



ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ И ЭВОЛЮЦИЯ

© В. Е. Падутов¹,
Л. В. Хотылева², О. Ю. Баранов¹,
С. И. Ивановская¹

¹ Институт леса НАН Беларуси,
Гомель, Республика Беларусь;

² Институт генетики и цитологии
НАН Беларуси, Минск,
Республика Беларусь

✿ Рассмотрены популяционно-генетические изменения у лесобразующих видов, происходящие в настоящее время. Дана оценка влиянию, которое оказывают на генетические ресурсы видов как естественные (глобальные изменения состояния окружающей среды), так и антропогенные (загрязнение окружающей среды, уничтожение и фрагментация лесных угодий, эксплуатация лесов и лесовосстановление, селекция видов, интродукция) факторы.

✿ **Ключевые слова:** лесные экосистемы, генетические ресурсы

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

ВВЕДЕНИЕ

Леса относятся к числу важнейших самовозобновляющихся природных ресурсов, обеспечивая сырье для производства 2500–5000 (в зависимости от расчетов) видов продукции (Оуэн, 1977; Ивлев, 2001). Состояние лесных экосистем, в первую очередь, зависит от состояния древесных пород, которые представляют собой виды-доминанты лесных ценозов. Лесные древесные виды имеют длительный жизненный цикл и произрастают в природных ландшафтах, поэтому для успешной адаптации видов к изменениям условий окружающей среды необходимо сохранение их генетических ресурсов. Вследствие этого, целью сохранения лесных генетических ресурсов, в первую очередь, является не просто создание минимальных условий для выживания видов, а сохранение тех популяций, которые обладают богатыми генофондами.

От величины генетической изменчивости, которой характеризуется популяция, зависит ее способность к адаптации и экологическая пластичность. Чем выше генетический потенциал, тем более сильное воздействие стрессовых ситуаций может выдержать популяция и тем более разнообразные местообитания она может заселять.

На состояние лесных генетических ресурсов негативное влияние оказывают различные факторы, однако, определяющее воздействие среди них имеют антропогенные. Как отмечает Алтухов (1995), вызванный антропогенным воздействием темп вымирания видов превышает все, что известно на этот счет из палеонтологической летописи, а современные способы эксплуатации лесов носят характер катастроф, нередко по интенсивности на порядок превышающих природные (Мамаев и др., 1988). В результате происходит деградация и вымирание популяций различных видов, особенно редких и находящихся под угрозой исчезновения. В совокупности антропогенные факторы могут вызывать изменения, которые не совпадают с характером и темпами природного исторического развития видов, с направлением естественного эволюционного процесса. Каждый вид человеческой деятельности, каждый аспект ведения лесного хозяйства имеют экологический и генетический эффекты и, в настоящее время, крайне необходимо правильно оценивать эти эффекты, если мы хотим сохранить здоровые и устойчивые лесные экосистемы. Влияние различных факторов на состояние лесных генетических ресурсов, неоднократно обсуждалось в ряде публикаций, но наиболее полно они рассмотрены в работах Мамаева с соавторами и Ледига (Мамаев и др., 1988; Ledig, 1992). В целом, эти факторы можно разделить на две основные группы: естественные виды угроз (глобальные изменения состояния окружающей среды) и антропогенные виды угроз (уничтожение лесов, фрагментация лесных угодий, эксплуатация лесов, загрязнение окружающей среды, интродукция, селекция видов, лесовосстановление). Эти виды угроз перекрываются в большой степени и, в каком-либо отдельном случае, может сказываться их взаимодействующее влияние.

ОБСУЖДЕНИЕ

Глобальные изменения состояния окружающей среды

Особую угрозу представляет глобальное потепление, что нашло отражение в Рамочной конвенции ООН по изменению климата (FCCC), которую к 1996 году ратифицировали 159 стран, и в сообщении Межправительственной группы по изменению климата (IPCC) в ее втором оценочном отчете (Lewandrowski, Schimmelpfennig, 2001). В некоторых странах, вследствие этого, разрабатываются сценарии изменения климата. По-видимому, наибольшее внимание этому уделено в США. Для этой страны такие разработки сделаны несколькими организациями, такими как Институт Годдарда по космическим исследованиям (GISS), Геофизическая лаборатория динамики жидкостей (GFDL), Метеорологическое управление Великобритании (UKMO) и Университет шт. Орегон (OSV). Результаты модели GISS, например, рассчитаны для глобальной сети, где каждая ячейка составляет $7,83^\circ$ по широте и $10,00^\circ$ по долготе, хотя сейчас это рассматривается как недостаточно подробная оценка (Ledig, 1992). Анализ показывает, что в результате изменения климата от 38,9 до 55,3 % всех земель в США следует рассматривать как земли нового класса. Это приведет как к расширению сельскохозяйственных площадей за счет природных экосистем, включая лесные, так и к отводу части угодий и пастбищ под облесение (Lewandrowski, Schimmelpfennig, 2001).

Кроме расчетов глобальных изменений, построены математические модели выживания и для некоторых североамериканских лесных древесных пород (Ledig, 1992). Модели показали быстрое полное вымирание таких видов, как бук, береза, сахарный клен и др.

Хотелось бы отметить, что климатические изменения сильнее отражаются на видах, адаптированных только к определенным местообитаниям. Часто такие виды характеризуются более низким уровнем генетического разнообразия, чем родственные им виды, занимающие ареал с широким спектром экологических условий произрастания (Гончаренко, Падутов, 2001; Гончаренко, Силин, 1997).

