

А. И. Ковалевич, директор; А. П. Кончиц, ст. науч. сотрудник; А. И. Сидор, ст. науч. сотрудник
(Институт леса НАН Беларуси)

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЛЕСОСЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЙ С ЗАДАННОЙ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА

A method and a relevant software have been developed to establish seed orchards with preset population and genetic structures. These make allowance for the genetic characteristics, combination capacity and generative features of clones. The method enables one to increase the level of genetic variation in seed orchards and thus resistance of the artificial stands to be established. In parallel with the optimization of population and genetic structures of seed orchards and their seed progeny this approach permits to find quantitative justification for a number of important problems in population genetics of forest woody plants such as dimensions of genetic reserves and minimum allowable number of clones per seed orchard.

Важность роли генетико-эволюционных факторов в устойчивости лесных экосистем общепризнанна. Основой устойчивости лесных экосистем является стабильность популяционно-генетической структуры насаждений лесных древесных растений [1]. Внутривидовой полиморфизм, определяющий эту стабильность, довольно высок в популяциях основных лесобразующих видов [2]. Его формирование происходит в процессе длительного естественного отбора.

В то же время при ведении лесовосстановления на селекционно-генетической основе особая роль отводится селекции, направленной на отбор и размножение наиболее ценных природных популяций, экотипов, форм, отдельных плюсовых деревьев и гибридов, отличающихся быстрым ростом, высоким качеством ствола и рядом других хозяйственно-ценных признаков. При этом стабильность популяций может быть нарушена ввиду того, что они нередко создаются из семян, полученных от небольшого числа деревьев, что может привести к снижению полиморфизма и, как следствие, к меньшей устойчивости создаваемых насаждений. Снижение полиморфизма при создании искусственных лесных насаждений не только предполагается, но и доказано экспериментально [3].

В настоящее время в Беларуси 15% насаждений создаются с использованием семенного материала лесосеменных плантаций (ЛСП). В лесном семеноводстве лесосеменные плантации занимают особое место и являются неотъемлемым элементом селекционных программ. Их основная задача – получение в течение длительного времени ценных по наследственным свойствам семян лесных древесных пород. Создаваемые на основе индивидуального фенотипического отбора ЛСП способствуют внедрению в процесс лесовыращивания ценных по продуктивности, качеству древесины, устойчивости к неблагоприятным условиям среды и другим селектируемым признакам биотипов лесных пород и рассматриваются

как одна из наиболее эффективных форм организации лесного семеноводства. Так как эксплуатация семенных плантаций хвойных их может продолжаться несколько десятилетий, т. е. семенное потомство плантаций в течение этого периода будут применяться для создания насаждений. Ввиду этого закладка лесосеменных плантаций является сложным и ответственным этапом. Популяционно-генетическая структура плантаций будет передана создаваемым на ее основе насаждениям. Таким образом, недостатки генетической структуры плантации могут негативно отразиться на состоянии, продуктивности и устойчивости будущих насаждений. Необходимо отметить, что наряду с генетическими факторами следует учитывать репродуктивные и фенологические свойства клонов, схемы их смешения, особенности их фенотипов.

В настоящее время лесосеменные плантации рассматриваются не только как средство обеспечения лесовосстановления семенами с улучшенными наследственными свойствами, но и как одна из действенных форм системы мероприятий по сохранению и воспроизводству генетических ресурсов природных популяций [4].

Проблеме сохранения генетического разнообразия природных лесов при создании искусственных популяций посвящен ряд работ, где отмечается важность использования для этой цели всего генетического потенциала вида.

Браун и Моран [5], используя данные изоферментного анализа, показали, что, если необходимо сохранить генетические ресурсы популяций лесных древесных видов, то нельзя основываться на сборе семян с ограниченного числа деревьев, поскольку это приводит к формированию генетически обедненных популяций и, следовательно, к их большей уязвимости к неблагоприятным факторам внешней среды.

В своей работе [6] Хэмрик и Готт также подчеркивают, что сбор семян с отдельных деревьев, как это практикуется при лесовосста-

новлении, не может сохранить природные аллельные и генотипические частоты. И если лесоводы пытаются воссоздать насаждение в его природном местообитании, то изменения в генотипических частотах препятствуют успешному лесовосстановлению. Хэмрик и Годт [6] отмечают, что «за счет рекомбинации и природного отбора может быть все-таки восстановлен естественный генетический состав насаждения, однако для этого процесса необходим период времени в течение нескольких поколений и он может привести к плохо адаптированным популяциям».

