сонский, Хакассский лесхозы, Таштыпский ЛПХ), Алтая (Каракокшинский ЛПХ, урочище Курли, Туштуезень, Телецкое лесничество), Бурятии, Томской, Тюменской, Читинской, Кемеровской, Свердловской, Иркутской областей, Коми, Казахстана, Саха (Якутии), Тывы. Сосна кедровая корейская представлена хабаровским и приморским происхождениями [Братилова, Орешенко, 2010]. Посадки проведены на нескольких участках: рядовая посадка по схеме 2 × 1 м, групповая – по периметру дендрария, на архивном участке и на площадках под пологом берёзы.

В Городском лесничестве (г. Красноярск) в 1964–1966 гг. под руководством доцента О.П. Олисовой на двух участках сосняка разнотравного (5С5Б) заложены подпологовые ГК. Они были созданы 4-летними сеянцами под пологом сосны обыкновенной и берёзы повислой при сомкнутости полога от 0,1 до 1,0 [Братилова и др., 2013].

В ГК представлена сосна кедровая сибирская следующих происхождений: алтайское, бирюсинское, бурятское, ермаковское, кемеровское, тюменское, тувинское и ханты-мансийское.

Кроме того, в Учебно-опытном лесхозе СибГУ им. М.Ф. Решетнёва создана гибридно-семенная плантация вегетативного происхождения. Ее закладывали с 1976 по 1982 г. прививкой при заготовке черенков в ГК дендрария с деревьев следующих происхождений: алтайское (урочище Курли, урочище Туштуезень), бирюсинское, ярцевское (Красноярский край), бурятское, кемеровское, коми, свердловское, томское, тувинское, тюменское, ханты-мансийское, читинское, якутское. Черенки сосны кедровой сибирской были привиты на подрост сосны обыкновенной.

В 2014 г. заложены ГК II порядка (плантация семенного происхождения) с использованием посадочного материала, выращенного из семян урожайных деревьев 41-летнего возраста с плантаций «Метеостанция» и «Известковая». Схема посадки – 4×4 м, густота – 0,63 тыс. шт./га. При создании использовали следующие происхождения сосны кедровой сибирской: алтайское, бирюсинское, танзыбейское, ярцевское (Красноярский край), ленинское (Казахстан), тисульское (Кемеровская обл.), черемховское (Иркутская обл.).

7.2.5. Географические культуры кедровых сосен в Красноярском крае

ГК кедров сибирского (*Pinus sibirica*) и единичных происхождений кедров корейского (*P. koraiensis*) из разных мест произрастания были заложены в Ермаковском (Большереченское лесничество) и Туруханском лесхозах Красноярского края в соответствии с приказом Гослесхоза СССР от 06.02.1973 № 29 «О создании государственной сети географических культур основных лесообразующих пород и уточнения лесосеменного районирования». Выбранные для закладки ГК районы различаются по физико-географическим условиям.

Туруханский лесхоз находится у северной границы ареала кедров сибирского, северотаёжных темнохвойных и лиственничных лесов Приенисейской провинции [Жуков и др., 1969]. Климат этого района умеренно холодный, со среднегодовой температурой $-7,6$ °С, средней температурой января -30 °С, июля $+13$ °С. Продолжительность вегетационного периода -102 сут, сумма $t > 5^{\circ} - 1287$ °С, годовая сумма осадков -482 мм. Безморозный период длится $75-80$ сут.

ГК в Туруханском лесхозе заложены в 1981 г. из посадочного материала, выращенного в посевах кедров сибирского и кедров корейского Ф.Д. Авровым в 1974–1980 гг. Часть сеянцев разных климатипов кедров сибирского была завезена из питомников других лесхозов Красноярского края. Всего было высажено 14 происхождений, число повторностей $1-2$ -кратное. Посадка выполнялась вручную в борозды с расстоянием $2,5 \times 0,7$ м и в блоки $(2,5-7,5) \times 20$ м. Возраст сеянцев $-3-7$ лет.

Ермаковский лесхоз находится в условиях оптимума произрастания кедров сибирского в предгорье Западного Саяна, в Западно-Саянском округе горно-таёжных и подгольцово-таёжных кедровых лесов Северной Алтае-Саянской горной лесорастительной провинции пихтовых и кедровых лесов [Жуков и др., 1969; Назимова, 1980]. Среднегодовая температура января $-18,5$ °С, июля $-18,8$ °С. Климат влажный. Средняя продолжительность вегетационного периода -144 сут, сумма $t^{\circ} > 5^{\circ} - 1851$ °С, годовое количество осадков -805 мм. Средняя продолжительность безморозного периода -90 сут.

ГК в Ермаковском лесхозе (Большереченское лесничество) были заложены в 1983 г. Н.А. Ларионовой и Г.В. Кузнецовой путём посадки 3-летних сеянцев кедров сибирского и 6-летних кедров корейского, выращенных в питомнике Ермаковского лесхоза. Посадка выполнялась вручную в борозды. Густота посадки $-9,5$ тыс. шт./га с размещением $1,5 \times 0,7$ м,

каждое происхождение занимает один блок в 3-х повторностях. ГК представлены 2-мя инорайонными происхождениями кедр сибирского (Таштагольский лесхоз Кемеровской обл., Шегарский лесхоз Томской обл.) и местным происхождением (Ермаковский лесхоз Красноярского края), а также 2-мя происхождениями кедр корейского (Облученский лесхоз Хабаровского края и Чугуевский лесхоз Приморского края). В 1988 г. дополнительно высажены сеянцы кедр сибирского еще 4-х происхождений (Северо-Енисейский лесхоз Красноярского края, Васюганский лесхоз Томской обл., Таштагольский лесхоз Кемеровской обл.) и местного происхождения (Ермаковский лесхоз Красноярского края). Посадка выполнялась вручную в борозды с размещением $3,0 \times 1,0$ м, густота – 3,3 тыс. шт./га. Возраст сеянцев – 3 года. Число повторностей – 4–5-кратное.

В ГК в первые годы выполнили уход, ручную прополку в рядах и выкашивание травы между рядами. С 1983 г. осуществляли ежегодные, затем – один раз в 5 лет периодические исследования роста и состояния ГК. С 10-летнего возраста в ГК проводили наблюдения за развитием репродуктивных органов, семеношением, продуцированием пыльцы, заболеваниями фитопатогенами. За время испытания изучены рост, сохранность, фенология, качество семян, жизнеспособность пыльцы, размеры хвои и охвоенность [Кузнецова, 2009, 2010].

7.2.6. Географические культуры кедровых сосен в Хабаровском крае

ГК кедр сибирского и кедр корейского (*Pinus sibirica* и *P. koraiensis*) созданы в Хехцирском лесничестве Хабаровского края в 1977 г. под методическим руководством В.И. Штейникова (ДальНИИЛХ) по единой программе, разработанной ЦНИИЛГиС.

ГК заложили на северной оконечности хребта Большой Хехцир в зоне хвойно-широколиственных лесов Приамурско-Приморского хвойно-широколиственного района на высоте 220 м над ур. моря (48°16' с.ш. 135°02' в.д.). Среднегодовая температура января данного участка -21,6 °С, июля – +21,1 °С. Климат территории относится к южной части муссонной лесной области умеренного пояса (Амуро-Уссурийский климатический район). Средняя продолжительность вегетационного периода – 160–180 сут, сумма $t > 5^\circ$ – 2 500–2 700 °С, годовое количество осадков – 600–670 мм. Средняя продолжительность безморозного периода – 141 сут. Участок расположен на юго-восточном склоне крутизной 3°. Почва бурая горнолесная, по гранулометрическому составу средний

и тяжелый суглинок. Тип леса до рубки – разнокустарниковый кедровник с липой и дубом. До посадки ГК участок представлял собой вырубку 1930–1935 гг., неоднократно пройденную пожаром.

Подготовка почвы под ГК была проведена в августе 1976 г. Обработка почвы частичная: полосами шириной 5,5 м, ширина кулис – 3 м. Посадка 3-летних сеянцев кедра корейского и сибирского была проведена во второй и третьей декаде мая 1977 г. вручную под лопату. На каждой полосе сеянцы были высажены в 2 ряда. Расстояние между рядами – 2–2,5 м, между сеянцами в ряду – 0,75 м. Выкопка сеянцев в питомнике проводилась в начале мая, до начала роста побегов. Выкопанные сеянцы высаживали на лесокультурную площадь через 1–7 сут. Приживаемость всех климатипов в июне 1977 г. составила 98–99%, в сентябре – 91–99%.

Фенологические наблюдения за 2-летними сеянцами в ГК показали отсутствие различий в сроках наступления отдельных фенологических фаз среди сеянцев кедра корейского разного происхождения. Около 80% сеянцев образовали вторичный (августовский) прирост, который у некоторых превышал первичный. К наступлению морозов побеги успели одревеснеть, повреждений морозом не обнаружено. К 3-летнему возрасту сеянцы кедра корейского имели высоту 15,8–18,0 см, диаметр – 4,1–4,7 мм, первичный прирост – 8,5–10,8 см, длину хвои – 7,0–7,7 см [Штейникова, Зеленская, 1980].

ГК созданы 3-летними сеянцами, выращенными из семян, заготовленных в разных районах Дальнего Востока и Сибири. Всего высажено 6 экотипов кедра сибирского (4 200 шт.) и 4 экотипа кедра корейского (7 800 шт.). Площадь участка – 5,6 га. В 1977–1978 гг. проводили агротехнические и лесоводственные (осветления) уходы в рядах с постоянным расширением свободного для роста кедра пространства с повторяемостью уходов 4–6 лет. При лесоводственных уходах наряду с обычными методами применяли подсушивание крупных деревьев арборицидами, а также регулирование стока поверхностных талых и дождевых вод.

В ГК проведены исследования фенологических признаков, анатомо-морфологических признаков. Была отмечена высокая сохранность (до 80%) потомств всех климатипов кедровых сосен в 5-летнем возрасте. В 20-летнем возрасте наблюдалась значительная элиминация деревьев обоих видов. Выявлена большая охвоенность побегов у кедровых сосен, особенно у потомства кедра сибирского, как результат сильного увлажнения в весенний период.

Результаты наблюдений ГК показали, что сохранность ГК не связана с происхождением семян, а в основном определена условиями их

произрастания на лесокультурной площади. Испытания ГК кедр сибирского в Хабаровском крае свидетельствуют, что кедр сибирский не приспособлен для интродукции в данном регионе [Кузнецова, Грек, 2016].

7.3. Основные проблемы и приоритетные направления сохранения и изучения географических культур в России

Использование в лесном семеноводстве географической изменчивости наследственных свойств лесных пород является одним из действенных направлений в улучшении качества создаваемых лесов [Лесосеменное..., 1982]. В России с 1973 г. по Всесоюзной программе и единой методике [Изучение..., 1972] осуществлялось долгосрочное испытание семян основных лесобразующих пород различного географического происхождения. Проект под руководством ВНИИЛМ объединил работу многих научных организаций бывшего Советского Союза, в их числе ЦНИИЛГиС (ВНИИЛГИСБиотех), Всесоюзная лесосеменная станция, Институт леса и древесины СО АН СССР (ИЛ СО РАН), ДальНИИЛХ, Архангельский институт леса и лесохимии (СевНИИЛХ), Институт леса Карельского филиала АН СССР (ИЛ КарНЦ РАН), ЛенНИИЛХ (СПБНИИЛХ), ВНИАЛМИ (ФНЦ Агрэкологии РАН), Воронежский ЛТИ (ВГЛТУ им. Г.Ф. Морозова), Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР (ИЭРиЖ УрО РАН), Кавказский государственный заповедник МСХ СССР, УкрНИИЛХА им. Г.Н. Высоцкого, БелНИИЛХ (Институт леса НАН Беларуси), ЭстНИИЛХОП, ЛитНИИЛХ, КазНИИЛХА, Тбилисский институт леса, АрмНИЛОС, АзербНИИЛХА, Среднеазиатский НИИЛХ, Белорусский ЛТИ (БГТУ), Кишинёвский СХИ (ГАУМ) [Лесосеменное..., 1982]. Всего было создано 1 236 га ГК сосны, дуба, ели, лиственницы, сосны кедровой, пихты в 111 пунктах бывшего СССР; при этом для создания объектов ГК методикой было предусмотрено использование однородного семенного материала. Российский эксперимент по созданию ГК не имеет аналогов в мире по разнообразию испытываемых видов, их происхождению и площади [Родин, Проказин, 1996].

В 1993 г. ЦНИИЛГиС (А.М. Шутяев) была разработана Программа дальнейшего развития сети географических культур основных лесобразующих пород в Российской Федерации [Программа..., 1993]. Как отмечалось в программе, необходимость расширения государственной сети ГК обусловлена следующими обстоятельствами:

- ✓ неполностью выполнена Программа 1973 г. по закладке ГК основных лесобразующих пород;

- ✓ не все лесообразующие породы охвачены изучением их географической и высотной изменчивости;
- ✓ в сети ГК слабо представлены популяции древесных пород из многолесных регионов, особенно лесных зон Урала, Сибири, Алтая, Дальнего Востока и др.;
- ✓ не изучена высотно-поясная изменчивость лесных видов в горных регионах, составляющих значительную часть лесопокрытой площади страны;
- ✓ не выявлены и не изучены сорта-популяции в большинстве регионов.

В целях обеспечения преемственности программ 1973 и 1993 г. и сопоставимости результатов исследований все работы по закладке новой сети ГК предполагалось проводить в соответствии с методикой «Изучение имеющихся и создания новых географических культур» [Изучение..., 1972] с внесением некоторых корректировок.

Согласно Программе, основное число пунктов закладки ГК планировалось приурочить к многолесной зоне и горным регионам, плохо обеспеченным производственными мощностями и кадрами, а также с учётом трудоёмкости работ; для испытания одного климатипа во всех случаях была принята минимальная площадь 0,05 га (в 3-х повторностях – 0,15 га). Если в пункте заготовки предполагалось проводить сбор семян в 2–3-х высотных поясах, то площадь ГК необходимо было увеличить в 2–3 раза. Количество семян по видам определялось на основе запланированной площади культур с учётом средней массы 1 000 шт., всхожести и сохранности всходов и семян в питомнике [Программа..., 1993].

Всего по России был запланирован сбор семян лесообразующих видов в 392 географических пунктах, закладка ГК – в 97 пунктах на общей площади 1 131,35 га. Площадь опытных объектов указывалась без учёта площади под различного рода разрывами (противопожарными, между блоками, повторностями и т.д.). Исходя из неравномерности и периодичности урожая семян большинства видов, а также длительности выращивания посадочного материала для полного выполнения новой Программы требовался период с 1994 по 2000 г.

Разработанная Программа (1993 г.) не была реализована в полной мере, однако был сделан подробный анализ недостатков, выявленных при осуществлении мероприятий по реализации Программы 1973 г. На основе оценки имеющихся на то время результатов изучения созданных региональных 17-летних ГК всех пород было отмечено, что не обобщены и не использованы практические данные для усовершенствования

действовавшего Лесосеменного районирования (1982). Основные методические упущения по отдельным мероприятиям были подробно изложены в проекте новой Программы, который не потерял свою актуальность и на сегодняшний день. Приведем ключевые выводы.

1. *Выбор пунктов закладки ГК и пунктов заготовки семян.* Подбор пунктов закладки и пунктов сбора семян был несколько схематичен (через определённое условное географическое расстояние), без учёта практических нужд лесосеменного районирования. Целесообразнее было бы испытывать потомства лучших насаждений региона (будущих поставщиков семян).

Основные части ареала той или иной породы следовало бы представлять в ГК не одним лесхозом, а 2–3 (возможно разными типами леса).

Сбор семян в популяциях полиморфных видов (дуб, ель и др.) проводили без учёта внутривидовых категорий (основные из них – рано и позднезрелая разновидность), имеющих разный хозяйственный эффект.

2. *Заготовка семян.* Иногда план по заготовке семян области (лесхозу) распределялся по разным лесхозам (лесничествам), что вело к испытанию потомств различных популяций в отдельных пунктах испытания. Отсутствовало обследование исходных насаждений, предназначенных для сбора семян, на наличие возбудителей опасных болезней, что могло способствовать распространению инфекций. Сбор семян проводили без учёта структуры насаждений по внутривидовым категориям.

3. *Выбор участков под культуры.* Методика допускает размещение повторностей опыта на нескольких идентичных по условиям участках. В опытах, предназначенных для выявления генетической сушности происхождения лесных пород, влияние экологических условий должно быть сведено к минимуму. Тем не менее были отмечены следующие недостатки: опыты закладывали в не подходящих для испытываемого вида экологических условиях (вымокание, вымерзание и т.д.); повторности опыта занимали разные экологические участки (пойменный и нагорный участок, к тому же в разных лесничествах; залежь и старая вырубка и т.д.); на одном участке повторности опыта намечали без учёта экологической мозаичности площади; в повторностях опыта применяли разные приёмы выращивания; ГК размещали под стеной леса; почвенными лабораториями не составлены детальные почвенные карты, исходя из сложности опыта.

4. *Подготовка почвы.* Методика предусматривала, за исключением отдельных условий, сплошную корчевку и вспашку. На практике

эти требования часто не соблюдали. Почву готовили несвоевременно, нередко весной перед посадкой культур.

5. *Выращивание сеянцев и их использование.* В лесных питомниках часто не проводили обеззараживание семян и почвы от грибных и других болезней, что приводило к изреживанию посевов, снижению выхода сеянцев, сокращению площади ГК. Сеянцы для одного опыта выращивали в разных питомниках, радикально отличающихся по условиям, или проводили переброску излишков сеянцев из одного пункта в другой. В одном опыте использовали сеянцы разного возраста (3–6 лет). Стрессовый эффект и разный стартовый рост сказываются на росте происхождений в последующие годы.

6. *Посадка.* На отдельных ГК климатипы высаживали в разные годы, весной или осенью одного года, вручную или механизированным способом.

7. *Лесокультурные уходы.* В большинстве ГК отмечено несвоевременное и некачественное проведение уходов. Отсутствие или низкое качество уходов привело к полной гибели некоторых опытов (Читинская, Иркутская, Оренбургская и др. области).

8. *Лесохозяйственные уходы.* Отмечено несвоевременное проведение рубок ухода, в основном рубки второстепенных пород. В ГК идет интенсивный отпад деревьев в результате длительного отсутствия необходимых и регулярно проводимых рубок ухода (в том числе в связи с отсутствием финансирования, а также с недопустимостью удаления крупномерных деревьев лесобразующих пород на объектах ЕГСК), естественного отбора и поражения/повреждения различными болезнями и вредителями [Николаева, Варенцова, 2019], что требует научного подхода к проведению рубок во избежание перечёркивания самой сути опыта [Мельник, 1996].

9. *Защита опытов.* ГК в большинстве случаев не были огорожены, что привело к полной или частичной их гибели от домашних и диких животных.

10. *Охрана опытов.* Отмечены случаи перепашки молодых ГК под застройку, кроме того, самовольные рубки дачниками и пр. нарушения. Отсутствие определенного юридического статуса объектов ГК очень часто приводит к печальным последствиям.

11. *Противопожарные мероприятия.* Не во всех случаях при закладке ГК были запроектированы противопожарные разрывы по периметру опыта и между повторностями. За разрывами между климатипами не проводят уходы, по ним устраивают дороги. Отмечена частичная или

полная гибель объектов ГК от пожаров [Михайлова, 2022; Николаева и др., 2022].

12. *Оформление опытов.* В большинстве случаев нет аншлагов, деланочных столбов с надписями номеров госреестра. Зарастают разрывы между блоками. Теряется документация на старые опыты (с уходом или смертью авторов ГК или исполнителей тем). Схемы и планы по ГК не вносят в лесоустроительные материалы. Не на все опыты заведены паспорта утверждённого образца.

В заключении Программы (1993) указывалось, что нарушение методических основ закладки сети ГК и технологических приёмов ухода за ними производственными предприятиями и научными учреждениями ведет к частичному или полному обесцениванию дорогостоящих опытов, потере ценной информации. Подчеркнута необходимость до минимума свести все отмеченные недостатки при расширении сети ГК, для чего нужны совместные усилия сторон, определённых Программой.

Однако и Программа 1993 г. также имела определённые недостатки. Общеизвестно, что проектирование, закладка и выращивание ГК должны базироваться на зонально-типологической основе. В Программе эти постулаты не всегда учитывались. Согласно Лесорастительному районированию СССР [Курнаев, 1973] территория Чувашской Республики была отнесена к зоне хвойно-широколиственных лесов. В то же время согласно новому Лесному плану республики [2019] ель в настоящее время занимает всего 3% площади лесов, однако это не помешало в Программе (1993) рекомендовать закладку нового объекта ГК ели в Порецком лесхозе, расположенном на юго-западе республики. Такие же рекомендации были разработаны и для Темниковского лесхоза Республики Мордовии, где ель занимает лишь 0,3% площади земель, покрытых лесной растительностью.

Принимая во внимание значимость ГК как объектов ЕГСК, согласно распоряжению Рослесхоза [Приказ... № 88, 1999], в 1999–2000 гг. была выполнена инвентаризация ГК «...с целью организации эффективного использования результатов многолетних исследований и разработки предложений по совершенствованию лесосеменного районирования...» [Проказин, 1978].

Основная цель создания объектов ГК основных лесобразующих пород в России – это совершенствование лесосеменного районирования на основе изучения географической изменчивости видов. Однако, несмотря на огромный объём экспериментальных материалов и значительное количество публикаций, уточняющих лесосеменное

районирование, при создании нового норматива, принятого в 2015 г. [Приказ... № 353, 2015], не было учтено мнение учёных, а районирование сведено к административному делению ареалов лесообразующих видов без учёта подрайонов и частей территорий районов – поставщиков семян. В отличие от лесосеменного районирования 1982 г. упущены из виду такие лесообразующие породы, как сосна кедровая корейская, пихта, бук; не было учтено видовое разнообразие ели и лиственницы; нет подразделения на лесосеменные подрайоны; не учтены особенности фенологии видов; один лесосеменной район может включать территории от степей и до горных лесов; протяжённость с юга на север одного лесосеменного района может достигать 450 км.

Согласно лесосеменному районированию 1982 г. для сосны обыкновенной было предусмотрено 85 лесосеменных районов, а по лесосеменному районированию 2015 г. – только 25; для 4-х видов ели было 59 районов, теперь – 13 и без разделения по видовой принадлежности; по 15 видам лиственницы – 74 района, теперь – 16 и также без разделения по видам. Таким образом, уточнения лесосеменного районирования, как это предполагалось при организации общесоюзной закладки ГК в 1973–1984 гг., не только не произошло, оно исказилось настолько, что стало зачастую вредным для его применения на практике.

По новым правилам Ленинградская и Псковская области (по сосне и частично по ели) отнесены к одному лесосеменному району, однако возможности использования инорайонных семян разные. Поставки семян сосны в Ленинградскую обл. из южной и средней Карелии должны быть допустимы, в отличие от поставок семян в Псковскую обл. Более того, вопрос использования лесных семян в разных частях одной области не может быть решён однозначно. Так, в Ленинградской обл. не рекомендуется использовать семена сосны и ели московских климатипов на севере, костромских – на западе области, но допустимо на юге и востоке области. Лесосеменное районирование как 2015, так и 2022 г. позволяет использовать семена *Pinus sylvestris* происхождением из регионов, значительно удалённых от Ленинградской и Псковской областей, в том числе из республик Татарстан и Башкортостан, Свердловской обл. и Удмуртской Республики; позволяет использовать семена ели с видовой принадлежностью к *Picea obovata* и её гибридным формам – из Республики Коми, Кировской обл., Пермского края, сохранность и продуктивность которых на опытных объектах в 2–3 раза уступает местным климатипам. Многолетние исследования ГК в Ленинградской и Псковской областях показывают категорическую недопустимость использования семян

из перечисленных выше регионов [Nikolaeva et al., 2014; Николаева и др., 2016]. Недопустимо также использование семян из южных регионов. В противном случае, то есть при использовании таких семян, лесное семеноводство, тем более на генетико-селекционном уровне, будет поставлено под угрозу с перспективой выращивания насаждений, аналогичных «дармштадтской» сосне. В то же время в Ленинградской обл. новое лесосеменное районирование не допускает использование семян сосны и ели из Республики Карелии даже в Лодейнопольском лесничестве, граничащем с Карелией. Однако культуры сосны происхождением из Пряжинского, Сортавальского, Медвежьегорского лесничеств и ели, выращенные из семян Пряжинского и Пудожского лесничеств, имеют хорошее фитопатологическое состояние и демонстрируют продуктивность на уровне с местным вариантом [Николаева, Жигунов, 2022].

Лесосеменным районированием 2015 и 2022 г. не предусмотрено создание лесных культур лиственницы в границах Владимирской, Калужской, Ленинградской, Московской, Псковской, Смоленской и других областей, расположенных вне естественного ареала породы, несмотря на успешный опыт создания таких культур Ф.Г. Фокелем, К.Ф. Тюрмером, В.Т. Собичевским, В.П. Тимофеевым, П.И. Дементьевым и др. Это противоречие часто вызывает «горячие дискуссии» научной общественности о законности создания лесных культур перспективного интродуцента за пределами ареала его распространения.

Принимая во внимание принцип «сеять семенами местного происхождения для дуба не терпит исключения», А.М. Шутяевым в 2009 г. было разработано и принято Научным советом Рослесхоза лесосеменное районирование дуба черешчатого с выделением 19 лесосеменных районов [Шутяев, 2011], в то время как районирование 2022 г., не учитывая позднюю и раннюю разновидности дуба, указывает только 8 районов. ЦНИИЛГиС в 2009 г. подготовил также материалы по районированию семян сосны, ели, бука [Шутяев, 2011]. М.В. Рогозин [2018] приводит схему геногеографического районирования для ареала сосны обыкновенной в России, предложенную С.Н. Санниковым и др. [2017], которая предусматривает сеть элементарных лесосеменных районов размером 1° по широте и 5° по долготе. Перечисленные научные достижения не были использованы при разработке лесосеменного районирования ни в 2015, ни в 2022 г.

В основе исследований в области лесной генетики по-прежнему лежит классический опыт изучения ГК, позволяющий определять уровень изменчивости в популяциях, между популяциями и провести

исследование взаимодействия генотипа и окружающей среды [Chałupka, 2002]. Таким образом, исходя из вышесказанного, важно отметить необходимость изучения ГК и разработки такого лесосеменного районирования в России, которое будет способствовать сохранению генофонда лесов и преумножению лесных богатств страны.

Несмотря на отсутствие государственных программ и целевой поддержки научных исследований по изучению имеющейся сети ГК, в последние годы появляются оригинальные публикации и диссертационные работы, посвященные популяционно-географической изменчивости основных лесобразующих пород России. Ряд учёных в своих работах отмечает существенные различия между климатипами по приживаемости [Ребко, Поплавская, 2008; Пак, 2021], сохранности [Раевский, Ильинов, 2002; Братилова, Орешенко, 2010; Кузнецова, Грек, 2016; Мерзленко и др., 2017], росту [Кузьмин и др., 2013; Кузьмин, Роговцев, 2016], устойчивости к вредителям и болезням [Гродницкая, Кузнецова, 2014; Кузьмин, Кузьмина, 2015; Николаева, Варенцова, 2019], продуктивности [Кищенко, 2000; Мельник и др., 2007; Карасев, 2009; Наквасина, 2013; Михайлова, 2022; Николаева и др., 2023, 2024], а также по составу хлорофилла и строению хвоинок [Лазарева, 2014; Пахарькова и др., 2014], составу эфирных масел [Ребко и др., 2021], по фенологии и семеношению [Николаева, Жигунов, 2012; Наквасина и др., 2018], характеристикам качества древесины [Мелехов и др., 2003; Новикова, 2006; Кузьмин, Роговцев, 2016; Мельник, 2022] и показателям её физико-механических свойств [Пронина, 2008; Ребко и др., 2023; Leontiev, Nikolaeva, 2009], по филогеографии популяций [Potokina et al., 2015] и многим другим признакам. Более подробно результаты этих работ будут изложены во 2-й книге монографии (2025).

Глава 8.

ПРИОРИТЕТНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ, СОХРАНЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛГР В КОНТЕКСТЕ ОБЩЕМИРОВЫХ ТЕНДЕНЦИЙ

Важнейшие задачи данной коллективной монографии, подготовленной совместно специалистами из разных областей лесной науки, – донести до максимально возможного числа учёных и специалистов лесного хозяйства России понимание проблематики сохранения, развития и устойчивого использования лесных генетических ресурсов, а также подготовить научное обоснование к внедрению ключевых принципов и подходов лесной генетики и селекции в государственную лесную политику Российской Федерации, лесохозяйственные планы и финансируемые государством и бизнесом программы.

Приоритетные действия в области ЛГР для Российской Федерации сформулированы ниже в соответствии со структурой Глобального плана действий по сохранению, устойчивому использованию и развитию ЛГР, который был утвержден на 38-й сессии Конференции ФАО¹²¹. Разработка рекомендуемых действий, базируясь на материалах, собранных в рамках подготовки данной монографии, 1-го и 2-го докладов «Состояние лесных генетических ресурсов мира» ФАО¹²², 1-го и 2-го национальных докладов «Состояние лесных генетических ресурсов Российской Федерации»¹²³, была основана на следующих принципах:

- ✓ генетическое разнообразие насаждений древесно-кустарниковых растений является основой биологической стабильности лесных экосистем, оно позволяет видам и лесным экосистемам адаптироваться к меняющимся условиям, в том числе к последствиям изменения климата, возникающим заболеваниям и пр.;
- ✓ помимо их незаменимого вклада в экологическую устойчивость лесов, ЛГР обеспечивают среду обитания и разнообразные источники питания для человека и животных, выполняют множество экологических функций, предоставляют многочисленные продукты и услуги;

¹²¹ <https://openknowledge.fao.org/items/80c362b5-5af1-45eb-99dc-b89af42bd809>

¹²² <https://www.fao.org/forest-genetic-resources/assessments/en/>

¹²³ <https://www.fao.org/4/i3825e/i3825e57.pdf>

- ✓ методическое сопровождение управления ЛГР и лесная селекция являются наукоемкими направлениями деятельности;
- ✓ распределение видов на территории России и природные границы их популяций не привязаны к административным границам, а эффективное управление ЛГР на всех уровнях зависит от готовности к диалогу всех заинтересованных сторон;
- ✓ инвентаризация и мониторинг генетического разнообразия способствуют формированию знаний, необходимых для правильного понимания состояния и тенденций изменения лесных экосистем; достоверные знания позволяют принимать адекватные, научно обоснованные решения в области сохранения, устойчивого управления и рационального использования ЛГР;
- ✓ сохранение *in situ* является наиболее распространенной практикой сохранения ЛГР, потому что большинство лесообразующих видов деревьев растёт в условиях дикой природы и не подвергается одомашниванию, их генетическое разнообразие остаётся под воздействием природных эволюционных процессов, их популяции управляются человеком в природных экосистемах или находятся на относительно начальном этапе отбора (одомашнивания) по сравнению с сельскохозяйственными культурами;
- ✓ генетическое разнообразие древесно-кустарниковых растений является основой для настоящих и будущих программ селекции и выведения новых сортов;
- ✓ эффективное сохранение и рациональное использование ЛГР возможно только при условии реализации полномасштабных селекционных программ в отношении важнейших хозяйственно значимых лесообразующих видов (пород) деревьев.

Ключевые идеи рекомендуемых ниже приоритетных действий были сформулированы на основе Проекта программы «Изучение, сохранение и рациональное использование лесных генетических ресурсов России» [2015] и решений конференций «Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири» (2015) и «Сохранение лесных генетических ресурсов» (2017, 2019, 2022, 2024). Перечень приоритетных действий, по сути, является набором магистральных направлений исследований, требующих вложения значительных финансовых, организационных, временных, интеллектуальных ресурсов, научных и производственных заделов. Выполнение рекомендуемых действий по каждому направлению предполагает взаимодействие отраслевой, академической и вузовской науки, а также органов законодательной и исполнительной власти страны.

8.1. Мониторинг и изучение состояния лесных генетических ресурсов

Общее состояние лесных биомов, а также видов древесных и кустарниковых растений в настоящее время достаточно хорошо и с высокой периодичностью отслеживается на национальном и международном уровнях. Однако генетическое разнообразие древесных растений редко контролируется, а оперативные системы генетического мониторинга все еще находятся в недостаточно развитом состоянии. Несмотря на то что существуют отдельные свидетельства генетической эрозии конкретных видов, объём утраты генетического разнообразия остаётся в значительной степени неопределённым из-за отсутствия долговременных генетических данных в большинстве стран.

Рациональное управление лесами требует наличия точных знаний и информации относительно лесных экосистем и составляющих их приоритетных лесообразующих видов. Вопреки тому, что в настоящее время во всем мире генетическое разнообразие сокращается, существующий мониторинг генетического разнообразия отстаёт от мониторинга видового разнообразия, на практике применяется небольшое число индикаторов генетического разнообразия, в связи с чем актуальны их совершенствование и разработка.

Российские леса имеют общемировое значение как один из последних сохранившихся полигонов для изучения факторов формирования естественного генетического разнообразия лесов на всех иерархических уровнях организации живой природы. Резервные, защитные и эксплуатационные леса (ст. 110 Лесного кодекса РФ) выделены в пределах естественно-исторически сложившихся, взаимосвязанных генными потоками систем популяций разного уровня. В пределы естественных ареалов видов вписаны искусственные популяции (лесные культуры, плантации) этих же видов, которые могут обладать пониженным генетическим потенциалом.

Актуальные направления действий и необходимые мероприятия для улучшения сбора данных и мониторинга ЛГР:

- ✓ Научно-методическое обеспечение работ по формированию федерального и региональных реестров ЛГР. Разработка, поддержка и развитие национальных и региональных информационных систем/реестров, баз (мета)данных по ЛГР (видовой уровень). Внедрение современных методов цифровизации, в том

числе автоматических методов интеграции и актуализации распределённых баз данных.

- ✓ Создание и формализация научно обоснованных национальных и региональных списков приоритетных видов древесных и кустарниковых растений Российской Федерации для сохранения ЛГР и управления ими¹²⁴. Обеспечение методической помощи в подготовке списка приоритетных видов древесных и кустарниковых растений отдельных регионов Российской Федерации.
- ✓ Формирование интегральной информационной системы инвентаризации ЛГР (популяционный уровень) с привязкой к пространственной популяционной структуре видов, включающей информацию о перечне и географии распространения генов и их комплексов, контролирующих наиболее важные адаптивные и хозяйственно ценные признаки.
- ✓ Совершенствование и улучшение методов сбора информации о ЛГР, в том числе в рамках регулярных инвентаризаций лесов. Разработка методики включения сбора данных о ЛГР в государственную инвентаризацию лесов и планирование управления лесами.
- ✓ Уточнение особенностей внутривидовой дифференциации приоритетных видов древесных растений в масштабе их российских ареалов, в том числе оценка внутривидовых границ с изучением особенностей их связи с физико-географической структурой ареала вида.
- ✓ Создание всероссийской общедоступной популяционно-генетической базы основных лесообразующих пород на основе единых стандартов и генетических маркеров. Для этого необходимы:
 - ◆ оптимизация и унификация подходов и методов, применяемых для анализа генетической структуры популяций приоритетных видов: разработка методических вопросов о размещении выборок в пределах ареала вида, последовательности и этапности использования различных методов и подходов к оценке генетической изменчивости;

¹²⁴ Установление списка приоритетных видов древесных и кустарниковых растений Российской Федерации имеет основополагающее значение для эффективного сохранения ЛГР. Эти действия будут способствовать грамотному распределению ограниченных ресурсов на охрану и рациональное управление наиболее важными видами, на разработку соответствующих селекционных программ. Подробнее см. [Паленова и др., 2022].

- ◆ внедрение оптимизированных двухэтапных методов, включающих недорогие методы популяционной фенетики, в дополнение к методам биохимической и молекулярной генетики, применяемым на последующих этапах оценки генетической изменчивости.
- ✓ Разработка индикаторов генетического разнообразия (оценки уровня генетической эрозии) и методик их применения в практике сохранения и использования ЛГР.

Актуальные направления изучения ЛГР:

- ✓ Изучение эколого-географической дифференциации древесных видов с огромными трансконтинентальными ареалами: исследование характера и природы климатически обусловленного разнообразия внутри единой генетической системы – группы близкородственных видов (например, сосен, пихты, лиственницы, ели и их ближайших родственников).
- ✓ На основе интегрированной информации о внутривидовой дифференциации лесообразующих видов в масштабе их российских ареалов необходимы:
 - ◆ разработка методов и создание карт пространственной генетико-популяционной структуры приоритетных видов и внутривидовых таксонов с описанием основных особенностей их генетической структуры (частоты аллелей, уровень изменчивости и гетерозиготности, степень дифференциации и др.). Особое внимание при этом должно уделяться выявлению:
 - «предковых» популяций (обладают повышенным адаптивным потенциалом), центров разнообразия вида, высоко- и низкополиморфных популяций;
 - маргинальных популяций, популяций в экологически экстремальных (в том числе высокогорных) экотопах;
 - оптимума показателей генетической изменчивости по адаптивно важным генам;
 - узко и широко адаптированных генотипов и популяций;
 - ◆ изучение связи уровня генетической изменчивости с динамикой роста и устойчивостью деревьев и насаждений приоритетных видов.
- ✓ Изучение геномной и эпигеномной изменчивости, связанной с адаптацией древесных растений приоритетных видов деревьев к гетерогенной среде. Анализ роли взаимодействий

«генотип–среда» в поддержании устойчивости популяций в варьирующих условиях среды обитания.

- ✓ Поиск «олигогенов», вклад которых в изменчивость селективируемого признака должен быть достаточно высоким и измеряться десятками процентов.
- ✓ Изучение и анализ (для оценки уровня генетической эрозии) параметров генетической структуры приоритетных видов в эксплуатируемых и неэксплуатируемых насаждениях, в том числе:
 - ◆ генетических резерватов с целью получения оценок генетической гетерогенности «фоновых», контрольных, популяций, не испытывающих антропогенных воздействий;
 - ◆ естественных лесов различного целевого назначения (резервных, защитных и эксплуатационных);
 - ◆ лесных культур и искусственных лесов, в том числе:
 - местных насаждений, созданных из обычных, «нормальных» семян;
 - предположительно генетически улучшенных насаждений, созданных из сортовых и улучшенных семян, полученных в результате популяционной селекции;
 - ◆ молодняков, возникших на землях сельскохозяйственного назначения, вышедших из оборота, техногенных ландшафтах (например, в зонах угледобычи и деятельности нефтегазового комплекса)¹²⁵ и пр.
- ✓ Изучение процессов трансформации ЛГР в условиях хронического ионизирующего радиоактивного излучения на радиоактивно загрязненных землях и вопросов биологической устойчивости ключевых видов, образующих лесные экосистемы, их взаимодействия друг с другом и окружающей средой в условиях хронического облучения.
- ✓ Формирование программы комплексного изучения реакции ЛГР на изменение климата: изучение смещения границ ареалов, лесорастительных зон, породного состава, продуктивности и устойчивости лесов, разработка научно обоснованных методов адаптивного менеджмента (управляемой миграции) и пр. с позиции динамики структуры популяций и скорости генетико-эволюционных процессов.

¹²⁵ Эти объекты представляют интерес для изучения закономерностей динамики генофондов при расширении ареалов лесобразующих видов. Кроме того, в связи с большими площадями таких лесов на территории Российской Федерации их влияние на генетическую структуру и устойчивость лесобразующих видов может оказаться очень существенным.

8.2. Сохранение лесных генетических ресурсов

Леса России с их естественно-исторически сложившейся популяционной структурой древесных видов представляют ценность в качестве «резервного хранилища» генетического разнообразия, необходимого для полноценного воспроизводства генофонда лесов не только России, но и сопредельных государств, где большая часть лесов имеет искусственное происхождение с обеднённым генетическим разнообразием.

Действия, направленные на сохранение ЛГР, должны обеспечить оценку генетической эрозии вида/популяции, её замедление, остановку или реставрацию, а также стимулирование процессов, направленных на сохранение и поддержание адаптивного потенциала видов. Мероприятия по сохранению ЛГР должны осуществляться на основе глубоких научных знаний, с позиций целостности видов как интегрированных популяционных систем и понимания их экосистемной роли. Для обеспечения эффективной охраны потребуются расширенные знания о наилучших подходах к созданию, уходу и хранению коллекций *ex situ* и интеграция концепции генетического разнообразия в управление охраняемыми территориями для сохранения *in situ*. Обеспечение и восстановление адаптационного потенциала может потребовать восстановления связанности популяций, увеличения их численности, а в некоторых случаях – активного управления адаптационным генетическим потенциалом. Приоритеты сохранения ЛГР должны определяться путем объединения результатов оценок угроз ЛГР и существующих в стране/регионе потребностей и ресурсов.

В области сохранения ЛГР российскими лесоводами, лесными генетиками и селекционерами достигнуты значительные успехи. Это выражается в большом количестве выделенных в естественных лесах генетических резерватов, а также в создании полевых генетических банков, среди которых преобладают архивы клонов лучших по селективируемым признакам плюсовых деревьев. Несмотря на это, существует необходимость в совершенствовании систем и программ сохранения ЛГР как *in situ*, так и *ex situ*, в том числе из-за ограниченности их охвата с точки зрения как видового, так и популяционного разнообразия. Сохранение *in situ* остается предпочтительным подходом в случае сохранения ЛГР, поскольку оно поддерживает эволюционные процессы в популяциях. В идеале усилия по сохранению *in situ*

должны охватывать весь ареал каждого вида. Сохранение *ex situ* дополняет сохранение *in situ* и является важной резервной мерой, особенно когда размер популяции вида в естественной среде обитания невелик. Важно помнить, что применение научных принципов сохранения генетического разнообразия древесных растений не мешает людям рационально использовать сохранённые ресурсы.

Актуальные направления действий

- ✓ Сокращение разрыва между природоохранными действиями, направленными на экосистемы и виды, и действиями на популяционно-генетическом уровне, т.е. усиление внимания к охране ЛГР, в том числе за счет организации национального мониторинга природоохранных действий по сохранению генетического разнообразия *in situ* и *ex situ* приоритетных лесообразующих видов деревьев и кустарников.
- ✓ Разработка принципов ведения мониторинга природоохранных действий по сохранению генетического разнообразия *in situ* и *ex situ* приоритетных видов деревьев и кустарников и его реализация, в том числе путём создания интегрированной базы (мета)данных по коллекциям *ex situ* (ботанических садов, дендрариев, архивов клонов, криобанков и пр.), а также по оценке встречаемости дендрофлоры России на ООПТ разных категорий.

Развитие научных основ сохранения ЛГР

- ✓ Изучение динамики популяционных генофондов в ходе лесообразовательного процесса (сукцессий) и естественных механизмов поддержания оптимального (в соответствующих лесорастительных условиях) генотипического состава популяций и влияния на него различных естественных и антропогенных факторов (включая изучение влияния различных методов ведения лесного хозяйства), в том числе путем проведения натурных экспериментов и разработки математических моделей оптимизации программ сохранения приоритетных видов деревьев методами *in situ* и *ex situ*, а также разработки принципов сохранения ЛГР при использовании и возобновлении лесов.
- ✓ Разработка научного обоснования формирования программ сохранения ЛГР методами *in situ* и *ex situ*, а также принципов сохранения и воспроизводства оптимального уровня популяционно-генетического разнообразия ключевых лесообразующих видов деревьев при использовании, восстановлении

и возобновлении лесов. Реализация национальной и региональных стратегий сохранения *in situ* и *ex situ* ЛГР.

- ✓ Разработка методов экономической оценки последствий эрозии генофондов популяций приоритетных видов, мероприятий по их улучшению, достижению и поддержанию оптимального уровня генетического разнообразия с учетом природного и хозяйственного разнообразия земельных ресурсов России.
- ✓ Разработка критериев разделения лесов на категории, различающиеся по способу воспроизводства и генетическому потенциалу популяций лесообразующих видов: естественные леса и лесные культуры (искусственные леса).
- ✓ Научное обоснование критериев и индикаторов оптимального соотношения площадей естественных и искусственных лесов для разных регионов, а также предельно допустимых объемов и правил размещения генетически обеднённых лесных культур и промышленных плантаций во избежание снижения устойчивости лесных экосистем России в целях обеспечения сохранения естественно-исторически сложившейся популяционной структуры и генетического потенциала лесообразующих видов и экологической устойчивости лесных экосистем России в целом.

Укрепление национальной системы сохранения *in situ*

- ✓ Анализ недостатков и просчётов (Gap-анализ) существующих природоохранных усилий по созданию новых единиц сохранения *in situ* ЛГР на охраняемых территориях, в управляемых лесах и на других территориях.
- ✓ Научное обоснование оптимизации пространственного размещения объектов сохранения *in situ* для каждого приоритетного вида деревьев и кустарников с учетом структуры их внутривидовой дифференциации и физико-географических особенностей ареала. Для этого в том числе необходимы:
 - ◆ проведение сравнительного пространственного анализа распространения видов деревьев и сети охраняемых территорий разных категорий, оценка эффективности защиты *in situ*;
 - ◆ научный анализ рациональности выделения лесных генетических резерватов и плюсовых насаждений конкретных видов и обоснование выделения новых лесных генетических резерватов, плюсовых деревьев и насаждений, ПЛСУ с учетом

особенностей популяционно-генетической дифференциации каждого вида в пределах ареала.

- ✓ Анализ размещения видов деревьев и кустарников, указанных в красных книгах, на территориях ООПТ разных категорий. Разработка программ по восстановлению и реинтродукции редких и находящихся под угрозой исчезновения видов деревьев и кустарников Российской Федерации/субъектов Российской Федерации.

Укрепление национальной системы сохранения *ex situ*

- ✓ Выявление пробелов (Gap-анализ) в формировании коллекций *ex situ* ЛГР, создание базы (мета)данных по коллекциям *ex situ* ЛГР. Разработка рекомендаций.
- ✓ Анализ пробелов (Gap-анализ) в размещении нуждающихся в охране видов деревьев и кустарников Красной книги РФ в различных категориях защиты *in situ*. Разработка рекомендаций.
- ✓ Разработка научного обоснования формирования, сохранения и расширения генетически репрезентативных коллекций *ex situ* ценных генотипов древесных растений, их инвентаризации и расширения соответствующих информационных баз (мета)данных.

Сохранение генетического разнообразия в практике использования ЛГР

- ✓ Разработка популяционно-генетических принципов сохранения и воспроизводства ЛГР при ведении хозяйства в эксплуатационных и защитных лесах. Для чего необходимо запланировать:
 - ◆ проведение соответствующих натуральных и компьютерных экспериментов с целью выявления влияния разных технологий использования и возобновления лесов;
 - ◆ усовершенствование правил заготовки древесины и лесовосстановления/лесоразведения, гарантирующих сохранение генетического потенциала и устойчивости лесов;
 - ◆ актуализацию (с позиции снижения генетической эрозии насаждений) нормативных документов, регламентирующих правила ведения лесного хозяйства, включая правила рубок и лесовосстановления/лесоразведения.
- ✓ Внедрение (в том числе в нормативную базу) методов непрерывного «динамического» сохранения генетического разнообразия всех эксплуатационных лесов, их интеграция в практику лесного хозяйства в виде рекомендаций по сохранению генетического разнообразия при проведении рубок и лесовосстановления/лесоразведения.

8.3. Использование, развитие и управление лесными генетическими ресурсами

Международная лесная политика XXI в. направлена на сохранение естественных лесов и создание лесных плантаций целевых пород для промышленных нужд. Поэтому организация программ и плана действий по созданию объектов лесного селекционного семеноводства основных лесообразующих пород, повышению эффективности лесокультурного процесса на всех этапах их выращивания входит в число актуальных задач лесной генетики и селекции. Очевидна необходимость перехода к новой эффективной селекции, целью которой будет не абстрактное «генетическое улучшение лесов», а выведение высокопродуктивных и/или обладающих другими ценными свойствами сортов-популяций, сортов-гибридов, сортов-линий и сортов-клонов, предназначенных для выращивания искусственных высокотехнологичных насаждений в контролируемой среде. Таким образом, необходимо, опираясь на имеющийся передовой опыт и созданные в России генетико-селекционные и семеноводческие объекты, существенно модернизировать программы лесного селекционного семеноводства и интегрировать их в программы искусственного лесовосстановления, разработать общероссийские и региональные программы. Использование, развитие и управление ЛГР в Российской Федерации должно учитывать сложную иерархическую относительно устойчивую хорологическую структуру популяций лесообразующих видов и опираться на адаптивные преимущества этих взаимосвязанных многопопуляционных систем.

Актуальные направления действий в отношении обеспечения лесными репродуктивными материалами и соответствующего мониторинга их оборота

- ✓ Разработка нового научно обоснованного варианта лесосеменного районирования и специального районирования для сортов лесообразующих видов, в том числе «сортов-популяций», выделяемых по результатам изучения географических культур.
- ✓ Развитие и использование лесных биотехнологий для:
 - ◆ генетической паспортизации и мониторинга лесных репродуктивных материалов: определение генетической чистоты, а также оценки законности происхождения и пр.;
 - ◆ клонального микроразмножения производства посадочного материала в целях создания лесосырьевых культур плантационного типа или ландшафтного дизайна.

- ✓ Разработка новых общероссийских и региональных программ по лесной селекции и селекционному семеноводству на ближайшие 10–20 лет, в которых будут учтены состояние объектов ЕГСК/ССО страны/региона, потребности в селекционно улучшенных семенах, региональные возможности лесных предприятий и научных организаций, накопленный опыт и последние достижения лесной генетики, селекции и семеноводства, экономическое обоснование эффективности лесного семеноводства с указанием этапов работ, сроков их выполнения и объёмов, а также с возможностью объективной экспертной проверки.

Развитие научных основ лесной селекции и селекционного семеноводства

- ✓ Исследование и анализ изменчивости количественных признаков разной природы фенотипов (габитуальных, морфологических, анатомических, физиологических, фенологических, биохимических, эпигенетических), различных ДНК-маркёров в опытных популяциях генетико-селекционных объектов (географических культурах, испытательных культурах, клоновых и семейственных плантациях плюсовых деревьев) для выявления адаптивно и селекционно важных генетических и эпигенетических маркёров лесобразующих видов.
- ✓ Формирование программы развития методов селекции с помощью генетических маркёров (marker-assistant selection), идентификации генотипов по фенотипам с помощью «фоновых признаков», отбора перспективных фенотипов по полногеномным генотипам (геномная селекция), редактирования генов, селекции на взаимодействие «генотип–среда», селекции на гетерозис, микрклонального размножения, «реювенилизации» и клонового отбора, изучения и использования механизмов регуляции работы эпигенов и др. в целях ускорения развития лесной селекции и методов идентификации генов, отвечающих за селекционируемые и адаптивно важные признаки, быстрого выявления ценных генов и генотипов (на испытательных культурах и клоновых плантациях плюсовых деревьев).
- ✓ Развитие и использование лесных биотехнологий для:
 - ◆ селекционного отбора на основе клеточной и тканевой селекции *in vitro* и сохранения генотипов, устойчивых, например, к антропогенному загрязнению среды;

- ◆ модификации генома древесных растений (включая трансгенез и генетическое редактирование) с помощью методов генной инженерии с целью ускорения их роста, повышения устойчивости и улучшения экономически ценных признаков и свойств (в сочетании с разработкой оценки биобезопасности разработок).
- ✓ Разработка алгоритмов селекции на интенсивность роста, устойчивость к лимитирующим факторам, декоративность и другие признаки для различных видов.
- ✓ Изучение корреляции между признаками интенсивности роста семенных потомств в испытательных культурах, с одной стороны, и вегетативных потомств в архивах клонов, с другой.
- ✓ Разработка и внедрение методов внутрисемейного и массового отбора в испытательных культурах, семейственных ЛСП-1, а также улучшенных ПЛСУ, созданных смесью полусибсов ПД.
- ✓ Обновление «модели сортов», методов и возраста отбора плюсовых деревьев, а также методов их ускоренной генетической оценки в испытательных культурах¹²⁶.
- ✓ Проведение оценки генетической структуры и выявление устойчивых генотипов:
 - ◆ молодняков на землях сельскохозяйственного назначения, вышедших из оборота, и на техногенных ландшафтах (например, в зоне деятельности нефтегазового комплекса) для поиска ценных быстрорастущих, рано вступающих в семенное, устойчивых к стрессовым факторам среды и пр. генотипов;
 - ◆ лесных насаждений после вспышек размножения вредителей и болезней, сильных засух и пр. и вовлечение их в селекционный процесс.
- ✓ Изучение вопроса повышения рентабельности селекционных программ за счет изменения приоритетов (направлений) лесной селекции с учетом рыночного спроса; например, одного из наиболее быстрокупаемых направлений – отбора на декоративность и семенную продуктивность.

¹²⁶ Разработка обновленных методов отбора ПД и их окончательной генетической оценки по потомствам в более молодом возрасте для ускорения этапов селекции направлена на получение улучшенного крупномерного посадочного материала с закрытой корневой системой для целевых плантаций с применением специальных технологий (невысокая густота насаждений, высокое плодородие почв на уровне не ниже II класса бонитета, сокращенный на 30–50% оборот рубки и др.). В обновленной методике следует допустить возможность применения различных схем и методов селекции на усмотрение научных кураторов, но с обязательной рецензией проектов квалифицированными специалистами.

- ✓ Разработка методов и нормативов генетической репродуктивной изоляции плантационных сортовых лесов от естественных насаждений каждого конкретного вида, в том числе на основе научных исследований с проведением натурных /полевых, аналитических и имитационных компьютерных экспериментов по обоснованию предельно допустимых объёмов и правил размещения плантационных лесов, гарантирующих сохранение популяционной структуры и генетического потенциала лесообразующих видов.

