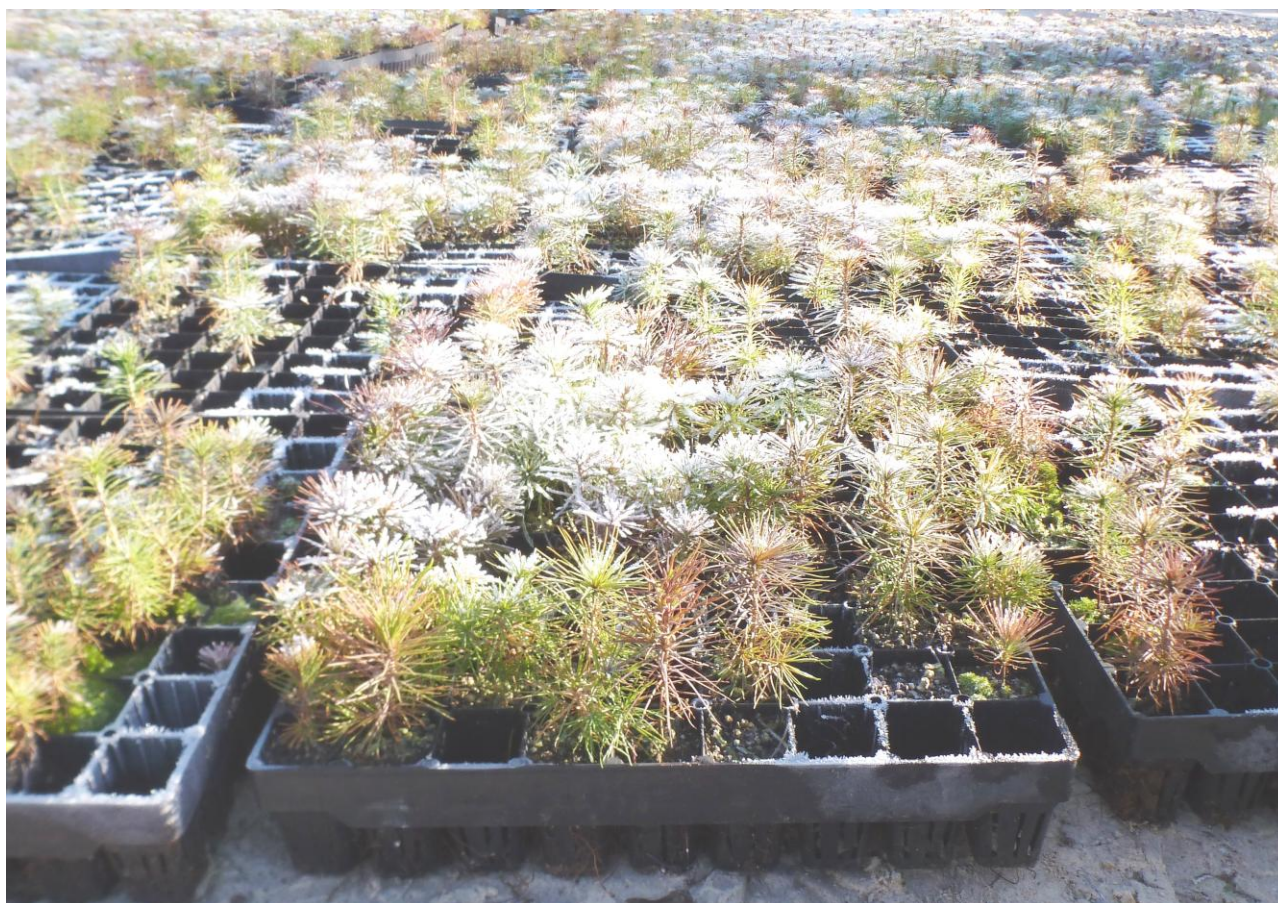


Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
«Пермский государственный аграрно-технологический университет  
имени академика Д.Н. Прянишникова»

**М. В. Rogozin**

# **ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ**

Сетевое учебное издание



2018

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
«Пермский государственный аграрно-технологический университет  
имени академика Д.Н. Прянишникова»

**М. В. Rogozin**

# **ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ**

Сетевое учебное издание

Рекомендовано УМО РАЕ  
По классическому университетскому  
И техническому образованию в качестве  
Учебного пособия для студентов высших  
учебных заведений, обучающихся  
по направлениям подготовки  
(специальностям):  
35.03.01 «Лесное дело»  
(квалификация бакалавр);  
35.04.01 «Лесное дело»  
(квалификация магистр)

© Rogozin M. V., 2018  
© Пермский государственный  
аграрно-технологический университет, 2018  
© ИД «Академия Естествознания»  
© АНО «Академия Естествознания»  
ISBN 978–5–91327–507–3

Москва  
2018

УДК 630\*232.1: 630\*165: 630\*5(470.53)

ББК 43.4.

Разработано в соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом высшего профессионального образования, утвержденным Приказом Минобрнауки России от 1 октября 2015 г. № 1082.

Р 59 **Рогозин М. В.**

Лесная селекция: учебное пособие. – М.: Издательский дом Академии Естествознания, 2018. – 298 с. Режим доступа <https://.....>

**ISBN 978–5–91327–507–3**

Рассмотрены методы селекции сосны обыкновенной и ели финской на примере анализа развития высот 1886 семей в 15 испытаниях в Пермском крае, всего 80 тыс. растений. Показано применение биометрии, трех законов развития древостоев, наследуемости и коррелятивной селекции. Заканчивается пособие программой селекции хвойных пород нового поколения. Рассмотрена методика и техника испытаний, включающая 16 отличий при выращивании посадочного материала. Показано, почему следует минимизировать возраст оценок быстроты роста у происхождений до 4 лет, у семей сосны до 6–10 лет, и у семей ели до 4 лет, сокращая объем выборки на семью до 20–30 растений. Даны примеры отбора на общую комбинационную способность по 2–4 урожаям, селекции по морфотипу и по параметрам структуры древостоя, в частности, по сбегу ствола 1.2–1.3 см/м. Показано, как была обнаружена своеобразная эпигенетическая «память» у семей о том, в каких условиях формировались их родители, и почему именно в них потомство росло лучше, резко реагируя на изменение густоты, а также почвенных условий в тест-культурах буквально на одну градацию. По этим причинам исходный материал рекомендовано отбирать в насаждениях-аналогах, сформировавшихся из малой начальной густоты и при точном совпадении эдатопа. Предполагается, что в них будет наилучшее соотношение правых и левых форм, обеспечивающих гомеостаз уже дочерних культур. В селекции промышленных сортов нужно знать модели хода роста плантационных культур и направлять развитие потомств точно по этим моделям, подбирая для них целевые потомства по началу траекторий их роста в раннем возрасте, и далее поддерживать эту траекторию регуляцией густоты. Описан также новый метод селекции ели по хемомаркерам хвои, опознающий до 50–83% быстрорастущих семей. Рассмотренные методы и их результаты лежат в основе новой парадигмы лесной селекции, и в ней состоит принципиальная новизна пособия. Применение новых методов и их результатов повысит продуктивность дочерних культур, в зависимости от системы селекции, на 9–20%.

Использовано 94 рисунка, 47 таблиц, библиография из 208 названий.

Для студентов, аспирантов, научных и инженерно-технических работников.

#### **Рецензенты:**

**Ю. П. Демаков** – проф. кафедры лесных культур, селекции и биотехнологии Поволжского государственного технологического ун-та, д. б. наук (г. Йошкар-Ола)

**В. В. Тараканов** – проф. кафедры селекции, генетики и лесоводства Новосибирского государственного аграрного ун-та, д. с.-х. наук

**В. И. Михин** – зав. кафедрой лесных культур, селекции и лесомелиорации Воронежского государственного лесотехнического ун-та, д. с.-х. наук

**И. Ю. Исаков** – доцент кафедры лесных культур, селекции и лесомелиорации Воронежского государственного лесотехнического ун-та, к. с.-х. наук

**ISBN 978–5–91327–507–3**

© Рогозин М. В., 2018

© Пермский государственный

аграрно-технологический университет, 2018

© ИД «Академия Естествознания»

© АНО «Академия Естествознания»

## Предисловие

Дисциплина «Лесная селекция» относится к вариативной части обязательных дисциплин по направлению подготовки 35.03.01 «Лесное дело» и формирует систему знаний и навыков по использованию внутривидовой изменчивости лесных пород с применением разных систем селекции. Пособие разработано в результате преподавания данной дисциплины в Пермской государственной сельскохозяйственной академии (с 2017 г. Пермский государственный аграрно-технологический университет) на кафедре лесоводства и ландшафтной архитектуры в течение 7 лет и включает 8 глав и 70 вопросов. Они могут быть объединены в рабочей программе в 4 раздела:

1. Предмет лесной селекции, методика и планирование опытов.
2. Развитие деревьев, древостоев и наследуемость роста.
3. Селекция сосны на общую комбинационную способность.
4. Селекция ели и программа селекции хвойных для плантационного выращивания в лесосеменном районе.

В содержании выделены курсивом и отмечены звездочкой разделы по углубленному изучению ряда вопросов для магистрантов и аспирантов.

Пособие дополняет учебник «Селекция лесных и декоративных древесных растений» (Царев, Погиба, Лаур, 2014) и детализирует частную селекцию сосны обыкновенной и ели финской. На примере этих пород рассмотрена их селекция для создания культур плантационного типа. Целью курса является целостное представление о начальных этапах работ по выведению промышленных сортов хвойных пород для лесосеменного района. Такой подход в обучении данной дисциплины ранее не применялся.

Размножение получаемых сортов (точнее, кандидатов в сорта) в пособии не рассматривается, так как этот этап работ вторичен и известен хорошо. Кроме того, сокращение времени в учебных планах на многие лесные дисциплины привело нас к пониманию того, что нужны крупные обобщения с выдвиганием новой парадигмы лесоводства, где селекция выступает на острие усилий человека при улучшении и выращивании лесов. Однако, представляя механизм развития леса в виде неких фрагментов знаний о них из лесоведения, таксации и лесных культур, усилия эти подобны тому, как ребенок сначала разбирает сложный прибор, а затем пытается его собрать, да еще и улучшить.

Поэтому в учебнике есть специальная глава о законах развития лесных насаждений. Показано, как стремление выполнять некоторые доктрины лесоводства буквально останавливало развитие лесных наук. Вставка этой главы обусловлена также отсутствием освещения этих законов в учебниках.

Древостой осваивает некое жизненное пространство (экологическую нишу). Рано или поздно он занимает ее, достигая предела биопродуктивности.

Казалось бы, мысль о достижении этого предела вполне отвечает идеям и законам экологии – закону популяционного максимума Ю. Одума, теории лимитов популяционной численности Х. Андресарты – Л. Бирча и теории биоценотической регуляции численности популяции К. Фридрихса (по Реймерс, 1994, с. 79). Однако законы эти в моделировании роста древостоев в таксации, лесоведении, лесоводстве, лесных культурах и селекции использовали немногие (Разин, 1979; Нагимов, 2002; Рогозин, Разин, 2015). Даже в самой простой модели лесной экосистемы – лесных культурах – управление ею осуществляется на основе опытных данных и объединяющей теории развития лесных насаждений пока нет.

Изложение построено на постепенном усложнении материала, начиная с основ биометрии и методов селекции, далее описаны результаты изучения хода роста древостоев и законы их развития. Затем подведены итоги селекции потомства 1886 материнских деревьев сосны обыкновенной и ели финской. Анализ полученных экспериментальных фактов служит основой для выводов, выдвижения теорий и рекомендаций в практической селекции.

Автор стремился осветить вопросы с разных точек зрения, обсудить противоречия и по возможности разрешить их. Особенно ценными были некоторые монографии (Голиков, 2014; Кузьмичев, 1977, 2013; Маслаков, 1984; Попов, 2005; Правдин, 1975; Райт, 1978; Рогозин, 2013; Рогозин, Разин, 2015; Сеннов, 1999, 2005; Тараканов и др., 2001; Чернов, 2013; Шутяев, 2007, 2011), а также ряд диссертаций (Большакова, 2007; Бондаренко, 2001; Видякин, 2004; Ефимов, 1997; Исаков, 1999; Коренев, 2008; Нагимов, 2000; Наквасина, 1999; Политов, 2007; Тараканов, 2003; Туркин, 2007; Шеверножук, 1997) и некоторые статьи (Драгавцев, 2013; Ефимов и др., 2010; Завалишин, 2009; Крутовский, 2015; Кузьмина, Кузьмин, 2010; Моисеев, 2014; Романов и др., 2013; Санников и др., 2016; Тараканов и др., 2007). Они помогли сформулировать закономерности развития родительских ценопопуляций и получить начальные представления по эпигенетике потомств и дочерних культур.

Автор благодарит всех коллег и лиц, оказавших поддержку в подготовке и издании данного учебного пособия.

Замечания и предложения направлять по адресу:

614000 г. Пермь, ГСП-165, ул. Петропавловская, 23. ПГАТУ. Кафедра лесоводства и ландшафтной архитектуры. E-mail [rog-mikhail@yandex.ru](mailto:rog-mikhail@yandex.ru)

### ***Примечание.***

Текст пособия далее представлен в авторской редакции. Это более удобно как для самостоятельного изучения, так и для демонстрации на большой

экран в аудитории. Объем текста получился 265 стр. – это меньше, чем указано в библиографии на данное пособие.

### Содержание

Введение .....	8
Глава I. ПРЕДМЕТ ЛЕСНОЙ СЕЛЕКЦИИ .....	9
1.1. Биологическая изменчивость и ее показатели .....	9
1.2. Плюсовые деревья и насаждения, три вида естественного отбора ..	12
1.3. Методы лесной селекции и их результаты .....	14
1.4. <i>Развитие лесной селекции и ее программы*</i> .....	21
1.5. Исходный материал. Лесосеменное районирование .....	24
1.6. Исходный материал в селекции ели .....	28
1.7. Исходный материал в селекции сосны .....	34
1.8. Испытания потомства, заложенные в Пермском крае .....	37
Глава 2 . МЕТОДИКА И ПЛАНИРОВАНИЕ ИСПЫТАНИЙ .....	40
2.1. Стандартное отклонение среднего выборочного значения (ошибка среднего) и доверительный интервал .....	40
2.2. Критерий различия между средними значениями .....	44
2.3. Объем выборки и объединение данных разных опытов .....	47
2.4. Испытания на скорость роста и на продуктивность .....	53
2.5. Понятие о корреляции. Повторяемость семеношения .....	55
2.6. Анализ долей. Влияние окраски семян на рост потомства .....	58
2.7. <i>Ранний отбор семей у ели финской*</i> .....	61
2.8. <i>Ранний отбор семей у сосны обыкновенной*</i> .....	66
2.9. <i>Надежность испытаний, интенсивность отбора*</i> .....	68
2.10. Методика и техника испытаний потомства .....	70
2.10.1. Выращивание посадочного материала обычным способом .....	70
2.10.2. Выращивание в школе .....	77
2.10.3. Создание испытательных культур .....	79
2.10.4. Испытательные культуры, совмещенные с ЛСП .....	81
2.10.5. <i>Выращивание посадочного материала в контейнерах*</i> .....	82

Глава 3. РАЗВИТИЕ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ . . . . .	85
3.1. Появление леса и ранговый закон роста деревьев Е.Л. Маслакова . . . . .	85
3.2. Развитие сосны в густых и редких культурах . . . . .	88
3.3. Развитие ели в культурах плантационного типа . . . . .	91
3.4. Полнота древостоя, ее стандарт и таблицы хода роста . . . . .	93
3.5. Классы бонитета и их устойчивость . . . . .	96
3.6. Три типа роста сосны в культурах М.К. Турского . . . . .	98
3.7. Константные показатели . . . . .	101
3.8. Морфогенез древостоев с разной начальной густотой . . . . .	102
3.9. Закон развития одноярусных древостоев Г.С. Разина . . . . .	105
3.10. Прогресс и регресс в развитии древостоя . . . . .	106
3.11. <i>Формула оптимальной густоты Г. С. Разина*</i> . . . . .	108
3.12. Правые и левые формы деревьев, эдафотипы . . . . .	111
3.13. Новая парадигма в лесоводстве . . . . .	115
Глава 4. НАСЛЕДУЕМОСТЬ РОСТА . . . . .	119
4.1. Коэффициент наследуемости при семенном размножении . . . . .	119
4.2. Наследуемость у сосны в разном возрасте . . . . .	121
4.3. Наследуемость у сосны на разных почвах . . . . .	132
4.4. Наследуемость у ели в потомстве культур Теплоуховых . . . . .	137
4.5. Наследуемость у ели из естественных популяций . . . . .	141
4.6. Как планировать сдвиг при массовом отборе? . . . . .	145
Глава 5. ОБЩАЯ КОМБИНАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ И РОСТ ПОТОМСТВА В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ . . . . .	148
5.1. Рост семей в разных условиях . . . . .	148
5.2. Рост потомства из семян разных урожаев . . . . .	150
5.3. <i>ОКС и морфотип лучших матерей Очерского ПЛСУ *</i> . . . . .	152
5.4. <i>ОКС матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ*</i> . . . . .	153
5.5. Морфотип лучших матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ . . . . .	158
5.6. <i>Паратипическое (лесоводственное) улучшение семян *</i> . . . . .	161
5.7. <i>Действительное генетическое улучшение семян*</i> . . . . .	163

5.8.	<i>Выводы и рекомендации для селекции на ОКС*</i> . . . . .	164
	Глава 6. КОРРЕЛЯТИВНАЯ СЕЛЕКЦИЯ СОСНЫ . . . . .	166
6.1.	Влияние размера шишек и массы семени на рост семей . . . . .	167
6.2.	Влияние окраски семени на рост потомства . . . . .	173
6.3.	<i>Влияние окраски на время прорастания семян*</i> . . . . .	175
6.4.	<i>Влияние признаков семеношения на рост потомства*</i> . . . . .	176
6.5.	<i>Отбор исходного материала по урожайности*</i> . . . . .	182
6.6.	Вклад клонов в генный пул семян . . . . .	187
6.7.	Рекомендации для селекции на урожайность . . . . .	189
	Глава 7. КОРРЕЛЯТИВНАЯ СЕЛЕКЦИЯ ЕЛИ . . . . .	191
7.1.	Влияние размера шишек и массы семени ели на рост семей . . . . .	191
7.2.	Сбег ствола материнского дерева и рост потомства . . . . .	200
7.3.	Конкурентное давление на матерей и рост их семей . . . . .	203
7.4.	Густота родительских культур и рост их потомства . . . . .	206
7.5.	Эпигенетическое влияние родительских популяций . . . . .	209
7.6.	Фактический селекционный сдвиг при отборе популяций . . . . .	213
7.7.	<i>Сдвиг при отборе популяций и при отборе группы лучших семей*</i> . . .	214
7.8.	<i>Сбег ствола у матерей в популяциях-аналогах и рост потомства</i> . .	216
7.9.	<i>Масса семени в популяциях-аналогах и рост потомства*</i> . . . . .	217
7.10.	Ранняя диагностика в селекции популяций . . . . .	219
7.11.	Селекция по хеомаркерам. . . . .	221
7.12.	Эпигенетика и лесная селекция. . . . .	227
	Глава 8. СЕЛЕКЦИЯ В ЛЕСОСЕМЕННОМ РАЙОНЕ . . . . .	230
8.1.	Уроки истории лесной селекции в России . . . . .	230
8.2.	Новая парадигма лесной селекции . . . . .	242
8.3.	Программа селекции для лесосеменного района . . . . .	246
8.4.	Проект лесная селекция в ряду других проектов . . . . .	248
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . . .	252
	БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК . . . . .	255
	Сведения об авторе . . . . .	264



## ВВЕДЕНИЕ

Учебное пособие рассматривает селекцию двух основных хвойных пород России – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели финской (*Picea × fennica* (Regel) Kom.). Изложена история их селекции в России и в Пермском крае, входящем в Верхне-Камский лесосеменной район, куда входит также и республика Удмуртия (Лесосеменное..., 1982). Освещены основы планирования селекционных опытов – минимизация выборки и сроков испытаний, интенсивность отбора. Описана техника закладки испытательных школ и культур, выращивание посадочного материала в контейнерах. Опыт преподавания показал, что студенты нуждаются в более детальном знакомстве с биометрией, и ей отведено значительное место.

Также значительный объем отведен изучению законов развития древостоев, что обусловлено конечной целью селекции – выращиванию целевых насаждений в короткие сроки. Для этого нужны знания о том, какие модели их выращивания нужны. Направляя развитие дочерних культур точно по этим моделям, можно подобрать для них и целевые потомства. Причем подбор проводится по началу траектории роста потомства, а далее эту траекторию поддерживают регуляцией относительной полноты. Этот подход лежит в основе новой парадигмы лесной селекции, и в этом состоит принципиальная новизна данного учебного пособия.

В пособии рассмотрены диссимметрия (правые и левые формы), эпигенетическая «память» потомства, наследуемость в зависимости от условий среды, общая комбинационная способность, коррелятивная селекция и селекция по химическим маркерам. В результате их использования частота быстрорастущих семей в потомствах может быть увеличена в 3–4 раза, а высота дочерних культур повышена, в зависимости от методов и интенсивности отбора, на 9–20%. Описан совершенно новый метод отбора на основе химического состава хвои, увеличивающий частоту лучших семей до 50–83%. Показано, что ель финская, являясь естественным гибридом ели европейской и сибирской, имеет тенденции эволюции, выгодно отличающие ее от исходных видов.

В конце каждой главы приведены выводы, а также перечень вопросов для проверки знаний. Определяя их важность, преподаватель может составить перечень вопросов для зачета и экзамена с нужной детализацией.

Разделы по углубленному изучению ряда вопросов (для магистрантов и аспирантов) выделены курсивом и отмечены звездочкой. Сведения справочного характера даны в тексте мелким шрифтом.

# Глава 1. ПРЕДМЕТ ЛЕСНОЙ СЕЛЕКЦИИ

## 1.1. Биологическая изменчивость и ее показатели

Биологические признаки подразделяют на качественные, например, окраска семян, окраска и форма коры, форма кроны дерева, диссимметрия хвои и шишек, наличие опушения у листьев, рассеченность края кроющих чешуй у шишек и т.д., которые ясно отличимы и дискретны, т.е. меняются очень резко, а также на признаки количественные, к которым относится высота, диаметр, объем ствола, объем кроны, толщина сучьев, угол отхождения ветвей от ствола, плотность хвои на 1 см длины побега и множество других признаков, которые имеют непрерывную изменчивость.

Изменчивость количественных признаков описывают следующими показателями.

1. Пределами (min, max, например, высота растений от 40 до 120 см).

2. Размахом (max-min, например, размах высоты растений 120-40=80 см).

3. Размахом в виде двух отклонений  $\Delta$  в максимальную  $x_{max}$  и минимальную  $x_{min}$  сторону от среднего арифметического  $x_{cp}$  :

$$\Delta_{max} = \frac{x_{max} - x_{cp}}{x_{cp}}, \quad \Delta_{min} = \frac{x_{min} - x_{cp}}{x_{cp}};$$

4. Средними отклонениями в сторону меньше и больше среднего:

$$-\Delta_{cp} = \frac{\Sigma(x_{cp} - x_i)}{N1}; \quad +\Delta_{cp} = \frac{\Sigma(x_{cp} - x_i)}{N2}$$

где:  $x_{cp}$  – среднее значение показателя в выборке;

$x_i$  – какое-либо одно значение (наблюдение, измерение);

$N1$  – число наблюдений в части выборки меньше среднего значения, шт.;

$N2$  – число наблюдений в части выборки больше среднего значения, шт.

5. Среднеквадратическим или **стандартным** отклонением, обозначаемым чаще всего буквой «сигма»:

$$\pm \delta = \sqrt{\frac{\Sigma \Delta_i^2}{N}} = \sqrt{\frac{\Sigma (x_{cp} - x_i)^2}{N}} \quad (1.1)$$

Из приведенных 5 показателей почему-то в биометрии для описания изменчивости используют чаще всего только показатели 1 и 5. Но почему же используют пятый показатель  $\pm \delta$ , самый сложный?

Все дело оказалось в том, что только с его помощью удалось описать распределения частот, подобных, например, распределению диаметров деревьев в так называемом «нормальном» насаждении (рис. 1.1).

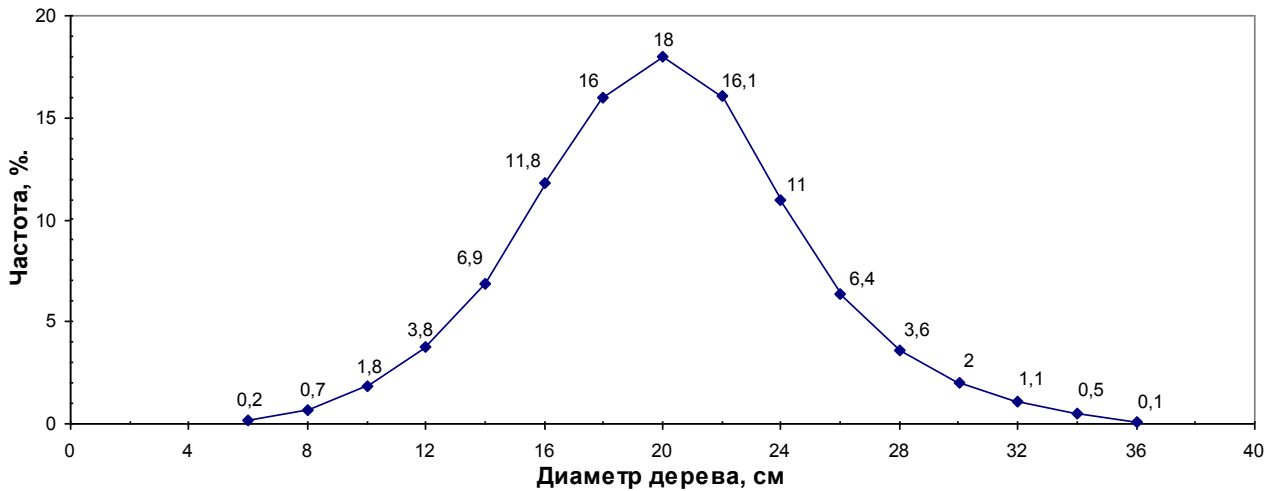


Рис. 1.1. – Распределение по диаметру ствола 1 тыс. деревьев ели в нормальном насаждении 60-летнего возраста.

Стандартное отклонение  $\pm \delta$  дважды включено в формулу, описывающую эту сложную по форме кривую, похожую на холм или гору:

$$y = \frac{1}{\sqrt{2\pi * \delta^2}} * e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x_i - x_{cp}}{\delta}\right)^2} \quad (1.2)$$

- где:  $y$  – частота какого-либо отклонения  $\Delta$  от среднего;
- $\pi$  – число «пи» = 3,141....;
- $e$  – основание натурального логарифма;
- $\delta$  – среднееквадратическое (стандартное) отклонение;
- $x_{cp}$  – среднее (среднеарифметическое) значение выборки;
- $x_i$  – какое-либо значение признака.