Наиболее подробный анализ изменений популяционной структуры сделан, например, для сосны Ламберта, произрастающей в Калифорнии, США (Ledig, 1992). Проведенные исследования географических культур этой сосны показали, что использование семян из популяций, расположенных на $4,5^\circ$ южнее по широте ($4,5^\circ$ широты соответствует изменению климата на $2,5^\circ\text{C}$), приводит к 21 % смертности у семян. Следовательно, при изменении климата выживет только 79 % подростка, если даже не учитывать уменьшения продуктивности и устойчивости у выживших деревьев. Кроме того, в южной части ареала сосны Ламберта леса сильно повреждаются патогенными болезнями, при этом частота доминантных генов устойчивости к болезни составляет 3 %. Таким об-

разом, общее число выживших деревьев сосны, после воздействия потепления климата и продвижения на север болезней, составит 2,4 %, предполагая независимое воздействие этих факторов на генофонд. В результате потепления климата увеличивается вероятность засухи и эпидемических вспышек короедов. В настоящее время засуха вызывает 25%-ю смертность деревьев в смешанных типах лесов в Калифорнии. После суммирования действий трех факторов, число выживших деревьев сосны Ламберта составит 1,8 %. Плотность насаждений смешанных типов лесов в Калифорнии — 150 деревьев на га, но конкретно сосны Ламберта — 75 деревьев на га. Следовательно, менее 1,5 деревьев сосны на га останется в лесу после комбинированного воздействия трех факторов. При этом еще не учитывается повышенная вероятность лесных пожаров. Такая низкая популяционная плотность сосны Ламберта приведет к инбридингу (т. е. к скрещиванию между близкородственными деревьями, что ведет к уменьшению жизнеспособности потомства), уменьшению семенной продукции и, в результате, к местному вымиранию сосновых насаждений.

В настоящее время на североамериканском континенте наблюдается усыхание насаждений различных видов елей (Манько, Гладкова, 1999). Хотя факторы, приводящие к ухудшению их состояния, в каждом конкретном случае могут быть разные, однако не исключено, что первопричиной их является именно изменение климата. Следует отметить, что на территории Беларуси последнее десятилетие также ознаменовалось усыханием ельников, которое приняло масштабы, дающие основание рассматривать его как экологическое бедствие в пределах республики (Киселев, Киселева, 2002). Только в 1994–1998 годах пострадало более 18 тыс. га насаждений (Федоров и др., 2000), а к настоящему времени, в связи с резким возрастанием с 2001 года интенсивности усыхания ельников, — более 87 тыс. га, и хотя темпы усыхания в 2005–2006 годах несколько снизились, говорить о стабилизации данного процесса пока не приходится (Усс, 2007).

Однако изменение климатических условий в некоторых случаях может приводить к освоению новых для вида экотопов, как, например, это наблюдается для лиственницы сибирской на северном пределе ее распространения (Телятников, Присяжнюк, 1999).

Загрязнение окружающей среды

Хорошо известно, что загрязнение среды оказывает крайне негативное влияние на жизнеспособность лесных экосистем, особенно вблизи крупных промышленных центров. При этом деградации подвергаются не только древостои, но и другие элементы лесных биоценозов. Так, например, девятилетние исследования в окрестностях города Минска показали, что в хвойных фитоценозах под влиянием промышленных загрязнений выпадает 25–30 % общего количества растительных видов напоч-

венного покрова (Сидорович и др., 1988). Не меньшее влияние оказывают отдельные промышленные гиганты, зона дигрессии насаждений около которых может охватывать более 1000 км² (Черненко, 2003). Следует отметить, что загрязнения, даже в случае отсутствия видимых проявлений деградации насаждений, оказывают влияние на состояние репродуктивных органов древесных растений, в первую очередь на жизнеспособность пыльцы (Третьякова, Бажина, 1999).

В настоящее время для стран СНГ значение этого фактора несколько снижается, так как происходит постепенное уменьшение ущерба лесам от загрязнения из-за перевода теплоэнергетики и транспорта на экологически более чистые виды топлива (Натаров, Срыбный, 2003). Следует отметить, что при снижении удельного веса выбросов стационарных источников, возрастает доля автомобильного транспорта (Гордин, 2003; Кочановский, 2000).

Ряд исследований позволил установить наличие внутривидового генетического разнообразия по устойчивости к загрязняющим веществам среди популяций, семей и клонов (Geburek et al., 1987; Karnosky, Steiner, 1981; Mejnartowicz, 1986; Mejnartowicz et al., 1978). Отпад деревьев, характеризующихся определенными сочетаниями аллельных вариантов различных генов, который происходит под воздействием различных видов загрязнений, оказывает прямое влияние на генетическую структуру популяций (Ledig, 1992).

После катастрофы на Чернобыльской АЭС особую актуальность приобрела проблема радиоактивного загрязнения территории. Однако работы по изучению радиоиндуцированного мутагенеза показывают, что хотя на загрязненных территориях и происходит увеличение мутаций (Ковалевич и др., 2005; Goncharenko et al., 1998), их частота не столь велика, чтобы существенно изменить генетическую структуру популяций. Роль радиоактивного загрязнения в большей степени сказывается в изменении отбора в природных популяциях (Шевченко и др., 1996). В динамике мутационных процессов при хроническом облучении различных организмов можно выделить ряд последовательных этапов: нарастание уровня мутаций, стабилизация уровня мутационных событий, перестройка структуры популяций и их стабилизация в новых условиях (Шевченко, Померанцева, 1985).

