

МЕТОДЫ СОХРАНЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ПРИ СОЗДАНИИ ИСКУССТВЕННЫХ «ПОПУЛЯЦИЙ» ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ

В.П. Путенихин, Г.Г. Фарукшина

Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Республика Башкортостан, Уфа.
450080, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Полярная, 8. Ботанический сад-институт УНЦ РАН,
т. (347 2) 281355; 526033, факс (347 2) 281355
e-mail: shigapov@botang.bashkiria.su, star@botang.bashkiria.su

Для поддержания и повышения генетической гетерогенности при создании лесных культур предложены следующие селекционно-генетические методы, основанные на популяционном подходе (на примере хвойных лесов Республики Башкортостан): формирование межпопуляционных смесей семян или саженцев с последующей закладкой межпопуляционных лесных культур; комбинированная оценка генетического разнообразия и продуктивности лесных насаждений; закладка гибридно-семенных межпопуляционных и межвидовых плантаций, многоступенчатая процедура вегетативного размножения трудноукореняемых древесных пород.

Several breeding-genetic methods based on population approach (coniferous forests of Republic of Bashkortostan as an example) are proposed for maintenance and increase of genetic heterogeneity when creating forest cultures. These methods are: formation of interpopulation mixtures of seeds or seedlings and creating interpopulation forest cultures, combined estimation of genetic diversity and productivity of forest stands, establishment of interpopulation and interspecies hybrid seed orchards, multi-stage procedure of vegetative propagation of difficulty-rooting tree species.

Популяционно-генетическое изучение лесобразующих древесных растений представляет собой теоретическое обоснование селекционных работ по сохранению, улучшению и воспроизводству генетического потенциала видов в тех или иных регионах. Для поддержания и повышения генетического разнообразия при лесовосстановлении могут использоваться конкретные популяционные подходы. Следует разграничить две задачи в лесном хозяйстве: первая – это быстрое получение качественной деловой древесины в высокопродуктивных плантационных культурах; вторая – создание устойчивых насаждений, не уступающих либо превосходящих по уровню генетического разнообразия исходные естественные популяции.

Для решения первой из этих задач как нельзя лучше пригодны приемы плюсовой селекции (отбор наиболее продуктивных насаждений и деревьев в популяциях) [14], для осуществления второй – использование генофонда популяции (комплекса популяций) при выращивании искусственных лесов по возможности как единого целого. С позиций популяционной генетики и селекции именно в последнем случае не будет происходить обеднение генофонда.

ПОДДЕРЖАНИЕ И ПОВЫШЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПРИ ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИИ

В качестве практического метода для повышения уровня генетической гетерогенности создаваемых искусственных насаждений (лесных культур), что является одной из составляющих их устойчивости против неблагоприятных факторов среды, нами

предложена процедура формирования межпопуляционных смесей семян или саженцев с последующей закладкой так называемых межпопуляционных лесных культур.

В основу разработки положен характер внутривидовой дифференциации видов в регионе [5, 9, 10]. Суть разработки состоит в выращивании посадочного материала в питомниках из смеси семян, полученных из географически соседствующих популяций (лесхозов). Обмен генетическим материалом между популяциями в настоящее время ограничен или прерван, однако в прошлом происходил намного активнее. Использование пространственно близких популяций служит определенной гарантией исключения генетического дисбаланса в искусственных насаждениях.

Процедура формирования семенной смеси включает:

- 1) получение в одном месте (лесхозе) равных частей кондиционных семян из двух (или более) лесхозов, относящихся к разным, но географически близким локальным популяциям или субпопуляциям, например, по 1 кг семян от каждого лесхоза;
- 2) объединение этих семян (1 кг+1 кг) и равномерное перемешивание полученного смешанного образца (2 кг);
- 3) разделение образца на 2 равные части (по 1 кг) или на несколько равных частей, если в выращивании будут участвовать более двух лесхозов;
- 4) возвращение каждому лесхозу части семян (семенной смеси);
- 5) посев семян в питомнике каждого из этих лесхозов и выращивание стандартного посадочного материала;

б) закладка лесных культур посадочным материалом, выращенным из межпопуляционной семенной смеси, на территории каждого из лесхозов.