У стандартного отклонения  $\pm \delta$  есть совершенно замечательные свойства. Оказывается, если взять пределы  $x_{cp} \pm \delta$ , то в этих пределах окажется 68% всех наблюдений, а в пределах  $x_{cp} \pm 2\delta$  их окажется 95%. Для графика на рис. 1.1. средний диаметр равен 20 см, а стандартное отклонение  $\pm \delta = 4.7$  см. Как раз около 5% значений и остается за пределами  $20 \pm 2 \times 4.7$  см, если посчитать частоты в «хвостах» распределения – справа за пределами 29.4 см и слева менее 10.6 см (см. рис.1.1).

В компьютере, после создания листа «Эксель», можно найти окно «функции», где есть еще окно «статистические функции». Там и можно найти программу для нахождения  $\pm \delta$  – под названием «СТАНДОТКЛ».

Как пример для понимания того, как рассчитать  $\pm \delta$ , покажем ее расчет на выборке из 25 однолетних сеянцев сосны по формуле 1.1 (табл. 1.1):

Табл. 1.1. – Расчет стандартного отклонения в выборке из 25 семян

Высота, см ( $x_i$ )	Число семян (n)	$x_i * n$	$\Delta = x_i - x_{cp}$	$\Delta^2$	$\Delta^2 * n$
2	1	2	-3	9	9*1=9
3	3	9	-2	4	4*3=12
4	5	20	-1	1	1*5=5
5	7	35	0	0	0*0=0
6	5	20	1	1	1*5=5
7	3	9	2	4	4*3=12
8	1	8	3	3	9*1=9
сумма	25	125			52

Для данных таблицы 1.1 получаем среднюю высоту семян  $x_{cp} = \frac{125}{25} = 5,0$  см, и стандартное отклонение для высот в этой выборке из 25 растений  $\pm \delta = \sqrt{\frac{52}{25}} = \sqrt{2,08} = 1,42$  см.

Но это еще не все замечательные свойства стандартного отклонения. За пределами  $x_{cp} \pm 3\delta$  теоретически может быть менее 1% наблюдений, а за  $\pm 4\delta$  их вообще не бывает, а если они объявятся – то это «чужаки» из другой популяции или «артфакты», которые следует отбросить при расчете среднего. И еще. Зная эти правила, всегда можно проверить расчеты по компьютеру, быстро разделив размах изменчивости (max-min) на 4 (то есть на пределы  $\pm 2\delta$ ) и получить грубые значения СТАНДОТКЛ:

$$\delta \approx \frac{x_{\max} - x_{\min}}{4}$$

Если выборка большая (более 60 значений) то тогда грубое значение  $\pm \delta$  получают делением размаха изменчивости на 6, так как большая выборка уже захватывает редко встречающиеся крайние значения и пределы полученной изменчивости увеличиваются до  $\pm 3\delta$ , и можно делить размах уже на 6.

Для оценки величины изменчивости используют **коэффициент вариации** (вариацию), измеряемую в % от среднего и обозначаемую буквами CV:

$$CV = 100 \delta / x_{cp}$$

Для данных 1 тыс. измерений диаметра сосны, показанных выше на рис. 1.1, вариация равна  $100 \times 4.7 / 20 = 21.1\%$ , а для 25 семян из табл. 1.1 она составит  $100 \times 1.42 / 5.0 = 28.4\%$ . Это обычный уровень вариации, характерный для большинства биологических признаков. Если вариация менее 15%, то ее считают низкой, если более 35% – повышенной (Мамаев, 1972).

*Вариация становится равна* стандартному отклонению, если среднее значение принять за 100%, а все данные выразить в % от него. Это очень удобно для зрительного восприятия ряда распределения, в котором быстро определяют, например, самые толстые деревья, прибавив к 100% двойную вариацию (или отняв ее от 100% для определения самых тонких деревьев). Так, при среднем диаметре 20 см редко встречаются деревья с диаметром  $x_{cp} + 2CV = 100 + 2 \times 21 = 144\%$ , т.е.  $20 \times 144\% = 28.8$  см. Но они все-таки встречаются в 3.7% случаев (см. рис. 1.1, правый «хвост» распределения). В лесной селекции их принято относить к так называемым «плюсовым деревьям».

## **1.2. Плюсовые деревья и насаждения, три вида естественного отбора**

***Плюсовые деревья*** – это деревья с наилучшими показателями качества ствола, который должен быть ровным, хорошо очищенным от сучьев (у ели сучья не опадают до 90 лет и поэтому сучья у нее должны быть средних размеров). По диаметру они должны превышать средний диаметр насаждения на 30% и более, а по высоте быть выше средней высоты на 10% и более. Дерево должно быть здоровым и хорошо плодоносить.

При селекционной инвентаризации выделяют еще две категории деревьев.

***Нормальные средние деревья*** – это деревья, близкие по размеру ствола к среднему дереву в насаждении. Санитарное состояние и качество ствола удовлетворительное или хорошее.

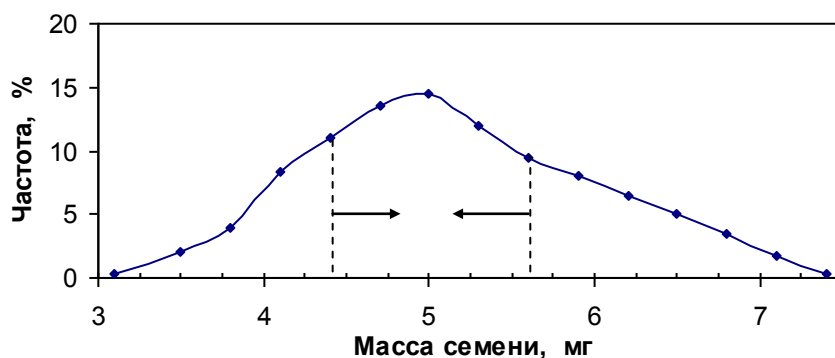
***Минусовые деревья*** – это самые плохие по росту, качеству ствола и состоянию дерева. Их диаметр не превышает 80% среднего диаметра насаждения, а также деревья любых размеров с резко выраженными дефектами: больные, сучковатые, кривые, поврежденные и др. Сбор семян для лесовыращивания с таких деревьев категорически запрещен.

***Плюсовые насаждения*** – самые высокопродуктивные для данного лесорастительного района, в верхнем ярусе которых участие плюсовых и лучших нормальных деревьев является максимальным. В высокополнотных древостоях оно должно быть около 20–30%. Если удалить из них все минусовые деревья, то полнота не должна снизиться менее 0.6–0.5. Такие древостои выделяют в семенные заказники и используют для сбора улучшенных семян и заготовки черенков с плюсовых деревьев для закладки семенных плантаций.

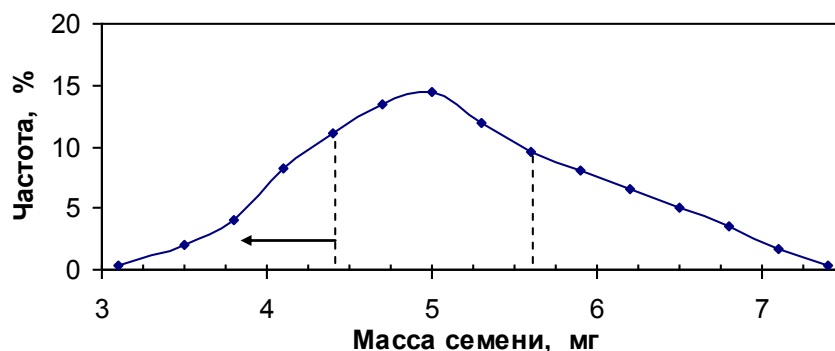
**Нормальные насаждения** имеют высокую и среднюю продуктивность, хорошее и среднее качество стволов. Их используют для закладки постоянных и временных лесосеменных участков и сбора семян для лесных культур.

**Минусовые насаждения** имеют низкую продуктивность и качество, в них преобладают минусовые деревья. Сбор семян для лесовыращивания в них запрещен. Исключения допускаются для особо суровых условий. К минусовым насаждениям относят такие, у которых удаление всех минусовых деревьев привело бы к образованию редины, т.е. древостоя с полнотой 0.3 и ниже.

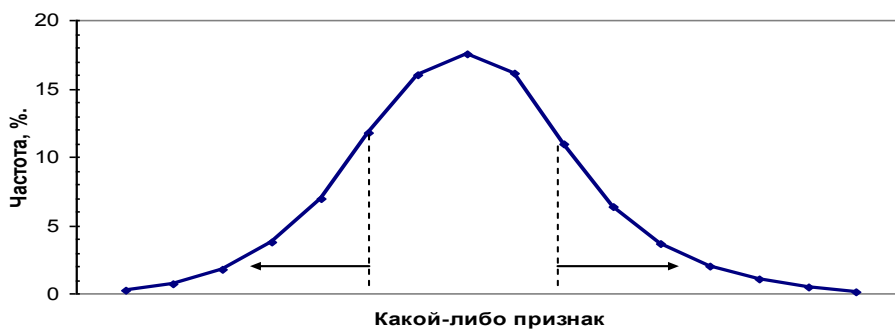
**Естественный отбор** в лесных популяциях теоретически может действовать в трех направлениях (рис. 1.2)



а)  
стабилизирующий



б)  
движущий



в)  
дизруптивный

Рис. 1.2 – Три вида естественного отбора (а и б – реальные тенденции эволюции для массы семени ели финской, происхождением из естественных насаждений и из культур, о которых будет рассказано далее).

На этих рисунках показаны три вида отбора. В устойчивых популяциях действует обычно стабилизирующий отбор, когда в следующем поколении получают преимущество в размножении особи со средними значениями признака у материнских деревьев. Но если меняется климат, или дочерние популяции выращивают, например, в плантационных культурах, то начинается отбор движущий. На среднем графике показан пример такого отбора у ели финской, который будет рассмотрен в главе 7, где оказалось, что плюс-деревья из естественных популяций с мелкими семенами неожиданно производили *самое быстрорастущее* потомство. Тем самым матери с мелкими семенами получают эволюционное преимущество.

Дизруптивный отбор может происходить при действии какого-либо повреждающего фактора, когда популяция делится на две части, и каждая эволюционирует отдельно; в популяциях древесных растений сведений о таком отборе пока нет, и он показан здесь только как теоретический пример.

Стабилизирующий и движущий отбор в явном виде обнаружить непросто. Они проявляют себя чаще всего как слабые тенденции, и для их выявления нужны сотни потомств.

В лесной селекции задействован (точнее, предполагается, что он будет действовать) движущий отбор высокой интенсивности с участием в производстве семян только самых крупных родителей из правого хвоста распределения (см. рис. 1.1), в количестве 1–3%.

Такой отбор называется *массовым искусственным отбором*, и он нашел яркое воплощение в лесной селекции в идее «плюсовой» селекции. В странах Скандинавии крупные родители, проверенные по потомству и размноженные на специальных плантациях, производят семена, повышающие продуктивность дочерних насаждений на 15–30% (Царев, Погиба, Лаур, 2014).

### 1.3. Методы лесной селекции и их результаты

В России получили развитие следующие методы лесной селекции:

- отбор географических происхождений;
- массовый отбор или плюсовая селекция;
- индивидуальный отбор (отбор по потомству);
- селекция популяций (происхождений, плюсовых насаждений и т.д);
- гибридизация.

*Отбор географических происхождений* - один из самых старых способов изучения наследственных различий между насаждениями из разных

участков ареала и выявления перспективных климатипов (Ромедер, Шенбах, 1962). В России первые географические посадки сосны были созданы еще в 1878 г. М.К. Турским (Селекция лесных пород, 1982). Последние опыты были проведены в масштабе всей страны в 1970-х гг. (Приказ..., 1973).

Основные результаты опытов с географическими культурами по сосне совпадают с результатами исследований, заложенных ранее, а также с результатами за пределами СНГ и сводятся к следующему (Тараканов, 2003):

1) лучшими или в числе лучших по продуктивности и устойчивости, как правило, оказываются местные климатипы;

2) в большинстве пунктов испытаний есть лидирующие над местными инорайонные климатипы, происходящие из не сильно отдаленных от места испытания районов с лучшими или близкими лесорастительными условиями;

3) локальные популяции из пессимальных экологических районов узко адаптированы и неперспективны;

4) климатипы из менее благоприятных условий отличаются худшим ростом, но регулярным семеношением.

Отбор географических происхождений рассматривается прежде всего в плане допустимой переброски семян для лесовосстановления. Однако отбор лучших вариантов в самих культурах для гибридизации и использование лучших маточников также может быть важным элементом для всех систем селекции (Патлай, 1980; Петров и др., 1981; Пирагс, Бауманис, 1988; Исаков, 1999, Ткаченко, 2000; Николаева, Жигунов, Голиков, 2016).

Результаты исследований по другим методам наиболее полно показаны в работе В.В. Тараканова с соавторами (далее по Тараканову и др., 2001).

**Селекция популяций** – один из наиболее надежных методов. Особенно эффективен при отсутствии продуктивных автохтонных (т.е. коренных) популяций и насаждений и обеднении генофонда, возможен и отбор ценопопуляций (плюсовые насаждения, семенные участки, ЛСП). Метод имеет преимущество в плане сохранения высокого уровня полиморфизма и задействия эволюционно сложившихся механизмов гомеостаза. Метод целесообразен *при любой схеме* селекции.

**Массовый отбор** (плюсовая селекция) по продуктивности показал невысокую эффективность в связи с низкой наследуемостью. Однако его потенциал может быть увеличен. С этой целью предложено 5 подходов:

1) косвенный отбор по признакам-фенам;

2) отбор по «морфотипу элитного дерева»;

3) выравнивание экологического фона при отборе;



4) метод «фоновых признаков»

5) коррелятивная селекция.

Эти подходы отражают (Тараканов, 2003): во-первых, идентификацию лучших деревьев по наследственно устойчивым и не зависимым от среды «маркёрам», генетически скоррелированным с интенсивностью роста, и, во-вторых, минимизацию «экологического отклонения» какого-либо лабильного признака. При этом набор фенотипов, маркирующих генотипы с высокой продуктивностью, может быть своеобразным для каждой популяции. Для их выявления предложен «отбор плюс-дерева по морфотипу элитного» (Исаков и др., 1989).

При учете экологического отклонения простейший подход заключается в отборе деревьев внутри однородных участков насаждений с контролем возраста (Петров, 1978), а также учет площадей питания (Фаликов, 1976) или расчет индексных оценок селективируемых признаков относительно экологически лабильных – например, ширины кроны. По-сути, это означает отбор на эффективность использования ресурсов питания и конкурентоспособность, интегрально отражающихся в идее отбора на продуктивность с единицы площади. Более сложен подход на основе метода «фоновых признаков» (Драгавцев, 1994), и его применение ограничено слабой изученностью эколого-генетических корреляций (Тараканов, 2003).

**Индивидуальный отбор** (отбор по потомству) осуществляют тестированием потомства деревьев в испытательных культурах. **Семейная селекция** также относится к этому методу и заключается в отборе лучших семей, а далее в отборе уже внутри лучших семей лучших особей. Семейная селекция эффективна при высокой аддитивной генетической дисперсии признаков, что ограничивает её использование. Ее преимущество – в скорости получения улучшенных семян, так как тест-культуры обычно преобразуют изреживанием в лесосеменные плантации (Райт, 1978; Молотков, Патлай, 1990). Индивидуальный отбор уязвим и зависим от фона опылителей (Ефимов и др., 1989). Для повышения его надежности необходим отбор по общей комбинационной способности (ОКС). Для него обсуждаются вопросы о кратности испытаний, числе агрофонов, минимальном возрасте оценки роста, густоте посадки, а также о контроле. Большинство ученых склоняются к необходимости ступенчатых испытаний с постепенным уменьшением числа оцениваемых плюс-деревьев. Эти вопросы пока не разрешены на требуемом уровне и нуждается в проработке (Тараканов, 2003).

В последние годы появились новые сведения. На 2017 год крупных опытов с плюс-деревьями известно 19, они заложены в 9 регионах России и странах ближнего зарубежья. В них получены данные о росте 2.4 тыс. семей сосны и 790 семей ели в возрасте от 7 лет и старше (табл. 1.2).

Табл. 1.2 – Крупные испытания потомства плюс-деревьев хвойных в России и ближнем зарубежье в возрасте 7 лет и старше на 1.01.2017 г.

Авторы сообщений (ссылки)	Республика, край, область, институт, академия	Испытатель- ные культуры		Превы- шение контроля, %	Достоверно превышают контроль, % семей
		воз- раст	число семей		
<i>Сосна обыкновенная, ближнее зарубежье</i>					
Бамбе, Роне, 1981	Латвия	13	100	- 2,0	5,6
Корецкий, 1988	УкрСХА	9–10	58	не указано	33
Василевская, 1980	Белоруссия	10–13	778	не указано	13
Поджарова и др., 1981	Белоруссия (сосна, ель)	10–13	1022	не указано	13
Поджарова, 1983	Белоруссия (сосна, ель)	10–20	то же	не указано	20
<i>Сосна обыкновенная, Россия</i>					
Ворончихин и др., 1991	Кировская; Удмуртия	10	100	- 2,0	3
Видякин, 2010	Там же	20	то же	- 0,4	2
Голиков, 2006	Псковская	17–22	71	7,0	34
Тараканов, 2003	Новосибирская	7	46	0,0	18
Демиденко, 2008	Новосибирская	20	100	1,9	17
Туркин, 2007	Коми	9	60	- 3,2	10
Туркин, 2007	Коми	9	129	- 12,7	3
Туркин, 2007	Коми	8	50	0,0	6
Шейкина, 2004	Чувашская	10	42	- 0,5	24
<b>Итого; среднее по сосне</b>			<b>2398</b>	<b>- 1,1</b>	<b>13,0</b>
<i>Ель европейская</i>					
Василевская, 1980	Белоруссия	10–13	170	не указано	22
<i>Ель гибридная (финская)</i>					
Голиков, 2006	Псковская	23	72	3,1	22
Видякин, 2010	Кировская, Удмуртия	15–17	95	0,1	4,2
Рогозин, Разин, 2012	Пермский естественные	21	301	2,4	15
Рогозин, Разин, 2012	Пермский, из культур	21	152	5,1	22
<b>Итого; среднее по ели</b>			<b>790</b>	<b>2,7</b>	<b>15,8</b>

Оказалось, что превышение высот потомств от плюс-деревьев над контролем по регионам меняется: для сосны от  $-12.7$  до  $+7\%$ , составляя в среднем  $-1.1\%$ , а для ели финской от  $+0.1$  до  $+5.1\%$ , составляя в среднем  $+2.7\%$ . При этом достоверно превышали по высоте контроль от 3 до 34% семей сосны, и от 4 до 22% семей ели. По этим оценкам достоверно превышают контроль в среднем 13% семей сосны и 15.8% семей ели. Поэтому для закладки ЛСП-2 отбор «элиты» должен быть около 15% от числа выделенных плюс-деревьев.

Однако в конкретных популяциях эти средние оценки имеют сильнейшие отклонения, и они в корне меняют стратегию селекции. Так, в республике Коми в одной из популяций сосны 129 семей выросло намного хуже контроля, и снижение составило  $-12.7\%$  (см. табл. 1.2). Но встречались и хорошо растущие потомства, например, в Псковской области и в Пермском крае ( $+5-7\%$ ).

О получении подобных результатов предупреждали многие виднейшие лесоводы (Некрасова, 1958; Драгавцев, 1972; Ирошников, 1976). Наследуемость роста у древесных пород в принципе и не может быть одинаковой для разных популяций и на разных отрезках онтогенеза (Zobel, Talbert, 1984).

Индивидуальный отбор оценивают по средним показателям роста потомства от небольшой группы лучших деревьев. Эффект такого отбора колебался от умеренного сдвига в  $5-10\%$  (Бамбе, Роне, 1981; Туркин, 2007; Шейкина, 2004; Демиденко, Тараканов, 2008) до весьма значительного в  $15-33\%$  (Корецкий, 1988; Поджарова 1988; Голиков, 2006; Видякин, 2010; Рогозин, Разин, 2012). Важно отметить, что самый высокий результат наблюдался там, где отмечался лучший рост потомства *от всех деревьев*, в том числе от минусовых и нормальных. В некоторых работах (Бессчетнова, 2016) нет сведений по эффективности плюсовой и индивидуальной селекции. А если их нет, то нет и оценок результатов селекции вообще. Скорее всего, отсутствие контроля не позволило дать их, и результаты селекции обесценились.

**В селекции популяций** испытывают потомства: экотипов (из сухих, свежих, влажных условий), плюсовых и обычных высокопродуктивных насаждений, блоков ЛСП и ПЛСУ, семена из разных районов области, края, республики. Данные по этим позициям в России малочисленны и поэтому привлечем данные также по ближнему зарубежью. Потомства популяций (происхождения) различаются иногда по высоте до 16% (Поджарова, 1983; Прохорова, 1989; Рогозин, Разин, 2012). В Литве (Габрилавичюс, 1983) 12-летние тест-культуры показали различия 7 происхождений по высоте на 11.3% и по диаметру – на 18%; при этом различия между семьями достигали

41%. В Белоруссии (Волович, 1983) изучение потомства 20 популяций ели в 15-летнем возрасте показало, что отдельные происхождения уже с 5-летнего возраста постоянно развивались с превышением высоты контроля.

Селекцию популяций применили в Латвии (Раманаускас, Андриюшкявичене, 1981), где изучали 8-летнее потомство 14 популяций сосны при испытании на двух экофонах (свежий и сухой бор). Выяснилось следующее: различия по высоте были от 3 до 42%; потомства из лучших условий на бедных почвах росли хуже; одно происхождение оказалось с устойчивым ростом на 20% выше контроля; отбор популяций следует считать *не менее эффективным*, чем индивидуальный. Поэтому там сразу сделали серьезные корректировки программ (Бамбе, Роне, 1981). Устойчивый эффект в селекции популяций отмечен и в Беларуси (Ковалевич, 1997).

**Гибридизация** показала хорошие результаты при скрещивании различных видов лиственницы. Наиболее полные исследования по лиственнице на территории России проводились А.И. Ирошниковым (2014). Намечились два направления ее гибридизации в лесном хозяйстве:

1) отбор среди гибридных растений наиболее быстрорастущих особей, размножение их вегетативным путем с закладкой промышленных плантаций;

2) получение гибридных семян от наиболее перспективных вариантов скрещивания. Из семян гибридного сорта выращивают посадочный материал и закладывают культуры, отбирая лучшие сеянцы или саженцы.

Первые гибриды от межвидовых скрещиваний в роде *Larix Mill*, получены еще в XIX в. Примером хороших комбинационных возможностей межвидовых скрещиваний может быть широко известный гибрид между японской и европейской лиственницами, впервые обнаруженный в Шотландии в начале XX в., а затем полученный искусственно. В СССР гибриды от этого варианта скрещивания были получены А. С. Яблоковым и А.В. Альбенским. Гибриды отличаются устойчивостью против рака, быстрым ростом, формируют хороший ствол. Работы по контролируемому скрещиванию этих видов проведены в Бельгии, Дании, Швеции и США. Доказано превосходство по росту гибридов первого поколения от скрещивания лиственницы японской и европейской перед родительскими видами.

Для межвидовых скрещиваний лиственниц создаются специальные лесосеменные плантации путем смешанных посадок из двух видов, клоны которых располагаются в рядах так, чтобы обеспечивалось переопыление их между собой. Такие плантации созданы в Литовской ССР и Московской области. Лучшие особи отбирают в итоге клонового отбора или испытания в сравнительных посадках. Примером такой работы может служить итог первичного изучения и оценки гибридного фонда ВНИИЛМа. Для дальнейшей опытно-производственной проверки и внедрения в промышленные плантации ВНИИЛМ рекомендует следующие гибриды лиственницы.

1. Гибрид *Larix deciduas* × *Larix leptolepis*. Получен А.С. Яблоковым в 1935 г. Из гибридной семьи отобраны три самых лучших дерева, которые в возрасте 35 лет имеют высоту 20 м, диаметр 35 см. Стволы прямые. Гибриды зимостойкие, засухоустойчивые и отличаются очень длительными сроками вегетации хвои по сравнению с родительскими формами.

2. Гибрид *Larix sibirica* × *Larix deciduas*. Получен А. С. Яблоковым в 1935 г. Из гибридной семьи отобраны три лучших дерева, которые в возрасте 35 лет достигли высоты 18 м, диаметра на высоте груди 38 см. Стволы прямые. Гибриды зимостойкие, засухоустойчивые и отличаются более длительными сроками вегетации хвои по сравнению с родительскими формами.

3. Тройной гибрид *Larix leptolepis* × *Larix hybrida* №29 (*Larix sibirica* × *Larix decidua*). Получен Р.Ф. Кудашевой в 1951 г. Из гибридной семьи отобраны восемь лучших деревьев в качестве маточных, которые в возрасте 28 лет достигли высоты 20 м, диаметра на высоте груди 28 см.

4. Гибрид *Larix leptolepis* × *Larix sibirica*. Получен Р.Ф. Кудашевой в 1951 г. Из гибридной семьи отобраны восемь лучших деревьев в качестве маточных. В возрасте 28 лет их высота в 20 м, диаметр на высоте груди 28.3 см.

Однако гибриды лиственницы не стали промышленными сортами. Вследствие особых свойств древесины она уступает по востребованности сосне и ели, которые применяют в самом широком диапазоне.

Таким образом, итоги селекции хвойных в России показали следующие:

- для массового отбора генетический сдвиг по популяциям меняется для сосны от – 12.7 до +7.0%; достоверно превышают контроль 3–34% семей сосны и 4–22% семей ели. Прогнозировать его успех невозможно;

- при индивидуальном отборе сдвиг группы лучших семей по разным популяциям изменяется от малозначимого до высокого (5–33%), что также не позволяет априорно рассчитывать на его успех во всех случаях;

- в селекции популяций различия между крайними вариантами составляют от 4.6 до 20%;

- в качестве общей средней оценки можно принять, что индивидуальный отбор дает селекционный сдвиг в среднем +19%, массовый отбор дает сдвиг около нуля (для сосны – 1,1%; для ели финской +2.7%), а в селекции популяций сдвиг колеблется от +10 до +16%, достигая иногда +20 %.

Из анализа истории развития лесной селекции в России и странах ближнего зарубежья в целом следует, что эффект селекции популяций составляет 4.6–20%, и иногда оказывается меньше, чем эффект после индивидуального отбора (15–33%), но у сосны они бывают и одинаковы. Поэтому предсказуемых и явных преимуществ индивидуальный отбор не имеет. Из этого следует, что для исключения попадания на непродуктивные потомства нужны испытания популяций *в первую очередь*, еще до начала работ по массовому выделению плюс-деревьев.