В работе Морша и Белла [7] по *Pinus radiata*, в которой были проанализированы культуры этого вида в Австралии и природные популяции в Америке, показано, что значения всех параметров генетической изменчивости в культурах ниже. Аналогичные данные получены при анализе лесных культур ели европейской в Словакии [8]. При этом необходимо отметить, что в популяциях, сформированных в результате естественного возобновления, запасы генетических ресурсов оказались такими же, как и в природных популяциях.

При анализе географических культур ели европейской, заложенных по международной программе IUFRO, шведскими учеными [3] отмечено резкое снижение генетического потенциала данного вида в культурах по сравнению с природными популяциями.

В исследовании канадских ученых [9] по ели белой отмечается, что у деревьев на лесосеменной плантации выявлено только 75% аллелей, присутствующих в природных популяциях. Сравнение природных популяций и плантаций сосны ладанной выявил более низкий уровень генетического разнообразия на лесосеменных плантациях [10, 11]. В Швеции на лесосеменных плантациях сосны обыкновенной удалось сохранить уровень изменчивости, характерный для природных популяций этого вида [12].

В связи с тем, что лесовосстановление все больше осуществляется за счет семян, собранных на лесосеменных плантациях, встает ряд вопросов: произошли ли изменения в размахе генетической изменчивости при формировании плантаций по сравнению с естественными популяциями данного лесосеменного района? не формируем ли мы заранее ущербные, генетически обедненные леса, даже если в составе плантаций потомки плюсовых деревьев?

Таким образом, возникает противоречие: с одной стороны селекция предусматривает отбор и использование на лесосеменных плантациях относительно небольшое количество элитных клонов, что может привести к изменению популяционно-генетической структуры

плантации, с другой – внутривидовой полиморфизм искусственно создаваемых объектов должен быть максимально приближен к существующему в естественных популяциях основных лесобразующих видов.

Однако несмотря на интерес, который вызывает проблема сохранения генетического потенциала лесов, практически нет работ по методам улучшения популяционной структуры искусственных насаждений.

Ввиду этого, ответ на следующий вопрос важен как с теоретической, так и с практической точек зрения: клоны каких плюсовых деревьев и в каком количестве следует использовать при создании лесосеменной плантации, чтобы ее популяционно-генетическая структура, а также популяционно-генетическая структура семенного потомства максимально соответствовала природной.

Для сохранения баланса между отбором генотипов с высоко предсказуемой селекционной ценностью и одновременно поддержанием уровня изменчивости растений необходимо решение следующих задач:

- разработка и использование методов генетической сертификации ЛСП и их семенного материала на основе применения изоферментных, молекулярных маркеров ДНК и других методов;
- создание математической модели ЛСП и селекционного процесса.

Современная популяционная генетика и селекция характеризуется высоким уровнем математизации на всех уровнях, начиная от обработки данных наблюдений и экспериментов и заканчивая построением функциональных математических моделей изучаемых процессов [13–15].

Популяции лесных древесных растений являются сложными структурно-функциональными объектами. ЛСП является примером искусственно созданной популяции лесных древесных растений, играющей значительную роль в процессе лесовосстановления [16].

На особенности их функционирования оказывают влияние как объективные популяционно-генетические процессы, так и субъективные факторы, обусловленные их искусственным происхождением. При моделировании популяционно-генетических аспектов ЛСП необходимо учитывать вероятностный характер и их функционирования, носящих вероятностный характер, целесообразно применять методы имитационного моделирования (метод Монте-Карло).

Этот метод предусматривает генерацию случайно распределенных популяций в соответствии с заданным законом распределения их аллельных частот.

В настоящее время благодаря внедрению методов молекулярно-генетического анализа, в первую очередь изоферментного маркирования, [2] получено большое количество генетических портретов плюсовых деревьев. Наряду с этим, в базе данных «Селекционный фонд лесных пород Беларуси» [17] хранятся подробные описания фенотипов плюсовых деревьев, используемых при закладке ЛСП.

На основе накопленной генотипической и фенотипической информации имеется возможность создания лесосеменных плантаций с заданными генетическими характеристиками. С использованием данных генетической паспортизации клонов плюсовых деревьев и их генеративных характеристик можно рассчитать основные генетические характеристики как самой плантации, так и получаемого на ней семенного потомства.