Действия в отношении объектов лесного селекционного семеноводства

- ✓ Обновление нормативной базы в отношении объектов лесного селекционного семеноводства (лесосеменное районирование, генеральная схема лесного семеноводства, ОСТ на все объекты ЕГСК/ССО).
- ✓ Воссоздание института научных кураторов и базовых по лесному селекционному семеноводству хозяйств (опытных лесных семеноводческих предприятий/лесничеств и лесосеменных производственных станций) при этих организациях, основной задачей которых является создание объектов ЕГСК/ССО лесообразующих пород, осуществление всех необходимых уходов за данными объектами, их охрана и эксплуатация.
- ✓ Разработка проектов на создание ССО по модернизированным методикам и создание ускоренными темпами новых ССО взамен «устаревших», в том числе:
 - ◆ разработка научно обоснованных подходов к выделению новых генетических резерватов с целью создания семенных заказников и объектов популяционной селекции ключевых лесообразующих видов;
 - ◆ разработка научного обоснования оптимизации густоты посадки ЛСП; проведение подеревного учёта с отбором лучших клонов и деревьев и дальнейшего изреживания на уже созданных ЛСП; разработка устройства для сбора шишек в кронах деревьев на ЛСП; проведение замены отдельных высоковозрастных ЛСП на новые ССО; разработка рекомендаций по замене ЛСП на новые испытательные культуры, архивы клонов и ЛСП-1,5;
 - ◆ продолжение работ по оценке и изучению существующих географических культур и по созданию новых географических культур, что будет способствовать в том числе развитию

в России адаптивного менеджмента (управление миграцией путем перемещения растительного материала разного географического происхождения для лесовосстановления и их поддержания в условиях изменения климата).

- ✓ Модернизация методологии оценки и технологий инвентаризации ССО/объектов ЕГСК, в том числе на основе дистанционного зондирования, цифровой картографии, биоинформационной и генетической индикации.
- ✓ Проведение очередной инвентаризации объектов ЕГСК/ССО (с обязательным участием в ней научных кураторов-селекционеров), в которой будут реализованы задачи по изучению сохранности привоев, точности маркировки родословных на плантационных объектах и пр.
- ✓ Научное обоснование и поиск источников финансирования работ по лесной селекции и семеноводству.

Производственные мероприятия и действия в отношении улучшения адаптивных и продуктивных свойств лесов при искусственном восстановлении лесов

- ✓ Оптимизация процесса документирования оборота высококачественных лесных репродуктивных материалов для поддержки усилий по лесовосстановлению и лесоразведению.
- ✓ Осуществление оценки генетических эффектов и внедрение новых и разрабатываемых методов и технологий лесовосстановительных мероприятий, направленных на сохранение устойчивости селекционно улучшенных искусственных насаждений:
 - ◆ технологии создания лесных культур комбинацией семян, выращенных из семян, собранных в нескольких соседних популяциях для сохранения и повышения генетической гетерогенности популяций;
 - ◆ метода «плантационно-обсеменительных культур», заключаемых с использованием небольшого числа высокоурожайных привитых деревьев, способных быстро обсеменить участки крупных гарей, лишенных естественных источников семян главной породы;
 - ◆ методов популяционной селекции;
 - ◆ одновременной селекции из одного генетического пула на различные целевые признаки (Multiple Population Breeding System);
 - ◆ создания «многолинейных» и «многосортовых» искусственных популяций;

- ◆ создание смешанных культур с использованием видов, дополняющих друг друга.

Производственные мероприятия и действия в отношении создания и использования сортов с заданными свойствами для промышленного плантационного лесоводства

- ✓ Разработка сортов, линий и гибридов для создания целевых плантаций древесных растений по признакам декоративности, семенной продуктивности и интенсивности роста в начальный период онтогенеза.
- ✓ Продолжение разработки и совершенствование технологий клеточной селекции и клонального микроразмножения элитного посадочного материала для создания быстрорастущих генетически маркированных лесных плантаций.
- ✓ Внедрение в практику (в том числе нормативную) учёта критериев и индикаторов оптимального соотношения площадей естественных лесов и плантационных сортовых лесов для разных пород и регионов страны.

8.4. Политика, институты¹²⁷ и наращивание потенциала

Сохранение, использование и развитие ЛГР вносят важный вклад в устойчивое развитие стран, включая устойчивое управление лесами, а также в глобальные усилия по сохранению биоразнообразия, смягчению последствий изменения климата и борьбе с опустыниванием. Однако важность ЛГР во всем мире по-прежнему часто упускается из виду политиками, практиками и широкой общественностью. Чаще генетические аспекты принимают во внимание при управлении искусственными насаждениями (лесными культурами и промышленными лесными плантациями), а не естественными лесами, в то время как именно последние содержат большую часть генофонда древесных растений.

Сложность организации управления ЛГР в России связана с межведомственным характером их управления и распределения ответственности за ЛГР, недостаточной интеграцией генетических подходов и методов в соответствующую более широкую национальную политику и стратегии, такие как национальная лесная политика, национальная

¹²⁷ Институты, или институциональная основа, относятся к соответствующим программам, политике и законодательству, касающимся лесов и ЛГР, а также к структурам и механизмам, поддерживающим сотрудничество между заинтересованными сторонами, образование, исследования и повышение осведомленности [ФАО, 2014а].

стратегия и план действий по сохранению биоразнообразия, а также национальная стратегия адаптации к изменению климата. Отсутствие национальной стратегии по ЛГР затрудняет эффективное распределение ограниченных ресурсов, когда цели, потребности и приоритеты работы с ЛГР не определены и не согласованы различными заинтересованными сторонами.

Существует большая потребность в улучшении просвещения в области ЛГР, особенно на уровне технического и профессионального образования и обучения. Также важно усилить академическое образование в области ЛГР, чтобы создавать необходимый научный опыт для проведения НИОКР в поддержку практического управления ЛГР.

Поскольку ареалы многих видов древесных растений расположены на территории нескольких стран, а изменение климата усиливает взаимозависимость стран в сохранении и использовании ЛГР, необходимы дальнейшие действия по международному сотрудничеству в области ЛГР и участие в разнообразных соответствующих механизмах международного и регионального сотрудничества.

Адаптивную генетическую изменчивость, которая играет роль «мобилизационного генетического резерва», аккумулированного видами деревьев в российских лесах в течение длительной естественной истории, необходимо рассматривать в качестве стратегически важного государственного ресурса, тщательно оберегать и рачительно использовать.

Актуальные направления действий:

Политика и управление

- ✓ Развитие действенных механизмов межведомственного сотрудничества и координации работ в области ЛГР, объединяющих работу соответствующих министерств и научных институтов различных ведомств и вузов России.
- ✓ Актуализация и совершенствование нормативно-правового сопровождения объектов и процессов сохранения, развития и использования ЛГР.
- ✓ Научное обоснование стратегических перспективных направлений в области сохранения, развития и устойчивого управления ЛГР, национальной и региональных программ, плана перспективных научных исследований и разработок.
- ✓ Интеграция управления ЛГР в планирование управления лесами и соответствующую более широкую национальную политику, стратегии и планы действий. Содействие использованию существующих и новых технологий в управлении ЛГР.

- ✓ Разработка эффективных индикаторов генетического разнообразия/генетической эрозии, которые отслеживают выполнение и эффективность намеченных планов.
- ✓ Мобилизация финансовых ресурсов для сохранения, использования и развития ЛГР.

Образование и осведомлённость

- ✓ Укрепление образовательного, технического и исследовательского потенциала в области ЛГР: разработка специальных курсов, профподготовка специалистов и формирование современной информационной и лабораторной базы для решения задач лесной генетики и селекции (создание баз метаданных по ЛГР, изучение молекулярно-генетических и популяционных механизмов формирования генотипической и фенотипической изменчивости организмов, развитие молекулярно-генетического картирования и расшифровки геномов приоритетных видов деревьев, разработка эффективных методов селекции и генетической инженерии на базе геномных и постгеномных технологий и пр.).
- ✓ Разработка методологии включения данных о ЛГР в планирование управления лесами и создание учебных курсов по интеграции генетических аспектов и методов динамического сохранения ЛГР в практику управления лесами.
- ✓ Повышение осведомленности о важности ЛГР: популяризация сложных наукоёмких итогов изучения, мониторинга и развития ЛГР в доступном для неспециалистов формате.

Международное и региональное сотрудничество

- ✓ Расширение международного сотрудничества по обмену информацией, технологиями и генетическим материалом с целью обучения и усиления потенциала, развития актуальных направлений в изучении, использовании, сохранении ЛГР Российской Федерации.
- ✓ Присоединение к международной схеме сертификации лесного репродуктивного материала в рамках Организации экономического сотрудничества и развития.
- ✓ Участие в разработке международных документов ФАО в области изучения, сохранения и использования ЛГР.
- ✓ Дальнейшая разработка системы мониторинга ЛГР Российской Федерации, отслеживающей реализацию Глобального плана действий ФАО по сохранению, устойчивому использованию и развитию ЛГР, включая реализацию требований к отчётности для глобальных оценок состояния ЛГР.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ состояния дел в области изучения, сохранения и рационального использования ЛПР, выполненный в первой книге монографии, позволяет выделить наиболее актуальные проблемы, без решения которых дальнейший прогресс в этой стратегически важной для России сфере вряд ли будет существенным. Коротко перечислим эти проблемы и наметившиеся пути их решения.

В настоящее время лесные генетики для описания наследственной изменчивости видов древесных растений преимущественно используют селективно нейтральные маркёры ДНК, такие как микросателлитные локусы, что позволяет оценивать миграционные потоки и дрейф генов. Их применение позволило достичь несомненных успехов в таких сферах, как уточнение систематического статуса и построение «филогенетического древа» родов и семейств древесных растений, выявление путей миграции и поиск «предковых» популяций видов, определение влияния миграционных потоков и дрейфа генов на внутривидовые процессы дифференциации ареальных совокупностей деревьев.

Однако, в связи с нейтральностью используемых маркёров, пока не удаётся в должной мере оценить влияние отбора на формирование популяционной структуры видов и повысить эффективность селекции. Определённые надежды в этой связи возлагаются на популяционную геномику и геномную селекцию, которые основаны на использовании огромного числа однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs), распределённых по всему геному, что позволяет выявить участки ДНК и гены, связанные с изменчивостью адаптивных признаков. При таком подходе удаётся обнаружить десятки SNPs, в том числе в кодирующих участках, которые коррелируют с изменчивостью адаптивных признаков. Это уже позволяет выявлять конкретные гены, связанные с устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам, что может быть использовано для уточнения пространственной адаптивной популяционной структуры видов, формирующейся под влиянием отбора, а также для идентификации и конструирования генотипов при селекции. Однако вклад этих участков ДНК в общую изменчивость адаптивных признаков редко выходит за 5%-й барьер, что не позволяет эффективно применять их для конструирования ценных генотипов долгоживущих древесных растений традиционными методами, основанными на гибридизации и отборе. Для этой цели предпочтительны «олигогены», вклад которых в изменчивость селективируемого признака должен измеряться десятками

процентов, а их практически приемлемое число не должно быть очень большим. Вероятно, не менее сложной задачей является и конструирование ценных генотипов методами редактирования генома, если в этот генотип необходимо включить большое число генов со слабыми эффектами.

Исходя из вышеизложенного можно заключить, что, во-первых, одной из важнейших задач, стоящей перед молекулярными генетиками, является поиск «олигогенов» с большим вкладом в наследование адаптивных признаков. Во-вторых, в принципе нерационально ограничиваться изучением изменчивости популяций только лишь на молекулярном уровне с использованием ДНК-маркёров. Наследственная изменчивость непременно должна оцениваться и на уровне организмов (фенотипов). В этой связи ещё в 1980-е гг. Н.В. Глотовым (1983) была разработана программа поэтапного изучения генетической гетерогенности популяций в масштабе ареала вида. Эффективность применения её начальных этапов была продемонстрирована В.Л. Семериковым на дубах (1986) и А.И. Видякиным на сосне обыкновенной (2004). Согласно этой программе после обобщения всех имеющихся данных по особенностям биологии и изменчивости вида в его естественном ареале, а также нанесения на карту потенциальных изоляционных барьеров предполагалось крупномасштабное обследование изменчивости количественных и качественных признаков-фенов, используемых в таксономии вида, в выделенных ареальных совокупностях (предположительно – популяциях и их группах). Далее на модельных ситуациях, отличающихся особенностями ареальных совокупностей особей и их местообитаний (размерам ареалов, густоте насаждений, климатическим особенностям и т.п.), предполагалось проведение экспресс-тестов на проростках семян для оценки разнообразия норм реакции генотипов и структуры изменчивости количественных признаков с выделением компонентов генотипической дисперсии и взаимодействия «генотип–среда». Лишь на заключительном этапе рекомендовалось использовать более дорогие и «тонкие» методы оценки генетической изменчивости, выявляемой с помощью ДНК-маркёров.

Подчеркнём, что по отношению к основным лесообразующим видам деревьев задача проведения такого рода комплексных исследований облегчается наличием карт лесосеменных районов [Лесосеменное..., 1982], при выделении которых были использованы результаты естественного районирования территорий и учтены потенциальные изоляционные барьеры. К сожалению, этот системный подход в полном

объёме (в масштабе ареала видов и с использованием ДНК-маркёров) пока не реализован ни по одному из видов. Реализация этого подхода позволит в итоге построить карты популяционной структуры наиболее ценных лесообразующих видов, уточнить их лесосеменное районирование и перейти к ведению лесоводства на популяционной основе.

Отметим также, что нерешёнными проблемами в области оценки генетических ресурсов остаются: 1) изучение динамики популяционных генофондов в ходе лесообразовательного процесса (сукцессий); 2) выявление оптимума показателей генетической изменчивости по адаптивно важным генам.

Россию отличают обилие естественных лесов на гигантских территориях, относительная бедность дендрофлоры и низкая продуктивность насаждений, особенно в северных районах, а также экстенсивное ведение лесного хозяйства, что характерно прежде всего для Сибири. Бедность дендрофлоры при этом компенсируется огромным внутривидовым разнообразием, в том числе по генам устойчивости деревьев к экстремальным факторам (морозам, засухам, бедности почв, пожарам). Поскольку адаптивно полезные мутации возникают с низкой частотой, их сохранение в генофондах популяций крайне актуально. При этом огромное значение имеет и сохранение естественно-исторически сложившейся популяционной структуры видов, особенно лесообразующих. В связи с этим сохранение и воспроизводство ЛГР является стратегически важной государственной задачей.

Общепринятые методы сохранения генофондов древесных растений методами *in situ* и *ex situ* (в природных местообитаниях и вне их), безусловно, очень важны, что подробно рассмотрено в соответствующих главах настоящей монографии. Особенно важно дальнейшее выделение и сохранение лесных генетических резерватов, которые могут быть не только главными объектами сохранения ЛГР *in situ*, но и выполнять функции контрольных вариантов при осуществлении генетического мониторинга лесов. Наряду с этим очевидно, что переход на интенсивные методы ведения лесного хозяйства будет сопровождаться увеличением доли искусственных лесов и лесосырьевых плантаций, в том числе на сортовой основе. В этой связи актуален вопрос уточнения лесосеменного районирования 1982 г. и отмены районирования 2015 г., воплощение которого в практику лесного хозяйства приведёт к разрушению естественной популяционной структуры эдификаторных видов и снижению устойчивости лесов. Что касается сортовых плантаций на узкой генетической основе, то они должны быть генетически изолированы от

естественных популяций того же вида, а их площади – разумно ограничены. Эта проблема находится на начальном этапе её решения.

В монографии также затронут вопрос о превентивных мероприятиях на случай продолжающегося резкого потепления, которое в перспективе может привести к генетическому обеднению и вымиранию популяций. Поскольку тренд на потепление может смениться трендом на похолодание, то столь же актуален вопрос о превентивных мерах и на этот случай. С нашей точки зрения, роль такого «климатического резерва генов» в определённой мере выполняется географическими культурами, в которых сохраняются потомства как южных, так и северных климатипов. Наряду с этим крайне важны охрана и создание коллекций «предковых» популяций, обеспечивающих выживание видов в периоды климатических катастроф.

Лесная генетика и селекция рассматривают использование ЛГР в связи с селекционным семеноводством лесообразующих видов и интродукцией ценных экзотов. Несмотря на 30-летний «застой» в этой области, на территории России создан значительный объём селекционно-семеноводческих объектов (ССО). Эти объекты и накопленный отечественный и мировой опыт создают основу для дальнейшего развития. Важнейшими приоритетами в этой связи являются:

- ✓ инвентаризация всех ССО с участием научных сотрудников-селекционеров;
- ✓ модернизация нормативной базы с акцентом на 2–3-кратное ускорение селекции, которое может быть достигнуто прежде всего научно обоснованным снижением как возраста потомств плюс-деревьев в испытательных культурах, принятого для окончательного отбора «элиты», так и объёма испытаний (числа потомков в семье);
- ✓ разработка новых общероссийских и региональных программ на ближайшие десятилетия;
- ✓ разработка проектов на создание ССО по модернизированным методикам;
- ✓ создание ускоренными темпами новых ССО взамен «перестойных»;
- ✓ возрождение управленческой/организационной структуры: Проблемный совет по лесной генетике и селекции – профильные и курирующие НИИ и вузы – спецсемлесхозы;
- ✓ дальнейшее развитие как традиционных методов лесной селекции, так и инновационных методов, основанных на применении достижений молекулярной генетики и биотехнологии.

В заключение краткого обсуждения актуальных проблем российской лесной генетики и селекции в отношении сохранения, использования и управления ЛГР России акцентируем внимание на необходимости существенного увеличения финансирования исследований и практических работ в этой области, поскольку эффективное сохранение и рациональное использование ЛГР возможно только при условии реализации полномасштабных селекционно-семеноводческих программ в отношении важнейших хозяйственно значимых лесообразующих видов (пород) деревьев. Так как повышение устойчивости лесов и интенсификация лесовосстановления невозможны без опережающего развития этой наукоёмкой стратегически важной сферы.

В настоящей монографии приведён лишь краткий обзор современного состояния лесного селекционного семеноводства в России. Более детальный анализ будет осуществлён во 2-й книге, которая планируется к изданию в 2025 г.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

- Авров Ф.Д. (1998). Эколого-генетические основы устойчивости популяций и плантационного выращивания лиственницы в Сибири: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Красноярск: СибГТУ, 1998. 36 с.
- Авров Ф.Д. (2001). Генетическая устойчивость лесов // Лесное хозяйство. 2001. № 3. С. 46–47.
- Азниец Ю.Н. (1972). Влияние возраста и положения дерева в древостое на урожай и качества семян сосны обыкновенной // Лесоведение и лесное хозяйство: республиканский межведомственный сборник. Минск: Вышэйшая школа, 1972. Вып. 5. С. 15–20.
- Александров А.И. (1971). Динамика роста географических культур в Шёлковском учебно-опытном лесхозе МЛТИ // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства: рефераты докл. Москва: МЛТИ, 1971. С. 101–104.
- Александров А.И., Грибков В.В. (1963). Исследования географических культур хвойных пород в Шёлковском учебно-опытном лесхозе и роль света при хранении семян этих пород // Тезисы докладов. НТК. Москва: МЛТИ, 1963. С. 30–32.
- Александров А.И., Дроздов И.И. (1985). Исследование искусственных молодняков. Москва: МЛТИ, 1985. 32 с.
- Александров Г.А., Проказин Н.Е. (2018). Биоклиматические рамочные модели для климатипов лесных древесных пород // Лесохозяйственная информация. 2018. № 1. С. 90–102. DOI: 10.24419/LNI.2304-3083.2018.1.08.
- Алексеев В.М., Жигунов А.В., Бондаренко А.С. (2014а). Перспективы плюсовой селекции лиственницы сибирской при интродукции в условиях Ленинградской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. № 209. С. 6–15.
- Алексеев В.М., Жигунов А.В., Бондаренко А.С., Бурцев Д.С. (2014б). Интродукция сосны скрученной в условиях Ленинградской области // Лесной журнал. 2014. № 3. С. 24–33.
- Алексеев В.А., Связева О.А. (2009). Древесные растения лесов России. Список видов и государственный учет биоразнообразия лесных ресурсов. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2009. 182 с.
- Алтухов Ю.П. (1995). Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1331–1357.
- Алтухов Ю.П. (2003). Генетические процессы в популяциях. Москва: Академкнига, 2003. 431 с.
- Алтухов Ю.П. (2004). Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вестник ВОГиС. 2004. Т. 8. № 2. С. 40–59.
- Алтухов Ю.П., Пухальский В.А., Политов Д.В. и др. (2004). Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. Москва: Наука, 2004. 620 с.
- Альбенский А.В. (1959). Селекция древесных пород и семеноводство. Москва-Ленинград, 1959. 305 с.
- Амельченко В.П. (2010). Редкие исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, кариология, охрана). Томск: изд-во Томского ун-та, 2010. 238 с.

- Анохина Н.С., Коновалов В.Ф., Ханова Э.Р. (2021). Микроклональное размножение карельской березы и триплоидной осины *in vitro* // Экобиотех. 2021. Т. 4. № 2. С. 101–106. DOI: 10.31163/2618-964X-2021-4-2-101-106.
- Ахметов А.Р., Боронникова С.В., Янбаев Ю.А., Нечаева Ю.И. (2021). О влиянии фрагментации широколиственных лесов на генетические ресурсы *Acer platanoides* L. в Республике Башкортостан // Сибирский лесной журнал. 2021. № 4. С. 64–72. DOI: 10.15372/SJFS20210406.
- Багаев С.Н. (1963). Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области // Лесное хозяйство. 1963. № 6. С. 20–22.
- Багаев С.С. (2011). Испытание потомств географических популяций березы карельской в Кировской области // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: материалы межд. конф. (Петрозаводск, 20–24 июня 2011). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 21–24.
- Бадаева Е.Д., Салина Е.А. (2013). Структура генома и хромосомный анализ растений // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 4/2. С. 2017–2043.
- Бажина Е.В., Третьякова И.Н. (2001). К проблеме усыхания пихтовых лесов // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 6. С. 626–631.
- Бакулин В.Т. (1990). Интродукция и селекция тополя в Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. 174 с.
- Бакулин В.Т. (2005). Декоративные гибриды тополя сибирской селекции // Современные направления деятельности ботанических садов и держателей ботанических коллекций по сохранению биоразнообразия растительного мира: материалы межд. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения академика Н.В. Смольского (Минск, 27–29 сентября 2005). Минск: ООО «Эдит ВВ», 2005. С. 235–237.
- Банаев Е.В. (2011). Ольха – *Alnus* Mill. (таксономия, биология, сохранение *ex situ*) // Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2011. 173 с.
- Банаев Е.В., Адельшин Р.В. (2009). Структура *Alnus fruticosa* Rupr. s. l. и его взаимоотношение с другими таксонами подрода *Alnobetula* (Ehrhart) Peterman // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16. № 6. С. 927–936.
- Банаев Е.В., Шемберг М.А. (2000). Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России (изменчивость, таксономия, гибридизация) / Отв. ред. И.Ю. Коропачинский. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 99 с.
- Баранов О.Ю., Марковская Ю.А. (2003). Особенности генетической структуры березы карельской по гену *Gpi-2* // Проблемы лесоведения и лесоводства. 2003. № 50. С. 181–185.
- Баранов О.Ю., Кирьянов П.С., Пантелеев С.В., Падутов В.Е. (2018). Высокопроизводительное секвенирование хлДНК карельской березы // Лесное хозяйство: тезисы докладов 82-й науч.-техн. конф. проф.-препод. состава, научн. сотр. и аспирантов (с межд. участием) (Минск, 1–14 февраля 2018). Минск: Белорусский гос. технол. ун-т, 2018. С. 52–53.
- Баранов О.Ю., Кирьянов П.С., Пантелеев С.В., Можаровская Л.В., Падутов А.В., Разумова О.А., Падутов В.Е. (2019). Анализ структурно-функциональной организации хлоропластного генома карельской березы на основании данных высокопроизводительного секвенирования // Доклады НАН Беларуси. 2019. Т. 63. № 3. С. 312–316.

- Баркалов В.Ю., Козыренко М.М. (2014). Филогенетические отношения видов *Salix* L. subg. *Salix* (Salicaceae) по данным секвенирования межгенных спейсеров хлоропластного генома и ITS ядерной рибосомальной ДНК // Генетика. 2014. Т. 50. № 8. С. 940. DOI: 10.7868/S0016675814070030.
- Баркалов В.Ю., Козыренко М.М. (2017). Взаимоотношения видов *Salix* aggr. *Berberifolia* (*Myrtosalix*, Salicaceae) Северо-Восточной Азии по данным секвенирования маркеров хлоропластного генома // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 1. С. 47–62. DOI: 10.1134/S0006813617010045.
- Баркалов В.Ю., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Мочалова О.А. (2018). Филогенетические взаимоотношения некоторых видов *Salix* секции *Myrtosalix* (Salicaceae) Северо-Восточной Азии на основе анализа межгенных спейсеров хлоропластной ДНК // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 3. С. 342–363. DOI: 10.1134/S0006813618030055.
- Бедрицкая Т.В., Воинков А.А., Арефьева М.А., Антонова Т.И. (2024). Результаты применения молекулярно-генетического анализа для фитосанитарной диагностики лесообразующих пород Байкальской природной территории // Лесохозяйственная информация. 2024. № 2. С. 79–96. DOI: 10.24419/LNI.2304-3083.2024.2.07.
- Безделев А.Б., Безделева Т.А. (2006). Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
- Белобородов В.М., Ширяев В.Н. (1997). Интродукция в лесных культурах европейской части страны // Лесное хозяйство. 1997. № 8(9). С. 32–39.
- Белоконь М.М. (2007). Генетическая структура популяций сосны корейской и сосны кедровой европейской и родственные связи видов секции *Strobus* рода *Pinus*: дис. ... канд. биол. наук. Москва: ИОГен им. Н.И. Вавилова, 2007. 152 с.
- Белоконь М.М., Политов Д.В., Белоконь Ю.С., Крутовский К.В., Малюченко О.П., Алтухов Ю.П. (1998а). Генетическая дифференциация сосен секции *Strobus*: Данные изоферментного анализа // Доклады РАН. 1998. Т. 358. № 5. С. 699–702.
- Белоконь Ю.С., Политов Д.В., Белоконь М.М., Крутовский К.В. (1998б). Генетическая дифференциация болотной и суходольной популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 23–24.
- Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. (2010). Система скрещивания и динамика аллозимной гетерозиготности в популяциях кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 13–17.
- Белоконь М.М., Политов Д.В., Мудрик Е.А., Полякова Т.А., Шатохина А.В., Белоконь Ю.С., Орешкова Н.В., Путинцева Ю.А., Шаров В.В., Кузьмин Д.А., Крутовский К.В. (2016). Разработка микросателлитных маркеров сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) по результатам полногеномного *de novo* секвенирования // Генетика. 2016. Т. 52. № 12. С. 1418–1427. DOI: 10.7868/S0016675816120031.
- Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Петрова Е.А., Васильева Г.В., Ефимова А.П., Захаров Е.С., Горошкевич С.Н., Политов Д.В. (2022). Древняя и современная гибридизация сибирской кедровой сосны и кедрового стланика на юге Якутии // Генетика. 2022. Т. 58. № 11. С. 1240–1250. DOI: 10.31857/S0016675822110029.
- Беркутенко А.Н. (2007). Древесные растения северного Сахалина. Иркутск: Облмашинформ, 2007. 65 с.

- Беспаленко О.Н., Мамонов Д.Н. (2007). Опыт использования ПЛСУ сосны в Воронежской области // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: материалы X межд. науч. конф. Красноярск: Сиб. гос. технол. ун-т, 2007. С. 3–5.
- Билоконь С.Ю., Петрова Е.А., Белоконов Ю.С., Белоконов М.М. (2010). Анализ происхождения межвидовых гибридов сибирского кедра и кедрового стланика из Прибайкалья // Леса Евразии: материалы Всероссийской конф. с элементами научной школы для молодежи, посвящ. 90-летию со дня основания МГУЛ и 170-летию со дня рождения проф. М.К. Турского (19–25 сентября 2010). Москва: МГУЛ, 2010. С. 168–172.
- Благодарова Т.А. (1995). Селекция ольхи черной (*Alnus glutinosa* Gaertn.) для разведения в Центрально-Черноземном районе: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1995. 19 с.
- Благодарова Т.А., Сиволапов В.А. (2011). Лучшие ольшаники России и их размножение // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 3-го межд. совещания. Красноярск: ИЛ СО РАН им. В.Н. Сукачева, 2011. С. 161.
- Благодарова Т.А., Сиволапов В.А., Сиволапов А.И. (2014). Состояние селекционных объектов ольхи черной // Проблемы объектов лесной науки. Современное состояние и перспективы. Воронеж: ВНИИЛГиСбиотех, 2014. С. 69–72.
- Бобров Е.Г. (1961). Интрогрессивная гибридизация в флоре Байкальской Сибири // Ботанический журнал. 1961. Т. 46. № 3. С. 313–327.
- Бобров Е.Г. (1971). История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. 1971. Т. 7. С. 5–40.
- Бобров Е.Г. (1972). Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова // Ботанический журнал. 1972. Т. 57. № 8. С. 865–879.
- Бобров Е.Г. (1974). Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1974. Т. 90. С. 60–66.
- Бобров Е.Г. (1978). Лесообразующие хвойные СССР. Ленинград: Наука, 1978. 188 с.
- Бобров Е.Г. (1980). Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений // Ботанический журнал. 1980. Т. 65. № 8. С. 1065–1070.
- Бобров Е.Г. (1982). Гибридизационные отношения в семействе Pinaceae // Филогения высших растений: материалы VI Москов. совещ. по филогении растений. Москва, 1982. С. 21–22.
- Бовичева Н.А., Жигунов А.В., Шабунин Д.С., Подольская В.А. (2006). Выращивание саженцев триплоидной осины из регенерантов, полученных по технологии *in vitro* // Труды СПбНИИЛХ. 2006. Вып. 3(16). С. 68–76.
- Божков П.В. (1994). Соматический эмбриогенез и полиэмбриогенез хвойных *in vitro* на примере ели обыкновенной (*Picea abies* L. (Karst.)): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 1994. 20 с.
- Болонин И.П., Кулаков В.Е., Роговцев Р.В. (2010). Инвентаризация объектов ЕГСК в лесном фонде Новосибирской и Омской областях // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 43–45.
- Бондарев А.Я., Кальченко Л.И. (2010). О состоянии объектов ЕГСК в Алтайском крае. Перспективы // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 46–49.
- Бондарев А.Я., Болонин И.П., Роговцев Р.В., Тараканов В.В., Кальченко Л.И. (2012). Перспективы совместного использования лесных генетико-селекционных объектов различными субъектами СФО // Интерэкспо Гео-Сибирь. Новосибирск: СГА, 2012. Т. 4. С. 122–126.

- Бондаренко А.С., Жигунов А.В. (2007). Генетическая обусловленность скорости роста ели европейской в культуре // Лесоведение. 2007. № 1. С. 42–48.
- Бондаренко А.С., Жигунов А.В. (2016а). Оптимизация численности растений в опытах по испытанию семенного потомства плюсовых деревьев ели европейской // Лесоведение. 2016. № 3. С. 187–194.
- Бондаренко А.С., Жигунов А.В. (2016б). Комплексная оценка генотипов ели европейской для создания лесосеменных плантаций повышенной генетической ценности // Вестник ПГТУ. 2016. № 1(29). С. 20–29.
- Бондаренко А.С., Жигунов А.В. (2017). Проблемы перехода на элитное семеноводство древесных пород в России // Сохранение лесных генетических ресурсов : материалы 5-й межд. конференции-совещания (Гомель, 02–07 октября 2017). Гомель: Колордрук, 2017. С. 22–24.
- Бондаренко А.С., Жигунов А.В. (2020). Оптимальный возраст оценки генетических свойств плюсовых деревьев в испытательных культурах ели европейской // Лесоведение. 2020. № 5. С. 442–450.
- Бондаренко А.С., Жигунов А.В., Мозжерин Я.Е. (2022). Сравнение скорости роста семенного и автовегетативного потомства ели европейской // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2022. Вып. 239. С. 37–54.
- Борисова В.В. (2004). Генетические лесные резерваты в сети ООПТ Вологодской области // Вестник НСО. Серия: Физико-математические и естественнонаучные дисциплины / гл. ред. М.А. Безнин. Вологда, 2004. С. 14–18.
- Бородинцева Л.И., Тараканов В.В., Гончарова Т.В. (2023). Продуктивность и качество семян кедра сибирского на лесосеменных объектах в Республике Алтай // Сибирский лесной журнал. 2023. № 4. С. 52–57. DOI: 10.15372/SJFS20230405.
- Брайант Д., Нилбсен Д., Тингли Л. (1997). Последние неосвоенные леса. Институт мировых ресурсов, 1997. 43 с.
- Братилова Н.П., Орешенко С.А. (2010). Рост сеянцев сосны кедровой сибирской различного географического происхождения // Вестник КрасГАУ. 2010. № 1(40). С. 62–65.
- Братилова Н.П., Лузганов А.Г., Свалова А.И. (2013). Изменчивость роста сосны кедровой сибирской в географических культурах // Вестник КрасГАУ. 2013. № 12 (87). С. 147–150.
- Брынцев В.А., Махрова Т.Г., Аксенов П.А. (2019). Тополя селекции А.С. Яблокова в зеленых насаждениях Москвы и Московской области // Лесохозяйственная информация. 2019. № 2. С. 103–110. DOI: 10.24419/LNI.2304-3083.2019.2.10.
- Буглова Л.В. (2000). Особенности половой репродукции у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), зараженной лиственничной почковой галлицей (*Dasineura rozkovi* Mat. et Nik.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2000. 119 с.
- Бударагин В.А. (1973). Анализ кариотипов изолированных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Северном и Центральном Казахстане // Генетика. 1973. Т. 9. № 9. С. 41–52.
- Бускин Е.К., Жигунов А.В. (2020). Оценка устойчивости и скорости роста различных видов и сортов тополей в Ленинградской области // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве: материалы IV межд. науч.-практ. конф. молодых ученых (Санкт-Петербург, 11–12 ноября 2020). Санкт-Петербург, 2020. С. 102–105.

- Бутенко О.Ю. (2008). Влияние параметров посадочного материала на лесоводственную эффективность культур ели: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Санкт-Петербург, 2008. 21 с.
- Бутенко О.Ю., Шабунин Д.А., Жигунов А.В. (2016). Сравнение скорости роста культур сосны и ели, созданных сеянцами и микрорегенерантами *in vitro*. // Инновации и технологии в лесном хозяйстве. ITF-2016: тезисы докладов V Межд. научно-практ. конф. (Санкт-Петербург, 31 мая – 2 июня 2016). Санкт-Петербург: СПбНИИЛХ, 2016. С. 40.
- Буторина А.К., Мурая Л.С. (1976). Кариологическое изучение видов-интродуцентов // Актуальные проблемы генетики и селекции: тез. обл. науч. конф. Воронеж. отд-ния ВОГиС им. Н.И. Вавилова. Воронеж, 1976. С. 11–12.
- Буторина А.К., Мурая Л.С., Поджидаева И.М., Белозерова М.М., Хатунцева Л.Н. (1975). Вариации по числу и локализации вторичных перетяжек в хромосомном наборе сосны обыкновенной // Структура и функции клеточного ядра: тезисы сообщ. V Всесоюз. симпозиума. Москва, 1975. С. 168–169.
- Буторина А.К., Мурая Л.С. (1976). Кариологическое изучение видов-интродуцентов // Актуальные проблемы генетики и селекции: тез. обл. науч. конф. Воронеж. отделение ВОГиС им. Н.И. Вавилова. Воронеж, 1976. С. 11–12.
- Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н. (1979а). Особенности функционирования ядрышковых организаторов хромосом сосны обыкновенной // Селекционные основы повышения продуктивности лесов. Воронеж, 1979. С. 47–52.
- Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н. (1979б). Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // Доклады АН СССР. 1979. Т. 248. № 4. С. 977–979.
- Бушбом Ю., Ямбаев Ю.А., Деген Б., Габитова А.А. (2012). Динамика генетического разнообразия во времени в изолированной популяции дуба черешчатого *Quercus robur* L. (Fagaceae) // Генетика. 2012. Т. 48. № 1. С. 135–137.
- Васильева Г.В., Горошкевич С.Н. (2012). Семеношение и рост потомства гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами // Хвойные boreальной зоны. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 28–32.
- Ведерников Е.А. (2019). Предотвращение смены пород при заготовке древесины в ельниках Прикамья: дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2019. 291 с.
- Великов А.В., Потенко В.В. (2006). Генетические ресурсы сосны корейской на Дальнем Востоке России: теоретические основы и прикладные аспекты. Москва: Наука, 2006. 174 с.
- Велисевич С.Н., Горошкевич С.Н. (2021). Влияние возраста деревьев кедра сибирского на рост и морфогенез их вегетативного потомства // Лесоведение. 2021. № 5. С. 451–459. DOI: 10.31857/S0024114821050107.
- Вересин М.М. (1946). Селекционный отбор быстрорастущих форм древесных пород // Науч. зап. Воронежского ЛТИ. 1946. Т. 9. С. 74–103.
- Вересин М.М. (1963). Лесное семеноводство. Москва: Гослесбумиздат, 1963. 158 с.
- Вересин М.М., Ефимов Ю.П., Арефьев Ю.Ф. (1985). Справочник по лесному селекционному семеноводству. Москва: Агропромиздат, 1985. 245 с.

- Вержук В.Г., Павлов А.В. (2015). Анализ эффективности методов криоконсервации по показателю жизнеспособности плодовых растений после криосохранения // Научный журнал НИУ ИТМО. Серия: Процессы и аппараты пищевых производств. 2015. № 2. С. 162–167.
- Ветрова В.П., Синельникова Н.В., Барченков А.П. (2018). Изменчивость и дифференциация *Larix cajanderi*, *L. dahurica* и *L. sibirica* по форме семенных чешуй шишек // Turczaninowia. 2018. Т. 21. № 2. С. 86–100. DOI:10.14258/turczaninowia.21.2.10.
- Ветрова В.П., Барченков А.П., Синельникова Н.В. (2021). Сравнительный анализ изменчивости формы семенных чешуй шишек *Larix dahurica* и *L. cajanderi* (Pinaceae) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2021. № 53. С. 47–67.
- Ветчинникова Л.В. (1998). Клональное микроразмножение селекционного материала березы карельской // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 73–87.
- Ветчинникова Л.В. (2003). Морфо-физиологические и биохимические особенности различных видов и разновидностей березы семенного и вегетативного происхождения в условиях Восточной Фенноскандии: дис. ... д-ра биол. наук. 2003. 366 с.
- Ветчинникова Л.В., Кузнецова Т.Ю. (2017). Способ клонального микроразмножения растений сем. Betulaceae. Патент на изобретение РФ № 2627194 // Изобретения. Полезные модели: Официальный бюллетень. 2017. № 22.
- Ветчинникова Л.В., Серебрякова О.С. (2021). Способ ускоренного выращивания посадочного материала древесных растений семейства Betulaceae на основе клонирования *in vitro*. Патент на изобретение № 2756074 от 27.09.2021.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2016). Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экологическая генетика. 2016. Т. 14. № 2. С. 3–18.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2018а). Карельская береза в заказниках Республики Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 2. С. 256–265. DOI: 10.1134/S0006813618020096.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2018б). Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении генофонда карельской березы // Труды КарНЦ РАН. Серия: Экологические исследования. 2018. № 10. С. 3–11. DOI:10.17076/есо912.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2020а). Карельская береза: разновидность или самостоятельный вид? // ИВУЗ. Лесной журнал. 2020. № 1 (373). С. 26–48. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2020б). О границах ареала карельской березы // ИВУЗ. Лесной журнал. 2020. № 6. С. 9–21. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2021а). Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований : монография. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021. 243 с.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2021б). Оценка перспектив интродукции карельской березы // Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2021. № 3. С. 21–35. DOI: 10.17076/eb1367.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2021в). Интродукция карельской березы // Успехи современной биологии. 2021. Т. 141. № 3. С. 296–309. DOI: 10.31857/S0042132421030108.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2022а). Клональное микроразмножение редких представителей рода *Betula* L. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2022. 51 с.

- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2022б). Реинтродукция карельской березы // ИВУЗ. Лесной журнал. 2022. № 3. С. 9–31. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-3-9-31.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. (2023). Карельская береза: загадки остаются // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143. № 1. С. 91–104. DOI: 10.31857/S0042132423010118.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Рендаков Н.Л. (2012). Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров // Экологическая генетика. 2012. Т. X. Вып. 1. С. 34–37.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю. (2013). Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство: монография. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю. (2014). Опыт создания коллекции ценных представителей семейства Betulaceae L., произрастающих на территории Фенноскандии, с помощью клонального микроразмножения // Размножение лесных растений в культуре *in vitro* как основа плантационного лесовыращивания: материалы межд. науч.-практ. конф. (Йошкар-Ола, 24–27 сентября 2014). Йошкар-Ола, 2014. С. 8–13.
- Ветчинникова Л.В., Кузнецова Т.Ю., Петрова Н.Е., Серебрякова О.С., Степанова А.И. (2018). Способ получения микропобегов растений семейства Betulaceae. Патент на изобретение РФ № 2560754 // Изобретения. Полезные модели. 2018. № 11.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. (2021). Изучение генетического разнообразия и дифференциации северных и южной популяций карельской березы // Генетика. 2021. Т. 57. № 4. С. 412–419. DOI: 10.31857/S0016675821040147.
- Видягина Е.О., Шестибратов К.А. (2014). Способ длительного хранения *in vitro* растений осины. Патент РФ № 2522823 от 20.07.2014.
- Видягина Е.О., Шестибратов К.А. (2015). Способ криоконсервации пазушных почек *in vitro* растений осины. Патент № 2565803 от 23.10.2015.
- Видякин А.И. (1995). Изменчивость формы апофиза шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 356–362.
- Видякин А.И. (2001). 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. (2003). Выделение фенов окраски семян сосны обыкновенной // Лесоведение. 2003. № 2. С. 69–73.
- Видякин А.И. (2004). Методические рекомендации по выделению фенов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.). Воронеж: НИИЛ-ГиС, 2004. 16 с.
- Видякин А.И. (2007). Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2(3). С. 159–166.
- Видякин А.И. (2010). Эффективность плюсовой селекции древесных растений // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 18–24.
- Видякин А.И. (2014). Применение результатов феногеографических исследований в практике лесного хозяйства России // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 29–34.

- Видакин А.И., Тарakanов В.В. (2009). Оценка наследуемости и точности идентификации фенов окраски семян у сосны обыкновенной // Аграрный вестник Урала. 2009. № 10. С. 98–100.
- Видакин А.И., Семериков В.Л., Полежаева М.А., Дышшакова О.С. (2012). Распространение гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на севере европейской России // Генетика. 2012. Т. 48. № 12. С. 1440–1444.
- Видакин А.И., Боронникова С.В., Нечаева Ю.С., Пришивская Я.В., Бобошина И.В. (2015). Генетическая изменчивость, структура и дифференциация популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на северо-востоке Русской равнины по данным молекулярно-генетического анализа // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1401–1409.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А. (2023). Генотипическая изменчивость *Acer negundo* L. на протяжении Транссибирской магистрали // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16. № 3. С. 19–29. DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-19-29.
- Виноградова Ю.К., Кукулина А.Г. (2012). Ресурсный потенциал инвазионных видов растений: возможности использования чужеродных видов. Москва: ГЕОС, 2012. 185 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. (2010). Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах средней России. Москва: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Волкова П.Ю., Гераськин С.А. (2012). Анализ полиморфизма супероксиддисмутазы в хронически облучаемых популяциях сосны обыкновенной // Радиационная биология. Радиоэкология. 2012. Т. 52. № 4. С. 370–380.
- Воронин В.И., Соков М.К. (2005). Влияние сероорганических компонентов атмосферных выбросов на пихту сибирскую // Лесоведение. 2005. № 2. С. 62–64.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О.В. Смирновой. Москва: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- Воронкова Н.М., Холина А.Б. (2010). Сохранение эндемичных видов Дальнего Востока России с помощью глубокого замораживания семян // Известия РАН. Серия: Биологическая. 2010. № 5. С. 581–586.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. URL: http://downloads.igce.ru/publications/OD_2_2014/v2014/htm/1.htm.
- Высоцкий А.А. (2015). Селекция сосны на смолопродуктивность и создание насаждений целевого назначения повышенной устойчивости к корневой губке. Воронеж: «НАУКА-ЮНИПРЕСС», 2015. 217 с.
- Высоцкий А.А., Корчагин О.М. (2018). Корневая губка в насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Проблемы и пути решения // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2018. № 224. С. 176–192. DOI: 10.21266/2079-4304.2018.224.176-192.
- Габитова А.А. (2012). Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) на Южном Урале: эколого-генетический анализ популяционной структуры: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2012. 18 с.
- Габитова А.А., Боронникова С.В., Янбаев Ю.А. (2012). Экологическая обусловленность межпопуляционной генетической дифференциации дуба черешчатого на Южном Урале // Вестник Башкирского гос. аграрного университета. 2012. № 1. С. 63–65.

- Гайнанов С.Г., Ахметов А.Р., Садыков Х.Х. (2013). Полиморфизм изоферментных локусов клена остролистного и вяза гладкого на Южном Урале // Вестник Башкирского гос. аграрного университета. 2013. № 1(25). С. 90–91.
- Гатицук Л.Е. (1976). Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. Москва: Наука, 1976. С. 55–130.
- Гатицук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М. (1974). Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений. Москва: Наука, 1974. С. 16–36.
- Гераськин С.А., Ванина Ю.С., Дикарев В.Г., Новикова Т.А., Удалова А.А., Спиридонов С.И. (2009). Генетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной из районов Брянской области, подвергшихся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2009. Т. 49. № 2. С. 136–146.
- Гераськин С.А., Удалова А.А., Дикарев В.Г., Мозолин Е.М., Черноноз Е.В., Прыткова Ю.С., Дикарев В.Г., Новикова Т.А. (2010). Биологические эффекты хронического облучения в популяциях растений // Радиационная биология. Радиоэкология. 2010. Т. 50. № 4. С. 374–382.
- Глазунов Ю.Б., Мерзленко М.Д., Мельник П.Г. (2015). Сравнительные особенности роста карельского климатипа сосны обыкновенной в условиях Подмоскovie // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2015. № 4(149). С. 67–73.
- Глазунов Ю.Б., Мельник П.Г., Мерзленко М.Д. (2016). Рост саратовского климатипа сосны обыкновенной в условиях Подмоскovie // Аграрный научный журнал. 2016. № 9. С. 9–14.
- Глобальная перспектива в области биоразнообразия 5 (2020). Монреаль: Секретариат Конвенции о биологическом разнообразии. 2020. 212 с.
- Глобальный климат и почвенный покров России: оценка рисков и эколого-экономических последствий деградации земель. Адаптивные системы и технологии рационального природопользования (сельское и лесное хозяйство): Национальный доклад / под ред. А.И. Бедрицкого. Москва: ГЕОС, 2018. 286 с.
- Глотов Н.В. (1975). Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1975. С. 17–25.
- Глотов Н.В. (1983). Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–10.
- Годнев Е.Д. (1974). Бузулукский бор. Москва, 1974. 67 с.
- Голиков А.М. (2012). Объекты лесного селекционного семеноводства Псковской области. Псков, 2012. 68 с.
- Гончаренко Г.Г. (1999). Геносистематика и эволюционная филогения лесообразующих хвойных Палеарктики. Минск: Тэхналогія, 1999. 192 с.
- Гончаренко Г.Г., Падутов А.Е. (1995). Генетическая структура, таксономические и филогенетические взаимоотношения у пихт СНГ // Доклады РАН. 1995. Т. 342. № 1. С. 122–126.
- Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. (2001). Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2001. 197 с.

- Гончаренко Г.Г., Потенко В.В. (1991). Параметры генетической изменчивости и дифференциации в популяциях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst. и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) // Генетика. 1991. Т. 27. № 10. С. 1759–1772.
- Гончаренко Г.Г., Силин А.Е. (1997). Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири. Минск: Тэхналогія, 1997. 191 с.
- Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Поджарова З.С., Крутовский К.В. (1987). Генетическая изменчивость у кедровой сосны сибирской // Доклады Академии наук БССР. 1987. Т. 31. № 9. С. 848–851.
- Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Силин А.Е. (1992). Генетическая структура, изменчивость и дифференциация в популяциях *Pinus sibirica* Du Tour // Генетика. 1992. Т. 28. № 10. С. 114–128.
- Гончаренко Г.Г., Силин А.Е., Падутов В.Е. (1993). Исследование генетической структуры и дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири // Генетика. 1993. Т. 29. № 12. С. 2019–2038.
- Гончарова Т.В., Тараканов В.В., Бородинцева Л.И., Ноздренко Я.В. (2022). Влияние насекомых конобионтов на размер шишек на клоновых плантациях сосны в Алтайском крае: // Аграрная наука – сельскому хозяйству: сборник материалов XVII межд. науч.-практ. конф. Т. 1. Барнаул, 2022. С. 332.
- Горошкевич С.Н. (1999). О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (Pinaceae) в Прибайкалье // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 9. С. 48–57.
- Горошкевич С.Н. (2000). Селекция кедра сибирского как орехоплодной породы // Лесное хозяйство. 2000. № 4. С. 25–27.
- Горошкевич С.Н. (2008). Генофонд кедра сибирского: сохранение, исследование, резервация и использование для селекции сортов // Опыт создания и проблемы развития единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК) в Сибири. Новосибирск: Филиал ФГУ «Российский центр защиты леса» ЦЗЛ Новосибирской области, 2008. С. 40–56.
- Горошкевич С.Н. (2014). Структура разнообразия в группе совместимых видов как базовой единице биологического разнообразия на генетическом уровне его организации // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: материалы Всероссийской науч. конф. с международным участием, посвящ. 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Красноярск, 16–19 сентября 2014). Новосибирск : изд-во Сибирского отд-ния Российской акад. наук, 2014. С. 535–538.
- Горошкевич С.Н. (2019а). Интродукция и селекция декоративных хвойных в России: состояние, задачи, перспективы // Вестник АППМ. 2019. № 1. С. 42–58. https://sadk.tomsk.ru/about/nashi_publicacii.
- Горошкевич С.Н. (2019б). Древесные растения для сибирского декоративного садоводства: Некоторые результаты 30-летней работы: питомник, коллекция, интродукция, селекция, дендрарт. Томск: Д-Принт, 2019. 103 с.
- Горошкевич С.Н. (2021). Метеорологическая обусловленность семеношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) // ИВУЗ. Лесной журнал. 2021. № 2(380). С. 56–69. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-56-69.

- Горошкевич С.Н., Крутовский К.В. (2017). Когда волки сыты и овцы целы: как принципиальное разделение объектов лесного хозяйства на естественные и искусственные обеспечит сохранение природных экосистем и устойчивый экономический рост // Сохранение лесных генетических ресурсов: материалы 5-й междунар. конф.-совещания (Гомель, 02–07 октября 2017). Гомель: Колордрук, 2017. С. 40–42.
- Горошкевич С.Н., Петрова Е.А., Политов Д.В., Зотикова А.П., Хуторной О.В., Бендер О.Г., Велисевич С.Н., Белоконь М.М., Попов А.Г., Кузнецова Е.А., Васильева Г.В. (2007). Эколого-географическая дифференциация и интеграционные процессы в группе близкородственных видов с трансконтинентальным ареалом (на примере 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 167–173.
- Горошкевич С.Н., Петрова Е.А., Васильева Г.В., Политов Д.В., Попов А.Г., Бендер О.Г., Белоконь М.М., Хуторной О.В., Белоконь Ю.С. (2010). Межвидовая гибридизация как фактор сетчатой эволюции 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 50–57.
- Григорьева Е.А., Нотов А.А. (2018). Изменение климата и динамика биоразнообразия: прогнозы для территории Европейской и Дальневосточной России // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2018. № 3. С. 165–177. DOI: 10.26456/vtbio11.
- Гродецкая Т.А., Евлаков П.М., Исаков И.Ю. (2020). Анализ экспрессии генов стрессоустойчивости в условиях воздействия засухи на растения березы в Центрально-Черноземном регионе // Лесотехнический журнал. 2020. Т. 10. № 2 (38). С. 23–34.
- Гродницкая И.Д., Кузнецова Г.В. (2014). Устойчивость к грибным болезням у кедровых сосен (*Pinus sibirica* Du Tour и *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc) в географических культурах на юге Красноярского края // Сибирский лесной журнал. 2014. № 3. С. 164–171.
- Гроздова Н.Б. (1979). Береза. Москва: Лесная промышленность, 1979. 78 с.
- Громцев А.Н. (2008). Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 238 с.
- Гуляев Г.В., Мальченко В.В. (1983). Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. Москва: Россельхозиздат, 1983. 240 с.
- Гуляева Е.Н., Игнатенко Р.В., Галибина Н.А. (2020). Соматоклональная изменчивость у хвойных в культуре *in vitro* // Экологическая генетика. 2020. Т. 18. №3. С. 301–315.
- Гусева О.Н. (2020). Определение условий мультипликации и длительного поддержания в культуре *in vitro* образцов разновозрастного материала дуба черешчатого // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2020. №3 (47). DOI: 25686-2827.2020.3.49.
- Гусева О.Ю., Стародубцева Л.М., Попов В.Н. (2018). Получение морфогенных культур *in vitro* дуба черешчатого с использованием эксплантов из ювенильного и взрослого материала // Труды СПбНИИЛХ. 2018. Т. 2. С. 18–29. DOI 10.21178/2079–6080.2018.2.18.
- Гутий Л.Н., Федорков А.Л. (2016а). Состояние и рост экспериментальных культур сосны скрученной в Республике Коми // Лесоведение. 2016. № 4. С. 265–269.
- Гутий Л.Н., Федорков А.Л. (2016б). Экспериментальные культуры сосны скрученной в Сыктывкарском лесничестве Республики Коми // Лесной журнал. 2016. № 1. С. 48–54.