Упрощенным аналогом предлагаемой процедуры является формирование смеси саженцев из двух популяций (равномерное перемешивание саженцев), что позволяет более быстро начать экспериментальную закладку межпопуляционных лесных культур.

Схема “смешения” популяций (лесхозов) с целью экспериментальной и производственной закладки межпопуляционных лесных культур лиственницы Сукачева разработана исходя из особенностей популяционной структуры этого вида в регионе [5, 9]; рекомендуемые варианты составления семенных смесей представлены в таблице 1.

Рекомендуемая схема межпопуляционных смесей для сосны обыкновенной, составленная на основе характера популяционной структуры этого вида в регионе [5], приведена в таблице 2.

Для ели сибирской рекомендуемая схема создания межпопуляционных культур (по данным изучения популяционной структуры вида [5, 10]) представлена в таблице 3.

Предлагаемые мероприятия по созданию меж-

популяционных лесных культур будут иметь достаточно высокий экономический, лесоводственный и селекционно-генетический эффект, поскольку базируются на популяционно-генетических и микроэволюционных закономерностях формирования ареала хвойных лесов на территории Южного Урала и на комбинировании генофонда разных популяций. Действительно, уже в первом поколении генетический полиморфизм в таких культурах будет выше – за счет простого объединения в одном насаждении генотипов (саженцев) из различных, хотя и географически близких популяций и субпопуляций. После вступления в генеративный возраст, когда начнется процесс переопыления между деревьями, генетическая изменчивость семенного потомства – за счет “перекрестного скрещивания” генов в результате скрещивания – увеличится еще более существенно. В этой связи межпопуляционные лесные культуры – ценные объекты для формирования на их основе постоянных и временных лесосеменных участков (ПЛСУ и ВЛСУ), имеющих целью получение семенного материала для закладки устойчивых искусственных насаждений с повышенным уровнем генетического разнообразия.

Таблица 1 - Формирование межпопуляционных смесей семян лиственницы Сукачева для выращивания посадочного материала и закладки лесных культур в РБ

Рекомендуемые лесхозы, участвующие в формировании семенной смеси		Лесхозы для производства межпопуляционных лесных культур посадочным материалом, выращенным из семенной смеси
Лесхоз 1	Лесхоз 2	
Зилаирский Кананикольский	Кананикольский Бурзянский	Зилаирский, Кананикольский, а также Зианчуринский, Кугарчинский Кананикольский, Бурзянский, а также Кугарчинский, Мелезовский, Авзянский
Абзелиловский Белорецкий Караидельский	Кананикольский Учалинский Белорецкий	Абзелиловский, Кананикольский, а также Баймакский Белорецкий, Учалинский, а также Авзянский, Абзелиловский Караидельский, Белорецкий, а также Инзерский, Салаватский, Дуванский,
Янаульский (или Салаватский, Удмуртия)	Караидельский	Янаульский, Караидельский, а также Краснокамский
Белокатайский (или Кыштымский Челябинской обл.)	Караидельский	Белокатайский, Караидельский, а также Мечетлинский, Кигинский, Салаватский, Дуванский

Примечание. В формировании семенной смеси, а также в закладке межпопуляционных лесных культур могут участвовать и другие лесхозы, территориально близкие к рекомендуемым (то же самое относится к табл. 2 и 3).

КОМБИНИРОВАННАЯ ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ПРОДУКТИВНОСТИ

Итак, первый путь селекционного улучшения – “плюсовая селекция” – нацелен на продуктивность; второй путь, рассмотренный в предыдущем разделе, делает упор на значительное повышение генетического разнообразия и устойчивости создаваемых насаждений. Третий и, возможно, наиболее перспективный вариант популяционной селекции, предполагает достижение определенного баланса между разнообразием и продуктивностью при лесовосстановлении. Противоречие между этими

важнейшими составляющими древесных сообществ – извечная проблема лесной генетики и селекции [2, 12, 13]. Суть проблемы состоит в следующем. Наиболее продуктивные насаждения и деревья не всегда обладают достаточно высоким уровнем генетической изменчивости, с другой стороны, генетически полиморфные популяции во многих случаях характеризуются низкой продуктивностью и лесохозяйственной ценностью.