#### *1.4. Развитие лесной селекции и ее программы\**

Развитие лесного семеноводства и селекции определялось рядом документов (Основные положения по лесному семеноводству..., 1976, 1994; Наставление по лесосеменному делу..., 1980, 1994; Положение о выделении..., 1982; Основные положения методики..., 1982; Положение о государственном испытании..., 1994; Указания ..., 1995, 2000; ОСТ 56-35-96; ОСТ-56-74-84; ОСТ 56-74-96). Практически каждое десятилетие издавались новые учебники, учебные пособия и монографии (Альбенский, 1959; Яблоков, 1962, 1965; Вересин, 1963; Гиргидов, 1976; Коновалов, Пугач, 1978; Любавская, 1982; Котов, 1997; Царев и др., 2010; Царев, Погиба, Лаур, 2010, 2014).

Истоки многих программ лесной селекции лежат в классической работе немецких селекционеров Э. Ромедера и Г. Шенбаха (Генетика и селекция лесных пород: Пер. с нем. М., 1962). Книга эта развивала идеи лесных селекционеров Дании и Швеции, которые в 1950 гг. предложили подразделять насаждения и деревья по их фенотипам на плюсовые, лучшие, нормальные, минусовые. Идеи эти стали популярны и в нашей стране благодаря брошюре Т.П. Некрасовой «Реферат ко второму изданию книги Б. Линдквиста «Лесная генетика в Шведской лесоводственной практике». (Некрасова, 1958). Постепенно идея генетического улучшения лесов овладела умами лесоводов всего мира.

К 1980 годам программы повышения продуктивности лесов путем использования улучшенных семян от клоновых ЛСП стали доминировать. Однако еще Н.И. Вавилов (1931) обращал внимание на то, что под одинаковой внешностью могут скрываться различные генотипы и отбор без анализа потомства может дать отрицательный эффект. Поэтому во всех программах была обязательна оценка плюс-деревьев по семенному потомству в испытательных культурах (Rubner, 1956; Steven, Carlisle, 1959; Петров и др., 1981; Бауманис, 1977; Звиедре, Цинитис, 1988; Gabrilavicius, 1994; Kairiukstis, 1995; Isakov, 1998).

Первые программы лесной селекции в СССР были предложены Е.П. Проказиным (1962) и академиком Л.Ф. Правдиным (1964, 1967). Их позитивный посыл многие годы определял развитие лесной селекции. С 1970-х годов началась разработка рабочих проектов ЛСП. Опыт работ обобщался, схемы селекции уточнялись и развивались (Смирнов, 1974; Царев, 1974, 1977;

Гиргидов, 1976; Ненюхин, 1983; Молотков, Патлай, 1990; Ефимов, 1991; Исаков, 1999), в том числе в региональном аспекте (Котов, 1982; Попов, 1983). Проектировались объекты плантационного семеноводства (Нестеркин, 1986; Яркин, 1990). Обобщался и зарубежный опыт (Райт, 1978; Петров и др., 1981).

Лесная селекция при реализации ее в практику приобрела некоторую инерцию в развитии, когда в 1980-е годы были приняты в основном две ее системы: отбор географических происхождений и плюсовая селекция. На основе последней были разработаны «Основные положения генеральной схемы развития лесного семеноводства основных лесообразующих пород в СССР на селекционной основе» (Яркин и др., 1980). После ее реализации планировалось создание ЛСП-2, для которых была нужна своя госпрограмма испытательных культур (подобная программе географических культур 1973 года), однако такой программы нет до сих пор.

В программах селекции важно использовать сочетание нескольких методов, и ни один не может считаться главным до выяснения его практических результатов. В лесной селекции применяют обычно следующую схему: отбор по потомству экотипов (популяций), массовый отбор внутри лучших популяций, отбор по потомству (Райт, 1978; Драгавцев, 1981; Попов, 1983). В нашей стране эти и другие методы предусматривались (Основные положения ..., 1976). Однако далее основным был принят отбор плюсовых насаждений и деревьев, которые получили название «селекционной инвентаризации насаждений». Эта простая схема селекции не обязывала исполнителей испытывать потомство. В дальнейшем, с сильным запозданием, это требование появилось (Основные положения ..., 1994).

По-видимому, в России селекцию популяций важно было все-таки начать, и ее оценки были бы ориентиром для других систем селекции. К сожалению, этого не произошло. Здесь важно понять, что *поведение* селекционируемого признака в *большой группе* растений более устойчиво, чем поведение *отдельных* растений или их поведение в малой группе (семье). Поэтому потомства популяций даже чисто теоретически будут более предсказуемы в своем росте и развитии, и для них возможны ранние оценки. И такие оценки уже в 5-летнем возрасте были использованы в Белоруссии (Волович, 1983).

Исследование вопроса о раннем отборе лучших популяций сосны в Сибири (Ефимов и др. 2010) показало, что высокие корреляции ( $r \approx 0.8$ ) к высотам климатипов в 30-лет начинаются в период кульминации роста, в 10-12

лет, однако уже в возрасте 4–5 лет они коррелируют с их приростами. При этом в возрасте 8–10 лет возможен отбор лучших вариантов при задаваемой интенсивности, например в 40%, для отбора в последующем, к 30 годам, 20% лучших происхождений.

В изучении популяций могут быть выделены приоритеты, в частности, определение их границ (Видякин, 1999, 2004), что сомнений не вызывает и эта работа занимает годы. Ее результат в виде приведения в известность границ популяций крайне важен, так как их селекция наиболее приемлема для обширных лесных пространств России.

Время с 1995 г., характеризуется как период обобщений лесных генетико-селекционных исследований (Титов, 1995; Ефимов, 1997; Ненюхин, 1997; Шеверножук, 1997; Исаков, 1999; Гончаренко и др., 1998; Ткаченко, 2000; Тараканов, 2003; Видякин, 2004; Шутяев, 2007, 2011; Наквасина, 1999; Попов, 2005; Кузьмина, Кузьмин, 2010; Ямалеев и др., 2011, Рогозин, 2013). Во множестве этих работ нелегко найти ту нить, которая поведет лесную селекцию дальше. Но она есть, и можно обозначить точки ее роста.

Во-первых, в литературе прочно утвердилось мнение, что хвойные являются исключительно *перекрестно опыляющимися* видами и программы селекции рассчитаны только на такой тип опыления. Однако это не так. В работе Ю.Н. Исакова (1999) при изучении потомства сосны, полученного при разных способах контролируемого опыления, оказалось, что деревья можно разбить на группы самостерильных, частично фертильных и самофертильных особей с наибольшей частотой первой группы, что и было основанием считать сосну видом-перекрестником. Также было сделано заключение, что изменчивость у сосны имеет групповой характер, и не обязательно группы – это семьи; группы могут формироваться на основе общности типов онтогенеза или системы размножения, и, что особенно важно, они будут гомеостатичны в следующих поколениях. Поэтому отбор плюсовых деревьев без учета этих групп может способствовать даже деградации вида (Исаков, 1999).

Во-вторых, группы родственных генотипов в популяциях существуют всегда как две *изопопуляции* – в виде правых и левых форм деревьев, называемых «энантиоморфы». Они резко отличаются почвенными и световыми предпочтениями и все популяции хвойных состоят именно из них, причем колебания частот правых и левых форм не выходят за пределы «золотого сечения», или пропорции 0.62 / 0.38, что позволяет популяциям быть



гомеостатичными, в том числе при смене поколений (Голиков, 2011, 2014). Такое их соотношение не случайно и подчиняется общим законам развития Вселенной (Чернов, 2013). Исследование диссимметрии побегов у сосны кедровой сибирской также показало важность изучения этого вопроса при интродукции (Брынцев, 2002; Воробьев, 2016).

В-третьих, найдено подтверждение воздействия родительских популяций на потомство в виде эпигенетической «памяти» у потомства о том, в каких условиях развивались их родители. В связи с этим, эпигенетика потомства должна быть непременно учтена, а отбор исходного материала должен проводиться точно в тех же условиях, в каких планируется выращивать дочерние культуры. Например, если мы планируем выращивать плантационные культуры, то отбор плюс-деревьев для лесосеменных плантаций должен быть в насаждениях-аналогах, близких по возрасту и экологическим условиям к моделям развития плантационных культур (Рогозин, 2016-б).

Работы по этим точкам роста только начинаются, и важно не дать им остановиться.

### **1.5. Исходный материал. Лесосеменное районирование**

Огромное количество генотипов (и фенотипов) в природных популяциях является исходным материалом эволюции. На эволюцию лесов влияет и человек. Уже несколько столетий леса рубят, их генофонд меняется и важно сохранить лучшие популяции и направить их эволюцию в желательную для нас сторону. А для этого нужно знать пути, по которым она идет. Проследить же ее тренды можно, изучая потомства лесных культур, создаваемых человеком, и сравнивая их с потомством естественных популяций.

Множество естественных и искусственных популяций хвойных пород как раз и образуют тот исходный материал, в котором селекционер должен найти наилучшие варианты отбора ценопопуляций и деревьев в них. К настоящему времени в России в едином генетико-селекционном комплексе (ЕГСК) накоплен определенный материал. Это одновременно и результат, и новый материал для селекции (табл. 1.3).

Каждый из объектов выделяли и создавали по соответствующим стандартам и правилам, и один раз в 5 лет проводили их инвентаризацию. Если рассматривать ПЛСУ и ЛСП как новый исходный материал для селекции, и

принять площадь одного участка в среднем около 10 га, то их число составит примерно 3 тысячи, и в каждом субъекте РФ будет по 10–20 таких участков. С них можно получать улучшенные семена. Но их можно рассматривать и как генофонд, который может быть как ценным, так и заурядным. Выяснить это можно только в испытательных культурах. На ПЛСУ и ЛСП следует находить урожайные деревья и начинать их отбор по потомству, закладывая тест-культуры. Это будет важным направлением в селекции, сочетающим в себе селекцию популяций и индивидуальный отбор.

Табл. 1.3 – Объекты единого генетико-селекционного комплекса Российской Федерации (по Проказину, 2008)

Название объектов	Всего	В том числе	
		сосна	ель
Лесные генетические резерваты, га	205850	103820	28505
Плюсовые насаждения, га	15312	9477	1805
Плюсовые деревья, шт.	36638	17072	6482
Архивы клонов, га	570	302	81
Маточные плантации, га	221	119	37
Испытательные культуры плюсовых деревьев, га	907	486	295
Лесосеменные плантации первого порядка (ЛСП-1), га	6658	3525	1493
Постоянные семенные участки (ПЛСУ), га	24364	7165	1991

*Лесосеменное районирование* нашей страны было разработано в 1982 г. на основе лесорастительного и административного деления территории и фенотипических различий лесообразующих видов. *Лесорастительное районирование СССР* (Курнаев С.Ф., 1973) включало 9 зон, из них в России пять: хвойных лесов (подзоны северная, средняя, южная тайга); смешанных лесов; широколиственных лесов; лесостепная; степная зоны. В лесосеменной район обычно включали одну-две административных области с учетом границ зон и подзон. При этом учитывали итоги изучения *географических культур*, заложенных в середине 20 века Д.В. Огиевским в центральной России, а затем в 1973 г. в регионах бывшего СССР. Предполагалось, что спустя 20–30 лет они послужат основой для уточнения границ лесосеменных районов.

В кратком изложении основные правила переброски семян для большинства регионов России по районированию 1982 г. были следующие:

- предпочтительны семена из своего лесничества;

- при недостатке семян можно использовать семена соседнего лесосеменного района, и место их заготовки может находиться: в 150 км к югу и 300 км к востоку, или в 300 км к северу и 500-600 км к западу.

В 2015 г. был предложен новый вариант лесосеменного районирования России, однако он сводится к почти административному делению ареалов лесообразующих видов деревьев. К одному району, в котором разрешен обмен семенами, были отнесены целые области протяженностью с севера на юг до 450 км и горные леса с градиентами высот 400 м, с различиями по длине вегетационного периода 18–20 дней. Это может привести к крупным потерям в устойчивости и продуктивности насаждений. Поэтому проблема районирования и трансфера семян еще не решена, и здесь можно выделить два уровня ее решения: точный и приближенный.

*Точное* решение заключается в выяснении границ природных популяций и это наиболее желательное решение. У сосны их протяженность может достигать сотен километров. Для их точной идентификации применяется анализ фенов (Видякин, 2004). Важно отметить, что при этом подходе границы родственных популяций часто совпадают с границами физико-географических районов и крупными формами рельефа – возвышенностями, низменностями, равнинами, предгорьями, долинами крупных рек, при ширине границ между популяциями около 20 км. Вполне понятно, что переброска семян желательна в пределах своей популяции, и леса одного лесничества чаще всего ее и представляют; далее возможен обмен семян в группе родственных популяций и нежелателен между популяциями неродственного типа. Это идеальный вариант трансфера семян, и к нему следует стремиться.

*Приближенное* решение использует результаты анализа 210 популяций бывшего СССР по гаплотипам митохондриальной ДНК (Санников и др., 2016). Этот метод вскрывает филогенез и историю расселения вида по 10 районам. Расположение конкретных популяций метод не идентифицирует и в качестве матрицы градиентов климата и трансфера семян применена тотальная сеть в виде «клеток» – элементарных лесосеменных районов (ЭЛСР), с размерами 1° по широте и 5° по долготе (рис. 1.3).

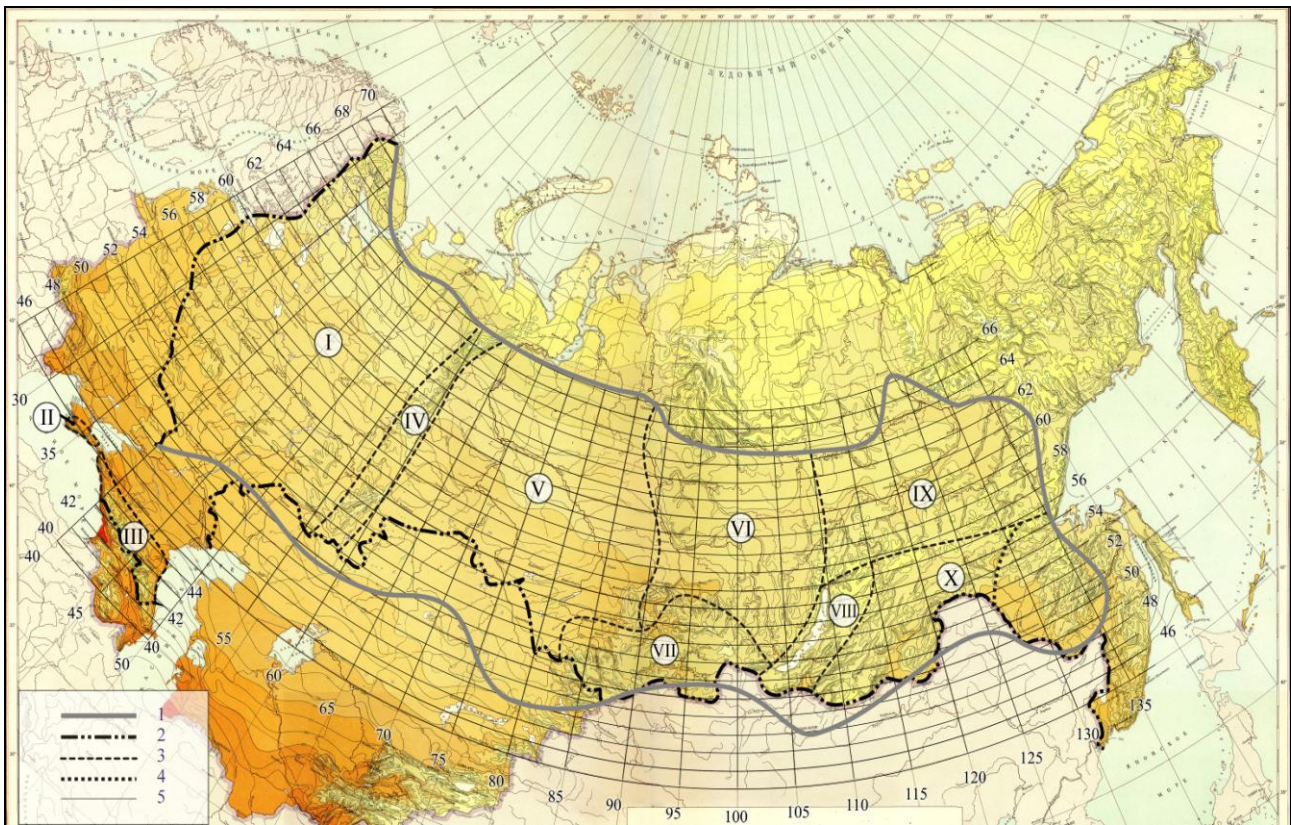


Рис. 1.3 – Схема геногеографического районирования и сеть элементарных лесосеменных районов (ЭЛСР) ареала *Pinus sylvestris* L. 1 – границы ареала *P. sylvestris*, 2 – границы Российской Федерации, 3 – границы филогеографических регионов (ФГГР), 4 – граница Нижне-Амурской географической расы *P. sylvestris*, 5 – координатная географическая сеть элементарных лесосеменных районов (1° с. ш. × 5° в. д.). ФГГР: I – Русская равнина с Карелией, II – Крым, III – Северный Кавказ и Западное Закавказье, IV – Урал, V – Западная Сибирь, VI – Средняя Сибирь, VII – горы Южной Сибири. VIII – Забайкалье, IX – Якутия, X – Приамурье (по Санникову и др., 2016).

Такой размер ячеек ЭЛСР не случаен – он близок к реальным дистанциям допустимой переброски семян в широтном и долготном направлениях по Лесосеменному районированию 1982 г. Зная точные координаты места заготовки семян, можно легко определить, входят ли координаты планируемых культур в эту динамическую ячейку с параметрами в 1° по широте и 5° по долготе.

## 1.6. Исходный материал в селекции ели

Рассмотрим, как пример, подбор исходного материала в селекции ели в Прикамье, выделяя его отличия.

**Плюсовые деревья.** Были задействованы и естественные популяции, и старые лесные культуры, так называемые «культуры лесничих А.Е. и Ф.А. Теплоуховых». В бывшем владении графов Строгановых они были заложены на площади более 2 тыс. га. Многие участки сохранились и отличались редкостной продуктивностью в 500–620 м<sup>2</sup>/га (Прокопьев, 1978, 1981). Институт Союзгипролесхоз включил их в объекты своих изысканий, и в Сивинском лесхозе в 1983 г. отобрал в них 27 плюсовых деревьев ели и 74 – сосны (далее их число увеличилось).

«Культуры Теплоуховых» закладывались местными семенами в конце 19 – начале 20 века. В майорате Строгановых управление лесами проводилось по лесным округам. Леса нынешних Ильинского, Сивинского, Верещагинского, Очерского, Оханского, Большесосновского, Осинского районов относились к Очерскому окружному лесничеству и по лесосеменному районированию 1982 г. относятся к Среднекамскому лесосеменному подрайону. Упоминаний использования семян из иных районов и лесных округов майората Строгановых в литературе нет (Малеев, 1987; Чернов, 1995).

В начале 1980-х годов в России начали реализовывать идею выращивания ели на балансы для нужд целлюлозно-бумажной промышленности на специальных плантациях с оборотом рубки в 55–60 лет. Как нельзя лучше культуры Теплоуховых отвечали этой идее не только как прототип технологии, но и как источник семян. Конечно, есть опасность снижения генетического разнообразия в культурах, однако до настоящего времени нет исследований, которые доказывали бы существенный вред такого снижения. Кроме того, не стоит забывать, что селекция (отбор) снижает это разнообразие просто по определению. Конечно, можно это разнообразие и увеличивать, но будет ли оно в итоге хозяйственно ценным, вот в чем вопрос.

В специальном письме Минлесхоза РСФСР № 4-59/223 от 11.04.83 г. были изложены требования к плюс-деревьям целевого назначения, и к ним не предъявлялось высоких требований прямизны и очищаемости ствола. Размеры целевых плюс-деревьев ели резко увеличились: их превышение по высоте составило в среднем 31% против 22% у плюс-деревьев комплексного назначения. Всего в 1983–1987 гг. было выделено около 200 плюс-деревьев ели в культурах, среди которых половина была для плантационного выращивания.

Были найдены и особенно крупные деревья с превышением по высоте на 36–44% и по диаметру на 80–116% (рис. 1.4).



Рис. 1.4 – Культуры ели для плантационного выращивания. Превышение плюсового дерева по диаметру на 80% и высоты на 36%. Созданы в 1913 г. по технологии Ф.А. Теплоухова в кв. 65 Сепычевского лесничества, площадь 38 га. Слева от дерева виден просвет поперечного ряда культур. Фото 1985 г.

На всех участках культур закладывалась пробная площадь с перечетом 200 деревьев по диаметру и 20 измерениям высот, определяли возраст культур по кернам, восстанавливали схему посадки. По отношению к средним таксационным показателям рассчитывали основную характеристику плюсовых деревьев – превышение высоты и диаметра (так наз. селекционный дифференциал). При заготовке шишек на расстоянии 3.3 м от плюс-дерева закладывали круговую мини-пробу с определением диаметров всех сохранившихся стволов и наносили их на схему для оценки конкурентного давления.

В отличие от культур в естественных насаждениях плюсовые деревья выделялись по упрощенным методикам. Отбор проводили сотрудники института «Союзгипролесхоз» и расчет превышений плюс-дерева проводили относительно окружающих его соседей (иногда всего 4–6 шт.). Такой метод применяли на больших территориях и в смешанных лесах, которые были пройдены выборочными рубками. Это снижало их качество. К 1985 г. всего в Пермском крае имелось около 500 плюсовых деревьев ели в 9 лесхозах.

Поэтому, используя историческую возможность задействовать при формировании исходного материала уникальное лесокультурное наследие лесничих А.Е. и Ф.А.Теплоуховых, в 1980-е годы в Пермском крае была поставлена задача – сформировать две выборки плюс-деревьев: из культур и из естественных насаждений, затем испытать и сравнить их потомства. В качестве рабочей гипотезы предполагалось, что по своим наследственным задаткам плюс-деревья из культур окажутся более высокого качества, и среди них будет больше матерей, дающих быстрорастущее потомство. С этой целью в культурах были отобраны дополнительно еще около 150 плюс-деревьев специалистами Пермской лесной семеноводческой производственной станции (Созин Л.В., Смирнов Ю.Б.) и сотрудниками Пермского госуниверситета (к. с.-х. н. Рогозин М.В).

В географическом отношении исходный материал для селекции ели был отобран в 12 пунктах («ценопопуляциях»), из которых 7 – естественные насаждения и 5 – лесные культуры 1903-1939 гг. Число плюс-деревьев по этим происхождениям колебалось от 9 до 108 шт. (рис. 1.5).

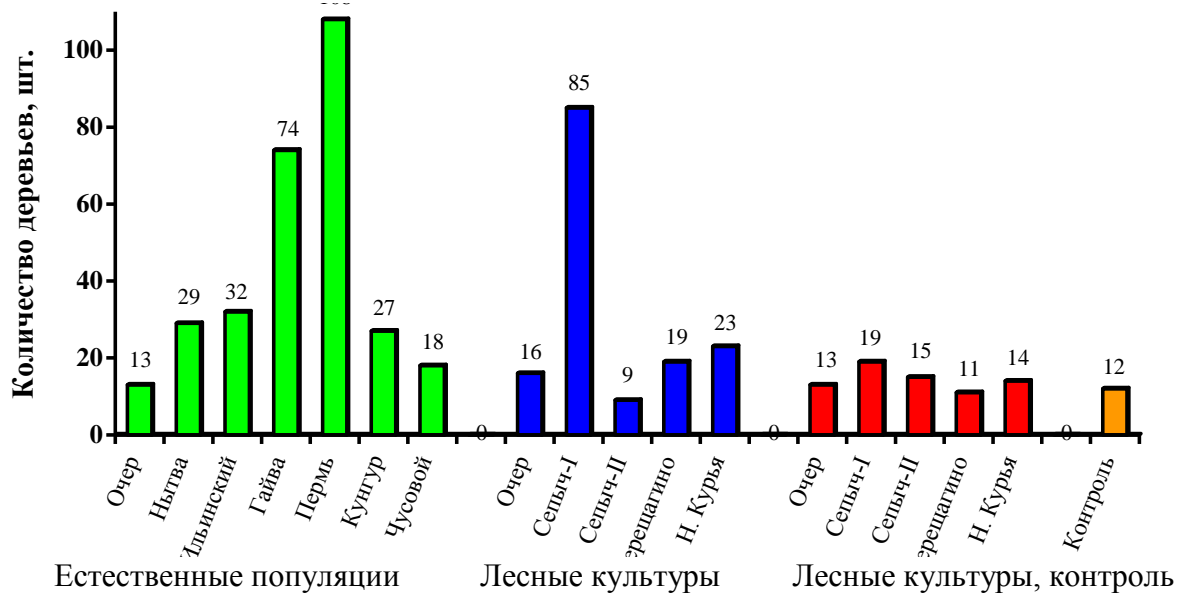
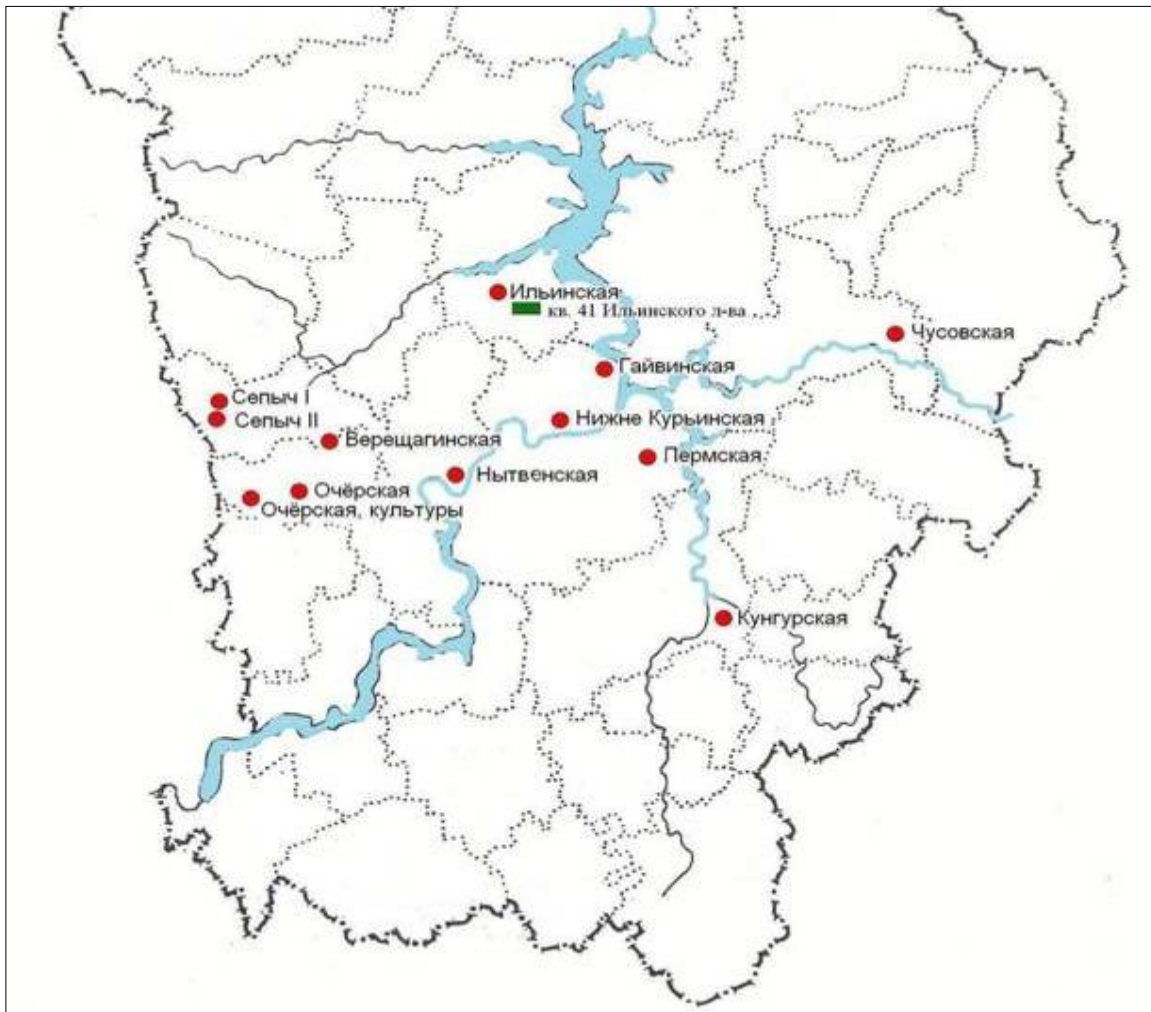


Рис. 1.5 – Исходный материал в селекции ели финской в Прикамье: 12 популяций (вверху) и число деревьев в них (внизу).



