

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

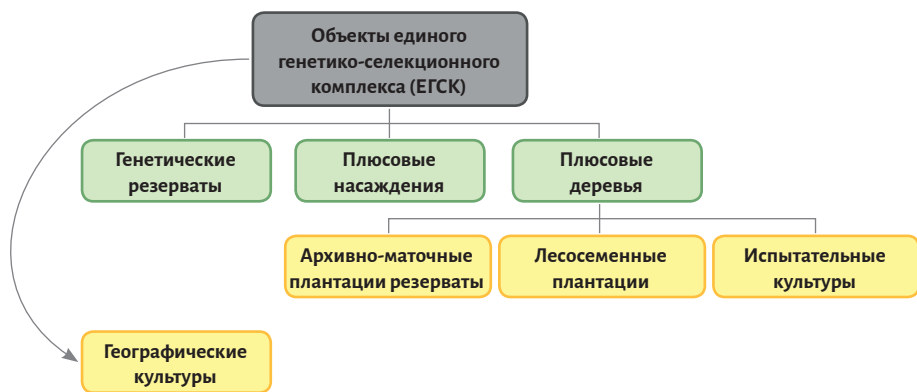


Рис. 4.1. Селекционно-семеноводческие объекты Рослесхоза, которые реализуют задачи по сохранению *in situ* и *ex situ* лесных генетических ресурсов лесобразующих пород России (зеленым обозначены объекты *in situ*, желтым – *ex situ*)

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 – щадящее 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).

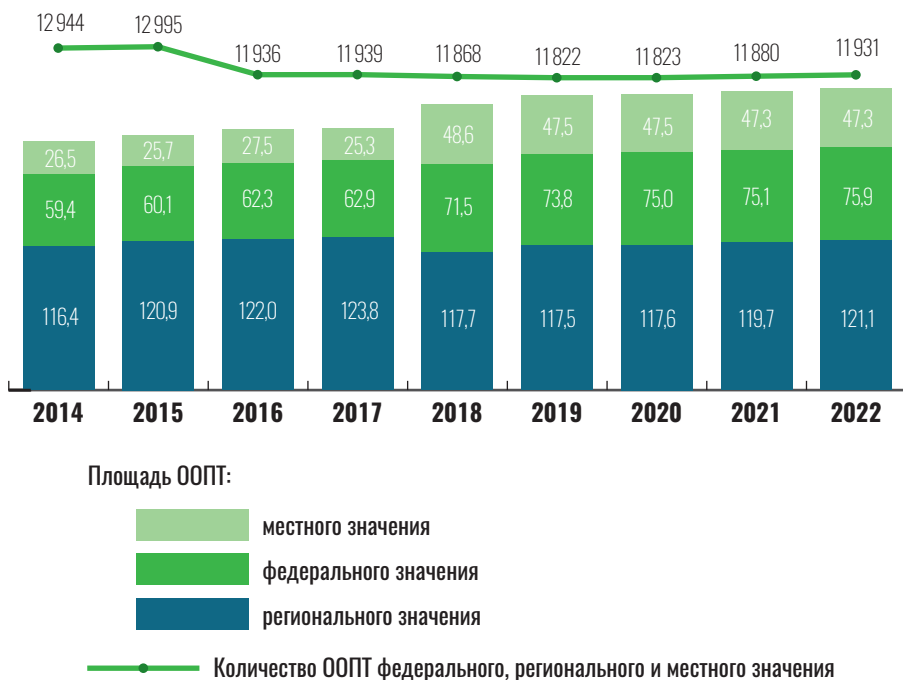


Рис. 4.2. Динамика площади ООПТ и их количества в 2014–2022 гг., млн га* [0 состоянию..., 2023]