Предлагаемая нами разработка представляет собой методологическую процедуру отбора лесных насаждений (в пределах популяций) с относительно сбалансированным сочетанием разнообразия, продуктивности и устойчивости, пригодную для прак-

тического воплощения в лесоводстве [7]. Для решения поставленной проблемы задействованы следующие принципиальные подходы:

1) “неслучайная” система выборки по принципу “лучшие насаждения и деревья из лучших”;

2) комплексный анализ изменчивости и продуктивности на различных иерархических уровнях (популяционном, индивидуальном, хромосомном, геномном);

3) индексная (рейтинговая) система обобщения данных и сравнения насаждений по разнообразным показателям

На первом этапе работы в пределах выделенной локальной популяции выбираются несколько насаждений (не менее 3), отвечающих по своим лесоводственным особенностям определенному уровню требований (например, размер участка не менее 2-5 га, отсутствие болезней и следов активного человеческого вмешательства, высокие таксационные показатели, наличие благонадежного подроста и самосева, селекционная категория не ниже нормальной лучшей, достаточно обильное плодоношение и т.п.). В пределах каждого из выбранных насаждений закладываются пробные площади, на которых производится полное таксационное, лесоводственное и селекционное описание. С 20-30 наилучших по форме ствола и ростовым параметрам деревьев (условно “плюсовых” и нормальных лучших) производится сбор образцов генеративных и вегетативных органов, необходимых для анализа изменчивости, а также для оценки качества семян и свойств древесины.

На следующем этапе работы, после лабораторного анализа полевого материала, все полученные данные подразделяются на 2 блока (таблица 4): 1) показатели разнообразия; 2) показатели продуктивности; вслед за этим исследуемые насаждения ранжируются от наивысшего значения показателя изменчивости или продуктивности к наименьшему, то есть определяется рейтинг насаждений внутри каждого блока. В результате становится возможным выделить по блоку I насаждение с наибольшим генетическим разнообразием (наивысший рейтинг), по блоку II - наиболее продуктивное насаждение. На заключительной стадии рассчитываются генерализованные индексы, которые позволяют определить окончательный рейтинг каждого насаждения и, таким образом, выявить наиболее “полиморфно-продуктивное” среди них.

Таким образом, сутью изложенной процедуры является возможность достижения компромисса между разнообразием (устойчивостью) и продуктивностью. Использование целого комплекса методов (а не только, например, одного фенотипического анализа для оценки разнообразия или лесотаксационного подхода - для характеристики продуктивности) служит определенной гарантией того, что в пределах конкретных популяций действительно окажутся выделенными наиболее ценные в селекционно-генетическом и лесохозяйственном отношении насаждения.

В качестве компромисса между первым под-

ходом (плюсовая селекция) и вторым методом (межпопуляционные культуры) можно рассматривать создание межпопуляционных гибридно-семенных плантаций.

ЗАКЛАДКА ГИБРИДНО-СЕМЕННЫХ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ И МЕЖВИДОВЫХ ПЛАНТАЦИЙ

Меж- и внутривидовая гибридизация - один из наиболее перспективных методов в программах селекционного улучшения древесных растений [12, 13, 15, 20]. При этом возможен, в частности, гетерозисный эффект по самым разнообразным признакам: скорости роста, мощности, урожайности. Другой селекционный выход заключается в получении новых комбинаций признаков, отборе в гибридном потомстве особей с высоким качеством древесины, устойчивых к болезням, повреждениям морозами. Гибридизация совместимых видов часто обеспечивает возможность массового получения быстрорастущих или высокопродуктивных гибридов первого поколения, которые непосредственно могут быть использованы в лесном хозяйстве. Искусственная гибридизация (в том числе на основе отдаленных скрещиваний) в сочетании с отбором в последующих поколениях является способом создания новых гибридных сортов деревьев.