- Данченко А.М. (1975). Феногеографический анализ структуры популяций березы в Северном Казахстане // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных пород. Свердловск, 1975. С. 18–25.
- Данченко А.М. (1990). Популяционно-географическая изменчивость березы. Новосибирск: Наука, 1990. 205 с.
- Данченко А.М., Бех И.А. (2010). Кедровые леса Западной Сибири. Томск: Томский гос. университет, 2010. 424 с.
- Деген Б., Янбаев Ю.А., Янбаев Р.Ю., Бахтина С.Ю., Тагирова А.А. (2020). О возможности применения нового набора локусов однонуклетидных полиморфизмов для оптимизации лесосеменного районирования дуба черешчатого // Экобиотех. 2020. Т. 3. № 4. С. 604–608.
- Дементьев П.И. (1969). Записки лесничего. Москва: Лесная промышленность, 1969. 102 с.
- Демиденко В.П. (1997). Селекционное семеноводство хвойных // Генетика и селекция – на службе лесу: материалы между. науч.-практ. конф. (Воронеж, 28–29 июня 1996). Воронеж: НИИЛГиС: Квадрат, 1997. С. 144–148.
- Демиденко В.П., Урусов В.М. (1984). Региональные особенности отбора плюсовых насаждений и деревьев сосны обыкновенной в борах Алтая // Современные методы лесной генетики и селекции. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1984. С. 86–92.
- Демиденко В.П., Алексеев Ю.Б., Урусов В.М. (1984). Географические культуры сосны и ели на юге Западной Сибири // Лесное хозяйство. 1984. № 3. С. 40–42.
- Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголева Л.Г., Демиденко С.А., Быков Ю.С., Парамонов А.А. (2016). Рост и развитие сосны скрученной (*Pinus contorta* Loud. var. *latifolia* S.Wats) в условиях северной тайги // Труды СПбНИИЛХ. 2016. № 2. С. 45–59.
- Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголева Л.Г. (2017а). Семеношение сосны скрученной широкохвойной (*Pinus contorta* Loud. var. *latifolia* S. Wats.) в Архангельской области // Лесохозяйственная информация. 2017. № 2. С. 65–77. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2017.2.07.
- Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголева Л.Г., Быков Ю.С., Парамонов А.А. (2017б). Рост сосны скрученной (*Pinus contorta* loud. Var. *latifolia* s. Wats.) в Сторожевском лесничестве Республики Коми // Лесохозяйственная информация. 2017. № 1. С. 24–33.
- Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголева Л.Г., Быков Ю.С., Парамонов А.А. (2018а). Результаты 35-летнего испытания сосны скрученной на Европейском Севере России // Известия СПбЛТА. 2018. Вып. 225. С. 90–105. DOI: 10.21266/2079-4304.2018.225.90-105.
- Демидова Н.А., Дуркина Н.А., Гоголева Л.Г. (2018б). Рост и развитие сосны скрученной в Вологодской области // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: материалы III между. науч.-техн. конф.; под ред. В.М. Гедьо. Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2018. Т. 1. С. 103–105.
- Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголева Л.Г. (2020). Изменчивость биометрических показателей семян сосны скрученной широкохвойной (*Pinus contorta* Loud. var. *latifolia* S. Wats.) в условиях интродукции // Лесоведение. 2020. № 5. С. 466–473. DOI: 10.31857/S0024114820050046.
- Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголева Л.Г., Васильева Н.Н. (2021а). Представители семейства сосновые (Pinaceae Lindl.) североамериканской флоры в коллекции дендрологического сада им. В.Н. Нилова // Лесной журнал. 2021. № 4. С. 36–54. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-4-36-54.

- Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголева Л.Г., Васильева Н.Н. (2021б). Интродукционное изучение сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl.) для хозяйственного использования на Европейском Севере России // Интенсификация использования и воспроизводства лесов Сибири и Дальнего Востока. Хабаровск, 2021. С. 125–131.
- Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголев Л.Г. (2022). Перспективность использования сосны скрученной широкохвойной (*Pinus contorta* Loud. var. *latifolia* S. Wats.) для плантационного выращивания на Европейском Севере России // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: материалы VII Всероссийской науч.-техн. конф. (Санкт-Петербург, 25–27 мая 2022). Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2022. С. 136–138.
- Демина Н.А., Файзулин Д.Х., Наквасина Е.Н., Артемьева Н.Р. (2012). Уточнение границ лесосеменного районирования сосны на Европейском Севере // ИВУЗ. Лесной журнал. 2012. № 3. С. 51–57.
- Демина Н.А., Файзулин Д.Х., Наквасина Е.Н. (2013). Уточнение границ лесосеменного районирования ели на Европейском Севере // Лесной вестник. 2013. № 2(94). С. 23–28.
- Дерюжкин Р.И. (1970). Биологические основы семеноводства и культуры лиственницы в Центральной лесостепи: специальность 06.03.01 «Лесные культуры, селекция, семеноводство»: дис. ... д-ра с.-х. наук. Воронеж, 1970. 419 с.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях (2004) / под ред. Ю.П. Алтухова. Москва: Наука, 2004. 619 с.
- Долголиков В.И., Попивший И.И. (1992). Положительные стороны и недостатки клоновой селекции ели // Лесоведение. 1992. № 2. С. 11–18.
- Драгавцев В.А. (1974). Методы эколого-генетического анализа линейного прироста у моноподиальных древесных растений, не имеющих интеркалярных меристем // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974. С. 49–52.
- Драгавцев В.А. (2018). Новая система регуляции у растений и необходимость создания селекционного фитотрона в РФ // Журнал технической физики. 2018. Т. 88. № 9. С. 1331–1335. DOI: 10.21883/JTF.2018.09.46416.26-18.
- Драгавцев В.А., Дьяков А.Б. (1982). Проблема идентификации генотипов по фенотипам по количественным признакам в растительных популяциях // Генетика. 1982. Т. 18. № 1. С. 84–89.
- Драгавцев В.А., Малецкий С.И. (2016). Пути «гены-признаки» неисповедимы // Биосфера. 2016. Т. 8. № 2. С. 143–150.
- Дубинин Н.П., Кальченко В.А. (1984). Мутагенез и уровни радиации в местах обитания популяций // Известия АН СССР. Серия: Биология. 1984. № 5. С. 645–652.
- Дубовик Д.С., Тараканов В.В. (2020). Мониторинг состояния архивных и лесосеменных плантаций хвойных пород с помощью спутниковых данных Pleiades сверхвысокого разрешения // Сибирский лесной журнал. 2020. № 4. С. 97–105. DOI: 10.15372/SJFS20200411.
- Дурсин А.Д. (1980). Географические культуры ели в Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Ленинград: ЛТА, 1980. 20 с.
- Дылис Н.В. (1947). Сибирская лиственница. Москва: изд-во МОИП, 1947. 138 с.
- Дылис Н.В. (1961). Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Москва, 1961. 209 с.

- Дылис Н.В. (1981). Лиственница. Москва: Лесная промышленность, 1981. 96 с.
- Егоров Е.В. (2013). Аллозимная структура и дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. в Средней Сибири и Прибайкалье // Известия ОГАУ. 2013. № 2(40). С. 17–20.
- Ермаков В.И. (1986). Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Ленинград: Наука, 1986. 144 с.
- Ершова М.А., Игнатенко Р.В., Новичонок Е.В., Чирва О.В., Галибина Н.А. (2022). Оптимизация условий стерилизации и культивирования эксплантов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Растительные ресурсы. 2022. Т. 58. № 4. С. 431–446. DOI: 10.31857/S0035994622040057.
- Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю. (2018). Конспект флоры Псковской области (сосудистые растения). Москва–Санкт-Петербург: КМК, 2018. 471 с.
- Ефимов Ю.П. (2010). Семенные плантации в селекции и семеноводстве сосны обыкновенной. Воронеж: Исток, 2010. 252 с.
- Ефимов Ю.П., Косиченко Н.Е., Беспаленко О.Н. (1980). Распространение пыльцы сосны обыкновенной на семенной плантации. Лесное семеноводство. Воронеж: ЦНИИЛГиС. 1980. С. 9–18.
- Ефимов Ю.П., Беспаленко О.Н., Фабричный Б.И. (1982). Пыльцевой режим и генотипический состав семян на плантациях сосны обыкновенной // Генетические основы лесной селекции и семеноводства. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1982. С. 75–81.
- Ефимова А.П., Полякова Т.А., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. (2019). Морфологическая и молекулярно-генетическая верификация межвидового гибрида *Salix × zhataica* (Salicaceae) из Центральной Якутии // Генетика. 2019. Т. 55. № 5. С. 524–530. DOI: 10.1134/S0016675819050059.
- Желдак В.И. (2013). Лесные плантации в системе лесоводства // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2013. № 35. С. 5–24.
- Животовский Л.А. (2021). Генетика природных популяций: учебник. Москва: Типография «Вертикаль», 2021. 599 с.
- Жигунов А.В., Бондаренко А.С. (2018). Возраст оценки генетических свойств деревьев ели европейской в испытательных культурах // Лесной журнал. 2018. № 5. С. 65–81.
- Жигунов А.В., Бондаренко А.С., Шабунин Д.А. (2011). Перспективы применения биотехнологий в лесном хозяйстве. Биотехнологии и вызовы времени: сборник материалов выставки-конференции. Санкт-Петербург: Ленэкспо, 2011. С. 77. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.65.
- Жигунов А.В., Бондаренко А.С., Николаева М.А. (2012). Первые результаты отбора элитных деревьев ели европейской в Ленинградской области // Лесной журнал. 2012. № 3. С. 43–50.
- Жигунов А.В., Шабунин Д.А., Бутенко О.Ю. (2014). Лесные плантации триплоидной осины, созданные посадочным материалом *in vitro* // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 4 (24). С. 21–30.
- Жигунов А.В., Данилов Д.А., Зарипов Р.Р. (2016). Создание плантаций гибридных тополей и осин в ленинградской области на постагроденных землях // Развитие земледелия в Нечерноземье: проблемы и их решение: сб. трудов по итогам межд. науч.-практ. конф. (Санкт-Петербург – Пушкин, 09 ноября 2016). Санкт-Петербург : ФГБОУ ВО СПбГАУ, 2016. С. 157–161.

- Жуков А.Б., Коротков И.А., Кутафьев В.П., Назимова Д.И., Речан С.П., Савин Е.Н., Чередникова Ю.С. (1969). Леса Красноярского края // Леса СССР. Москва: Наука, 1969. Т.4: Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока. С. 230–248.
- Загидуллина Л.И. (2018). Лесные плантации. Основы создания, выращивания и использования: учебное пособие. Ульяновск: УлГУ, 2018. 185 с.
- Залесов С.В. (2020). Лесоводство. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2020. 295 с.
- Залесов С.В., Залесова Е.С., Оплетавев А.С. (2014). Рекомендации по совершенствованию охраны лесов от пожаров в ленточных борах Прииртышья. Екатеринбург, 2014. 67 с.
- Зацепина К.Г., Тараканов В.В., Кальченко Л.И., Экарт А.К., Ларионова А.Я. (2016). Дифференциация популяций сосны обыкновенной в ленточных борах Алтайского края, выявленная с применением маркеров различной природы // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 21–32.
- Земляной А.И. (2010). О создании кедросадов на генетико-селекционной основе в агроландшафтах Западной Сибири // ГЕО-Сибирь-2010. Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: СГТ, 2010. С. 210–214.
- Земляной А.И., Ильичев Ю.Н., Тараканов В.В. (2010). Межклоновая изменчивость кедра сибирского по элементам семенной продуктивности: перспективы отбора // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 77–82.
- Зигангиров А.М., Ибрагимов И.А., Положенцев И.П., Рябчинский А.Е. (1981). Из истории Башкирской лесной опытной станции // Лесоводство и лесозащита в Башкирии: сборник научных трудов Башкирской ЛОС. Москва: ВНИИЛМ, 1981. Вып. X. С. 3–15.
- Зиганшин Р.А. (2014). Лесной массив: географические и лесотаксационные признаки и критерии // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 50–68.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. (2013). Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Зонтиков Д.Н. (2011). Культивирование триплоидной осины в условиях *in vitro* // Перспективы инновационного развития лесного хозяйства: материалы межд. науч.-практ. конф. (Кострома, 25–26 августа 2011). Кострома: изд-во Костромского гос. техн. ун-та, 2011. С. 45–49.
- Зонтиков Д.Н., Корнев И.А. (2012). Факторы, влияющие на морфогенез триплоидной осины в культуре *in vitro* // Инновации и технологии в лесном хозяйстве: материалы II межд. науч.-практ. конф. (Санкт-Петербург, 6–7 февраля 2012). Санкт-Петербург: СПбНИИЛХ, 2012. Ч. 2. С. 99–104.
- Зонтиков Д.Н., Зонтикова С.А., Шургин А.И., Сергеев Р.В. (2014). Клональное микроразмножение высокопродуктивных диплоидных и триплоидных форм осины // Размножение лесных растений в культуре *in vitro* как основа плантационного лесовыращивания. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2014. С. 22–28.
- Иванов А.Л. (2019). Конспект флоры Российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь: изд-во СКФУ, 2019. 341 с.
- Иванов А.И., Власов А.С., Власова Т.Г., Сащенкова С.А. (2012). Древесные растения Пензенской области: монография. Пенза: РИО ПГСХА, 2012. 264 с.

- Ивановская С.И., Химченко Е.Н., Новикова О.М. (2007). Молекулярно-генетический анализ *Pinus sylvestris* на лесосеменных плантациях // Сборник научных трудов ИЛ НАН Беларуси. 2007. Вып. 67. С. 155–162.
- Ивановская С.И., Каган Д.И., Падутов В.Е. (2019). Влияние первого приема постепенных рубок главного пользования на генетическое разнообразие и структуру сосны обыкновенной // Проблемы лесоведения и лесоводства: сборник научных трудов ИЛ НАН Беларуси. 2019. Вып. 79. С. 21–31.
- Изучение имеющихся и создание новых географических культур: Программа и методика работ / Гос. ком. лесного хоз-ва Совета Министров СССР. Всесоюз. науч.-исслед. ин-т лесоводства и механизации лесного хоз-ва. Пушкино, 1972. 52 с.
- Иевлев В.В., Исаков Ю.Н. (1988). Гибриды сосны обыкновенной, полученные на основе разных подходов к подбору пар // Гибридизация лесных древесных пород. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1988. С. 7–14.
- Иевлев В.В., Буторина А.К., Мурая Л.С. (1978). Естественный триплоид дуба черешчатого *Quercus robur* L. // Доклады АН СССР. 1978. Т. 238. № 2. С. 470–473.
- Ильинов А.А., Раевский Б.В. (2018). Использование микросателлитных локусов в изучении плюсового генофонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 6. С. 124–134.
- Ильинов А.А., Политов Д.В., Раевский Б.В. (2010). Влияние способов лесовозобновления на генетическую структуру популяций ели финской *Picea × fennica* (Regel) Kom // Уч. записки Петрозаводского гос. ун-та. 2010. Т. 109. № 4. С. 50–55.
- Ильинский В.В., Ребриков Д.В., Штупунов А.Б. (2006). Анализ гетерогенности популяций ольхи (*Alnus* Mill., Betulaceae) Севера Европейской части России // Ломоносов. Секция Биология. 2006. С. 99–100.
- Ильичев Ю.Н. (1999). Селекция кедра сибирского на смолопродуктивность. Новосибирск: Наука, 1999. 144 с.
- Ильичев Ю.Н. (2012). Генетико-селекционные объекты кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в Республике Алтай: структура, стратегия совершенствования и использования // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXX. № 1–2. С. 87–91.
- Ильичев Ю.Н., Демиденко В.П. (1981). Рекомендации по созданию постоянной лесосеменной базы кедр на селекционной основе в Горном Алтае. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1981. 17 с.
- Ильичев Ю.Н., Тараканов В.В. (2013). Смолопродуктивность кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на клоновых плантациях «плюсовых» деревьев на различные ценные признаки в Горном Алтае // Природные ресурсы и экология Дальневосточного региона: материалы межд. науч.-практ. форума. Хабаровск: изд-во ТОГУ, 2013. С. 82–85.
- Ильичев Ю.Н., Шуваев Д.Н. (2016). Состояние клоновых объектов кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) Республики Алтай: сохранность и перспективы селекции // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 33–34.
- Иогансен В. (1935). О наследовании в популяциях и чистых линиях. Москва-Ленинград: Сельхозгис, 1935. 78 с.
- Иозус А.П., Завьялов А.А. (2019). Селекция и гибридизация березы повислой в условиях сухой степи юго-востока европейской территории России // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2019. № 2. С. 68–72.

- Иозус А.П., Морозова Е.В., Макаров В.М. (2014а). Основные результаты селекции и гибридизации лиственных древесных пород для защитного лесоразведения // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2014. № 11–4. С. 613–617.
- Иозус А.П., Зеленьяк А.К., Морозова Е.В. (2014б). Селекция лиственницы в Нижнем Поволжье на повышение урожайности семян // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2014. № 9–3. С. 91–95.
- Ирошников А.И. (1967). Развитие селекции лесных древесных пород в СССР // Достижения лесной науки за 50 лет. Красноярск, 1967. С. 232–256.
- Ирошников А.И. (1970). Структура популяций и селекция древесных растений // Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970. Т. 1. С. 283–302.
- Ирошников А.И. (1977). Географические культуры хвойных в Южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 4–110.
- Ирошников А.И. (1985). Орехопродуктивность кедровников // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 132–150.
- Ирошников А.И. (2004). Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. Ч. 1. Москва: ВНИИЛМ, 2004. 182 с.
- Ирошников А.И. (2005). Положение о сохранении генетического фонда древесных пород в лесах России. Воронеж: НИИЛГиС, 2005. 41 с.
- Ирошников А.И. (2011). Перспективы массового клонового размножения гибридных особей лиственницы с высоким эффектом гетерозиса // Инновации и технологии в лесном хозяйстве: материалы междунар.-практ. конф. (Санкт-Петербург, 22–23 марта 2011). Санкт-Петербург: СПбНИИЛХ, 2011. С. 48–52.
- Ирошников А.И., Твеленев М.В. (1996). Перспективы использования генетического фонда кедровых сосен // Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока : материалы междунар. конф. 1996. Т. 30. С. 87–88.
- Ирошников А.И., Кречетова Н.В., Мамаев С.А., Мосин В.И. (1978). Проект районирования заготовок и перемещения семян сосны обыкновенной и ели сибирской в азиатской части СССР, лиственницы Сукачевы, сибирской, даурской и других ее видов, кедра сибирского в пределах ареала. Москва, 1978. 76 с.
- Исаков И.Ю. (2022). Рекомендации по отбору и идентификации ценных генотипов в роде *Betula L.* для создания целевых плантаций и биоресурсных коллекций (на примере Воронежской области). Воронеж: изд-во ВГЛТА, 2022. 16 с.
- Исаков И.Ю., Исаков Ю.Н. (2015). Инбридинг и гибридизация в роде Береза. Генезис и значение. Саарбрюккен, 2015. 107 с.
- Исаков И.Ю., Мацнева М.А. (2015). Определение размеров и жизнеспособности пыльцы местных и интродуцированных видов берез // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5. № 3(19). С. 33–41.
- Исаков И.Ю., Сиволапов А.И., Нечаева М.Ю. (2017а). Биотехнология в лесном хозяйстве: учебное пособие. Воронеж: ВГЛТУ, 2017. 208 с.
- Исаков И.Ю., Федулова Т.П., Исаков Ю.Н., Кондратьева А.М., Ржевский С.Г. (2017б). Применение постгеномных технологий при идентификации жизненных форм карельской березы // Прикладные информационные аспекты медицины. 2017. Т. 20. № 4. С. 212–218.

- Исаков И.Ю., Федулова Т.П., Кондратьева А.М., Ржевский С.Г. (2019). Рост в высоту и использование микросателлитного анализа в исследованиях межвидовых гибридов березы, полученных при скрещивании родительских деревьев разной плоидности и разных методах гибридизации // Постгеномные технологии: от теории к практике: сборник трудов V межд. научн. конф. Воронеж, 2019. С. 226–227.
- Исаков Ю.Н. (1999). Эколого-генетическая изменчивость и селекция сосны обыкновенной: дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 1999. 438 с.
- Исаков Ю.Н., Авраменко Р.С., Буторина А.К., Иевлев В.В., Кузнецова Н.Ф., Мурая Л.С., Пожидаева И.М., Свинцова В.С., Соустова Н.М., Третьякова И.Н., Тягунова Г.Я. (1989). Системы семенного размножения древесных растений и селекция // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: материалы межд. симпозиума (Воронеж, 25–30 сентября 1989). Москва, 1989. С. 47–54.
- Истомина И.И. (1994). Жизненные формы и некоторые особенности популяционного поведения кустарников // Восточноевропейские широколиственные леса. Москва: Наука, 1994. С. 158–163.
- Иштуин Я.Н., Бушков Н.Т., Гопиенко К.А., Ильичев Ю.Н., Тараканов В.В. (2006). Естественное лесовозобновление на вырубках по гарям Приобских боров Алтая: проблемы и перспективы // Лесное хозяйство. 2006. № 1. С. 12–15.
- Калачев А.А. (2020). Пихтовые леса Юго-Западного Алтая и их рациональное использование. Алматы: Арыс, 2020. 212 с.
- Кальченко Л.И. (2013). Анализ изменчивости клонов плюсовых деревьев и естественных насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Алтайском крае с использованием методов фенетики: дис. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2013. 127 с.
- Кальченко Л.И., Тараканов В.В. (2010). Поэтапная паспортизация деревьев на клоновых плантациях сосны обыкновенной: использование методов фенетики // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 87–90.
- Кальченко В.А., Калабушкин В.А., Рубанович А.В. (1991). Хроническое облучение как экологический фактор, влияющий на генетическую структуру популяций // Генетика. 1991. Т. 27. № 4. С. 676–684.
- Камалова И.Н., Камалов Р.М., Внукова Н.И. (2019). Влияние способа прививки на приживаемость и рост привоев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2019. № 133. С. 36–42. DOI: 10.36305/0513-1634-2019-133-36-42.
- Карасев Н.Н. (2008). Результаты интродукции дальневосточных видов и экотипов лиственницы в Центральной России // Леса Евразии – Северный Кавказ: материалы VIII межд. конф. молодых ученых, посвящённой 270-летию со дня рождения лесовода А.Т. Болотова. Москва: МГУЛ, 2008. Т. 1. С. 146–148.
- Карасев Н.Н. (2009). Повышение продуктивности лесов Подмосковья путем интродукции лиственницы: дис. ... канд. с.-х. наук. Москва: МГУЛ, 2009. 154 с.
- Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Можаровская Л.В., Пантелеев С.В., Падутов А.В., Падутов В.Е. (2018). Анализ генетико-таксономических отношений карельской березы с представителями семейства Betulaceae на основании данных секвенирования хлоропластного генома // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: материалы Всерос. молодежной конф. Новосибирск: Академиздат, 2018. С. 95–97.

- Кириянов П.С., Баранов О.Ю., Маслов А.А., Падутов А.В. (2019). Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез восточно-европейского региона // Молекулярная и прикладная генетика. 2019. Т. 26. С. 45–55.
- Кищенко И.Т. (2000). Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии. Петрозаводск: ПетрГУ, 2000. 214 с.
- Климов А.В., Прошкин Б.В. (2017). Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вестник Томского гос. университета. Биология. 2017. № 39. С. 58–72. DOI: 10.17223/19988591/39/4.
- Климов А.В., Прошкин Б.В. (2021). Интрогрессивная гибридизация *Populus laurifolia* Ledeb. и *Populus nigra* L. в бассейне реки Томи: масштабы, направление и значение // Сибирский лесной журнал. 2021. № 2. С. 43–52. DOI: 10.15372/SJFS20210204.
- Князева С.Г., Муратова Е.Н. (2010). Кариологический обзор хвойных растений на основе базы данных по хромосомным числам // Хвойные бореальной зоны. 2010. № 1–2. С. 127–135.
- Кобельков М.Е. (2008). Лесное семеноводство на пороге перемен // Лесная Россия. Лесное семеноводство. 2008. № 9. С. 4–8.
- Кобранов Н.П. (1925). Селекция дуба. Москва: Новая деревня, 1925. 37 с.
- Ковалев М.С. (2005). Стационарные опытные объекты питомного лесного хозяйства «Могутовский лес» // Труды СПбНИИЛХ. Серия: Стационарные объекты. Санкт-Петербург: СПбНИИЛХ, 2005. Вып. 1(13). 78 с.
- Ковалев М.С., Товкач Л.Н., Бондаренко А.С., Жигунов А.В. (2004). Некоторые результаты опытных работ по выращиванию плантационных культур ели в Псковской области // Труды СПбНИИЛХ. Санкт-Петербург: СПбНИИЛХ, 2004. Вып. 2(12). С. 90–99.
- Ковалевич А., Падутов В., Баранов О. и др. (2022). Сохранение и рациональное использование лесов на селекционно-генетической основе // Наука и инновации. 2022. № 4(230). С. 12–17.
- Козубов Г.М., Завинская Н.С. (1983). Сравнительный анализ кариотипов сосны обыкновенной, ели обыкновенной и лиственницы европейской, произрастающих в районе Украинских Карпат // Лесное хозяйство, лесная, бумажная и деревообрабатывающая промышленность. Киев, 1983. С. 20–23.
- Козубов Г.М., Муратова Е.А. (1986). Современные голосеменные. Ленинград: Наука, 1986. 192 с.
- Коловский Р.А. (1965). Морфолого-физиологическое обоснование интенсивности рубок ухода в кедрово-лиственных молодняках. Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. Красноярск, 1965. С. 42–58.
- Комментарии к Лесному кодексу РФ (2022). – <https://leskod.ru/kommentarii>.
- Коновалов В.Ф. (1983). Волнисто-древесные формы березы бородавчатой // Лесное хозяйство. 1983. № 8. С. 39–41.
- Коновалов В.Ф. (2003). Береза повислая на Южном Урале: структура популяций, селекция и воспроизводство: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2003. 43 с.
- Коновалов В.Ф., Насырова Э.Р. (2015). Оценка репродуктивной способности сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на лесосеменных объектах различного происхождения // Вестник Башкирского гос. аграр. ун-та. 2015. № 3. С. 101–105.

- Конспект флоры Якутии. Сосудистые растения / Сост.: Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова, под ред. М.М. Черосова. Новосибирск: Наука, 2012. 265 с.
- Копылова Т.А., Орлова Л.В., Егоров А.А., Потокина Е.К. (2012). Идентификация *Picea abies*, *P. fennica*, *P. obovata* (Pinaceae) и их форм с помощью методов молекулярного маркирования // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 11. С. 1416–1423.
- Корешков Н.В., Царева Е.А. (2021). Географические культуры лиственницы. Санкт-Петербург: Научное издание, 2021. 414 с.
- Королева Ю.А., Смолин А.М., Бобошина И.В., Светлакова Т.Н., Боронникова С.В. (2012). Микроклональное размножение видов рода *Populus* // Вестник Удмуртского университета. 2012. Вып. 3. С. 50–54.
- Коропачинский И.Ю. (1966). Об интрогрессивной гибридизации между *Betula pendula* Roth. и *Betula macrophylla* Bunge. в Тувинской АССР // Известия СО АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. 1966. С. 241–260.
- Коропачинский И.Ю. (1969). Гибридизационные процессы в природе и задачи их изучения при интродукции древесных растений // Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1969. С. 38–44.
- Коропачинский И.Ю. (1975). Изучение гибридизационных процессов в дендрофлоре Сибири // Труды Института экологии растений и животных. 1975. № 91. С. 30–37.
- Коропачинский И.Ю. (1992). Ботанико-географические и лесоводственные аспекты естественной гибридизации древесных растений // Лесоведение. 1992. № 2. С. 3–10.
- Коропачинский И.Ю. (2013). Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сибирский лесной журнал. 2013. № 4. С. 459–479.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. (2002). Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Гео, 2002. 707 с.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. (1964). Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской в южной части их ареалов // Селекция древесных пород в Восточной Сибири. Москва: Наука, 1964. С. 20–31.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. (1979). Интрогрессивная гибридизация лесообразующих пород в СССР и ее лесохозяйственное значение // Известия СО РАН. Серия биологических наук. 1979. С. 29–36.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. (2006). Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Гео, 2006. 223 с.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. (2011). Ботанико-географические и лесоводственные аспекты интрогрессивной гибридизации лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и лиственницы Каяндера (*L. cajanderi* Mayr) // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 18. № 2. С. 225–238.
- Корчагин О.М., Семенов М.А., Вариводина И.Н., Камалов Р.М., Кострикин В.А., Царев В.А., Спицына В.И. (2020). Развитие генетико-селекционных методов повышения продуктивности лесов // Лесохозяйственная информация. 2020. № 4. С. 5–22. DOI: 10.24419/lni.2304-3083.2020.4.04.
- Корчагин О.М., Табацкая Т.М., Машкина О.С. (2023). Сохранение лесных генетических ресурсов на основе коллекции *in vitro*: состояние, перспективы, проблемы (аналитический обзор) // Лесохозяйственная информация. 2023. № 2. С. 75–90. DOI: 10.24419/lni.2304-3083.2023.2.06.

- Космодемьянская Е.Е., Акиев А.Р., Фисенко Д.Ю. (2021). Уголовно-правовая и криминалистическая характеристики контрабанды лесоматериалов (Статья 226.1 УК РФ) // Вестник Сибирского юр. ин-та МВД России. 2021. № 1(42). С. 35–44.
- Костина М.В., Барабанщикова Н.С. (2023). Кустарниковые и полукустарниковые жизненные формы умеренной зоны: принципы организации надземных побеговых систем // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 2. С. 133–166.
- Кострикин В.А. (2013). К вопросу о генофонде дубрав // Лесной вестник. 2013. № 4 (96). С. 138–143.
- Кострикин В.А. (2023). Проблемы сохранения генофонда дуба черешчатого в лесах Центрально-Черноземного района // Лесохозяйственная информация. 2023. № 4. С. 103–116. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2023.4.10.
- Кострикин В.А., Ширнин В.К. (2019). Сохранение генетических ресурсов дуба черешчатого в Центрально-Черноземном районе России // Сохранение лесных генетических ресурсов: материалы 6-й между. конференции-совещания (Щучинск, Казахстан, 16–20 сентября 2019). Кокшетау: Мир печати, ИП Устюгова, 2019. С. 116–119.
- Кострикин В.А., Пугач Е.А., Бытченко Н.В., Пугач И.Е. (1999). Опыт идентификации сосны обыкновенной на архивно-маточной плантации Семилукского питомника // Генетико-селекционные основы улучшения лесов: сб. науч. тр. Воронеж: НИИЛ-ГиС. 1999. С. 205–216.
- Кравченко А.Н., Ларионова А.Я., Политов Д.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С. (2004). Генетическая изменчивость и дифференциация популяций ели сибирской в Западном Саяне // Вестник Томского университета. 2004. № 10. Приложение. С. 38–40.
- Красилов В.А. (1976). Популяция, вид, дем и демогенез // Журнал общей биологии. 1976. Т. XXXVII. № 4. С. 506–516.
- Кретинин В.М. (2016). Будущее агролесоводство на лесных почвах России // Известия Нижегородского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. 2016. № 1(41). С. 52–57.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А., Пац Е.Н., Чернова Н.А. (2015). Трансформация таёжных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 1. С. 41–63.
- Криворотова Т.Н., Шейкина О.В. (2014). Генетическая структура лесосеменных плантаций и насаждений сосны обыкновенной в Среднем Поволжье // Вестник ПГТУ. Сер. :Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 1(21). С. 77–86.
- Крутовский К.В. (2006). От популяционной генетики к популяционной геномике лесных древесных видов: интегрированный популяционно-геномный подход // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1304–1318.
- Крутовский К.В. (2022). Дендрогеномика – новая междисциплинарная область исследования адаптивного генетического потенциала лесных древесных популяций, интегрирующая дендрохронологию, дендроэкологию, дендроклиматологию и геномику // Генетика. 2022. 58(11): 1225–1239. DOI: 10.31857/S0016675822110054.
- Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. (1989). Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25. № 11. С. 2009–2032.

- Крутовский К.В., Орешкова Н.В., Путинцева Ю.А., Ибе А.А., Дейч К.О., Шилкина Е.А. (2014). Предварительные результаты полногеномного *de novo* секвенирования лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour.) // Сибирский лесной журнал. 2014. Т. 1. № 4. С. 79–83.
- Крюденер А.А. (1917). Основы классификации типов насаждений и их народнохозяйственное значение в обиходе страны. Петроград: Типография Главного Управления Уделов, 1916–1917. Ч. I–II. 318 с.
- Крючков С.Н., Беляев А.И., Пугачева А.М. и др. (2022). Научно-методические указания по сортовому семеноводству деревьев и кустарников для лесомелиорации аридных территорий (научно-методические рекомендации). Волгоград: ФНЦ агроэкологии РАН, 2022. 52 с.
- Кузнецова Г.В. (2009). Изменчивость качества семян у климатипов кедр корейского в географических культурах // Бюллетень Никитского ботанического сада. 2009. Вып. 99. С. 10–13.
- Кузнецова Г.В. (2010). Рост, состояние и развитие кедровых сосен в географических культурах на юге Красноярского края // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 102–107.
- Кузнецова Г.В., Грек В.С. (2016). Адаптация кедровых сосен *Pinus sibirica* Du Tour и *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. к различным экологическим факторам в местах их тестирования // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 72–80.
- Кузнецова Н.Ф. (2023). Адаптивная селекция сосны обыкновенной на засухоустойчивость: природа и сортоиспытание // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2023. № 1(57). С. 58–72. DOI: 10.25686/2306-2827.2023.1.58.
- Кузнецова Н.Ф., Машкина О.С. (2017). Патент на селекционное достижение 'Сосна Острогоянская' № 9187 от 21.07.2017. Заявка № 8355164 от 26.10.2016.
- Кузьмин С.Р. (2012). Динамика радиального роста сосны обыкновенной в географических культурах на дерново-подзолистой песчаной почве // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXX. № 1–2. С. 106–110.
- Кузьмин С.Р. (2020). Реакция ширины годичного кольца и доли поздней древесины у сосны обыкновенной на погодные условия в географических культурах // ИВУЗ. Лесной журнал. 2020. № 5 (377). С. 64–80. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-5-64-80.
- Кузьмин С.Р. (2023). Дифференциация сосны обыкновенной в географических культурах в Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2023. 43 с.
- Кузьмин С.Р., Ваганов Е.А. (2007). Анатомические характеристики годичных колец у сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Лесоведение. 2007. № 4. С. 3–12.
- Кузьмин С.Р., Карпюк Т.В. (2018). Связь комплекса показателей ассимиляционного аппарата с анатомическими характеристиками древесины побегов сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. 2018. Т. XXXVI. № 4. С. 312–315.
- Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А. (2015). Морфологические особенности хвои у сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным болезням // Экология. 2015. № 2. С. 156–160.
- Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А. (2017). Анализ роста и отбор перспективных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в Сибири // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: материалы второй межд. науч.-техн. конф. (Санкт-Петербург, 24–26 мая 2017); под ред. В.М. Гедьо. Санкт-Петербург: СПбГЛТУ им. С.М. Кирова, 2017. С. 102–104.

- Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А. (2020а). Отбор перспективных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах разных лесорастительных условий // Лесоведение. 2020. № 5. С. 451–465. DOI: 10.31857/S0024114820050083.
- Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А. (2020б). Лесосеменные районы сосны обыкновенной на основе оценки роста географических культур в Сибири // Сибирский лесной журнал. 2020. № 6. С. 3–15. DOI: 10.15372/SJFS20200601.
- Кузьмин С.Р., Роговцев П.В. (2016). Радиальный рост и доля поздней древесины у сосны обыкновенной в географических культурах в Западной и Средней Сибири // Сибирский лесной журнал. 2016. № 6. С. 113–125.
- Кузьмин С.Р., Ваганов Е.А., Кузьмина Н.А., Милютин Л.И. (2008). Особенности трахеид древесины у климатипов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в географических культурах // Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 1. С. 10–21.
- Кузьмин С.Р., Ваганов Е.А., Кузьмина Н.А., Милютин Л.И., Силкин П.П. (2009). Плотность устьиц хвой сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Лесоведение. 2009. № 2. С. 35–40.
- Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А., Ваганов Е.А. (2012). Плотность устьиц хвой в разных частях кроны *Pinus sylvestris* (Pinacea) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 2. С. 145–160.
- Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А., Ваганов Е.А. (2013). Динамика роста сосны обыкновенной в географических культурах // Лесоведение. 2013. № 1. С. 30–38.
- Кузьмин С.Р., Анискина А.А., Пермьякова Г.В. (2020). Летучие вещества в хвое сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным патогенам в условиях географических культур // Лесоведение. 2020. № 4. С. 346–356. DOI: 10.31857/S0024114820030079.
- Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. (2007а). Особенности генеративных органов сосны обыкновенной разного происхождения в географических культурах // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 225–234.
- Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. (2007б). Устойчивость сосны обыкновенной разного происхождения к грибным патогенам в географических культурах Приангарья // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 4–5. С. 454–460.
- Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. (2009). Селекция сосны обыкновенной по устойчивости к грибным патогенам в географических культурах // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. XXVI. № 1. С. 76–81.
- Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. (2012). Анализ лесосеменного районирования сосны обыкновенной в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXX. № 1–2. С. 111–113.
- Кулаков Е.Е., Сиволопов А.И. (2023). Рост и продуктивность лиственницы в 67-летних коллекционно-географических культурах учебно-опытного лесхоза ВГЛТУ // Лесохозяйственная информация. 2023. № 1. С. 44–54. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2023.1.04.
- Курнаев С.Ф. (1973). Лесорастительное районирование СССР. Москва: Наука, 1973. 203 с.
- Курхар И.В. (2021). К выбору селекции березы повислой (*Betula pendula*) // Технологии и оборудование садово-паркового и ландшафтного строительства: сборник статей Всероссийской науч.-практ. конф. (Красноярск, 23 декабря 2020). Красноярск, 2021. С. 175–180.

- Лазарева С.М. (2014). Рост боковых побегов и продолжительность жизни хвои видов *Picea* в Левобережном Заволжье // Хвойные бореальной зоны. 2014. Т. XXXII. № 5–6. С. 44–49.
- Ларионова А.А. (2002). Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Генетика. 2002. Т. 37. № 12. С. 1641–1647.
- Ларионова А.А., Экарт А.К. (2010). Генетическое разнообразие и дифференциация болотных популяций сосны // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 120–126.
- Ларионова А.А., Яхнева Н.В., Абаимов А.П. (2004). Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лиственницы Гмелина в Эвенки (Средняя Сибирь) // Генетика. 2004. Т. 40. № 10. С. 1370–1377.
- Ларионова А.А., Кравченко А.Н., Экарт А.К., Орешкова Н.В. (2007). Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лесообразующих видов хвойных в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 235–242.
- Лаур Н.В. (2012). Лесная селекция и семеноводство в Карелии: монография. Москва: МГУЛ, 2012. 160 с.
- Лаур Н.В., Горбунова В.Н. (2006). Лесопатологическое состояние лесосеменных плантаций Карелии // Известия лесоинженерного факультета: сборник науч. трудов ПетрГУ. Петрозаводск, 2006. С. 64–69.
- Лебедев В.А. (2017). Лесоводственная и эколого-генетическая оценка состояния лесных генетических резерватов Свердловской области: дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2017. 192 с.
- Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. (2018). Широкомасштабное клональное микроразмножение древесных лесных пород для закладки лесных плантаций // Биология клеток растений *in vitro* и биотехнология: XI межд. конф. (г. Минск, Республика Беларусь, 23–27 сентября 2018). Минск: Медисонт, 2018. С. 126.
- Лебедев В.Г., Азарова А.Б., Шестибратов К.А., Деменко В.И. (2012). Проявление соматоклональной изменчивости у микроразмноженных и трансгенных растений // Известия ТСХА. 2012. Вып.1. С. 153–163.
- Лебедева М.В., Левкоев Э.А., Волков В.А., Фетисова А.А., Навалихин С.В., Шабунин Д.А., Данилов Ю.И., Жигунов А.В., Потокина Е.К. (2016). Опыт восстановления утерянных селекционных достижений *Populus × leningradensis* Bogd. и *Populus × newensis* Bogd. на основе микросателлитного анализа // Генетика. 2016. Т. 52. № 10. С. 1159–1168. DOI: 10.7868/S0016675816100064.
- Лебедева О.Н., Николаевская Т.С., Титов А.Ф., Федоренко О.М. (2012). Биологические особенности северных популяций многолетних злаков. Генетический груз и выживаемость. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 261 с.
- Лебедева Э.И., Прохорова А.А. (2009). Способ прививки. Патент RU2009123329/21А. 18.06.2009.
- Лебединова Н.С. (1952). Кедровые леса Алтайского государственного заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: МГУ, 1952.
- Левонтин Р. (1978). Генетические основы эволюции. Москва: Мир, 1978. 352 с.
- Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. Москва: Лесная промышленность, 1982. 368 с.

- Лесосырьевые плантации сосны и ели. Санкт-Петербург: СПбНИИЛХ, 2008. Вып.1(17). 158 с.
- Лобанова Е.А. (2014). Оптимизация состава питательной среды для выращивания осины триплоидной в культуре *in vitro* // Размножение лесных растений в культуре *in vitro* как основа плантационного лесовыращивания. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2014. С. 29–33.
- Лобова С.Л. (2015). Производительность и качество древесины лиственницы в географических культурах юго-восточного Подмосквья // Леса Евразии – Большой Алтай: материалы XV межд. конф. молодых учёных, посвящённой 150-летию со дня рождения проф. Г.Н. Высоцкого. Москва: МГУЛ, 2015. С. 99–101.
- Лобова С.Л. (2017). Результат выращивания лиственницы европейской в смешении с сосной и елью в Московской области // Леса Евразии – Леса Поволжья: материалы XVII межд. конф. молодых учёных, посвящ. 150-летию со дня рождения проф. Г.Ф. Морозова, 95-летию Казанского государственного аграрного университета и Году экологии в России. Москва: Маска, 2017. С. 142–146.
- Ложкин А.В. (2002). Современный пылевой дождь в арктических районах Берингии и реконструкция растительности ледниковых интервалов плейстоцена // Четвертичная палеогеография Берингии. Магадан, 2002. С. 13–27.
- Луценко Е.В., Серeda М.М., Лысенко О.Г. (2015). Оптимизация микрклонального размножения осины (*Populus tremula* L.) // Биотехнология. Взгляд в будущее: сборник трудов IV межд. науч. интернет-конференции (Казань, 24–25 апреля 2015). Казань, 2015. С. 88–92.
- Луценко Е.В., Чохели В.А., Верецагина А.В., Серeda М.М. (2017). Генетическая дифференциация клонов *Populus tremula* L. с использованием ISSR-маркеров, полученных в культуре *in vitro* // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2017. Т. 27. Вып. 3. С. 285–290.
- Лысенко Д.С. (2009). О межвидовой гибридизации ив (*Salix* L.) в Магаданской области // Проблемы современной дендрологии : материалы межд. конф. (Москва, 30 июня – 02 июля 2009). Москва, 2009. С. 564–566.
- Любавская А.Я. (1966). Селекция и разведение карельской березы. М.: Лесная промышленность, 1966. 124 с.
- Любавская А.Я. (1978). Карельская береза. Москва: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
- Мазуренко М.Т., Хохлаков А.П. (1977). Структура и морфогенез кустарников. Москва: Наука, 1977. 160 с.
- Макаров В.П. (1999). Особенности роста и развития различных видов и климатипов лиственницы в Восточном Забайкалье: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 1999.
- Макаров С.С., Панкратова А.А. (2016). Изучение влияния росторегулирующих веществ различной природы при клональном микроразмножении осины // Лесохозяйственная информация. 2016. № 3. С. 138–143.
- Макаров С.С., Чудецкий А.И., Багаев Е.С. (2023). Особенности ризогенеза триплоидной осины *in vitro* // Эффективный ответ на современные вызовы с учетом взаимодействия человека и природы, человека и технологий: социально-экономические и экологические проблемы лесного комплекса: материалы XIV межд. науч.-техн. конф. Екатеринбург, 2023. С. 135–141.

- Маликов А.Н. (2018). Динамика запаса стволовой древесины экотипов лиственницы Сукачева в Бронницком лесничестве Московской области // Лесное хозяйство: тезисы 82-й науч.-техн. конф. профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов (с между. участием) (Минск, 01–14 февраля 2018). Минск: БГТУ, 2018. С. 17.
- Маликов А.Н., Мельник П.Г., Крылов М.Н. (2012). Продуктивность экотипов лиственницы в смешанных с сосной насаждениях // Леса Евразии – Белорусское Поозерье: материалы XII между. конф. молодых учёных, посвященной 145-летию со дня рождения профессора Г.Ф. Морозова. Москва: МГУЛ, 2012. С. 180–181.
- Маликов А.Н., Мельник П.Г., Константинов С.Г. (2017). Динамика таксационных показателей экотипов лиственницы Сукачева в Бронницком лесничестве Московской области // Леса Евразии – Леса Поволжья: материалы XVII между. конф. молодых учёных, посвященной 150-летию со дня рождения проф. Г.Ф. Морозова, 95-летию Казанского государственного аграрного университета и Году экологии в России. Москва: Маска, 2017. С. 151–155.
- Мамаев С.А., Махнев А.К. (1988). Использование методов фенетики при изучении популяционной структуры и сохранение генофонда у видов древесных растений // Фенетика природных популяций. Москва: Наука, 1988. С. 92–99.
- Мамаев С.А., Семериков Л.Ф., Махнев А.К. (1988). О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. 1988. № 1. С. 3–9.
- Маркова И.А., Жигонов А.В. (1999). Лесокультурные испытания перспективных пород-интродуцентов на Северо-Западе России // Известия СПбЛТА. 1999. Вып. 165. С. 20–28.
- Маркова И.А., Жигонов А.В. (2003). Сравнение эффективности технологий лесовосстановления в таежной зоне // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Санкт-Петербург: СПбЛТА, 2003. Вып. 169. С. 216–222.
- Маслаков Е.Л. (1984). Формирование сосновых молодняков. Москва: Лесная промышленность, 1984. 168 с.
- Маслов А.А., Баранов О.Ю., Сирин А.А. (2019). Идентификация видов берез в заболоченных лесах Центра Русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 177–187. DOI: 10.1134/S0024114819020062.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф. (2000). Генетика, селекция, семеноводство кедра сибирского. Красноярск: СибГТУ, 2000. 243 с.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Братилова Н.П., Пастухова А.М., Водин А.В. (2006). Изменчивость, отбор семенного потомства экотипов, плюсовых деревьев и формирование плантационных культур кедровых сосен в пригородной зоне Красноярска. Красноярск: СибГТУ, 2006. 268 с.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Ревин А.В. (2007). Влияние возраста подвоя на рост привитых растений сосны кедровой сибирской // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. Красноярск: СибГТУ, 2007. С. 55–57.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Щерба Ю.Е. (2016). Семенное и вегетативное размножение отобраных деревьев сосны кедровой сибирской. Красноярск: СибГТУ, 2016. 204 с.
- Матвеева Р.Н., Братилова Н.П., Буторова О.Ф. (2017). Рост и репродуктивное развитие сосны кедровой сибирской разного географического происхождения при загущенной рядовой посадке (зеленая зона г. Красноярск). Красноярск: СибГУНИТ, 2017. 206 с.

- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Колосовский Э.В. (2020). Влияние сомкнутости полога древостоя на рост культур сосны кедровой сибирской (участок «Горный-2»). Красноярск, 2020. 216 с.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Гришлов Д.А. (2022). Декапитация сосны кедровой сибирской на плантациях в пригородной зоне Красноярска: монография. Красноярск, 2022. 210 с.
- Махнев А.К. (1987). Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. Москва: Наука, 1987. 128 с.
- Махнев А.К. (2010). Проблемы выделения и сохранения лесных генетических резерватов // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 127–130.
- Машкина О.С., Исаков Ю.Н. (2007). Микрклональное размножение хозяйственно ценных генотипов осины // Сохранение, изучение и воспроизводство генетических ресурсов лесных древесных растений. Воронеж, 2007. С. 47–57.
- Машкина О.С., Табацкая Т.М. (2005). Рекомендации по сохранению и воспроизводству методами биотехнологии ценных генотипов карельской березы, осины, тополя белого и сереющего. Воронеж: НИИЛГиС, 2005. 29 с.
- Машкина О.С., Табацкая Т.М. (2014). Опытные плантационные культуры лиственных древесных растений, созданные на основе клонального микроразмножения // Размножение лесных растений в культуре *in vitro* как основа плантационного лесовыращивания: материалы межд. научно-практ. конференции (Йошкар-Ола, 25–26 сентября 2014). Йошкар-Ола: ПГТУ, 2014. С. 87–93.
- Машкина О.С., Табацкая Т.М. (2017). Опытные плантационные культуры березы, тополя и осины, созданные методами биотехнологии (результаты многолетних исследований) // Биотехнология, генетика, селекция в лесном и сельском хозяйстве, мониторинг экосистем: материалы межд. науч.-техн. конф. (Воронеж, 21–22 июня 2017). Воронеж: изд-во РИТМ, 2017. С. 75–80.
- Машкина О.С., Табацкая Т.М. (2018). К вопросу о соматклональной изменчивости березы в культуре *in vitro* // Организация и регуляция физиолого-биохимических процессов. Межрегиональный сборник научных работ. Воронеж, 2018. С. 152–159.
- Машкина О.С., Политов Д.В., Белоконов М.М., Белоконов Ю.С., Табацкая Т.М., Сиволопов А.И. (2011). Цитогенетическая и молекулярно-генетическая характеристика клонов тополя сереющего (*Populus canadensis* Sm.), полученных с использованием технологии *in vitro* // Проблемы популяционной и общей генетики: сб. тезисов межд. конф., посвященной 75-летию со дня рождения акад. Ю.П. Алтухова. Москва: Цифровичок, 2011. С. 113–114.
- Машкина О.С., Табацкая Т.М., Морковина С.С. и др. (2016). Выращивание посадочного материала тополя белого (*Populus alba* L.) на основе коллекции *in vitro* и оценка его себестоимости // Лесотехнический журнал. 2016. Т. 6. № 1 (21). С. 28–44.
- Машкина О.С., Шабанова Е.А., Вариводина И.Н., Городецкая Т.А. (2019а). Полевые испытания размноженных *in vitro* клонов осины (*Populus tremula* L.): рост, продуктивность, качество древесины, генетическая стабильность // Лесной журнал. 2019. № 6. С. 25–38. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.25.
- Машкина О.С., Табацкая Т.М., Внукова Н.И. (2019б). Технология долгосрочного хранения в культуре *in vitro* ценных генотипов березы и выращивание на ее основе посадочного материала // Биотехнология. 2019. Т. 35. № 3. С. 57–67.

- Мейен С.В. (1987). Основы палеоботаники. Москва: Недра, 1987. 403 с.
- Мелехов В.И., Бабич Н.А., Корчагов С.А. (2003). Качество древесины сосны в культурах. Архангельск: АГТУ, 2003. 110 с.
- Мельник Л.П. (2022). Особенности диссеминации и естественного возобновления лиственницы европейской в центре Русской равнины: дис. ... канд. с.-х. наук. Успенское, 2022. 144 с.
- Мельник П.Г. (1996). Выявление быстрорастущих экотипов ели для целевого лесовосстановления на территории Смоленско-Московской возвышенности: дис. ... канд. с.-х. наук. Москва: МГУЛ, 1996. 148 с.
- Мельник П.Г. (2002). Лиственница в географических культурах Щелковского лесхоза Московской области // Лиственничные леса Архангельской области, их использование и воспроизводство: материалы регионального рабочего совещания. Архангельск, 2002. С. 86–88.
- Мельник П.Г. (2020). Результаты роста и продуктивности лесостепных экотипов сосны в фазе формирования стволов в условиях Калужской области // Лесные экосистемы: современные вызовы, состояние, продуктивность и устойчивость: материалы межд. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию Института леса НАН Беларуси (13–15 ноября 2020). Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2020. С. 226–230.
- Мельник П.Г., Карасев Н.Н. (2005а). Рост различных видов лиственницы в Подмосковье // Леса Евразии – Уральские горы: материалы V Межд. конф. молодых учёных, посвящ. 175-летию первого лесоустройства на Урале и 160-летию со дня рождения лесовода Ф.А. Теплоухова. М.: МГУЛ, 2005. С. 125–127.
- Мельник П.Г., Карасев Н.Н. (2005б). Результаты интродукции лиственницы в Северо-Восточное Подмосковье // Лесной вестник. 2005. № 2 (38). С. 36–40.
- Мельник П.Г., Карасев Н.Н. (2012). Географическая изменчивость лиственницы в фазе приспевания // Лесной вестник. 2012. № 1 (84). С. 60–74.
- Мельник П.Г., Мельник Л.П. (2016). Продуктивность и качество формы ствола лиственницы в географических культурах Подмосковья // Современные проблемы биологического и технического лесовоснования: сборник трудов I межд. науч.-практ. конф. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2016. С. 93–95.
- Мельник П.Г., Мерзленко М.Д. (2014). Результат выращивания климатипов сосны в географических культурах северо-восточного Подмосковья // Лесотехнический журнал. 2014. № 4 (16). С. 36–44.
- Мельник П.Г., Ребко С.В. (2023). Результаты роста и продуктивности белорусских экотипов сосны обыкновенной в фазе формирования стволов в условиях Мещерской низменности // Технологическая независимость и конкурентоспособность Союзного государства, стран СНГ, ЕАЭС и ШОС: сб. ст. VI Межд. науч.-техн. конф. «Минские научные чтения-2023». (Минск, 06–08 декабря 2023). Минск: ГТУ, 2023. Т. 3. С. 198–202.
- Мельник П.Г., Ребко С.В. (2024). Результаты роста и продуктивности экотипов сосны обыкновенной зоны смешанных лесов в фазе формирования стволов в условиях Мещерской низменности // Лесное хозяйство: материалы 88-й науч.-техн. конф. профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов (с международным участием) (Минск, 29 января – 16 февраля 2024). Минск: БГТУ, 2024. С. 257–260.