* 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,

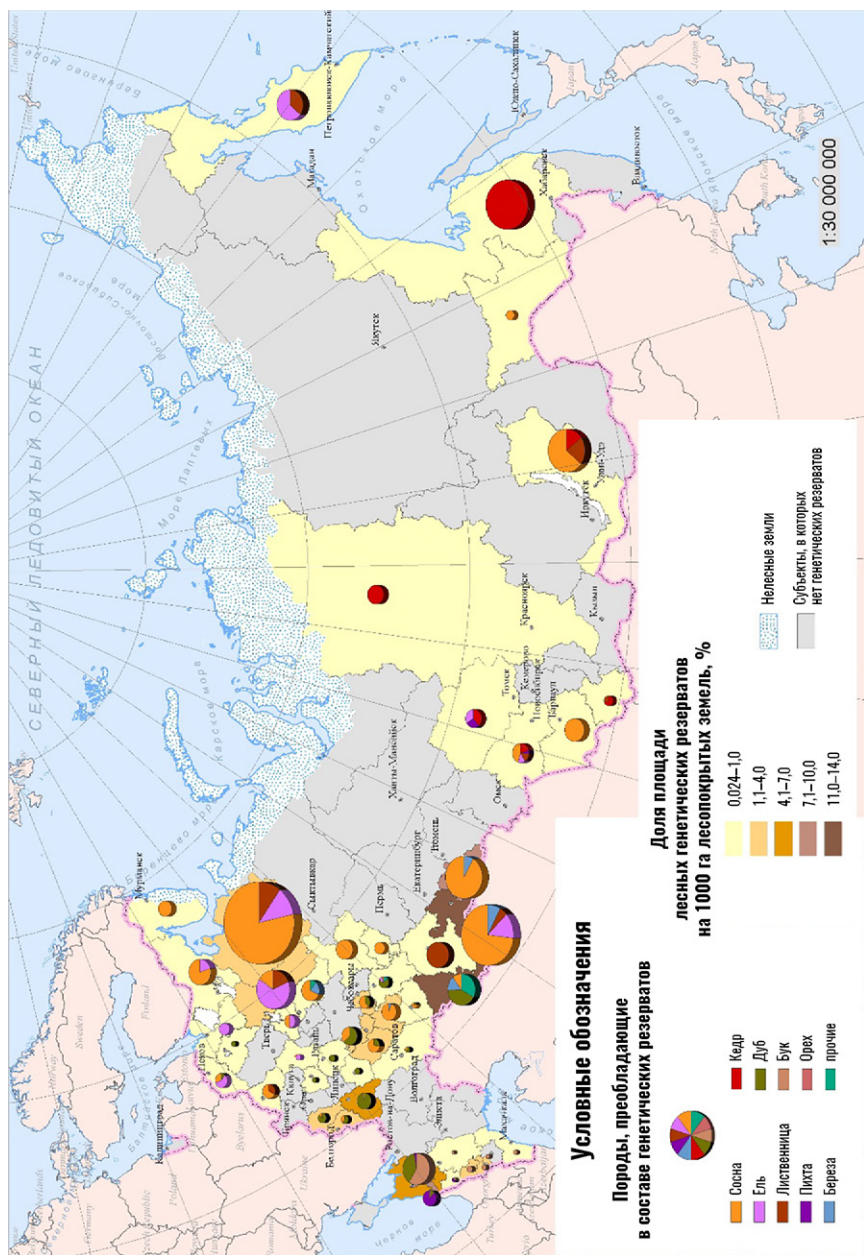


Рис. 4.3. Площадь и породный состав лесных генетических резерватов Российской Федерации (на 01.01.2019)

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 лесообразующих 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.