В рамках популяционной селекции можно говорить о межпопуляционной (и межрасовой) гибридизации с целью повышения генетического разнообразия получаемого потомства путем комбинирования генетического материала (генофонда) из различных популяций, например, в специально создаваемых гибридно-семенных плантациях. При этом, как уже отмечалось (см. выше), обеспечивается своего рода искусственное восстановление “потока генов” между ныне пространственно изолированными, а ранее, возможно, обменивавшимися своим генофондом популяциями. Это в особой степени относится к регионам, в пределах которых популяции характеризуются пониженной фенотипической и генетической изменчивостью; на территории Южного Урала таковыми, в первую очередь, являются популяции лиственницы Сукачева (кроме высокогорной). С целью создания межпопуляционной лесосеменной плантации лиственницы Сукачева в пределах южноуральских популяций выбраны два высокопродуктивных насаждения (семенных заказника) в составе Учалинского (центральная южноуральская популяция) и Зилаирского (маргинальная уральская популяция) генетических резерватов. Кроме того, в качестве источника селекционного материала использованы высокопродуктивные лесные культуры лиственницы Сукачева, имеющиеся в Туймазинском опытном лесхозе. В естественных участках произведен сбор семян с плюсовых и нормальных лучших деревьев, в искусственном насаждении взяты 18 клонов плюсовых деревьев 73-летнего возраста.

Таблица 2 - Формирование межпопуляционных смесей семян сосны обыкновенной для выращивания посадочного материала и закладки лесных культур в РБ

Рекомендуемые лесхозы, участвующие в формировании семенной смеси		Лесхозы для производства межпопуляционных лесных культур посадочным материалом, выращенным из семенной смеси
Лесхоз 1	Лесхоз 2	
Зилаирский	Бурзянский	Зилаирский, Бурзянский, а также Кананикольский, Зианчуринский, Кугарчинский, Баймакский, Мелеузовский, Абзелиловский
Бурзянский	Белорецкий	Бурзянский, Белорецкий, а также Авзянский, Абзелиловский, Ишимбайский, Инзерский, Тирлянский
Белорецкий	Учалинский	Белорецкий, Учалинский, а также Авзянский, Абзелиловский, Баймакский
Белорецкий	Дуванский	Белорецкий, Дуванский, а также Салаватский, Белокатайский, Мечетлинский, Кигинский, Инзерский, Учалинский
Белорецкий	Караидельский	Белорецкий, Караидельский, а также Дуванский, Салаватский, Нуримановский, Иглинский, Архангельский, Аскинский
Караидельский	Дуванский	Караидельский, Дуванский, а также Нуримановский, Благовещенский, Аскинский
Караидельский	Калтасинский или Татышлинский	Караидельский, Калтасинский, Татышлинский, а также Благовещенский, Нуримановский, Аскинский, Мишкинский, Бирский, Балтачевский, Краснокамский, Янаульский, Дюртюлинский, Бураевский
Калтасинский или Татышлинский	Бакалинский или Шаранский	Калтасинский, Татышлинский, Бакалинский, Шаранский, а также Дюртюлинский, Чекмагушевский, Краснокамский, Илишевский, Кушнаренковский, Илишевский, Чекмагушевский, Бураевский
Калтасинский	Белебеевский	Калтасинский, Белебеевский, Дюртюлинский, Краснокамский, Илишевский, Шаранский, Бакалинский, Буздякский, Туймазинский, Благоварский
Белебеевский	Инзерский	Белебеевский, Инзерский, а также Иглинский, Архангельский, Гафурийский, Мелеузовский, Ишимбайский, Туймазинский, Уфимский

Таблица 3 - Формирование межпопуляционных смесей семян ели сибирской для выращивания посадочного материала и закладки лесных культур в РБ

Рекомендуемые лесхозы, участвующие в формировании семенной смеси		Лесхозы для производства межпопуляционных лесных культур посадочным материалом, выращенным из семенной смеси
Лесхоз 1	Лесхоз 2	
Белорецкий	Нуримановский	Белорецкий, Нуримановский, а также Инзерский, Тирлянский, Авзянский, Благовещенский, Иглинский, Архангельский, Гафурийский
Белорецкий	Караидельский	Белорецкий, Караидельский, а также Нуримановский, Дуванский, Салаватский
Караидельский	Татышлинский	Караидельский, Татышлинский, а также Дуванский, Нуримановский, Аскинский, Мишкинский, Балтачевский, Калтасинский, Краснокамский