- Мельник П.Г., Савосько С.В. (2002). Результаты испытаний сибирских климаэкотипов сосны обыкновенной в Калужской области // Антропогенное воздействие на лесные экосистемы: материалы II межд. конф. Барнаул: изд-во АГУ, 2002. С. 117–119.
- Мельник П.Г., Савосько С.В., Станко Я.Н., Дюжина И.А., Степанова О.В. (2007). Географическая изменчивость продуктивности и физико-механических свойств древесины сосны обыкновенной // Лесной вестник. 2007. № 6(55). С. 33–38.
- Мельник П.Г., Смирнов И.Н., Иванов В.В., Насыпайко Н.Ю. (2008). Рост и продуктивность 30-летних географических культур сосны в Бузулукском бору // Экология 2006: эстафета поколений: материалы V Пущинской межд. школы-семинара по экологии. Москва: МГУЛ, 2008. С. 47–53.
- Мельник П.Г., Смирнов И.Н., Камышова Л.В. (2009). 90-летний опыт географических культур сосны обыкновенной в Бузулукском бору // Лесной вестник. 2009. № 1(64). С. 88–94.
- Мельник П.Г., Воронин Ф.Н., Мерзленко М.Д. (2013а). Географическая изменчивость экотипов ели в фазе чащи // Лесной вестник. 2013. № 6 (98). С. 148–154.
- Мельник П.Г., Карасев Н.Н., Лежнёв Г.А. (2013б). Популяционно-географическая изменчивость лиственницы в фазе приспевания // Леса Евразии – Белорусское Поозерье: материалы XII межд. конф. молодых ученых, посвящ. 145-летию со дня рождения проф. Г.Ф. Морозова. Москва: МГУЛ, 2013. С. 189–191.
- Мельник П.Г., Глазунов Ю.Б., Мерзленко М.Д. (2017). Рост и производительность архангельского климатипа сосны обыкновенной в условиях Подмосковья // Лесной журнал. 2017. № 1 (355). С. 9–20.
- Мельник П.Г., Тишков А.С., Голубев Ю.А. (2020). Рост и продуктивность экотипов ели в условиях северо-восточного Подмосковья // Молодые исследователи агропромышленного и лесного комплексов – регионам: V межд. молодежная науч.-практ. конф. (23 апреля 2020). Вологда, 2020. С. 226–230.
- Мерзленко М.Д. (1996). Географические культуры сосны в Щёлковском учебно-опытном лесхозе Московской области // Лесохозяйственная информация. 1996. № 3. С. 20–24.
- Мерзленко М.Д. (2017). Актуальные аспекты искусственного лесовосстановления // ИВУЗ. Лесной журнал. 2017. № 3. С. 22–30.
- Мерзленко М.Д., Мельник П.Г. (2002). Лесоводственная экскурсия в леса Клинско-Дмитровской гряды. Москва: МГУЛ, 2002. 93 с.
- Мерзленко М.Д., Мельник П.Г. (2015). Опыт лесоводственного мониторинга в Никольской лесной даче. Москва: МГУЛ, 2015. 112 с.
- Мерзленко М.Д., Глазунов Ю.Б., Мельник П.Г. (2014). Успешность роста алтайского климатипа сосны в условиях Подмосковья // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2014. № 10(120). С. 59–65.
- Мерзленко М.Д., Глазунов Ю.Б., Мельник П.Г. (2017). Результаты выращивания провениенций сосны обыкновенной в географических посадках Серебрянборского опытного лесничества // Лесоведение. 2017. № 3. С. 176–182.
- Мерзленко М.Д., Мельник П.Г., Коженкова А.А. (2018). Результаты выращивания климатипов лиственницы в географических культурах Западного Подмосковья // Вестник Алтайского гос. аграрного университета. 2018. № 1(159). С. 72–77.

- Мерзленко М.Д., Мельник П.Г., Коженкова А.А. (2022). Интродукция климатипов лиственницы европейской в зоне смешанных лесов // ИВУЗ. Лесной журнал. 2022. № 5. С. 37–46. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-5-37-46.
- Методика одновременной инвентаризации объектов единого генетико-селекционного комплекса в лесном фонде Российской Федерации. Москва: Федеральное агентство лесного хозяйства, 2007. 29 с.
- Мильютин Л.И. (1974). Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской и структура популяций // Труды ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 102–107.
- Мильютин Л.И. (1982). Исследование популяций лиственниц методами фенетики // Фенетика популяций. Москва: Наука, 1982. С. 255–260.
- Мильютин Л.И. (1998). Лесные генетические ресурсы Восточной Сибири // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в новых независимых государствах бывшего СССР. Зволен-Рим: Арбора Публишерс и Межд. ин-т растительных генетических ресурсов, 1998. С. 67–69.
- Мильютин Л.И. (2010). Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. Новосибирск: Гео, 2010. 159 с.
- Мильютин Л.И. (2013). Краткий словарь терминов по лесной генетике, селекции и семеноводству. Новосибирск: Гео, 2013. 127 с.
- Мильютин Л.И. (2014). О взаимосвязи генетических и селекционных исследований лесных древесных растений // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 25–28.
- Мильютин Л.И., Жамъянсурен С., Барченков А.П. и др. (2013а). Изменчивость качества семян лиственницы и сосны в Монголии и прилегающих районах России // Лесоведение. 2013. № 1. С. 3–8.
- Мильютин Л.И., Новикова Т.Н., Тараканов В.В., Тихонова И.В. (2013б). Сосна степных и лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Гео, 2013. 127 с.
- Минина Е.Г. (1965). Значение смещения пола у растений для селекции: о связи гетерозиса и полиплоидии с сексуализацией // Журнал общей биологии. 1965. Т. 26. № 4. С. 414–426.
- Минина Е.Г., Ларионова Н.А. (1979). Морфогенез и проявление пола у хвойных. Москва: Наука, 1979. 215 с.
- Михайлова М.И. (2022). Состояние, рост и продуктивность экотипов сосны обыкновенной в географических лесных культурах Воронежской области: дис. ...канд. с.-х. наук. Воронеж: ВГЛУ, 2022. 219 с.
- Можаровская Л.В., Пантелеев С.В., Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Падутов В.Е. (2018). Структурно-функциональный анализ хлоропластного генома карельской березы // Научные стремления. 2018. № 23. С. 9–12.
- Молканова О.И., Коновалова Л.Н., Стахеева Т.С. (2016). Особенности размножения и сохранения коллекции ценных и редких видов растений в условиях *in vitro* // Бюллетень ГНБС. 2016. Вып. 120. С. 17–23.
- Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И. и др. (1982) Селекция лесных пород. Москва: Лесная промышленность, 1982. 224 с.
- Мониторинг биологического разнообразия лесов России / под ред. А.С. Исаева. Москва: Наука, 2008. 453 с.

- Морозов Г.П. (1976). Фенотипическая структура популяций ели обыкновенной и ели сибирской // Лесоведение. 1976. № 5. С. 22–29.
- Морозова Е.В., Иозус А.П., Крючков С.Н. (2016). Особенности вегетативного размножения дуба черешчатого для защитного лесоразведения в степной зоне европейской части России // Успехи современного естествознания. 2016. № 12–2. С. 309–313.
- Мудрик Е.А., Полякова Т.А., Шахова А.В., Бондаренко Г.Н., Политов Д.В. (2015). Пространственное распределение гаплотипов второго интрона гена *nad1* в популяциях ели комплекса *Picea abies* – *P. obovata* // Генетика. 2015. Т. 51. № 10. С. 1117–1125. DOI: 10.7868/S0016675815100124.
- Мудрик Е.А., Полякова Т.А., Шахова А.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. (2017). Генетическая дифференциация комплекса *Picea abies* – *P. obovata* по данным локуса *nad1* мтДНК // Сохранение лесных генетических ресурсов: материалы 5-й межд. конф.-совещания (Гомель, 02–07 октября 2017). Гомель: Колордрук, 2017. С. 143–146.
- Муратова Е.Н., Круклис М.В. (1988). Хромосомные числа голосеменных растений. Новосибирск: Наука, 1988. 118 с.
- Назимова Д.И. (1980). Алтай-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 26–148.
- Наквасина Е.Н. (2013). Географические культуры сосны обыкновенной на Севере России. Закономерности роста и генетико-экологическое значение. LAP LAMBERT Academic Publishing, 2013. 175 с.
- Наквасина Е.Н. (2014). Испытание межгеографических потомств сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Республике Коми // ИВУЗ. Лесной журнал. 2014. № 5. С. 17–23.
- Наквасина Е.Н., Барабин А.И. (2009). Рост полусибирских межгеографических гибридов сосны обыкновенной в испытательных культурах северной подзоны тайги Архангельской области // ИВУЗ. Лесной журнал. 2009. № 5. С. 25–31.
- Наквасина Е.Н., Юдина О.А., Прожерина Н.А., Камалова И.И., Минин Н.С. (2008). Географические культуры в ген-экологических исследованиях на Европейском Севере: монография. Архангельск: АГТУ, 2008. 308 с.
- Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А., Чупров А.В., Беляев В.В. (2018). Реакция роста сосны обыкновенной на климатические изменения в широтном градиенте // ИВУЗ. Лесной журнал. 2018. № 5. С. 82–93.
- Наконечная О.В., Холина А.Б., Корень О.Г., Janesek V., Kohutka A., Gebauer R., Журавлев Ю.Н. (2010). Характеристика генофондов трех популяций *Pinus pumila* (Pall.) Regel на границах ареала // Генетика. 2010. Т. 46. № 12. С. 1609–1618.
- Никоношина Н.А., Мартыненко Н.А., Нечаева Ю.С., Пришневская Я.В., Боронникова С.В. (2016). Молекулярно-генетический анализ популяций *Populus nigra* L. на Среднем и Южном Урале на основании полиморфизма ISSR-маркеров // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 3. С. 403.
- Наумова Н.Б., Макарикова Р.П., Тараканов В.В., Кузьмина Н.А., Новикова Т.Н., Милютин Л.И. (2009). Влияние климатипов сосны обыкновенной на некоторые химические и микробиологические свойства почв // Сибирский экологический журнал. 2009. № 2. С. 287–292.

- Национальный доклад Глобальный климат и почвенный покров России: опустынивание и деградация земель, институциональные, инфраструктурные, технологические меры адаптации (сельское и лесное хозяйство) / под ред. Р.С.-Х. Эдельгериева. Москва: издательство МБА, 2019. Т. 2. 476 с.
- Некрасова Т.П. (1960). Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1960. 132 с.
- Некрасова Т.П. (1964). К истории лесного семеноведения // Возобновление и улучшение лесов. Новосибирск: изд-во СО АН СССР, 1964. С. 77–93.
- Некрасова Т.П. (1972). Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 273 с.
- Некрасова Т.П. (1981). Возможности использования популяционного отбора // Разработка основ систем селекции древесных пород. Рига, 1981. Ч. 1. С. 19–21.
- Некрасова Т.П., Рябинков А.П. (1978). Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск: Наука, 1978. 150 с.
- Ненюхин В.Н., Малкин В.К., Данусявичус Ю.Я., Таминаускас С.А. (1983). Рекомендации по созданию семенных плантаций хвойных деревьев для производства гибридных семян. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1983. 15 с.
- Нестеров Н.С. (1935). Лесная опытная дача в Петровском-Разумовском под Москвой. Москва-Ленинград: Гос. издательство колхозной и совхозной литературы, 1935. 560 с.
- Никитенко Е.А. (2016). К вопросу о новом лесосеменном районировании Дальнего Востока // Инновации и технологии в лесном хозяйстве. ИТФ–2016: тезисы докладов V межд. науч.-практ. конф. (Санкт-Петербург, 31 мая – 2 июня 2016). Санкт-Петербург: СПбНИИЛХ, 2016. С. 106.
- Никитина С.М., Шатунова М.П., Тараканов В.В., Кальченко Л.И. (2012). Ростовые реакции сосны обыкновенной на токсические метаболиты гриба *Fusarium moniliforme* // Известия СПбЛТА. 2012. Вып. 200. Катаевские чтения. С. 264–274.
- Николаева М.А., Варенцова Е.Ю. (2019). Фитопатологическое состояние и сохранность ели в географических культурах Любанского лесничества Ленинградской области // Известия СПбЛТА. 2019. Вып. 228. С. 216–233. DOI: 10.21266/2079-4304.2019.228.216-233.
- Николаева М.А., Жигунов А.В. (2012). Фенологические и репродуктивные особенности ели в географических культурах Ленинградской области // Лесоведение. 2012. № 2. С. 35–46.
- Николаева М.А., Жигунов А.В. (2022). Испытание климатипов основных лесобразующих пород на Северо-Западе России // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: материалы VII Всероссийской науч.-техн. конф.; под. ред. А.А. Добровольского (25-27 мая 2022). Санкт-Петербург: СПбЛТУ, 2022. С. 268–270.
- Николаева М.А., Крестьянов А.А., Каматов Д.Е., Ямалеев О.А. (2015). Использование географической изменчивости в селекции хвойных пород в Республике Башкортостан // Хвойные бореальной зоны. 2015. Т. XXXIII. № 1–2. С. 30–37.
- Николаева М.А., Жигунов А.В., Голиков А.М. (2016). 36-летний опыт изучения географических культур сосны обыкновенной в Псковской области // ИВУЗ. Лесной журнал. 2016. № 5. С. 22–33. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.22.

- Николаева М.А., Гузюк М.Е., Пушкарев Ю.Е. (2018). Отбор лучших потомств ели в географических культурах двух поколений в условиях Ленинградской области // Леса России: Политика, промышленность, наука, образование: материалы 3-й междунауч.-техн. конф. (Санкт-Петербург, 23–24 мая 2018). Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2018. Т. 1. С. 219–222.
- Николаева М.А., Орлова Л.В., Крестьянов А.А., Каматов Д.Н. (2019). Географическая изменчивость лиственницы в опытных лесных культурах Республики Башкортостан // Сибирский лесной журнал. 2019. № 1. С. 30–43. DOI: 10.15372/SJFS20190103.
- Николаева М.А., Варенцова Е.Ю., Межина К.М. (2022). Оценка сохранности и состояния *Pinus sibirica* Du Tour в географических культурах Ленинградской области // Хвойные бореальной зоны. 2022. Т. XL. № 5. С. 381–387.
- Николаева М.А., Жигунов А.В., Баранов Н.И. (2023). Влияние географического происхождения семян ели на состояние и рост 45-летних насаждений в Ленинградской области // Известия СПбЛТА. 2023. Вып. 246. С. 104–125. DOI: 10.21266/2079-4304.2023.246.104-125.
- Николаева М.А., Орлова Л.В., Жигунов А.В., Николаев С.А., Беглецов М.С. (2024). Оценка развития лиственницы в географических культурах Ленинградской области // Известия СПбЛТА. 2024. Вып. 249. С. 103–126. DOI: 10.21266/2079-4304.2024.249.103-126.
- Никонов С.З. (1926). Влияние происхождения семян на качество сосновых насаждений. Рукопись, архив Боровой ЛОС. 1926. Папка № 463.
- Никонов С.З. (1928). К вопросу о влиянии происхождения семян на рост сосновых насаждений в Бузулукском бору Самарской губ. // Известия Казанского ин-та сельского хозяйства и лесоводства, часть лесная. Казань, 1928. Вып. 1.
- Никоношина Н.А., Мартыненко Н.А., Нечаева Ю.С., Пришневская Я.В., Боронникова С.В. (2016). Молекулярно-генетический анализ популяций *Populus nigra* L. на Среднем и Южном Урале на основании полиморфизма ISSR-маркеров // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 3. С. 403.
- Новиков В.С., Ратнопорт А.В., Ефимов С.В. (2017). Прошлое и настоящее российских ботанических садов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2017. Т. 122. Вып. 3. С. 38–43.
- Новикова С.В., Орешкова Н.В., Шаров В.В., Семериков В.Л., Крутовский К.В. (2023). Генетическая структура и географическая дифференциация популяций лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на основе генотипирования генома путем секвенирования // Сибирский экологический журнал. 2023. Т. 30. № 5. С. 675–691. DOI: 10.15372/SEJ20230509.
- Новикова Т.Н. (2002). Географические культуры сосны обыкновенной в республике Бурятия // Лесоведение. 2002. № 2. С. 61–65.
- Новикова Т.Н. (2006). Качество стволов у географических потомств сосны обыкновенной в условиях Западного Забайкалья // Лесное хозяйство. 2006. № 6. С. 42–43.
- Новикова Т.Н. (2016). Географические культуры сосны обыкновенной как объект для уточнения лесосеменного районирования (Западное Забайкалье) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2016. № 4. С. 115–121.
- Нугаев И.Х. (1981). Географические культуры сосны и лиственницы в Башкирии // Лесоводство и лесозащита в Башкирии: сб. науч. трудов Башкирской ЛОС. Москва: ВНИИЛМ, 1981. Вып. X. С. 58–65.

- О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2019 году. Государственный доклад. Москва: Минприроды России; МГУ, 2020. 1000 с.
- О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2021 году. Государственный доклад. Москва: Минприроды России, МГУ, 2022. 685 с.
- О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2022 году. Государственный доклад. Москва: Минприроды России; МГУ, 2023. 686 с.
- Огиевский В.Д. (1966). Избранные труды. Москва: Лесная промышленность, 1966. 356 с.
- Олонов Н.А., Олонова М.В. (2009). Растения Томской области. Деревья, кустарники, кустарнички. Томск: Печатная мануфактура, 2009. 64 с.
- Онучин А.А., Соколов В.А., Вараксин Г.С., Втюрина О.П., Соколова Н.В. (2012). Перспективы интенсификации лесовыращивания в Сибири // Вестник КрасГАУ. 2012. № 4(67). С. 142–147.
- Опытно-производственные селекционно-семеноводческие объекты НИИЛГиС: сборник научных трудов. Воронеж: НИИЛГиС, 2004. Т.1. 196 с.
- Орешкова Н.В. (2009). Популяционно-генетические параметры лиственницы Гмелина в Восточном Забайкалье (Читинская область) // Вестник ТГУ. 2009. № 328. С. 193–198.
- Орешкова Н.В. (2012). Генетическая дифференциация сибирских видов лиственниц по данным изоферментного анализа // Растительный мир Азиатской России: Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2012. Т. 2. № 10. С. 33–42.
- Орешкова Н.В., Барченков А.П. (2009). Популяционная изменчивость лиственницы Каяндера в Республике Саха (Якутия) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2009. № 1. С. 81–87.
- Орешкова Н.В., Белоконь М.М., Жамьянсурен С. (2013). Генетическое разнообразие, популяционная структура и дифференциация лиственниц сибирской, Гмелина и камчатской по данным SSR-маркеров // Генетика. 2013. Т. 49. № 2. С. 204–213.
- Орешкова Н.В., Ветрова В.П., Горошкевич С.Н., Петрова Е.А. (2017а). Изменчивость ядерных микросателлитных локусов в популяциях кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) из российской части ареала // Генетика. 2017. Т. 51. № 3. С. 324–333. DOI: 10.7868/S0016675817020084.
- Орешкова Н.В., Путинцева Ю.А., Шаров В.В., Кузьмин Д.А., Крутовский К.В. (2017б). Разработка микросателлитных маркеров лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на основе полногеномного *de novo* секвенирования // Генетика. 2017. Т. 53. № 11. С. 1278–1284. DOI: 10.7868/S0016675817110091.
- Орешкова Н.В., Бондар Е.И., Путинцева Ю.А., Шаров В.В., Кузьмин Д.А., Крутовский К.В. (2019). Разработка ядерных микросателлитных маркеров с длинными (трех-, четырех-, пяти- и шестинуклеотидными) мотивами для трёх видов лиственницы на основе полногеномного *de novo* секвенирования лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) // Генетика. 2019. Т. 55. № 4. С. 418–425. DOI: 10.1134/S001667581904009X.
- Орешкова Н.В., Седельникова Т.С., Ефремов С.П., Пименов А.В. (2020). Генетический полиморфизм сосны сибирской кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour) в Кузнецком Алатау // Сибирский экологический журнал. 2020. № 6. С. 677–688.
- Основные положения методики закладки испытательных культур плюсовых деревьев основных лесообразующих пород. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1982. 19 с.

- Основные положения методики создания клоновых архивов плюсовых деревьев основных лесообразующих пород. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1982. 9 с.
- Основные положения по лесному семеноводству в СССР. Москва, 1976. 31 с.
- Основные положения по лесному семеноводству в Российской Федерации. Москва: ВНИИЦлесресурс, 1994. 24 с.
- Особо охраняемые природные территории Республики Карелия. Петрозаводск, 2017. 432 с.
- Отраслевой стандарт (1978). ОСТ-56-35–78. Участки лесные, семенные, постоянные сосны обыкновенной, ели обыкновенной, дуба черешчатого и лиственницы. Москва: Гослесхоз СССР, 1978. 9 с.
- Отраслевой стандарт (1984). ОСТ-56-74–84. Плантации лесосеменные сосны, ели, лиственницы и дуба. Москва: Гослесхоз СССР, 1984. 18 с.
- Отраслевой стандарт (1996а). ОС. 56-35–96. Участки лесные семенные постоянные основных лесообразующих пород. Москва: ВНИИЦлесресурс, 1996. 15 с.
- Отраслевой стандарт (1996б). ОСТ-56-74–96. Плантации лесосеменные основных лесообразующих пород. Москва: ВНИИЦлесресурс, 1996. 25 с.
- Павлов А.В., Вержук В.Г. (2014). Применение криопротекторов, как нуклеаторов льда при хранении плодовых культур в парах жидкого азота // Научный журнал НИУ ИТМО. Серия: Процессы и аппараты пищевых производств. 2014. № 1.
- Павловский Н.А., Мельник П.Г., Постников А.А. (2013). Продуктивность экотипов лиственницы в смешанных с елью насаждениях // Леса Евразии – Белорусское Поозерье: материалы XII межд. конф. молодых учёных, посвященной 145-летию со дня рождения проф. Г.Ф. Морозова. Москва: МГУЛ, 2013. С. 193–195.
- Падутов В.Е. (2001). Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2001. 144 с.
- Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И. (2008). Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экологическая генетика. 2008. Т. VI. № 1. С. 3–11.
- Пак Л.Н. (2021). Оценка выживаемости и роста потомства лиственницы (*Larix*) разного географического происхождения в Восточном Забайкалье // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 2. С. 189–195.
- Паленова М.М., Коротков В.Н., Нотов А.А., Сильнягина Г.В., Кинигопуло П.С., Золина Т.А., Югов А.Н. (2022). Состояние и задачи улучшения учета и оценки видовой разнообразия древесных и кустарниковых растений в лесном хозяйстве // Лесохозяйственная информация. 2022. № 4. С. 58–84. DOI: 10.24419/LNI.2304-3083.2022.4.07.
- Пальцев А.М. (1984). Влияние географического происхождения семян ели на её рост: дис. ... канд. с.-х. наук. Москва: МЛТИ, 1984. 185 с.
- Пальцев А.М., Мерзленко М.Д. (1990). Роль географических культур в лесокультурном деле. Москва: МЛТИ, 1990. 54 с.
- Пальцев А.М., Мерзленко М.Д., Мельник П.Г. (1995). Опыт географических культур ели в зоне смешанных лесов: обзорная информация. Москва: ВНИИЦлесресурс, 1995. Вып. 2. 35 с.
- Паничев Г.П. (2014). Плантационное выращивание лесных ресурсов // Лесной вестник. 2014. № 3. С. 43–46.

- Пахарькова Н.В., Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р., Ефремов А.А. (2014). Морфофизиологические особенности хвои у разных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21. № 1. С. 107–113.
- Петрик В.В. (2006). Связь смолопродуктивности сосны обыкновенной с некоторыми морфологическими признаками шишек и семян // ИВУЗ. Лесной журнал. 2006. № 4. С. 20–26.
- Петров В.А., Балясный В.И. (2018). Эффективность двухприёмных постепенных рубок и лесоводственных уходов при естественном восстановлении дубрав Чувашии Республики // Научные труды Чебоксарского филиала ГБС им. Н.В. Цицина РАН. 2018. № 10. С. 61–68.
- Петрова Г.А., Калашникова Е.А., Мухаметшина А.Р. (2022). Анализ роста осины (*Populus tremula* L.), полученной методом *in vitro* в условиях Республики Татарстан // Лесной вестник. 2022. Т. 26. № 5. С. 15–22. DOI: 10.18698/2542-1468-2022-5-15-22.
- Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Политов Д.В., Белоконь М.М., Попов А.Г., Васильева Г.В. (2007). Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика в Северном Прибайкалье // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 329–335.
- Петрова Е.А., Бендер О.Г., Горошкевич С.Н., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Политов Д.В. (2010). Аллозимная изменчивость и структура хвои естественных гибридов кедр сибирского и кедрового стланика // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 154–159.
- Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Попов А.Г., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. (2011). Генетические процессы в зоне гибридизации сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 3-го межд. совещания (Красноярск, 23–29 августа 2011). Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2011. С. 113–114.
- Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. (2012). Естественная гибридизация кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) в южном Забайкалье // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXX. № 1–2. С. 152–156.
- Петрова И.В. (1994). Изоляция и дифференциация смежных суходольных и болотных популяций сосны обыкновенной в Зауралье: дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1994. 157 с.
- Петрова И.В., Санников С.Н., Рябоконь С.М., Духарев В.А., Санникова Н.С. (1989). Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири // Экология. 1989. № 6. С. 39–44.
- Петрова И.В., Санников С.Н., Черепанова О.Е., Санникова Н.С. (2013). Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на Русской равнине // ИВУЗ. Лесной журнал. 2013. № 6. С. 29–37.
- Пианка Э. (1981). Эволюционная экология. Москва: Мир, 1981. 400 с.
- Плешанов А.С., Морозова Т.И. (2009). Микробиоты пихты сибирской и атмосферное загрязнение лесов. Новосибирск: Гео, 2009. 115 с.

- Погиба С.П., Казанцева Е.В. (2014). Гибридологический анализ сибсов березы повислой по коре // Лесной вестник. 2014. Т. 18. № 4 (104). С. 6–12.
- Погребняк П.С. (1968). Общее лесоводство. Москва: Колос, 1968. 440 с.
- Подогас А.В. (1993). Генетическая дифференциация рода *Pinus* по аллозимным локусам: дис. ... канд. биол. наук. Москва: ИОГен им. Н.И. Вавилова, 1993. 154 с.
- Подогас А.В., Шурхал А.В., Семерилов В.Л., Животовский Л.А. (1991а). Оценка генетической дифференциации между двумя видами сосен *Pinus sibirica*, подрод *Strobus*, и *Pinus sylvestris*, подрод *Pinus*, в выборках из ботанического сада и из природных популяций // Генетика. 1991. Т. 27. № 4. С. 758–762.
- Подогас А.В., Шурхал А.В., Семерилов В.Л., Ракицкая Т.А. (1991б). Генетическая изменчивость хвой сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) // Генетика. 1991. Т. 27. № 4. С. 695–703.
- Поздняков Л.К. (1986). Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 190 с.
- Полежаева М.А., Семерилов В.Л. (2009). Генетическая изменчивость сpSSR-маркеров в роде *Larix* на Дальнем Востоке // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2009. Т. № 2. С. 75–84.
- Полежаева М.А., Семерилов В.Л., Пименова Е.А. (2013). Генетическое разнообразие лиственницы на севере Приморского края и границы распространения *Larix olgensis* A. Henry // Генетика. 2013. Т. 49. № 5. С. 580–586. DOI: 10.7868/S0016675813030144.
- Поликарпов Н.П. (1985). Уход за кедром // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 191–201.
- Политов Д.В. (1989). Аллозимный полиморфизм, генетическая дифференциация и система скрещивания сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Москва: ИОГен им. Н.И. Вавилова, 1989. 190 с.
- Политов Д.В. (2007). Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии: дис. ... д-р биол. наук. Москва: ИОГен им. Н.И. Вавилова РАН, 2007. 432 с.
- Политов Д.В. (2009). Применение молекулярных генных маркеров для изучения популяционной генетики и эволюции хвойных Палеарктики // Леса Евразии – польские леса: матер. IX межд. конф. молодых учёных (Курник, Польша, 24–30 мая 2009). Москва: МГУЛ, 2009.
- Политов Д.В. (2013). Интеграция и дифференциация видовых генофондов в адаптации и эволюции // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: тезисы докладов научной конференции (Ростов-на-Дону, 25–29 марта 2013). Ростов-на-Дону: изд-во ЮНЦ РАН, 2013. С. 78.
- Политов Д.В., Белоконь Ю.С. (2008). Популяционная и эволюционная генетика мягких сосен (*Pinus*, подрод *Strobus*) // Леса Евразии – Северный Кавказ: материалы VIII межд. конф. молодых учёных (Сочи, 6–12 октября 2008). Москва – Сочи: МГУЛ, 2008. С. 165–166.
- Политов Д.В., Крутовский К.В. (1998). Клинальная изменчивость и интрогрессивная гибридизация в популяциях европейской и сибирской елей // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 78–89.
- Политов Д.В., Крутовский К.В., Алтухов Ю.П. (1992). Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов // Генетика. 1992. Т. 28. № 1. С. 93–114.

- Политов Д.В., Белоконь М.М., Малюченко О.П., Белоконь Ю.С., Крутовский К.В. (1998). Генетические доказательства естественной гибридизации между сибирской кедровой сосной *Pinus sibirica* и кедровым стлаником *Pinus pumila* (Pinaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: тезисы докладов II (X) съезда Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 26–29 мая 1998). Санкт-Петербург: Ботанический институт РАН, 1998. С. 180.
- Политов Д.В., Кравченко А.Н., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Ларионова А.Я., Экарт А.К. (2011). Генетическая дифференциация ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb) по аллозимным локусам // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 3-го межд. совещания (Красноярск, 23–29 августа 2011). Красноярск, 2011. С. 118.
- Политов Д.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Полякова Т.А., Шатохина А.В., Мудрик Е.А., Ханов Н.А., Шестибратов К.А. (2016). Микросателлитный анализ клональности и индивидуальной гетерозиготности в природных популяциях осины, *Populus tremula* L.: обнаружение высокогетерозиготного клона // Генетика. 2016. Т. 52. № 6. С. 728–732. DOI: 10.7868/S0016675816060102.
- Полякова Т.А., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Игнатенко Е.В., Игнатенко С.Ю., Политов Д.В. (2013). Генетическое разнообразие кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Амурской области по микросателлитным локусам // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: тезисы докладов науч. конф. (Ростов-на-Дону, 25–29 марта 2013). Ростов на Дону: изд-во ЮНЦ РАН, 2013. С. 80.
- Полякова Т.А., Ефимова А.П., Шатохина А.В. (2016). Молекулярно-генетические исследования *Salix* L. и *Spiraea* L. Якутии на основе секвенирования межгенных спейсеров ITS рДНК // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. № 12–6. С. 965–968.
- Полякова Т.А., Ефимова А.П., Шатохина А.В. (2017). Нуклеотидный полиморфизм ITS-региона видов *Salix* из Якутии // Генетика популяций: прогресс и перспективы: материалы межд. науч. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения акад. Ю.П. Алтухова (1936–2006) и 45-летию основания лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН (17–21 апреля 2017). Москва: Ваш Формат, 2017. С. 217–218.
- Пономарева А.В. (2013). Сохранение биоразнообразия на ООПТ Свердловской области // Исследования природных и социально-экономических систем Урала. Инновационные процессы и проблемы развития естественнонаучного образования: материалы II Всероссийской науч.-практ. конф. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2013. С. 171–176.
- Попов В.Я., Тучин П.В., Сурсо М.В. (1986). Оценка потенциальной продуктивности ели обыкновенной по косвенным признакам в молодом возрасте // Вопросы искусств. лесовосстановления на Европейском Севере. Архангельск, 1986. С. 45–54.
- Попов В.Я., Шумилова Г.В., Бедрюцкая Т.В., Гвоздухина О.А. (2001). Селекционная оценка климатипов лиственницы в географических культурах Архангельской и Мурманской областей // Экологические проблемы Севера: межвузовский сборник научных трудов. Архангельск, 2001. Вып. 4. С. 110–124.
- Попов П.П. (1999). Ель на востоке Европы и в Западной Сибири (популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение). Новосибирск: Наука, 1999. 169 с.

- Попов П.П. (2005). Ель европейская и сибирская. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.
- Постановление администрации Воронежской области «О памятниках природы на территории Воронежской области» от 28 мая 1998 г. № 500 // Коммуна. 2002. 6 июня № 79.
- Потенко В.В., Великов А.В. (1999). Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций корейской кедровой сосны на российском Дальнем Востоке // Лесоведение. 1999. № 4. С. 10–15.
- Потенко В.В., Великов А.В. (2002). Генетическая изменчивость и система скрещивания в популяциях сосны кедровой корейской // Лесоведение. 2002. № 4. С. 44–52.
- Потенко В.В., Попков Б.В. (2003). Генетическая изменчивость и филогенетические взаимоотношения сосны густоцветковой и сосны могильной // Лесоведение. 2003. № 6. С. 34–41.
- Потенко В.В., Разумов П.Н. (1996). Генетическая изменчивость и популяционная структура лиственницы даурской Хабаровского края // Лесоведение. 1996. № 5. С. 11–18.
- Потенко В.В., Корень О.Г., Верхолат В.П. (2007). Генетическая изменчивость и дифференциация популяций дуба зубчатого (*Quercus dentata* Thunb.) и дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) на юге Дальнего Востока России // Генетика. 2007. Т. 43. № 4. С. 489–498.
- Потокина Е.К., Орлова Л.В., Вишневецкая М.С., Алексеева Е.А., Потокин А.Ф., Егоров А.А. (2012). Генетическая дифференциация популяций ели на северо-западе России по результатам маркирования микросателлитных локусов // Экологическая генетика. 2012. Т. 10. № 2. С. 40–49.
- Правдин Л.Ф. (1957). Лесная селекция в СССР // Достижение науки в лесном хозяйстве СССР за 40 лет. Москва-Ленинград, 1957. С. 207–225.
- Правдин Л.Ф. (1964). Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. Москва, 1964. 190 с.
- Правдин Л.Ф. (1969). Некоторые соображения о понятиях биогеоценоз и популяция в лесоведении // Лесоведение. 1969. № 5. С. 3.
- Правдин Л.Ф. (1971). Леса будущего. Москва: Знание, 1971. 63 с.
- Правдин Л.Ф. (1974). Современное учение о популяциях и вопросы эволюции // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УФ АН СССР, 1974. С. 13–21.
- Правдин Л.Ф. (1975). Ель европейская и ель сибирская в СССР. Москва: Наука, 1975. 176 с.
- Правдин Л.Ф. (1978). Значение генетики в развитии учения о лесе // Научные основы селекции хвойных древесных пород. Москва: Наука, 1978. С. 7–27.
- Правдин Л.Ф., Яркин В.П. (1978). Научные основы организации устойчивой лесосеменной базы // Научные основы селекции хвойных древесных пород. Москва: Наука, 1978. С. 125–142.
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 20.10.2015 № 438 «Об утверждении Правил создания и выделения объектов лесного семеноводства (лесосеменных плантаций, постоянных лесосеменных участков и подобных объектов)» (с изм. на 28.03.2016).
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 30.07.2020 № 534 «Об утверждении Правил ухода за лесами».

- Приказ Федерального агентства лесного хозяйства от 08.10.2015 № 353 «Об установлении лесосеменного районирования» (с изм. на 28.03.2016).
- Приказ Федерального агентства лесного хозяйства от 19.12.2022 № 1032 «Об установлении лесосеменного районирования».
- Приказ Федеральной службы лесного хозяйства России от 16.04.1999 № 88 «Об инвентаризации географических лесных культур».
- Программа дальнейшего развития сети географических культур основных лесообразующих пород в Российской Федерации. Москва, 1993. 90 с.
- Проказин А.Е.* (1979). Сравнительная оценка роста географических культур и географических прививок сосны обыкновенной // Лесоведение и лесоводство. 1979. № 1. С. 19.
- Проказин А.Е.* (1983). Географические культуры сосны обыкновенной и вопросы лесосеменного районирования в центральном районе зоны смешанных лесов: дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1983. 367 с.
- Проказин А.Е., Куракин Б.Н.* (1980). К вопросу о лесосеменном районировании сосны обыкновенной в центральном районе зоны смешанных лесов // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов: тезисы докладов и сообщений на Всесоюзном науч.-техн. совещании (Ленинград, 15 с. сентября 1980). Москва: Госкомлесхоз, 1980. С. 266–272.
- Проказин Е.П.* (1959). Селекция смолопродуктивных форм сосны обыкновенной // Сборник ВНИИЛМ. 1959. Вып. 38. С. 125–186.
- Проказин Е.П.* (1962). Новые методы семеноводства сосны. Москва: Сельхозиздат, 1962. 44 с.
- Проказин Е.П.* (1978). О дальнейшем развитии сортового семеноводства // Лесное хозяйство. 1978. № 1. С. 72–75.
- Пронина О.В.* (2008). Качество древесины ели разного географического происхождения в условиях Центральной России: дис. ... канд. с.-х. наук. Москва: МГУЛ, 2008. 125 с.
- Путенихин В.П.* (1993). Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда). Уфа: УНЦ РАН, 1993. 195 с.
- Путенихин В.П.* (2000). Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. ... д-ра биол. наук: 06.03.01. Красноярск, 2000. 48 с.
- Путенихин В.П.* (2007). Дендрология с основами декоративного садоводства: учебное пособие. Ч. 1. Уфа: РИО БашГУ, 2006. 164 с.; Ч. 2. Уфа: РИЦ БашГУ, 2007. 242 с.
- Путенихин В.П.* (2008). Ассортимент древесных растений-интродуцентов для озеленительных работ на Южном Урале // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: сб. матер. III меж. науч.-практ. конф. Иштым: изд-во ИГПИ им. П.П. Ершова, 2008. № 3. С. 142–144.
- Путенихин В.П.* (2009). Популяционная структура, сохранение генофонда и селекционное улучшение хвойных видов на Южном Урале // Биоразнообразие растений на Южном Урале в природе и при интродукции: труды Ботанического сада-института Уфимского НЦ РАН к 75-летию образования. Уфа: Гилем, 2009. С. 229–274.
- Путенихин В.П.* (2010). Лесные генетические резерваты хвойных в Республике Башкортостан // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 175–179.
- Путенихин В.П.* (2012). Таксационная структура лесоводственных памятников природы в Республике Башкортостан // Известия Уфимского НЦ РАН. 2012. № 3. С. 10–14.

- Путенихин В.П. (2014). Фенотипическая изменчивость и сохранение генофонда дуба черешчатого на юго-восточной границе ареала // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2014. № 10. С. 27–30.
- Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шигапов З.Х. (2004). Лиственница Сукачева на Урале. Изменчивость и популяционно-генетическая структура. Москва: Наука, 2004. 280 с.
- Путенихин В.П., Шигапов З.Х., Фарукишина Г.Г. (2005). Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). Москва: Наука, 2005. 180 с.
- Пути генетического улучшения лесных древесных растений. Москва: Наука, 1985. 240 с.
- Пятницкий С.С. (1954). Селекция дуба. Москва-Ленинград: Гослесбумиздат, 1954. 148 с.
- Пятый национальный доклад «Сохранение биоразнообразия в Российской Федерации». Москва, 2014. 114 с.
- Раевский Б.В. (2004). Опыт интродукции сосны скрученной на Европейском Севере России // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: материалы межд. конф. Апатиты, 2004. С. 78–80.
- Раевский Б.В. (2009). Некоторые результаты интродукционных испытаний сосны скрученной в южной Карелии // Ученые записки Петрозаводского гос. университета. 2009. № 7(101). С. 51–59.
- Раевский Б.В. (2010). Ход роста смешанных культур сосны скрученной и сосны обыкновенной в южной Карелии // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2010. № 1. С. 31–38.
- Раевский Б.В. (2011). Ход роста географических культур сосны обыкновенной в Карелии // Ученые записки ПетрГУ. 2011. № 6(119). С. 65–69.
- Раевский Б.В. (2013). Современное состояние и перспективы развития единого генетико-селекционного комплекса Карелии // ИВУЗ. Лесной журнал. 2013. № 5(335). С. 88–95.
- Раевский Б.В. (2015). Селекция и семеноводство сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm) на Северо-западе таежной зоны России: дис. ... д-ра с.-х. наук. Петрозаводск, 2015. 322 с.
- Раевский Б.В., Ильинов А.А. (2002). Рост и сохранность географических культур различных видов ели в Карелии // Лесное хозяйство. 2002. № 6. С. 37–39.
- Раевский Б.В., Щурова М.Л. (2016). Методика селекционно-генетической оценки клонов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 91–98.
- Раевский Б.В., Куклина К.К., Щурова М.Л. (2020). Селекционно-генетическая оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной в Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2020. № 3. С. 45–49. DOI:10.17076/eb1163.
- Раевский Б.В., Игнатенко Р.В., Новичонок Е.В., Прокопюк В.М., Куклина К.К. (2022). Современное состояние селекции и семеноводства хвойных пород // ИВУЗ. Лесной журнал. 2022. № 6. С. 9–37. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-6-9-37.
- Раздайковин А.Н., Марадудин И.И. (2014). Современные аспекты радиационной безопасности в лесах Российской Федерации // ВНИИЛМ – 80 лет научных исследований: сборник статей, посвящ. 80-летию ВНИИЛМ. Москва: ВНИИЛМ, 2014. С. 167–179.
- Райт Д.В. (1978). Введение в лесную генетику. М.: Лесная промышленность, 1978. 470 с.

- Ребко С.В., Поплавская Л.Ф. (2008). Сравнительная характеристика роста географических культур сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Прилож. к журн. «Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі». 2008. Ч. 1. Серия: биологич. науки; мед. науки. С. 231–236.
- Ребко С.В., Мельник П.Г., Ламоткин С.А., Поплавская Л.Ф., Тупик П.В., Носников В.В. (2021). Анализ содержания основных компонентов эфирного масла в хвое различных климатипов и подвидов сосны обыкновенной // Resources and Technology. 2021. Т. 18. № 3. С. 17–36. DOI: 10.15393/j2.art.2021.5783.
- Ребко С.В., Мельник П.Г., Козел А.В., Поплавская Л.Ф., Тупик П.В., Носников В.В. (2023). Сравнительная оценка физико-механических свойств древесины различных климатипов сосны обыкновенной // ИВУЗ. Лесной журнал. 2023. № 4. С. 26–40. DOI: 10.37482/0536-1036-2023-4-26-40.
- Ржевский С.Г., Кондратьева А.М. (2022). Использование ISSR- и SSR-маркеров для генотипирования некоторых видов клёна (*Acer*) // Труды СПбГТТЛХ. 2022. № 3. С. 15–24. DOI: 10.21178/2079-6080.2022.3.15.
- Ржевский С.Г., Гродецкая Т.А., Табацкая Т.М. и др. (2019). Молекулярно-генетический анализ лесных древесных культур, полученных методом микроклонального размножения // Физиология растений – основа создания растений будущего: IX съезд общества физиологов растений России: тезисы докладов (Казань, 18–24 сентября 2019). Казань, 2019. 374 с.
- Роговцев Р.В., Тараканов В.В., Ильичев Ю.Н. (2008). Продуктивность географических культур сосны в условиях среднеобского бора // Лесное хозяйство. 2008. № 2. С. 36–38.
- Рогозин М.В. (1983). Ранняя диагностика быстроты роста сосны обыкновенной в культурах // Лесоведение. 1983. № 2. С. 66–72.
- Рогозин М.В. (1990). Выполнение программы селекции сосны в Пермской области. Пермь: Пермский ун-т, 1990. 24 с. (Деп. в ВИНТИ 08.05.90, № 2468-В90).
- Рогозин М.В. (2013). Селекция сосны обыкновенной для плантационного выращивания. Пермь: ПГНИУ, 2013. 200 с.
- Рогозин М.В. (2016). Программа селекции хвойных в лесосеменном районе // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 99–106.
- Рогозин М.В. (2018). Лесная селекция: учебное пособие. Москва: издательский Дом «Академия Естествознания», 2018. 298 с.
- Рогозин М.В. (2019). Пять основных законов в развитии древостоев // Научное обозрение. Биологические науки. 2019. № 3. С. 32–36.
- Рогозин М.В. (2021). Конкуренция между деревьями сосны и необходимость рубок ухода // Бюллетень науки и практики. 2021. Т. 7. № 5. С. 24–41.
- Рогозин М.В., Разин Г.С. (2011). Лесные культуры А.Е. и Ф.А. Теплоуховых и современный научный поиск // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2011. № 2. С. 7–11.
- Рогозин М.В., Разин Г.С. (2015). Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы: монография / под ред. М.В. Рогозина. Пермь: ПГНИУ, 2015. 277 с.
- Рогозин М.В., Голиков А.М., Жекин А.В., Комаров С.С., Жекина Н.В. (2017). Селекция ели финской (*Picea × fennica* (Regel) Kom.): диссимметрия и хемомаркеры. Пермь: ПГНИУ, 2017. 119 с.
- Родин А.Р., Проказин А.Е. (1996). О проблемах изучения географических культур основных лесообразующих пород // Лесное хозяйство. 1996. № 4. С. 16–18.

- Родин А.Р., Проказин А.Е. (2000). Географическая изменчивость основных лесообразующих пород // Экология, мониторинг и природопользование: сборник науч. тр. МГУЛ. Москва: МГУЛ, 2000. Вып. 302 (I). С. 114–118.
- Родина Е.А. (1989). Экспериментальный морфогенез в культуре тканей хвойных пород (*Pinus sylvestris* и *Picea abies*): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 22 с.
- Родькин О.И. (2018). Опыт создания искусственных короткоциклового плантаций ивы на выработанных торфяниках // Сибирский лесной журнал. 2018. № 3. С. 83–92.
- Ромашкина И.В., Раздайводин А.Н., Слупец А.А. (2024). Молекулярно-генетический анализ поколений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в зонах радиоактивного загрязнения Брянской области // Продуктивность лесов в условиях меняющегося климата: материалы Всероссийской науч. конф. с межд. участием, посвященной 100-летию со дня рождения Н.И. Казиминова и 8-го Межд. совещания «Сохранение и рациональное использование лесных генетических ресурсов». Петрозаводск, 2024. С. 169.
- Ромедер Э., Шенбах Г. (1962). Генетика и селекция лесных пород. М.: Сельхозиздат, 1962. 268 с.
- Российский национальный доклад: 35 лет Чернобыльской аварии. Итоги и перспективы преодоления ее последствий в России. 1986–2021 / Под общ. ред. Л.А. Большова. Москва: Академ-Принт, 2021. 104 с.
- Ростовцев С.А. (1980). Опыт географических культур ели обыкновенной в Европейской части СССР // Экспресс-инф. ЦБНТИлесхоз. 1980. № 8. 23 с.
- Ростовцев С.А., Куракин Б.Н. (1981). Географическая изменчивость ели обыкновенной в Европейской части СССР // Лесное хозяйство. 1981. № 12. С. 14–17.
- Рубцова Т.А. (2006). Дендрофлора Еврейской автономной области (справочник). Биробиджан: ИКАРП-ДВГСГА, 2006. 98 с.
- Русин С.Л., Смирнова Л.Д. (1989). Исследование роста географических культур сосны обыкновенной // Научные труды МЛТИ. М.: МГУЛ, 1989. Вып. 210. С. 40–43.
- Рябухина М.В., Крутовский К.В. (2023а). Возможности и значение генетического анализа растений в экспертной деятельности // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: материалы III Всероссийской конф. с межд. участием (к 95-летию со дня рождения проф. А.Г. Еленевского) (Москва, 19–21 октября 2023). Москва: МПГУ, 2023. С. 301–307. DOI: 10.31862/9785426312890.
- Рябухина М.В., Крутовский К.В. (2023б). Современные возможности ДНК-идентификации растений в судебной экспертизе // Судебная экспертиза: теория и практика в современных условиях: материалы III межд. науч.-практ. конф. (Минск, 26–27 апреля 2023). 2023. С. 153–155.
- Савосько С.В. (2002). Успешность роста сосны обыкновенной в географических культурах центрального района зоны смешанных лесов // Леса Евразии в XXI веке: Восток-Запад: материалы II межд. конф. молодых ученых, посвященной проф. И.К. Пачоскому. Москва: МГУЛ, 2002. С. 121–123.
- Савосько С.В., Рязанов Е.А., Рубанская Ок.В., Рубанская Ол.В. (2002). Итоги роста происхождений сосны обыкновенной в географических культурах Орехово-Зуевского лесхоза Московской области // Леса Евразии в XXI веке: Восток-Запад: материалы II межд. конф. молодых ученых, посвящ. проф. И.К. Пачоскому. Москва: МГУЛ, 2002. С. 123–124.

- Садыков Х.Х. (2000). Популяционная структура клена остролистного (*Acer platanoides* L.) на Южном Урале: автореф дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 21 с.
- Санников С.Н., Петрова И.В. (2003). Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 248 с.
- Санников С.Н., Петрова И.В. (2007). Феногенеогеография популяций древесных растений: проблемы, методы и некоторые итоги // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 288–296.
- Санников С.Н., Петрова И.В. (2012). Филогенеогеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. № 4. С. 252–260.
- Санников С.Н., Семериков В.Л., Петрова И.В., Филиппова Т.В. (1997а). Генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной в Карпатах и на Русской равнине // Экология. 1997. № 3. С. 163–167.
- Санников С.Н., Семериков В.Л., Петрова И.В., Филиппова Т.В. (1997б). Генетическая дифференциация разнообразных популяций сосны обыкновенной на Урале и в Карпатах // Экология. 1997. № 3. С. 139–142.
- Санников С.Н., Филиппова Т.В., Петрова И.В. (2001). Изоляция и феногенетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной на Урале и в смежных регионах Западной Сибири // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: Ботанический сад УрО РАН, 2001. С. 95–112.
- Санников С.Н., Петрова И.В., Семериков В.Л. (2002). Генеогеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. на трансекте от северной до южной границы ареала // Экология. 2002. № 2. С. 97–102. DOI: 10.1023/A:1014444606754. (ENG)
- Санников С.Н., Петрова И.В., Егоров Е.В., Филиппова Т.В., Санникова Н.С. (2010). Генеогеографическая дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. на Русской равнине // Наука о лесе XXI века: материалы межд. науч.-практ. конф. Гомель, 2010. С. 277–281.
- Санников С.Н., Петрова И.В., Санникова Н.С., Егоров Е.В., Абдуллина Д.С. (2011). Генеогеография структуры и дифференциации популяций *Pinus sylvestris* L. в Сибири и Центральном Казахстане // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы II межд. науч. конф. (Улан-Удэ). Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2011. С. 112–114.
- Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. (2012). Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 276 с.
- Санников С.Н., Петрова И.В., Егоров Е.В., Санникова Н.С. (2014). Выявление системы плейстоценовых рефугиумов *Pinus sylvestris* L. в южной маргинальной зоне ареала // Экология. 2014. № 3. С. 174–181.
- Санников С.Н., Шавнин С.А., Санникова Н.С., Петрова И.В. (2015). Эколого-генетические принципы выделения и классификации лесных генетических резерватов // Экология. 2015. № 1. С. 3–8. DOI: 10.7868/S0367059715010151.
- Санников С.Н., Петрова И.В., Санникова Н.С., Афонин А.Н., Чернодубов А.И., Егоров Е.В. (2017). Генетико-климатолого-географические принципы семенного районирования сосновых лесов России // Сибирский лесной журнал. 2017. № 2. С. 19–30.
- Сбоева Я.В., Васильева Ю.С., Чертов Н.В., Пыстогова Н.А., Боронникова С.В., Календарь Р.Н., Мартыненко Н.А. (2020). Молекулярно-генетическая идентификация популяций сосны обыкновенной и лиственницы Сукачева в Пермском крае на основании полиморфизма ISSR-маркером // Сибирский лесной журнал. 2020. № 4. С. 35–44. DOI: 10.15372/SJFS20200405.

- Седельникова Т.С., Пименов А.В. (2003). Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология. 2003. Т. 45. № 5. С. 515–520.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В. (2005). Кариологическое изучение болотной и суходольной популяций *Larix sibirica* (Pinaceae) из Западной Сибири // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 4. С. 582–593.
- Седельникова Т.С., Ефремов С.П., Муратова Е.Н. (2001). Особенности ядрышкообразующих хромосом и структурные перестройки в кариотипе болотных популяций сосны обыкновенной // Сибирский экологический журнал. 2001. № 6. С. 689–695.
- Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В., Ефремов С.П. (2004). Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 5. С. 718–733.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П., Муратова Е.Н. (2007). Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций // Лесоведение. 2007. № 4. С. 44–50.
- Седых В.Н. (2009). Лесообразовательный процесс. Новосибирск: Наука, 2009. 164 с.
- Семякин Д.А., Тихонова И.В. (2024). Использование многофакторного анализа данных в оценке состояния предварительного и последующего возобновления сосняков после выборочных рубок // ИВУЗ. Лесной журнал. 2024. № 1. С. 33–51. DOI: 10.37482/0536-1036-2024-1-33-51.
- Семерилов В.Л. (1991). Дифференциация сосны обыкновенной по аллозимным локусам: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1991. 21 с.
- Семерилов В.Л. (2006). История и филогения видов *Larix* Mill. // Особь и популяция стратегии жизни: сборник материалов. Уфа: Издательский дом «Вилли Окслер», 2006. С. 470–474.
- Семерилов В.Л. (2007). Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill: специальность 03.00.05: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2007. 42 с.
- Семерилов В.Л., Полежаева М.А. (2007). Структура изменчивости митохондриальной ДНК лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока // Генетика. 2007. Т. 43. № 6. С. 782–789.
- Семерилов В.Л., Семерикова С.А. (2007). Дифференциация популяций и гибридогенная трансформация их генетической структуры у некоторых лесных и степных широко-ареальных видов: исследование популяционно-генетической структуры видов пихт // Биоразнообразие и динамика генофондов. Динамика генофондов: отч. конф. по Программе фундаментальных исследований РАН. 2007. С. 77–78.
- Семерилов В.Л., Подогас А.В., Шурхал А.В. (1993а). Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.
- Семерилов В.Л., Семерикова С.А., Дымшакова О.С., Зацепина К.Г., Тараканов В.В., Тихонова И.В., Экарт А.К., Видякин А.И., Жамьянсурен С., Роговцев Р.В., Кальченко Л.И. (2014). Полиморфизм микросателлитных локусов хлоропластной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Азии и Восточной Европе // Генетика. 2014. Т. 50. № 6. С. 660–669. DOI: 10.7868/S0016675814040122.
- Семерилов Л.Ф. (1986). Популяционная структура древесных растений (на примере видов дубов Европейской части СССР и Кавказа). Москва: Наука, 1986. 140 с.