При проектировании плантаций с заданной генетической структурой предполагается производить поиск оптимального набора клонов среди заданных плюсовых деревьев с известной генетической структурой.

В качестве критерия оптимизации можно использовать следующие широко распространенные популяционно-генетические характеристики: доля полиморфных генов, среднее числа аллелей на ген, ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность популяции. Для установления степени различий в генетической структуре насаждений как уже существующих, так и вновь создаваемых, используется коэффициент генетической дистанции Ней D_N [18], который учитывает межпопуляционные различия в аллельных частотах по всем проанализированным генам:

$$D_N = -\ln \frac{\sum \sum X_{ij} \cdot Y_{ij}}{\sqrt{(\sum \sum X_{ij}^2 + (\sum \sum Y_{ij}^2))}},$$

где x_{ij} и y_{ij} – частоты i -того аллеля j -того гена в сравниваемых насаждениях.

Если D_N равно 0, то генетическая структура насаждений идентична. Чем больше значение D_N , тем меньше сходства наблюдается между сравниваемыми насаждениями.

Для создания лесосеменной плантации с популяционно-генетической структурой, максимально приближенной к естественной, следует минимизировать D_N , определяющий отклонение генетических частот планируемой плантации от естественных популяций. При использовании данного критерия оптимизации генетико-популяционный портрет плантации и все ее другие популяционно-генетические характеристики будут макси-

мально приближены к наблюдаемым в естественных насаждениях.

$$D_N(P_{nat}, P) \rightarrow \min.$$

Входными данными для проведения поиска оптимальной структуры ЛСП являются:

- генетические (изоферментные) характеристики плюсовых деревьев;
- генетическое описание естественной популяции;
- общее количество клонов, включенных в плантацию;
- количество рамет клонов;
- генеративные особенности клонов;
- схемы размещения клонов;
- метод оптимизации и его параметры.

Входными данными являются:

- оптимальный набор клонов проектируемой плантации;
- генетическая структура семенного потомства.

На рис. 1 приведена схема получения заданной генетической структуры лесосеменной плантации и ее семенного потомства.

В случае достаточно большой плантации состоящей из клонов с одинаковыми генеративными свойствами, выполняются условия панмиксичности плантации. При этом ввиду закона Харди Вайнберга популяционно-генетические структуры самой плантации и ее семенного потомства совпадают.

На практике необходимо уточнение этой модели путем учета влияния генеративных особенностей клонов и их пространственного расположения на генетический портрет потомства.

На рис. 2 показана величина сходства (коэффициент дистанции Ней D_N) популяционно-генетических структур плантации и ее семенного потомства в зависимости от количества рамет клонов, полученная с использованием имитационного моделирования.

Таким образом, при существующем подходе генетические характеристики определялись лишь для уже созданных селекционных объектов и при этом зачастую констатировался их недостаточно высокий уровень, то на основе предложенного подхода возможно контролировать генетическую структуру создаваемых селекционных объектов и их семенного потомства и приближать ее к естественной. Решение этой задачи соответствует одному из принципов лесной сертификации: поддержание внутривидового биоразнообразия основных лесобразующих пород на естественном популяционно-генетическом уровне.