Особое внимание было уделено семенам контроля, и в каждой из 12 популяций такие семена были получены. Для этого с 30–50 случайных деревьев, находившихся вблизи плюсовых деревьев, отстреливали 1–2 шишки. Кроме того, в качестве контрольных деревьев в популяциях лесных культур находили хорошо плодоносившие деревья нормальной селекционной категории, а также минусовые деревья (сильно отставшие по росту деревья), от которых формировали такой же образец семян, как и от плюс-деревьев. На рисунке справа показаны пять столбиков частот для них (см. рис. 1.5).

**Заготовка семян.** В разделе «Методика и планирование испытаний» будет показано, что для первых испытаний потомства нужно совсем немного посадочного материала. Так, для закладки двух опытов (основного и страховочного) в семье достаточно 120–200 стандартных сеянцев. Если полагать, что грунтовая всхожесть семян составит 70%, сохранность посевов 75%, количество годных для посадки сеянцев 50%, то необходимое число семян от каждого дерева составит  $200 : 0.70 : 0.50 : 0.75 = 760$  шт. семян. На Среднем Урале число семян в 1 шишке у ели составляет в среднем 117 шт. с колебаниями от 65 до 142 шт. (Попов, 1984). Поэтому можно полагать, что от одного дерева будет достаточно  $760 : 117 \approx 6$  шт. шишек.

Первые опыты по заготовке шишек путем сбивания их дробью из охотничьего ружья показали, что такое их число можно получить отстрелом дробью № 2 за два – шесть выстрелов. Поэтому заранее было закуплено 2 тыс. патронов и оформлены на работу 2 охотника, с разрешения на право находится с охотничьим оружием в районах области и в зеленой зоне г. Перми с 20 августа по 30 октября 1986 г. Для снижения отдачи под приклад ружья прикручивали полоску свинца весом 500 г.

Опыт работы показал следующее. Вначале осматривали размещение шишек в кроне, используя бинокль. Стрельба становилась эффективной, если в зоне поражения дробью (круге  $0.5 \text{ м}^2$  на расстоянии 35 м) находилось не менее 15 шишек. Обычно дерево признавали годным для отстрела шишек при втором и выше балле плодоношения. При выборе места для стрельбы охотник отходил от дерева и старался совместить в прицеле сразу несколько веток. Сборщики становились сбоку и после выстрела запоминали места падения шишек. Обычно на обработку одного дерева уходило до 15 минут. Отстрел проводили в любую погоду и даже в дождь. Попадание в саму шишку не сбивало ее, и она падала только в том случае, если перебивали ее черешок – веточку толщиной 2–3 мм.

Наиболее результативным был отстрел шишек с молодых деревьев. Так, в культурах ели 51-летнего возраста с плюс-деревьями высотой 21–24 м потребовалось всего 39 патронов с дробью № 4, чтобы заготовить с каждого по 8–16 шишек. Но при работе с деревьями выше 33 м расход патронов возрастал до 10 шт. на дерево и стрельба была результативна только дробью № 2 по средней части кроны. После выстрела ружье отдает почти отвесно вниз и поэтому стрелок должен прогибаться назад. Поэтому оказалось удобно стрелять лежа с упором приклада мимо плеча прямо в землю.

Заготовку шишек лучше всего начинать в последней декаде августа, когда шишки побуреют. В 1986 г. лето и осень были холодными, но всхожесть заготовленных 18 августа

семян оказалась 98%; при этом шишки месяц дозревали в сухом помещении. Ранний отстрел в условиях Урала предпочтителен, так как даже в такое холодное лето после трех дней теплой погоды 17 сентября в Кунгурском лесхозе 30% деревьев раскрыли шишки, и сбор урожая с них был бесполезен. Это было самое южное место, большая же часть деревьев была севернее на 90-160 км, и выпадения семян там не наблюдалось (см. рис. 1.5).

При оценке рассмотренного способа заготовки шишек у специалистов сразу возник вопрос: значительны ли повреждения деревьев? Для его выяснения была создана специальная комиссия, которая через год после заготовки шишек осмотрела 39 плюс-деревьев, из них на 23-х заготовку вели рабочие-верхолазы, а на 16 шишки отстреливали. Оказалось, что из первых 23-х 3 дерева имели по 3-5 полностью обломанных ветвей первого порядка. Дело объяснялось тем, что сбор шишек ведется после подтягивания крупных ветвей к стволу ближе к сборщику; при этом ветви иногда обламываются. Сорвать шишки без загибания ветвей не удается, так как переход сборщика на ветви кроны запрещен.

На 16 деревьях, где шишки отстреливали, повреждений не обнаружили. Почему же их не было? Объяснить это можно довольно просто. Известно, что стрельба дробью эффективна до 35-40 м и именно на таком расстоянии, где ударная сила дробинок ослабевает, и расположены шишки. Поэтому отстреливаются не шишки, а только тонкие ветки, что не приносит ощутимого вреда. Иногда удавалось отстреливать ветку толщиной до 6 мм, но это происходило только при попадании в нее 2 дробинки. Одиночные же попадания только царапают такие ветви. Попадание дроби в ветви толщиной 3-6 мм можно считать, по видимому, заметным повреждением, однако вероятность его мала. Площадь самих веточек мала в сравнении с зоной поражения дробью. Зона эта составляет примерно  $5000 \text{ см}^2$ , на которую попадает 550 дробинок (пять зарядов дроби) и плотность попадания составит  $550 : 5000 = 0.11 \text{ шт. /см}^2$ . Стрельба ведется по двум-трем ветвям первого порядка, которые несут в зоне поражения дробью 10-20 ветвей третьего порядка толщиной 3-6 мм и длиной 10-20 см. Площадь проекции одной такой ветки составит примерно  $7 \text{ см}^2$ , а общая  $140 \text{ см}^2$ . Примерно  $2/3$  ее закрыто хвоей и дробь поразит только  $50 \text{ см}^2$  площади, на которую попадет  $0.11 \text{ шт. см}^2 \times 50 \text{ см}^2 = 5.5 \text{ шт. дробинок}$ , причем половина из них только процарапает ветку. Число ветвей третьего порядка в кроне несколько сотен и поэтому повреждение нескольких не нанесет ощутимого вреда кроне.

Безусловно, рекомендуемый способ приемлем для заготовки семян малыми партиями, и заготовить их можно очень большое количество за один сезон, тогда как темпы заготовки семян верхолазами в десятки раз ниже. Практика их работы показала, что группа верхолазов за сезон может заготовить шишки с 30-40 деревьев. В пределах края или области возможен контроль за двумя-тремя такими группами, и за сезон можно получить семена от 100 плюсовых деревьев. Но хороший урожай у ели наблюдается 1 раз в три-семь лет, и если для интенсивной программы селекции нужны семена от 500 деревьев, то получение семян от них растянется тогда на 15-20 лет. Поэтому для получения малых партий семян ели отстрел ее шишек более предпочтителен.

## 1.7. Исходный материал в селекции сосны

Для селекции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в 1980-е годы в Прикамье не имелось достаточного числа плюс-деревьев, но дело было не только в этом. Если у ели можно было заготовить шишки сбиванием дробью, то для сосны этот способ совершенно не подходил. Вторым препятствием оказалось наличие у сосны сильнейших различий по выходу семян из шишек. У нее среднее число семян в шишках может быть и очень большим (до 45 шт.), и очень малым (1–5 шт.), и этот уровень дерева устойчиво сохраняют (Рогозин, 1978). Вполне понятно, что маточники с низкой семенной продуктивностью совершенно не подходят для создания ЛСП. Поэтому было принято решение сразу начать индивидуальный отбор (т.е. отбор по потомству) и задействовать максимальное число обычных деревьев, используя очень благоприятную возможность использовать как исходный материал деревья на постоянных лесосеменных участках (ПЛСУ).

В молодом возрасте на таких участках совершенно не требуется подниматься в крону дерева – достаточно просто нагибать нижние ветви и собирать шишки. Однажды на одном из участков за 1 день работы удалось набрать образцы от 80 деревьев. Далее в испытания включали в основном матерей с хорошим выходом семян. Таким образом, селекцию сосны проводили сразу в двух направлениях – на высокую семенную продуктивность матерей и на быстроту роста их потомства (табл. 1.4).

Табл. 1.4 – Постоянные лесосеменные участки (ПЛСУ), использованные в селекции сосны в Пермском крае в 1977–1982 гг.

Название ПЛСУ	Лесхоз	Лесни- чество	Пло- щадь, га*	Квартал		Год соз- дания	Воз- раст, лет**	Координаты	
				ста- рый	но- вый			N	E
Очерский	Оханский	Очерское	2.0	23	22	1960	19	57°57'57''	54°40'29''
Пермский	Пермский	Пермское	3.0	28	107	1962	19	57°57'38''	56°25'41''
Левшино-1	Пермский	Левшинское	3.0	19	23	1962	19	58° 6'50''	56°28'00''
Левшино-2	Пермский	Левшинское	4.0	19	23	1962	20	58° 6'56''	56°28'00''
Нижне- Курьинский	Закамский	Нижне- Курьинское	3.0	46	18	1964	22	58° 3'57''	56° 2'36''

\* - изученная площадь; \*\* - возраст изучения первого семеношения

Левшинский ПЛСУ изучали в два приема: в 1978 и в 1979 гг. и поэтому введено их разграничение: «Левшино-1» и «Левшино-2».

Возраст деревьев на начало исследований колебался от 19 до 22 лет, густота – от 120 до 300 шт./га. Типы леса и типы условий местопроизрастания (ТУМ) на всех участках – сосняки и ельники кисличниковые, почвы суглинистые дренированные (ТУМ С<sub>2</sub>), за исключением Нижне-Курьинского участка, где почвы супесчаные, подстилаемые с 90 см плотным легким суглинком (ТУМ В<sub>2</sub>). Пермский и Левшинский ПЛСУ были созданы посадкой по схеме 12×5(6) м отборными сеянцами из семян, заготовленных в 1959 г. с лучших срубленных деревьев сосны в сосняке кисличнике при прорубке просеки для нефтепровода в кв. 102 Пермского лесничества Пермского лесхоза вблизи бывшего базисного питомника. Другие ПЛСУ сформированы изреживанием культур, заложенных местными семенами.

Отбор матерей проводили по 1–3 урожаям. Всего изучено 1703 дерева, из них отобрали 1375 деревьев (81%) со вторым и выше баллами плодоношения. Всего получено 2207 образцов семян, из которых для 910 проведены испытания на быстроту роста (табл. 1.5).

Табл. 1.5 – Исходный материал для селекции сосны – урожайные деревья на ПЛСУ в Пермском крае (шт.)

Название ПЛСУ	Деревьев	Изучено семеношение по годам							Испытаны потомства по первым урожаям
		1977, 1978	1979	1982	1983	1985	1990	итого	
Очерский	196	109	40	53			12	215	156
Пермский	324	292	64			58		414	216
Левшино-1	508	496	109	61		60		726	211
Левшино-2	364		239	155		41		435	93
Нижне-Курьинский	311			239	30	114	34	417	234
Итого	1703	897	452	508	30	273	46	2207	910

Ниже показан общий вид семенных деревьев, которые послужили исходным материалом для селекции сосны обыкновенной (рис. 1.6).



Рис.1.6 – Нижне-Курынский лесосеменной участок спустя 28 лет после начала исследований в возрасте 50 лет. Кора подрумянена у 30 деревьев, лучших по потомству в четырех урожаях.

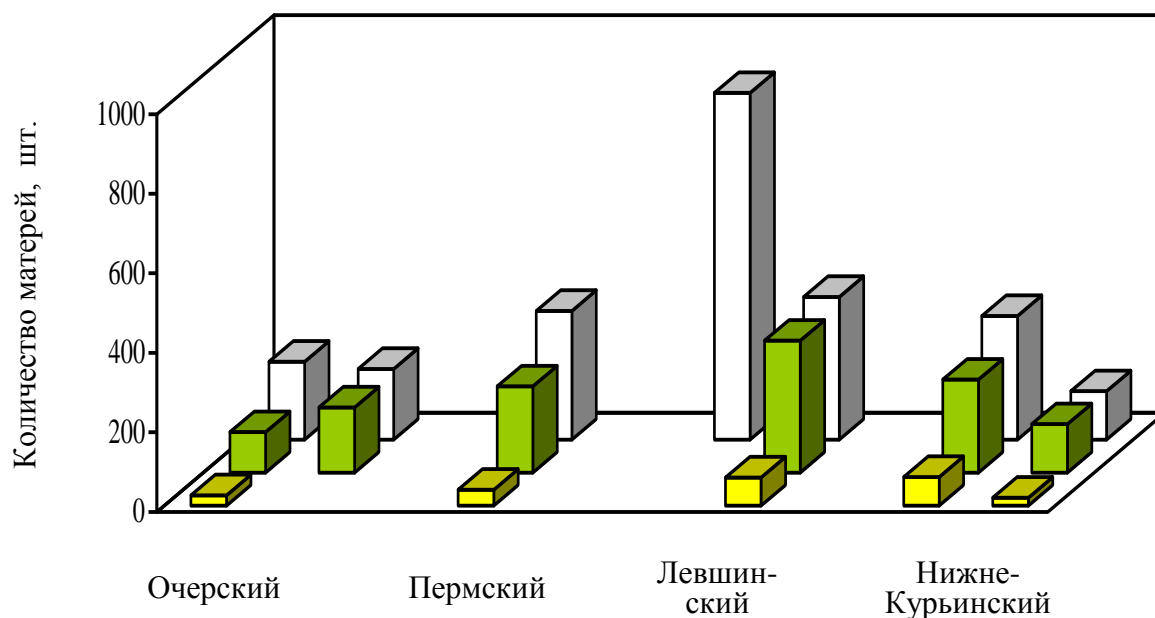


Рис. 1.7 – Начало селекции исходного материала сосны: на дальнем плане – изучено семеношение (1–2 урожая); на среднем – испытано семей; на переднем плане – отобрано лучших семей.

## 1.8. Испытания потомства, заложенные в Пермском крае

Испытательные культуры были заложены в шести лесхозах на 11 участках на площади 33 га. Схема посадки в ряду 0.7– 1.0 м, между рядами – от 2.5 до 3.9 м. Сохранность растений составила в культурах от 70 до 46%, а в школах от 76 до 92%. Получены данные о высотах 80.2 тыс. растений, в том числе 41.7 тыс. растений сосны по 1425 вариантам и 38.5 тыс. растений ели по 553 вариантам (табл. 1.6).

Табл. 1.6 – Испытательные культуры (К) и школы (Ш), заложенные в Пермском крае в 1980–1991 гг. и использованные в селекции

Год закладки	Местонахождение			Площадь, га	Вид опыта и потомство	Число вариантов, шт.			Растений, тыс. шт.
	лесничество	участковое лесничество	квартал			семей	контроль	все-го	
Сосна обыкновенная, урожай семян 1977 – 1990 гг.									
1980	Очерское	Очерское	85	1.0	К Очер	102	0	102	2.7
1980	Кудымкарское	Верх-Юсьвинское	82	1.1	К Очер	63	0	63	1.7
1981	Пермское	Нижне-	25	0.2	Ш Левш	171	3	174	5.2
1982	городское	Курьинское		0.3	Ш Перм	216	3	219	5.9
1983	Закамское	Нытвенское	69	0.3	Ш Н-К	233	12	245	5.3
1984	Пермское	Нижне-	65	1.5	К Н-К	121	10	177*	3.5
	городское	Курьинское			К Н-К	30			
1988	Оханское	Оханское	29	7.0	К Очер	53	10	309	14.4
					К Левш	134			
					К Н-К	112			
1990	Оханское	Рождественское	питомник	0.3	Ш Очер	8	10	136	2.9
					Ш Левш	63			
					Ш Перм	21			
					Ш Н-К	34			
Итого по сосне				13.7		1361	48	1425	41.7
Ель финская (гибридная), урожай семян 1986 г.									
1989	Оханское	Рождественское	питомник	0.3	Ш	525	28	553	26.0
1991	Ильинское	Ильинское	41	11.0	К	525	28	553	22.4
1991	Оханское	Юго-Камское	5	8.0	К	462	23	485	16.1
Итого по ели**				19.3		525	28	553	38.5
<b>Всего</b>				<b>33.0</b>		<b>1886</b>	<b>76</b>	<b>1978</b>	<b>80.2</b>

Примечания: Очер – Очерское; Левш – Левшинское; Перм – Пермское; Н-К – Нижне-Курьинское; 177\* с учетом 16 семей, выращенных с затенением семян; \*\* – без учета вариантов в школе и повторения высадки 462 семей в культуры в кв. 5 Юго-Камского лесничества.

Данная таблица послужила основой для составления других таблиц, помещенных далее. В них объем выборок оказывался несколько меньше, так как некоторые данные не включались в анализ, например, по причине обрезки вершин у части деревьев.

Таким образом, во всех опытах у сосны и ели было измерено 80 тыс. растений 1886 семей. Такое их число позволило далее выявить важные тренды в начинающейся искусственной эволюции (селекции) хвойных. Испытания у сосны детализированы ниже, так как у нее изучалось потомство урожаев нескольких лет, в общей сложности от 910 материнских деревьев (табл. 1.7).

Табл. 1.7 – Потомства сосны по годам урожая и видам испытаний

Название ПЛСУ	Число деревьев, шт.	Год урожая	Выращивание посадочного материала	Вид испытаний и почва	Возраст, лет	Число семей, шт.
Первые урожаи и испытания						
Очерский	102	1977	тепл (2),	К супесч.	4	102
			пит (2)	К суглин.	6	63
Левшинский	53	1985	пит (2),	К песч.	9	53
			пит (1)	Ш супесч.	3	171
Пермский	171	1979	пит (2)	К песч.	9	134
			пит(2)+шк(2)	Ш супесч.	4	216
Ниже- Курьинский	234	1981	тепл (1)	Ш песч.	7	233
			пит(1)+шк(2)	К супесч.	18	121
			пит(1)+шк(2)	К супесч.	18	30
Итого	910		пит (2)	К песч.	9	112
Повторные испытания						
Очерский	12	1990	тепл (1)	Ш супесч.	4	8
Левшинский	63	1985	тепл (1)	Ш супесч.	4	63
Пермский	21	1985	тепл (1)	Ш супесч.	4	21
Ниже- Курьинский	34	1990	тепл (1)	Ш супесч.	4	34
Итого	130					126
Всего вариантов испытания семей 910 материнских деревьев						1361

Примечание: пит – питомник (сеянцы); tepl – теплица; песч. – песчаные, супесч. – супесчаные, суглин. – суглинистые почвы; шк – школа для сженцев; К – культуры; Ш – испытательная школа.

### *Контрольные вопросы:*

1. Биологическая изменчивость, качественные и количественные признаки, пять ее показателей, стандартное отклонение.
2. Плюсовые деревья и насаждения, критерии их отбора, три вида естественного отбора.
3. Методы лесной селекции (пять методов) и их результаты.
4. Развитие лесной селекции и ее программы в России.
5. Лесосеменное районирование на основе географических культур и элементарных лесосеменных районов.
6. Исходный материал в селекции ели в Прикамье.
7. Исходный материал в селекции сосны в Прикамье.
8. Испытательные лесные культуры и школы в Пермском крае.



### 2.1. Стандартное отклонение среднего выборочного значения (ошибка среднего) и доверительный интервал

Результаты измерений обычно показывают с так называемой «средней статистической ошибкой средней величины» и для нашего случая (см. табл. 1.1) это будет запись: «высота сеянцев в опыте составила  $5.0 \pm 0.28$  см». Словосочетание «средняя статистическая ошибка» обычно сокращают до названия «ошибка среднего» или просто «ошибка», обозначают буквой  $m$  и определяют по очень простой формуле. Для итогов упомянутой таблицы, где расчеты по 25 высотам дали значение  $\delta = 1.42$  см, эта ошибка составит:

$$m = \frac{\delta}{\sqrt{N}} = \frac{1.42}{\sqrt{25}} = \frac{1.42}{5} = 0.28 \quad (2.1)$$

где:  $\delta$  – стандартное отклонение;  $N$  – число наблюдений или объем выборки, шт.

Если объем выборки взять 100 шт., то ошибка снизится в 2 раза:  $1.42 / \sqrt{100} = 1.42 / 10 = 0.14$  см, а если увеличить до 10000 шт., то в 10 раз, до 0.014 см.

Рассмотрим эту «среднюю статистическую ошибку» (далее просто ошибка) подробно, так как именно в ней скрыто понимание того, что называют статистическим мышлением. Интуитивно мы понимаем, что малая выборка дает большую ошибку, т.е. неточное определение *среднего значения*. Последний термин настолько привычен, что мы даже не задумываемся о том, что его правильное и полное название **«среднее выборочное значение»**, т.е. среднее, определяемое в некоторой выборке. И выборки могут быть очень разные по численности. Начнем с самых малых. Например, что произойдет с ошибкой, если объем выборки сократить до 2 измерений? Такие выборки бывают, например, в почвенных исследованиях, когда каждое измерение достается дорогой ценой. Для этого вернемся к рис. 1.1. На нем стандартное отклонение  $\pm \delta$ , которое отражает разброс значений вокруг среднего в левую и правую сторону в виде холма, наблюдается при объеме выборки 1 шт. В этом случае ошибка среднего выборочного значения будет равна стандартному отклонению:  $m = \delta = 1.42$ . С увеличением  $N$  ошибка уменьшается:

при объеме выборки  $N = 2$  ошибка будет  $m_{cp} = \frac{\delta}{\sqrt{2}} = \frac{1.42}{1.41} = 1.0$  см

при объеме выборки  $N = 4$  ошибка будет  $m_{cp} = \frac{\delta}{\sqrt{4}} = \frac{1.42}{2.0} = 0.71$  см

при объеме выборки  $N = 16$  ошибка будет  $m_{cp} = \frac{\delta}{\sqrt{16}} = \frac{\delta}{4} = \frac{1.42}{4} = 0.35$  см.

Важно понять, что ряд распределения частот этих выборочных средних будет постепенно как бы сжигаться и приближаться к центру, где находится так называемое «генеральное» среднее. Поясним, что в математике генеральное среднее значение называется математическим ожиданием и его обозначают буквой « $M$ ». Например, это может быть средняя высота, рассчитанная по всем измеренным в теплице сеянцам, или среднее число семян в 1 шишке у дерева после подсчета семян во всех собранных с дерева шишках (50, 100, 500 и т.д., т.е. весьма небольшая генеральная совокупность). Распределение *частот* значений выборочных средних, которых может быть множество, будет иметь форму такого же холма, как и распределение единичных значений на рис. 1.1. При этом, если выборка будет из 1 шт., то холм будет в точности таким же, но при выборках из 2 шт. его форма сжигается в  $\sqrt{2} =$  в 1.41 раза; при выборках из 4 шт. – в  $\sqrt{4} =$  в 2 раза; при выборках из 9 шт. – в  $\sqrt{9} =$  в 3 раза и т.д.

Для этих сокращающихся рядов распределения *выборочных средних* можно рассчитать свое, *особое стандартное отклонение*. Вероятно, чтобы не путать его со СТАНДОТКЛ, его стали называть по-другому, т.е. «средней статистической ошибкой средней величины». Чем больше по объему выборки, тем короче ряд распределения средних значений этих выборок с его «хвостами» в левую и правую сторону, и тем меньше величина этого особого стандартного отклонения. Закон распределения частот *выборочных средних* точно такой же, и имеет те же свойства: в пределах  $\pm 2m$  находится 95% всех значений выборочных средних, в пределах  $\pm 3m$  – 99.5%, а в пределах  $\pm 4m$  находится 100% всех значений  $x_{cp}$ . Форма этого распределения меняется от пологой при малых выборках до очень крутой, вплоть до «схлопывания» в центре при выборках большого объема, когда ошибка среднего стремится к нулю.

Здесь следует пояснить, что, на наш взгляд, словосочетание «средняя статистическая ошибка средней величины», сокращаемое до «ошибки среднего значения» или просто до «ошибки», вводит нас в некоторое заблуждение, так как мы привыкли со школы, что ошибки надобно исправлять. Более правильным, вместо слов «ошибка среднего значения», будет использование слов «стандартное отклонение выборочных средних значений от генерального среднего». Не случайно математики выбрали для обозначения величины этого отклонения букву « $m$ », а для обозначения генерального среднего (математического ожидания) – букву « $M$ ». Слова для объяснения этих сложных явлений могут быть разными, но и у математиков, и у биологов есть единодушие в понимании статистического смысла, лежащего за этими буквенными символами. Вообще, лучше было бы ввести некий иной термин вместо слов «ошибка» или «отклонение», так как они изначально имеют в нашем сознании иной смысл; на наш взгляд, более всего подходит слово

«скачок» (чем сильнее отскакивает выборочное среднее от генерального среднего, тем реже оно встречается). Но так уж получилось, что не нашлось нейтрального (иностранного) слова, и слово «ошибка» традиционно используют, и мы также будем его использовать; важно понимать его иной, чем в обыденном употреблении, математический и статистический смысл.