Уничтожение и фрагментация лесов

Очистка земель от лесов, в основном для сельского хозяйства и строительства городов, всегда сопровождала развитие цивилизации. Часто, и в прошлом, и в настоящее время, бывшие сельскохозяйственные угодья оставались для зарастания лесом. Однако во многих случаях леса не могли восстановиться, поскольку экстенсивное ведение сельского хозяйства и перевыпас приводили к эрозии, а проводимые рубки уничтожали все потенциальные семенные источники, которые могли бы позволить реколонизировать эти участки.

В Европе и в Африке за исторический период лесные площади сократились примерно на 70 %, а всего на планете, с начала промышленной революции, вырублено больше половины лесов (Страхов, 2003). К 1940 году в южных районах США когда-то огромные древостои сосен болотной, ладанной, ежовой и Эллиота были сведены до маленьких остатков (Оуэн, 1977). Если в XVII в. лесные насаждения на юге России занимали 50 % территории, то к середине XX в. — не более 5–9 % (Новиков, 1979). Вырублены знаменитые поволжские и воронежские дубравы, сосновые боры Мещеры, ельники Прикамья и другие высокопродуктивные насаждения (Мамаев и др., 1988). За 37 лет (с 1946 по 1983 год) площади кедровников в Приморском крае сократились почти наполовину (Козин, Сибирина, 2002), вследствие чего, ареал сосны корейской стал фрагментированным и популяционная структура данного вида, которая образовывалась на протяжении тысячелетий, была нарушена (Великов, Потенко, 2006). В настоящее время угрозу сохранению генофонда видов оказывает не только деятельность госпредприятий, но и незаконная заготовка древесины, которая происходит в различных регионах СНГ (Брезгин, 2003; Побединский, 2002).

Одним из следствий уничтожения лесов является вымирание видов, как крайний случай уменьшения генетического разнообразия. Другим следствием является уменьшение внутривидового генетического разнообразия в результате уничтожения местных популяций. Многие древесные виды обладают клинальной структурой изменчивости, которая коррелирует с градиентами окружающей среды (Грант, 1991; Ивановская, Падутов, 2006; Alden, Loopstra, 1987; Bergmann, 1978). Если один конец клины будет уничтожен, то это приведет к сужению рамок адаптивной генетической изменчивости. Если будет уничтожена не краевая популяция, то соответствующие генотипы могут не восстановиться в какой-либо приемлемый промежуток времени, даже если составляющие их аллели не исчезнут (Hamrick et al., 1991).

Примером может служить сосна желтая. Этот вид изменяется в существенной степени по высотному градиенту в горах Калифорнии. Если генетическую изменчивость среди популяций разделить по градиенту высоты, то каждым 100 м высоты соответствует 2 % общей генетической изменчивости (Ledig, 1992). Нижняя граница распространения сосны сейчас проходит на высоте 600 м над у. м., но еще 150 лет назад она проходила на высоте 40 м. Сплошные рубки, проводимые в предгорьях в начале XX столетия, уничтожили сосновые насаждения и в настоящее время в этих местах произрастают только колючие кустарники. Экстраполяция данных позволяет предположить, что 6% естественного генетического разнообразия было потеряно из-за рубки лесов (Ledig, 1992).

Генетическое разнообразие, присущее определенному виду, может уменьшаться не только в результате уничто-

жения насаждений со своеобразной генетической структурой. Оставшиеся после вырубок участки леса могут быть настолько малы, что сохранившегося количества деревьев будет недостаточно для поддержания первоначальной генетической структуры и уровня генетического разнообразия. Такая тенденция наблюдается, например, в сосновых борах, произрастающих в степях Украины и нечерноземной зоны России. Хотя уровень генетической изменчивости по всем борам в целом мало отличается от такового в популяциях основной части ареала, однако, наименьшая изменчивость наблюдается у самых малых по занимаемой площади насаждений (Гончаренко и др., 1993). Расчеты, произведенные нами на основании изоферментного анализа, показывают, что для поддержания выявленного уровня генетического разнообразия насаждения, например ели европейской, должны включать в себя не менее 60 тыс. деревьев, а сосны обыкновенной — не менее 80 тыс. деревьев (Падутов, 2001). Если в качестве примера использовать данные таксационных показателей в Беларуси для модальных древостоев I бонитета в возрасте 100 лет, то для сосны минимальный размер насаждений должен составлять не менее 300 га, а для ели — не менее 200 га.

Следует отметить, что уменьшение размера отдельных насаждений может происходить не только в результате сокращения лесопокрытой площади (например, в Беларуси она возрастает), но и вследствие возникновения мозаичности лесных и сельскохозяйственных земель. Передача части лесных насаждений под сельскохозяйственные угодья, строительство городов и дорог приводит к фрагментации лесных насаждений. Если в 1926 году городское население в СССР составляло 18 %, то в 1974 году — уже 60 %, и в 80-х годах насчитывалось свыше 2 тыс. городов (Новиков, 1979). В 70-х годах в экономически развитых странах этап урбанизации сменился на субурбанизацию (рост населения пригородных территорий), а затем и на эксурбанизацию (увеличение населения малых городов) (Струк, 2002). С точки зрения сохранения генетического разнообразия лесных насаждений такая эволюция имеет более негативный эффект, чем просто рост населения крупных городов. В этом случае происходит не просто уменьшение лесных территорий за счет насаждений вокруг мегаполисов, в которых и так уже начались процессы деградации из-за выбросов загрязняющих веществ, а расчленение или разъединение ранее единых лесных насаждений, т. е. их фрагментация. В СНГ, по сравнению с европейскими странами, процессы изменения в размещении населения несколько запаздывают по времени, поскольку в СССР, еще в 50–60-х годах, были разработаны ограничительные меры по урбанизации (в первую очередь связанные с пропиской в крупных городах). Однако в настоящее время, например в Беларуси, уже произошла стабилизация доли крупных городов в общем городском населении, и интенсивная урбанизация сменилась первоначальной стадией субурбанизации (Струк, 2002).