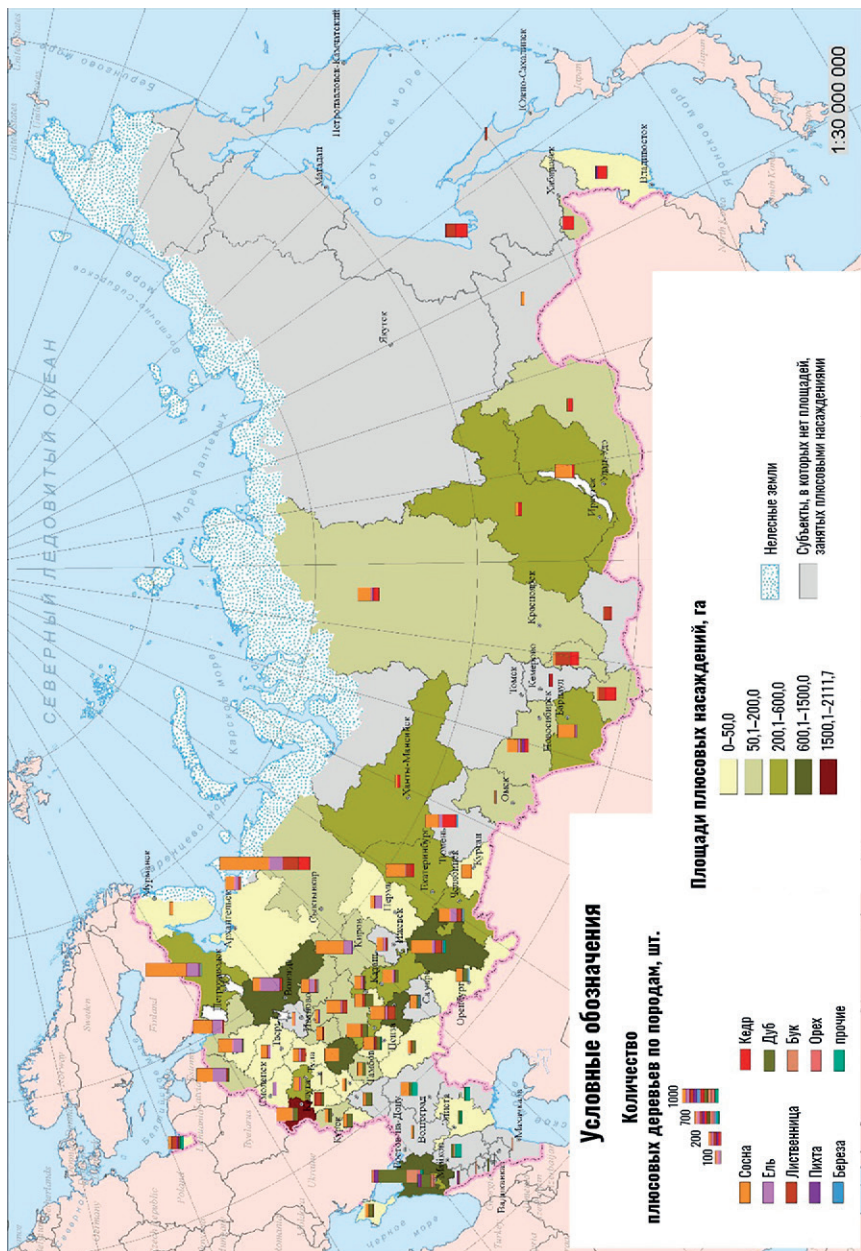


Рис. 4.4. Площадь плюсовых насаждений, число плюсовых деревьев Российской Федерации (на 01.01.2019)