Для самого точного определения средней высоты сеянцев нужно измерять все растения в питомнике, и тогда мы получим «генеральное среднее значение». Но так не делают, а измеряют несколько сотен растений в разных местах и этого бывает достаточно для определения *среднего выборочного значения* с приемлемой точностью. В нашем примере при 100 растениях ошибка его определения составит  $1.42 / \sqrt{100} = 1.42 / 10 = 0.14$  см, а ее отнесение к средней высоте сеянцев 5.0 см, выражаемое в %, дает нам так называемую **точность опыта**:  $0.14 / 5.0 \times 100 = 2.8\%$ . В биологии точность опыта  $\pm 2-3\%$  считается высокой,  $\pm 5\%$  – достаточной, а  $\pm 6-7\%$  – пониженной, но это весьма упрощенное представление о планировании эксперимента.

Вообще, точность опыта не самоцель; гораздо важнее сократить численность (объем) выборки до минимума. Представим себе, что средняя высота сеянцев  $x_{cp} = 5.0$  см, а ее  $\pm b = 1.42$  см, рассмотренные выше, получены при измерении 1000 растений потомства сосны, например, из Кунгура. Поделив  $\pm b$  на корень из 1000 получаем ошибку опыта  $m = \pm 0.045$  см. Далее получаем точность опыта  $P = m / x_{cp} \times 100 = 0.045 / 5.0 \times 100 = 0.9\%$ . Точность получилась очень высокой. Но в питомнике есть потомства и из других мест и такой уровень точности совершенно не нужен, так как нужно узнать еще высоты сеянцев, например, из Очера, Осы, Добрянки и других районов. Если выборку из 1 тыс. растений снижать, то будет увеличиваться ошибка в определении средней высоты. И нужно найти приемлемую величину такой ошибки, которая позволит нам, тем не менее, уверенно утверждать, что это потомство растет быстрее, либо медленнее других. Причем происхождений может быть несколько сотен и минимизация выборок крайне важна, так как масштабы работ ограничены физическими возможностями бригады селекционеров. Следовательно, надо сокращать объем выборки. Как это сделать правильно?

Рассмотрим два потомства. Первое – это упомянутые сеянцы происхождением из Кунгура ( $x_{cp1}$ ), второе – сеянцы из Кизела с  $x_{cp2} = 6.0$  см и  $\delta_2 = \pm 1.0$  см (превышение высоты на 20 %). Надо это превышение доказать. При выборках из 100 растений ранее определенная ошибка  $m_1$  была равна 0.14 см, вторая ошибка  $m_2$  после расчетов по формуле 2.1 составит 0.1 см. По закону нормального распределения 99.5% всех возможных значений этих средних  $x_{cp1}$  и  $x_{cp2}$  будут в пределах «плюс-минус три ошибки», что можно показать графически (рис. 2.1) или в виде формул:

$$x_{cp1} \pm 3m_1 = 5.0 \pm 3 * 0.14 = 5.0 \pm 0.4 \text{ см} \quad \text{И} \quad x_{cp2} \pm 3m_2 = 6.0 \pm 3 * 0.1 = 6.0 \pm 0.3 \text{ см}$$

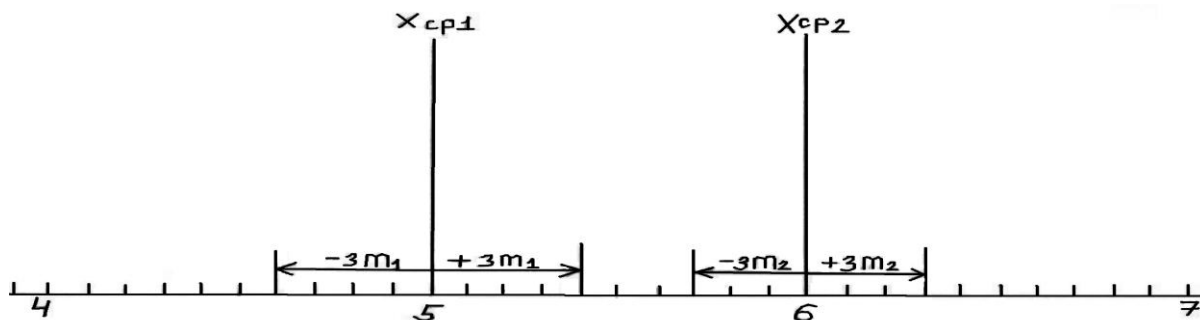


Рис. 2.1 – Средние значения по выборкам из 100 растений и их тройные ошибки (пределы возможных значений выборочных средних в 99.5% случаев).

Возможные теоретические значения средних в генеральной совокупности не перекрывают друг друга, значит, различие достоверно. А если сократить выборки до 50 семян? Тогда  $m_1 = \frac{\delta_1}{\sqrt{50}} = \frac{1.4}{\sqrt{50}} = \frac{1.4}{7.0} = 0.2$  и  $m_2 = \frac{\delta_2}{\sqrt{50}} = \frac{1.0}{7.0} = 0.14$  и пределы колебаний возможных значений средних будут:

$$x_{cp1} \pm 3m_1 = 5.0 \pm 3 * 0.20 = 5.0 \pm 0.6$$

$$x_{cp2} \pm 3m_2 = 6.0 \pm 3 * 0.14 = 6.0 \pm 0.3$$

Снова вынесем эти пределы на график (рис.2.2).

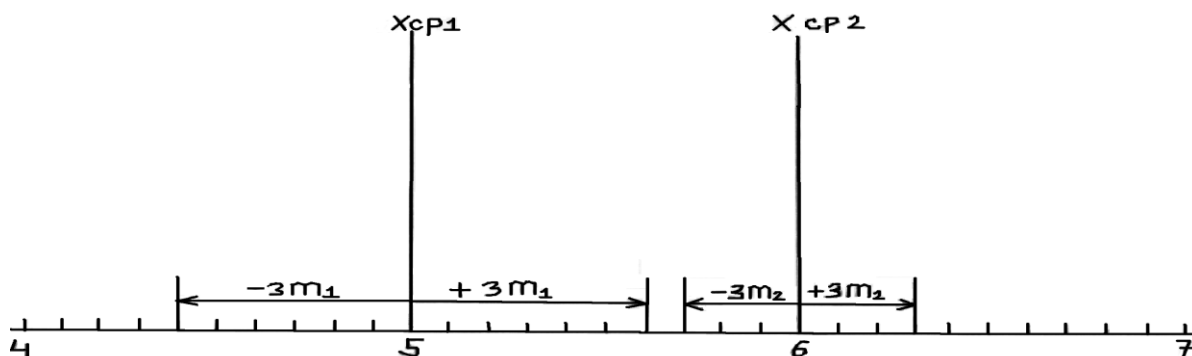


Рис.2.2 – Средние значения при  $N = 50$  растений и их тройные ошибки.

Как видим, пределы сблизились и если еще сократить выборки, то они перекроются. Можно ли далее снижать объем выборки?

Можно, но здесь вступает в силу так называемое условие безошибочного прогноза. Мы это условие задали на уровне 99.5% и для этого взяли  $\pm 3m$  для распределения ошибок. Но можно взять уровень пониже, с пределами  $\pm 2\delta$  (уровень 95%) и даже с пределами  $\pm 1.7\delta$  (уровень 90%).

При выборках из 25 штук семян, получаем две ошибки:  $m_1 = \frac{1.4}{\sqrt{25}} = 0.28$ ,  $m_2 = \frac{1.0}{\sqrt{25}} = 0.20$  см. Тогда пределы значений для этих двух

выборочных средних для уровня прогноза в 95% будут:

$$x_{cp1} \pm 2m_1 = 5.0 \pm 2 * 0.28 = 5.0 \pm 0.56 \text{ см.}$$

$$x_{cp2} \pm 2m_2 = 6.0 \pm 2 * 0.20 = 6.0 \pm 0.40 \text{ см}$$

Выносим эти пределы опять на график (рис.3).

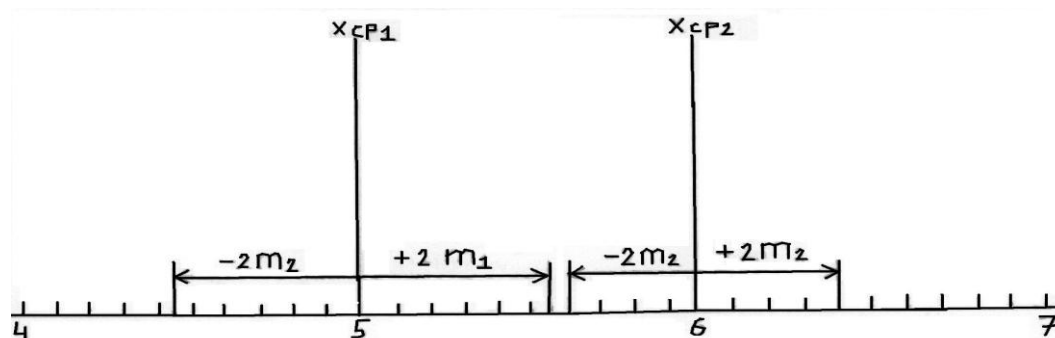


Рис.2.3 – Средние значения при  $N = 25$  растений и их двойные ошибки (пределы возможных значений средних в 95% случаев).

Как видим, просвет все еще есть, и поэтому между *возможными значениями* средних высот сеянцев в других выборках из происхождений Кунгур и Кизел различия будут опять доказаны. Но *уровень* доказательства понизился до 95%, и для 5% оставшихся случаев нет гарантии, что различия будут иметь место при выборке из 25 растений. Их может и не быть, но эту вероятность в 5% мы допускаем.

## 2.2. Критерий различия между средними значениями

Как видим, в биометрии важно доказать, что различие просто есть и обозначить % случаев его получения. Тогда как для обыденного сознания важен другой, более простой ответ на вопрос – *на сколько* различие больше? То есть подход у статистических методов совершенно иной. Он состоит в том, что различие, как *расстояние между двумя средними на горизонтальной оси*, измеряют не в сантиметрах, граммах или метрах, а в совершенно непривычных для нас единицах. Расстояние между средними измеряют в ошибках!

(Тут сразу вспоминаем весьма эвристичный мультфильм «38 попугаев», где длина удава составила 7 мартышек, 38 попугаев или 2 слоненка). То есть *шкала* для измерения чего-либо *может быть разной*. Разными получатся и оценки. Для измерения расстояния от  $x_1$  до  $x_2$  в ошибках, то есть *статистического различия* между ними, используют сумму ошибок этих средних значений:  $\sqrt{m_1^2 + m_2^2} = \sqrt{0.28^2 + 0.20^2} = \sqrt{0.0784 + 0.0400} = \sqrt{0.1184} = 0.34$ .

Если эту величину (0.34 см) представить как единицу на шкале измерения различий («сантиметр» на некоей «статистической» линейке по измерению расстояния между средними), то между ними будет уже не 6.0 –

5.0 = 1.0 см, как считает наше обыденное сознание, а  $(6.0 - 5.0) / 0.34 = 2.94$  неких единиц новой шкалы. Причем единицы эти меняются и зависят от объемов выборки в опытах. Эти единицы математик-биолог Стьюдент назвал «критерием t». Критерий стали называть его именем и широко использовать для выяснения достоверности различия между выборочными средними:

$$t_{\phi} = \frac{x_{cp1} - x_{cp2}}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} = \frac{\Delta}{\sum m} \quad (2.2)$$

или, с другим обозначением средних величин

$$t_{\phi} = (\bar{x}_1 - \bar{x}_2) / \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$$

где  $t_{\phi}$  - значение критерия Стьюдента в опыте (фактическое);

$\Delta$  - разность между двумя средними величинами;

$\sum m$  - сумма статистических ошибок средних величин.

В нашем случае  $t_{\phi} = 2.94$ . Много это или мало? Для ответа на этот вопрос Стьюдент составил специальную таблицу, где поместил пороговые значения t для разных вероятностей безошибочного прогноза, которые для краткости он назвал уровнями значимости и выделил три уровня для 90, 95 и 99% безошибочных прогнозов:  $t_{0,90}$ ;  $t_{0,95}$ ;  $t_{0,99}$  (табл. 2 1).

Сам же Стьюдент обозначал уровень значимости прогноза допускаемой ошибкой, которую также обозначал в виде подстрочного знака. Так, для 90%-ного уровня обозначение было  $t_{0,10}$ , для 95%-ного –  $t_{0,05}$ , которые иногда встречаются в некоторых пособиях по биометрии.

Таблица 2.1 – Стандартные значения критерия t Стьюдента (по Лакин, 1973)

Степень свободы, шт.	Уровень значимости (вероятность безошибочного прогноза)			Степень свободы, шт.	Уровень значимости (вероятность безошибочного прогноза)		
	$t_{0,90}$	$t_{0,95}$	$t_{0,99}$		$t_{0,90}$	$t_{0,95}$	$t_{0,99}$
1	6,31	12,7	63,7	9	1,83	2,27	3,25
2	2,92	4,30	9,92	10	1,81	2,23	3,17
3	2,35	3,18	5,84	15	1,76	2,15	2,98
4	2,13	2,78	4,60	20	1,72	2,09	2,85
5	2,02	2,57	4,03	30	1,70	2,04	2,75
6	1,94	2,45	3,71	60	1,67	2,00	2,66
7	1,89	2,36	3,50	100	1,66	1,98	2,63
8	1,86	2,31	3,36	1000	1,65	1,96	2,6

Вход в таблицу Стьюдента открывает показатель «степень свободы». Это, грубо говоря, сумма числа наблюдений в сравниваемых выборках. При малых выборках (менее 30) из суммы вычитают 2 единицы. Почему математики ее назвали степенью свободы – простым людям понять не дано (вероятно, имелось в виду некое «количество» свободы), но делать нечего, будем и мы ее так называть. Для случая с выборками по 100 растений степень свободы  $100+100 = 200$  и нужна последняя строка. В ней критерии  $t$  имеют значения 1.65; 1.96 и 2.6. А у нас получен  $t_{\phi} = 2.94$ . Он больше стандарта для самого высокого уровня безошибочного прогноза в 99%. Вообще, это хорошо для доказательства различия, но одновременно это и плохо для исследователя, так как объем выборки достаточно велик – 100 растений.

Выше мы делали расчеты для уровня прогноза в 95%, т. е.  $\pm 2m$  для выборок по 25 растений, и получили просвет на рисунке 2.3, то есть различие доказано. Поэтому еще уменьшим выборки, например, до 9 растений и получим:

$$m_1 = \frac{\delta_1}{\sqrt{n}} = \frac{1.4}{\sqrt{9}} = 0.37; \quad m_2 = 1.0\sqrt{9} = 0.33 .$$

Откуда сумма ошибок составит  $\sqrt{0.37^2 + 0.33^2} = \sqrt{0.246} \approx 0,5$  см

Поделим расстояние между средними, равное 1.0 см, на эту ошибку, равную 0.5 см, и получим  $t_{\phi} = 1.0 / 0.5 = 2.0$ . Заходим в таблицу 2.1 со своей степенью свободы, равной для выборок по 9 шт.  $9+9-2=16$ . Для близкого значения 15 шт. находим в ней стандартные  $t_{0,90} = 1.76$  и  $t_{0,95} = 2.16$ .

Сравнение полученного  $t_{\phi}$  со стандартом обычно записывают в таком виде:  $t_{\phi} = 2.0 > t_{0,90} = 1.76$ . Из этого сравнения следует вывод: различие достоверно на уровне 90%-ного прогноза о существовании такого различия в действительности. Как видим, объем выборки, а значит, и трудозатраты на сбор семян и выращивание сеянцев можно сократить в 11 раз (со 100 до 9 измеряемых растений), и при этом доказать статистические различия между происхождениями «Кизел» и «Кунгур» в 9 случаях из 10. На самых первых этапах селекции, когда важно задействовать как можно больше вариантов опыта, такая пониженная точность вполне допустима, тем более, что далее испытания будут продолжены и оценки будут уточнены. Конечно, расчеты мы сильно упростили, но цель и смысл их становятся понятны – можно резко увеличить масштабы работ, изучая рост не 10-20, а 100-200 и более происхождений.

По сути, выше мы рассмотрели самую простую модель планирования объема выборки, основанную на подборе ее объемов для достижения заданного различия в 1.0 см между средними высотами. При этом мы брали выборки из 100, 50, 25 и 9 растений и показали, что различие в 1.0 см может быть доказано на разном уровне достоверности: в 99.5, 99, 95 и 90% случаев. И какой объем

выборки считать достаточным будут определять цели, стоящие перед исследователем.

Часто принимают уровень безошибочного прогноза в 95% ( $t_{0,95}$ ), но этот уровень должен быть как-то обоснован, а не приниматься как догмат. На первых этапах селекции бывает иногда достаточен уровень и в 90%.

### 2.3. Объем выборки и объединение данных разных опытов

Вопрос объема выборки возникает в любом эксперименте. Но в селекции он ключевой и, вероятно, самый сложный. Физические возможности исследователя ограничены, и приходится выбирать – либо малые выборки и много вариантов, либо точное значение показателя и меньшее число вариантов. Ввиду сложности освоение данного вопроса для бакалавров мы ограничиваем только *первым способом* планирования объема выборки.

Для оценки точности полученного среднего значения используют так называемую «точность опыта» (точность определения среднего значения). Ее обозначают буквой « $p$ » или « $P$ » и определяют по формуле:

$$p = \frac{m}{x_{cp}} * 100, \% \quad (2.3)$$

где:  $p$  – точность опыта, %;

$m$  – статистическая ошибка выборочной величины;

$x_{cp}$  – среднее значение признака в выборке.

При планировании выборки в несложных опытах чаще всего применяют следующую простую формулу:

$$N = \left( \frac{W}{P} \right)^2, \text{ шт.} \quad (2.4)$$

где:  $N$  – объем выборки (число наблюдений);

$P$  – точность опыта, % ;  $W$  – коэффициент вариации, определяемый по формуле:

$$W = \frac{100 \delta}{x_{cp}}, \% \quad (2.5)$$

где:  $\delta$  – стандартное отклонение;  $x_{cp}$  – среднее значение признака в выборке.

Обычно принимают  $P = \pm 5.0\%$ . Так, если вариация  $W = \pm 20\%$ , то получаем выборку 16 шт., а если вариация будет  $\pm 30\%$ , то выборка увеличится до 36 шт.

Однако данная формула учитывает выполнение указанной точности лишь для 68% выборок, т.е. в пределах плюс-минус одно стандартное отклонение в



ряде распределения этих средних. Напомним, что для множества средних выборочных значений совершенно также, как и для единичных измерений, можно построить частотный ряд, который будет в виде округлого холма и будет подчиняться закону нормального распределения. Поэтому, чтобы охватить указанной точностью опыта не 68%, а 95% выборок, в числитель формулы (2.4) вводят критерий Стьюдента  $t_{0,95} = 2.0$ , а для охвата 99% выборок это значение  $t$  увеличивают до 2.6. Тогда расчеты для  $P = \pm 5\%$  при  $t_{0,95} = 2.0$  дают объем выборки уже 64 шт. Заметим, что в лесную селекцию (вероятно, из лесной таксации) перекочевало убеждение, что для надежных оценок высоты и диаметра нужна точность в  $\pm 2-3\%$ . Тогда для точности  $\pm 3.0\%$  при  $t_{0,95} = 2.0$  нужна выборка уже из 178 растений. Как видим, даже эта простая формула дает разные решения касательно объема выборки.

Какая же точность опыта нужна, и почему ее часто принимают в  $\pm 3-5\%$ ? Ответ на этот вопрос лежит в доказательстве *достоверности превышения* роста лучшего потомства, например, на 10%. При вариации  $W = \pm 20\%$  и объеме выборки 64 шт. для такого превышения критерий Стьюдента составит  $t = 2.83 > t_{0,99} = 2.63$ . Различие оказалось высоко достоверно. Если же снизить выборку до 33 шт., то различие будет доказано на среднем уровне при  $t = 2.03 > t_{0,95} = 2.0$  и этот уровень обычно считают достаточным.

При испытаниях на быстроту роста превышение на 10% часто принимают как критерий отбора, и выборка из 33 растений его доказывает при вариации  $W = \pm 20\%$  и при  $t_{0,95} = 2.0$ . Однако тут сразу возникают вопросы:

- мы доказываем наличие некоего превышения *вообще*, а каким будет это превышение в точном его значении, остается неизвестным;

- можно ли снизить критерий до  $t_{0,90} = 1.65$ ?

И это далеко не все вопросы. Например, проводится сложный опыт с испытаниями семенами нескольких урожаев для расчета общей комбинационной способности (ОКС), причем в тест-культурах в разных условиях. Как обобщать такие сложные опыты?

С этой целью данные переводят в относительные величины, для чего в каждом испытании нужен контрольный вариант, принимаемый за 100%. В результате разнородные опыты объединяют и получают общую среднюю оценку роста потомства в % от контроля. Если контроля нет, то рассчитывают среднюю величину в одном опыте или в его блоке, и уже ее принимают за 100% (однако тогда эффект селекции будет совершенно неясен). Наиболее точным является «парный» контроль, когда рядом с опытной делянкой

высаживают контроль. Применяют его редко и обычно контроль сокращают до 8–10% от числа и объемов выборок всех вариантов опыта.

*Минимизация выборки* крайне важна, так как позволяет резко увеличить число вариантов. Для лучших потомств обычно принимают их высоту 110% от высоты контроля. Но чтобы доказать это превышение на 10%, *выборка должна иметь почти нулевую ошибку*, что практически недостижимо, так как нужны тысячи растений. Поэтому высоту для лучших потомств берут заведомо больше 110%, например 113-115%, и это превышение на 3–5% называют «наименьшая существенная разность» (НСР).

**Первый способ** планирования выборки как раз и основан на подборе ее объемов для доказательства выбранной НСР при условии  $t_{\phi} \geq t_{0,95} = 1.96$ .

Возьмем реальный пример – испытания 246 семей ели в 21–23-летнем возрасте, где средняя вариация высот внутри семей составила в среднем 28%. С возрастом эта вариация может быть разной, поэтому рассмотрим два сценария планирования, при вариации 25 и 30%. Поясним, что в этом опыте семей с высотой от 115% оказалось 9.3%, с высотой от 114% – в 1.1, а семей с высотой от 113% было уже в 1.3 раза больше. Все они – лучшие, но чтобы правильно их отобрать, нужны разные выборки. Так, при вариации 25% и снижении высоты их отбора от 115 к 113% общее число растений для 100 опытных семей возрастает в 3.8 раза (табл. 2.2).

Табл. 2.2 – Планирование испытательных культур 100 потомствами с целью отбора семей, достоверно превышающих контроль на 10% и более

Высота лучших семей, %	Число растений во всех опытах*		Ошибка среднего, %	Доля лучших потомств		Общее число растений для 100 семей**	
	шт.	%		%	увеличение доли, раз	тыс. шт.	увеличение, раз
Благоприятный сценарий, коэффициент вариации высот 25%							
115	110	100	2,4	9,3	1	11,8	1
114	200	182	1,8	10	1,1	20,8	1,8
113	435	395	1,2	12	1,3	44,3	3,8
Неблагоприятный сценарий, коэффициент вариации высот 30%							
115	167	152	2,3	9,3	1	17,5	1
114	296	269	1,7	10	1,1	30,4	1,7
113	740	673	1,1	12	1,3	74,8	4,3

\* – желательны два типа условий и минимально два урожая семян (всего 4 испытания);  
 \*\* – добавляются растения в контроле (800 шт.).

Это увеличение в 3.8 раза было бы оправдано, если бы сильно возрастала и доля лучших семей, но она выросла лишь в 1.3 раза. Поэтому при планировании лучше увеличить число семей в те же 1.3 раза, но отбирать их по большей высоте в 115%, а выборку оставить минимальной (110 шт.). В результате будет отобрано точно такое же число лучших потомств, но объем работ увеличится лишь в 1.3, а не в 3.8 раза. Еще большее увеличение объема работ – в 4.3 раза – получаем в неблагоприятном сценарии.

Если поделить полученный минимальный объем выборки на 4 испытания, то получим в каждом  $\approx 30$  шт. при вариации 25% и 56 шт. – при вариации 30%. Но следует учесть, что можно селекционировать и устойчивые потомства, с вариацией высот около 20%. Поэтому выборки вполне можно снизить в каждом из 4-х испытаний даже меньше 20 шт.

**Второй и третий способы** планирования выборки более сложные; их рекомендуется прочитать *магистрантам*, а также селекционерам при разработке своих конкретных программ селекции на быстроту роста.

**Второй способ** планирования выборки совершенно иной. В нем снижают выборку на основе генератора случайных чисел, далее сравнивают различия между семьями в дисперсионном анализе и подбором объемов выборок выполняют условие достоверности различий для 95% случаев. Его применили в республике Коми для сосны (Туркин, Федорков, 2007) и в Ленинградской и Псковской обл. для ели (Бондаренко, Жигунов, 2016). В результате рекомендована численность 200 растений на потомство. С учетом сохранности 50–60% к 20 годам как раз и получается выборка из 100–110 измеряемых деревьев, или 25–30 растений в каждом опыте (см. табл. 2.2).

Подобных расчетов в лесной селекции ранее не было, так как ее задачу рассматривали с приматом высокой ценности плюс-деревьев, и выборку на потомство доводили до максимума. Вышеприведенный пример показывает, насколько не оправданы такие затраты. Но при сокращении выборки на семью в каждом из четырех испытаний до  $\approx 30$  шт. растений общее их число составит всего 110 шт. Для 100 семей с учетом контроля число измеряемых растений достигнет 11.8 тыс. (см. табл. 2.2). С учетом их сохранности 50% в культуры следует высаживать примерно 24 тыс. саженцев. Наш опыт работы показал, что бригада из 4 человек весной в течение 22 календарных дней осуществила выкопку и посадку 50 тыс. саженцев с картированием 560 вариантов опыта на одном, и 400 вариантов – на втором участке, с высадкой от каждой семьи по 40–60 растений в 3–6 повторностей (Рогозин, Разин, 2012), а это уже заявка на высокую интенсивность селекции.

*Третий способ* еще более сложен, и разобраться в нем можно, только детально планируя весь процесс работы. Он рассматривает общую статистическую ошибку, получаемую как итог в серии опытов и разлагает (разделяет) ее далее на ряд ошибок, вызываемых следующими факторами:

- экологическими различиями (экологическая ошибка);
- генетическими отличиями семян (репродуктивная ошибка);
- вариацией высот внутри семей, округлением данных при измерениях и прочими случайными факторами (прочие ошибки).