Мозаичность лесов оказывает негативное воздействие на генетическое разнообразие и структуру популяций древесных видов, поскольку уменьшаются размеры насаждений, и создаются преграды к обмену генами между ними, который является главным фактором поддержания генетической устойчивости популяционной системы (Алтухов, 2003). Корреляция между состоянием генетических ресурсов популяций и их размерами, связана в первую очередь с тем, что негативные изменения условий окружающей среды в маленьких популяциях в большей степени снижают выживание и репродуктивные возможности, чем в больших (Wilcox, 1980). Кроме того, в небольших по размеру насаждениях, вследствие дрейфа генов, генотипический состав потомства уже в первом поколении будет сильно отличаться от исходной популяции как по частоте, так и по составу аллельных вариантов генов (Мамаев и др., 1984).

Эксплуатация лесов и лесовосстановление

Этот фактор оказывает наверно самое большое влияние на состояние генетических ресурсов лесных видов. Однако влияние различных типов рубок неоднозначно. Как уже упоминалось выше, в данной статье не рассматриваются общие вопросы лесовосстановления или экологические эффекты различных способов рубок, хотя результаты подобных исследований показывают, что при постепенных и выборочных рубках антропогенные нагрузки имеют меньшую величину, чем при сплошных и концентрированных рубках (Побединский, 2002). Здесь хотелось бы отметить, что при концентрированных вырубках, часто без соблюдения сроков примыкания лесосек, создаются пустоши, возобновление которых полноценным генетическим материалом крайне затруднено (Мамаев и др., 1988). По мнению Ледига, наименьшее воздействие оказывают выборочные рубки, а наибольшее — сплошные (Ledig, 1992). Даже оставление маточных деревьев на местах сплошных рубок не может компенсировать удаления большей части деревьев. Подрост, образующийся в результате естественного восстановления, состоит в основном из родственных деревьев, их дальнейшее переопыление между собой еще больше увеличивает действие инбридинга (Hedrick, 1985). В то же время инбридинг, в свою очередь, ведет к ослаблению особей (Инге-Вечтомов, 1989).

Известно, что на устойчивость лесных насаждений при возникновении стрессовых ситуаций оказывают влияние возраст и структура древостоев (Комин, 1996). Одновозрастные насаждения и чистые лесные культуры наименее устойчивы к болезням и неблагоприятным факторам окружающей среды, а это может привести к изменению направления естественного отбора и изменению естественной генетической структуры.

Проведенные исследования показывают, что в отличие от сплошных, постепенные рубки в незначительной мере оказывают отрицательное влияние на генные и

генотипические частоты (Neale, 1985). Кроме того, они предотвращают инбридинг, который может возникать из-за скрещивания близкородственных деревьев. Следует отметить, что Мамаев с соавторами считают мощным фактором нарушения структуры популяций рубки ухода, особенно прореживания и проходные рубки, которые представляют собой в настоящее время завуалированную форму главного пользования и давно уже стали превращаться в метод отрицательного селекционного воздействия на древостой (Мамаев и др., 1988).

Если рассматривать различные типы лесовосстановления, то необходимо отметить, что искусственное лесовосстановление оказывает более негативное влияние на состояние лесных генетических ресурсов, чем естественное. Анализ уровня генетического разнообразия в древостоях, сформированных при различных типах лесовосстановления, показал, что при естественном лесовозобновлении после постепенных рубок возникают только небольшие изменения в генетической структуре насаждений (Ledig, 1992; Savolainen, Kärkkäinen, 1992). В Словакии было проведено исследование природных популяций ели европейской, а также искусственно созданных лесных культур и насаждений, возникших в результате естественного лесовозобновления (Götmögy, 1992). В результате генетического анализа установлено, что в насаждениях, сформированных в результате естественного возобновления, запасы генетических ресурсов оказались такими же, как и в природных популяциях, а в лесных культурах они были ниже. Сравнение уровня генетической изменчивости природных популяций и лесных культур сосны скрученной в Австралии и США (Moran, Bell, 1987) и сосны обыкновенной в Беларуси (Падутаў и др., 1992) также указывает на наличие более обедненного генофонда в ряде лесных культур.

Даже применение для искусственного лесовосстановления семян с лучших лесосеменных плантаций (ЛСП), не уступающих естественным популяциям по запасам генетических ресурсов и сохранившим характерную для них генетическую структуру, не может во всех случаях гарантировать отсутствие негативного влияния на генофонд создаваемых насаждений. Среди возможных причин в первую очередь следует отметить возможность засорения плантаций пылью деревьев из окружающих лесов, которые могут отличаться по своей генетической структуре от насаждений тех районов, где будут использоваться семена. Кроме того, на ЛСП доля различных клонов в образовании семян может меняться из года в год (Savolainen, Kärkkäinen, 1992), что, естественно, будет сказываться на генетическом богатстве производственных партий семян.