Таблица 4 - Методологические подходы к комбинированной оценке разнообразия и продуктивности насаждений в популяциях

Метод (подход)	Показатели
<i>Блок I. Разнообразие насаждения</i>	
Фенотипический	Изменчивость количественных и качественных генотипически детерминированных морфологических признаков, показатели ожидаемого и наблюдаемого фенотипического разнообразия.
Генетический (в том числе на основе ДНК-рестрикционного анализа)	Число аллелей и генотипов на локус, доля полиморфных локусов, ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность, доля редких аллелей, коэффициент инбридинга и др.
Кариологический	Изменчивость хромосомных параметров, локализация и число вторичных перетяжек, частота хромосомных aberrаций и др.
<i>Блок II. Продуктивность насаждения</i>	
Лесотаксационный	Запас насаждения, средняя полнота, средняя высота и диаметр деревьев верхнего яруса, бонитет, количество подроста и самосева в расчете на гектар, состояние подроста и др.
Селекционный	Селекционная категория насаждения - процент плюсовых, нормальных лучших и средних, минусовых деревьев, доля деловой древесины, средняя высота и диаметр 20-30 «плюсовых» деревьев и др.
Семеноводственный	Балл плодоношения, урожайность семян, всхожесть, энергия прорастания семян, полнотернистость, масса 1000 штук семян и др.
Древесиноведческий	Плотность древесины, соотношение ранней и поздней древесины, доля ядровой древесины и др.

Закладка плантации осуществлена в 1986 году в Туймазинском опытном лесхозе (Башкирское Пре-

дуралье, Бугульминско-Белебеевская возвышенность) на площади 2,36 га.

Блоки	Провениенции
Блок I	учалинская х зилаирская
Блок II	учалинская х туймазинская
Блок III	зилаирская х туймазинская

Плантация представляет собой комбинацию привитых растений и/или отселектированных в 3-летнем возрасте саженцев (по высоте, диаметру и качеству стволика) и включает 3 блока. Смещение сеянцев для блока I произведено рандомизированно (число клонов соответствует общему количеству посаженных сеянцев). Блок I представляет собой поликлоновую плантацию семенного происхождения, а блоки II и III - смешанного (вегетативно-семенного) типа. Перспективным направлением селекционной работы является межвидовая гибридизация лиственниц, в частности, Сукачева и сибирской. Совместимость многих биологических характеристик этих видов, например, репродуктивной способности клонов в прививочных плантациях [1], позволяет получить гибридное потомство, которое непосредственно может быть использовано в лесном хозяйстве. Значительного генетического эффекта можно ожидать и от скрещивания лиственницы Сукачева с быстрорастущими клонами лиственницы даурской [3]. В этом случае гибридизация деревьев из местных популяций с интродуцентами, обладающими новыми характеристиками, способна решить такие задачи (после жесткого отбора в потомстве) как комбинирование полезных свойств и получение гетерозисного эффекта.

В гибридно-семенной плантации для получения семян от межвидовых скрещиваний, заложенной в 1985 году на площади 2,34 га в Тумазинском опытном лесхозе, в роли базового вида использованы 7 клонов плюсовых деревьев лиственницы Сукачева (из тех же высокопродуктивных лесных культур лиственницы Сукачева, см. выше), а также 1 клон лиственницы Сукачева из Челябинского Зауралья. Инорайонные клоны принадлежат к следующим видам (гибридам) лиственницы: сибирской (из наиболее продуктивных популяций Сибири - 3 кло-

на), даурской, курильской и Чекановского (по 1 клону). Расстояние между привитыми клонами в ряду, не включающем клон-интродуцент, - 10 м, в ряду с чередующимися клонами - 5 м. Расположение прививок клон-интродуцента через ряд уменьшает возможность переопыления внутри клона, а большее расстояние в рядах с привоями местной лиственницы обеспечивает повышенную освещенность плантации.