Ниже будут приведены только итоговые результаты, а сами расчеты можно представить, если рассматривать всю массу измерений, где бывали случаи, когда семьи в одних условиях имели высоты 120% и более, а в других условиях их высоты оказывались на уровне лишь 80–90%. Это будет *экологическая ошибка*. *Репродуктивная ошибка* появляется в результате генетической неоднородности семян, где корреляция высот семей от урожаев разных лет оказалась очень слабой ( $r = 0.16 \pm 0.05$ ), и высоты семей имели различия, близкие к различиям в разных почвенных условиях (далее эти корреляции будут рассмотрены в разделах 5.1 и 5.2). Ошибка эта получается из-за различий в генетическом пуле семян, который меняется год от года в зависимости от пыльцевой продуктивности, сроков цветения, вызревания пыльцы и т.д. Снизить ее невозможно. Но экологическую ошибку, т.е. вариацию из-за разных условий, можно снижать, выравнивая эти условия.

Величину статистических ошибок моделировали при разных сценариях – при 200, 50 и 20 растениях в одном потомстве (табл. 2.3).

Для лучшего понимания структуры ошибок, данные в ней представлены в сокращенном виде, без знаков  $\pm$  и с округлением. Главным итогом расчетов оказалось то, что общая ошибка зависит не столько от объема выборки, сколько от *числа испытаний*. Так, при одном испытании и при числе растений  $n = 200$  шт. статистическая сумма ошибок составит 6.6 %, а при  $n = 20$  шт. она увеличивается всего лишь до 7.9%.

Расчеты кажутся непонятными для одного испытания, где можно рассчитать только вариацию внутри семьи, далее вариацию между средними значениями у семей, и затем общую вариацию по всем растениям. И в одном опыте, конечно же, невозможно рассчитать вклад ошибок экологической и репродуктивной. Но как только мы проводим второе испытание, то эти ошибки появляются. А если они становятся известны, то можно рассчитать их долю и в одном, и в 3–5 испытаниях по известной формуле (2.1), по зависимости ошибки выборочного среднего от стандартного отклонения и числа наблюдений.

Табл. 2.3 – Статистические ошибки средней высоты в потомствах сосны в возрасте 3–5 лет, вызванные репродуктивной, экологической и случайной изменчивостью при разных сценариях планирования объема выборки, %

Показатели	Число испытаний				
	1	2	3	4	5
Виды ошибок:					
экологическая	3,40	2,40	1,96	1,70	1,08
репродуктивная	5,29	3,74	3,05	2,64	1,67
прочие	1,13	0,80	0,65	0,50	0,32
<b>в контроле при <math>n = 400</math></b>	<b>1,00</b>	<b>0,71</b>	<b>0,58</b>	<b>0,55</b>	<b>0,32</b>
в потомстве при $n = 200$	1,41	1,00	0,81	0,70	0,45
в потомстве при $n = 50$	2,83	2,00	1,63	1,41	0,89
в потомстве при $n = 20$	4,47	3,16	2,58	2,24	1,41
Статистическая сумма ошибок при числе растений в потомстве, шт:					
$n = 200$	6,6	4,7	3,8	3,3	2,1
$n = 50$	7,1	5,0	4,1	3,5	2,2
$n = 20$	7,9	5,6	4,5	3,9	2,5
Отношение к общей ошибке при $n = 200$ :					
$n = 200$	100	100	100	100	100
$n = 50$	107	107	107	107	107
$n = 20$	119	119	119	119	119
Вклад ошибок при $n = 200$ шт. (отношение квадратов ошибок к общей ошибке), %					
экологическая	26	26	26	26	27
репродуктивная	64	64	64	64	64
прочие	3	3	3	3	3
<b>в контроле при <math>n = 400</math></b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>2</b>
в потомстве при $n = 200$	5	5	5	4	5
Всего ошибок	100	100	100	100	100
Вклад ошибок при $n = 20$ шт. (отношение квадратов ошибок к общей ошибке), %					
экологическая	19	19	19	19	19
репродуктивная	45	45	45	45	45
прочие	2	2	2	2	2
<b>в контроле при <math>n = 400</math></b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>
в потомстве при $n = 20$	32	32	32	32	32
Всего ошибок	100	100	100	100	100

Особенно ценным в этих расчетах оказалось разделение ошибок экологической и репродуктивной. Их общий вклад при выборке 200 шт. составляет  $26+64=90\%$ , и сокращается до 54% при выборке 20 шт. растений. При этом вклад ошибки, зависимой только от объема выборки на семью, увеличивается с 5 до 32% и становится уже сопоставим с экологической и репродуктивной ошибками (см. табл. 2.3).

По итогам этих расчетов можно выбрать в целом приемлемый объем выборки из 20–30 растений в одном испытании при условии, что будет еще 3–4

испытания. Средние высоты будут оценены в итоге *по 80–110 растениям с ошибкой, обеспечивающей достоверное превышение на 10% для потомств со средними высотами 115% и более.* При отборе потомств с меньшими высотами, например, от 114 и 113%, объемы выборок увеличиваются до 200 и 435 измеряемых растений. В целом в этом примере для потомства сосны в возрасте 3–5 лет наиболее значительной оказывается репродуктивная ошибка, и она в 2.5 раза превышает ошибку экологическую.

Таким образом, как бы мы ни старались повысить точность большими выборками в одном испытании, эти усилия, по сути, напрасны, так как в следующих испытаниях на 90% будут доминировать ошибки, вызываемые экологией и генетической неоднородностью семян. Для их снижения необходимы испытания несколькими урожаями семян и в разных условиях.

## **2. 4. Испытания на скорость роста и на продуктивность**

**Оценка роста** растений в потомстве предполагает простые измерения и расчет средних показателей высоты, диаметра, размера кроны, объема ствола и их статистик. Она может проводиться на линейных делянках при малых выборках и в раннем возрасте, о которых уже шла речь выше. По-сути, здесь оценивают рост отдельных *разобценных* растений, еще не образующих древостой.

**Оценка продуктивности** потомства возможна только на больших делянках, по форме близких к квадратным и с количеством растений, образующих небольшой древостой. Здесь уже определяют основные таксационные характеристики древостоя (а не отдельных растений): запас древесины, полноту, класс бонитета и другие показатели.

В первом случае возможна минимизация объема выборки, а во втором это невозможно, так как на делянке необходимо получить, по существу, небольшой древостой с измерением 50–100 деревьев. В испытательных культурах согласно действующим рекомендациям (Указания..., 2000) должно быть не менее трех повторностей, и в каждой – не менее 100 растений. Т.е. испытания нацелены на получение сразу второй оценки – продуктивности. Такая методика весьма затратная, и ее давно корректируют в сторону уменьшения (Царев, 1984; Тараканов и др., 2001; Туркин, 2007; Федорков, Туркин, 2007; Рогозин, 2013), и такую коррекцию мы рассмотрели выше.

Оценка роста в условиях относительно свободного стояния возможна в период, ограниченный развитием до момента смыкания крон, когда

конкуренции за свет отсутствует либо только начинается. Например, это может быть оценка в возрасте 4–5 лет в школе, в 15–20 лет в культурах с размещением растений в рядах через 1.0–1.5 м, и примерно до 30 лет в культурах с размещением растений через 2.0 м. Однако далее начинается сильная конкуренция и ее давление на рост потомства будет разным. Например, в линейных делянках потомство будет испытывать давление своих родственников – растений своей семьи в ряду и давление растений других семей от соседних рядов, а в квадратных делянках давление будет преимущественно от потомков своей семьи. Реакция потомств на давление «своих» и «чужих» растений может быть разной и необходимо разграничивать период «до» и «после» начала конкуренции.

Здесь важно понимание онтогенеза древостоя, где неумолимо действуют свои законы (Рогозин, Разин, 2012), которые определяют реакцию большинства потомств на выращивание после смыкания крон. Поэтому ранги *роста* и ранги *продуктивности* потомства могут и не совпадать.

Для правильного прогноза поведения потомства при выращивании в условиях плантаций нужны периодические разреживания и оптимальная густота тест-культур, определяемая для каждого потомства индивидуально, для которой можно воспользоваться формулой оптимальной густоты выращивания Г.С. Разина (Разин, 1989), которая будет приведена в разделе 3.11. В противном случае оценки роста будут искажены конкуренцией и неверны, так как, если разреживания не выполнены, то мы определим у потомства не столько продуктивность, сколько реакцию на высокую конкуренцию, которая не желательна при выращивании крупномерной древесины. С учетом этих соображений программу сортовыведения следует разграничить на 2 этапа.

**Этап 1.** Закладка испытательных культур с максимальным количеством вариантов (500 и более) для оценки роста растений в возрасте до 20–25 лет с высадкой 10 растений на делянку в 5–8 повторностей. Испытывают последовательно не менее 3 урожаев семян в наиболее распространенных типах условий местопроизрастания.

**Этап 2.** Отбираются лучшие по этапу 1 варианты и закладываются новые испытательные культуры для оценки продуктивности их потомства в разных условиях. Опыт включает большие делянки, регулирование густоты по выбранным моделям развития и определение запаса древесины. Количество вариантов сокращают до 100 в надежде отобрать в конце испытаний 50 лучших родителей для закладки ЛСП-2.

## 2.5. Понятие о корреляции. Повторяемость семеношения

Корреляционный анализ очень широко используется в исследовательской работе. Он позволяет оценить тесноту и достоверность разного рода связей, имеющих линейный характер. Рассмотрим его применение на примере анализа динамики семеношения сосны в два соседних года. Повторяемость уровня двух признаков семеношения – числа шишек на дереве и выхода семян из шишке – важна для понимания того, какой из них взять как основной для селекции.

Семеношение дерева определяют два элементарных биологических признака (показателя): число шишек на дереве и среднее число семян в одной шишке (выход семян). Первый определяют обычно визуально подсчетом шишек или оценкой их числа в баллах, тогда как для второго нужно извлечь семена. Как их значения повторяются по годам, и какой показатель более устойчивый?

Для оценки *временной повторяемости* таких меняющихся по годам показателей используют разные способы. Рассмотрим, по сути, самый универсальный из них – метод корреляции. Для примера возьмем семеношение у 30 деревьев в два соседних года. Значения показателей в первый год откладывают на горизонтальной, а второго – на вертикальной оси на так называемых «полях корреляции» (точечных диаграммах), показанных ниже для выхода семян и числа шишек на дереве (рис. 2. 4)

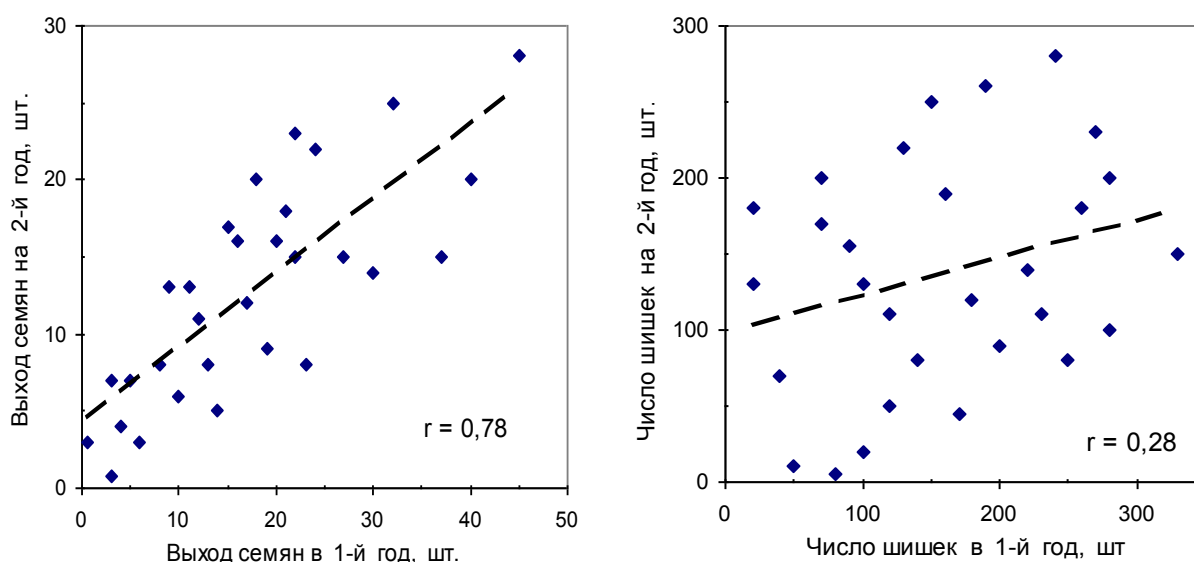


Рис. 2.4 – Корреляция выхода семян (слева) и числа шишек у 30 деревьев сосны (справа) в два соседних года.

Корреляция отражает тесноту прямолинейной связи и ее измеряют *коэффициентом корреляции*, обозначаемым буквой « $r$ » и его значения показаны в правом нижнем углу. Справа он небольшой ( $r = 0.28$ ), и связь такого уровня



называют слабой; слева связь уже высокая ( $r = 0.78$ ) и точки собираются более тесно у линии тренда. Для понимания того, что такое коэффициент корреляции, поясним, что он бывает близким к нулю, и тогда корреляция отсутствует (точки равномерно занимают все поле и линия тренда лежит почти горизонтально), а также близким к 1.0 и равным 0.90–0.99. В последнем случае связь приближается к функциональной, и точки лежат почти на линии тренда, а сама линия более крутая и ориентирована точно по диагонали. Корреляция бывает и отрицательной и тогда тренд имеет противоположный, чем на рисунках, наклон.

**Основные требования** при расчете корреляций к выборкам:

- выборка должна быть случайной;
- объем выборки должен быть не менее 15–20 пар наблюдений.

Если правила нарушить, то корреляция будет получена некорректно (смещена в большую или меньшую сторону). Для примера показано поле корреляции выхода семян у 15 деревьев *неслучайной* выборки, из которой исключены деревья с низким выходом семян (рис. 2.5).

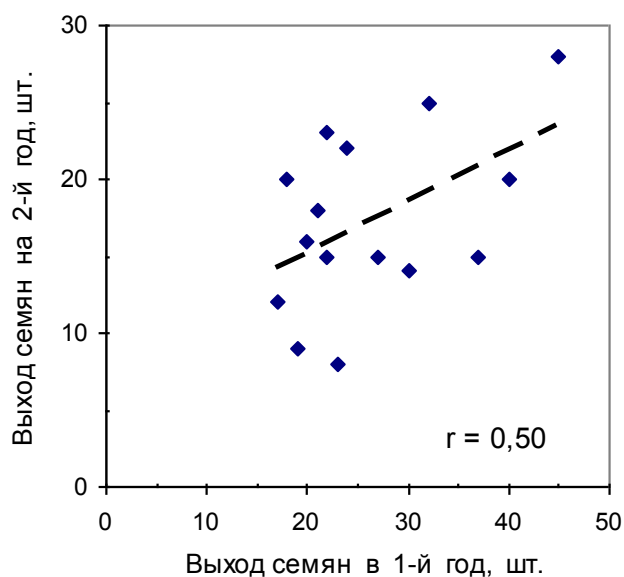


Рис. 2.5 – Корреляция выхода семян у 15 деревьев сосны в два соседних года в неслучайной выборке, при отборе 50% матерей с высоким выходом семян.

Корреляция здесь сразу упала до среднего уровня ( $r = 0.50$ ). Казалось бы, сравнение корреляций 0.78 и 0.50 показывает снижение в 1.56 раза, однако такое сравнение некорректно. Для сравнения их нужно возвести в квадрат, и тогда мы получим так называемый *коэффициент детерминации*, который показывает *силу влияния* одного показателя на другой. Так, в случайной выборке из 30 деревьев  $r^2 = (0.78)^2 = 0.61$ , а в неслучайной из 15 урожайных деревьев  $r^2 = (0.50)^2 = 0.25$ . То есть в первом случае сила влияния показателей первого года на показатели второго года сбора семян составила 0.61 или 61%, а во втором случае – 25%, что меньше в 2.44 раза, и это гораздо существеннее, чем при

сравнении просто корреляций, где оно составило 1.56 раза.

Коэффициент корреляции необходимо приводить вместе с его статистической ошибкой. Ошибку корреляции  $m$  рассчитывают по формуле:

$$m = \frac{1-r^2}{\sqrt{n}}, \quad (2.6)$$

где:  $r$  – коэффициент корреляции;

$n$  – объем выборки, шт.

Когда такая ошибка есть, ее удваивают и быстро оценивают *достоверность* корреляции. Если удвоенная ошибка превышает сам коэффициент – то он недостоверен. Для более точной оценки корреляцию делят на ее ошибку:  $r / m$  и получают уже известный нам критерий  $t$ , который сравнивают со стандартом  $t$  по таблице 2.1. Используют уровень  $t_{0,95}$  или, если корреляции слабые, то пониженный  $t_{0,90}$ .

Например, в нашем случае для повторяемости выхода семян  $r_1 = 0.78$  и для повторяемости урожая шишек  $r_2 = 0.28$ , при числе наблюдений 30, получаем их ошибки:  $m_1 = \pm 0.07$  и  $m_2 = \pm 0.17$ . Деление  $r_1$  и  $r_2$  на эти ошибки дает два разных критерия:  $t_1 = 10.9$  и  $t_2 = 1.66$ . Для числа степеней свободы 29 в таблице 2.1 стандарт критерия  $t_{0,95} = 2.04$ , из чего следует, что первая корреляция достоверна, а вторая нет. Но если мы возьмем пониженный критерий  $t_{0,90} = 1.70$ , то второе значение  $t_2 = 1.66$  оказывается уже близко к стандарту и можно говорить о том, что повторяемость числа шишек на дереве, при корреляции  $r_2 = 0.28 \pm 0.17$ , может иметь место примерно в 90% случаев, а в 10% случаев корреляции не будет.

Выше мы кратко описали применение так называемого коэффициента корреляции Пирсона. Иногда используют и другие коэффициенты, например, ранговый коэффициент корреляции Спирмена, когда данные в количественном измерении получить трудно или невозможно. При этом данные ранжируют, и число рангов принимают равным числу пар наблюдений. Если значения равные, то их ранги усредняют. Например, по числу шишек у двух деревьев в первый год получены два одинаковых значения, равные 20 шт. (см. рис. 2.4). Они самые низкие, будут занимать ранги 1 и 2 и каждому из них присваивают ранг 1.5. Бывает и три, и четыре одинаковых значения, и тогда три или четыре ранга усредняют и всем дают одинаковые значения ранга, дробные или целые.

В тех случаях, когда связь криволинейная и линию тренда лучше описывает (аппроксимирует) не линейный, а полиномиальный или иной тип тренда, то рассчитывают так называемое *корреляционное отношение*, которое более точно оценивает такую связь. Но для этого нужны выборки большого

объема. Бывают случаи, когда корреляция близка к нулю, а корреляционное отношение высокое. Это особенно важно для оценки силы влияния признака, когда их возводят в квадрат и получают коэффициент детерминации, о чем мы уже говорили выше.

Корреляционный анализ наиболее распространен в биометрии и имеет множество применений, которые описаны практически в любой специальной литературе (Лакин, 1973; Плохинский, 1970; Рокицкий, 1978; Тьюки, 1981). Мы же дали пояснения к нему очень кратко, делая акцент на недопущении крупных ошибок при его использовании.

## **2.6. Анализ долей. Влияние окраски семян на рост потомства**

Анализ долей обычно применяют для качественных признаков, но его можно использовать и при анализе признаков продуктивности. В этом случае выборка разделяется на две части: *желательную* (например, быстрорастущие семьи или деревья) и *остальную* часть, где остаются средние и слабые семьи. Далее выясняется влияние признаков матери: высоты ствола, массы семени, размера шишек и т.д. на частоту семей в этой желательной части. Чувствительность метода оказалась настолько высока, что вскрываются влияния какого-либо признака даже при близких к нулю связях.

Разделение совокупности семей на «желательную» и «нежелательную» части в некотором смысле условно, но оно необходимо для отбора лучших семей в испытаниях; в тех или иных вариациях такой подход используется многими селекционерами. При этом не имеет значения, как такое разделение осуществляется; к лучшим могут быть отнесены семьи с превышением высоты контроля на 5 или на 10%, или их отделяют через интенсивность отбора, например, как 1/3, 1/7 или 1/10 часть семей, или используют для такого отделения стандартное отклонение.

Анализ долей будет использоваться нами далее очень широко в так называемой *коррелятивной селекции* при анализе самых разнообразных признаков материнских деревьев. Рассмотрим его суть на реальном примере, полученном при изучении влияния окраски семян сосны на рост потомства Левшинского семенного участка. Изучалось потомство 171 семьи в 3-летнем возрасте, выращенное 1 год в питомнике с орошением и далее рассаженное в школу. Отметим, что влияние окраски семян оказалось настолько необычным, что его можно охарактеризовать даже как «скрытое» влияние.

Наиболее понятным для восприятия этого скрытого влияния по-прежнему остается графический рисунок 1980-х годов, на котором виден конус точек, сужающийся от темных к светлым семенам (рис. 2.6, табл. 2.4).



Рис. 2.6 – Высота семей сосны в зависимости от окраски семян материнских деревьев Левшинского ПЛСУ в урожае 1979 г., в возрасте 3 года.

Табл. 2.4 – Окраска семян у сосны и ее влияние на рост потомства

Показатели	Всего	Градации окраски семян у матери					
		черная	темная	пестрая	коричневая	светлая	белая
Количество семей, шт.	171	22	49	37	37	19	7
Средняя высота, см	21,9	22,3	22,3	21,6	22,0	21,3	21,9
Средняя высота, %	100,0	101,8	101,8	98,6	100,5	97,3	100,0
Вариация высот семей, %	8,18	11,2	8,2	8,2	8,0	6,4	4,2
Частота лучших семей, шт.	26	5	11	3	7	0	0
Частота лучших семей, %	15,2	22,7	22,4	8,1	18,9	0	0
Частота лучших семей, % от нормы (от средней частоты)	100	150	148	53	124	0	0
Оценка градации окраски		+	+	—	+	—	—

По этому конусу сразу видно, как высока изменчивость высот семей из черных семян, и как она сужается у семей, полученных из светлых семян. При этом в потомстве светлых семян совершенно нет лучших семей (с высотами

более 23.8 см). «Скрытым» влияние названо потому, что средние высоты по градациям отличаются очень мало – от 97.3% у светлых и до 101.8% у темных семян, т.е. находятся в пределах от +1.8 до –2.7% по отношению к 100%, что близко к статистической ошибке этих высот (см. табл. 2.4).

По данным, помещенным на рисунке, может быть рассчитано и так называемое корреляционное отношение, которое описывает криволинейную связь, и которое оказалось равно 0.21. (Заметим, что коэффициент корреляции, о котором шла речь выше, характеризует тесноту *только линейной связи*). Как и для корреляции, при его возведении в квадрат можно получить силу влияния одного фактора на другой:  $0.21^2 = 0.04$  или 4%. Однако подчеркнем особо, что силу влияния именно на *средние высоты*, тогда как анализ долей обнаруживает сильнейшие различия *по частоте* желательных для нас лучших семей.

Ошибка определения частоты лучших семей определяется по формуле:

$$m_p = \frac{p \times (1 - p)}{n - 1}, \quad (2.7)$$

где:  $n$  – число семей в градации;

$p$  – частота (доля) лучших семей, в долях единицы.

Имея статистические ошибки, можно рассчитать достоверность различий между градациями по частоте лучших семей, для чего используют обычную формулу расчета критерия  $t$ , где вместо средних значений подставляют доли:

$$t_\phi = (p_2 - p_1) / \sqrt{m_{p_1}^2 + m_{p_2}^2}, \quad (2.8)$$

где:  $p_1$  и  $p_2$  – частоты лучших семей, в долях единицы;

$m_{p_1}$  и  $m_{p_2}$  – статистические ошибки частот лучших семей.

**Основное требование к анализу долей** было установлено опытным путем.

Обычно в селекционных целях нужно доказывать различия между градациями на 20% или, в долях единицы, на 0.20. При  $p_1 = 0.60$  и  $p_2 = 0.40$  получаются наибольшие статистические ошибки  $m_1$  и  $m_2$ , которые зависят от числа семей  $n_1$  и  $n_2$ . При подборе объемов выборок оказалось, что разность  $p_1 - p_2 = 0.20$  превысит стандартное значение критерия  $t_{0.95}$  при выборке в градациях  $n_1 = n_2 = 7$ . Однако с учетом того, что семьи отнесены к лучшим в значительной мере условно (высота семьи – количественный, а не качественный признак), следует принять повышенный критерий  $t_{0.99}$ . Тогда подбор значений  $n_1$  и  $n_2$  дает достоверную разность между долями  $p_1 = 0.60$  и  $p_2 = 0.40$  при  $n_1 = n_2 = 8$ . С учетом этого условия и необходимо формировать градации, в которых должно быть не менее 8, а лучше – 10 наблюдений.

Снижение вариации высот в градациях окраски латентное, т.е. скрытое и неявное. Так, семьи из черных семян имеют вариацию высот 11.2%, а из темных, пестрых и коричневых – 8.0–8.2%, и только у семей из светлых и белых семян она резко падает до 4.2–6.4%. На рисунке по конусу точек мы сразу замечаем это снижение, тогда как по таблице это интереснейшее явление обнаруживается не сразу. Поэтому весьма полезно представлять данные опытов в виде точечных диаграмм, где общая картина явления видна сразу.

### 2.7. Ранний отбор семей у ели финской\*

Большой интерес представляет использование самых ранних оценок роста семей в 4–10 лет для того, чтобы по ним проводить предварительную сепарацию матерей, далее собирать с них повторные урожаи и закладывать следующие испытания уже в сокращенном виде. Конечно, желательны оценки роста в более старшем возрасте, но все понимают, что нужен некий оптимальный срок испытаний. В его определении помогут расчеты, проведенные ниже при сопоставлении оценок роста семей ели в 4, 8 и 21 год.

Коэффициенты корреляции между высотами семей ели в 4 и 21 год оказались близкими к нулю и в среднем по двум выборкам 453 семей составили  $r = 0.094$ . При таком уровне связей ранняя диагностика роста невозможна. Однако в 8 лет корреляции увеличились до уровня, достаточного для прогноза высоты семей; в потомстве естественных насаждений автокорреляция составила  $r = 0.518$ , и в потомстве культур  $r = 0.446$  (табл. 2.5).