Отрицательный эффект на сохранение и восстановление лесных генетических ресурсов в конкретном районе могут оказывать и партии семян из лесов естественного происхождения, если они собраны с небольшого коли-

чества деревьев или в удаленных насаждениях с отличающейся генетической структурой и иным уровнем генетического разнообразия. Переброска семян из разных районов, особенно в неурожайные годы, и загрязнение инорайонным генетическим материалом ведет к разрушению адаптированных комплексов генов, появлению неадаптивных генотипов и, как следствие, к снижению продуктивности и устойчивости популяций (Мамаев и др., 1988). Кроме того, при выращивании в питомниках, особенно в теплицах, т. е. в условиях, резко отличающихся от природных, стабилизирующий отбор уже не охраняет норму, что может вести к появлению в репродуктивной части популяции генотипов, которые в природных условиях погибают на ранних стадиях онтогенеза. Ситуация повторяется при выращивании лесных культур с малым числом посадочных мест — до 3 тыс. экземпляров на га (Мамаев и др., 1988).

Селекция видов

Некоторые древесные виды в настоящее время находятся на ранних стадиях окультуривания и для них проводятся специальные селекционные программы, направленные на улучшение деревьев и получение большего количества продукции. Направленный искусственный отбор может изменять генетическую структуру и уровень генетической изменчивости, характерный для природных популяций (Пути ..., 1985; Brown, Moran, 1979; Ledig, 1992; Lundkvist, 1982). На всех стадиях как селекционной работы, так и искусственного лесовосстановления (проростки, сеянцы, саженцы) происходит отбор, в корне отличающийся от естественного, даже без специального вмешательства человека. Процесс отбора и вегетативного размножения немногих высокопродуктивных плюсовых деревьев, семей, гибридов различного происхождения может приводить к существенным ограничениям генетической изменчивости (Мамаев и др., 1988). Возникающие при этом затраты на поддержание продуктивности и устойчивости насаждений могут быть непомерно высокими, поскольку контролировать среду обитания в лесном хозяйстве несравненно сложнее, чем в сельскохозяйственном производстве. Вследствие этого, селекционные методы наиболее целесообразно применять при выращивании промышленных плантаций (Мамаев и др., 1988).

Следует отметить, что в работе немецких ученых (Müller—Starck, Gregorius, 1986), посвященной анализу ЛСП сосны обыкновенной, подчеркивается недостаточность использования только ЛСП для целей сохранения генетического потенциала природных популяций. Исследования канадских ученых (Cheliak et al., 1988) по ели белой показали, что у деревьев на лесосеменной плантации выявлено только 75 % аллельных вариантов генов, присутствующих в природных популяциях. Анализ природных популяций и плантаций сосны ладанной выявил более низкий уровень генетического разнообразия

на ЛСП по сравнению с естественными насаждениями (Adams, Joly, 1980; Conkle, 1981). В то же время следует отметить, что в ходе закладки плантаций можно сохранить уровень генетической изменчивости, характерный для природных популяций, как это, например, было сделано для ряда плантаций сосны обыкновенной в Швеции (Szmidt, Muona, 1985). Анализ ЛСП сосны обыкновенной и ели европейской на территории Беларуси показал, что одни плантации обладают генетическим разнообразием, превышающим тот уровень, который выявлен у природных популяций, а другие — характеризуются более бедным генофондом (Ивановская, Химченко, 2007; Ивановская и др., 2007; Падутов, 2001).

В соответствии с государственным стандартом Республики Беларусь (СТБ 1709–2006 Устойчивое ..., 2006) на создаваемых «ЛСП-II хвойных видов должно быть представлено потомство не менее 50 плюсовых деревьев. При меньшем количестве клонов необходимый уровень генетической изменчивости этих ЛСП должен быть подтвержден результатами генетического анализа». С 2006 года в республике с использованием методов изоферментного и ДНК-анализа начата планомерная работа по генетической инвентаризации ЛСП и архивно-маточных плантаций, где заготавливаются черенки плюсовых деревьев для создания ЛСП. В России при создании ЛСП, в соответствии с Основными положениями по лесному семеноводству (Основные ..., 1994), также ориентируются на представленность на ЛСП потомства не менее 50 плюсовых деревьев.

Естественно, что случайное смешение даже такого количества клонов плюсовых деревьев, как отмечают некоторые авторы (Ненюхин, 2000), не всегда может быть достаточным. Для предотвращения нежелательных генетических эффектов в ходе селекционной работы в Беларуси, в настоящее время создана информационно-поисковая система о лесных генетических ресурсах древесных растений, в которую заносятся данные о селекционной и генетической оценке объектов постоянной лесосеменной базы (**ПЛСБ**). В ближайшее время планируется совмещение этой базы данных с геоинформационной системой ГИС FORMAP, разработанной для лесного хозяйства Беларуси (Атрошенко, 2000). На основании результатов исследований разрабатывается также программа для определения оптимальных схем закладки ЛСП. Предварительные данные показывают возможность создания новых, а также реконструкции уже существующих ЛСП, которые бы соответствовали современным генетико-селекционным требованиям (Падутов, 2001). Аналогичная работа проводится и в России (Агеенко, 2002).