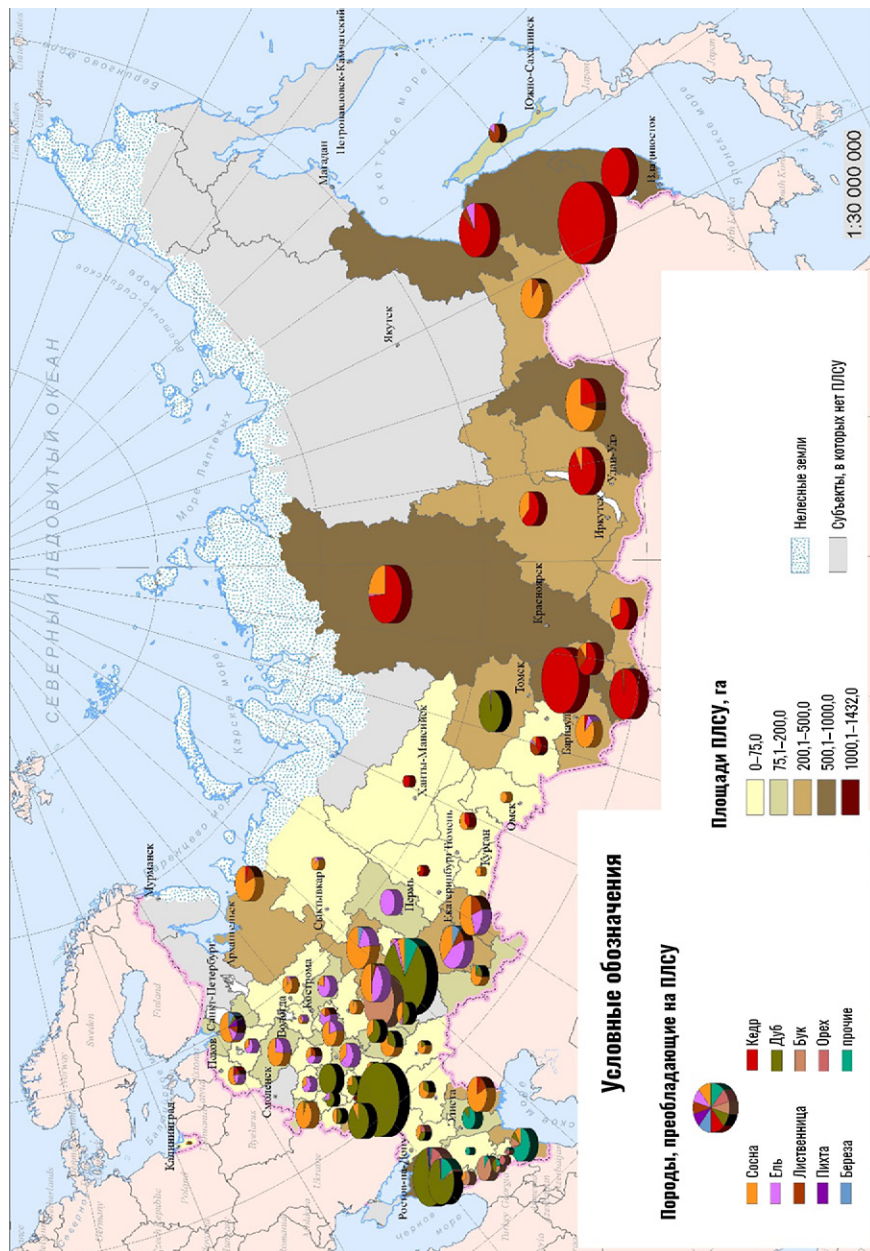


Рис. 4.5. Площадь и породный состав постоянных лесосеменных участков Российской Федерации (на 01.01.2019)

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.