- Семериков Л.Ф., Семериков В.Л., Подогаз А.В., Животовский Л.А., Шурхал А.В. (1993б). О структуре эколого-генетической изменчивости сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Экология. 1993. № 6. С. 34–40.
- Семериков Л.Ф., Исаков Ю.Н., Тараканов В.В. и др. (1998). О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России // Лесохозяйственная информация. Науч.-техн. информ. сборник. 1998. № 9–10. С. 3–12, 29–39.
- Семериков Н.В., Петрова И.В. (2023). Демографическая история сосны обыкновенной в плейстоцене в Северной Евразии и Кавказском регионе на основе анализа ядерных микросателлитных локусов // Сибирский экологический журнал. 2023. № 5. С. 573–590. DOI: 10.15372/SEJ20230501.
- Семерикова С.А. (2008). Популяционно-таксономическая структура видов пихт (*Abies* Mill., Pinaceae) северо-востока Евразии: автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008. 24 с.
- Семерикова С.А. (2016). Происхождение разнообразия пихт Северо-Восточной Азии // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2016. № 15. С. 72–74.
- Семерикова С.А. (2023). Маркеры хлоропластной ДНК в исследовании филогеографии робуроидных дубов (*Quercus* L. секции *Quercus*, Fagaceae) Крымско-Кавказского региона // Генетика. 2023. Т. 59. № 1. С. 50–64. DOI: 10.31857/S0016675823010095.
- Семерикова С.А., Семериков В.Л. (2006). Генетическая изменчивость и дифференциация популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) по аллозимным локусам // Генетика. 2006. Т. 42. № 6. С. 783–792. DOI: 10.1134/S1022795406060081.
- Семерикова С.А., Семериков В.Л. (2008). Структура аллозимной изменчивости и генетические связи пихт сахалинской *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt. и белокорой *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim. // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2008. № 1. С. 77–85.
- Семерикова С.А., Семериков В.Л. (2011). Генетическая изменчивость пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), изученная по AFLP-маркерам // Генетика. 2011. Т. 47. № 2. С. 272–278. DOI: 10.1134/S1022795411020153.
- Семерикова С.А., Семериков В.Л. (2014а). Изменчивость митохондриальной ДНК и ретикулярная эволюция рода *Abies* // Генетика. 2014. Т. 50. № 4. С. 420–432. DOI: 10.7868/S0016675814040134.
- Семерикова С.А., Семериков В.Л. (2014б). Молекулярно-филогенетическая характеристика рода *Abies* (Pinaceae) на основе анализа нуклеотидных последовательностей хлоропластной ДНК // Генетика. 2014. Т. 50. № 1. С. 12–25. DOI: 10.7868/S001667581401010X.
- Семерикова С.А., Семериков В.Л. (2016). Филогения пихт (род *Abies*, Pinaceae) по данным мультилокусных ядерных маркеров (AFLP) // Генетика. 2016. Т. 52. № 11. С. 1287–1299. DOI: 10.7868/S0016675816110138.
- Семерикова С.А., Семериков Н.В. (2020). Сниженная изменчивость и высокая дифференциация маргинальных реликтовых популяций *Pinus brutia* Ten. в Крымско-Кавказском регионе // Экология. 2020. № 1. С. 25–35. DOI: 10.31857/S0367059720010114.
- Семерикова С.А., Исаков И.Ю., Семериков В.Л. (2021). Изменчивость хлоропластной ДНК и филогеография дуба черешчатого *Quercus robur* L. в восточной части ареала // Генетика. 2021. Т. 57. № 1. С. 56–71. DOI: 10.31857/S0016675821010136.
- Семерикова С.А., Подергина С.М., Ташев А.Н., Семериков В.Л. (2023а). Филогеография видов дуба в Крыму выявляет плейстоценовые рефугиумы и пути миграций // Экология. 2023. Т. 54. № 3. С. 188–203. DOI: 10.31857/S0367059723030058.

- Семерикова С.А., Алиев Х.У., Семериков Н.В., Семериков В.Л. (2023б). Филогеография видов дуба на Кавказе по результатам анализа хлоропластной ДНК // Генетика. 2023. Т. 59. № 7. С. 772–788. DOI: 10.31857/S001667582307010X.
- Серебряков И.Г. (1962). Экологическая морфология растений. Москва: Высшая школа, 1962. 379 с.
- Серебряков И.Г. (1964). Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Серебрякова Т.И. (1973). К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т.88. Вып. 3. С. 76–88.
- Сиволапов А.И. (1980). Селекция и испытание тополей подрода *Leuce* Duby для разведения в Центрально-Черноземной полосе: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1980. 22 с.
- Сиволапов А.И. (2001). Патент на селекционное достижение № 1187 Р.Ф. Тополь (*Populus* L.) Хоперский 1; заявитель и патентообладатель ВГЛТА. № 9908269; заявл. 06.12.2000 г.; зарегистрировано в государственном реестре охраняемых селекционных достижений 17.12.2001 г.
- Сиволапов А.И. (2005). Тополь сереющий: генетика, селекция, размножение. Воронеж: ВГУ, 2005. 157 с.
- Сиволапов А.И. (2007). А. с. 44340 Тополь Приярский / № 9464178; заяв. 15.12.2005. Зарегистрировано в Госреестре селекционных достижений, допущенных к использованию от 09.01.2007.
- Сиволапов А.И. (2020). Аллотриплоидные клоны тополя сереющего (*Populus canescens* Sm.), отобранные в пойме Хопра и Дона – крупное достижение кафедры лесных культур в селекционном лесоводстве // Успехи современного естествознания. 2020. № 2. С. 25–30.
- Сиволапов А.И., Мурая Л.С., Выводцев В.Д. (1997). Цитологические исследования обоянской исполинской осины 40 лет спустя // Развитие научного наследия академika Н.И. Вавилова: тезисы междунар. конф. (Саратов, ноябрь 1997). Саратов: изд-во Саратов. гос. с.-х. акад., 1997. С. 91–93.
- Сиволапов А.И., Политов Д.В., Машкина О.С., Белоконов М.М., Сиволапов В.А., Белоконов Ю.С., Табацкая Т.М. (2014а). Цитологические, молекулярные и лесоводственно-селекционные исследования коллекции полиплоидных тополей // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 50–58.
- Сиволапов В., Сиволапов А., Благодарова Т. (2014б). Плантационное лесовыращивание березы, ольхи и тополя с использованием биотехнологии *in vitro*. Saarbrücken, Deutschland: LAP LAMVERT Academic Publishing, 2014. 120 с. <http://dnb.d-nb.de>.
- Сиволапов А.И., Политов Д.В., Машкина О.С., Белоконов М.М., Сиволапов В.А., Белоконов Ю.С., Табацкая Т.М. (2017). Генетико-селекционные технологии изучения тополей для создания плантационных культур // Прикладные информационные аспекты медицины. 2017. Т. 20. № 4. С. 225–233.
- Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Чугунов Г.Г. и др. (2010). Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): монография. Саранск: изд-во Мордовского ун-та, 2010. 352 с.
- Скворцов А.К. (1968). Ивы СССР. Систематический и географический обзор. Москва: Наука, 1968. 263 с.

- Скупченко Л.А. (1975). Кариотип ели сибирской на севере Коми АССР // Лесоведение. 1975. № 2. С. 70–74.
- Скрипаченко В.В. (1992). Культивирование *in vitro* тканей хвойных Сибири: дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1992. 254 с.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В. (1989). Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Москва: Прометей, 1989. 102 с.
- Соколов Н.О. (1950). Карельская береза. Петрозаводск: гос. издат. КФСР, 1950. 116 с.
- Состояние лесных генетических ресурсов Российской Федерации: 1-й Национальный доклад Российской Федерации. Москва: ВНИИЛМ, 2012. 196 с.
- Состояние лесных генетических ресурсов Российской Федерации: 2-й Национальный доклад Российской Федерации / под общ. ред. М.М. Паленовой. Москва: ВНИИЛМ, 2020. 212 с.
- Спаская И.И., Астахов В.И., Глушкова О.Ю. (1993). Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: поздний плейстоцен-голоцен; элементы прогноза. Москва: Наука, 1993. 102 с.
- Сродных Т.Б., Кожевников А.П., Медведева Е.Ю. (2014). Способы размножения тополя свердловского пирамидального серебристого селекции Н.А. Коновалова // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 6. С. 1631.
- Старова Н.В. (1980). Селекция ивовых. Москва: Лесная промышленность, 1980. 208 с.
- Степаненко С.М. (2013). Структура хвойных древостоев Северо-Запада России, созданных методом плантационного лесовыращивания: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Санкт-Петербург, 2013. 20 с.
- Стойко С.М. (1992). Созологическая категоризация и экологические основы сохранения редких и исчезающих видов растений // Украинский ботанический журнал. 1992. 49. № 1. С. 72–77.
- Стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации. Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. М., 2014. 255 с.
- Струнников В.А. (1974). Возникновение компенсационного комплекса генов – одна из причин гетерозиса // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35. № 5. С. 666–677.
- Сукачев В.Н. (1933). Основные установки селекции лесных древесных пород в условиях советского лесного хозяйства // Советская ботаника. 1933. № 1. С. 23–34.
- Сукачев В.Н. (1934). Проблема преодоления времени в лесоводстве и роль селекции лесных древесных пород в её разрешении // Селекция и интродукция быстрорастущих древесных пород. 1934. С. 15–25.
- Сулей М.Э. (1983). Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала // Биология охраны природы. Москва: Мир, 1983. С. 177–197.
- Сухоруков А.С. (2008). Обоснование типов культур сосны обыкновенной для городских лесов Москвы: дис. ... канд. с.-х. наук. Москва: МЛТИ, 2008. 130 с.
- Табачкая Т.М., Машкина О.С. (2020). Опыт долговременного хранения коллекции ценных генотипов березы с использованием безгормональных питательных сред // Лесоведение. 2020. № 2. С. 147–161. DOI: 10.31857/S0024114820020084.
- Тараканов В.В. (2004). Перспективы селекции *Pinus sylvestris* L. на гетерозис // III съезд ВОГиС (6–12 июня 2004). Москва, 2004. Т. 1. С. 283.

- Тараканов В.В. (2009). Достижения и ошибки в области сохранения и рационального использования лесных генетических ресурсов Сибири // Лесное хозяйство. 2009. № 5. С. 10–12.
- Тараканов В.В., Бородицица Л.И. (2023). Основные положения программы по лесному селекционному семеноводству в Алтайском крае: 2023–2042 гг. // Аграрная наука – сельскому хозяйству: сборник материалов XVIII межд. науч.-практ. конф., приуроченной к 80-летию Алтайского ГАУ (9–10 февраля 2023). Барнаул: РИО Алтайского ГАУ, 2023. Кн. 2. С. 11–12.
- Тараканов В.В., Кальченко Л.И. (2015). Фенетический анализ клоновых и естественных популяций сосны в Алтайском крае. Новосибирск: Гео, 2015. 107 с.
- Тараканов В.В., Хомутова К.Г. (2023). Генетическая структура «техногенных» лесов в зоне деятельности нефтекомплекса Западной Сибири: постановка проблемы // Сибирский экологический журнал. 2023. № 5. С. 724–733. DOI: 10.15372/SEJ20230513.
- Тараканов В.В., Демиденко В.П., Алехина А.Ф. и др. (1999). Методические рекомендации по созданию постоянных лесосеменных участков (ПЛСУ) сосны обыкновенной в условиях лесостепной и степной зон Западной Сибири и Забайкалья. Воронеж: НИИЛГиС, 1999. 16 с.
- Тараканов В.В., Демиденко В.П., Ишутин Я.Н., Бушков Н.Т. (2001). Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 230 с.
- Тараканов В.В., Самсонова А.Е., Ильичев Ю.Н. (2004). Влияние естественных и антропогенных факторов на генетическую изменчивость сосны в Приобье: состав терпентинных масел хвои // Лесоведение. 2004. № 5. С. 50–57.
- Тараканов В.В., Милютин Л.И., Куценогий К.П., Ковальская Г.А., Игнатьев Л.А., Самсонова А.Е. (2007). Элементный состав хвои в разных клонах сосны обыкновенной // Лесоведение. 2007. № 1. С. 28–35.
- Тараканов В.В., Ильичев Ю.Н., Бушков Н.Т. (2014а). Плантационно-обсеменительные культуры – новый метод восстановления хвойных лесов на крупных гарях // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 104–109.
- Тараканов В.В., Кальченко Л.И., Зацепина К.Г., Эжарт А.К., Шуваев Д.Н. (2014б). Поэтапная паспортизация деревьев на объектах генетико-селекционного комплекса сосны обыкновенной // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 69–74.
- Тараканов В.В., Горошкевич С.Н., Политов Д.В., Крутовский К.В. (2015). Проект национальной программы «Изучение, сохранение и рациональное использование лесных генетических ресурсов России» // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 4-го межд. совещания (Барнаул, 24–29 августа 2015). Барнаул: ИЛ СО РАН, 2015. С. 198–208.
- Тараканов В.В., Чиндяева Л.Н., Цыбуля Н.В., Тихонова И.В. (2017). Изменчивость антимикробной активности хвои на клоновой плантации *Pinus sylvestris* L. // Сибирский лесной журнал. 2017. № 1. С. 95–104.
- Тараканов В.В., Дубовик Д.С., Роговцев Р.В., Зацепина К.Г., Бугаков А.В., Гончарова Т.В. (2019а). Состояние и перспективы развития генетико-селекционного комплекса хвойных пород в Сибири (на примере Новосибирской области) // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 3 (43). С. 5–24. DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.5.

- Тараканов В.В., Зацепина К.Г., Экарт А.К., Кальченко Л.И. (2019б). Популяционная структура и лесосеменное районирование *Pinus sylvestris* L. // Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразия, биоэкономика, экологические риски: материалы Всероссийской конф. с межд. участием (Красноярск, 26–31 августа 2019). Красноярск: ИЛ СО РАН, 2019. С. 439–441.
- Тараканов В.В., Паленова М.М., Паркина В.В., Роговцев Р.В., Третьякова Р.А. (2021). Лесная селекция в России: достижения, проблемы, приоритеты (обзор) // Лесохозяйственная информация. 2021. № 1. С. 100–143. DOI: 10.24419/ЛНИ.2304-3083.2021.1.09.
- Тараканов В.В., Бородинцева Л.И., Гончарова Т.В., Третьякова Р.А. (2022). Лесное селекционное семеноводство в период «мобилизационной экономики» // Сохранение лесных генетических ресурсов: материалы 7-го межд. совещания по сохранению лесных генетических ресурсов (Пушкино, Московская обл., 20–22 сентября 2022); под общ. ред. М.М. Паленовой. Пушкино: ВНИИЛМ, 2022. С. 39–41.
- Тараканов В.В., Бородинцева Л.И., Роговцев Р.В., Паркина О.В., Третьякова Р.А. (2024). Ускорение лесной селекции как метод интенсификации лесного хозяйства России // Наука и технологии Сибири. 2024. № 2 (13). С. 84–91.
- Тараканова Т.К., Соколов В.А., Тараканов В.В. (2003). Селекция на гетерозис с позиций гипотезы В.А. Струнникова: проблемы и новые подходы // Приоритетные направления в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных растений: материалы науч.-практ. конф. Москва: РАСХН, 2003. С. 173–175.
- Тарханов С.Н. (1998). Изменчивость ели в географических культурах Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 194 с.
- Татаринцева И.И., Горошкевич С.Н., Хуторной О.В. (2011). Отбор лучших по семенной продуктивности деревьев кедра сибирского по результатам анализа многолетних наблюдений за плодоношением // Гео-Сибирь. 2011. Т. 3. № 2. С. 257–261.
- Тимофеев В.П. (1965). Природа и насаждения Лесной опытной дачи Тимирязевской сельскохозяйственной академии за 100 лет. Москва: Лесная промышленность, 1965. 168 с.
- Тимофеев В.П. (1977). Лесные культуры лиственницы. Москва: Лесная промышленность, 1977. 216 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В. (1973). Очерк учения о популяции. Москва: Наука, 1973. 277 с.
- Титов Е.В. (1990). Отбор плюсовых деревьев кедра сибирского в Горном Алтае // Лесное хозяйство. 1990. № 2. С. 42–45.
- Титов Е.В. (1998). Основы плантационного ореховодства сосны кедровой сибирской // Вестник Центрально-Черноземного региона. Отделение лесных наук АЕН. Воронеж: ВГЛТА, 1998. Вып. 1. С. 15–22.
- Титов Е.В. (2004). Плантационное лесовыращивание кедровых сосен. Воронеж: ВГЛТА, 2004. 165 с.
- Титов Е.В. (2006). Гибридизация кедр сибирского. Воронеж: ВГЛТА, 2006. 128 с.
- Титов Е.В. (2008). Выделение сортов-клонов по семенной продуктивности у кедр сибирского // Лесное хозяйство. 2008. № 5. С. 31–33.
- Титов Е.В. (2012). Плантационное лесоводство. Воронеж: ВГЛТА, 2012. 127 с.
- Титов Е.В. (2015). Плантационное ореховодство кедр сибирского на генетико-селекционной основе // Лесное хозяйство. 2015. № 3. С. 24–27.

- Титов Е.В. (2018). Биологические основы размещения и смешения клонов на орехопродуктивных плантациях // Хвойные бореальной зоны. 2018. Т. 36. № 6. С. 530–535.
- Титов Е.В. (2019). Рубки промежуточного пользования в орехопромысловых зонах кедровников // Устойчивое лесопользование. 2019. № 1 (57). С. 37–40.
- Титов Е.В. (2021). Орехопродуктивные кедровые плантации и лесосады. Воронеж: ВГЛТУ, 2021. 267 с.
- Тихонова И.В. (2015). О связи гетерозиготности сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с половым типом и чувствительностью деревьев к воздействию факторов окружающей среды // Сибирский экологический журнал. 2015. № 4. С. 555–562.
- Тихонова И.В., Тараканов В.В., Тихонова Н.А., Барченков А.П., Экарт А.К. (2014). Популяционная изменчивость шишек и семян сосны обыкновенной по фенам окраски и признакам-индексам на юге Сибири // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21. № 1. С. 79–86.
- Тихонова И.В., Тараканов В.В., Кнорре А.А., Тихонова Н.А. (2015). Наследуемость климатического отклика у клонов сосны обыкновенной в условиях Среднеобского бора // Экология. 2015. № 6. С. 411–419. DOI: 10.7868/S0367059715060190.
- Тихонова И.В., Экарт А.К., Кравченко А.Н., Зацепина К.Г. (2016). Неравновесие распределения генотипов по парам изоферментных локусов в популяциях сосны обыкновенной в лесостепных районах Сибири // Генетика. 2016. Т. 52. № 9. С. 1042–1054. DOI: 10.7868/S0016675816090150.
- Тихонова И.В., Экарт А.К., Кравченко А.Н., Зацепина К.Г. (2019). Изменчивость аллозимов и уровень инбридинга в возрастных группах южно-таежных и лесостепных популяций сосны обыкновенной в Средней Сибири // Сибирский лесной журнал. 2019. № 5. С. 70–80. DOI: 10.15372/SJFS20190509.
- Тихонова И.В., Экарт А.К., Кравченко А.Н., Тихонова Н.А. (2021). Генетическая изменчивость в популяциях *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, *Abies sibirica* и на вырубках в южной тайге Средней Сибири // Генетика. 2021. Т. 57. № 3. С. 296–310. DOI: 10.31857/S0016675821030139.
- Тихонова И.В., Экарт А.К., Кравченко А.Н., Хомутова К.Г., Тихонова Н.А. (2023). Изменчивость генетических nSSR маркеров в антропогенно-нарушенных популяциях сосны обыкновенной Средней и Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2023. № 5. С. 613–625. DOI: 10.15372/SEJ20230504.
- Третьякова И.Н. (2013). Эмбриогенные клеточные линии и соматический эмбриогенез в культуре *in vitro* лиственницы сибирской // Доклады Академии наук. 2013. Т. 450. № 1. С. 122–125.
- Третьякова И.Н., Пак М.Э. (2018). Соматический полиэмбриогенез *Larix sibirica* в эмбрионной культуре *in vitro* // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 4. С. 251–263. DOI: 10.1134/S0475145018010068.
- Третьякова И.Н., Пак М.Э. (2023). Размножение лиственницы сибирской с использованием биотехнологии соматического эмбриогенеза // Лесоведение. 2023. № 5. С. 526–536. DOI: 10.31857/S002411482305011X.
- Третьякова И.Н., Пак М.Э., Орешкова Н.В., Падутов В.Е. (2022). Регенерационная способность клеточных линий лиственницы сибирской в культуре *in vitro* // Известия РАН. Серия биологическая. 2022. № 6. С. 585–596. DOI: 10.31857/S1026347022050195.

- Туркин А.А. (2007). Испытание потомств плюсовых деревьев сосны обыкновенной (на примере Республики Коми): автореф. дис. ... канд. с-х. наук. Архангельск: АГТУ, 2007. 25 с.
- Туркин А.А., Федорков А.Л. (2007). Оптимальный размер семьи при испытании плюсовых деревьев по потомству // Лесное хозяйство. 2007. № 2. С. 33–35.
- Удра И.Ф. (1988). Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наукова думка, 1988. 200 с.
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации. Москва: ВНИИЦлесресурс, 2000. 198 с.
- Усольцев В.А. (2008). Этюды о наших лесных деревьях. Екатеринбург: Банк культурной информации, 2008. 188 с.
- Ухатова Ю.В., Гавриленко Т.А. (2018). Методы криоконсервации вегетативно размножаемых культурных растений // Биотехнология и селекция растений. 2018. 1(1):52–63. DOI: 10.30901/2658-6266-2018-1-52-63.
- Фабричный Б.И. (2004). Рекомендации по восстановлению генетических резерватов дуба в Шиповом лесу. Воронеж: НИИЛГиС, 2004. 12 с.
- Файзулин Д.Х., Сеньков А.О. (2019). Рост потомства клонов сосны обыкновенной, полученного при свободном опылении // Наука – лесному хозяйству Севера: сборник научных трудов ФБУ СевНИИЛХ. Архангельск, 2019. С. 68–77.
- Файзулин Д.Х., Сеньков А.О., Демина Н.А. (2014). Изучение влияния отбора по признаку числа семян в ювенильной стадии на сохранность, рост и развитие деревьев сосны в испытательных культурах // Экологические проблемы Арктики и северных территорий: межвузовский сборник научных трудов. Архангельск: САФУ, 2014. Вып. 17. С. 169–172.
- Файзулин Д.Х., Сеньков А.О., Демина Н.А. (2015). Влияние родительских форм на рост и развитие гибридного потомства сосны // Экологические проблемы Арктики и северных территорий: межвузовский сборник научных трудов. Архангельск: САФУ, 2015. Вып. 18. С. 19–21.
- Федоренко О.М., Зарецкая М.В., Лебедева О.Н., Тумов А.Ф. (2014). Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.), расположенных на северной периферии ареала вида // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 2. С. 36–42.
- Федорков А.Л. (2011). Пути повышения эффективности селекционных работ в таежной зоне европейской России // Лесное хозяйство. 2011. № 1. С. 24–25.
- Федорков А.Л. (2013). Низкозатратная селекция лесных древесных пород (на примере сосны обыкновенной) // Лесное хозяйство. 2013. № 2. С. 22–24.
- Федорков А.Л. (2019). Фенотипический отбор в лесной селекции // Лесоведение. 2019. № 6. С. 580–584. DOI: 10.1134/S0024114819060032.
- Федорков А.Л. (2020). Лесосеменное районирование сосны обыкновенной на севере Европы // Сибирский лесной журнал. 2020. № 2. С. 63. DOI: 10.15372/SJFS20200207.
- Федорков А.Л. (2021). Внутрисемейный отбор в лесной селекции // Лесоведение. 2021. № 3. С. 261–264. DOI: 10.31857/S0024114821030050.
- Федорков А.Л., Туркин А.А. (2009). Возраст оценки качества потомств в испытательных культурах сосны // Лесоведение. 2009. № 2. С. 69–71.

- Федорков А.Л., Туркин А.А. (2010). Экспериментальные культуры сосны скрученной в Республике Коми // Лесоведение. 2010. № 1. С. 70–74.
- Федоров Н.И. (2004). Лесная фитопатология: учебник для студентов специальности «Лесное хозяйство»; изд. 3-е, перераб. и доп. Минск: БГТУ, 2004. 438 с.
- Федотов И.С., Кальченко В.А., Игонина Е.В., Рубанович А.В. (2006). Радиационно-генетические последствия облучения популяции сосны обыкновенной в зоне аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46. № 3. С. 268–278.
- Филиппов М.В., Азарова А.Б., Шестибратов К.А. (2016). Способ сохранения качественных характеристик культуры *in vitro* некоторых древесных видов растений (лимонник китайский, рододендрон, сирень, береза повислая). Патент № 2590703 от 10.07.2016.
- Филиппова Т.В., Санников С.Н., Петрова И.В., Санникова Н.С. (2006). Феногенеогеография популяций сосны обыкновенной на Урале. Екатеринбург: Уро РАН, 2006. 123 с.
- Филипчук А.Н., Малышева Н.В., Золина Т.А., Югов А.Н. (2020). Бореальные леса России: возможности для смягчения изменения климата // Лесохозяйственная информация. 2020. № 1. С. 92–113. DOI: 10.24419/LNI.2304-3083.2020.1.10.
- Филипчук А.Н., Малышева Н.В., Золина Т.А., Федоров С.В., Бердов А.М., Косицын В.Н., Югов А.Н., Кинигопуло П.С. (2022). Аналитический обзор количественных и качественных характеристик лесов Российской Федерации: итоги первого цикла государственной инвентаризации лесов // Лесохозяйственная информация. 2022. № 1. С. 5–34. DOI: 10.24419/LNI.2304-3083.2022.1.01.
- Фуряев В.В. (1996). Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
- Хакимова З.Г. (2002). Карельская береза в Республике Марий Эл и Ульяновской области // ИВУЗ. Лесной журнал. 2002. № 4. С. 40–45.
- Хантемирова Е.В., Пименова Е.А., Корчагина О.С. (2018). Полиморфизм хлоропластной ДНК и филогеография ольхи зеленой (*Alnus alnobetula* (Ehrh.) K. Koch S.L.) в Азиатской России // Генетика. 2018. Т. 54. № 1. С. 75–86. DOI: 10.7868/S0016675818010058.
- Харченко Н.А., Михно В.Б., Харченко Н.Н., Царалунга В.В., Корчагин О.М., Матвеев С.М., Мельников Е.Е., Заплетин В.Ю. (2010). Деградация дубрав Центрального Черноземья. Воронеж, 2010. 604 с.
- Хиров А.А. (1974). Изучить имеющиеся и создать новые географические культуры основных лесообразующих пород и разработать лесосеменное районирование: науч. отчет по теме 3/053.028, 1973. Рукопись, Боровая ЛОС. 1974.
- Хлюстов В.К., Корешков Н.В. (2019). Рост и продуктивность географических культур лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill) в Московской области // Природообустройство. 2019. № 1. С. 97–101.
- Царев А.П. (1985). Сортоведение тополя. Воронеж: ВГУ, 1985. 152 с.
- Царев А.П. (2013). Программы лесной селекции в России и за рубежом. Москва: МГУЛ, 2013. 164 с.
- Царев А.П. (2016). Государственная регистрация лесных селекционных достижений в России // Лесной вестник. 2016. Т. 20. № 5. С. 184–190.
- Царев А.П. (2018). Многообразие использования древесины тополей // ИВУЗ. Лесной журнал. 2018. № 5. С. 48–64.

- Царев А.П., Лаур Н.В. (2009). Селекционно-генетическая оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Лесной вестник. 2009. № 1 (64). С. 103–108.
- Царев А.П., Лаур Н.В. (2013). Перспективные направления селекции и репродукции лесных древесных растений // ИВУЗ. Лесной журнал. 2013. № 2 (332). С. 36–44.
- Царев А.П., Лаур Н.В. (2018). Создание постоянных лесосеменных участков // Тр. Кубан. гос. аграр. ун-та. 2018. № 73. С. 240–244. DOI: 10.21515/1999-1703-73-240-244.
- Царев А.П., Лаур Н.В. (2019). Лесные плюсовые насаждения и критерии их отбора // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2019. № 132. С. 79–86. DOI: 10.25684/NBG.boolt.132.2019.10.
- Царев А.П., Мироненко С.С. (1997). Возможности энергетических плантаций тополя в центральной лесостепи // Лесное хозяйство. 1997. № 2. С. 35–36.
- Царев В.А., Царева Р.П. (2021). Сортоиспытание тополей в дельте Волги // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2021. № 59. С. 199–202.
- Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. (2001). Селекция и репродукция лесных древесных пород: учебник / под ред. А.П. Царева. М.: Логос, 2001. 520 с.
- Царев А.П., Царева Р.П., Царев В.А. (2010). Динамика сохранности и продуктивности настоящих тополей при испытании в условиях умеренного климата // Информационный вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 2. С. 255–264.
- Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В., Дроздов И.И., Брынцев В.А., Царев В.А., Царева Р.П., Сухоруких Ю.И., Биганова С.Г. (2014). Селекция лесных и декоративных древесных растений. Москва: МГУЛ, 2014. 552 с.
- Царев А.П., Плугатарь Ю.В., Царева Р.П. (2019). Селекция и сортоиспытание тополей: монография / под общ. ред. А.П. Царева. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. 252 с.
- Царев А.П., Лаур Н.В., Царев В.А., Царева Р.П. (2021а). Современное состояние лесной селекции в Российской Федерации: тренд последних десятилетий // ИВУЗ. Лесной журнал. 2021. № 6. С. 38–55. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-6-38-55.
- Царев А.П., Царев В.А., Царева Р.П. (2021б). Рост тополей в орошаемых условиях Астраханской полупустыни на буграх Бэра // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2021. № 59. С. 90–93.
- Царев А.П., Царева Р.П., Царев В.А., Евлаков П.М. (2021в). Гибридизация тополей: монография. Воронеж: ВГЛТУ, 2021. 289 с.
- Царев А.П., Царева Р.П., Царев В.А., Шабанова Е.А. (2023). Рекомендации по выращиванию посадочного материала методами *in vivo* и *in vitro* с целью закладки долгосрочных сортоиспытательных насаждений тополя. Воронеж, 2023. 49 с.
- Царев В.А. (2014). Оценка экономической эффективности лесной селекции на основе зарубежного опыта // Актуальные направления направления научных исследований XXI века: теория и практика. 2014. Т. 2. № 5–3(10–3). С. 450–454. DOI: 10.12737/7024.
- Цвелев Н.Н. (2002). О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (*Betulaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2002. Т. 34. С. 47–73.
- Цветков В.Ф. (2000). Камо грядеши. Некоторые вопросы лесоведения и лесоводства на Европейском Севере. Архангельск: АГТУ, 2000. 254 с.
- Цивенкова Н.М., Самылин А.А. (2005). Быстрорастущие плантации тополя – новая энергетическая сырьевая база // ЛесПромИнформ. № 8(30). 2005. <https://lesprominform.ru/jarticles.html?id=1581>.

- Чепурной В.С., Максимцов Д.В. (2016). Практическая агролесомелиорация. Методические указания по изучению эколого-биологических особенностей и морфологических признаков древесных видов для защитного лесоразведения. Краснодар, 2016. 98 с.
- Черепанов С.К. (1995). Сосудистые растения России и сопредельных государств. Санкт-Петербург: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Черная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного федерального округа: монография / отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе. Москва: КМК, 2021. 510 с.
- Черная книга флоры Сибири / науч. ред. Ю.К. Виноградова; отв. ред. А.Н. Куприянов. Новосибирск: Гео, 2016. 439 с.
- Чернодубов А.И., Галдина Т.Е., Смогунова О.А. (2005). Географические культуры сосны обыкновенной на юге Русской равнины: монография. Воронеж: ВГЛТУ, 2005. 128 с.
- Чернодубов А.И., Сиволапов А.И., Сиволапов В.А. (2020). Свидетельство о госрегистрации базы данных № 2020621987. Результаты роста и продуктивности 60-летних географических культур сосны обыкновенной на Ступинском поле Рамонского района Воронежской области. Правообладатель ФГБОУ ВО ВГЛТУ им. Г.Ф. Морозова. Реестр базы данных 21.10.2020 г.
- Чижов Б.Е., Харлов И.Ю., Козинцев В.А., Агафонов Е.Ю. (2011). Зонально-типологические особенности естественного возобновления сосняков Западной Сибири // Лесной вестник. 2011. № 3. С. 25–29.
- Чижов Б.Е., Залесов С.В., Терехов Г.Г., Санникова Н.С., Егоров Е.В. (2022). Противопожарное обустройство лесов южной тайги, лесостепи Западной Сибири и Урала // Лесохозяйственная информация. 2022. № 2. С. 13–33. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2022.2.02.
- Чиндяева Л.Н., Цыбуля Н.В., Тараканов В.В. (2015). Межклоновая изменчивость *Pinus sylvestris* L. по антимикробной активности // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 4-го межд. совещания (Барнаул, 24–29 августа 2015). Красноярск: ИЛ СО РАН, 2015. С. 168–170.
- Чистякова А.А. (1994). Онтогенез и разнообразие жизненных форм лиственных деревьев // Восточноевропейские широколиственные леса. Москва: Наука, 1994. С. 95–104.
- Чубугина И.В., Ибе А.А., Шилкина Е.А. (2011). Уточнение схем посадки архивов клонов хвойных видов Красноярского края и Республики Хакасия RAPD-методом анализа ДНК // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 3-го межд. совещания (Красноярск, 23–29 августа 2011). Красноярск: ИЛ Сукачева СО РАН, 2011. <http://conf.nsc.ru/cfgs2011/reportview/38425>.
- Чупров А.В., Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А. (2021). Оценка роста и продуктивности климатипов сосны обыкновенной в 39-летних географических культурах в Архангельской области // Известия СПбЛТА. 2021. Вып. 237. С. 151–167. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.237.151-167.
- Шабунин Д.А. (2014). Исследования по микрклональному размножению лесных пород в Санкт-Петербургском научно-исследовательском институте лесного хозяйства // Труды СПбНИИЛХ. 2014. Т. 32. С. 32–36.

- Шабуров В.И., Беляева И.В. (1995). Итоги работ по селекции ивовых на Урале // Леса Урала и хозяйство в них. 1995. № 18. С. 119–127.
- Шарнас Л.А., Джебейя В.Г. (1934). Методика определения урожая кедровых лесов и урожайности кедровников. Красноярск: СибНИИЛХ, 1934.
- Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И. (2009). Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. Москва: МПГУ, 2009. 86 с.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г. (2013). Климатические изменения и лесные пожары в России // Лесоведение. 2013. № 5. С. 50–61.
- Шевченко В.А., Абрамов В.И., Кальченко В.А. (1996). Генетические последствия для популяций растений радиоактивного загрязнения окружающей среды в связи с Чернобыльской аварией // Радиационная биология. Радиоэкология. 1996. Т. 36. Вып. 4. С. 531–545.
- Шейкина О.В. (2022). Применение молекулярных маркеров в лесном селекционном семеноводстве в России: опыт и перспективы (обзор) // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2022. № 2(54). С. 64–79. DOI: 10.25686/2306-2827.2022.2.80.
- Шершукова О.П. (1976). Кариотип ели аянской // Лесоведение. 1976. № 2. С. 58–64.
- Шершукова О.П. (1978). Кариотип ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. популяции Алтая // Научные основы селекции хвойных древесных пород. Москва, 1978. С. 82–86.
- Шестибратов К.А., Лебедев В.Г., Азарова А.Б. (2015). Способ подготовки микропобегов *in vitro* ясеня, осины, ивы для последующего укоренения в условиях *ex vitro*. Патент № 2565806 от 20.10.2015.
- Шигапов З.Х. (1995). Сравнительный генетический анализ лесосеменных плантаций и природных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 1995. № 3. С. 19–24.
- Шигапов З.Х. (2005). Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства Pinaceae на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2005. 47 с.
- Шигапов З.Х., Тимерьянов А.Ш., Янбаев Ю.А., Шигапова А.И. (1996). Динамика генетической структуры потомства по годам на лесосеменной плантации и в природной популяции сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. // Генетика. 1996. Т. 32. № 10. С. 1363–1370.
- Шигапов З.Х., Шигапова А.И., Уразбахтина К.А. (2009). Внутривидовая генетическая изменчивость и дифференциация видов хвойных на Урале по изоферментным маркерам // Биоразнообразии растений на Южном Урале в природе и при интродукции: труды Ботанического сада-института Уфимского НЦ РАН к 75-летию образования. Уфа: Гилем, 2009. С. 290–320.
- Шигапов З.Х., Мустафина А.Н., Шигапова А.И., Уразбахтина К.А. (2014). Генетическое разнообразие популяций редкого вида *Dictamnus gymnostylis* Stev. в Башкирском Предуралье // Генетика. 2014. Т. 50. № 9. С. 1067–1074.
- Шилкина Е.А., Орешкова Н.В., Ибе А.А., Дейч К.О., Крутовский К.В. (2014). Разработка цитоплазматических SSR-маркеров для исследования сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 21–24.
- Шилкина Е.А., Ибе А.А., Шеллер М.А., Сухих Т.В. (2019). Использование методов ДНК-анализа в экспертизе незаконного оборота древесины // Сибирский лесной журнал. 2019. Т. 3. С. 64–70. DOI: 10.15372/SJFS20190308.

- Ширнин В.К., Кострикин В.А., Ширнина Л.В. и др. (2018). Объекты селекционного семеноводства дуба в ЦЧР. Воронеж: Полиграфические решения, 2018. 194 с.
- Шишкин В.А., Чесноков Г.В. (1936). Опыт культур сосны разных географических (рас) в Бузулукском лесхозе. Рукопись, архив Боровой ЛОС. Брянск, 1936.
- Шишкина О.К., Баранов О.Ю., Завистяева М.А. (2013). Геногеографические аспекты повышения устойчивости лесных насаждений // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития: материалы науч.-практ. конф. (Гомель, 2013). Гомель, 2013. С. 205–208.
- Штейникова В.И., Зеленская Т.Ф. (1980). Рост семян кедрового сибирского разнородного географического происхождения в южной части Хабаровского края // Лесовосстановление на Дальнем Востоке: труды ДальНИИЛХ. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1980. Вып. 22. С. 12–21.
- Шуваев Д.Н., Ибе А.А., Шерба Ю.Е., Сухих Т.В., Шилкина Е.А., Шеллер М.А., Усова Е.А., Лисотова Е.В., Репях М.В., Ступакова О.М. (2022). Молекулярно-генетическая характеристика популяций сосны обыкновенной в Красноярском крае по панели 15 ядерных микросателлитных локусов // Лесоведение. 2022. № 5. С. 530–539. DOI: 10.31857/S002411482204009X.
- Шурхал А.В., Подогаз А.В., Животовский Л.А. (1991а). Генетическая дифференциация 18 видов сосен по аллозимным локусам: род *Pinus*, подрод *Strobilus*, подрод *Pinus* // Доклады АН СССР. 1991. Т. 316. С. 484–488.
- Шурхал А.В., Подогаз А.В., Животовский Л.А. (1991б). Филогенетический анализ рода *Pinus* по аллозимным локусам. Генетическая дифференциация подродов // Генетика. 1991. Т. 27. № 5. С. 1193–1205.
- Шурхал А.В., Подогаз А.В., Животовский Л.А. (1993). Уровни генетической дифференциации жестких сосен, род *Pinus*, подрод *Pinus*, по данным аллозимной изменчивости // Генетика. 1993. Т. 29. № 1. С. 77–90.
- Шутов И.В., Жигунов А.В. (2008). О производстве древесины на лесосырьевых плантациях // Лесное хозяйство. 2008. № 4. С. 31–33.
- Шутов И.В., Маркова И.А. (2007). Плантационное лесоводство. Санкт-Петербург: СПбНИИЛХ, 2007. 364 с.
- Шутов И.В., Маслаков Е.Л., Маркова И.А. и др. (1984). Лесные плантации. Москва: Лесная промышленность, 1984. 248 с.
- Шутяев А.М. (1998). Биоразнообразие дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и его использование в селекции и лесоразведении: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Брянск, 1998. 43 с.
- Шутяев А.М. (2000). Биоразнообразие дуба черешчатого и его использование в селекции и лесоразведении. Воронеж, 2000. 336 с.
- Шутяев А.М. (2002). Географические культуры дуба черешчатого в Тульских засеках // Лесохозяйственная информация. 2002. № 3. С. 28–34.
- Шутяев А.М. (2007). Изменчивость хвойных видов в испытательных культурах Центрального Черноземья. Москва, 2007. 296 с.
- Шутяев А.М. (2011). Каким быть лесному семеноводству в XXI веке (обзор). Воронеж: Истоки, 2011. 248 с.
- Щепаченко Д.Г., Швиденко А.З., Лесив М.Ю., Онтиков П.В., Щепаченко М.В., Кракснер Ф. (2015). Площадь лесов России и ее динамика на основе синтеза продуктов дистанционного зондирования // Лесоведение. 2015. № 3. С. 163–171.

- Щурова М.Л. (1992). Создание промышленных культур карельской березы в КАССР // Анатомия, физиология и экология лесных растений: материалы XXVI сессии Комиссии им. Л.А. Иванова (Петрозаводск, 26–28 февраля 1991). Петрозаводск, 1992. С. 206–209.
- Щурова М.Л. (2011). Состояние насаждений карельской березы в Республике Карелия // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: материалы межд. конф. (Петрозаводск, 20–24 июня 2011). Петрозаводск, 2011. С. 306–309.
- Экерт А.К. (2006). Эколого-генетический анализ популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2006. 17 с.
- Экерт А.К., Ларионова А.Я., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. (2004). Генетическая дифференциация разновысотных популяций пихты сибирской в Западном Саяне // Вестник Томского государственного университета. 2004. № 10. Приложение. С. 145–148.
- Экерт А.К., Ларионова А.Я., Зацепина К.Г., Кравченко А.Н., Жамгянсурэн С., Тихонова И.В., Тараканов В.В. (2014а). Генетическое разнообразие и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21. № 1. С. 69–78.
- Экерт А.К., Семерикова С.А., Семериков В.Л., Кравченко А.Н., Дымяшкова О.С., Ларионова А.Я. (2014б). Применение различных типов генетических маркеров для оценки уровня внутривидовой дифференциации ели сибирской // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 84–91.
- Эрт А.А., Бакаев Е.В. (2021). Сохранение и размножение в культуре *in vitro* декоративных форм тополя селекции ЦСБС СО РАН // Бюллетень Главного ботанического сада. 2021. № 1. С. 61–69.
- Эрт А.А., Шишкин С.В., Воронкова М.С. (2019). Получение межвидовых гибридов (*Populus alba* × *P. boleana*) × *P.* × *canescens* с использованием культуры *in vitro* // Сибирский лесной журнал. 2019. № 2. С. 45–52. DOI: 10.15372/SJFS20190204.
- Юнаш Г.Г. (1953). Географические посадки сосны в Бузулукском бору // Лесное хозяйство. 1953. № 8. С. 34–37.
- Яблоков А.С. (1962). Селекция древесных пород. Москва: Сельхозиздат, 1962. 487 с.
- Ямбуров М.С., Горошкевич С.Н. (2007). «Ведьмины метлы» кедров сибирского как спонтанные соматические мутации: встречаемость, свойства и возможности использования в селекционных программах // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 317–324.
- Янбаев Ю.А., Садыков Х.Х., Ганиев Р.М. (1997). Изоферментные генетические маркеры клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Проблемы агропромышленного комплекса на Южном Урале и в Поволжье: материалы регион. науч.-практ. конф. Уфа: Башкирский ГАУ, 1997. С. 196–199.
- Янбаев Ю.А., Боронникова С.В., Ахметов А.Р., Нечаева Ю.С., Пришивская Я.В. (2014). Информативность ISSR-маркеров для выявления генетического разнообразия клена остролистного на Южном Урале // Вестник Оренбургского государственного университета. 2014. № 6 (167). С. 94–97.
- Янбаев Р.Ю., Габитова А.А., Султанова Р.Р., Боронникова С.В., Янбаев Ю.А. (2017). ISSR-анализ полиморфизма ДНК дуба черешчатого: аргументы в пользу использования для лесовосстановления семян местных насаждений // Известия Оренбургского гос. аграрного университета. 2017. № 1(63). С. 220–222.

- Adams W.T., Campbell R.K., Kitzmiller J.H. (1992). Genetic considerations in reforestation // Reforestation practices in Southwestern Oregon and Northern California. Forest Research Laboratory, Oregon State University: Corvallis, OR, USA. 1992. P. 284–308.
- Adams W.T., Zuo J., Shimizu J.Y., Tappeiner J.C. (1998). Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir // Forest Science. 1998. 44: 390–396.
- Aguilar R., Quesada M., Ashworth L., Herreras-Diego Y., Lobo J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches // Molecular Ecology. 2008. 17: 5177–5188.
- Aitken S.N. & Bemmels J.B. (2016). Time to get moving: assisted gene flow of forest trees // Evolutionary applications. 2016. 9(1): 271–290.
- Aitken S.N., Yeaman S., Holliday J.A., Wang T., Curtis-McLane S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations // Evolutionary Applications. 2008. 1(1): 95–111. DOI: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x.
- Ahmar S., Ballesta P., Ali M., Mora-Poblete F. (2021). Achievements and challenges of genomics-assisted breeding in forest trees: from marker-assisted selection to genome editing // International Journal of Molecular Sciences. 2021. 22(19):10583. DOI: 10.3390/ijms221910583.
- Ahmed F. & Zaman K. (2022). A critical review on the challenges and advances in DNA barcoding for plant identification // Current Trends in Pharmaceutical Research. 2022. 9(1): 115–139.
- Alfaro R.I., Fady B., Vendramin G.G. et al. (2014). The role of forest genetic resources in responding to biotic and abiotic factors in the context of anthropogenic climate change // Forest Ecology & Management. 2014. 333: 76–87.
- Anders C., Hoengenaert L., Boerjan W. (2022). Accelerating wood domestication in forest trees through genome editing: Advances and prospects // Current Opinion in Plant Biology. 2022. 71:102329. DOI: 10.1016/j.pbi.2022.102329.
- Andersson B., Fedorkov A., Turkin A., Persson T. (2003). Longitudinal effects of Scots pine performance – a joint research project between Sweden and Russia // Nordic Group for the Management of Genetic Resources of Trees. Rit Mogislar Rannsóknastodvar Skograektar. 2003. 17: 46–47.
- Andersson B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T. (2018). Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation // Silva Fennica. 2018. 52: 10–12.
- Balkenhol N., Dudaniec R.Y., Krutovsky K.V. et al. (2019). Landscape genomics: understanding relationships between environmental heterogeneity and genomic characteristics of populations // Population Genomics: Concepts, Approaches and Applications / Edited by Om Rajora. Springer: Cham, 2019. P. 261–322. DOI: 10.1007/13836_2017_2.
- Banaev E.V. & Bažant V. (2007). Study of natural hybridization between *Alnus incana* (L.) Moench. and *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. // Forest Science. 2007. 53(2): 66–73.
- Banaev E.V., Gordienko N.Ya., Maistrenko G.G., Novikova T.I. (2008). Ultrastructure of *Alnus hirsuta* root nodule endophyte // J. Jilin Agricul Univ. 2008. 30(3): 268–271.
- Banki O., Hobern D., Döring M., Remsen D. (2019). Catalogue of Life Plus: A collaborative project to complete the checklist of the world's species // Biodiversity Information Science & Standards. 2019. 3:e37652. DOI: 10.3897/biss.3.37652.

- Barkalov V. & Kozyrenko M. (2014). Phylogenetic analysis of the Far Eastern *Salix* (Salicaceae) based on sequence data from chloroplast DNA regions and ITS of nuclear ribosomal DNA // *Botanica Pacifica*. 2014. 3(1): 3–19.
- Baturina O.A., Tupikin A.E., Goroshkevich S.N., Petrova E.A., Kabilov M.R. (2019). The complete chloroplast genome sequences of *Pinus sibirica* Du Tour // *Mitochondrial DNA Part B*. 2019. 4(1): 286–287. DOI: 10.1080/23802359.2018.1542983.
- Beckman E., Meyer A., Denvir A. et al. (2019). Westwood Conservation Gap Analysis of Native U.S. Oaks. The Morton Arboretum., Lisle, IL, 2019.
- Beech E., Hills R., Rivers M. (2022). GlobalTree Portal: visualizing the State of the World's trees // *Oryx*. 2022. 56(3): 332–332. DOI:10.1017/S0030605322000254.
- Belokon M.M., Belokon Y.S., Politov D.V. (2008). Contrasting patterns of spatial genetic differentiation in two East Asian five-needle pine species, *Pinus koraiensis* and *P. armandii* // *Annals of Forest Research (ICAS)*. 2008. 51: 31–42.
- Ben-Ayed R., Grati-Kamoun N., Sans-Grout C., Moreau F., Rebai A. (2012). Characterization and authenticity of virgin olive oil (*Olea europaea* L.) cultivars by microsatellite markers // *European Food Research & Technology*. 2012. 234: 263–271.
- Benestan L.M., Ferchaud A.L., Hohenlohe P.A. et al. (2016). Conservation genomics of natural and managed populations: building a conceptual and practical framework // *Molecular Ecology*. 2016. 25(13): 2967–2977.
- BGCI. 2021. State of the World's Trees. Richmond, UK, BGCI. <https://www.bgci.org/wp/wp-content/uploads/2021/08/FINAL-GTARReportMedRes-1.pdf>
- BIP. 2010. Biodiversity Indicators and the 2010 Biodiversity Target. Experiences and lessons learnt from the 2010 Biodiversity Indicators Partnership. Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Montréal, Canada. Technical Series. № 53.
- Blanc-Jolivet C., Yanbaev Y., Kersten B., Degen B. (2018). A set of SNP markers for timber tracking of *Larix* spp. in Europe and Russia // *Forestry*. 2018. 91(5): 614–628. DOI: 10.1093/forestry/cpy020.
- Bobrinev V.P., Pak L.N. (2011). Forest stationary researches in Zabaykalsky Krai. Chita: Poisk, 2011. 492 p.
- Bondar E.I., Putintseva Y.A., Oreshkova N.V., Krutovsky K.V. (2019). Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) chloroplast genome and development of polymorphic chloroplast markers // *BMC Bioinformatics*. 2019. 20(1):38. DOI: 10.1186/s12859-018-2571-x.
- Bondar E.I., Feranchuk S.I., Miroschnikova K.A., Sharov V.V., Kuzmin D.A., Oreshkova N.V., Krutovsky K.V. (2022a). Annotation of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) nuclear genome – one of the most cold resistant tree species in the only seasonal senescence Genus in Pinaceae // *Plants*. 2022. 11(15):2062. DOI: 10.3390/plants11152062.
- Bondar E.I., Troukhan M., Krutovsky K.V., Tatarinova T.V. (2022b). Genome-wide prediction of transcription start sites in conifers // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. 23(3):1735. DOI: 10.3390/ijms23031735.
- Bondarenko V., Geras'kin S., Bondarenko E., Yoschenk V., Bondarenko S., Khanova A., Garbaruk D., Nanba K. (2023). Comparative analysis of epigenetic changes in two pine species exposed to chronic radiation in the Chernobyl and Fukushima affected zones // *Environmental Pollution*. 2023. 330:121799.

- Boonyarit H., Mahasirimongkol S., Chavalvechakul N. et al. (2014). Development of a SNP set for human identification: A set with high powers of discrimination which yields high genetic information from naturally degraded DNA samples in the Thai population // *Forensic Science International: Genetics*. 2014. 11: 166–173. DOI: 10.1016/j.fsigen.2014.03.010.
- Borrell J.S., Zohren J., Nichols R.A., Buggs R.J. A. (2020). Genomic assessment of local adaptation in dwarf birch to inform assisted gene flow // *Evolutionary Applications*. 2020. 13: 161–17.
- Borthakur D., Busov V., Cao X.H. et al. (2022). Current status and trends in forest genomics // *Forestry Research*. 2022. 2:11. DOI: 10.48130/FR-2022-0011.
- Bower A., Devine W., Aubry C. (2017). Climate change and forest trees in the Pacific Northwest: a vulnerability assessment and recommended actions for national forests // *Proceedings of Workshop on Gene Conservation of Tree Species—Banking on the Future*. 2017. P. 39. <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/55062>.
- Bradbury D., Binks R.M., Byrne M. (2021). Genomic data inform conservation of rare tree species: clonality, diversity and hybridity in Eucalyptus series in a global biodiversity hotspot // *Biodiversity & Conservation*. 2021. 30(3): 619–641.
- Brown G.R., Gill G.P., Kuntz R.J., Langley C.H., Neale D.B. (2004). Nucleotide diversity and linkage disequilibrium in loblolly pine // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2004. 101(42): 15255–15260.
- Brubaker L.B., Anderson P.M., Edwards M.E., Lozhkin A.V. (2005). Beringia as a glacial refugium for boreal trees and shrubs: new perspectives from mapped pollen data // *Biogeography*. 2005. 32: 833–848.
- Bruaux J., Zhao W., Hall D., Curtu A.L., Androsiuk P., Drouzas A.D., Gailing O., Konrad H., Sullivan A.R., Semerikov V., Wang X.-R. (2023). Scots pine – panmixia and the elusive signal of genetic adaptation // *Biorxiv*. 2023. DOI: 10.1101/2023.06.09.543371.
- Bruaux J., Zhao W., Hall D., Curtu A.L., Androsiuk P., Drouzas A.D., Gailing O., Konrad H., Sullivan A.R., Semerikov V., Wang X.-R. (2024). Scots pine – panmixia and the elusive signal of genetic adaptation // *New Phytologist*. 2024. 243: 1231–1246. DOI: 10.1111/nph.19563.
- Buchert G.P., Rajora O.P., Hood J.V., Dancik B.P. (1997). Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine (*Pinus strobes* L.) in Ontario, Canada // *Conservation Biology*. 1997. 11: 747–758.
- Cao H.X., Vu G.T.H., Gailing O. (2022). From genome sequencing to CRISPR-based genome editing for climate-resilient forest trees // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. 23(2):966. DOI: 10.3390/ijms23020966.
- Chalupka W. (2002). Current trend in forest tree genetics studies // *The forests of Eurasia in the XXI century: East–West: materials of the II International. conf. young scientists dedicated to I.K. Pachosky (Moscow, October 01–05, 2002)*. Moscow: MGUL, 2002. P. 88–89.
- Chase M.W. et al. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2016. 181: 1–20.
- Chaves C.L., Degen B., Pakull B. et al. (2018). Assessing the ability of chloroplast and nuclear DNA gene markers to verify the geographic origin of jatoba (*Hymenaea courbaril* L.) timber // *Heredity*. 2018. 109(5): 543–552. DOI: 10.1093/jhered/esy017.