Таким образом, несмотря на то, что важность развития лесного селекционного семеноводства наука и практика осознали уже более полувека назад (Рутковский, 2003), проблема сохранения генетического разнообразия при создании объектов ПЛСБ остается по-прежнему актуальной и еще нерешенной.

Интродукция

С давних времен практикуется переселение отдельных видов за пределы их ареалов для интродукции в новые, иногда очень отдаленные регионы. Наряду с преднамеренной акклиматизацией, имеет место случайная или стихийная, за счет растений и животных, расселившихся тем или иным способом при невольном содействии людей, хотя и независимо от их намерений. Например, из 1283 видов высших растений Ленинградской области не менее трети — пришлые (Новиков, 1979). Появление интродуцированных видов может нарушить эволюционно сложившееся разделение экологических ниш аборигенных видов, привести к снижению численности или даже вымиранию некоторых видов. Очень существенной угрозой в ряде случаев оказывается влияние конкурентных взаимоотношений между видами-интродуцентами, с одной стороны, и аборигенными видами, с другой (Новиков, 1979). Кроме того, инвазия патогенных болезней и насекомых-вредителей в свою очередь может послужить причиной вымирания ряда популяций различных видов или приводить к изменению насаждений (Оуэн, 1977), что в свою очередь нарушает эволюционно сложившуюся адаптивную генетическую структуру популяций. Третьим важным аспектом воздействия интродукции на сохранение генетических ресурсов, следует отметить возможность гибридизации между местными и интродуцированными близкими видами (Schiller et al., 1986). Появление гибридов с несбалансированными и неадаптивными к местным условиям генотипами, а также засорение местного генофонда чужеродными генами, находится в полном противоречии с целью охраны генетических ресурсов. Происходит разрушение или размывание аборигенного комплекса генов и ухудшение состояния генетических ресурсов местных видов. В Республике Беларусь в соответствии с руководящими документами Министерства лесного хозяйства вводятся «ограничения использования интродуцентов, а также инорайонных происхождений, спонтанная гибридизация с которыми может ухудшить потомство местных популяций и селекционных объектов вследствие заноса и фиксации нежелательных генов» (СТБ 1709–2006 Устойчивое ..., 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, трансформация лесных экосистем зачастую приводит не только к изменениям их эколого-биологических функций, но также имеет и пролонгированный генетический эффект. Так, например, нарушения генетической структуры видов с длительным жизненным циклом, вследствие потери ценных аллельных вариантов и их комбинаций, приводят к снижению пластичности и адаптивности в последующих поколениях. Снижение устойчивости видов-доминантов вызывает изменение в структуре ценоза

или приводит к полной его смене, что также может повлечь за собой утрату ряда видов. Поэтому популяционно-генетические исследования должны быть обязательным компонентом системы мероприятий, направленных на непрерывное и неистощительное лесопользование в комплексном сочетании эколого-природоохранных и социально-экономических функций лесов.

Литература

1. Агеенко А. С., 2002. Подпрограмма «Российский лес»: основные итоги научных исследований // Лесное хозяйство. № 6. С. 9–11.
2. Алтухов Ю. П., 1995. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. Т. 31. № 10. С. 1333–1357.
3. Алтухов Ю. П., 2003. Генетические процессы в популяциях. — М.: ИКЦ «Академкнига», 431 с.
4. Атрощенко О. А., 2000. Географические информационные системы в лесном хозяйстве Беларуси и зарубежных стран // Лесное и охотничье хозяйство. № 2. С. 12–13.
5. Брезгин В. С., 2003. Экологически скорректированная оценка экономического истощения лесных ресурсов Читинской области // Экономика природопользования. Вып. 2. С. 50–59.
6. Великов А. В., Потенко В. В., 2006. Генетические ресурсы сосны корейской на Дальнем Востоке России: теоретические основы и прикладные аспекты. — М.: Наука, 174 с.
7. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., 2001. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. — Гомель: ИЛ НАН Б, 197 с.
8. Гончаренко Г. Г., Силин А. Е., 1997. Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири. Мн.: Тэхналогія, 191 с.
9. Гончаренко Г. Г., Силин А. Е., Падутов В. Е., 1993. Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири // Генетика. Т. 29. № 12. С. 2019–2038.
10. Гордин И. В., 2003. Современная динамика загрязнения окружающей среды // Экономика природопользования. Вып. 2. С. 59–69.
11. Грант В., 1991. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. — М.: Мир, 488 с.
12. Ивановская С. И., Падутов В. Е., 2006. К вопросу о генетико-таксономических взаимоотношениях ели европейской и ели сибирской // Сборник научных трудов ИЛ НАН Беларуси. Вып. 65. Гомель: ИЛ НАН Беларуси. С. 76–86.
13. Ивановская С. И., Химченко Е. Н., 2007. Изоферментный анализ сосны обыкновенной на ЛСП второго порядка Гомельского ПЛХО // Труды БГТУ. Сер. 1. Лесное хозяйство. Вып. XV. Минск. С. 235–239.
14. Ивановская С. И., Химченко Е. Н., Новикова О. М., 2007. Молекулярно-генетический анализ *Pinus sylvestris* на лесосеменных плантациях // Сборник научных трудов ИЛ НАН Беларуси. Вып. 67. Гомель: ИЛ НАН Беларуси. С. 155–162.
15. Ивлев В. А., 2001. Формирование экономического механизма управления лесными ресурсами региона // Экономика природопользования. Вып. 2. С. 15–41.
16. Инге-Вечтомов С. Г., 1989. Генетика с основами селекции. — М.: Высшая школа, 591 с.
17. Киселев В., Киселева Е., 2002. Потепление климата — основная причина усыхания ели // Лесное и охотничье хозяйство. № 4. С. 16–18.
18. Ковалевич А. И., Падутов В. Е., Кончиц А. П. и др., 2005. Качественные изменения в семенной продукции и генетические «портреты» в потомстве основных лесобразующих древесных пород в зонах радиоактивного загрязнения регионов Белорусского Полесья // Лес. Человек. Чернобыль. Основы радиэкологического лесоводства. Гомель. С. 384–423.
19. Козин Е. К., Сибирина Л. А., 2002. Лесовосстановление в кедрово-широколиственных лесах после условно-сплошных рубок // Лесное хозяйство. № 5. С. 20–21.
20. Комин Г. Е., 1996. Возможная реакция лесообразовательного процесса на грядущие изменения климата // Лесоведение. № 5. С. 34–41.
21. Кочановский С., Шершень П., Ванеева И., 2000. Экономический ущерб лесным угодьям Беларуси от загрязнения атмосферного воздуха // Лесное и охотничье хозяйство. № 2. С. 18–19.
22. Мамаев С. А., Махнев А. К., Семериков Л. Ф., 1984. Принципы выявления и сохранения генетических ресурсов древесных растений в лесах СССР // Лесное хозяйство. № 11. С. 35–38.
23. Мамаев С. А., Семериков Л. Ф., Махнев А. К., 1988. О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. № 1. С. 3–9.
24. Манько Ю. И., Гладкова Г. А., 1999. Об усыхании темнохвойных лесов в Северной Америке // Лесоведение. № 5. С. 56–62.
25. Натаров В. М., Срыбный А. В., 2003. Фоновые концентрации загрязняющих веществ в приземном слое атмосферы // Природные ресурсы. № 1. С. 5–14.
26. Ненюхин В. Н., 2000. Изменчивость сосны обыкновенной в лесах Ульяновской области при селекции плюсовых деревьев // Лесоведение. № 5. С. 72–75.
27. Новиков Г. А., 1979. Основы общей экологии и охраны природы. — Л.: Изд.-во Ленингр. ун.-та, 352 с.
28. Основные положения по лесному семеноводству в Российской Федерации, 1994. — М.: Федерал. служба лесн. хоз.-ва России, 22 с.