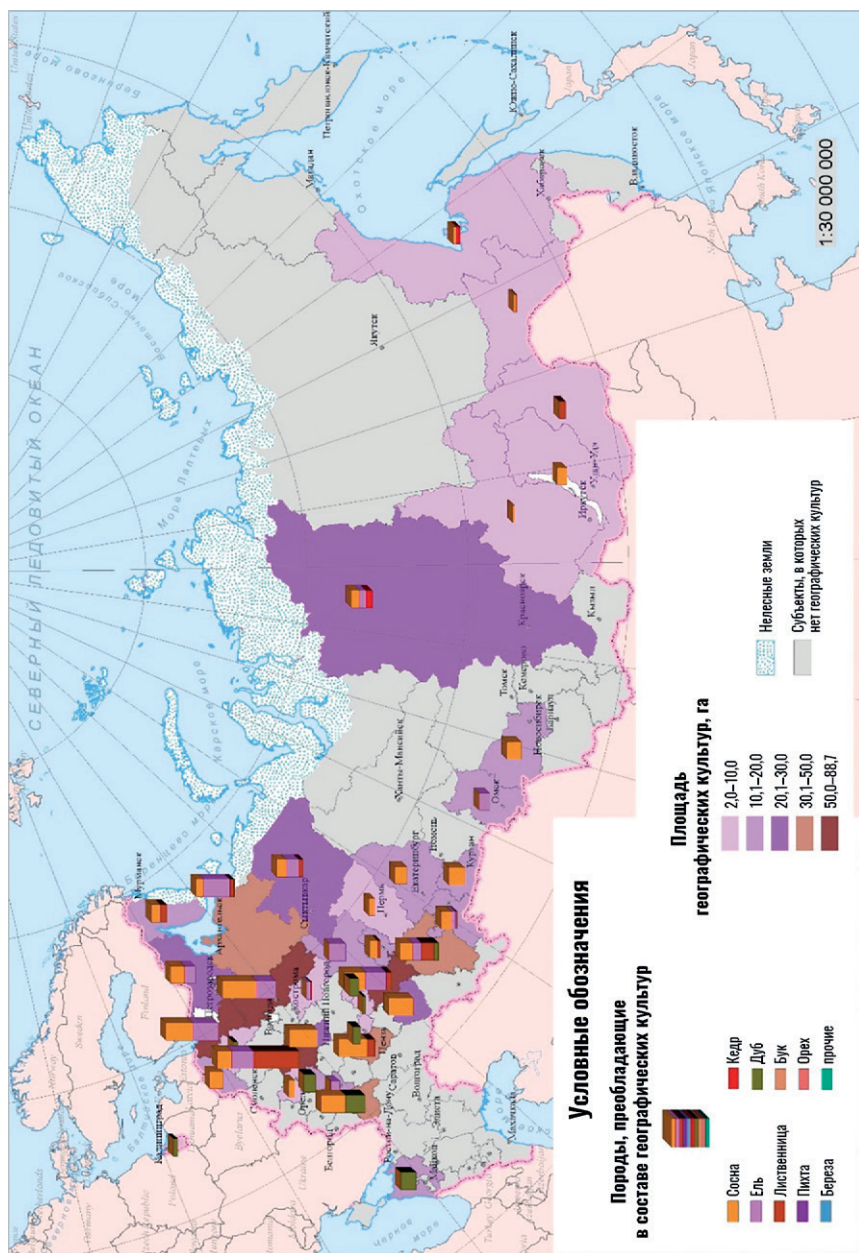


Рис. 4.6. Площадь и породный состав географических культур основных лесобразующих пород Российской Федерации (на 01.01.2019)

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.