Привитые клоны инорайонного происхождения обеспечивают получение гибридного материала от межвидовых скрещиваний, семенной материал с деревьев лиственницы Сукачева будет представлять собой смесь семян от меж- и внутривидовой гибридизации. В 1987 году в Туймазинском лесхозе нами произведена закладка еще одной межвидовой гибридно-семенной плантации на площади 4,67 га.

МНОГОСТУПЕНЧАТАЯ ПРОЦЕДУРА ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ТРУДНОУКОРЕНЯЕМЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В СИСТЕМЕ ЛЕСНОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СЕЛЕКЦИИ

Для воспроизводства генетического потенциала популяций важное значение приобретают биотехнологические процедуры массового размножения древесных растений. В лесной селекции, декоративном садоводстве остро стоит вопрос вегетативного размножения трудноукореняемых древесных пород: тиражирования селекционного материала, гибридов, сортов, плюсовых и элитных деревьев, создания лесосеменных плантаций вегетативного происхождения. Для размножения таких растений используются главным образом прививки и отводки побегов. Разработка процедур вегетативного размножения для массового получения потомства, наследующего их ценные генетические особенности, позволило бы существенно повысить эффективность селекционной работы, масштабы получения массового посадочного материала в лесном и садово-парковом хозяйстве, зеленом строительстве.

Плантация состоит из 7 блоков (по числу интродуцированных клонов), в каждом блоке прививки размещены с расстоянием 7 м между рядами по следующей схеме:

1 ряд	-	M ₃	-	M ₄	-	M ₅	-	M ₆	-	M ₇	-	M ₁	-	M ₂	-	...
2 ряд	M ₁	И	M ₂	И	M ₃	И	M ₄	И	M ₅	И	M ₆	И	M ₇	И	M ₁	...
3 ряд	-	M ₄	-	M ₅	-	M ₆	-	M ₇	-	M ₁	-	M ₂	-	M ₃	-	...
4 ряд	M ₂	И	M ₃	И	M ₄	И	M ₅	И	M ₆	И	M ₇	И	M ₁	И	M ₂	...
5 ряд	-	M ₅	-	M ₆	-	M ₇	-	M ₁	-	M ₂	-	M ₃	-	M ₄	-	...

где M₁ - M₇ - клоны местной лиственницы Сукачева (Туймазинский лесхоз), И - интродуцированные клоны.

Нами в конце 80-х – первой половине 90-х годов проводились исследования по вегетативному размножению лиственницы Сукачева в культуре *in vitro* с использованием микроклонирования и микропрививок [4, 6, 8]. В качестве доноров исходного материала (вегетативных почек) использовались клоны взрослых (в т.ч. плюсовых) деревьев, а также привитые растения с созданной в Туймазинском лесхозе вегетативной гибридно-семенной планта-

ции лиственницы. При этом было показано, что привитые растения плюсовых деревьев демонстрируют большую реактивность в культуре изолированных почек, по сравнению с материалом, непосредственно взятым с взрослых деревьев. Эти, а также другие исследования, проведенные за рубежом (Франция, Германия и другие страны) [16, 17, 18], свидетельствовали о реювенилизации (физиологическом омоложении) тканей взрослых деревьев

в результате прививок, повторных прививок, а также микропрививок почек, осуществляемых в пробирках на ювенильные 1-3-месячные сеянцы. Нами был также проведен эксперимент по черенкованию зрелых 80-летних деревьев лиственницы Сукачева, растущих в экстремальных высокогорных условиях, с использованием стимуляторов роста (ИМК), в результате которого были зафиксированы единичные случаи укоренения черенков и таким образом продемонстрирована принципиальная возможность корнеобразования у зрелых хвойных деревьев [11].