Табл. 2.5 – Коэффициенты корреляции между высотами семей плюсовых деревьев ели в ранних возрастах и в 21 год

Происхождение	Число пар данных, шт.	Коэффициенты корреляции между высотами семей	
		в 4 и 21 год	в 8 и 21 год
Естественные насаждения	301	0,102	0,518
Лесные культуры	152	0,085	0,446
Всего	453	×	×
В среднем	×	0,094	0,482

Поэтому в 8 лет уже возможны некоторые прогнозы и ранняя диагностика роста семей, с отбором группы лучших семей (рис. 2.7).

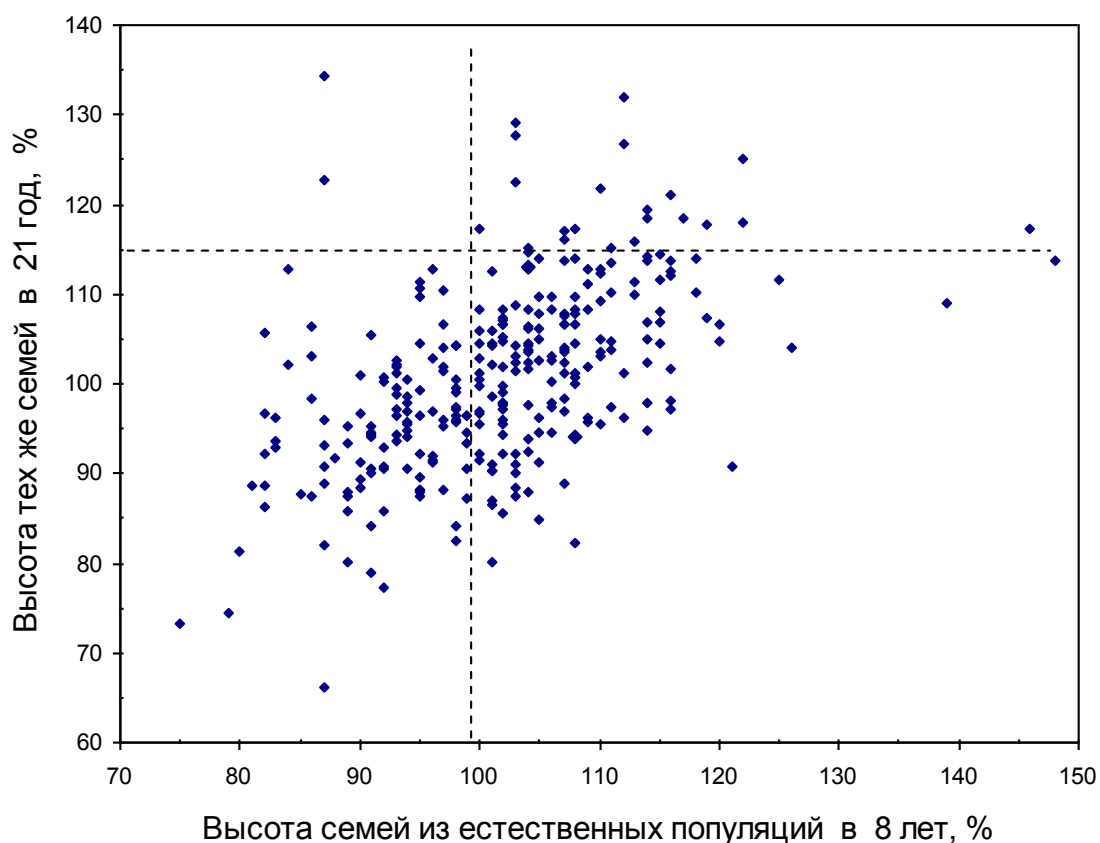


Рис.2.7 – Высоты семей ели из естественных популяций в 8 и 21 год.

Так, при имитации отбора по высоте от 100% в левой части поля рис. 2.7 бракуется 39% семей, а в правой их остается 61%, и доля лучших семей с высотой в 21 год от 115% и более оказывается 12.6%; это выше исходной их частоты в 1.5 раза. Но при этом мы утрачиваем 2 лучших семьи из 25 (8.0%), которые в 8 лет росли еще медленно и были с высотой менее 100%. Конечно, можно снизить долю бракуемых семей и «захватить» две теряемые точки на поле, но тогда мы отбракуем всего лишь 19 семей из 301 (6.3%), и такая сепарация мало повлияет на объем работ далее.

Потомство из культур (рис. 2.8) растет в целом лучше, и в левой части поля бракуется 36% семей, а в правой их остается 64%. При этом доля лучших семей в 21 год во всем потомстве культур больше (23%). Поэтому имитация отбора в 8 лет по высоте от 100% дает здесь лучшие результаты, а утрата 2 лучших семей из 35 показывает их потери на уровне всего 5.7%. Здесь в правой части поля лучших семей оказывается 34%, что выше исходной их частоты в 1.48 раза. Т.е. отбор в 8 лет по высоте семей от 100% дает близкий результат и как в потомстве естественных популяций, так и в потомстве культур.

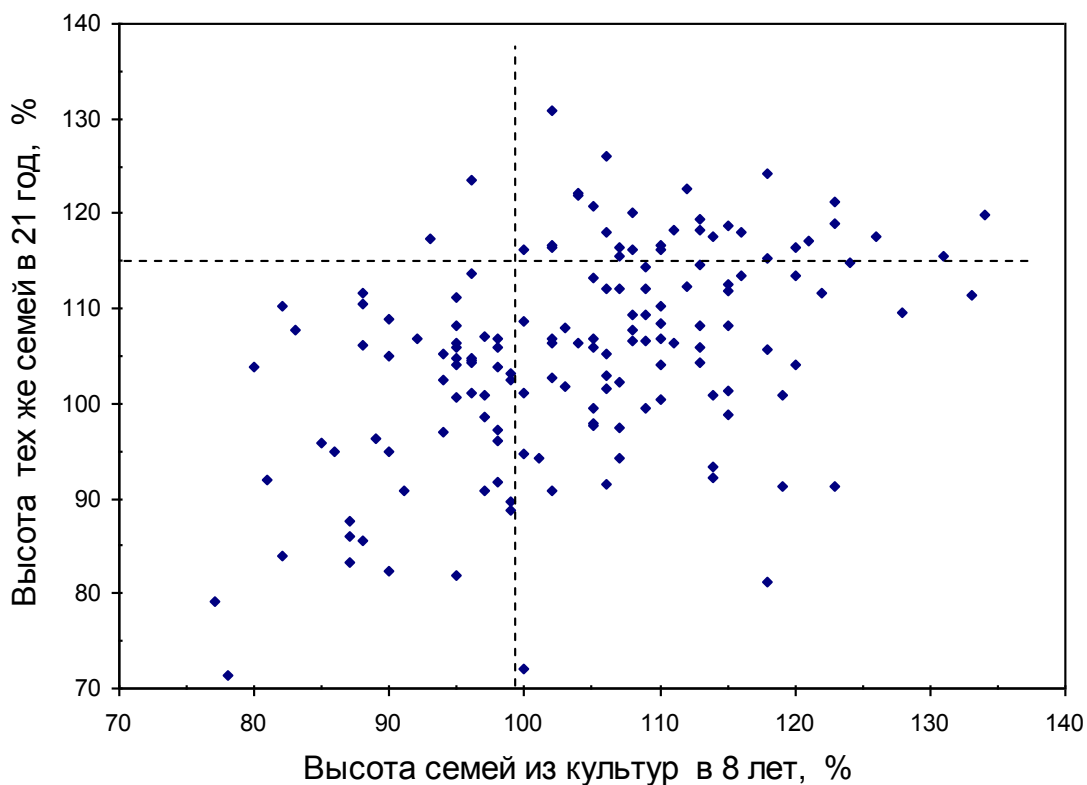


Рис. 2.8 – Высоты семей ели из популяций культур в 8 и 21 год.

На этих двух полях корреляции мы сделали несколько вариантов их рассеивания на сектора для имитации браковки с разной интенсивностью, при двух сценариях отбора лучших семей: первый сценарий от высоты 110% и второй – от высоты 115%. Итоги расчетов представлены на двух графиках двумя линиями тренда – для естественных популяций и для культур (рис. 2.9).

Понять цель представления этих рисунков в таком виде можно, если рассматривать их как *модели раннего отбора* с акцентом на оптимизацию возможных потерь лучших семей в будущем. Так, в сценарии получения в 21 год лучших семей с высотой от 110% (рис. 2.9а) при утрате лучших семей до 10% браковка в 8 лет возможна от высоты 96–97% (две нижние линии тренда пересекают горизонтальную линию числа семей в 10% как раз напротив этих значений). При таких высотах в 8 лет бракуется около 30% семей, что видно на двух верхних линиях.

Если на этих графиках обозначить критерий отбора в 8 лет по высоте от 100% (вертикальная линия), то браковка повысится до 35–40%, но тогда и потери лучших семей в 21 год увеличатся и составят около 13%.



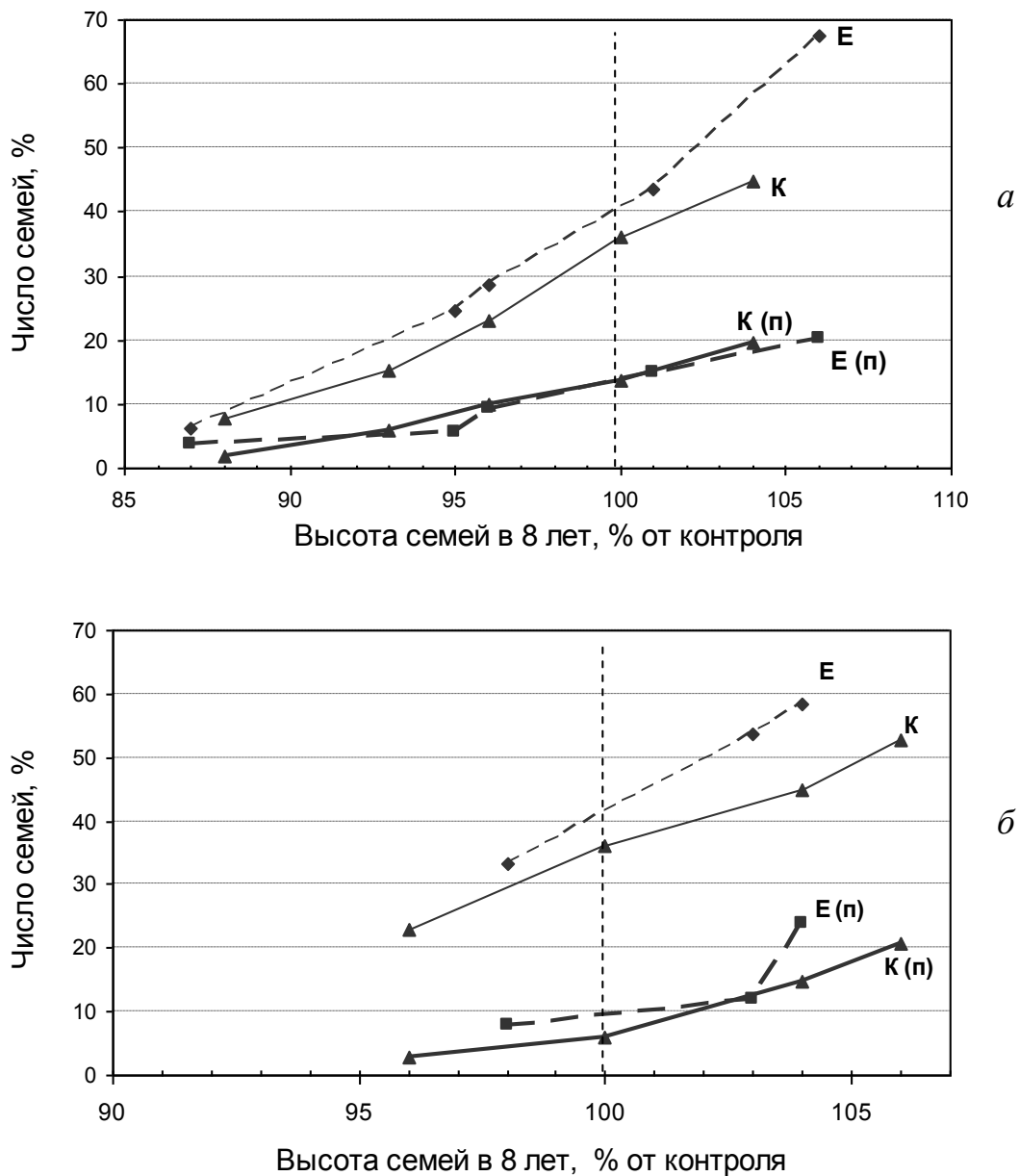


Рис. 2.9 – Браковка семей в 8 лет в потомстве естественных популяций (E) и в культурах (K), с потерями лучших семей в 21 год (п): *а* – отбор лучших семей от 110 %; *б* – отбор лучших семей от 115% и более.

Однако есть и второй сценарий получения лучших семей, с высотой от 115% (нижний график, см. рис. 2.9б). Здесь критерий отбора в 8 лет от 100% показывает браковку семей также на уровне около 40%, но потери лучших семей здесь будут уже менее 10%.

Эти же результаты можно представить и в табличной форме, в виде появления желательных для нас событий, а именно, вероятностей получения лучших семей в 21 год при разных вариантах их отбора в 8 лет (табл. 2.6).

Табл. 2.6. – Вероятность получения лучших семей (ЛС) в 21 год при трех вариантах их отбора в 8 лет в потомстве естественных популяций (популяции Е) и в потомстве лесных культур (культуры)

Показатели	Число семей в потомстве в 21 год, шт.		Отбор в 8 лет с высотой, %	Доля бракуемых семей, %	Число семей после отбора, шт.		Частота ЛС, %		Увеличение вероятности получения ЛС, раз	Потери ЛС, %
	всего	лучших			всего	ЛС	до отбора	после отбора		
Вариант 1. Получение лучших семей с высотой от 110% и более										
Популяции Е	301	59	от 96	29	215	53	19,6	24,7	1,26	10,2
Культуры	152	54	от 96	23	117	49	35,5	41,9	1,18	9,3
<i>Всего</i>	<i>453</i>	<i>113</i>			<i>332</i>	<i>102</i>				
<i>В среднем</i>			<i>от 96</i>	<i>27</i>			<i>24,9</i>	<i>30,7</i>	<i>1,23</i>	<i>9,7</i>
Вариант 2. Получение лучших семей с высотой от 115% и более										
Популяции Е	301	25	от 100	39	183	23	8,3	12,6	1,51	8,0
Культуры	152	35	от 100	36	97	33	23,0	34,0	1,48	5,7
<i>Всего</i>	<i>453</i>	<i>60</i>			<i>280</i>	<i>56</i>				
<i>В среднем</i>			<i>от 100</i>	<i>38</i>			<i>13,2</i>	<i>20</i>	<i>1,51</i>	<i>6,7</i>
Вариант 3. Жесткий отбор в 8 лет, получение лучших семей с высотой от 115% и более										
Популяции Е	301	25	от 102	48	158	22	8,3	13,9	1,68	12,0
Культуры	152	35	от 102	40	91	32	23,0	35,2	1,53	8,6
<i>Всего</i>	<i>453</i>	<i>60</i>			<i>249</i>	<i>54</i>				
<i>В среднем</i>			<i>от 102</i>	<i>45</i>			<i>13,2</i>	<i>21,7</i>	<i>1,64</i>	<i>10,0</i>

По данным этой таблицы также можно принимать решения. Так, если мы планируем получать в 21 год лучшие семьи с высотой от 110% и более, и допускаем их потери в 10%, то их отбор в 8 лет возможен по высоте от 96% с браковкой 27% семей (вариант 1). Если же мы планируем получать в 21 год быстрорастущие семьи с высотой от 115% и допускаем их потери в среднем 6.7%, то их отбор в 8 лет возможен по высоте от 100% с браковкой 38% семей (вариант 2); при этом вероятность получения лучших семей, равная в среднем по обоим происхождением 13.2%, возрастет до 20% или в 1.51 раза.

По варианту 3 можно провести максимально жесткий отбор – повысить браковку семей в 8 лет до 45–48% (нижняя часть расчетов в таблице). Тогда вероятность получения лучших семей возрастет в 1.53–1.68 раза, но и потери быстрорастущих семей возрастут до 8.6–12%, что следует учитывать при принятии решения по сепарации материнских деревьев, проводимой перед повторным сбором урожая и закладкой новых испытаний потомства.

Заметим, что исключение из испытаний лучших семей (потери ЛС) можно сделать временным, если не включать их лишь во вторые испытания, а в первых тест-культурах они будут расти и далее. Однако возможно и полное исключение, например, в испытательных культурах, совмещенных с ЛСП семенного происхождения, где цена земли высока и нужны лучшие по росту потомства, и поэтому удаление в своем большинстве худших семей освободит территорию для новых делянок тест-культур.

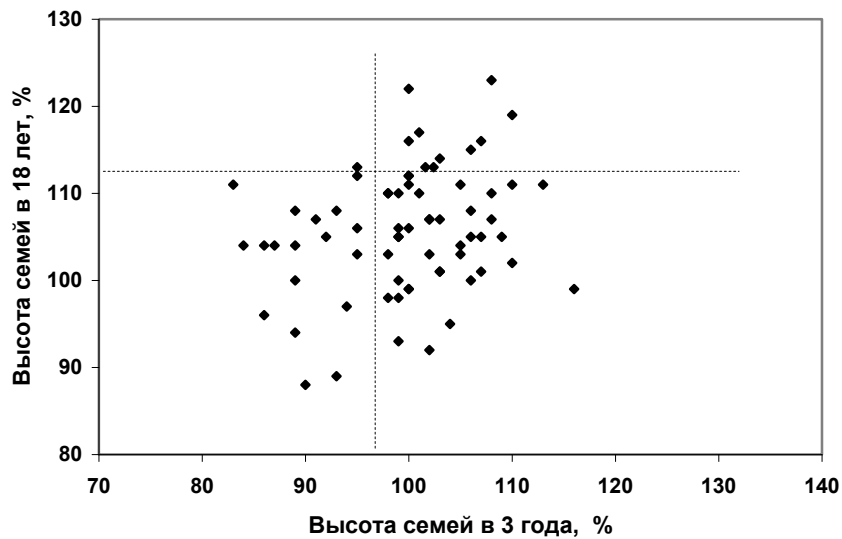
Обобщая результаты ранней диагностики роста ели, можно принять разные варианты решений по интенсивности браковки в зависимости от ценности материала, ценности земли и от поставленной цели испытать, например, как можно больше семей. Для последнего случая наиболее подходит отбор в 8 лет с браковкой 38% семей и потерей в среднем 6.7% будущих лучших семей. Их высота в 21 год будет 115% и более, и понесенные потери в итоге будут компенсированы тем, что взамен бракуемых можно дополнительно испытать новые потомства, либо сократить площадь тест-культур на 38%.

### ***2.8. Ранний отбор лучших семей у сосны обыкновенной\****

Выбор критериев сепарации лучших семей может быть двояким. К ним можно относить семьи с высотами от 110 % или, в более интенсивном варианте, от 115%, и такие критерии были рассмотрены выше для ели. Но можно задать не высоту, а интенсивность отбора, и для сосны нами был применен 15%-ный отбор лучших семей, высоты которых в 18 лет оказались при этом от 113% и более от высоты контроля.

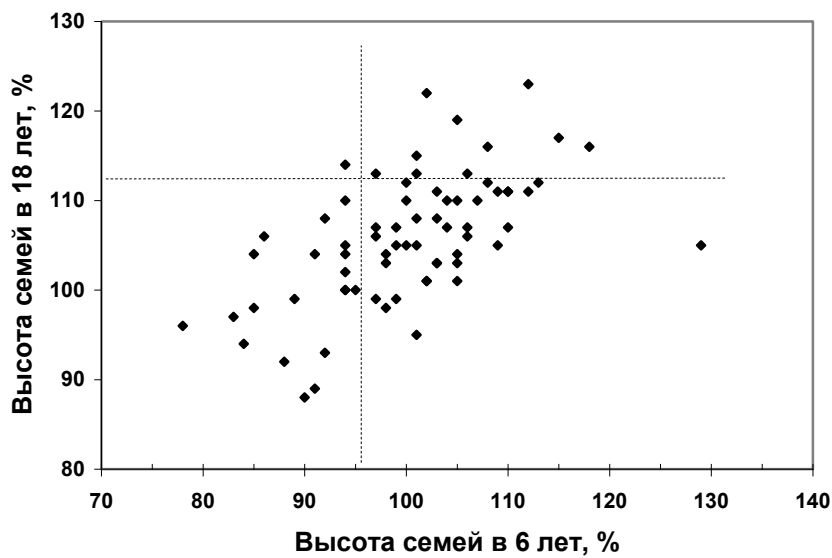
Для расчета автокорреляций были взяты 70 семей Нижне-Курьинского ПЛСУ, с измерениями высот в школе в 3 года и в культурах в 6, 12 и 18 лет. К лучшим отнесли 11 семей (15.7%). Автокорреляции между высотами семей в 3–18 лет, в 6–18 лет и в 12–18 лет оказались достоверны и равны, соответственно, 0.26, 0.58 и 0.65.

Имитация отбора (рис. 2.10) показала, что если мы согласны потерять в 18 лет одну лучшую семью из 11 (около 10%), то вполне можем отбраковать 19 точек в левом секторе поля для возраста 3 года, и 20 точек для возраста 6 лет (в среднем 28%), с высотой семей от 96% и менее. Но если мы планируем сохранить все лучшие семьи, то тогда следует отбраковать только 13 семей (19%) с высотами от 94% и менее.



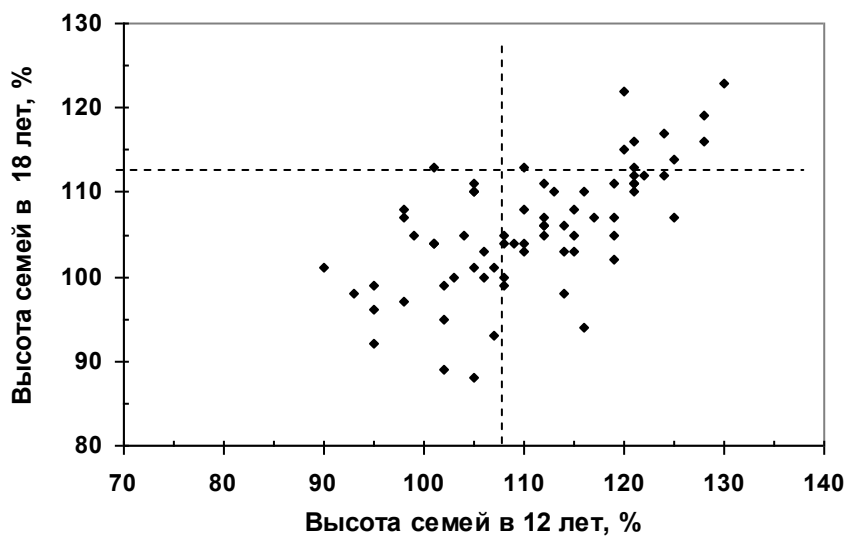
3–18 лет

$$r = 0.26 \pm 0.11$$



6–18 лет

$$r = 0.58 \pm 0.08$$



12–18 лет

$$r = 0.65 \pm 0.07$$

Рис. 2. 10 – Автокорреляции ( $r$ ) высот семей сосны в возрасте 3, 6 и 12 лет с их высотами в 18 лет, с имитацией отбора 15% лучших семей.

На нижнем поле, для 12-18 лет, корреляция возросла до  $r = 0.65 \pm 0.07$  и положение точек изменилось. Поэтому и браковку здесь можно увеличить до 40% и начинать ее с высоты 109%. Но для сохранения всех лучших семей получается отбраковать только 13% семей, с высотами от 100% и менее. Как вариант, такой отбор интересен, но возраст оказывается уже не такой ранний – 12 лет.

Таким образом, ранняя диагностика роста семей у сосны возможна в 3–6 лет. Для сохранения всех лучших семей следует отбирать 81% семей с высотами от 95% и выше. Но если мы допускаем их утрату в 10%, то можно отбраковать 28% семей с высотой от 96% и менее. После такого отбора с интенсивностью 72% число лучших семей увеличится с 15.7 до 20%.

### **2.9. Надежность испытаний, интенсивность отбора\***

Лучшие потомства должны превышать контроль, и выше было показано, что если к ним относить 10–15% семей, то их высоты в 18–21 год окажутся на уровне 113–115% и более от высоты контроля. Они больше высоты 110%, которую обычно принимают для отнесения семей к лучшим, и «зазор» в 3–5% выполнит требование *наименьшей существенной разности*, учитывающей статистические ошибки выборочных значений. Этот зазор позволит нам уверенно считать высоты 113–115% достоверно превышающими высоту 110% при условии, что испытаний будет несколько. При числе измеряемых растений в одном опыте 20 шт. (т.е. в трех испытаниях это будет 60 шт., а в пяти – 100 шт.) конечная оценка высоты потомства, например, у сосны, определится с точностью  $\pm 4.5\%$  при трех и  $\pm 2.5\%$  – при пяти испытаниях (см. табл. 2.3).

Если сроки испытаний ограничить, например, возрастом растений 20 лет, то вероятность получения лучших семей будет равна интенсивности их отбора в этом возрасте; в наших расчетах интенсивность была принята 15%, т.е. в итоге мы получим для закладки ЛСП-2 только 1/7 часть от начального числа плюс-деревьев. Но дело меняется к лучшему, если в возрасте 6–8 лет часть слабых семей удалить, о чем и говорилось выше. Так, у ели можно отбраковать 38% семей и вероятность получения лучших семей с высотой от 115% увеличиться с 13.2% до 20% (см. табл. 2.6); у сосны можно отбраковать 28% семей с высотой от 96%, после чего частота лучших семей, как желательное событие, также увеличится с 15.7 до 20%.

Однако здесь сразу возникает вопрос, а сохраняют ли высокие ранги лучшие семьи до возраста рубки? И этот вопрос «более главный», чем ранняя диагностика роста. Но решается он отнюдь не увеличением сроков испытаний, о чем постоянно сокрушаются лесные селекционеры, а *сменой оценок*. В возрасте рубки главной оценкой будет не столько высота, сколько производительность всего ценоза, всей делянки в опыте. И здесь показатели уже всего ценоза (главным образом, полнота и запас) выступают на первый план. Сохранность растений на делянках должна быть высокой и желательно одинаковой. И тут возникает еще один вопрос, а *что должно быть одинаково*, густота или полнота? Потомства растут очень по-разному, и различия достигают 1 класса бонитета и более. А для разных классов бонитета существует *разный стандарт* полноты и запаса насаждений, определяемый по специальным региональным таблицам. Следовательно, разным будет и сценарий, и модели выращивания испытательных культур, причем различия в моделях выращивания таких культур должны учитывать *разные траектории* роста чуть ли не каждого потомства.