- Cheliak W.M., Murray G., Pitel J.A. (1988). Genetic effects of phenotypic selection in white spruce // *Forest Ecology & Management*. 1988. 24: 139–149.
- Chen C. et al. (2009). Development and characterization of microsat el-lite loci in western larch (*Larix occidentalis* Nutt.) // *Molecular Ecology Resources*. 2009. 9(3): 843–845.
- Chen J-H., Sun H., Wen J., Yang Y-P. (2010). Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications // *Taxon*. 2010. 59: 29–37.
- Chiocchini F., Mattioni C., Pollegioni P. et al. (2016). Mapping the genetic diversity of *Castanea sativa*: exploiting spatial analysis for biogeography and conservation studies // *J. Geographic Information System*. 2016. 8(02): 248.
- Christenhusz M.J., Fay M.F., Chase M.W. (2017). *Plants of the World: an Illustrated Encyclopedia of Vascular Plants*. University of Chicago Press, 2017. DOI: 10.7208/chicago/9780226536705.001.0001.
- Clarindo W.R., de Carvalho C.R., Araujo F.S. et al. (2008). Recovering polyploid papaya *in vitro* regenerants as screened by flow cytometry // *Plant Cell Tissue Organ Culture*. 2008. 92: 207–214.
- Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth) // *Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology*. 2003. 28: 46.
- Conservation and management of Forest Genetic Resources in Europe / Eds. Geburek T. & Turok J. Arbora Publ., 2005.
- Cronn R.C., Finch K.N., Hauck L. et al. (2021). Range-wide assessment of a SNP panel for individualization and geolocation of bigleaf maple (*Acer macrophyllum* Pursh) // *Forensic Science International: Animals and Environments*. 2021. 1:100033.
- Cuervo-Alarcon L., Arend M., Müller M., Sperisen C., Finkeldey R., Krutovsky K.V. (2021). A candidate gene association analysis identifies SNPs potentially involved in drought tolerance in European beech (*Fagus sylvatica* L.) // *Scientific Reports*. 2021. 27. 11(1):2386. DOI: 10.1038/s41598-021-81594-w.
- Dasgupta M.G., Parveen A.B.M., Shanmugavel S., Dharanishanthi V., Muthupandi M., Kumar N., Chauhan S.S., Kalaivanan J., Mohan H., Krutovsky K.V., Rajasugunasekar D. (2021). Targeted re-sequencing and genome-wide association analysis for wood property traits in breeding population of *Eucalyptus tereticornis* × *E. grandis* // *Genomics*. 2021. 113(6): 4276–4292. DOI: 10.1016/j.ygeno.2021.11.013.
- Dauby G., Duminil J., Heuertz M. et al. (2014). Congruent phylogeographical patterns of eight tree species in Atlantic Central Africa provide insights into the past dynamics of forest cover // *Molecular Ecology*. 2014. 23(9): 2299–2312.
- Degen B., Holtken A., Rogge M. (2010). Use of DNA-fingerprints to control the origin of forest reproductive material // *Silvae Genetica*. 2010. 59(6): 268–273.
- Degen B., Ward S.E., Lemes M.R. et al. (2013). Verifying the geographic origin of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) with DNA-fingerprints // *Forensic Science International: Genetics*. 2013. 7(1): 55–62.
- Degen B., Yanbaev R., Yanbaev Y. (2020). Genetic differentiation of *Quercus robur* in the South-Ural // *Silvae Genetica*. 2020. 68(1): 111–115. DOI: 10.2478/sg-2019-0019.
- Degen B., Blanc-Jolivet C., Bakhtina S., Yanbaev R., Yanbaev Y., Mader M., Nürnberg S., Schröder H. (2021a). Applying targeted genotyping by sequencing with a new set of nuclear and plastid SNP and indel loci for *Quercus robur* and *Quercus petraea* // *Conservation Genetics Resources*. 2021. 13(4): 345–347. DOI: 10.1007/s12686-021-01207-6.

- Degen B., Yanbaev Y., Mader M., Ianbaev R., Bakhtina S., Schroeder H., Blanc-Jolivet C. (2021b). Impact of Gene Flow and Introgression on the Range Wide Genetic Structure of *Quercus robur* (L.) in Europe // Forests. 2021. 12(10):1425. DOI: 10.3390/f12101425.
- Degen B., Yanbaev Y., Ianbaev R., Blanc-Jolivet C., Mader V., Bakhtina S. (2022). Large-scale genetic structure of *Quercus robur* in its eastern distribution range enables assignment of unknown seed sources // Forestry. 2022. 95: 531–547. DOI: 10.1093/forestry/cpac009.
- Degen B., Blanc-Jolivet C., Mader M., Yanbaeva V., Yanbaev Y. (2023). Introgression as an important driver of geographic genetic differentiation within European white oaks // Forests. 2023. 14(12):2279. DOI: 10.3390/f14122279.
- Demidova N.A., Durkina T.M., Gogoleva L.G., Paramonov A.A. (2022a). Lodgepole pine of Yukon origin in the European North of Russia // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2020. 574:012022. DOI:10.1088/1755-1315/574/1/012022.
- Demidova N.A., Durkina T.M., Gogoleva L.G. (2022b). Lodgepole pine (*Pinus contorta* Loud.var. *latifolia* s. Wats.) as fast growing species for plantation cultivation in the European North of Russia // Proceedings of the International Conference «Scientific research of the SCO countries: synergy and integration». Beijing, China: Infinity publishing, 2022. P. 179–184. DOI: 10.54660/INF.2022.29.92.177.
- Depardieu C., Gérardi S., Nadeau S. et al. (2021). Connecting tree-ring phenotypes, genetic associations and transcriptomics to decipher the genomic architecture of drought adaptation in a widespread conifer // Molecular Ecology. 2021. 30(16): 3898–3917.
- Diazgranados M., Allkin B., Black N. et al. (2020). World checklist of useful plant species. DOI: 10.5063/f1cv4g34.
- Do C., Waples R.S., Peel D., Macbeth G.M., Tillett B.J., Ovenden J.R. (2014). NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data // Molecular Ecology Resources. 2014. 14: 209–214.
- Dormontt E.E., Boner M., Braun B. et al. (2015). Forensic timber identification: It's time to integrate disciplines to combat illegal logging // Biological Conservation. 2015. 191: 790–798. DOI: 10.1016/j.biocon.2015.06.038.
- Dort E.N., Tanguay P., Hamelin R.C. (2020). CRISPR/Cas9 gene editing: an unexplored frontier for forest pathology // Frontiers in Plant Science. 2020. 11:1126. DOI: 10.3389/fpls.2020.01126.
- Du F., Wang R., Ueno S., De Lafontaine G. (2023). Forest tree conservation genomics. Lausanne: Frontiers Media SA, 2023. DOI: 10.3389/978-2-8325-2770-2.
- Duarte G.T., Volkova P.Yu., Geras'kin S.A. (2019). The response profile to chronic radiation exposure based on the transcriptome analysis of Scots pine from Chernobyl affected zone // Environmental Pollution. 2019. 250: 618–626.
- Dumroese R.K., Williams M.I., Stanturf J.A., Clair J. (2015). Considerations for restoring temperate forests of tomorrow: forest restoration, assisted migration, and bioengineering // New Forests. 2015. 46(5): 947–964. DOI: 10.1007/s11056-015-9504-6.
- Eckert A.J., Bower A.D., Wegrzyn J.L., Pande B., Jermstad K.D., Krutovsky K.V. et al. (2009). Association genetics of coastal douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*, Pinaceae) I. Cold-Hardiness Related Traits // Genetics. 2009. 182(4): 1289–1302. DOI: 10.1534/genetics.109.102350.

- El-Kassaby Y.A. & Ritland K. (1996). Impact of selection and breeding on the genetic diversity in Douglas-fir // *Biodiversity Conservation*. 1996. 5: 795–813.
- Ellstrand N.C. & Elam D.R. (1993). Population genetic consequences of small population size: implication for plant conservation // *Ann. Rev. Ecology & Systematics*. 1993. 24: 217–242.
- Eriksson G., Ekberg I., Clapham D. (2006). An introduction to Forest Genetics. Genetic Center. Department of Plant Biology and Forest Genetics, SLU. Uppsala, 2006. 188 p.
- Fady B., Aravanopoulos F.A., Alizoti P. et al. (2016). Evolution-based approach needed for the conservation and silviculture of peripheral forest tree populations // *Forest Ecology & Management*. 2016. 375: 66–75.
- Falk T., Herndon N., Grau E. et al. (2018). Growing and cultivating the forest genomics database, TreeGenes // *Database*. 2018. 2018:bay084. DOI: 10.1093/database/bay084.
- Fang P., Niu S., Yuan H-W., Li Z-X., Zhang Y., Yuan L., Li W. (2014). Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *Mongolica* (Pinaceae) // *Applications in Plant Sciences*. 2014. 2(1): 1–4. DOI: 10.3732/apps.1300057.
- Farooq Q., Shakir M., Ejaz F., Zafar T., Durrani K., Ullah A. (2020). Role of DNA Barcoding in plant biodiversity conservation // *Scholars International Journal of Biochemistry*. 2020. 3(3): 48–52. DOI: 10.36348/sijb.2020.v03i03.002.
- Farwig N., Braun C., Boöhhning-Gaese K. (2008). Human disturbance reduces genetic diversity of an endangered tropical tree, *Prunus africana* (Rosaceae) // *Conservation Genetics*. 2008. 9: 317–326. DOI: 10.1007/s10592-007-9343-x.
- Fedorkov A. (2010). Variation in shoot elongation patterns in *Pinus contorta* and *Pinus sylvestris* in North-west Russia // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2010. 25: 208–212.
- Ferri G., Corradini B., Ferrari F., Silingardi E. (2021). Barcoding of Plant DNA and Its Forensic Relevance // *Handbook of DNA Profiling*. Springer, Singapore, 2021. P. 1–17. DOI: 10.1007/978-981-15-9364-2_42-1.
- Finch K.N., Cronn R.C., Ayala Richter M.C. et al. (2020). Predicting the geographic origin of Spanish Cedar (*Cedrela odorata* L.) based on DNA variation // *Conservation Genetics*. 2020. 21: 625–639. DOI: 10.1007/s10592-020-01282-6.
- Fluch S., Burg A., Kopecky D., Yomolrf F. et al. (2011). Characterization of variable EST SSR markers for Norway spruce (*Picea abies* (L)) // *BMC Res. Not.* 2011. 4: 401.
- Fogelqvist J., Verkhozina A.V., Katyshhev A.I. et al. (2015). Genetic and morphological evidence for introgression between three species of willows // *BMC Evolutionary Biology*. 2015. 15: 193.
- FRA 2020 report, Russian Federation. 2020. 77 p. <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/325dfe71-3864-4aef-a5e1-317d6ea5fd77/content>.
- Frankham R. (1995). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review // *Genetic Resources*. 1995. 66: 95–107.
- Frankham R., Bradshaw C.J.A., Brook B.W. (2014). Genetics in conservation management: revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses // *Biological Conservation*. 2014. 170: 56–63. DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108710.
- Funk W.C., McKay J.K., Hohenlohe P.A., Allendorf F.W. (2012). Harnessing genomics for delineating conservation units // *Trends in Ecology & Evolution*. 2012. 27(9): 489–496.

- Furlan E., Stoklosa J., Griffiths J. et al. (2012). Small population size and extremely low levels of genetic diversity in island populations of the platypus, *Ornithorhynchus anatinus* // Ecology & Evolution. 2012. 2(4). 844–857.
- Fussi B., Westergren M., Aravanopoulos F. et al. (2016). Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions // Environmental Monitoring & Assessment. 2016. 188:493. DOI: 10.1007/s10661-016-5489-7.
- Geras'kin S.A. & Volkova P.Yu. (2014). Genetic diversity in Scots pine populations along a radiation exposure gradient // Science of the Total Environment. 2014. 496: 317–327.
- Geras'kin S., Evseeva T., Oudalova A. (2013). Effects of long-term chronic exposure to radionuclides in plant populations // Environmental Radioactivity. 2013. 121: 22–32.
- Gernandt D.S., Lopez G.G., Garcia S.O., Liston A. (2005). Phylogeny and classification of *Pinus* // Taxon. 2005. 54(1): 29–42.
- Gilpin M. (2008). The effective size of a metapopulation // Biological Journal of the Linnean Society. 2008. 42(1–2): 165–175.
- Giovannetti M. (2003). The Ecological Risks of Transgenic Plants // Rev. Biol. 2003. 96(2): 207–223.
- González-Martínez S.C., Robledo-Arnuncio J.J., Collada C. et al. (2004). Cross-amplification and sequence variation of microsatellite loci in Eurasian hard pines // Theoretical & Applied Genetics. 2004. 109: 103–111.
- González-Martínez S.C., Krutovsky K.V., Neale D.B. (2006). Forest-tree population genomics and adaptive evolution // New Phytologist. 2006. 170(2): 227–238. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01686.x.
- Gorshkov V.G., Makarieva A.M. (2020). Key ecological parameters of immotile versus locomotive life // Russian J Ecosystem Ecology. 2020. 5(1). DOI: 10.21685/2500-0578-2020-1-1.
- Govaerts R. (2024). The World Checklist of Vascular Plants (WCVP). Royal Botanic Gardens, Kew. Checklist dataset. DOI: 10.15468/6h8ucr accessed via GBIF.org on 2024-10-19.
- Govaerts R., Nic Lughadha E., Black N. et al. (2021). The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity // Scientific Data. 2021. 8(1). DOI: 10.1038/s41597-021-00997-6.
- Grattapaglia D. (2022). Twelve years into genomic selection in forest trees: climbing the slope of enlightenment of marker assisted tree breeding // Forests. 2022. 13(10):1554. DOI: 10.3390/f13101554.
- Grodetskaya T., Evlakov P., Isakov I., Padutov V. (2020). The effect of drought on the expression of stress resistance genes in perspective forms of birch // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. International Forestry Forum «Forest ecosystems as global resource of the biosphere: calls, threats, solutions». 2020. 012039.
- Gubaev R., Karzhaev D., Grigoreva E., Lytkin K., Safronycheva E., Volkov V., Nesterchuk V., Vetchinnikova L., Zhigunov A., Potokina E. (2024). Dissection of figured wood trait in curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti) using high-throughput genotyping // Scientific Reports. 2024. 14: 5058. DOI: 10.1038/s41598-024-55404-y.
- Gugger P.F., Liang C.T., Sork V.L., Hodgskiss P., Wright J.W. (2018). Applying landscape genomic tools to forest management and restoration of Hawaiian koa (*Acacia koa*) in a changing environment // Evolutionary Applications. 2018. 11(2): 231–242.

- Gulyaev S., Cai X.-J., Guo F.-Y. et al. (2022). The phylogeny of *Salix* revealed by whole genome re-sequencing suggests different sex-determination systems in major groups of the genus // *Annals of Botany*. 2022. 129(4): 485–498. DOI: 10.1093/aob/mcac012.
- Habel J.C. & Schmitt T. (2012). The burden of genetic diversity // *Biological Conservation*. 2012. 147: 270–274. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.11.028.
- Hampe A. & Petit R.J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters // *Ecology Letters*. 2005. 8: 461–467.
- Hamrick J.L. & Godt M.J.W. (1996). Effects of life history traits on genetic diversity in plant species // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 1996. 351(1345): 1291–1298.
- Hand B.K., Lowe W.H., Kovach R.P., Muhlfeld C.C., Luikart G. (2015). Landscape community genomics: understanding eco-evolutionary processes in complex environments // *Trends in Ecology & Evolution*. 2015. 30(3): 161–168.
- Hantemirova E.V., Heinze B., Knyazeva S.G., Musaev A.M., Lascoux M., Semerikov V.L. (2017). A new Eurasian phylogeographical paradigm? Limited contribution of southern populations to the recolonization of high latitude populations in *Juniperus communis* L. (Cupressaceae) // *Biogeography*. 2017. 44(2): 271–282. DOI: 10.1111/jbi.12867.
- Hardig T.M., Anttila C.K., Brunsfeld S.J. (2010). A phylogenetic analysis of *Salix* (Salicaceae) based on *matK* and ribosomal DNA sequence data // *Journal of Botany*. 2010. 2010:197696. DOI: 10.1155/2010/197696.
- Hartvig I., Czako M., Kjær E.D. et al. (2015). The use of DNA barcoding in identification and conservation of rosewood (*Dalbergia* spp.) // *PLoS One*. 2015. 10(9):e0138231.
- Hawley G.J., Schaberg P.G., DeHayes D.H., Brissette J.C. (2005). Silviculture alters the genetic structure of an eastern hemlock forest in Maine, USA // *Canadian Journal of Forest Research*. 2005. 35: 143–150. DOI: 10.1139/x04-148.
- Hebert P., Cywinska A., Ball S.L., Dewaard J. (2003). Biological identification through DNA barcodes // *Proceedings of the Royal Society of London B*. 2003. 270: 313–321.
- Heuertz M., Duminil J., Dauby G. et al. (2014). Comparative phylogeography in rainforest trees from Lower Guinea, Africa // *PloS One*. 2014. 9(1):p.e84307.
- Hewitt N., Klenk N., Smith A.L. et al. (2011). Taking stock of the assisted migration debate // *Biological Conservation*. 2011. 144(11): 2560–2572. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.04.031.
- Hoban S. (2019). New guidance for ex situ gene conservation: sampling realistic population systems and accounting for collection attrition // *Biological Conservation*. 2019. 235: 199–208.
- Hoban S., Bruford M., D'Urban Jackson J. et al. (2020). Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved // *Biological Conservation*. 2020. 248:108654.
- Hodgetts R.B., Aleksiak M.A., Brown A. et al. (2001). Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca* Moench) and related species // *Theoretical & Applied Genetics*. 2001. 101: 1252–1258.
- Holliday J.A., Aitken S.N., Cooke J.E.K. et al. (2017). Advances in ecological genomics in forest trees and applications to genetic resources conservation and breeding // *Molecular Ecology*. 2017. 26: 706–717.

- Huang C.J., Chu F.H., Huang Y.S. et al. (2020). Development and technical application of SSR-based individual identification system for *Chamaecyparis taiwanensis* against illegal logging convictions // Scientific Reports. 2020. 10:22095. DOI: 10.1038/s41598-020-79061-z.
- Hung K.H., Lin C.H., Ju L.P. (2017). Tracking the geographical origin of timber by DNA fingerprinting: a study of the endangered species *Cinnamomum kanehirae* in Taiwan // *Holzforschung*. 2017. 71(11): 853–862. DOI: 10.1515/hf-2017-0026.
- Ingvarsson P.K. & Bernhardsson C. (2020). Genome-wide signatures of environmental adaptation in European aspen (*Populus tremula*) under current and future climate conditions // *Evolutionary Applications*. 2020. 13(1): 132–142.
- IPBES. (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. DOI: 10.5281/zenodo.3553579.
- Isabel N., Holliday J.A., Aitken S.N. (2020). Forest genomics: Advancing climate adaptation, forest health, productivity, and conservation // *Evolutionary Applications*. 2020. 13(1): 3–10. DOI: 10.1111/eva.12902.
- Isajev V., Ivetić V., Lučić A., Rakonjac Lj. (2009). Gene pool conservation and tree improvement in Serbia // *Genetika*. 2009. 41(3): 309–327.
- Isakov I.Yu. (2021). The effect of a single inbreeding on the growth and development of fast-growing tree species, *Betula pendula* and *Betula pubescens* // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. International Forestry Forum. “Forest ecosystems as global resource of the biosphere: calls, threats, solutions”. 2021. 875:012014. DOI: 10.1088/1755-1315/875/1/012014.
- Isakov I.Yu., Blagodarova T.A., Sivolapov A.I. (2019). Cytological characteristics of birch and alder pollen (different breeding forms) used in hybridization // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. International scientific and practical conference “Forest ecosystems as global resource of the biosphere: calls, threats, solutions” (Forestry–2019). 2019. 012033.
- Isoda K., Watanabe A. et al. (2006). Isolation and characterization of microsatellite loci from *Larix kaempferi* // *Molecular Ecology*. 2006. 6(3): 664–666.
- IUCN (1987). The International Transfer Format (ITF) for Botanical Garden Plant Records. Botanic Gardens Conservation Secretariat, 1987.
- IUCN (2012). Red List Categories and Criteria. Version 3.1. 32 p.
- Ivetić V., Devetaković J., Nonić M. et al. (2016). Genetic diversity and forest reproductive material – from seed source selection to planting // *Forest*. 2016. 9: 801–812. DOI: 10.5832/ifer1577-009.
- Jackson N.D. & Fahrig L. (2014). Landscape context affects genetic diversity at a much larger spatial extent than population abundance // *Ecology*. 2014. 95(4): 871–881.
- Jadwiszczak K.A., Vetchinnikova L.V., Bona A., Tyburski Ł., Kuznetsova T.J., Isidorov V.A. (2020). Analyses of molecular markers and leaf morphology of two rare birches, *Betula obscura* and *B. pendula* var. *carelica* // *Annals of Forest Research*. 2020. 63(2): 121–137.
- Jamieson I.G. & Allendorf F.W. (2012). How does the 50/500 rule apply to MVPs? // *Annals of Forest Research*. 2012. 27: 578–584.
- Jiang L., Bao Q., He W. et al. (2022). Phylogeny and biogeography of *Fagus* (Fagaceae) based on 28 nuclear single/low-copy loci // *Systematics & Evolution*. 2022. 60(4): 759–772.

- Jiao L., Yin Y., Cheng Y., Jiang X. (2014). DNA barcoding for identification of the endangered species *Aquilaria sinensis*: comparison of data from heated or aged wood samples // *Holzforschung*. 2014. 68(4): 487–494. DOI: 10.1515/hf-2013-0129.
- Johnson A. & Laestadius L. (2011). New laws, new needs: The role of wood science in global policy efforts to reduce illegal logging and associated trade // *IAWA Journal*. 2011. 32(2): 125–136.
- Jolivet C. & Degen B. (2012). Use of DNA fingerprints to control the origin of sapelli timber (*Entandrophragma cylindricum*) at the forest concession level in Cameroon // *Forensic Science International: Genetics*. 2012. 6(4): 487–493. DOI: 10.1016/j.fsigen.2011.11.002.
- Kardos M., Taylor H.R., Ellegren H. et al. (2016). Genomics advances the study of inbreeding depression in the wild // *Evolutionary Applications*. 2016. 9(10): 1205–1218.
- Karhu A., Hurme P., Karjalainen M. et al. (1996). Do molecular markers reflect patterns of differentiation in adaptive traits of conifers? // *Theoretical & Applied Genetics*. 1996. 93: 215–221.
- Keller D., Holderegger R., van Strien M.J. et al. (2015). How to make landscape genetics beneficial for conservation management? // *Conservation Genetics*. 2015. 16(3): 503–512.
- Khasa D.P., Newton C.H., Rahman M.H. et al. (2000). Isolation, characterization, and inheritance of microsatellite loci in alpine larch and western larch // *Genome*. 2000. 43(3): 439–448.
- Khatab I.A., Ishiyama H., Inomata N. et al. (2008). Phylogeography of Eurasian *Larix* species inferred from nucleotide variation in two nuclear genes // *Genes & Genetic Systems*. 2008. 83(1): 55–66. DOI: 10.1266/ggs.83.55.
- Kindt R. (2023). TreeGOER: A database with globally observed environmental ranges for 48,129 tree species. Research report. 2023. DOI: 10.1111/gcb.16914.
- Kindt R., John I., Dawson I.K. et al. (2022). Agroforestry Species Switchboard: a synthesis of information sources to support tree research and development activities. Version 3.0. CIFOR-ICRAF, Nairobi, Kenya.
- Kindt R., Graudal, L., Lillesø, J.-P.B. et al. (2023). GlobalUsefulNativeTrees, a database documenting 14,014 tree species, supports synergies between biodiversity recovery and local livelihoods in landscape restoration // *Scientific Reports*. 2023. 13(1):12640. DOI: 10.1038/s41598-023-39552-1.
- Kirilenko A.P. (2007). Climate change impacts on forestry // *PNAS*. 2007. 104(50): 19697–19702.
- Kleinschmit J. (2002). Konsequenzen aus Birkenzüchtung für die forstliche Praxis // *Forst und Holz*. 2002. 57(15/16): 470–475.
- Koivuranta L., Leinonen K., Pulkkinen P. (2008). Marketing of forest reproductive material: the use of microsatellites for identification of registered tree clones in Finland // *Metlan työraportteja*. Working Papers of the Finnish Forest Research Institute. 2008. 19 p.
- Konnert M., Fady B., Gömöry D. et al. (2015). Use and transfer of forest reproductive material in Europe in the context of climate change. European Forest Genetic Resources Programme (EUFORGEN). Rome, Italy, 2015. 75 p.
- Korchagin O.M., Mashkina O.S., Tregubov O.V. (2019). Field trials of micropropagated clones of triploid white and grey poplars // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. International Jubilee Scientific and Practical Conference «Innovative Directions of Development of the Forestry Complex» (FORESTRY-2018). 2019. 226:012007.

- Koskela J., Buck A., Teissier du Cros E. (2007). Climate change and forest genetic diversity. European Forest Genetic Resources Program. Rome: Biodiversity International, 2007. 111 p.
- Koskela J., Lefèvre F., Schueler S. et al. (2013). Translating conservation genetics into management: Pan-European minimum requirements for dynamic conservation units of forest tree genetic diversity // *Biological Conservation*. 2013. 157: 39–49.
- Koskela J., Vinceti B., Dvorak W. et al. (2014). Utilization 15 and transfer of forest genetic resources: A global review. // *Forest Ecology & Management*. 2014. 333: 22–34. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.07.017.
- Kovalchuk I., Abramov V., Pogribny I., Kovalchuk O. (2004). Molecular aspects of plant adaptation to life in the Chernobyl zone // *Plant Physiology*. 2004. 135: 357–363.
- Kovalchuk O., Burke P., Arkhipov A. et al. (2003). Genome hypermethylation in *Pinus sylvestris* of Chernobyl – a mechanism for radiation adaptation? // *Mutation Research*. 2003. 529: 13–20.
- Kremenetski C.V. (1994). Holocene history of ranges of main coniferous trees in Siberia // *Short periodical and sharp landscape and climatic fluctuations during last 15000 years*. 1994. P. 160–210.
- Krutovskii K.V. & Bergmann F. (1995). Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L) Karst, and Siberian, *Picea obovata* Ledeb, spruce species studied by isozyme loci // *Heredity*. 1995. 74: 464–480. DOI: 10.1038/hdy.1995.67.
- Krutovsky K.V. & Neale D.B. (2005). Forest genomics and new molecular genetic approaches to measuring and conserving adaptive genetic diversity in forest trees // *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe* Zvolen: Arboria publishers, 2005. P. 369–390.
- Krutovskii K.V., Politov D.V., Altukhov Y.P. (1994). Study of genetic differentiation and phylogeny of stone pine species using isozyme loci // *Proceedings – International workshop on subalpine stone pines and their environment: The status of our knowledge*. General Technical Report INT-GTR-309. 1994. P. 19–30.
- Krutovskii K.V., Politov D.V., Altukhov Y.P. (1995). Isozyme study of population genetic structure, mating system and phylogenetic relationships of the five stone pine species (subsection *Cembrae*, section *Strobi*, subgenus *Strobus*) // *Population genetics and genetic conservation of forest trees*. Papers presented at an international symposium organized by IUFRO, held 24–28 August 1992 at Carcans-Maubuisson, France. 1995. P. 279–304.
- Krutovsky K.V., Burczyk J., Chybicki I. et al. (2012). Gene flow, spatial structure, local adaptation and assisted migration in trees // *Genomics of Tree Crops*. Springer Science, New York, NY, 2012. P. 71–116. DOI: 10.1007/978-1-4614-0920-5_4.
- Krutovsky K.V., Tretyakova I.N., Oreshkova N.V., Pak M.E., Kvitko O.V., Vaganov E.A. (2014). Somaclonal variation of haploid in vitro tissue culture obtained from Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) megagametophytes for whole genome *de novo* sequencing // *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2014. 50(5): 655–664.
- Krutovsky K.V., Romashkina I.V., Razdaivodin A.N., Radin A.I., Romashkin D.Y. (2016). Study of genetic mutations and fluctuating asymmetry in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Silver birch (*Betula pendula* Roth) populations growing under the chronic radioactive contamination // *Factors of plant and microorganism resistance in extremal nature conditions and technogenic environment*. Proceedings of the All-Russian Conference with International Participation and School for Young Scientists (Irkutsk, September 12–15, 2016). Irkutsk, 2016. P. 254–255.

- Krutovsky K.V., Putintseva Y.A., Oreshkova N.V., Bondar E.I., Sharov V.V., Kuzmin D.A. (2019). Postgenomic technologies in practical forestry: development of genome-wide markers for timber origin identification and other applications // Forest Engineering Journal. 2019. 9(1): 9–16. DOI: 10.12737/article_5c92016b64af27.15390296.
- Kuchma O. & Finkeldey R. (2011). Evidence for selection in response to radiation exposure: *Pinus sylvestris* in the Chernobyl exclusion zone // Environmental Pollution. 2011. 159: 1606–1612.
- Kuchma O., Vornam B., Finkeldey R. (2011). Mutation rates in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the Chernobyl exclusion zone evaluated with amplified fragment length polymorphisms (AFLPs) and microsatellites markers // Mutation Research. 2011. 725(1–2): 29–35.
- Kumar P.S. & Mathur V.L. (2004). Chromosomal instability in callus culture of *Pisum sativum* // Plant Cell Tissue Organ Culture. 2004. 78: 267–271.
- Kuzmin D.A., Feranchuk S.I., Sharov V.V., Cybin A.N., Makolov S.V., Putintseva Y.A., Oreshkova N.V., Krutovsky K.V. (2019). Stepwise large genome assembly approach: A case of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) // BMC Bioinformatics. 2019. 20(1):37. DOI: 10.1186/s12859-018-2570-y.
- Larionova A.Ya., Semerikova S.A., Ekart A.K., Kravchenko A.N., Semerikov V.L., Polezhaeva M.A. (2024). Genetic diversity, structure, and differentiation of *Picea abies*–*Picea obovata*–*Picea koraiensis* species complex according to data of chloroplast DNA microsatellite analysis // Russian Journal Genetics. 2024. 60(11): 1485–1495. DOI: 10.1134/S1022795424701047.
- Larkin P.J. & Scowcroft W.R. (1981). Somaclonal variation – a novel source of variability from cell cultures for plant improvement // Theoretical & Applied Genetics. 1981. 60: 197–214.
- Lascoux M., Palme A.E., Cheddadi R., Latta R.G. (2004). Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs // Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences. 2004. 359(1442): 197–207. DOI: 10.1098/rstb.2003.1390.
- Lebedev V.G., Lebedeva T.N., Chernodubov A.I., Shestibratov K.A. (2020). Genomic selection for forest tree improvement: methods, achievements and perspectives // Forests. 2020. 11(11):1190. DOI: 10.3390/f11111190.
- Ledig F.T. (1992). Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems // Oikos. 1992. 63: 87–113.
- Lefèvre F., Koskela J., Hubert J. et al. (2013). Dynamic conservation of forest genetic resources in 33 European countries // Conservation Biology. 2013. 27(2): 373–384.
- Lefèvre F., Alia R., Bakkebo Fjellstad K. et al. (2020). Dynamic conservation and utilization of forest tree genetic resources: indicators for *in situ* and *ex situ* genetic conservation and forest reproductive material. EUFORGEN. EFI, 2020. 33 p.
- Leigh D.M., Hendry A.P., Vázquez-Domínguez E., Friesen V.L. (2019). Estimated six per cent loss of genetic variation in wild populations since the industrial revolution // Evolutionary Applications. 2019. 12: 1505–1512.
- Leitch I.J., Johnston E., Pellicer J., Hidalgo O., Bennett M.D. (2019). Gymnosperm DNA C-values database, release 7.1, April 2019. <https://cvalues.science.kew.org>.
- Leontiev L.L. & Nikolaeva M.A. (2009). Studying of properties of wood of the pine in geographical cultures in North-West of Russia // Forests as a renewable source of vital values for changing world: laws plenary meeting and conference, 15–21 June 2009, SPb. – Moscow, Russia. SPb., 2009. P. 74.

- Lepais O., Leger V., Gerber S. (2006). High through-put microsatellite genotyping in oak species. // *Silvae Genetica*. 2006. 55(4–5): 238–240.
- Leroy T., Rougemont Q., Dupouey J.L. et al. (2020). Massive postglacial gene flow between European white oaks uncovered genes underlying species barriers // *New Phytologist*. 2020. 226(4): 1183–1197. DOI: 10.1111/nph.16039.
- Leskinen P., Lindner M., Verkerk P.J. et al. (2020). Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us. European Forest Institute, 2020.140 p.
- Letsiou S., Madesis P., Vasdekis E. et al. (2023). DNA Barcoding as a Plant Identification Method. Preprints. 2023. 2023120536. DOI: 10.20944/preprints202312.0536.v1.
- Li W., Liu J., Zhang H. et al. (2022). Plant pan-genomics: recent advances, new challenges, and roads ahead // *Genetics & Genomics*. 2022. 49: 833–846.
- Liewlaksaneeyanawin C., Ritland C.E., El-Kassaby Y.A., Ritland K. (2004). Single-copy, species-transferable microsatellite markers developed from loblolly pine ESTs // *Theoretical & Applied Genetics*. 2004. 109: 361–369.
- Lima J.S., Ballesteros-Mejia L., Lima-Ribeiro M.S., Collevatti R.G. (2017). Climatic changes can drive the loss of genetic diversity in a Neotropical savanna tree species // *Global Change Biology*. 2017. 23(11): 4639–4650.
- Liston A., Gernandt D.S., Vining T.F., Campbell C.S., Piñero D. (2003). Molecular phylogeny of Pinaceae and Pinus // *Proceedings of the International Conifer Conference*. Acta Hort. Brugge: International Society for Horticultural Science, 2003. 615: 107–114.
- Low M.C., Schmitz N., Boeschoten L.E. et al. (2022). Tracing the world's timber: the status of scientific verification technologies for species and origin identification // *IAWA Journal*. 2022. 44(1): 63–84. DOI: 10.1163/22941932-bja10097.
- Lu M., Krutovsky K.V., Nelson C.D. et al. (2017). Association genetics of growth and adaptive traits in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) using whole exome-discovered polymorphisms // *Tree Genetics & Genomes*. 2017. 13(3):57. DOI: 10.1007/s11295-017-1140-1.
- Lu M., Seeve C.M., Loopstra C.A., Krutovsky K.V. (2018). Exploring the genetic basis of gene transcript abundance and metabolite levels in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) using association mapping and network construction // *BMC Genetics*. 2018. 19:100. DOI: 10.1186/s12863-018-0687-7.
- Lu M., Loopstra C.A., Krutovsky K.V. (2019). Detecting the genetic basis of local adaptation in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) using whole exome-wide genotyping and an integrative landscape genomics analysis approach // *Ecology & Evolution*. 2019. 9(12): 6798–6809. DOI: 10.1002/ece3.5225.
- Makarieva A.M., Nefiodov A.V., Rammig A., Nobre A.D. (2023). Re-appraisal of the global climatic role of natural forests for improved climate projections and policies // *Frontiers in Forests & Global Change*. 2023. 6:1150191. DOI: 10.3389/fgc.2023.11501.
- Marjoram P., Zubair A., Nuzhdin S. (2014). Post-GWAS: where next? More samples, more SNPs or more biology? // *Heredity*. 2014. 112: 79–88. DOI: 10.1038/hdy.2013.52.
- Mattioni C., Martin M.A., Chiochini F. et al. (2017). Landscape genetics structure of European sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill): indications for conservation priorities // *Tree Genetics & Genomes*. 2017. 13(2): 1–14.
- Maunder M., Lyte B., Dransfield J., Baker W. (2001). The conservation value of botanic garden palm collections // *Biological Conservation*. 2001. 98: 259–271.

- Melnik P.G. & Karasyov N.N. (2006). Productivity of different larch types in Moscow region // Eurasian Forests – Hungarian Forests: Materials of the VI International Conference of Young Scientists. M.: MSUF, 2006. P. 83–85.
- Melnik P.G., Savosko S.V., Stepanova O.V. (2002). The results of trials of longleaf pine of different geographical origin in Kaluga region // Ecology 2002: The baton of generations: II Puschino international ecology seminar. M.: MSFU, 2002. P. 31.
- Mengoni A., Connelli C., Galardi F. et al. (2000). Genetic diversity and heavy metal tolerance in populations of *Silene paradoxa* L. (Caryophyllaceae): a random amplified polymorphic DNA analysis // Molecular Ecology. 2000. 9: 1319–1324.
- Miraldo A., Li S., Borregaard M.K., Flórez-Rodríguez A. et al. (2016). An anthropocene map of genetic diversity // Science. 2016. 353: 1532–1535.
- Mishiba K.-I., Tawada K.-I., Mii M. (2006). Ploidy distribution in the explant tissue and the calluses induced during the initial stage of internode segment culture of *Asparagus officinalis* L. // In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant. 2006. 42: 83–88.
- Moler R.V.E., Abakir A., Eleftheriou M., Johnson J.S., Krutovsky K.V., Lewis L.C., Ruzov A., Whipple A.V., Rajora O.P. (2019). Population epigenomics: advancing understanding of phenotypic plasticity, acclimation, adaptation and diseases // Population Genomics: Concepts, Approaches and Applications / Edited by Om Rajora. Springer, Cham, 2019. P. 179–260. DOI: 10.1007/13836_2018_59.
- Nantel P., Gagnon D., Nault A. (1996). Population viability analysis of American ginseng and wild leek harvested in stochastic environment // Conservation Biology. 1996. 10(2): 608–621.
- Naydenov K., Senneville S., Beaulieu J. et al. (2007). Glacial vicariance in Eurasia: Mitochondrial DNA evidence from Scots pine for a complex heritage involving genetically distinct refugia at mid-northern latitudes and in Asia Minor // BMC Evolutionary Biology. 2007. 7(1). DOI: 10.1186/1471-2148-7-233.
- Neale D.B. & Kremer A. (2011). Forest tree genomics: growing resources and applications // Nature Reviews Genetics. 2011. 12(2): 111–122.
- Neale D.B. & Wheeler N.C. (2019). The conifers // The conifers: genomes, variation and evolution / Eds. D.B. Neale & N.C. Wheeler. Springer: Cham, 2019. P. 1–21.
- Neophytou C., Heer K., Miles, P. et al. (2022). Genomics and adaptation in forest ecosystems // Tree Genetics & Genomes. 2022. 18(2): 1–7.
- Nikolaeva M.A., Faizulin D.Kh., Potokin A.Ph., Jamaleev O.A. (2014). Comparative evaluation of preservation and growth of spruce climatotypes based on long-term provenance trials in Russia // Folia Forestalia Polonica, Series A. 2014. 56(1): 56–67.
- Nithaniyal S., Newmaster S.G., Ragupathy S. et al. (2014). DNA barcode authentication of wood samples of threatened and commercial timber trees within the tropical dry evergreen forest of India // Plos One. 2014. 9(9):e107669. DOI: 10.1371/journal.pone.0107669.
- Nontaswatsri C., Fukai S. (2005). Regenerative callus of *Dianthus* ‘Telstar Scarlet’ showing mixoploidy produce diploid plants // Plant Cell Tissue Organ Culture. 2005. 83: 351–355.
- Novikova S.V., Sharov V.V., Oreshkova N.V., Simonov E.P., Krutovsky K.V. (2023a). Genetic adaptation of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) to high altitudes // International Journal of Molecular Sciences. 2023. 24(5):4530. DOI: 10.3390/ijms24054530.

- Novikova S.V., Oreshkova N.V., Sharov V.V., Zhirnova D.F., Belokopytova L.V., Babushkina E.A., Krutovsky K.V. (2023b). Study of the genetic adaptation mechanisms of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) regarding climatic stresses based on dendrogenomic analysis // Forests. 2023. 14(12):2358. DOI: 10.3390/f14122358.
- Nystedt B., Street N.R., Wetterbom A. et al. (2013). The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution // Nature. 2013. 497(7451): 579–584. DOI: 10.1038/nature12211.
- Ogden R. & Linacre A. (2015). Wildlife forensic science: a review of genetic geographic origin assignment // Forensic Science International: Genetics. 2015. 18: 152–159. DOI: 10.1016/j.fsigen.2015.02.008.
- Oluwajuwon T., Attafuah R., Offiah C., Krabel D. (2022). Genetic Variation in Tropical Tree Species and Plantations: A Review // Open Journal of Forestry. 2022. 12(3): 350–366. DOI: 10.4236/ojf.2022.123019.
- Oreshkova N.V., Larionova A.Y., Milyutin L.I., Abaimov A.P. (2006). Genetic diversity, structure and differentiation of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) populations from Central Evenkia and Eastern Zabaikalje // Eurasian Journal of Forest Research. 2006. 9(1): 1–8.
- Oreshkova N.V., Putintseva Yu.A., Kuzmin D.A., Sharov V.V., Biryukov V.V., Makolov S.V., Deych K.O., Ibe A.A., Shilkina E.A., Krutovsky K.V. (2015). The whole *de novo* genome sequencing and assembly of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) and Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour.) // The 3rd International Conference “Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics and Biotechnology” PlantGen 2015. Novosibirsk, 2015. P. 37.
- Oreshkova N.V., Bondar E.I., Sharov V.V., Dhungana S.P., Gailing O., Krutovsky K.V. (2023). Population genetic variation of microsatellite markers developed for Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) and European silver fir (*A. alba* Mill.) using whole genome sequencing data // Plant Genetic Resources. 2023. 21(2): 149–158. DOI: 10.1017/S1479262123000552.
- Ortego J., Bonal R.L., Munoz A. (2010). Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: The case of the Mediterranean Holm Oak (*Quercus ilex* L.) // Heredity. 2010. 101: 717–726.
- Palme A.E., Su Q., Palsson S., Lascoux M. (2004). Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana* // Molecular Ecology. 2004. 13(1): 167–178. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2003.02034.x.
- Palstra F.P. & Fraser D.J. (2012). Effective/census population size ratio estimation: a compendium and appraisal // Ecology & Evolution. 2012. 2: 2357–2365.
- Palstra F.P. & Ruzzante D.E. (2008). Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? // Molecular Ecology. 2008. 17: 3428–3447.
- Pannell J.R. & Barrett S.C.H. (2001). Effects of population size and metapopulation dynamics on a mating-system polymorphism // Theoretical Population Biology. 2001. 59(2): 145–155.
- Pâques L.E. et al. (2013). Forest tree breeding in Europe. Current State-of-the-Art and Perspectives. 2013.
- Parent G.J., Méndez-Espinoza C., Giguère I. et al. (2020). Hydroxyacetophenone defenses in white spruce against spruce budworm // Evolutionary Applications. 2020. 13(1): 62–75.

- Paule L. (1982). Výškovy a hrúbkový rast proveniencií smreka na provenienčnej pokysnej ploche Kováč-va // Akta Fakultatis forestalis. Zvolen-Czechoslovakia, 1982. XXIV. P. 53–68.
- Pautasso M. (2009). Geographical genetics and the conservation of forest trees // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2009. 11(3): 157–189.
- Pedlar J.H., McKenney D.W., Aubin I. et al. (2012). Placing forestry in the assisted migration debate // BioScience. 2012. 62(9): 835–842. DOI: 10.1525/bio.2012.62.9.10.
- Pekkinen M., Varvio S., Kulju K.K.M. et al. (2005). Linkage map of birch, *Betula pendula* Roth, based on microsatellites and amplified fragment length polymorphisms // Genome. 2005. 48: 619–625.
- Pereira L., Martins-Lopes P., Batista C. et al. (2012). Molecular markers for assessing must varietal origin // Food Analytical Methods. 2012. 5: 1252–1259.
- Petrova E.A., Zhuk E.A., Popov A.G., Bondar A.A., Belokon M.M., Goroshkevich S.N., Vasilyeva G.V. (2018). Asymmetric introgression between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* in the Aldan Plateau (Eastern Siberia) // Silvae Genetica. 2018. 67(1): 66–71 DOI: 10.2478/sg-2018-0009.
- Petrova G., Mukhametshina A., Musin H., Gafiyatov R. (2021). Analysis of the Aspen Growth (*Populus tremula* L.) Obtained by *in vitro* in the Republic of Tatarstan // BIO Web of Conferences. 2021. 37:00148. DOI: 10.1051/bioconf/20213700148.
- Pfeiffer A., Oliveri A.M., Morgante M. (1997). Identification and characterization of microsatellites in Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) // Genome. 1997. 40: 411–419.
- Pinsky M.L. & Palumbi S.R. (2014). Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations // Molecular Ecology. 2014. 23: 29–39.
- Plant invasion research in Russia: basic projects and scientific fields / Yu.K. Vinogradova, V.K. Tokhtar, A.A. Notov, S.R. Mayorov, E.S. Danilova // Plants. 2021. 10(7):1477. DOI: 10.3390/plants10071477.
- Ploetz R.C. (2015). Management of Fusarium wilt of banana: a review with special reference to tropical race // Crop Protection. 2015. 4(73): 7–15.
- Plomion C., Bastien C., Bogeat-Triboulot M.B. et al. (2016). Forest tree genomics: 10 achievements from the past 10 years and future prospects // Annals of Forest Science. 2016. 73(1): 77–103.
- Plomion C., Aury J.M., Amselem J. et al. (2018). Oak genome reveals facets of long lifespan // Nature Plants. 2018. 4: 440–452. DOI: 10.1038/s41477-018-0172-3.
- Polezhaeva M.A., Lascoux M., Semerikov V.L. (2010). Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia // Molecular Ecology. 2010. 19(6): 1239–1252. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04552.x.
- Politov D.V. & Krutovsky K.V. (2004). Phylogenetics, genogeography and hybridization of 5-needle pines in Russia and neighboring countries // Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability and pest resistance; 2001 July 23–27; Medford, OR, USA. IUFRO Working Party 2.02.15. Proceedings RMRS-P-32. 2004. P. 85–97.
- Politov D.V., Belokon M.M., Maluchenko O.P., Belokon Y.S., Molozhnikov V.N., Mejnartowicz L.E., Krutovskii K.V. (1999). Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel // Forest Genetics. 1999. 6(1): 41–48.

- Politov D.V., Belokon Y.S., Shatokhina A.V., Belokon M.M., Khanov N.A., Mudrik E.A., Polyakova T.A., Azarova A.B., Shestibratov K.A. (2017). Molecular identification and karyological analysis of a rampant aspen *Populus tremula* L. (Salicaceae) clone // International Journal of Plant Genomics. 2017. 2: 1–8. DOI: 10.1155/2017/5636314.
- Porth I. & El-Kassaby Y.A. (2014). Assessment of the genetic diversity in forest tree populations using molecular markers // Diversity. 2014. 6(2): 283–295. DOI: 10.3390/d6020283.
- Potenko V.V. (2003). Allozyme variation and phylogenetic relationships in two-needle pines of the Russian Far East // Forest Genetics. 2003. 10(2): 141–151.
- Potenko V.V. (2007). Relationships among spruces (*Picea* A. Dietr., Pinaceae) of the Russian Far East // Plant Systematics & Evolution. 2007. 268(1–4): 1–13.
- Potenko V.V. & Knysh Y.D. (2003). Genetic variation of Yeddo spruce populations in Russia // Forest Genetics. 2003. 10(1): 55–64.
- Potokina E.K., Kiseleva A.A., Nikolaeva M.A., Ivanov S.A., Ulianich P.S., Potokin A.F. (2015). Analysis of the polymorphism of organelle DNA to elucidate the phylogeography of norway spruce in the East European Plain // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2015. 5(4): 430–439. DOI: 10.1134/S2079059715040176.
- Potter K.M. & Riitters K. (2021). A national multi-scale assessment of regeneration deficit as an indicator of potential risk of forest genetic variation loss // Forests. 2021. 13(1): 19.
- Powell W.A., Newhouse A.E., Coffey V. (2019). Developing Blight-Tolerant American Chestnut Trees // Cold Spring Harb Perspect Biol. 2019. 11(7): a034587. DOI: 10.1101/cshperspect.a034587.
- Preliminary review of biotechnology in forestry, including genetic modification: Working Paper FGR/59E. Rome: Forest Resources Division FAO, 2004. 118 p.
- Price R.A., Liston A., Strauss S.H. (1998). Phylogeny and systematics of *Pinus* // Ecology and Biogeography of *Pinus*. 1998. P. 49–68.
- Prieto I., Violle C., Barre P. et. al. (2015). Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands // Nature Plants. 2015. 1:15033.
- Putintseva Yu.A., Bondar E.I., Simonov E.P., Sharov V.V., Oreshkova N.V., Kuzmin D.A., Konstantinov Yu.M., Shmakov V.N., Belkov V.I., Sadovsky M.S., Keech O., Krutovsky K.V. (2020). Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) mitochondrial genome assembled using both short and long nucleotide sequence reads is currently the largest known mitogenome // BMC Genomics. 2020. 21:654. DOI: 10.1186/s12864-020-07061-4.
- Pyhäjärvi T., Salmela M.J., Savolainen O. (2008). Colonization routes of *Pinus sylvestris* inferred from distribution of mitochondrial DNA variation // Tree Genetics & Genomes. 2008. 4: 247–254. DOI: 10.1007/s11295-007-0105-1.
- Pyhäjärvi T., Kujala S.T., Savolainen O. (2020). 275 years of forestry meets genomics in *Pinus sylvestris* // Evolutionary Applications. 2020. 13(1): 11–30.
- Raffard A., Santoul F., Cucherousset J., Blanchet S. (2019). The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: A meta-analysis // Biological Reviews. 2019. 94(2): 648–661.
- Raja R.G., Tauer C.G., Wittwer R.F., Huang Y. (1998). Regeneration methods affect genetic variation and structure in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.) // Forest Genetics. 1998. No. 5. P. 171–178.

- Rajora O.P., Rahman M.H., Buchert G.P., Dancik B.P. (2000). Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario // *Molecular Ecology*. 2000. 9: 339–348.
- Ratnam W., Rajora O.P., Finkeldey R. et al. (2014). Genetic effects of forest management practices: Global synthesis and perspectives // *Forest Ecology & Management*. 2014. 335: 52–65.
- Ratnasingham S. & Hebert P.D.N. (2007). The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>) // *Molecular Ecology Notes*. 2007. 7: 355–364. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x.
- Rehfeldt G.E., Tchebakova N.M., Parfenova Y.I., Wykoff W.R., Kuzmina N.A., Milyutin L.I. (2002). Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris* // *Global Change Biology*. 2002. 8(9): 912–929. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2002.00516.x.
- Renn S.C. & Siemens D.H. (2010). Ecological genomics – changing perspectives on Darwin’s basic concerns // *Molecular Ecology*. 2010. 19(15): 3025–3030.
- Richter F.T. (1946). New perspectives in forest tree breeding // *Science*. 1946. 100(2688).
- Rungis D., Luguza S., Baders E. et al. (2019). Comparison of genetic diversity in naturally regenerated Norway spruce stands and seed orchard progeny trials // *Forests*. 2019. 10:11.
- Ryman N., Laikre L., Hössjer O. (2019). Do estimates of contemporary effective size tell us what we want to know? // *Molecular Ecology*. 2019. 28: 1904–1918.
- Salojärvi J., Smolander O.P., Nieminen K. et al. (2017). Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // *Nature Genetics*. 2017. 49(6): 904–912. DOI: 10.1038/ng.3862.
- Salzer K., Sebastiani F., Gugerli F., Buonamici A., Vendramin G. (2009). Isolation and characterization of polymorphic nuclear microsatellite loci in *Pinus cembra* L. // *Molecular Ecology Resources*. Biology, Environmental Science. 2009.
- Savolainen O. & Kärkkäinen K. (1992). Effect of forest management on gene pools // *New Forests*. 1992. 6: 372–383.
- Savolainen O., Bokma F., Knürr T. et al. (2007). Adaptation of forest trees to climate change // *Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe*. Bioversity International. Rome, Italy, 2007. P. 19–30.
- Saylor L.C. (1972). Karyotype analysis of the genus *Pinus* – subgenus *Pinus* // *Silvae Genetica*. 1972. 21: 155–163.
- Saylor L.C. (1983). Karyotype analysis of the genus *Pinus* – subgenus *Strobus* // *Silvae Genetica*. 1983. 32(3/4): 119–124.
- Schaberg P.G., Dehayes D.H., Hawley G.J., Nijensohn S.E. (2008). Anthropogenic alterations of genetic diversity within three populations: implications for forest ecosystem resilience // *Forest Ecology & Management*. 2008. 256(5): 855–862. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.06.038.
- Schenk M.F., Thienpont C.-N., Koopman W.J.M. et al. (2008). Phylogenetic relationships in *Betula* (Betulaceae) based on AFLP markers // *Tree Genetics & Genomes*. 2008. 4(4): 911–924. DOI: 10.1007/s11295-008-0162-0.
- Schröder H. & Kersten B. (2023). A small set of nuclear markers for reliable differentiation of the two closely related oak species *Quercus robur* and *Q. petraea* // *Plants*. 2023. 12(3):566. DOI: 10.3390/plants12030566.