29. Оуэн О. С., 1977. Охрана природных ресурсов. — М.: Колос, 416 с.
30. Падута У. Я., Сілін А. Е., Лазарава М. С., Ганчарэнка Г. Г., 1992. Параметры генетичнай зменлівасці і дыферэнцыяцыя прыродных і штучнай папуляцый хвой звычайнай (*Pinus sylvestris* L.) у Беларусі // Весці АН Беларусі. № 5–6. С. 72–76.
31. Падутов В. Е., 2001. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. — Гомель: ИЛ НАНБ, 144 с.
32. Побединский А. В., 2002. Рационально использовать лесные богатства России // Лесное хозяйство. № 6. С. 2–5.
33. Пути генетического улучшения лесных древесных растений, 1985/ под ред. И. С. Мелихова. М.: Наука, 240 с.
34. Рутковский И. В., 2003. Перспективы развития лесного семеноводства // Лесное хозяйство. № 2. С. 8–10.
35. Сидорович Е. А., Алехно А. И., Бусько Е. Г. и др., 1988. Экологический мониторинг лесных ландшафтов Белоруссии. — Минск: Наука и техника, 206 с.
36. СТБ 1709–2006. Устойчивое лесопользование и лесопользование. Лесное семеноводство. Общие требования. Минск, 2006.
37. Страхов В. В., Писаренко А. И., 2003. Леса России в современном мире // Лесное хозяйство. № 4. С. 5–7.
38. Струк М. И., 2002. Субурбанизация и охрана природы пригородных территорий // Природные ресурсы. № 4. С. 87–96.
39. Телятников М. Ю., Пристяжнюк С. А., 1999. Местообитания и особенности произрастания лиственницы сибирской на северном пределе распространения в Западной Сибири // Лесоведение. № 5. С. 77–80.
40. Третьякова И. Н., Бажина Е. В., 1999. Качество пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах озера Байкал // Лесоведение. № 4. С. 30–38.
41. Усс Е. А., 2007. Естественное возобновление усыхающих еловых древостоев под пологом и на вырубках // Лесное и охотничье хозяйство. № 9. С. 19–23.
42. Федоров Н., Гвоздев В., Поплавская Л., 2000. К вопросу лесовосстановления еловых вырубков // Лесное и охотничье хозяйство. № 1. С. 13–14.
43. Черненко Т. В., 2003. Подходы к количественной оценке биологического ущерба лесных сообществ в условиях техногенной нагрузки // Экология. № 3. С. 163–170.
44. Шевченко В. А., Абрамов В. И., Кальченко В. А. и др., 1996. Генетические последствия для популяций растений радиоактивного загрязнения окружающей среды в связи с Чернобыльской аварией // Радиационная биология. Радиозоология. Т. 36. Вып. 4. С. 531–545.
45. Шевченко В. А., Померанцева М. Д., 1985. Генетические последствия ионизирующих излучений. М., 144 с.
46. Adams W. T., Joly R.J., 1980. Allozyme studies in loblolly pine seed orchards: Clonal variation and frequency of progeny due to self-fertilization // *Silvae Genet.* Vol. 29. P. 1–4.
47. Alden J., Loopstra C., 1987. Genetic diversity and population structure of *Picea glauca* on an altitudinal gradient in interior Alaska // *Can. J. For. Res.* Vol. 17. P. 1519–1526.
48. Bergmann F., 1978. The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce (*Picea abies*) along similar climatic gradients // *Theor. Appl. Genet.* Vol. 52. P. 57–64.
49. Brown A. H. D., Moran G. F., 1981. Isozymes and the genetic resources of forest trees // *Proc. of the Symposium on Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects, Berkeley, July 27, 1979* / Eds. M.T.Conkle, USDA Forest Service, Gen. Tech. Rep. PSW-48. P. 1–10.
50. Cheliak W. M., Murray G., Pitel J. A., 1988. Genetic effects of phenotypic selection in white spruce // *For. Ecol. Manage.* Vol. 24. P. 139–149.
51. Conkle M. T., 1981. Isozyme variation and linkage in six conifer species // *Proc. of the Symposium on Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects, Berkeley, July 27, 1979* / Eds. M. T. Conkle, USDA Forest Service, Gen. Tech. Rep. PSW-48. P. 11–17.
52. Geburek T., Scholz F., Knabe W., Vornweg A., 1987. Genetic studies by isozyme gene loci on tolerance and sensitivity in an air polluted *Pinus sylvestris* field trial // *Silvae Genet.* Vol. 36. P. 49–53.
53. Goncharenko G. G., Silin A. E., Khotylyeva L. V. et al., 1998. Genetic consequences of the Chernobyl accident. // *Journal of Environmental radioactivity.* Vol. 42. P. 11–27.
54. Gömöry D., 1992. Effect of stand origin on the genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) populations // *For. Ecol. Manage.* Vol. 54. P. 215–223.
55. Hamrick J. L., Godt M. J. W., Murawski D. A., Lovell M. D., 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology // *Genetics and Conservation of Rare Plants* / Eds D.A.Flank, K.E.Holsinger, Oxford Univ. Press, N. Y. P. 75–86.
56. Hedrick P. W., 1985. Inbreeding and selection in natural populations // *Lecture Notes in Biomathematics.* Vol. 60: Population Genetics in Forestry / Eds. H. R. Gregorius. P. 71–91.
57. Karnosky D. F., Steiner K. C., 1981. Provenance and family variation in response of *Fraxinus americana* and *F. pennsylvanica* to ozone and sulfur dioxide // *Phytopathology.* Vol. 71. P. 804–807.