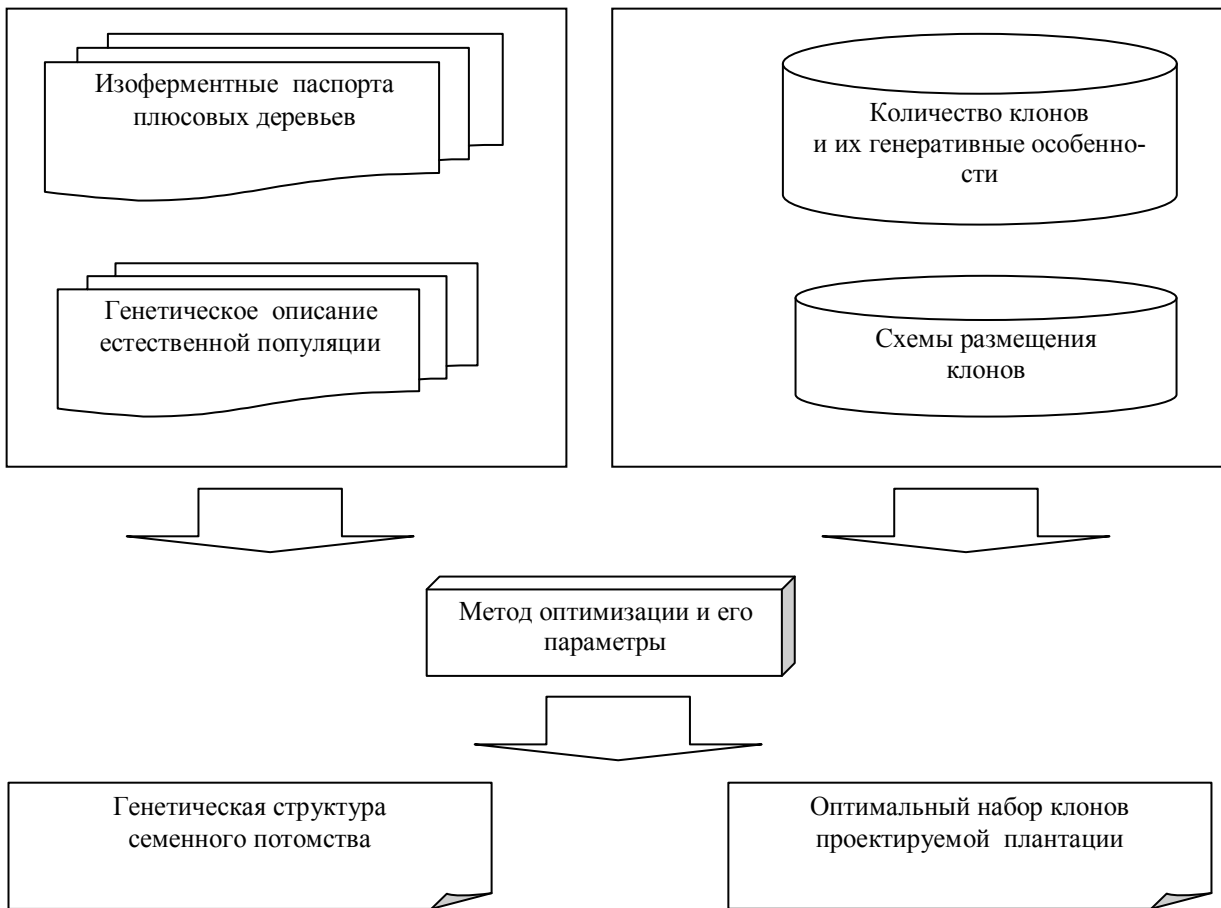


Рис. 1. Схема оптимизации генетической структуры лесосеменной плантации и ее семенного потомства