- Schulte L., Meucci S., Stoof-Leichsenring K.R., Heitkam T., Schmidt N., von Hippel B., Andreev A.A., Diekmann B., Biskaborn B.K., Wagner B., Melles M., Pestryakova L.A., Alsos I.G., Clarke C., Krutovsky K.V., Herzschuh U. (2022). Larix species range dynamics in Siberia since the Last Glacial captured from sedimentary ancient DNA // Communications Biology. 2022. 5(1): 570. DOI: 10.1038/s42003-022-03455-0.
- Scotti I., Magni F., Paglia G.P., Morgante M. (2002). Trinucleotide microsatellites in Norway spruce (*Picea abies*): their features and the development of molecular markers // Theoretical & Applied Genetics. 2002. 106: 40–50.
- Sebastiani F., Pinzauti F., Kujala S.T. et al. (2012). Novel polymorphic nuclear microsatellite markers for *Pinus sylvestris* L. // Conservation Genetics Resources. 2012. 4: 231–234.
- Semerikov N.V. & Petrova I.V. (2023). Demographic history of Scots Pine in the Pleistocene in Northern Eurasia and the Caucasus region based on an analysis of nuclear microsatellite loci // Contemporary Problems of Ecology. 2023. 16(5): 549–563. DOI: 10.1134/S1995425523050116.
- Semerikov N.V., Petrova I.V., Sannikov S.N., Semerikova S.A., Tashev A.N., Lascoux M., Semerikov V.L. (2020). Cytoplasmic DNA variation does not support a recent contribution of *Pinus sylvestris* L. from the Caucasus to the Main Range // Tree Genetics & Genomes. 2020. 16: 59. DOI: 10.1007/s11295-020-01458-8.
- Semerikov V.L. & Lascoux M. (1999). Genetic relationship among Eurasian and American *Larix* species based on allozymes // Heredity. 1999. 83: 62–70.
- Semerikov V.L. & Lascoux M. (2003). Nuclear and cytoplasmic variation within and between Eurasian *Larix* (Pinaceae) species // American Journal of Botany. 2003. 90(8): 1113–1123. DOI: 10.3732/ajb.90.8.1113.
- Semerikov V.L. & Semerikova S.A. (2023a). Genetic variation and population history of three related fir species *Abies sachalinensis*, *A. nephrolepis* and *A. gracilis* (Pinaceae) revealed by nuclear microsatellites // Botanica Pacifica. 2023. 12(2): 145–154. DOI: 10.17581/bp.2023.12203.
- Semerikov V.L. & Semerikova S.A. (2023b). Variability of Nuclear Microsatellite Loci and Population History of the Widespread Siberian fir *Abies sibirica* and the Tien Shan Endemic Semenov's fir *A. semenovii* // Russian J. Ecology. 2023. 54: 297–306. DOI: 10.1134/S1067413623040094.
- Semerikov V.L., Semerikov L.F., Lascoux M. (1999). Intra- and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. species // Heredity. 1999. 82: 193–204.
- Semerikov V.L., Zhang H.Q., Sun M., Lascoux M. (2003). Conflicting phylogenies of *Larix* (Pinaceae) based on cytoplasmic and nuclear DNA // Molecular Phylogenetics & Evolution. 2003. 27(2): 173–184.
- Semerikov V.L., Vendramin G.G., Sebastiani F., Lascoux M. (2006). RAPD-derived, PCR-based mitochondrial markers for *Larix* species and their usefulness in phylogeny // Conservation Genetics. 2006. 7(4): 621–625.
- Semerikov V.L., Semerikova S.A., Polezhaeva M.A., Kosintsev P.A., Lascoux M. (2013). Southern montane populations did not contribute to the recolonization of West Siberian Plain by Siberian larch (*Larix sibirica*): a range-wide analysis of cytoplasmic markers // Molecular Ecology. 2013. 22(19): 4958–4971. DOI: 10.1111/mec.12433.
- Semerikov V.L., Semerikova S.A., Putintseva Y.A., Tarakanov V.V., Tikhonova I.V., Vidyakin A.I., Oreshkova N.V., Krutovsky K.V. (2018). Colonization history of Scots pine in Eastern Europe and North Asia based on mitochondrial DNA variation // Tree Genetics & Genomes. 2018. 14(8) 1–7. DOI: 10.1007/s11295-017-1222-0.

- Semerikov V.L., Semerikova S.A., Putintseva Y.A., Oreshkova N.V., Krutovsky K.V. (2019). Mitochondrial DNA in Siberian conifers indicates multiple postglacial colonization centers // Canadian Journal of Forest Research. 2019. 49: 875–883. DOI: 10.1139/cjfr-2018-0498.
- Semerikov V.L., Semerikova S.A., Khrunyk Y.Y., Putintseva Y.A. (2022). Sequence Capture of Mitochondrial Genome with PCR-Generated Baits Provides New Insights into the Biogeography of the Genus *Abies* Mill // Plants. 2022. 11(6): 762. DOI: 10.1134/s1022795421100112.
- Semerikova S.A., Semerikov V.L., Lascoux M. (2011). Post-glacial history and introgression in *Abies* (Pinaceae) species of the Russian Far East inferred from both nuclear and cytoplasmic markers // Biogeography. 2011. 38: 326–340. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2010.02394.x.
- Semerikova S.A., Lascoux M., Semerikov V.L. (2012). Nuclear and cytoplasmic genetic diversity reveals long-term population decline in *Abies semenovii*, an endemic fir of Central Asia // Canadian Journal of Forest Research. 2012. 42(12): 2142–2152.
- Semerikova S.A., Khrunyk Y.Y., Lascoux M., Semerikov V.L. (2018). From America to Eurasia: a multigenomes history of the genus *Abies* // Molecular Phylogenetics & Evolution. 2018. 125: 14–28. DOI: 10.1016/j.ympev.2018.03.009.
- Semerikova S.A., Tashev A.N., Semerikov V.L. (2023). Genetic diversity and history of pedunculate oak *Quercus robur* L. in the east of the range // Russian J. Ecology. 2023. 54(5): 423–438. DOI: 10.1134/S1067413623050089.
- Semerikova S.A., Aliev Kh. U., Semerikov V.L. (2024). Differentiation and taxonomic identification of roburoid oaks in the Caucasian and Crimean regions using nuclear microsatellite markers // Russ. J. Genetics. 2024. 60(8): 1022–1039. DOI: 10.1134/S1022795424700492.
- Serra-Varela M.J., Alía R., Daniels R.R. et al. (2017). Assessing vulnerability of two Mediterranean conifers to support genetic conservation management in the face of climate change // Diversity & Distributions. 2017. 23(5): 507–516.
- Shafe, A.B., Wol, J.B., Alve, P.C. et al. (2015). Genomics and the challenging translation into conservation practice // Trends in Ecology & Evolution. 2015. 30(2): 78–87.
- Sheller M., Tóth E.G., Ciocîrlan E., Mikhaylov P., Kulakov S., Kulakova N., Melnichenko N., Ibe A., Sukhikh T., Curtu A.L. (2023a). Genetic diversity and population structure of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Middle Siberia // Forests. 2023. 14(1):119. DOI: 10.3390/f14010119.
- Sheller M., Tóth E.G., Ciocîrlan E., Mikhaylov P., Tatarintsev A., Kulakov S., Kulakova N., Melnichenko N., Ibe A., Sukhikh T., Curtu A.L. (2023b). Genetic legacy of southern Middle Siberian mountain and foothill populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.): Diversity and differentiation // Frontiers in Forests & Global Change. 2023. 6. DOI: 10.3389/ffgc.2023.1152850.
- Sheng J., Gao X., Zhang Z. (2023). Sustainability of Forest Development in China from the Perspective of the Illegal Logging Trade // Sustainability. 2023. 15:12250. DOI: 10.3390/su151612250.
- Shestratov K.A., Lebedev V.G., Miroshnikov A.I. (2008). Forest biotechnology: methods, technologies, and perspectives // Biotechnology in Russia. 2008. 5: 1–34.
- Shestratov K.A., Baranov O.Yu., Mescherova E.N., Kiryanov P.S., Pantelev S.V., Mozharovskaya L.V., Krutovsky K.V., Padutov V.E. (2021). Structure and phylogeny of the curly birch chloroplast genome // Frontiers in Genetics. 2021. 12:625764. DOI: 10.3389/fgene.2021.625764.

- Shurkhal A., Podogas A., Zhivotovsky L. (1992). Allozyme differentiation in the genus *Pinus* // *Silvae Genetica*. 1992. 41(2): 105–109.
- Shuvaev D.N. & Ibe A.A. (2021). Genetic structure and postglacial recolonization of *Pinus sibirica* Du Tour in the West Siberian Plain, inferred from nuclear microsatellite markers // *Silvae Genetica*. 2021. 70(1): 99–107. DOI: 10.2478/sg-2021-0008.
- Shuvaev D.N., Semerikov V.L., Kuznetsova G.V., Putintseva Y.A. (2023). Late Quaternary history of Siberian stone pine as revealed by genetic and paleoecological data // *Tree Genetics & Genomes*. 2023. 19:16. DOI: 10.1007/s11295-023-01592-z.
- Simonin K.A. & Roddy A.B. (2018). Genome downsizing, physiological novelty, and the global dominance of flowering plants // *Plos Biology*. 2018. 16(1):e2003706.
- Slavov G.T., DiFazio S.P., Martin J. et al. (2012). Genome resequencing reveals multiscale geographic structure and extensive linkage disequilibrium in the forest tree *Populus trichocarpa* // *New Phytologist*. 2012. 196: 713–725. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04258.x.
- Slomka A., Sutkowska A., Szczepaniak M. et al. (2011). Increased genetic diversity of *Viola tricolor* L. in metal-polluted environments // *Chemosphere*. 2011. 83: 435–442.
- Smulders M.J.M., Van T Westende W.P.C., Diway B. et al. (2008). Development of microsatellite markers in *Gonystylus bancanus* (Ramin) useful for tracing and tracking of wood of this protected species // *Molecular Ecology Resources*. 2008. 8: 168–171. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2007.01914.x.
- Soranzo N., Provan J., Powell W. (1998). Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* L. // *Molecular Ecology*. 1998. 7: 1260–1261.
- Spielman D., Brook B.W., Frankham R. (2004). Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2004. 101(42): 15261–15264.
- Steiner K.C., Westbrook J.W., Hebard F.V. et al. (2017). Rescue of American chestnut with extraspecific genes following its destruction by a naturalized pathogen // *New Forests*. 2017. 48: 317–336. DOI: 10.1007/s11056-016-9561-5.
- Strauss S.H., Slavov G.T., DiFazio S.P. (2022). Gene-editing for production traits in forest trees: challenges to integration and gene target identification // *Forests*. 2022. 13(11):1887. DOI: 10.3390/f13111887.
- Sullivan A.R., Eldjell Y., Schiffthaler B. et al. (2020). The mitogenome of Norway Spruce and a reappraisal of mitochondrial recombination in plants // *Genome Biology & Evolution*. 2020. 12(1): 3586–3598. DOI: 10.1093/gbe/evz263.
- Tarasov P., Williams J.W., Andreev A., Nakagawa T., Bezrukova E., Herzschuh U. (2007). Satellite- and pollen-based quantitative woody cover reconstructions for northern Asia: verification and application to late-Quaternary pollen data // *Earth & Planetary Science Letters*. 2007. 264: 284–298. DOI: 10.1016/j.epsl.2007.10.007.
- Tchebakova N.M., Rehfeldt G.E., Parfenova E.I. (2005). Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and Ledeb. and *Pinus sylvestris* and their climatops in Siberia // *Mitigation & Adaptation Strategies for Global Change*. 2005. 11(4): 861–882. DOI: 10.1007/s11027-005-9019-0.
- The mosaic-cycle concept of ecosystem // *Ecological studies. Analysis & Synthesis*. 1991. Vol. 85. 168 p.
- The State of the World's Forest Genetic Resources. Commission on genetic resources for food and agriculture. Food and agriculture organization of the United Nations Rome, 2014. 304 p. URL <http://www.fao.org/3/a-i3825e.pdf>

- Theissingner K., Fernandes C, Formenti G. et al. (2023). How genomics can help biodiversity conservation // Trends in Genetics. 2023. 39(7): 545–559. DOI: 10.1016/j.tig.2023.01.005.
- Tikhomirova T.S., Krutovsky K.V., Shestibratov K.A. (2023). Molecular traits for adaptation to drought and salt stress in birch, oak and poplar species. // Forests. 2023. 14(1):7. DOI: 10.3390/f14010007.
- Tollefsrud M.M., Latałowa M., van der Knaap W.O. et al. (2015). Late Quaternary history of North Eurasian Norway spruce (*Picea abies*) and Siberian spruce (*Picea obovata*) inferred from macrofossils, pollen and cytoplasmic DNA variation // Biogeography. 2015. 42(8): 1431–1442. DOI: 10.1111/jbi.12484.
- Transforming our world: the 2030 Agenda for Sustainable Development A/RES/70/1 UNITED NATIONS sustainabledevelopment.un.org
- Tretyakova I.N., Park M.E. (2023). Collectible cell lines of *Larix sibirica* obtained by somatic embryogenesis and their ability to regenerate // Forest. 2023. 14(9):1920. DOI: 10.3390/f14091920.
- Tsuda Y., Chen Y., Stocks M., Källman T., Sønstebo J.H., Parducci L., Semerikov V., Sperisen C., Politov D. et al. (2016). The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*Picea abies*): cryptic refugia as stepping stones to the west? // Molecular Ecology. 2016. 25(12): 2773–2789. DOI: 10.1111/mec.13654.
- Tuskan G.A., Difazio S., Jansson S. et al. (2006). The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray) // Science. 2006. 313(5793): 1596–1604.
- Tzfira T., Vinocur B., Altman A. et al. (1998). rol-Transgenic *Populus tremula*: root development, root-borne bud regeneration and *in vitro* propagation efficiency // Trees. 1998. 12: 464–471. DOI: 10.1007/PL00009729.
- Ungerer M.C., Johnson L.C., Herman M.A. (2008). Ecological genomics: understanding gene and genome function in the natural environment // Heredity. 2008. 100(2): 178–183.
- Vasilyeva G. & Goroshkevich S. (2018). Artificial crosses and hybridization frequency in five-needle pines // Dendrobiology. 2018. 80: 123–130. DOI: 10.12657/denbio.080.012.
- Vasilyeva Y., Chertov N., Nechaeva Y., Sboeva Y., Pystogova N., Boronnikova S., Kalendar R. (2021). Genetic structure, differentiation and originality of *Pinus sylvestris* L. populations in the east of the East European Plain // Forests. 2021. 12(8):999. DOI: 10.3390/f12080999.
- Vasquez-Gross H.A., Yu J.J., Figueroa B. et al. (2013). CartograTree: connecting tree genomes, phenotypes and environment // Molecular Ecology Resources. 2013. 13(3): 528–537.
- Velling V.P., Viherä-Aarnio A., Rautanen J. (2002). Züchtung und Anbau von Birke in Finland – eine Erfolgsstory? // Forst und Holz. 2002. 57(15/16) 459–465.
- Vinceti B., Loo J., Gaisberger H. et al. (2013). Conservation priorities for *Prunus africana* Defined with the aid of spatial analysis of genetic data and climatic variables // PloS one. 2013. 8(3):e59987. DOI: 10.1371/journal.pone.0059987.
- Volkova P., Shipunov A., Borisova P., Moseng R., Ivens R. (2014). In search of hybridity: the case of Karelian spruces // Silva Fennica. 2014. 48(2): 1–14.
- Volkova P.Yu., Geras'kin S.A., Horemans N. et al. (2018). Chronic radiation exposure as an ecological factor: hypermethylation and genetic differentiation in irradiated Scots pine populations // Environmental Pollution. 2018. 232: 105–112.

- Vornam B., Kuchma O., Kuchma N., Arkhipov A., Finkeldey R. (2004). SSR-markers as tools to reveal mutation events in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from Chernobyl // Eurasian Journal of Forest Research. 2004. 123: 245–248.
- Wachowiak W., Salmela M.J., Ennos R.A. et al. (2011). High genetic diversity at the extreme range edge: nucleotide variation at nuclear loci in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Scotland // Heredity. 2011. 106(5): 775–787.
- Wachowiak W., Żukowska W.B., Perry A. et al. (2022). Phylogeography of Scots pine in Europe and Asia based on mtDNA polymorphisms // Systematics & Evolution. 2022. 61. DOI: 10.1111/jse.12907.
- Wang J., Santiago E., Caballero A. (2016). Prediction and estimation of effective population size // Heredity. 2016. 117: 193–206.
- Wang Y., Huang J., Li E. et al. (2022). Phylogenomics and biogeography of *Populus* based on comprehensive sampling reveal deep-level relationships and multiple intercontinental dispersals // Frontiers in Plant Science. 2022. 13. DOI: 10.3389/fpls.2022.813177.
- Waples R.S. (2002). Definition and estimation of effective population size in the conservation of endangered species / Eds. S.R. Beissinger, D.R. McCullough // Population Viability Analysis. The University of Chicago Press, Chicago & London, 2002. P. 147–168.
- Waples R.S., Do C., Chopelet J. (2011). Calculating N_e and N_e/N in age-structured populations: a hybrid Felsenstein-Hill approach // Ecology. 2011. 92: 1513–1522.
- Waples R.S., Antao T., Luikart G. (2014). Effects of overlapping generations on linkage disequilibrium estimates of effective population size // Genetics. 2014. 197(2): 769–780.
- Wegrzyn J.L., Liechty J.D., Stevens K.A. et al. (2014). Unique features of the loblolly pine (*Pinus taeda* L.) megagenome revealed through sequence annotation // Genetics. 2014. 196: 891–909.
- Wegrzyn J.L., Staton M.A., Street N.R. et al. (2019). Cyberinfrastructure to Improve Forest Health and Productivity: The Role of Tree Databases in Connecting Genomes, Phenomes, and the Environment // Frontiers in Plant Science. 2019. 10.
- Wegrzyn J.L., Falk T., Grau E. et al. (2020). Cyberinfrastructure and resources to enable an integrative approach to studying forest trees // Evolutionary Applications. 2020. 13: 228–241.
- White T., Adams W., Neale D. (2007). Forest Genetics. New York, NY: CSIRO-CABI Publishing, 2007.
- Whitham T.G., Bailey J.K., Schweitzer J.A. et al. (2006). A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems // Nature Reviews Genetics. 2006. 7: 510–523.
- Williams C.G. (2017). How meso-scale pollen dispersal and its gene flow shape gene conservation decisions // New Forests. 2017. 48(2): 217–224.
- Wright S. (1931). Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. 16: 0097–0159.
- Wu H.X. (2019). Benefits and risks of using clones in forestry – a review // Scandinavian Journal of Forest research. 2019. 34: 352–359.
- Wu J., Nyman T., Wang D.-C. et al. (2015). Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution // BMC Evolutionary Biology. 2015. 15(31). DOI: 10.1186/s12862-015-0311-7.
- Yakovlev I.A., Fossdal C.G., Johnsen O. (2010). MicroRNAs, the epigenetic memory and climatic adaptation of Norway spruce // New Phytologist. 2010. 187: 1154–1169.

- Younessi-Hamzekhanlu M. & Gailing O. (2022). Genome-Wide SNP Markers Accelerate Perennial Forest Tree Breeding Rate for Disease Resistance through Marker-Assisted and Genome-Wide Selection Selection // International Journal of Molecular Sciences. 2022. 23(20):12315. DOI: 10.3390/ijms23201231.
- Young A., Boyle T., Brown T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants // Trends in Ecology & Evolution. 1996. 11: 413–418.
- Yu T., Jia Z., Dayananda B., Guo X., Shi L., Yuan X., Gao Y. (2022). Analysis of the chloroplast genomes of four *Pinus* species in Northeast China: Insights into hybrid speciation and identification of DNA molecular markers // Forestry Research. 2022. 33: 1881–1890. DOI: 10.1007/s11676-021-01432-7.
- Zhao Y., Tian Y., Sun Y., Li Y. (2022). The development of forest genetic breeding and the application of genome selection and CRISPR/Cas9 in forest breeding // Forests. 2022. 13(12):2116. DOI: 10.3390/f13122116.
- Zhou Q., Karunaratne P., Andersson-Li L., Chen C., Opgenoorth L., Heer K., Vendramin G.G., Piotti A., Nakvasina E., Lascoux M., Milesi P. (2023). Recurrent hybridization and gene flow shaped Norway and Siberian spruce evolutionary history over multiple glacial cycles // BioRxiv. 2023. DOI: 10.1101/2023.10.04.560811.
- Zhou Q., Karunaratne P., Andersson-Li L., Chen C., Opgenoorth L., Heer K., Piotti A., Vendramin G.G., Nakvasina E., Lascoux M., Milesi P. (2024). Recurrent hybridization and gene flow shaped Norway and Siberian spruce evolutionary history over multiple glacial cycles // Molecular Ecology. 2024. 33:e17495. DOI: 10.1111/mec.17495.
- Ziegenhagen B., Liepelt S., Kuhlenkamp V., Fladung M. (2003). Molecular identification of individual oak and fir trees from material tissues of their fruits or seeds // Trees. 2003. 17: 345–350.
- Zuffa L. (1981). The production of wood for energy // Proc. XII IUFRO World Congress. Japan. 1981. Division 3. P. 404–413.

Приложение 1

Список местных (аборигенных) видов деревьев, кустарников и древесных лиан Российской Федерации

Порода	Латинское название согласно www.worldagroonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Хвойные деревья															
Пихта	<i>Abies perfoliata</i> (Trautv.) Maxim.		Пихта белокорая		+				+	+		+			+
Пихта	<i>Abies murrayana</i> (Miyabe et Kudo) Miyabe et Kudo		Пихта Майра		+				+	+		+			+
Пихта	<i>Abies nordmanniana</i> (Steud.) Spach		Пихта Нордманна		+				+	+		+			+
Пихта	<i>Abies sachalinensis</i> Fr. Schmidt		Пихта сахалинская		+				+	+		+			+
Пихта	<i>Abies sibirica</i> Ledeb		Пихта сибирская		+		+		+	+		+		+	+
Пихта	<i>Abies holophylla</i> Maxim.		Пихта цельнолистная		+							+			+
Можжевельник	<i>Juniperus foetidissima</i> Willd.		Можжевельник вонючий	2	+							+	+		
Можжевельник	<i>Juniperus excelsa</i> Bieb.		Можжевельник высокий		+				+	+		+	+		

Порода	Латинское название согласно www.worldforaonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С новыми полезными свойствами	Лесобразующие породы
Ель	<i>Picea jezoensis</i> (Siebold et Zucc.) Carrère	<i>Picea ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	Ель аянская		+				+	+		+			+
Сосна	<i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba	<i>Pinus pityusa</i> Stev.	Сосна пицундская	2	+		+					+			+
Сосна	<i>Pinus densiflora</i> Siebold et Zucc.	<i>Pinus</i> × <i>funbris</i> Kom.	Сосна густоцветковая (С. могильная)	3	+							+			+
Сосна	<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe	<i>Pinus pallasiana</i> D. Don	Сосна Палласа	1	+							+			+
Сосна	<i>Pinus sylvestris</i> L.	<i>Pinus friesiana</i> Wich.	Сосна обыкновенная		+		+		+	+		+			+
Сосна	<i>Pinus sylvestris</i> L. var. <i>cretacea</i> Kalenicz. ex Kom.		Сосна меловая	3	+							+			
Сосна	<i>Pinus sylvestris</i> L. var. <i>hamata</i> Steven	<i>Pinus kochiana</i> Klotzsch ex C. Koch	Сосна Коха		+							+			
Сосна кедровая	<i>Pinus koraiensis</i> Siebold et Zucc.		Кедр корейский (сосна кедровая корейская)		+	+	+		+			+			+
Сосна кедровая	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour		Кедр сибирский (сосна кедровая сибирская)		+	+	+		+			+			+
Тис	<i>Taxus baccata</i> L.		Тис ягодный	2	+							+			+

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Клен	<i>Acer sosnowskyi</i> Dolich.		Клён Сосновского		+		+	+							+
Клен	<i>Acer tataricum</i> L.		Клён татарский		+		+	+							+
Клен	<i>Acer tataricum</i> subsp. <i>ginnala</i> (Maxim.) Westm.	<i>Acer ginnala</i> Maxim.	Клён гиннала		+		+	+							+
Клен	<i>Acer tegmentosum</i> Maxim.		Клён зеленокорый		+		+	+							+
Клен	<i>Acer tschonoskii</i> Maxim.		Клён Чоноски		+		+	+							+
Клен	<i>Acer tschonoskii</i> subsp. <i>koreanum</i> A.E.Murray	<i>Acer komarovii</i> Pojark.	Клён Комарова		+		+	+							+
Ольха	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.		Ольха чёрная		+				+	+		+			+
Ольха	<i>Alnus glutinosa</i> subsp. <i>barbata</i> (C.A.Mey.) Valt.	<i>Alnus barbata</i> C.A. Mey.	Ольха бородачатая		+				+	+		+			+
Ольха	<i>Alnus hirsuta</i> (Spach) Rupr.	<i>Alnus sibirica</i> (Spach) Turcz. ex Kom.	Ольха волосистая		+				+	+		+			+
Ольха	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	<i>Alnus argentata</i> (Norr.) Tzvel.	Ольха серая		+				+	+		+			+
Ольха	<i>Alnus incana</i> subsp. <i>kolaensis</i> (N.I.Orlov) A.Löve et D.Löve	<i>Alnus kolaensis</i> Orlova	Ольха кольская		+				+	+		+			+

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С новыми полезными свойствами	Лесобразующие породы
Берёза	<i>Betula platyphylla</i> Sukacz.		Берёза плосколистная		+				+	+				+	
Берёза	<i>Betula psammophila</i> V.N. Vassil.		Берёза песколюбивая		+				+	+				+	
Берёза	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	<i>B. callosa</i> Noto ex Lindq., <i>B. concinna</i> Gunnarsson, <i>B. Krylovii</i> G. Kryl., <i>B. pubescens</i> nothovar. <i>kusmisscheffii</i> (Regel) Gürke, <i>B. sajanensis</i> V.N. Vassil., <i>B. subarctica</i> N.I. Orlova, <i>B. pubescens</i> var. <i>glabrata</i> Wahlenb., <i>B. pubescens</i> var. <i>pumila</i> (L.) Govaerts	Берёза пушистая		+				+	+				+	
Берёза	<i>Betula raddeana</i> Trautv.		Берёза Радде		+				+	+				+	
Берёза каменная	<i>Betula schmidtii</i> Regel		Берёза Шмидта	3					+	+				+	
Берёза	<i>Betula tianschanica</i> Rupr.	<i>Betula kotschinskii</i> Litv.	Берёза Коржинского		+				+	+				+	

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С другими полезными свойствами	Лесобразующие породы
Ясень	<i>Fraxinus chinensis</i> subsp. <i>glutinosophylla</i> (Hance) A.E.Murray	<i>Fraxinus glutinosophylla</i> Hance, <i>Fraxinus densata</i> Nakai	Ясень носолистный	+	+				+			+		+	
Ясень	<i>Fraxinus excelsior</i> L.		Ясень обыкновенный	+					+			+		+	
Ясень	<i>Fraxinus excelsior</i> subsp. <i>orientifolia</i> (Scheele) A.E.Murray	<i>Fraxinus orientifolia</i> Scheele	Ясень сумохолистный	+					+			+		+	
Ясень	<i>Fraxinus lanuginosa</i> Koidz.		Ясень шерстистый	+					+			+		+	
Ясень	<i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr.		Ясень маньчжурский	+					+			+		+	
Ясень	<i>Fraxinus ornus</i> L.		Ясень белый	+					+			+		+	
Сакаул	<i>Haloxyton persicum</i> Bunge ex Boiss. et Buthse		Сакаул белый	+						+				+	
Сакаул	<i>Haloxyton ammodendron</i> (C.A.Mey.) Bunge ex Fenzl	<i>Haloxyton arhyllum</i> (Minkl.) Ilijin	Сакаул зайсанский	+						+				+	
Орех	<i>Juglans ailanthifolia</i> Carr.		Орех айлантолистный	+					+			+		+	
Орех	<i>Juglans mandshurica</i> Maxim.		Орех маньчжурский	+					+			+		+	
Калопанакс	<i>Kalopanax septemlobus</i> (Thunb.) Koidz.		Калопанакс семилопастный	+	3									+	

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* от 23.05.2023 № 320 Минприроды России	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Осина	<i>Populus tremula</i> var. <i>sieboldii</i> (Miq.) H.Ohashi	<i>Populus sieboldii</i> Miq.	Осина Зибольда		+		+		+	+		+		+	
Тополь	<i>Populus alba</i> L.		Тополь белый		+		+		+	+		+		+	
Тополь	<i>Populus amurensis</i> Kom.		Тополь амурский		+		+		+	+		+		+	
Тополь	<i>Populus baicalensis</i> Kom.		Тополь байкальский		+		+		+	+		+		+	
Тополь	<i>Populus koreana</i> Rehd.		Тополь корейский		+		+		+	+		+		+	
Тополь	<i>Populus nigra</i> L.		Тополь черный		+		+		+	+		+		+	
Тополь	<i>Populus suaveolens</i> Fisch. ex Loudon	<i>Populus maximowiczii</i> A. Henry	Тополь душистый		+		+		+	+		+		+	
Тополь	<i>Populus x canescens</i> (Ait.) Smith		Тополь сероющий		+				+	+		+		+	
Абрикос	<i>Prunus armeniaca</i> var. <i>mandschurica</i> Maxim.	<i>Armeniaca mandshurica</i> (Maxim.) Skovtsov.	Абрикос манчжурский	3	+	+	+	+	+			+		+	
Абрикос	<i>Prunus sibirica</i> L.	<i>Armeniaca sibirica</i> (L.) Lam.	Абрикос сибирский		+	+	+	+	+			+		+	
Вишня	<i>Prunus alba</i> var. <i>koehneana</i> (Vahl) Borkh.	<i>Cerasus araxina</i> Pojark.	Вишня араксинская				+	+	+			+			

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Груша	<i>Pyrus communis</i> L.		Груша обыкновенная		+	+	+	+	+			+			+
Груша	<i>Pyrus elaeagnifolia</i> Pall.		Груша лохотлистая		+		+	+	+			+			
Груша	<i>Pyrus pyraeaster</i> (L.) Burgsd.		Груша лесная		+		+	+	+			+			+
Груша	<i>Pyrus salicifolia</i> Pall.		Груша иволжистая		+		+	+	+			+			
Груша	<i>Pyrus ussuriensis</i> Maxim. ex Rupr.		Груша уссурийская		+		+	+	+			+			+
Дуб	<i>Quercus dalechampii</i> Ten.		Дуб Далешампа		+		+	+	+			+			+
Дуб	<i>Quercus dentata</i> Thunb.		Дуб зубчатый	3	+		+	+	+			+			+
Дуб	<i>Quercus hartwissiana</i> Stev.		Дуб Гартвиса		+		+	+	+			+			+
Дуб	<i>Quercus macranthera</i> Fisch. et C.A. Mey. ex Hohen.		Дуб крупнопольниковый		+		+	+	+			+			+
Дуб	<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.		Дуб монгольский		+		+	+	+	+		+			+
Дуб	<i>Quercus mongolica</i> subsp. <i>crispula</i> (Blume) Mentsky	<i>Quercus crispula</i> Blume	Дуб курчавенький		+		+	+	+			+			+
Дуб	<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.		Дуб скальный		+		+	+	+			+			+

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Ива древовидная	<i>Salix pseudopentandra</i> (B. Floder.) B. Floder.		Ива ложнопятичлениковая						+	+				+	
Ива древовидная	<i>Salix rostrata</i> Laksch.		Ива роистая						+	+					+
Ива древовидная	<i>Salix schweinitzi</i> E. Wolf		Ива Шверина						+	+					+
Рябина	<i>Sorbus albowii</i> Zinsertl.		Рябина Альбова		+		+								
Рябина	<i>Sorbus alnifolia</i> (Siebold et Zucc.) C. Koch.		Рябина ольхолистная		+		+								
Рябина	<i>Sorbus armeniaca</i> Hedl.		Рябина армянская		+		+								
Рябина	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	<i>Sorbus amurensis</i> Koehne, <i>Sorbus kamtschatscensis</i> Kom.	Рябина обыкновенная		+	+	+	+			+			+	
Рябина	<i>Sorbus aucuparia</i> subsp. <i>sibirica</i> (Hedl.) Krylov	<i>Sorbus sibirica</i> Hedl.	Рябина сибирская		+	+	+	+			+			+	
Рябина	<i>Sorbus buschiana</i> Zinsertl.		Рябина Буша		+		+								
Рябина	<i>Sorbus caucasica</i> Zinsertl.		Рябина кавказская		+		+							+	
Рябина	<i>Sorbus colchica</i> Zinsertl.		Рябина колхидская		+		+								

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Липа	<i>Tilia dasystyla</i> subsp. <i>caucasica</i> (V.Engl.) Pigott	<i>Tilia begoniifolia</i> Stev., <i>Tilia ruprechtii</i> Borb.	Липа кавказская, бетониелистная		+			+	+		+	+		+	
Липа	<i>Tilia mandshurica</i> Rupr. et Maxim.		Липа маньчжурская		+			+	+		+	+		+	
Липа	<i>Tilia maximowicziana</i> Shirasawa		Липа Макоимова	1	+			+			+	+		+	
Вяз	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i> (Rehder) Nakai	<i>Ulmus japonica</i> (Rehd.) Sarg.	Вяз японский		+		+		+	+					
Вяз	<i>Ulmus glabra</i> Huds.		Вяз шершавый, ильм		+		+		+	+					
Вяз	<i>Ulmus laciniata</i> (Trautv.) Mayr		Вяз разрезной		+		+		+	+					
Вяз	<i>Ulmus laevis</i> Pall.		Вяз гладкий		+		+		+	+					
Вяз	<i>Ulmus macrocarpa</i> Hance		Вяз крупноплодный		+		+		+	+					
Вяз	<i>Ulmus minor</i> Mill.		Вяз малый		+		+		+	+					
Вяз	<i>Ulmus pumila</i> L.		Вяз приземистый		+		+		+	+					
Дзельква	<i>Zelkova serrata</i> (Pall.) C. Koch		Дзельква граболистная		+				+	+					
Дзельква	<i>Zelkova serrata</i> (Thunb.) Makino		Дзельква пыльчатая		+				+	+					

Хвойные кустарники												
Кедровый стланчик	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel											
Микробота	<i>Microbiota decussata</i> Kom.			2	Микробота перекрестнопарная							
Можжевельник	<i>Juniperus chinensis</i> var. <i>sargentii</i> A.Henry	<i>Juniperus sargentii</i> (A. Henry) Takeda ex Koidz.		3	Можжевельник Саргента							
Можжевельник	<i>Juniperus communis</i> L.	<i>Juniperus hemisphaerica</i> C. Presl			Можжевельник обыкновенный							
Можжевельник	<i>Juniperus communis</i> var. <i>saxatilis</i> Pall.	<i>J. oblonga</i> M. Bieb., <i>J. pugnata</i> C. Koch, <i>J. sibirica</i> Burgsd.			Можжевельник сибирский							
Можжевельник	<i>Juniperus excelsa</i> M.Bieb.	<i>Juniperus isophylla</i> C. Koch.		2	Можжевельник равнолиственный							
Можжевельник	<i>Juniperus oxcedrus</i> L.				Можжевельник красный							
Можжевельник	<i>Juniperus pseudosabina</i> Fisch. et C.A. Mey.				Можжевельник ложноказачий							
Можжевельник	<i>Juniperus rigida</i> var. <i>conferta</i> (Pall.) Patschke.	<i>Juniperus conferta</i> Parl.		3	Можжевельник прибрежный							
Можжевельник	<i>Juniperus sabina</i> L.				Можжевельник казацкий							
Можжевельник	<i>Juniperus sabina</i> var. <i>davurica</i> (Pall.) Farjon	<i>Juniperus davurica</i> Pall.			Можжевельник даурский							
Лиственные кустарники и древесные лианы												
Абелия	<i>Abelia biflora</i> Turcz.	<i>Abelia coreana</i> Nakai			Абелия корейская							
Клен	<i>Acer barbinerve</i> Maxim.				Клен бородачатый							

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С новыми полезными свойствами	Лесобразующие породы
Актинидия	<i>Actinidia arguta</i> (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq.	<i>Actinidia gratifolia</i> Diels	Актинидия острая		+	+	+		+		+				
Актинидия	<i>Actinidia kolomikta</i> (Rupr. et Maxim.) Maxim.		Актинидия коломикта		+	+	+		+		+				
Актинидия	<i>Actinidia polygama</i> (Siebold et Zucc.) Maxim.		Актинидия многодомная		+	+	+		+		+				
Алангум	<i>Alangium platanifolium</i> (Siebold et Zucc.) Harms		Алангум платанолистный	3											
Ольховник (ольха кустарниковая)	<i>Alnus alnobetula</i> subsp. <i>fruticosa</i> (Rupr.) Raus	<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar	Ольховник кустарниковый				+							+	
Ольховник (ольха кустарниковая)	<i>Alnus alnobetula</i> subsp. <i>sinuata</i> (Regel) Raus	<i>Duschekia kamtschatica</i> (Regel) Pouzar	Ольховник камчатский				+							+	
Ольховник (ольха кустарниковая)	<i>Alnus maximowiczii</i> Callier	<i>Duschekia maximowiczii</i> (Call.) Pouzar	Ольховник Максимовича				+							+	
Ирга	<i>Amelanchier ovalis</i> Medik.		Ирга овальная		1	+	+								
Виноградник	<i>Ampelopsis glandulosa</i> var. <i>brevipedunculata</i> (Maxim.) Momy.	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i> (Maxim.) Trautv.	Виноградник короткоцветоножковый		+		+								

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С другими полезными свойствами	Лесобразующие породы
Березовый ерник	<i>Betula fruticosa</i> Paill.	<i>Betula extremorientalis</i> Kuzen. et V.N. Vassil.	Берёза кустарниковая				+								+
Березовый ерник	<i>Betula humilis</i> Schrank		Берёза низкая				+								+
Березовый ерник	<i>Betula nana</i> L.	<i>Betula tundrae</i> Perfl.	Берёза карликовая				+								+
Березовый ерник	<i>Betula nana</i> subsp. <i>exilis</i> (Sukaczew) Hultén	<i>Betula exilis</i> Sukacz.	Берёза тощая				+								+
Березовый ерник	<i>Betula nana</i> subsp. <i>rotundifolia</i> (Spach) Malyschew	<i>Betula rotundifolia</i> Spach	Берёза круглолистная				+								+
Березовый ерник	<i>Betula ovalifolia</i> Rupr.	<i>Betula fusca</i> Paill. ex Georgi	Берёза овальнолистная				+								+
Джугун (кандым)	<i>Calligonum aphyllum</i> (Paill.) Gürke		Джугун (кандым) безлистный		+	+	+	+	+	+		+		+	+
Карагана	<i>Saragana arborescens</i> Lam.		Карагана древовидная		+		+		+	+					
Карагана	<i>Saragana bungei</i> Ledeb.		Карагана Бунге				+	+							
Карагана	<i>Saragana turanica</i> Peschkova		Карагана бурятская					+							

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Ладанник	<i>Cistus creticus</i> subsp. <i>erioscephalus</i> (Viv.) Greuter et Burdet	<i>Cistus tauricus</i> C. Presl	Ладанник крымский	+			+	+			+			+	
Княжик	<i>Clematis alpina</i> subsp. <i>oschotensis</i> (Pall.) Kuntze	<i>Atragene oschotensis</i> Pall.	Княжик охотский	+				+			+		+		
Ломонос	<i>Clematis flammula</i> L.		Ломонос жгучий	+				+					+		
Ломонос	<i>Clematis glauca</i> Willd.		Ломонос сизый	+				+					+		
Ломонос	<i>Clematis vitalba</i> L.		Ломонос виноградолистный	+				+					+		
Пузырник	<i>Colutea acutifolia</i> Shap.		Пузырник остролистный					+							
Пузырник	<i>Colutea arborescens</i> L.		Пузырник древоидный					+							
Пузырник	<i>Colutea cilicica</i> Boiss. et Bal.		Пузырник киликийский					+							
Пузырник	<i>Colutea orientalis</i> Mill.		Пузырник восточный					+							
Свидина	<i>Cornus alba</i> L.	<i>Swida alba</i> (L.) Opiz	Свидина белая	+											
Свидина	<i>Cornus macrophylla</i> Wall.	<i>Swida brachypoda</i> (C.A. Mey) Sojak	Свидина коротконогая	+											
Кизил	<i>Cornus mas</i> L.		Кизил мужской												
Свидина	<i>Cornus sanguinea</i> L.	<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	Свидина кроваво-красная	+											

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С другими полезными свойствами	Лесобразующие породы
Кизильник	<i>Cotoneaster multiflorus</i> Vunge		Кизильник многоцветковый				+	+							
Кизильник	<i>Cotoneaster nefedovii</i> Galushko		Кизильник Нефедова				+	+							
Кизильник	<i>Cotoneaster soczavianus</i> Pojark.		Кизильник Сочавы				+	+							
Кизильник	<i>Cotoneaster tauricus</i> Pojark.		Кизильник крымский				+	+							
Кизильник	<i>Cotoneaster tujilinae</i> Pojark. ex Peschkova		Кизильник Тюлиной				+	+							
Боярышник	<i>Crataegus × kytostyla</i> Fingert.	<i>Crataegus fallacina</i> Klokov	Боярышник обманчивый				+	+			+			+	
Боярышник	<i>Crataegus ambigua</i> С.А.Мей. ex А.К.Вебер	<i>Crataegus volgensis</i> Pojark.	Боярышник сомнительный				+	+			+			+	
Боярышник	<i>Crataegus atrofusca</i> (Steven ex K.Koch) Kassumova	<i>Crataegus atrofusca</i> (С. Koch) Kassumova	Боярышник чёрнобурый				+	+			+			+	
Боярышник	<i>Crataegus ceratocarpa</i> Kossyeh		Боярышник рогоплодный				+	+			+			+	
Боярышник	<i>Crataegus chlorocarpa</i> Lenne et C. Koch		Боярышник зеленоплодный				+	+			+			+	

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Боярышник	<i>Crataegus pseudoheterophylla</i> Rojark.		Боярышник ложно-разнолистный		+		+	+			+				+
Боярышник	<i>Crataegus rhinidophylla</i> Gand.		Боярышник веролостный		+		+	+			+				+
Боярышник	<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.		Боярышник кроваво-красный		+		+	+			+				+
Боярышник	<i>Crataegus sphaerophylla</i> Rojark.		Боярышник клинолистный		+		+	+			+				+
Боярышник	<i>Crataegus taurica</i> Rojark.		Боярышник крымский		+		+	+			+				+
Боярышник	<i>Crataegus pentagyna</i> Waldst. et Kit. ex Willd.		Боярышник пятилобовый		+		+	+			+				+
Ракитник	<i>Cyrtisus austriacus</i> L.		Ракитник австрийский				+	+							
Ракитник	<i>Cyrtisus blockianus</i> Pawl.	<i>Chamaecytisus litwinowii</i> (Vl. Krecz.) Klask.	Ракитник Литвинова				+	+							
Ракитник	<i>Cyrtisus borysthenicus</i> Gruner		Ракитник днепровский				+	+							
Ракитник	<i>Cyrtisus hirsutus</i> L.	<i>Chamaecytisus hirsutissimus</i> (C. Koch) Czer.	Ракитник волосистый				+	+							

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Волчник	<i>Daphne pontica</i> L.		Волчегодник понтийский					+					+		
Волчник	<i>Daphne pontica</i> subsp. <i>haematocarpa</i> Woronow	<i>Daphne albowiana</i> Woronow ex Pobed.	Волчегодник Альбова					+					+		
Волчник	<i>Daphne sericea</i> subsp. <i>pseudosericea</i> (Pobed.) Halda	<i>Daphne pseudosericea</i> Pobed.	Волчегодник ложношелковистый					+					+		
Волчник	<i>Daphne sophia</i> Kolen.		Волчегодник Софии	1				+					+		
Волчник	<i>Daphne taurica</i> Kotov		Волчегодник крымский					+					+		
Волчелистник	<i>Daphniphyllum macrorodum</i> Miq.	<i>Daphniphyllum humile</i> Maxim. ex Franch. et Savat.	Волчелистник низкий	2	+										
Курильский чай	<i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb.	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz	Курильский чай кустарниковый		+			+							
Курильский чай	<i>Dasiphora glabrata</i> (Willd. ex Schitdl.) Soják	<i>Pentaphylloides davurica</i> (Nestl.) Ikonn.	Курильский чай даурский		+			+							
Курильский чай	<i>Dasiphora mandshurica</i> (Maxim.) Juz.	<i>Pentaphylloides mandshurica</i> (Maxim.) Soják	Курильский чай маньчжурский		+			+							

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С новыми полезными свойствами	Лесобразующие породы
Бересклет	<i>Euonymus sachalinensis</i> (F.Schmidt) Maxim.	<i>Euonymus miniata</i> Tolm., <i>Euonymus planipes</i> (Koehne) Koehne	Бересклет сахалинский				+	+					+		
Бересклет	<i>Euonymus verticillatus</i> Scop	<i>Euonymus pauciflorus</i> Maxim., <i>Euonymus verrucosus</i> Scop.	Бересклет бородавчатый		+		+	+	+				+		
Бересклет	<i>Euonymus europaeus</i> L.	<i>Euonymus szrenkiae</i> Kluk.	Бересклет европейский		+		+	+	+				+		
Бересклет	<i>Euonymus maximowiczianus</i> (Prokh.) Vorosh.	<i>Euonymus maximowicziana</i> Prokh.	Бересклет Максимовича				+	+					+		
Бересклет	<i>Euonymus nanus</i> M.Bieb.	<i>Euonymus nana</i> Bieb.	Бересклет карликовый	1									+		
Эверсмания	<i>Evermannia subspinosus</i> (Fisch. ex DC.) B.Fedtsch.		Эверсмания почти-колючая	1											
Экзохорда	<i>Exochorda racemosa</i> subsp. serratifolia (S.Moore) F.Y.Gao et Maesen	<i>Exochorda serratifolia</i> S. Moore	Экзохорда пыльчатолетная	1	+										
Секуригея	<i>Flueggea suffruticosa</i> (Pall) Baill.	<i>Securinega suffruticosa</i> (Pallas) Rehd.	Секуригея полустариковая											+	

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С другими полезными свойствами	Лесобразующие породы
Вязель	<i>Hippocrepis emerus</i> subsp. <i>emeroides</i> (Boiss. et Spruner) Lassen	<i>Hippocrepis emeroides</i> (Boiss. et Spruner) Czern.	Вязель эмеровый		+			+							
Гортензия	<i>Hydrangea hydrangeoides</i> (Siebold et Zucc.) Bernd Schulz	<i>Schizophragma hydrangeoides</i> Siebold et Zucc.	Гортензия гортензиовидная	2									+		
Гортензия	<i>Hydrangea paniculata</i> Siebold		Гортензия метельчатая		+				+				+		
Гортензия	<i>Hydrangea petiolaris</i> Siebold et Zucc.		Гортензия черешчатая	3	+								+		
Зверобой	<i>Hypericum xylosteiifolium</i> (Spach) N. Robson		Зверобой жимолостелистный	2	+										
Падуб	<i>Ilex colchica</i> Pojark.		Падуб колхидский				+				+			+	
Падуб	<i>Ilex crenata</i> Thunb.		Падуб горлачатый				+				+			+	
Падуб	<i>Ilex rugosa</i> Fr. Schmidt		Падуб морщинистый				+				+			+	
Падуб	<i>Ilex spinigera</i> Loes.	<i>Ilex hircana</i> Pojark.	Падуб гирканский	1			+				+			+	
Падуб	<i>Ilex stenocarpa</i> Pojark.		Падуб узкоплодный				+				+			+	
Падуб	<i>Ilex sugerokii</i> Maxim.		Падуб Сугероки	3							+			+	
Жасмин	<i>Jasminum fruticans</i> L.		Жасмин кустарниковый		+		+	+							

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Жимолость	<i>Lonicera floribunda</i> Boiss. et Bultse		Жимолость цветущая				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera glehnii</i> Fr. Schmidt		Жимолость Глена				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera hispidula</i> Pall. ex Schult.		Жимолость щетилистая				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera iberica</i> Bleb.		Жимолость грузинская				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera maackii</i> (Rupr.) Herd.		Жимолость Маака				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera maximowiczii</i> (Rupr.) Regel	<i>Lonicera sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Nakai	Жимолость Максимовича				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera microphylla</i> Willd. ex Schult.		Жимолость мелколистная				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera praeflorens</i> Batal.		Жимолость раннецветущая				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera ruprechtiana</i> Regel		Жимолость Рупрехта				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera steveniana</i> Fisch. ex Pojark.		Жимолость Стевена				+	+							
Жимолость	<i>Lonicera subhispidula</i> Nakai	<i>Lonicera monantha</i> Nakai	Жимолость одноцветковая				+	+							

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Держидерево	<i>Paliurus spina-christi</i> Mill.		Держидерево колочее		+			+			+				
Девичий виноград	<i>Parthenocissus tricuspidata</i> (Siebold, et Zucc.) Planch.		Девичий виноград триостренный	2	+		+	+							
Обвойник	<i>Periploca graeca</i> L.		Обвойник греческий												
Обвойник	<i>Periploca sepium</i> Bunge		Обвойник заборный												
Чубушник	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	<i>Philadelphus saucasicus</i> Koehne	Чубушник кавказский		+										
Чубушник	<i>Philadelphus tenuifolius</i> Rupr.		Чубушник широколиственный		+										
Пузыреплодник	<i>Physocarpus amurensis</i> (Maxim.) Maxim.		Пузыреплодник амурский												
Плохоосемянник	<i>Prinsepia sinensis</i> (Oliv.) Vean		Принsepия китайская	2		+	+	+						+	
Вишня	<i>Prunus fruticosa</i> Pall.	<i>Cerasus fruticosa</i> Pall.	Вишня кустарниковая					+							
Вишня	<i>Prunus incana</i> (Pall.) Batsch	<i>Cerasus incana</i> (Pall.) Spach	Вишня серая					+							
Вишня	<i>Prunus kurilensis</i> (Miyabe) Miyabe	<i>Cerasus kurilensis</i> (Miyabe) Czer.	Вишня курильская					+							

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Жостер	<i>Rhamnus ussuriensis</i> J.J. Vassil.		Жостер уссурийский				+	+							
Жостер	<i>Rhamnus erythroxylon</i> Pall.		Жостер краснодревесный				+	+							
Рододендрон	<i>Rhododendron adamsii</i> Rehd.		Рододендрон Адамса					+							+
Рододендрон	<i>Rhododendron aureum</i> Georgi		Рододендрон золотистый		+			+							+
Рододендрон	<i>Rhododendron saucasicum</i> Pall.		Рододендрон кавказский		+			+							+
Рододендрон	<i>Rhododendron tauricum</i> L.		Рододендрон даурский		+			+							+
Рододендрон	<i>Rhododendron fauriei</i> Franch.	<i>Rhododendron brachycarpum</i> D. Don	Рододендрон Фори	3				+							+
Багульник	<i>Rhododendron hyperoleucum</i> (Kom.) Harmsaja	<i>Ledum hyperoleucum</i> Kom.	Багульник подбел								+		+		+
Рододендрон	<i>Rhododendron huroripitys</i> Pojark.		Рододендрон поддельниковый					+							+
Рододендрон	<i>Rhododendron lapponicum</i> (L.) Wahlenb.	<i>Rhododendron parvifolium</i> Adams	Рододендрон лапландский					+							+

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С новыми полезными свойствами	Лесобразующие породы
Крыжовник	<i>Ribes burejense</i> E.Schmidt	<i>Grossularia burejensis</i> (Fr. Schmidt) Berger	Крыжовник бурейский												
Смородина	<i>Ribes diacantha</i> Pall.		Смородина двуглая				+								
Смородина	<i>Ribes dikuscha</i> Fisch. ex Turcz.		Смородина дикуша			+									
Смородина	<i>Ribes fontaneum</i> Boeckern.		Смородина ключевая				+								
Смородина	<i>Ribes fragrans</i> Pall.		Смородина душистая				+								
Смородина	<i>Ribes graveolens</i> Bunge		Смородина пахучая				+								
Смородина	<i>Ribes horridum</i> Rupr. ex Maxim.		Смородина ошетиненная				+								
Смородина	<i>Ribes komarovii</i> Pojark.		Смородина Комарова				+								
Смородина	<i>Ribes latifolium</i> Jancz.		Смородина широколистная				+								
Смородина	<i>Ribes mandshuricum</i> (Maxim.) Kom.		Смородина маньчжурская				+								
Смородина	<i>Ribes maximoviczianum</i> Kom.		Смородина Максимова				+								
Смородина	<i>Ribes meyeri</i> Maxim.		Смородина Мейера				+								

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Роза (Шиповник)	<i>Rosa alberti</i> Regel		Шиповник Альберта				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa alhidaghestanica</i> Husseinov		Шиповник верхне-дageстанский				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa amblyotatis</i> С. А. Мей.		Шиповник тупошковый				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa arensii</i> Juz. et Galushko		Шиповник Аренса				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa balcarica</i> Galushko		Шиповник балкарский				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa balsamica</i> Bess.		Роза бальзамическая				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa biebersteiniana</i> Tratt.		Шиповник Биберштейна				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa boissieri</i> Cresp.		Шиповник Буассье				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa borissovae</i> Chirshan.		Шиповник Борисовой				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa brotherorum</i> Chirshan.		Шиповник Бротерусов				+	+							

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Роза (Шиповник)	<i>Rosa gorenkensis</i> Besser		Шиповник горенковский				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa hirtissima</i> Lomaz.		Шиповник щетинистоволосистый				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa iberica</i> Stev. ex Bieb.		Шиповник грузинский				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa irinae</i> Demurova		Шиповник Ирины				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa jaucifica</i> Juz.		Шиповник якутский				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa krasautensis</i> Galushko		Шиповник хасаутский				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa koreana</i> Kom.		Шиповник корейский				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa koslowskii</i> Chirshan.		Шиповник Козловского				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa kossii</i> Galushko		Шиповник Коса				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa kujmanica</i> Galitsin		Шиповник куйманский				+	+							

Порода	Латинское название согласно www.worldforaonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Роза (Шиповник)	<i>Rosa prokhanovii</i> Galushko		Шиповник Проханова				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa rubicaulis</i> Galushko		Шиповник опушенностебельный				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa pulverulenta</i> M.Bieb.		Шиповник припудренный				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa rugosa</i> M.Bieb.		Шиповник карликовый				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa rubiginosa</i> L.	<i>Rosa floribunda</i> Stev.	Шиповник ржаво-красный				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa rugosa</i> Thunb.		Шиповник морщинистый			+	+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa spinosissima</i> L.	<i>Rosa pimpinellifolia</i> L.	Шиповник колочейший				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa subcanina</i> (H.Christ) Vuk.		Шиповник почти-оббачий				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa subramifera</i> Christian.		Шиповник яблочновидный				+	+							
Роза (Шиповник)	<i>Rosa tchegemensis</i> Galushko		Шиповник чеgemский				+	+							