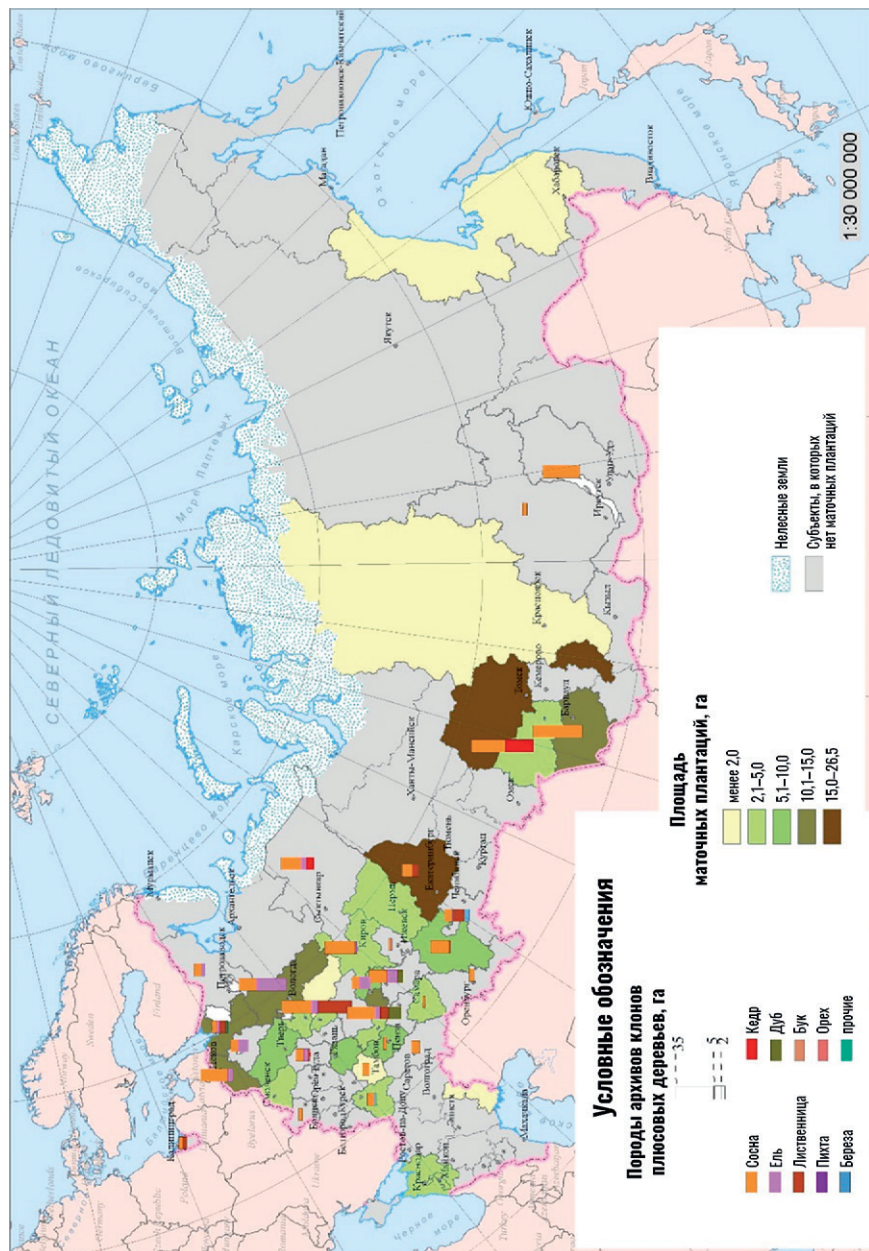


Рис. 4.7. Породный состав архивов клонов и площадь маточных плантаций основных лесобразующих пород Российской Федерации (на 01.01.2019)

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.

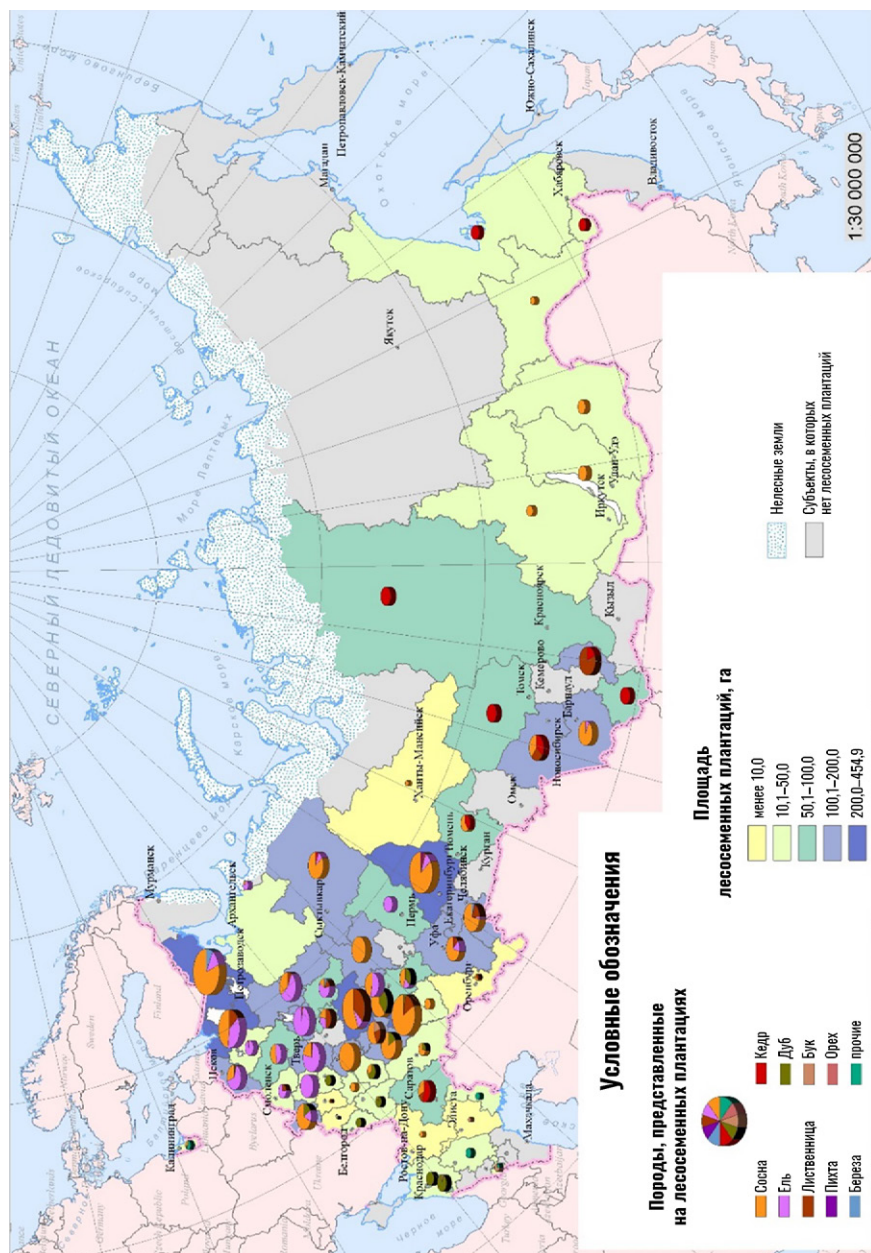


Рис. 4.8. Породный состав и площадь лесосеменных плантаций основных лесобразующих пород (на 01.01.2019)

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.