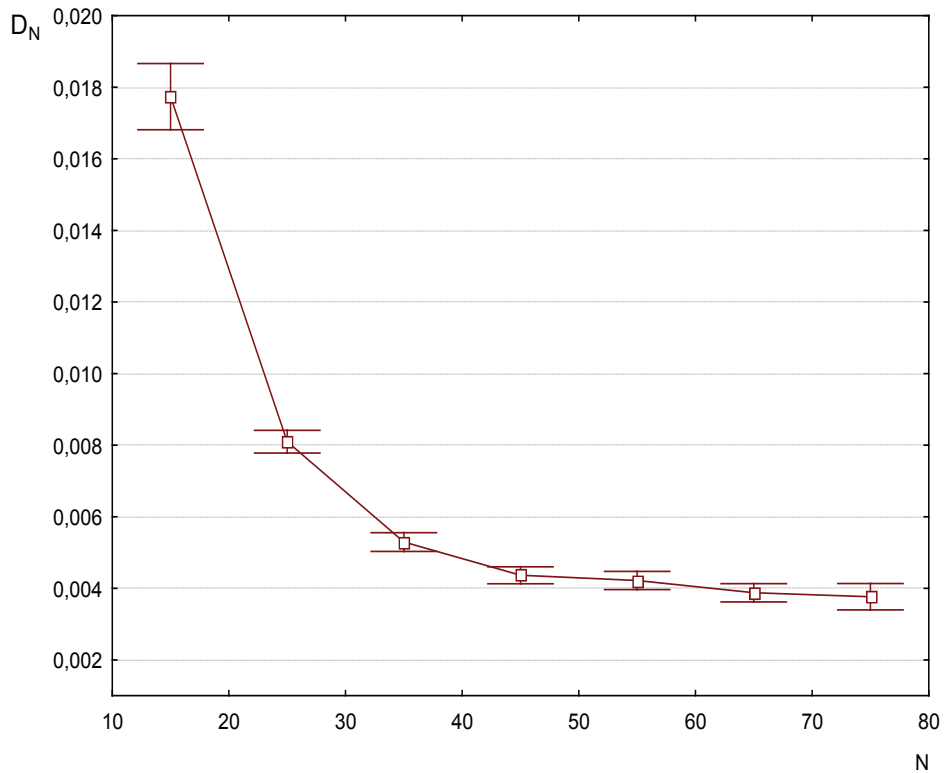


Рис. 2. Зависимость сходства популяционно-генетических структур плантации и ее семенного потомства от количества рамет клонов

Литература

1. Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
2. Падутов, В. Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси / В. Е. Падутов. – Гомель, 2001. – 144 с.
3. Lagercrantz, U. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation / U. Lagercrantz, N. Ryman // *Evolution*. – 1990. – Vol. 44. – P. 38–53.
4. Ефимов, Ю. П. Современные методы и технологии создания постоянной лесосеменной базы на генетико-селекционной основе / Ю. П. Ефимов // *Лесн. хоз-во*. – 1984. – № 4. – С. 20–24.
5. Brown, A. H. Isozymes and the genetic resources of forest trees / A. H. Brown, G. F. Moran // *Proc. Symp. Is. North Am. For. Trees and For. Ins.* / M. T. Conkle (tech. coord.), Berkeley. – 1981. – P. 1–10.
6. Hamrick, J. L. Allozyme diversity in plant species / J. L. Hamrick, M. J. W. Godt // *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources. Chapter 3* / A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler and B. S. Weir (eds.). – Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. – 1989. – P. 43–63.
7. Moran, G. F. The origin and genetic diversity of *Pinus radiata* in Australia / G. F. Moran, I. C. Bell // *Theor. Appl. Genet.* – 1987. – Vol. 73. – P. 616–622.
8. Gomory, D. Effect of stand origin on the genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) populations / D. Gomory // *For. Ecol. Manage.* – 1992. – Vol. 54. – P. 215–223.
9. Cheliak, W. M. Population structure and mating system of white spruce / W. M. Cheliak, J. A. Pitel, G. Murray // *Can. J. For. Res.* – 1985. – Vol. 15. – P. 301–308.
10. Adams, W. T. Genetics of allozyme variants in loblolly pine / W. T. Adams, R. J. Joly // *Heredity*. – 1980. – Vol. 71. – P. 33–40.
11. Conkle, M. T. Isozyme variation and linkage in six conifer species / M. T. Conkle // *Proc. Symp. Is. North Am. For. Trees and For. Ins.* / M. T. Conkle (tech. coord), Berkeley. – 1981. – P. 11–17.
12. Szmidt, A. E. Genetic effects of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) domestication / A. E. Szmidt, O. Muona // *Lect. Notes Biomath.* – 1985. – Vol. 60. – P. 241–252.
13. Айала, Ф. Введение в молекулярную и эволюционную генетику / Ф. Айала. – М.: Мир, 1982. – 230 с.
14. Животовский, Л. А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях / Л. А. Животовский // *Итоги науки и техники. Общая генетика*. – М.: ВИНТИ, 1983. – С. 76–104.
15. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции / С. Г. Инге-Вечтомов. – М.: Высшая школа, 1989. – 591 с.
16. Царев, А. П. Генетика лесных древесных пород: учеб. для вузов / А. П. Царев, С. П. Погиба, В. В. Тренин. – Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 2000. – 340 с.
17. Кончиц, А. П. База данных по учету селекционно-генетических ресурсов лесных древесных пород / А. П. Кончиц, А. И. Ковалевич // *Леса Беларуси и их рациональное использование: материалы Междунар. науч.-тех. конф., Минск, 29–30 нояб. 2000 г.* / БГТУ. – Минск: БГТУ, 2000. – С. 19–21.
18. Nei, M. Genetic distance between populations / M. Nei // *Amer. Nat.* – 1972. – Vol. 106. – P. 283–292.