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Ежевика и малина	<i>Rubus catescens</i> DC.	<i>Rubusloydianus</i> Genev.	Ежевика седловатая				+	+							
Ежевика и малина	<i>Rubus caucasicus</i> Focke		Ежевика кавказская				+	+							
Ежевика и малина	<i>Rubus crataegifolius</i> Bunge		Малина боярышниковидная				+	+							
Ежевика и малина	<i>Rubus crimaureus</i> Juz.		Ежевика крымская				+	+							
Ежевика и малина	<i>Rubus hirtus</i> Waldst. et Kit.		Ежевика щетинистая				+	+							
Ежевика и малина	<i>Rubus ibericus</i> Juz.		Ежевика иберийская				+	+							
Ежевика и малина	<i>Rubus idaeus</i> subsp. <i>strigosus</i> (Miechx.) Focke	<i>Rubus komarovii</i> Nakai, <i>Rubus sibiricus</i> (Kom.) Sinkova	Малина сибирская			+	+	+							
Ежевика и малина	<i>Rubus idaeus</i> L.	<i>Rubus buschii</i> Grossh. ex Sinkova, <i>Rubus matsururanus</i> Levl. et Vaniot	Малина обыкновенная			+	+	+					+		

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С другими полезными свойствами	Лесобразующие породы
Ива	<i>Salix alexei-skvortzovi</i> A.P. Кнохт.		Ива Алексея Скворцова				+								+
Ива	<i>Salix arbuscula</i> L.		Ива деревцевидная				+								+
Ива	<i>Salix arctica</i> Pall.		Ива арктическая				+								+
Ива	<i>Salix arctica</i> subsp. <i>crassijulis</i> (Trautv.) A.K.Skvortsov	<i>Salix crassijulis</i> Trautv.	Ива толстолержковая				+								+
Ива	<i>Salix aurita</i> L.		Ива ушастая				+								+
Ива	<i>Salix bebbiana</i> Sarg.		Ива Бейба				+								+
Ива	<i>Salix berberifolia</i> Pall.		Ива барбарисолистная				+								+
Ива	<i>Salix berberifolia</i> subsp. <i>brayi</i> (Ledeb.) A.K.Skvortsov	<i>Salix brayi</i> Ledeb.	Ива Брая				+								+
Ива	<i>Salix berberifolia</i> subsp. <i>kimurana</i> (Miyabe et Tatew.) A.K.Skvortsov	<i>Salix kimurana</i> (Miyabe et Tatew.) Miyabe et Tatew.	Ива Кимуры				+								+
Ива	<i>Salix boganidensis</i> Trautv.		Ива боганидская				+								+
Ива	<i>Salix caspica</i> Pall.		Ива каспийская				+								+
Ива	<i>Salix caucasica</i> Anderss.		Ива кавказская				+								+
Ива	<i>Salix chamissonis</i> Anderss.		Ива Шамиссо				+								+

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С новыми полезными свойствами	Лесобразующие породы
Ива	<i>Salix lanata</i> L.		Ива мохнатая				+								+
Ива	<i>Salix lanata</i> subsp. <i>richardsonii</i> (Hook.) A.K.Skovtsov	<i>Salix richardsonii</i> Hook.	Ива Ричардсона				+								+
Ива	<i>Salix lapponum</i> L.		Ива лапландская				+								+
Ива	<i>Salix ledebouriana</i> Trautv.		Ива Ледбура				+								+
Ива	<i>Salix microstachya</i> Turcz. ex Trautv.		Ива мелкосержчатая				+								+
Ива	<i>Salix myabeana</i> Seemen		Ива Миябе				+								+
Ива	<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.		Ива мирзинолистная				+								+
Ива	<i>Salix myrsinites</i> L.		Ива миртовидная				+								+
Ива	<i>Salix myrtilloides</i> L.		Ива черничная				+								+
Ива	<i>Salix nakamuraana</i> Koidz.		Ива Накамуры				+								+
Ива	<i>Salix niphoclada</i> Rydb.	<i>Salix brachycarpa</i> Nutt. subsp. <i>niphoclada</i> (Rydb.) Argus	Ива снежноветочковая				+								+
Ива	<i>Salix ovalifolia</i> Trautv.		Ива овальнолистная				+								+

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С другими полезными свойствам	Лесобразующие породы
Ива	<i>Salix tschuktschorum</i> A.K. Skvorts.		Ива чукчей				+								+
Ива	<i>Salix idensis</i> Trautv. et C.A.Mey.	<i>Salix siuzewii</i> Seemen	Ива удская				+								+
Ива	<i>Salix vestita</i> Pursh		Ива нарядная				+								+
Ива	<i>Salix viminalis</i> L.		Ива прутковидная				+		+						+
Ива	<i>Salix vinogradovii</i> A. Skvorts.		Ива Виноградова				+								+
Ива	<i>Salix vorobievii</i> Karkina		Ива Воробьева				+								+
Ива	<i>Salix vulpina</i> Anders.		Ива лисья				+								+
Бузина	<i>Sambucus kamtschatica</i> E.L. Wolf	<i>Sambucus miqelii</i> (Nakai) Kom.	Бузина камчатская				+	+					+		
Бузина	<i>Sambucus nigra</i> L.		Бузина черная			+	+	+	+				+		
Бузина	<i>Sambucus racemosa</i> L.		Бузина кистевидная			+	+	+	+				+		
Бузина	<i>Sambucus sibirica</i> Nakai		Бузина сибирская			+	+	+	+				+		
Бузина	<i>Sambucus williamsii</i> Hance	<i>Sambucus manshurica</i> Kitag.	Бузина Вильямса			+	+	+					+		
Бамбук (Саза)	<i>Sasa borealis</i> (Hack.) Makino et Shibata	<i>Sasa spiculosa</i> (Fr. Schmidt) Makino	Саза северная			+									

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Удовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Спирея, или таволга	<i>Spiraea alpina</i> Pall.		Спирея альпийская		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea betulifolia</i> Pall.		Спирея берёзолистная		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea betulifolia</i> var. <i>aemiliana</i> (G.K.Schneid.) Koidz.	<i>Spiraea beaueverdiana</i> Schneid.	Спирея Бовеера		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea chamaedryfolia</i> L.	<i>Spiraea ussuriensis</i> Pojak.	Спирея дубровколистная		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea crenata</i> L.	<i>Spiraea litwinowii</i> Dobrocz.	Спирея городчатая		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea dalurica</i> (Rupr.) Maxim.		Спирея даурская		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea decumbens</i> (W.D.) Koch	<i>Spiraea flexuosa</i> Fisch. ex Cambess	Спирея извилистая		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea hypericifolia</i> L.	<i>Spiraea aquilegifolia</i> Pall.	Спирея звероболистная		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea media</i> F. Schmidt	<i>Spiraea sericea</i> Turcz.	Спирея средняя		+										
Спирея, или таволга	<i>Spiraea pubescens</i> Turcz.		Спирея пушистая		+										

Порода	Латинское название согласно www.worldforonline.org	Синонимы	Русское название	Статус по Красной книге РФ* Минприроды России от 23.05.2023 № 320	Практическое значение	Пища для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Древесные материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Ядовитые растения	С иными полезными свойствами	Лесобразующие породы
Гребенщик	<i>Tamarix tetrandra</i> Pall. ex M.Bieb.		Гребенщик четырёхтычинковый		+	+	+	+	+						+
Токсикодендрон, Ипрлика	<i>Toxicodendron orientale</i> Greene		Токсикодендрон восточный										+		
Токсикодендрон, Ипрлика	<i>Toxicodendron trichocarpum</i> (Miq.) O.Kuntze		Токсикодендрон волосистоплодный										+		
Калина	<i>Viburnum burejaeticum</i> Regel et Herd.		Калина бураинская				+	+							
Калина	<i>Viburnum edule</i> (Michx.) Rafin.		Калина съедобная				+	+							
Калина	<i>Viburnum furcatum</i> Blume ex Maxim.		Калина вильчатая				+	+							
Калина	<i>Viburnum lantana</i> L.		Калина гортвина				+	+							
Калина	<i>Viburnum mongolicum</i> (Pall.) Rehd.		Калина монгольская				+	+							
Калина	<i>Viburnum opulus</i> L.		Калина обыкновенная			+	+	+							
Калина	<i>Viburnum orientale</i> Pall.		Калина восточная				+	+							
Калина	<i>Viburnum sargentii</i> Koehne		Калина Саржента				+	+							
Калина	<i>Viburnum wrightii</i> Miq.		Калина Райта	3			+	+							

Приложение 2

Основные интродуцированные в Российской Федерации виды деревьев, кустарников и древесных лиан

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Экологические виды											
				использования	для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Производство ядов	Социальное использование		
Хвойные деревья															
Ель	<i>Picea engelmannii</i> Engelm.		Ель-Энгельмана	+				+							
Ель	<i>Picea pungens</i> Engelm.		Ель колючая	+				+							
Кедр	<i>Cedrus atlantica</i> (Endl.) G.Manetti ex Carrière		Кедр атланский	+				+						+	
Кедр	<i>Cedrus deodara</i> (Roxb. ex D.Don) G.Don		Кедр гималайский	+				+						+	
Кедр	<i>Cedrus libani</i> A.Rich.		Кедр ливанский	+				+						+	
Сосна кедровая	<i>Pinus cembra</i> L.		Кедр европейский (сосна кедровая европейская)	+	+									+	
Кипарисовик	<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (A.Murray bis) Parl.		Кипарисовик Лавсона	+										+	
Лжетсуга	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco		Лжетсуга Мензиса	+										+	
Лиственница	<i>Larix decidua</i> Mill.		Лиственница европейская	+										+	

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Экологические виды	Пиение для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Производство ядов	Социальное использование
Гледичия	<i>Gleditsia caspia</i> Desf.		Гледичия каспийская	+			+	+	+				
Гледичия	<i>Gleditsia triacanthos</i> L.		Гледичия трёхлопчатая	+			+	+	+				
Дуб	<i>Quercus variabilis</i> Blume		Дуб изменчивый	+		+		+			+		
Дуб	<i>Quercus castaneifolia</i> S.A. Mey.		Дуб каштанолистный	+		+							
Дуб	<i>Quercus ilex</i> L.		Дуб каменный	+		+		+			+		
Дуб	<i>Quercus rubra</i> L.		Дуб красный	+		+		+	+		+		
Дуб	<i>Quercus suber</i> L.		Дуб пробковый	+		+		+			+		
Земляничное дерево (земляничник)	<i>Arbutus unedo</i> L.		Земляничное дерево (земляничник)	+									
Ива древовидная	<i>Salix babylonica</i> L.		Ива вавилонская	+				+	+				
Катальпа	<i>Catalpa bignonioides</i> Walter		Катальпа бигнониевидная	+				+		+			
Катальпа	<i>Catalpa speciosa</i> (Warder ex Varney) Warder ex Engelm.		Катальпа прекрасная	+				+		+			
Клен	<i>Acer buergerianum</i> Miq.		Клен Бургера, трехлопастной	+			+						

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Экологические виды	Пиение для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Производство ядов	Социальное использование
Персик	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	<i>Persica vulgaris</i> Mill.	Персик обыкновенный	+	+	+		+					
Платан	<i>Platanus orientalis</i> L.		Платан восточный	+				+			+		
Робиния	<i>Robinia pseudacacia</i> L.		Робиния лжеакация	+			+	+					
Рябина	<i>Sorbus domestica</i> L.		Рябина домашняя	+	+	+							
Слива	<i>Prunus domestica</i> L.		Слива домашняя	+	+	+		+					
Тополь	<i>Populus balsamifera</i> L.		Тополь бальзамический	+				+	+		+		
Тополь	<i>Populus deltoides</i> Marshall		Тополь дельтовидный	+				+	+		+		
Тополь	<i>Populus laurifolia</i> Ledeb.		Тополь лавролиственный	+				+	+		+		
Тополь	<i>Populus monilifera</i> Ait.		Тополь четконосный	+				+	+		+		
Тополь	<i>Populus simonii</i> Carr.		Тополь Симона	+				+	+		+		
Тополь	<i>Populus trichocarpa</i> Torr. et A.Gray		Тополь волосистоплодный	+				+	+		+		
Тополь	<i>Populus tristis</i> Fisch.		Тополь печальный	+				+	+		+		
Тополь	<i>Populus x canadensis</i> Moench		Тополь канадский	+				+	+		+		
Тополь	<i>Populus x berolinensis</i> K. Koch		Тополь берлинский	+				+	+		+		

Порода	Латинское название согласно www.worldfloraonline.org	Синонимы	Русское название	Экологические виды	Питание для человека	Корм для животных	Корм для беспозвоночных	Материалы	Топливо	Лекарственные растения	Генетические ресурсы	Производство ядов	Социальное использование
Девичий виноград	<i>Parthenocissus inserta</i> (A.Kerner) Fritsch		Девичий виноград	+		+	+						
Девичий виноград	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.		Девичий виноград пятилисточковый	+		+	+						
Дереза	<i>Lucium chinense</i> Mill.		Дереза китайская		+	+	+			+			
Жимолость	<i>Lonicera japonica</i> Thunb.		Жимолость японская			+	+						
Ирга	<i>Amelanchier arborea</i> (F.Mitchx.) Fernald	<i>Amelanchier canadensis</i> (L.) Medik.*	Ирга канадская	+	+	+							
Ирга	<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C. Koch		Ирга колосистая	+	+	+							
Калина	<i>Viburnum tinus</i> L.		Калина лавролистная			+							
Крыжовник	<i>Ribes uva-crispa</i> L.	<i>Grossularia uva-crispa</i> (L.) Mill., <i>Grossularia reclinata</i> (L.) Mill.	Крыжовник обыкновенный		+								
Лещина	<i>Corylus maxima</i> Miller		Лещина большая		+	+							
Лох	<i>Elaeagnus commutata</i> Bernh. ex Rydb.	<i>Elaeagnus argentea</i> Pursh*	Лох серебристый	+		+	+						+

Приложение 3

Уровни межпопуляционной генетической подразделенности в популяциях древесных видов Российской Федерации по данным молекулярных маркеров

Регион	Род	Вид	Маркеры	Показатель	N_p	N_{ind}	$N_{ind\text{ср}}$	N_i	F_{ST}	Источник
Урал	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	11			13	0,021	Шигапов и др., 1997
Урал	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	84	3482	41,5	18	0,029	Янбаев, 2002
В. Европа, Сибирь	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	26	770	29,6	21	0,028	Гончаренко, Силин, 1997
В. Европа, Сибирь	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	G_{ST}	26	770	29,6	21	0,034	Гончаренко, Силин, 1997
Завуралье	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	5				0,016	Белоконь и др., 1998
Приморье	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	4			24	0,064	Potenko, 2003
В. Русской равнины	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	4	200	50	13	0,024	Филиппова и др., 2006
З. Сибирь - Тургай	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	10	500	50	13	0,024	Филиппова и др., 2006
Завуралье	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	8	400	50	13	0,013	Филиппова и др., 2006
Горный Урал	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	11	550	50	13	0,031	Филиппова и др., 2006
Горный Урал и смежные территории	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	аллозимы	F_{ST}	33	1650	50	13	0,029	Филиппова и др., 2006
Красноярский край	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	nSSR	F_{ST}	10	300	30	15	0,026	Шуваев и др., 2022
Ср. и З. Сибирь	<i>Pinus</i>	<i>sy/vestris</i>	nSSR	F_{ST}	13	772		6	0,026	Тихонова и др., 2023
Приморье	<i>Pinus</i>	<i>funebris</i>	аллозимы	F_{ST}	5			24	0,098	Potenko, 2003
Приморье	<i>Pinus</i>	<i>densiflora</i>	аллозимы	F_{ST}	3			24	0,030	Potenko, 2003
Сибирь	<i>Pinus</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	F_{ST}	9	107	11,9	20	0,040	Гончаренко, Силин, 1997
Сибирь	<i>Pinus</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	G_{ST}	9	107	11,9	20	0,042	Гончаренко, Силин, 1997

Томская обл., Алтай, З. Саян	<i>Pinus</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	F_{ST}	11				15	0,025	Политов и др., 1992; Политов, 2007
Байкальский регион	<i>Pinus</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	F_{ST}	20			22	0,044	Политов, 1998, 2007	
Д. Восток	<i>Pinus</i>	<i>koraicensis</i>	аллозимы	F_{ST}	17	889	52,3	23	0,018	Великов, Потенко, 2006	
Д. Восток	<i>Pinus</i>	<i>koraicensis</i>	аллозимы	G_{ST}	17	889	52,3	23	0,021	Великов, Потенко, 2006	
Д. Восток РФ, Китай, Корея	<i>Pinus</i>	<i>koraicensis</i>	аллозимы	F_{ST}	14			23	0,018	Белоконь, 2007; Политов, 2007	
Сахалин, Чукотка	<i>Pinus</i>	<i>pumila</i>	аллозимы	F_{ST}	5	63	12,6	22	0,043	Bolschagenko et al., 1993	
Сахалин, Чукотка, Итуруп	<i>Pinus</i>	<i>pumila</i>	аллозимы	F_{ST}	5	78	15,6	20	0,049	Гончаренко, Силин, 1997	
Сахалин, Чукотка, Итуруп	<i>Pinus</i>	<i>pumila</i>	аллозимы	G_{ST}	5	78	15,6	20	0,051	Гончаренко, Силин, 1997	
Байкальский регион	<i>Pinus</i>	<i>pumila</i>	аллозимы	F_{ST}	12			32	0,073	Малыченко и др., 1998	
Ареал в пределах РФ	<i>Pinus</i>	<i>pumila</i>	аллозимы	F_{ST}	29			28	0,080	Политов, 2007	
Приморье, Камчатка, Прибайкалье	<i>Pinus</i>	<i>pumila</i>	аллозимы	F_{ST}	3	75	25	16	0,050	Наконечная и др., 2010	
Тихоокеанский регион	<i>Pinus</i>	<i>pumila</i>	аллозимы	F_{ST}	12	1371	114,3	23	0,056	Белоконь и др., 2022	
Камчатка	<i>Picea</i>	<i>jezoensis</i> (= <i>ajajensis</i>)	аллозимы	F_{ST}	6	180	30	9	0,042	Ветрова и др., 2014	
В. Сибирь и Д. Восток	<i>Picea</i>	<i>jezoensis</i>	аллозимы	F_{ST}	5	94	18,8	25	0,030	Гончаренко, Падутов, 1999	
В. Сибирь и Д. Восток	<i>Picea</i>	<i>jezoensis</i>	аллозимы	G_{ST}	5	94	18,8	25	0,032	Гончаренко, Падутов, 1999	
В. Сибирь и Д. Восток	<i>Picea</i>	<i>jezoensis</i>	аллозимы	F_{ST}	9	282	35,3	20	0,024	Potenko, Knysh, 2003	

Регион	Род	Вид	Маркеры	Показатель	N_p	N_{ind}	$N_{ind,CP}$	N_i	F_{ST}	Источник
В. Сибирь, Д. Восток, Камчатка	<i>Picea</i>	<i>jezoensis</i> & <i>karstii</i>	аллозимы	F_{ST}	12			20	0,076	Ротенко, 2007
Ц., З. и В. Европа, Урал, Сибирь	<i>Picea</i>	<i>abies</i> & <i>obovata</i>	аллозимы	F_{ST}	10			25	0,095	Klutovskii, Bergmann, 1995
В. Европа, Урал, Сибирь	<i>Picea</i>	<i>abies</i> & <i>obovata</i>	nSSR	F_{ST}	5			4	0,122	Мудрик и др., 2010; Жулина и др., 2012
Ц., З. и В. Европа, Урал, Сибирь	<i>Picea</i>	<i>abies</i> & <i>obovata</i>	аллозимы	F_{ST}	11				0,080	Политов, Крутовский, 1998; Политов, 2007
В. Европа	<i>Picea</i>	<i>abies</i> & <i>obovata</i>	аллозимы	F_{ST}	5	281	56,5	12	0,081	Накавина и др., 2008
Ц., З. и В. Европа, Урал, Сибирь	<i>Picea</i>	<i>obovata</i>	аллозимы	F_{ST}	14	518	37	14	0,039	Янбаев, 2002; Янбаев и др., 1997
Ср. Сибирь	<i>Picea</i>	<i>obovata</i>	аллозимы	F_{ST}	13			22	0,029	Ларионова и др., 2007
З. и Ср. Сибирь	<i>Picea</i>	<i>obovata</i>	аллозимы	F_{ST}	4			25	0,052	Гончаренко, Падутов, 1999
З. и Ср. Сибирь	<i>Picea</i>	<i>obovata</i>	аллозимы	G_{ST}	4			25	0,061	Гончаренко, Падутов, 1999
Сахалин	<i>Picea</i>	<i>glehnii</i>	аллозимы	F_{ST}	3	35	11,67	25	0,029	Гончаренко, Падутов, 1999
Сахалин	<i>Picea</i>	<i>glehnii</i>	аллозимы	G_{ST}	3	35	11,67	25	0,030	Гончаренко, Падутов, 1999
З. Саян	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	F_{ST}	3			19	0,042	Ларионова, Экарт, 2005
Ср. Сибирь	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	F_{ST}	9			7	0,052	Ларионова и др., 2007
Томская обл.	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	F_{ST}	5			20	0,015	Ларионова, Экарт, 2012
Сибирь	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i>	AFLP	F_{ST}	20			117	0,140	Семерикова, Семериков, 2011
Сибирь, Д. Восток	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i> , <i>perfoliopsis</i> , <i>sachalinensis</i>	AFLP	F_{ST}	23			117	0,530	Семерикова, Семериков, 2011

Сибирь	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i> , <i>nebrolepis</i> , <i>sachalinensis</i>	мтДНК	AMOVA F_{ST}	55				11	0,275	Semerikova et al., 2011
Сибирь	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i> , <i>nebrolepis</i> , <i>sachalinensis</i>	мтДНК	AMOVA N_{ST}	38	130	48,3			0,700	Semerikova et al., 2011
Сибирь	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	AMOVA F_{ST}	38	1837	48,3	11	0,087		Semerikova et al., 2011
Сибирь	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i>	cpSSR	AMOVA R_{ST}	38	1837	48,3	2	0,081		Semerikova et al., 2011
Сибирь	<i>Abies</i>	<i>sibirica</i>	cpSSR	AMOVA G_{ST}	38	1837	48,3	2	0,045		Semerikova et al., 2011
Сахалин	<i>Abies</i>	<i>sachalinensis</i>	аллозимы	AMOVA F_{ST}	12	342	27	11	0,090		Semerikova et al., 2011
Сахалин	<i>Abies</i>	<i>sachalinensis</i>	cpSSR	AMOVA R_{ST}	12	305	27	2	0,029		Semerikova et al., 2011
Сахалин	<i>Abies</i>	<i>sachalinensis</i>	cpSSR	AMOVA G_{ST}	12	305	27	2	0,010		Semerikova et al., 2011
Сахалин	<i>Abies</i>	<i>sachalinensis</i>	AFLP	AMOVA F_{ST}	8	58	7,25	172	0,090		Semerikova et al., 2011
Сахалин	<i>Abies</i>	<i>sachalinensis</i>	мтДНК (nad4/3-4)	AMOVA N_{ST}	12	201	18,3	1	0,063		Semerikova et al., 2011
Приморье	<i>Abies</i>	<i>nebrolepis</i>	аллозимы	AMOVA F_{ST}	5	167	33,4	11	0,039		Semerikova et al., 2011
Приморье	<i>Abies</i>	<i>nebrolepis</i>	cpSSR	AMOVA R_{ST}	5	142	33,4	2	0,090		Semerikova et al., 2011
Приморье	<i>Abies</i>	<i>nebrolepis</i>	cpSSR	AMOVA G_{ST}	5	142	33,4	2	0,095		Semerikova et al., 2011
Д. Восток	<i>Abies</i>	<i>nebrolepis</i> , <i>sachalinensis</i> , <i>gracilis</i>	nSSR	F_{ST}				17			Semerikov, Semerikova, 2023
Сахалин	<i>Abies</i>	<i>sachalinensis</i>	nSSR	F_{ST}	10			17	0,094		Semerikov, Semerikova, 2023
Приморье	<i>Abies</i>	<i>nebrolepis</i>	nSSR	F_{ST}	4			17	0,028		Semerikov, Semerikova, 2023
Камчатка	<i>Abies</i>	<i>gracilis</i>	nSSR	F_{ST}	1			17			Semerikov, Semerikova, 2023
Урал	<i>Larix</i>	<i>sukaczewii</i>	аллозимы	F_{ST}	12	452	37,7	13	0,064		Янбаев, 2002

Регион	Род	Вид	Маркеры	Показатель	N_p	N_{ind}	$N_{ind,CP}$	N_i	F_{ST}	Источник
Ср. Сибирь	<i>Larix</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	F_{ST}	6			14	0,076	Ларионова и др., 2007
Сибирь	<i>Larix</i>	<i>sibirica</i>	аллозимы	F_{ST}	15			12	0,079	Semerikov et al., 1999
В. Сибирь	<i>Larix</i>	<i>gmelinii</i>	аллозимы	F_{ST}	6			11	0,021	Semerikov et al., 1999
С.-В. Азия	<i>Larix</i>	<i>spp.</i>	аллозимы	F_{ST}					0,202	Semerikov et al., 1999
Д. Восток	<i>Larix</i>	<i>spp.</i>	мтДНК	F_{ST}	54			1	0,786	Полежаева, 2010
Д. Восток	<i>Larix</i>	<i>spp.</i>	мтДНК	N_{ST}	54			1	0,823	Полежаева, 2010
Д. Восток	<i>Larix</i>	<i>spp.</i>	мтДНК	AMOVA	54			1	0,620	Полежаева, 2010
Д. Восток	<i>Larix</i>	популяции	мтДНК	AMOVA	54			1	0,200	Полежаева, 2010
Д. Восток	<i>Larix</i>	<i>spp.</i>	cpSSR	F_{ST}				1	0,144	Полежаева, 2010
Д. Восток	<i>Larix</i>	<i>spp.</i>	cpSSR	R_{ST}				1	0,432	Полежаева, 2010
Евразия, Аляска	<i>Juniperus</i>	<i>communis</i>	nSSR	F_{ST}	24	363	16	7	0,098	Хантемирова, Бессонова, 2023
Евразия, Аляска	<i>Juniperus</i>	<i>communis</i>	cpDNA	AMOVA	42			2	0,760	Нантемирова et al., 2017
Евр. Россия	<i>Quercus</i>	<i>robur</i>	RAPD	F_{ST}	4			48	0,098	Яковлев, Клейшмит, 2002
Ю. Урал	<i>Quercus</i>	<i>robur</i>	аллозимы	F_{ST}	15			5	0,097	Габитова, 2012
Ю. Урал	<i>Quercus</i>	<i>robur</i>	ISSR	F_{ST}	6			67	0,530	Габитова, 2012
Приморье	<i>Quercus</i>	<i>dentata</i>	аллозимы	F_{ST}	4			13	0,018	Rotenko et al., 2007
Приморье	<i>Quercus</i>	<i>mongolica</i>	аллозимы	F_{ST}	7			13	0,023	Rotenko et al., 2007
Приморье	<i>Quercus</i>	<i>mongolica</i> & <i>dentata</i>	аллозимы	F_{ST}	11			13	0,035	Rotenko et al., 2007
Кавказ	<i>Quercus</i>	<i>robur</i>	cpSSR, cpDNA	F_{ST}	31	415	13,4	5	0,964	Семеринова и др., 2023
Кавказ	<i>Quercus</i>	<i>petraea/pubescens</i>	cpSSR, cpDNA	F_{ST}	34	486	14,3	5	0,952	Семеринова и др., 2023

Кавказ	<i>Fagus orientalis</i>	nSSR	F_{ST}	20	200	10	7	0,287	Алиев и др., 2020
Урал	<i>Populus tremula</i>	аллозимы	F_{ST}	9	416	46,2	19	0,147	Янбаев, 2002
Урал	<i>Populus nigra</i>	аллозимы	F_{ST}	2	136	68	14	0,032	Янбаев, 2002
Урал	<i>Betula pendula</i>	аллозимы	F_{ST}	24	921	38,4	17	0,051	Янбаев, 2002
	<i>Betula pendula</i> var. <i>karelica</i>	nSSR	AMOVA	6	180	30	5	0,280	Ветчинникова и др., 2021
Урал	<i>Acer platanoides</i>	аллозимы	F_{ST}	28	959	34,3	16	0,045	Янбаев, 2002
Урал	<i>Acer negundo</i>	аллозимы	F_{ST}	4	150	37,5	6		Янбаев, 2002
СССР	<i>Tilia nasczakinii, sibirica, cordata</i>	nSSR	F_{ST}	9	214	23,8	11	0,191	Экерт и др., 2021
СССР	<i>Tilia nasczakinii, sibirica, cordata</i>	nSSR	AMOVA	9	214	23,8	11	0,201	Экерт и др., 2021
Красноярский край	<i>Tilia nasczakinii</i>	nSSR	AMOVA	2				0,061	Экерт и др., 2021
Европейская часть СССР	<i>Tilia cordata</i>	nSSR	AMOVA	6				0,061	Экерт и др., 2021

Примечания

N_p число исследованных популяций

N_{ind} число исследованных особей

$N_{ind} \cdot C_p$ число исследованных особей в среднем на выборку

N_i число исследованных локусов

F_{ST} доля межпопуляционной изменчивости в общей изменчивости [Wright, 1973]

C_{ST} доля межпопуляционной изменчивости в общей изменчивости [Nei, 1973]

R_{ST} доля межпопуляционной изменчивости в общей изменчивости с учетом размера аллелей)

N_{ST} доля межпопуляционной изменчивости в общей изменчивости с учетом родства гаплотипов

AMOVA доля межпопуляционной изменчивости в общей изменчивости (анализ молекулярной дисперсии)

nSSR ядерные микросателлиты

cpSSR хлоропластные микросателлиты

ISSR анализ межмикросателлитного полиморфизма

RAPD случайно амплифицированная полиморфная ДНК

Приложение 4

Виды деревьев и кустарников, которые в Российской Федерации включены в систему объектов сохранения *in situ* и *ex situ* Рослесхоза на 01.01.2019

Видовое название		Плюсовые деревья, шт.	Плюсовые насаждения, га	ЛСП, га			
Русское название	Латинское название			всего	в т.ч. аттестованные	из них ЛСП ПГЦ	
						всего	в т.ч. аттестованные
Всего на землях лесного фонда		3 1514	14 002,3	5 828,5	4464,7	119,0	72,2
Ель аянская	<i>Picea ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	72	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ель финская (гибридная)	<i>Picea × fennica</i> (Regel) Kom.	90	0,0	11,0	11,0	0,0	0,0
Ель европейская	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	3114	1108,7	986,2	840,5	0,0	0,0
Ель сибирская	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	777	140,2	85,8	42,8	0,0	0,0
Лиственница Г мелина	<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen.	282	0	0	0	0	0
Лиственница Г мелина + Лиственница сибирская	<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen. + <i>Larix sibirica</i> Ledeb.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Лиственница камчатская	<i>Larix kamschatica</i> (Rupr.) Carr.	45	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Лиственница ольгинская	<i>Larix olgensis</i> A. Henry	10	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Лиственница сибирская	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	2946	637,1	570,3	463,8	10,8	0
Можжевельник высокий	<i>Juniperus excelsa</i> Bieb.	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Пихта кавказская	<i>Abies nordmanniana</i> (Stev.) Spach	236	113,0	2,0	0,0	0,0	0,0
Пихта сибирская	<i>Abies sibirica</i> Ledeb	105	141,4	0,0	0,0	0,0	0,0
Пихта цельнолистная	<i>Abies holophylla</i> Maxim.	49	5,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Сосна кедровая корейская	<i>Pinus koraiensis</i> Siebold et Zucc.	905	125,0	76,2	35,0	0,0	0,0
Сосна кедровая сибирская	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	2144	553,9	298,2	182,6	0,0	0,0
Сосна крымская	<i>Pinus pallasiana</i> D. Don	126	1,8	13,5	13,5	0,0	0,0
Сосна меловая	<i>Pinus sylvestris</i> L. var. <i>cretacea</i> Kalenicz. ex Kom.	66	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Архивы клонов, га	Маточные плантации, га		ПЛУ, га				Испытательные культуры, га	Географические культуры, га	Популяционноэкологические культуры, га	Лесные генетические резерваты, га
	всего	в т.ч. аттестованные	заложено		из них заложенно улучшен. посад. материалом					
			всего	в т.ч. аттестованные	всего	в т.ч. аттестованные				
573,6	210,2	186,0	17097,3	12596,6	2830,3	1102,4	785,1	812,0	35,1	149534,3
0,0	0,0	0,0	55,5	15,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4255,4
0,6	0,0	0,0	109,2	75,7	65,7	37,3	12,5	0,0	0,0	0,0
80,3	30,8	28,0	588,4	391,8	148,0	103,1	232,2	165,7	0,0	11247,8
3,0	5,0	5,0	317,6	141,8	80,6	68,4	10,0	27,0	0,0	4994,0
0	0	0	102	50	4	0	0	8,7	0	0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,7	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	56,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2430,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
58,3	31,6	27,4	321,9	222,2	57,2	45,7	8,8	89	0	8259,5
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	18,8	8,9	0,9	0,9	0,0	0,0	0,0	1728,1
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	741,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	1,0	0,0	2482,3	2323,9	20,4	0,0	0,0	0,0	0,0	16890,4
86,1	22,2	18,2	3509,0	3342,5	78,4	43,9	40,9	10,3	0,0	4505,4
0,0	0,0	0,0	70,3	68,0	17,8	16,6	0,0	0,0	0,0	38,3
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	191,5

Видовое название		Плюсовые деревья, шт.	Плюсовые насаждения, га	ЛСП, га			
Русское название	Латинское название			всего	в т.ч. аттестованные	из них ЛСП ПГЦ	
						всего	в т.ч. аттестованные
Сосна обыкновенная	<i>Pinus sylvestris</i> L.	14939	8778,0	3150,1	2655,8	108,2	72,2
Сосна пицундская (Станкевича)	<i>Pinus pityusa</i> Stev.	43	0	0	0	0	0
Ель колючая	<i>Picea pungens</i> Engelm.	0	0,0	16,9	0,0	0,0	0,0
Кедр атласский	<i>Cedrus atlantica</i> (Endl.) G. Manetti ex Carrière	11	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Кедр гималайский	<i>Cedrus deodara</i> (Roxb. ex D. Don) G. Don	3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Кедр ливанский	<i>Cedrus libani</i> A. Rich.	4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Кипарисовик Лавсона	<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (A. Murray) Parl.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Лжетсуга Мензиса	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	63	0,1	12,6	2,6	0,0	0,0
Лиственница гибридная – Яблокова	<i>Larix sibirica</i> x <i>L. kaempferi</i> , <i>L. sibirica</i> x <i>L. decidua</i> , <i>L. decidua</i> x <i>L. kaempferi</i>	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Лиственница европейская	<i>Larix decidua</i> Mill.	160	1,2	9,4	9,4	0,0	0,0
Лиственница Кэмпфера (японская)	<i>Larix kaempferi</i> (Lamb.) Carr.	54	5,2	1,9	0,0	0,0	0,0
Лиственница польская	<i>Larix x polonica</i> Racib.	28	3,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Лиственница гибридная	<i>Larix</i> sp.	4	5,9	5,0	5,0	0,0	0,0
Лиственница виды	<i>Larix</i> spp.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Можжевельник виргинский	<i>Juniperus virginiana</i> L.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Пихта белая	<i>Abies alba</i> Mill.	44	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0
Секвоя вечнозеленая	<i>Sequoia sempervirens</i> (D. Don) Endl.	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Сосна веймутова	<i>Pinus strobus</i> L.	120	7,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Сосна желтая	<i>Pinus ponderosa</i> Douglas ex C. Lawson	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Архивы клонов, га	Маточные плантации, га		ПЛУ, га				Испытательные культуры, га	Географические культуры, га	Популяционноэкологические культуры, га	Лесные генетические резерваты, га
	всего	в т.ч. аттестованные	заложено		из них заложено улучшен. посад. материалом					
			всего	в т.ч. аттестованные	всего	в т.ч. аттестованные				
296,5	111,0	103,8	3722,8	2106,3	697,4	457,8	387,4	412,8	22,1	69240,3
0	0	0	2,5	2,5	0	0	0	0	0	23,2
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	2,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	2,1	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	10,0	10,0	10,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	2,8	1,5	1,5	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0
2,2	0,0	0,0	6,0	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,9	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	5,9	5,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	153,6
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,8	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	4,2	4,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Видовое название		Плюсовые деревья, шт.	Плюсовые насаждения, га	ЛСП, га			
Русское название	Латинское название			всего	в т.ч. аттестованные	из них ЛСП ПГЦ	
						всего	в т.ч. аттестованные
Сосна крючковатая	<i>Pinus sylvestris</i> L. var. <i>hamata</i> Steven	10	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Сосна скрученная	<i>Pinus contorta</i> Dougl. ex Loud.	13	0,0	64,0	0,0	0,0	0,0
Туя гигантская	<i>Thuja plicata</i> Donn ex D. Don	26	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Береза повислая	<i>Betula pendula</i> Roth	288	125,3	12,2	5,2	0	0
Береза карельская	<i>Betula pendula</i> var. <i>carelica</i> (Merckl.) Hamet-Ahti	21	0,0	27,2	5,3	0,0	0,0
Бук восточный	<i>Fagus orientalis</i> Lipsky	616	514,4	11,0	10,0	0,0	0,0
Бук крымский	<i>Fagus taurica</i> Popl.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Бук лесной	<i>Fagus sylvatica</i> L.	34	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Вяз гладкий	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	39	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Вяз приземистый	<i>Ulmus pumila</i> L.	41	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Дуб Гартвиса	<i>Quercus hartwissiana</i> Steven	34	17,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Дуб монгольский	<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Дуб пушистый	<i>Quercus pubescens</i> Willd.	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Дуб скальный	<i>Quercus petraea</i> L. ex Liebl.	504	334,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Дуб черешчатый	<i>Quercus robur</i> L.	2622	1187,7	432,0	159,3	0,0	0,0
Каштан посевной	<i>Castanea sativa</i> Mill.	27	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Клен высокогорный	<i>Acer trautvetteri</i> Medw.	5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Клен остролистный	<i>Acer platanoides</i> L.	1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Липа кавказская	<i>Tilia begoniifolia</i> Steven	1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Липа мелколистная	<i>Tilia cordata</i> Mill.	56	97,5	1,2	0,0	0,0	0,0
Медвежий орех	<i>Corylus colurna</i> L.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ольха черная	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Осина	<i>Populus tremula</i> L.	0	40,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Тополь черный	<i>Populus nigra</i> L.	58	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Архивы клонов, га	Маточные плантации, га		ПЛУ, га				Испытательные культуры, га	Географические культуры, га	Популяционноэкологические культуры, га	Лесные генетические резерваты, га
	всего	в т.ч. аттестованные	заложено		из них заложено улучшен. посад. материалом					
			всего	в т.ч. аттестованные	всего	в т.ч. аттестованные				
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,2	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5	0	0	30	0	0	0	0	0	0	4551,8
0,4	0,0	0,0	18,3	18,3	2,0	2,0	0,5	0,0	0,0	0,0
20,5	0,0	0,0	344,3	253,0	19,0	19,0	3,5	0,0	0,0	4872,7
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	58,3
0,0	0,0	0,0	15,4	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	15,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	11,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	143,8	73,9	48,1	23,3	2,2	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	5,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	645,2
0,0	0,0	0,0	290,8	190,4	121,8	121,8	0,0	0,0	0,0	2241,7
17,3	3,8	0,0	4148,2	2803,9	1319,7	111,0	55,4	85,9	13,0	9120,5
0,0	0,0	0,0	54,9	53,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	97,0	0,0	97,0	10,0	0,0	0,0	0,0	2283,9
0,0	3,6	3,6	8,6	8,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	355,5
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	136,6
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	569,6

Видовое название		Плюсовые деревья, шт.	Плюсовые насаждения, га	ЛСП, га			
Русское название	Латинское название			всего	в т.ч. аттестованные	из них ЛСП ПГЦ	
						всего	в т.ч. аттестованные
Яблоня лесная	<i>Malus sylvestris</i> Mill.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ясень обыкновенный	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	145	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0
Абрикос обыкновенный	<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	29	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Гледичия обыкновенная	<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	124	0,0	20,0	20,0	0,0	0,0
Дуб изменчивый	<i>Quercus variabilis</i> Blume	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Дуб красный	<i>Quercus rubra</i> L.	86	14,3	4,9	1,9	0,0	0,0
Орех грецкий	<i>Juglans regia</i> L.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Орех пекан	<i>Carya illinoensis</i> (Wangenh.) K.Koch	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Орех серый	<i>Juglans cinerea</i> L.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Орех черный	<i>Juglans nigra</i> L.	131	31,1	2,0	0,0	0,0	0,0
Платан	<i>Platanus orientalis</i> L.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Робиния лжеакация (белая акация)	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	35	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Тополь гибридный	<i>Populus</i> sp.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ясень ланцетный	<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marshall	67	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0
Джугун безлистный	<i>Calligonum aphyllum</i> (Pall.) Guerke	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Жимолость татарская	<i>Lonicera tatarica</i> L.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Лещина обыкновенная	<i>Corylus avellana</i> L.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Рябина обыкновенная	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Терескен серый	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst.	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Лох узколистный	<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	10	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Смородина золотистая	<i>Ribes aureum</i> Pursh	0	6,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Прочие		0	0,0	1,0	1,0	0,0	0,0

Архивы клонов, га	Маточные плантации, га		ПЛУ, га				Испытательные культуры, га	Географические культуры, га	Популяционноэкологические культуры, га	Лесные генетические резерваты, га
	всего	в т.ч. аттестованные	заложено		из них заложено улучшен. посад. материалом					
			всего	в т.ч. аттестованные	всего	в т.ч. аттестованные				
0,0	0,0	0,0	10,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	9,6	6,6	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	13,1	13,1	13,1	13,1	5,5	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	1,3	1,3	1,3	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	94,0	50,1	10,9	5,0	3,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	41,8	21,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,4	0,0	0,0	1,5	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	49,8	16,0	10,7	10,7	0,7	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	6,8	0,0	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	7,2	7,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	101,0	101,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	5,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	38,1	38,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	5,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	40,0	40,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	77,3	77,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

СПИСОК АВТОРОВ МОНОГРАФИИ
«ЛЕСНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ РОССИИ:
ИЗУЧЕНИЕ, СОХРАНЕНИЕ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ, УПРАВЛЕНИЕ»
Книга 1

Антонова Татьяна Ивановна

Российский центр защиты леса, Пушкино, antonovati@rcfh.rosleshoz.gov.ru

Арефьева Марина Александровна

Российский центр защиты леса, Пушкино, arefeyama@rcfh.rosleshoz.gov.ru

Банаев Евгений Викторович

д.б.н., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, alnus2005@mail.ru

Бедрицкая Татьяна Васильевна

к.с.-х.н., филиал Российского центра защиты леса – Центр защиты леса Архангельской области, Архангельск, bedrickayatv@rcfh.rosleshoz.gov.ru

Благодарова Татьяна Александровна

к.с.-х.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж

Бондарев Александр Яковлевич

к.б.н., Алтайский государственный аграрный университет, altcanis@mail.ru

Бородинцева Людмила Ивановна

к.с.-х.н., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН, Новосибирск, altay-lss@yandex.ru

Братилова Наталья Петровна

д.с.-х.н., Сибирский государственный университет им. М.Ф. Решетнёва, Красноярск, nbratilova@yandex.ru

Бугаков Алексей Владимирович

Управление охраны, защиты и воспроизводства лесов Министерства природных ресурсов и экологии Новосибирской обл., Новосибирск

Вариводина Инна Николаевна

к.т.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж, varivodinna@rambler.ru

Ветчинникова Лидия Васильевна

д.б.н., Институт леса КарНЦ РАН, Петрозаводск, vetchin@mail.ru

Воинков Александр Александрович

к.б.н., филиал Российского центра защиты леса – Центр защиты леса Республики Бурятия, Улан-Удэ

Гераськин Станислав Алексеевич

д.б.н., Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии Национального исследовательского центра «Курчатовский институт», Обнинск, stgeraskin@gmail.com

Гончарова Татьяна Владимировна

филиал Российского центра защиты леса – ЦЗЛ Новосибирской области, tato4ka0909@mail.ru

Горошкевич Сергей Николаевич

д.б.н., Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, pearldiver@yandex.ru

Грек Виктор Степанович

к.с.-х.н., Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Хабаровск, greckvictor@yandex.ru

Демидова Наталья Анатольевна

к.б.н., Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Архангельск, natalia.demidova@bk.ru

Демина Надежда Александровна

к.с.-х.н., Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Архангельск; Лесотехнический институт Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова, nadya2100@mail.ru

Драгавцев Виктор Александрович

д.б.н., Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург; академик РАСХН; академик РАН, dravial@mail.ru

Дубовик Дмитрий Сергеевич

к.г.н., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН, Новосибирск, dubovik.nsk@gmail.com

Жигунов Анатолий Васильевич

д.с.-х.н., Санкт-Петербургский лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург; заслуженный лесовод РФ, a.zhigunov@bk.ru

Залесов Сергей Вениаминович

д.с.-х.н., Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, zalesovsv@m.usfeu.ru

Золина Татьяна Анатольевна

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, tzolina@gmail.com

Ильичев Юрий Никандрович

к.с.-х.н., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН, Новосибирск, yu.ilyichev2015@yandex.ru

Исаков Игорь Юрьевич

к.с.-х.н., Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова, Воронеж, isakov@vmail.ru

Исаков Юрий Николаевич

д.б.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж

Кинигопуло Полина Сергеевна

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, aps5@mail.ru

Климов Андрей Владимирович

к.б.н., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН; ООО «ИНЭКА-КОНСАЛТИНГ», Новокузнецк, populus0709@mail.ru

Коротков Владимир Николаевич

к.б.н., Институт глобального климата и экологии им. академика Ю.А. Израэля РАН, Москва, korotkovv@list.ru

Косачева Александра Алексеевна

Российский центр защиты леса, Пушкино, slipecaa@rcfh.rosleshoz.gov.ru

Кострикин Виктор Андреевич

к.с.-х.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж, v.kostrikin2015@yandex.ru

Крутовский Константин Валерьевич

к.б.н., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва; Сибирский федеральный университет, Красноярск; ВГЛТУ им. Г.Ф. Морозова, Воронеж; Гёттингенский университет, Гёттинген, Германия, kkrutovsky@gmail.com

Кузнецова Галина Васильевна

к.б.н., Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, galva@ksc.krasn.ru

Кузьмин Сергей Рудольфович

к.с.-х.н., Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, skr_7@mail.ru

Кузьмина Нина Алексеевна

к.б.н., Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, ninnakuzmina@yandex.ru

Лаур Наталья Владимировна

д.с.-х.н., Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, laur@petsu.ru

Матвеева Римма Никитична

д.с.-х.н., Сибирский государственный университет науки и технологий им. М.Ф. Решетнёва, Красноярск, matveevarn@yandex.ru

Мальшева Наталья Викторовна

к.г.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, nat-malysheva@yandex.ru

Машкина Ольга Сергеевна

к.б.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж; Воронежский государственный университет, Воронеж, mashkinaos@mail.ru

Мельник Пётр Григорьевич

к.с.-х.н., Мытищинский филиал Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана, Мытищи, melnik_petr@bk.ru

Надршин Владислав Рафикович

Российский центр защиты леса, Пушкино, nadrshinvr@rcfh.rosleshoz.gov.ru

Наквасина Елена Николаевна

д.с.-х.н., Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, Архангельск, e.nakvasina@narfu.ru

Нарбутовских Татьяна Васильевна

Российский центр защиты леса, Пушкино, narbutovskihvt@rcfh.rosleshoz.gov.ru

Николаева Марина Алексеевна

к.с.-х.н., Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, marin.nikol_1060@mail.ru

Нотов Александр Александрович

д.б.н., Тверской государственный университет, Тверь; член-корреспондент Российской академии естествознания, apotov@mail.ru

Осипова Ирина Владимировна

Российский центр защиты леса, Пушкино, osipovaiv@rcfh.rosleshoz.gov.ru

Паленова Мария Михайловна

к.б.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, mvpr@mail.ru

Паркина Оксана Валерьевна

к.с.-х.н., Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск,
parkinaoksana@yandex.ru

Петров Владимир Николаевич

д.э.н., Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
vladimirpetrov@mail.ru

Полежаева Мария Алексеевна

к.б.н., Институт экологии растений животных УрО РАН, Екатеринбург, polezhaevam@mail.ru

Политов Дмитрий Владиславович

д.б.н., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, dvp@vigg.ru

Прошкин Борис Владимирович

к.б.н., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН, Кузбасский институт ФСИН России, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Путенихин Валерий Петрович

д.б.н., Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимский ФИЦ РАН (до 2018 г.); заслуженный деятель науки РБ; действительный член РГО, vpp99@mail.ru

Радин Александр Игоревич

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино; МФ МГТУ им. Н.Э. Баумана, radin@roslesrad.ru

Раздайков Андрей Николаевич

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, aquius@yandex.ru

Раевский Борис Владимирович

д.с.-х.н., Институт леса ФИЦ КарНЦ РАН, Петрозаводск; заслуженный деятель науки РК, borisraevsky@gmail.com

Роговцев Роман Владимирович

филиал Российского центра защиты леса – ЦЗЛ Новосибирской обл. Новосибирская лесосеменная станция, Новосибирск, rvg79@mail.ru

Рогозин Михаил Владимирович

д.б.н., Естественнонаучный институт Пермского государственного национального университета, rog-mikhail@yandex.ru

Ромашкин Дмитрий Юрьевич

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, romashkin@roslesrad.ru

Ромашкина Ирина Владимировна

к.б.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино; ФИБХ РАН; МФ МГТУ им. Н.Э. Баумана, densiflora@mail.ru

Семериков Владимир Леонидович

д.б.н., Институт экологии растений животных УрО РАН, Екатеринбург, semerikov@ipae.uran.ru

Семерикова Светлана Александровна

к.б.н., Институт экологии растений животных УрО РАН, Екатеринбург, s.a.semerikova@ipae.uran.ru

Сиволопов Алексей Иванович

к.с.-х.н., Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова, Воронеж; заслуженный работник науки и образования РАЕ, aleksey-sivolopov@ya.ru

Сиволопов Владимир Алексеевич

к.с.-х.н., филиал Российского центра защиты леса – ЦЗЛ Воронежской области, Воронеж

Сильнягина Галина Владимировна

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, silnjagina@yandex.ru

Тараканов Вячеслав Вениаминович

д.с.-х.н., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН, Новосибирск; Новосибирский государственный аграрный университет, tarh012@mail.ru

Титов Александр Фёдорович

д.б.н., Институт биологии ФИЦ КарНЦ РАН; Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск; член-корреспондент РАН; заслуженный деятель науки РК; заслуженный деятель науки РФ

Титов Евгений Васильевич

д.с.-х.н., Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова, Воронеж; академик РАН, lesomel@yandex.ru

Тихонова Ирина Васильевна

к.б.н., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – филиала ФИЦ КНЦ СО РАН, Новосибирск, selection@ksc.krasn.ru

Третьякова Ираида Николаевна

д.б.н., Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, culture@ksc.krasn.ru

Третьякова Раиса Алексеевна

Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, rtretyakova@yandex.ru

Файзулин Даниял Ханбалович

Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Архангельск

Федорков Алексей Леонардович

д.б.н., Институт биологии ФИЦ КомиНЦ УрО РАН; Сыктывкарский лесной институт, Сыктывкар, fedorkov@ib.komisc.ru

Филипчук Андрей Николаевич

д.с.-х.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, afilipchuk@yandex.ru

Хомутова Ксения Геннадьевна

Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН, Новосибирск, kseniya-zacsepina@yandex.ru

Царёв Анатолий Петрович

д.с.-х.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж; заслуженный лесовод РФ, академик РАН, antsa-55@yandex.ru

Царёв Вадим Анатольевич

к.с.-х.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж, tsarevadam2013@gmail.com

Царёва Раиса Петровна

к.с.-х.н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж, tsarais42@mail.ru

Шишкина Ольга Карловна

к.б.н., Российский центр защиты леса, Пушкино

Шабунин Дмитрий Александрович

к.б.н., Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, ds1512@mail.ru

Шигапов Зиннур Хайдарович

д.б.н., Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского ФИЦ РАН, председатель Совета ботанических садов Урала и Поволжья, Уфа; заслуженный деятель науки РБ, отличник охраны природы РФ, aifverta@mail.ru

Шуваев Денис Николаевич

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, denis.shuvaev@gmail.com

Югов Андрей Николаевич

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, 5081517@list.ru

Яблокова Ольга Николаевна

Российский центр защиты леса, Центральная лесосеменная станция, Пушкино, yablokovaop@rcfl.rosleshoz.gov.ru

Янбаев Юлай Аглямич

д.б.н., Башкирский государственный аграрный университет, Уфа, yanbaev_ua@mail.ru

**Лесные генетические ресурсы России:
изучение, сохранение, использование, управление:**

коллективная монография в 2-х кн.

Книга 1

**Текстовое электронное издание
Монография**

Редакторы *М.Ф. Нежлукто, М.М. Сергеева*
Компьютерная верстка *А.А. Федоров*

Подписано к использованию 24.12.2024 г.
Объем 10,5 Мб
Тираж 10 CD-ROM

Всероссийский научно-исследовательский институт
лесоводства и механизации лесного хозяйства
Московская область, г. Пушкино, ул. Институтская, д. 15
www.vniilm.ru, e-mail: info@vniilm.ru
Тел.: + 7 (495) 993-30-54