58. *Ledig F. T.*, 1992. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems // *Oikos*. Vol. 63. P. 87–108.
59. *Lewandowski J., Schimmelpfennig D.*, 2001. Экономические последствия изменения климата на сельское хозяйство США: оценка недавних свидетельств // Экономика природопользования. Вып. 2. С. 49–73.
60. *Lundkvist K.*, 1982. Genetic structure in natural and cultivated forest tree populations // *Silva Fennica*. Vol. 16. P. 141–149.
61. *Mejnartowicz L. E.*, 1986. Genotypes of Scots pine trees differing in resistance to the action of fluoride and sulphur dioxide described on the basis of glutamic-oxalacetic-transaminase isoenzymes // *Folia phisiologica et genetica*. Vol. 1. P. 139–146.
62. *Mejnartowicz L., Bialobok S., Karolewski P.*, 1978. Genetic characteristics of Scots pine specimens resistant and susceptible to SO₂ action // *Arboretum Kornickie Rocznik*. Vol. 23. P. 234–238.
63. *Moran G. F., Bell I. C.*, 1987. The origin and genetic diversity of *Pinus radiata* in Australia // *Theor. Appl. Genet.* Vol. 73. P. 616–622.
64. *Müller-Starck G., Gregorius H. R.*, 1986. Monitoring genetic variation in forest tree population // Proc. 18th IUFRO World Congress, Ljubljana, September 7–21, 1986. Ljubljana, Div. 2. Vol. 2. P. 589–599.
65. *Neale D. B.*, 1985. Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglasfir in Southwest Oregon // *Forest Sci.* Vol. 31. P. 995–1005.
66. *Savolainen O., Kärkkäinen K.*, 1992. Effect of forest management on gene pools // *New Forests*. Vol. 6. P. 372–383.
67. *Schiller G., Conkle M. T., Grunwald C.*, 1986. Local differentiation among Mediterranean of Aleppo pine in their isoenzymes // *Silvae Genet.* Vol. 35. P. 11–19.
68. *Szmidt A. E., Muona O.*, 1985. Genetic effects of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) domestication // *Lecture Notes in Biomathematics*. Vol. 60: Population Genetics in Forestry / Eds. H. R. Gregorius. P. 241–252.
69. *Wilcox B. A.*, 1980. Insular ecology and conservation // *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* / Eds. M.E.Soule, B. A. Wilcox, Sinauer, Sunderland, MA, P. 95–117.

Genetic effects of transformation of forest ecosystems

V. E. Padutov, L. V. Khotyleva, O. Yu. Baranov, S. I. Ivanovskaya

☼ **SUMMARY:** The paper covers the now population and genetic changes in forest forming species. An estimate is made of the effects exerted on genetic resources of the species by both natural environmental (global environmental changes) and human-made (environmental contamination, deforestation and fragmentation of woodlands, forest exploitation and reforestation, forest tree breeding, introduction) factors.

☼ **KEY WORDS:** forest ecosystems, genetic resources