В аналогичном направлении двигались и другие исследователи за рубежом, которые показали, что подойти к решению проблемы вегетативного размножения можно на основе последовательной многоэтапной системы омоложения исходного материала (дерева-донора). В 2002 г. мы ознакомились с процедурой вегетативного размножения лиственницы во Французском государственном питомнике древесных растений Пейра-ле-Шато, являющемся одним из главных селекционных центров Франции [19]. На основе французского и собственного опыта предлагается для практической проверки и внедрения многоступенчатая система вегетативного размножения зрелых деревьев трудноукореняемых древесных пород (на примере лиственницы).

1 этап. Сбор черенков с взрослого (плюсового, элитного, гибридного и т.д.) дерева и прививка на молодые сеянцы (по стандартным методикам). В лесном хозяйстве с целью практической апробации процедуры этот этап может быть упрощен путем сбора черенков с уже имеющихся прививок на ЛСП, в архивах клонов плюсовых деревьев и на коллекционных участках; собранные здесь черенки используются для повторной прививки.

2 этап. По прошествии 2-3 лет производится сбор черенков с прижившихся прививок для укоренения в контролируемых условиях с использованием фитогормонов, в первую очередь, ИМК (в пленочных теплицах, парниках, в условиях полива или искусственного тумана). Даже единично укорененные растения имеют большую ценность, поскольку характеризуются высокой степенью омоложения.

3 этап. 2-3-летнее дорастивание укорененных черенков в школе питомника с последующей обрезкой центрального побега укорененных растений, что приводит к стимуляции роста многочисленных боковых побегов с дополнительным эффектом омоложения.

4 этап. Спустя 2 года после обрезки производится заготовка черенков с боковых побегов и укоренение их в парниках (желательно в теплице с туманообразующей установкой); при этом также возможно (но уже не обязательно) использование стимуляторов корнеобразования.

5 этап. Дорастивание укорененных растений до стандартных размеров посадочного материала. Часть укорененных растений может использоваться в качестве маточника (по пунктам 3-5), поскольку циклическое укоренение поддерживает и увеличивает реювенилизацию тканей.

Продолжительность процедуры составляет 6-10 лет, в дальнейшем массовое получение материала становится ежегодным. Ежегодно в многоступенчатую систему размножения могут вовлекаться все новые и новые деревья. Например, в рамках французской программы селекционного улучшения лесов в вегетативное размножение вовлечены большинство плюсовых и элитных деревьев лиственницы, выделенных в стране; укореняемость черенков на этапе 4 достигает 95%.

Апробация и внедрение многоступенчатой процедуры вегетативного размножения позволит существенно снизить затраты, расходуемые на производство привитого посадочного материала в лесном хозяйстве и садоводстве, увеличить объемы получения корнесобственного посадочного материала, интенсифицировать работы по расширению сети ЛСП вегетативного происхождения, перейти к созданию плантационных культур вегетативным посадочным материалом, размножать ценные гибриды, формы, сорта, исходный материал которых часто представлен единичными экземплярами.

В заключение необходимо акцентировать внимание на том, что важнейшим принципом поступательного развития современной лесной селекции и семеноводства, принятым в мировой практике и демонстрирующим наивысшую эффективность, является разработка и реализация программ селекционного улучшения и сохранения генофонда отдельно по каждой лесообразующей породе. Дифференцированный подход обусловлен целым комплексом причин и факторов: различием эколого-биологических особенностей древесных пород, разнообразием природно-климатических и лесорастительных условий региона, неодинаковым уровнем развития лесосеменного дела по той или иной породе, особенностями популяционной структуры каждого вида и т.д. Данное обстоятельство с учетом изложенных выше принципов и подходов определяет первоочередную задачу разработки научно-исследовательскими, научно-производственными и лесохозяйственными организациями таких селекционных программ.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Авров, Ф.Д. Экология и селекция лиственницы / Ф.Д. Авров // Проблемы региональной экологии. Томск: Спектр, 1996. - Вып. 7. - 213 с.
- Ирошников, А.И. Генетические факторы устойчивости и продуктивности лесных биоценозов / А.И. Ирошников // Продуктивность и стабильность лесных экосистем: Тез. докл. Междунар. симп. - Красноярск, 1982. - С. 28-29.
- Надеждин, В.В. Влияние географического происхождения семян лиственницы на ее рост в подзоне хвойно-широколиственных лесов [Текст] / В.В. Надеждин. М.: Наука, 1971. - 132 с.
- Путенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда) [Текст] / В.П. Путенихин. -Уфа: УНЦ РАН, 1993. - 195 с.