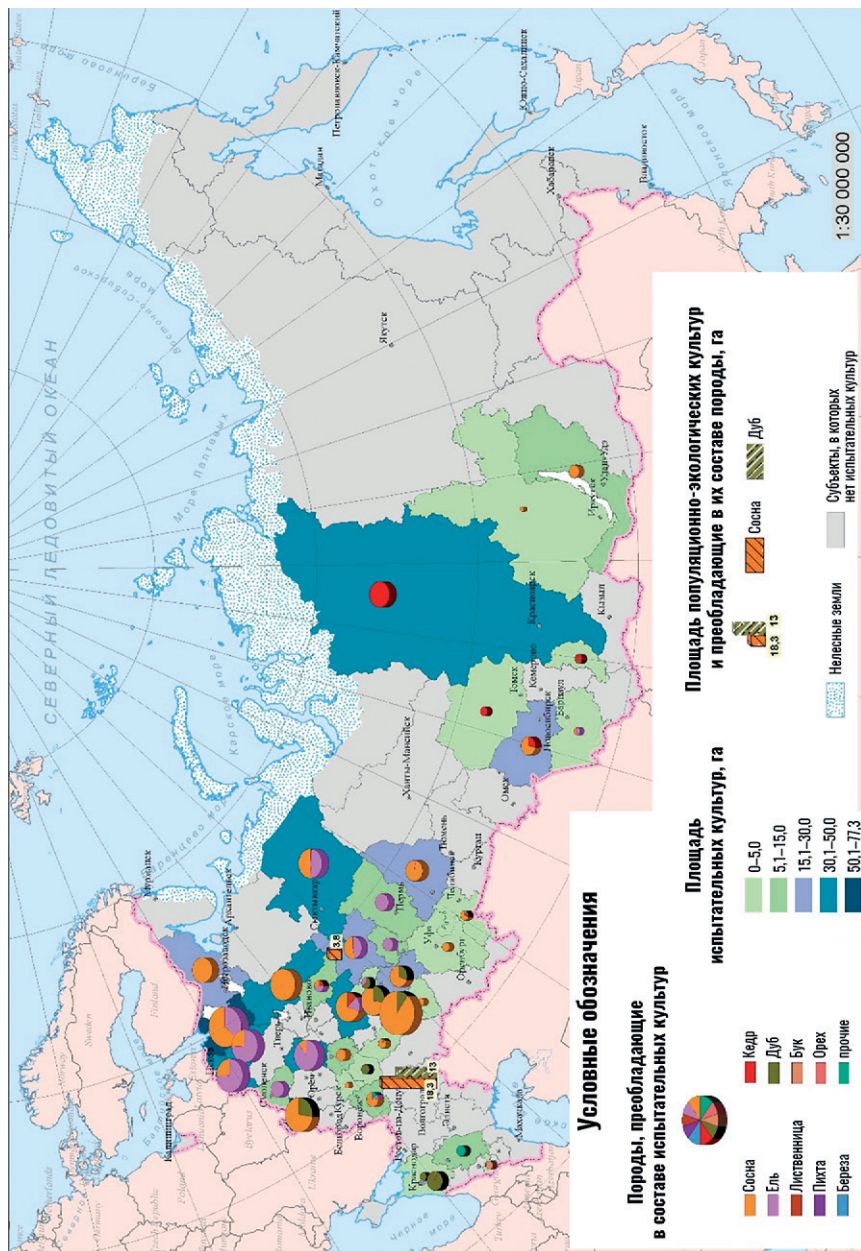


Рис. 4.9. Породный состав и площадь испытательных и популяционно-экологических культур основных лесобразующих пород (на 01.01.2019)

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/sovets-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 лесообразующих 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 лесообразующих 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* лиственных древесных растений была создана в 1991 г. во ВНИИЛГИСбиотех. Коллекция сформирована с целью сохранения *in vitro* и воспроизводства экономически ценных и уникальных генотипов лиственных 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 листовых 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 генотипически 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: многоклоновые, 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 неопределенного 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 постоянство 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 выпадающих 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 лесозаготовке 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 подсев 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 нарушенности 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, объёмы 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.