- Путенихин, В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. / В.П. Путенихин. - Красноярск, 2000. - 48 с.
- Путенихин, В.П. Трансплантация у лиственницы Сукачева в культуре *in vitro* / В.П. Путенихин, П.Д. Андрианов, М.П. Аверкина // Проблемы генетики и селекции на Урале (Информ. материалы). - Екатеринбург, 1992. - С. 79-81.
- Путенихин, В.П. Лесная популяционная селекция на базе комбинированной оценки генетического разнообразия и продуктивности / В.П. Путенихин, О. Мартинссон // Леса Башкортостан: современное состояние и перспективы. Материалы науч.-практ. конф. - Уфа, 1997. - С. 133-135.
- Путенихин, В.П. Микроразмножение зрелых хвойных растений / В.П. Путенихин, Й.Мачке, Д.Эвальд // Успехи современной биологии. - 1991а. Т. 111. - Вып. 1. - С. 137-143.
- Путенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Урале: Изменчивость и популяционно-генетическая структура [Текст] / В.П. Путенихин, Г.Г. Фарушкина, З.Х. Шигапов. - М.: Наука, 2004. - 276 с.
- Путенихин, В.П. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура) [Текст] / В.П. Путенихин, З.Х. Шигапов, Г.Г. Фарушкина. - М.: Наука, 2005. - 180 с.
- Путенихин, В.П. Андрианов П.Д. Адвентивное корнеобразование у лиственницы в природе и в опыте / В.П.Путенихин, Д.Эвальд, К. Люхлер, П.Д. Андрианов // Освоение Севера и проблема рекультивации: Тез. докл. Междунар. конф. - Сыктывкар, 1991б. - С. 160-161.
- Райт, Дж. В. Введение в лесную генетику [Текст] / Дж Райт М.: Лесная промышленность, 1978. - 470 с.
- Ромедер, Э. Генетика и селекция лесных пород [Текст] / Э.Ромедер, Г. Шенбах. - М.: Сельхозиздат, 1962. - 267 с.
- Семериков, Л.Ф. О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России / Л.Ф. Семериков [и др.] // Лесохозяйственная информация. Науч.-тех. информ. сборник. 1998. - № 9-10. - С. 3-12, 29-39.
- Царев, А.П. Селекция и репродукция лесных древесных пород [Текст] / А.П.Царев, С.П.Погиба, В.В. Тренин. - М.: Логос, 2003. - 520 с.
- Ewald, D. Mikropfropfung adulter Koniferen / D. Ewald, , V.P.,Putenikhin J. Matschke // Allg. ForstZeit. - 1991. Bd. 46. - H. 17. - S. 878-880.
- Ewald, D. The influence of micrografting *in vitro* on tissue culture bahavior and vegetative propagation of old European larch trees / D. Ewald, , U. Kretzschmar // Plant Cell Tissue Organ Culture. - 1996. - V. 44. - P. 249-252.
- Franclet, A. Rejuvenation / A.Franclet, M.Boulay, F.Bekkaoui, Y.Fouret, B.Verschoore-Martouzet, N. Walker // Cell and tissue culture in forestry. V. 1. Dordrecht: M. Nijhoff Publ., 1987. - P. 232-248.
- Improvement of Larch (Lari[sp.) for Better Growth, Stem Form and Wood Quality. Guide of Field Visits. Gap (Hautes-Alpes) – Auvergne and Limousin. September 16-21, 2002. - 120 pp.
- Paques, L.E. Current status of inter- and intraspecific hybridization / L.E. Paques // Results and Future Trends in Larch Breeding on the Basis of Provenance Research: Proceed. IUFRO Centennial Meet. - Berlin, 1992. - P. 108-122.

Поступила в редакцию 1 августа 2007 г.
Принята к печати 15 сентября 2007 г.