Вопрос этот оказался настолько сложен для понимания, что понадобилось ввести в данное пособие специальный раздел «Законы развития деревьев и древостоев» (глава 3), где очень кратко рассмотреть методы моделирования роста древостоев и подвергнуть критическому анализу используемые для этих целей полноту, классы бонитета, текущий прирост и другие таксационные показатели. Будут рассмотрены и ранние оценки скорости роста деревьев по высоте, диаметру и объему ствола.

Предваряя результаты этой главы, отметим, что для первого этапа селекции, где оценивают *быстроту роста* семей и потомств, нужен расчет интенсивности отбора потомств и семей для выявления 50 лучших маточников. Оценки в 20, и тем более в 6–8 лет не могут быть надежными на 100%, о чем шла речь выше. Поэтому *следует принять надежность ранних оценок на уровне примерно 50-60%*. Эта надежность основана на действии рангового закона роста деревьев Е.Л. Маслакова, о котором речь впереди, а также вышеприведенными экспериментальными фактами по раннему отбору лучших семей ели и сосны. Напомним, что к лучшим в 21 год мы относили 13.2% семей ели и 15.7% семей сосны (в среднем 14.4%). Умножая это число на его надежность в 50%, получаем *интенсивность индивидуальной селекции в раннем возрасте, равную 7%*. На основе этой интенсивности отбора можно рассчитать начальный объем исходного материала, нужный для селектирования 50 лучших маточников для ЛСП-2:  $50 / 0.07 \approx 700$  маточных деревьев. Это

будет минимальный объем исходного материала в селекции сосны и ели, приносящий реально ощутимый результат.

Далее будут и другие расчеты, основанные на экспериментальных фактах и селекции многих сотен семей, где мы покажем способы снижения объемов испытаний в несколько раз путем использования *эпигенетики*, влияющей на рост потомства иногда в самых неожиданных направлениях.

Но всегда следует помнить, что чем выше интенсивность селекции, тем выше ее результат. Поэтому рассмотрим увеличение объемов испытаний применением специальных методик и снаряжения.

## **2.10. Методика и техника испытаний потомства**

Испытания потомства требуют создания специальных условий и снаряжения, которые должны обеспечивать:

- выравнивание условий среды;
- однотипную технику;
- минимизацию ошибок при маркировке вариантов;
- быстрое картирование опыта в полевых условиях.

Ниже даны приемы проведения работ по выращиванию посадочного материала для селекции на быстроту роста, насчитывающие 16 отличий от традиционных методов выращивания семян и саженцев.

### **2.10.1. Выращивание посадочного материала обычным способом**

Методика испытаний, показанная ниже, позволяет осуществлять посев семян, посадку в испытательные питомники или культуры до 600 вариантов опыта в 6 повторностях за один сезон (20 дней) бригадой из 4 человек. Для снижения влияния среды и повышения доли влияния генотипа, который определяет всего лишь 6-10% изменчивости роста растений, условия выращивания посадочного материала максимально выравниваются. Проводится перемешивание пахотного горизонта почвы, близкий к точечному высеv семян специальной сеялкой, равномерный полив, прореживание всходов и особые приемы посадки испытательных культур.

Основа быстрой техники работ при создании испытательных культур – это фиксация семян в кассете (перевязке в виде рулона). Порядок их освобождения при посадке соответствует порядку размещения деленок на площади. К рулону прикрепляется бирка из фольги (рис. 2.11).

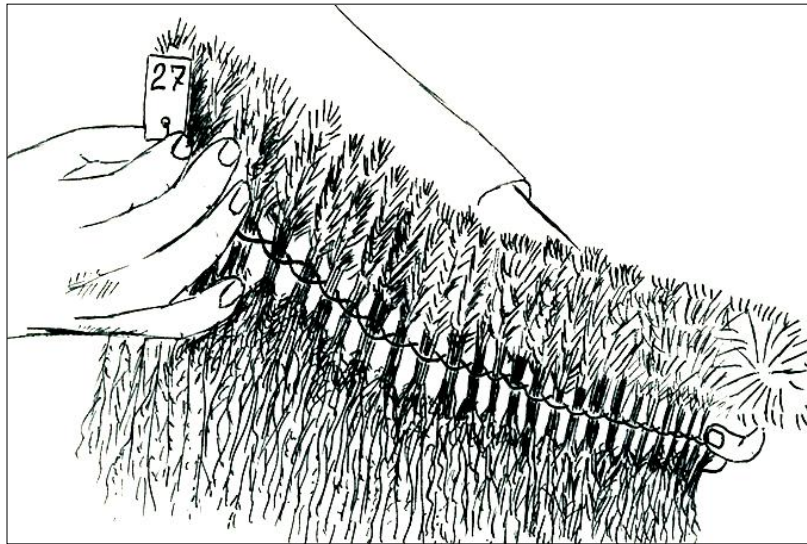


Рис. 2.11 – Сеянцы в рулоне (кассете) из 20 пучков по 10 сеянцев. Каждый пучок – отдельное потомство. Бирка с номером «высаживается» вместе с последним растением и при картировании на полевую схему для 20 делянок наносится только один номер по этой бирке.

Посев семян проводят с таким расчетом, чтобы получить не менее 80-100 сеянцев. При ежедневном орошении питомника грунтовая всхожесть семян, например, сосны обыкновенной, всего лишь на 10–15% ниже лабораторной и может достигать в открытом грунте 80%, а в теплице 92% и норму высева семян принимают с учетом оптимальной густоты выращивания сеянцев.

Опыт необходимо тщательно продумать и изготовить простейшее снаряжение, для чего требуется примерно 15 дней. Например, для опыта из 200 вариантов в 6 повторностях (1200 делянок) требуется следующее:

1. Специальная сеялка из 4 раздвигающихся желобов (рис. 2.12).
2. Маркер для выдавливания 5–6 посевных бороздок глубиной 1.3–1.5 см.
3. Комплект бирок с цифрами от 1 до 200. Их изготавливают из пластин березового шпона или иного материала размером 25×50 мм (подойдет ученическая деревянная линейка, разрезанная на отрезки).
4. Малые бирки с цифрами также от 1 до 200 на пластинах из шпона размером 10×80 мм. Число комплектов малых бирок определяется числом повторностей, в которых будут выращены сеянцы.
5. Широкая доска длиной 1.0 м для переноски выкопанных сеянцев, с 10–12 поперечными отсеками из тонких планок высотой 10 см.
6. Отрезки мягкой проволоки диаметром 0.2 мм с пластиковой изоляцией длиной 1.5 м (подойдут жилы телефонного кабеля), в количестве 60 шт.



7. Короткий деревянный меч, покрытый эпоксидным клеем для изготовления лунок с целью временной прикопки сеянцев.
8. Бирки из алюминиевой фольги, прикрепляемые к рулонам (60 шт).
9. Устройство для выполнения 10 лунок при испытаниях в школе.
10. Маркировочный шнур или мерную ленту.

Наиболее сложно изготовить сеялку, но ее конструкция проста, а эффект значителен. Она представляет собой 2 решетки, образованные четырьмя продольными рейками треугольного сечения и жестко скрепленные планками по краям: левая решетка вставляется сверху, а правая – снизу. При вкладывании одна в другую они образуют разъемные желоба (см. рис. 2.12).

Распределять семена в желобах и записывать высеваемые варианты можно на столе под навесом на случай дождя в комфортном положении работающих. Сеялку заполняют семенами, переносят на грядку, решетки сдвигают, желоба раскрываются и семена падают в бороздки.

Всем вариантам в опыте должны быть присвоены номера без каких-либо индексов, двойных обозначений и т.д. Если намечено высадить 190 семей и 10 вариантов контроля, то и нумерация на пакетах должна быть от 1 до 200, для чего составляется шифровочная ведомость.

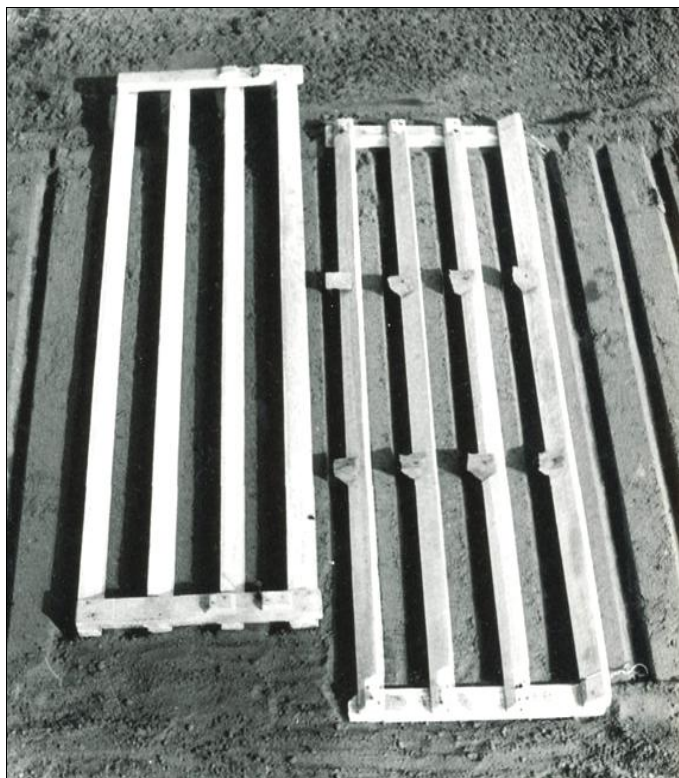


Рис. 2.12 – Сеялка конструкции М.В. Рогозина. Состоит из двух рам, которые пристыковываются одна к другой и образуют разъемные желоба.

Заделку семян после высева проводят только сухим речным песком, взятым на пляже. Песок с глубины 0.5–0.7 м для этого не подходит, так как в карьерном песке почти всегда содержится небольшое количество глинистых частиц, образующих корку на почве при поливе (рис. 2.13).

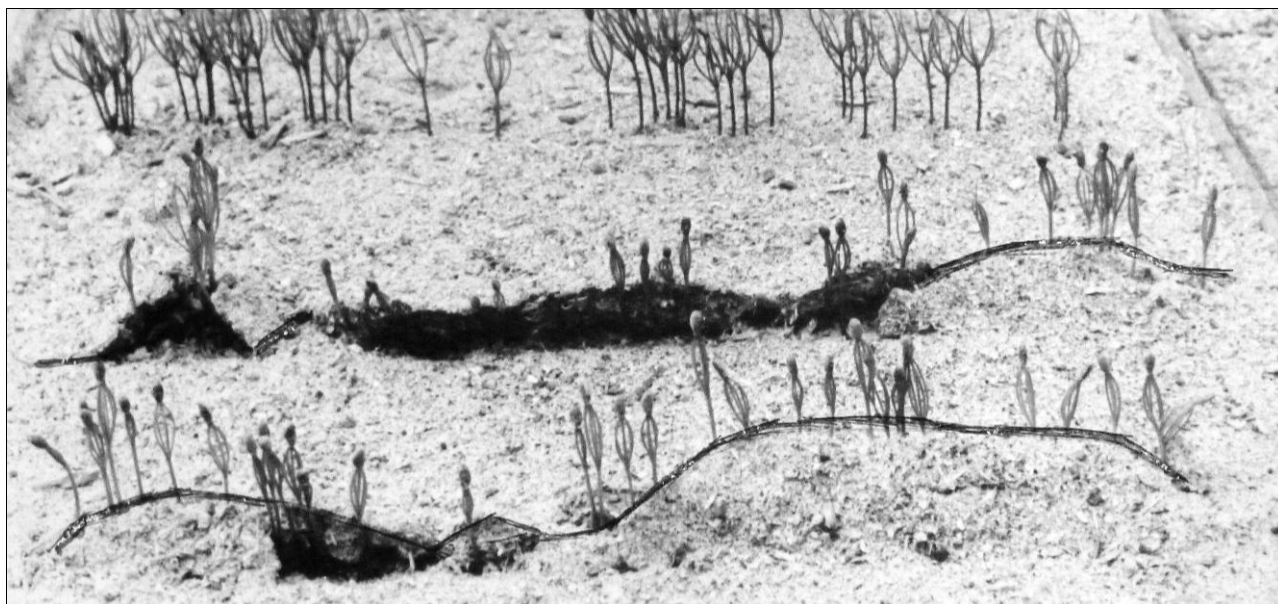


Рис. 2.13 – Взламывание корки всходами при заделке семян карьерным песком (просто песком, взятым рядом с питомником, с глубины около 0.5 м).

Перед заделкой семена вдавливают в дно бороздок маркером, так как без этой операции сыпучий песок выбивает из них семена. Если же не только заделывать им семена, но и высевать их на слой песка толщиной 1.0 см, взятого с глубины 0.5 м и более, то можно *полностью* предотвратить полегание всходов, вызываемое фузариозом (Рогозин, 1988). И дело здесь в том, что такой песок практически не содержит патогенных возбудителей, поэтому какого либо протравливания семян или почвы совершенно не требуется. Опыт показал, что высевать семена необходимо с некоторым запасом в три, а лучше – четыре повторности, так как одна из них бывает по разным причинам с депрессией роста сеянцев, либо они бывают повреждены птицами и животными и т.д.

Применение сеялки и маркера (рис. 2.14), а также заделка речным песком позволяют получать почти идеально выравненные всходы. При равномерном распределении семян в желобах сеялки результаты получаются похожими на результаты точечного высева семян (рис. 2.15).

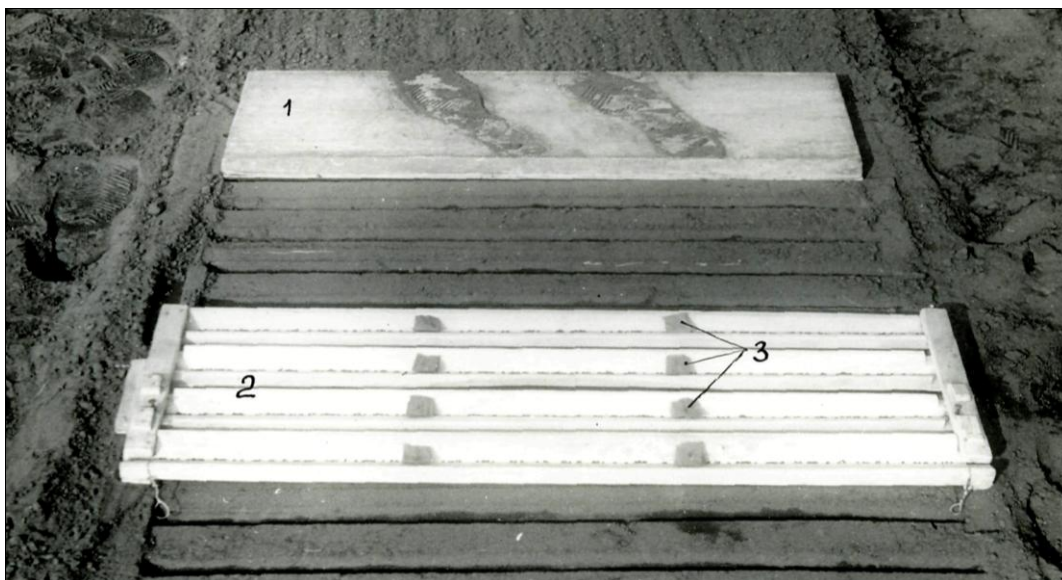


Рис. 2.14 – Маркер (1) и переносная ручная сеялка (2). Куски поролона (3) разделяют места высева семян на делянки.



Рис. 2.15 – Всходы сосны на средних делянках в орошаемом питомнике; посев проведен переносной сеялкой (см. рис. 2.14).

Перед выкопкой сеянцев, иногда заранее и еще зимой, малые бирки размещают в коробках в таком порядке, в каком были высеяны варианты опыта. Далее их выставляют на грядке (рис. 2.16).



Рис. 2.16 – Делянки однолетних сеянцев с бирками перед выкопкой.

Затем растения выкапывают вместе с бирками, укладывают на широкую доску по отсекам, переносят и прикапывают вместе с малой биркой у биров больших на специальной «площадке рандомизации» (рис. 2.17).

Эта площадка служит для случайного набора вариантов в опыте. На ней возможен набор вариантов и для других схем смешения – линейной, спиральной, рассеянно-сбалансированной и т.д. Площадка является рабочим местом для сортировки сеянцев, разбивки их на пучки и увязки. Для прикопки сеянцев на ней рыхлят полосы длиной 4–5 м и шириной 0.6 м, где прикапывают по 20 вариантов в два ряда с оставлением тропинок такой же ширины.



Рис. 2.17 – Работы на площадке рандомизации: сортировка сеянцев и разбивка каждой семьи на 6 повторностей с временной прикопкой.

После переноски всех сеянцев сверяют номера на всех бирках, затем малые бирки собирают – они больше не нужны. Далее сортируют и разбивают растения на пучки по 10 сеянцев. С помощью короткого деревянного меча пучки прикапывают с таким расчетом, чтобы они легко вытаскивались. Обычно бракуется до 20-30% сеянцев. При этой работе обязательным условием является соблюдение одинаковой ее интенсивности во всех вариантах, включая контроль. Для этого все варианты зашифровывают случайными номерами и включают в общую нумерацию еще до высева семян.

Наиболее ответственная часть работы – перевязка пучков сеянцев в кассеты. Эту работу проводят вдвоем. Один вытаскивает пучки из прикопки,

сверяясь с ведомостью, укладывает их на переносную доску по разным отсекам, переносит и укладывают перед вторым рабочим, который перевязывает их в рулон. Для защиты корней от иссушения ветром перевязку сеянцев проводят на сырой земле (рис. 2.18 ).



Рис. 2.18 – Перевязка сеянцев тонкой мягкой проволокой в рулон (кассету). Стрелками показано направление укладки и перевязки.

Когда в рулон набрано 20 пучков или другое их количество, отмеченное в ведомости, к последнему пучку прикрепляют бирку из фольги с номером рулона, продавливая надпись шариковой ручкой.

Работа подносчика требует особенно четкой организации труда. Для этого ведомость делянок помещают в прозрачный кулек и прижимают к поверхности стола полосками металла, чтобы ее не унесло ветром. Одна из полосок служит также меткой, которой последовательно открывают номера вариантов, от которых нужно принести пучки сеянцев. За один раз можно принести сразу 6-8 пучков, помещая их между пальцами рук в том порядке, в каком после разжатия пальцев они оказываются на земле для перевязки. При случайном порядке номеров делянок хорошо запоминается только два номера; для лучшего их запоминания можно формировать пары из одной десятки, например: 36 и 39; 92 и 95; 115 и 119; 241 и 248 и т.д. Можно дублировать ведомость делянок и носить ее копию с собой, отмечая в ней взятые номера.

Практика работы показала, что подноска и перевязывание пучков идет в очень высоком темпе. При этом у работающих возникает приподнятое

настроение и желание поделится им с товарищем. Именно в этот момент и появляются ошибки в запоминании номеров вариантов, помещении пучков семян между пальцами и в их укладке для перевязки. Поэтому эти завершающие сортировку семян работы должна производиться молча, с минимальным количеством отвлекающих от работы указаний и команд. Готовые рулоны семян сматывают, обрубают длинные корни и помещают в мешки с влажным опилом для транспортировки на место посадки.

Выкопка из четырех повторностей 200-300 семей, сортировка семян с отбором 60 растений в семье и разбивка их на 6 пучков занимает 3–4 дня и еще один день уходит на сбор и увязку пучков в рулоны. Площадку рандомизации устраивают обычно на открытом месте, где почва хорошо прогревается, и при температуре 20-25° и солнечной погоде уже на третий день у прикопанных семян начинается рост корней. Этого не наблюдается, если работы начинают сразу после схода снега и оттаивания почвы, в связи с чем предпочтительны питомники на песчаной почве, которые раньше просыхают и готовы для работы. При работах с сеянцами обязательно наличие воды в небольших ведрах, в которую постоянно обмакивают корни при каждом их освобождении из земли. Применение глиняной болтушки для этих целей совершенно недопустимо, так как корни после нее слипаются и повреждаются при разделении пучков.

### **2.10.2. Выращивание в школе**

Если создают школу, где можно проводить самые первые оценки роста потомств, то сеянцы высаживают на грядки поперечными рядами по 10 шт. В первый ряд высаживают делянку №1, во второй – делянку №2 и т.д. Для работы в школе следует изготовить специальное устройство для изготовления лунок. Устройство хорошо работает только на свежевспаханной почве, так как на уже подсохшей земле края лунок осыпаются. Это значительно повышает приживаемость растений, снижая дефицит влаги в зоне корней (рис. 2.20).

При рассаживании семян в лунки их корни обмакивают в воде и *протаскивают* по поверхности почвы. При этом к влажным корням пристают песчинки, корни становятся тяжелыми и вертикально входят в лунку. Так как почва рыхлая, то корневую шейку семянца опускают ниже уровня земли на 25

мм, присыпают лунку почвой и, фиксируя вертикальное положение растения, зажимают почвой его ствол (человек справа как раз и занят этим делом). Высадив несколько рядов, почву уплотняют ногами, стараясь не придавливать хвою к земле.



Рис. 2.20 – Посадка сеянцев в школе. Устройство (1) состоит из доски с 10 деревянными мечами, покрытыми эпоксидным клеем. Деревянный меч (2) служит для подправки осыпавшихся лунок. Боковой прилив из куска шланга (3) выдавливает нишу для фиксации корневой шейки. Работник справа фиксирует корневую шейку, зажимая ее в край лунки.

Для точной заделки корневой шейки в данном устройстве используют мечи с боковым приливом (см. рис. 2.13, позиция 3). Функция прилива – уплотнить почву и обозначить уровень фиксации корневой шейки. При этом сеянец зажимают там, где боковой прилив выдавил на почве уступ. Все это снижает ошибки при заделке корневой шейки и повышает точность эксперимента. Благодаря использованию устройства излишнее уплотнение почвы не происходит, так как при выполнении всех операций рабочие находятся на тропинках. Однако почва в зоне корней должна иметь некоторую оптимальную плотность, которая препятствует ее иссушению. Такая плотность создается после однократного притаптывания почвы между рядами и обеспечивает приживаемость школы выше 90% (рис. 2.21).

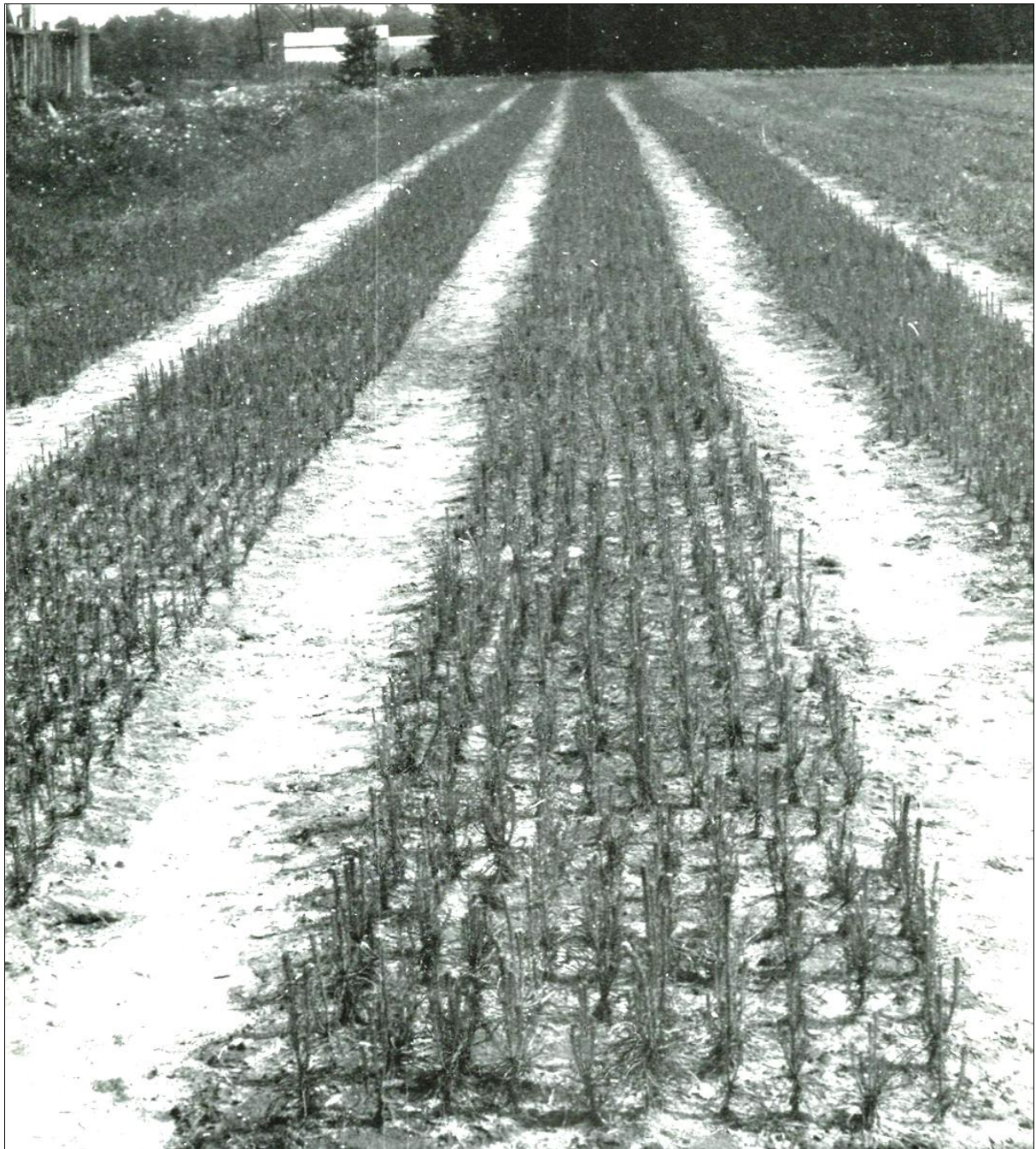


Рис. 2.21 – Испытания 234 семей сосны на быстроту роста в школе в питомнике Нижне-Курьинского лесничества. Посадка проводилась с помощью специального устройства для приготовления лунок. Фото 1986 г.

### **2.10.3. Создание испытательных культур**

Испытательные культуры могут быть созданы и как обычные лесные культуры. Необходимо выполнить лишь два условия: подготовка почвы должна быть без пропусков, а борозды или полосы должны быть близки к прямолинейным. Разметка посадочных мест в культурах проводится в момент



посадки. Для этого на маркировочном шнуре через каждые 10 посадочных мест укрепляется какой-либо сигнальный знак, например, лоскут яркой материи. Шнур натягивают по центру борозды и рабочий делает 10 лунок в 15 см справа от шнура напротив меток на нем. Когда на шнуре появляется лоскут яркой материи, обозначающий конец делянки, рабочий переходит на левую сторону борозды и делает следующие 10 лунок. Далее он возвращается на правую сторону борозды, делает следующие 10 лунок до лоскута материи, потом переходит влево и т.д. (рис. 2.22).

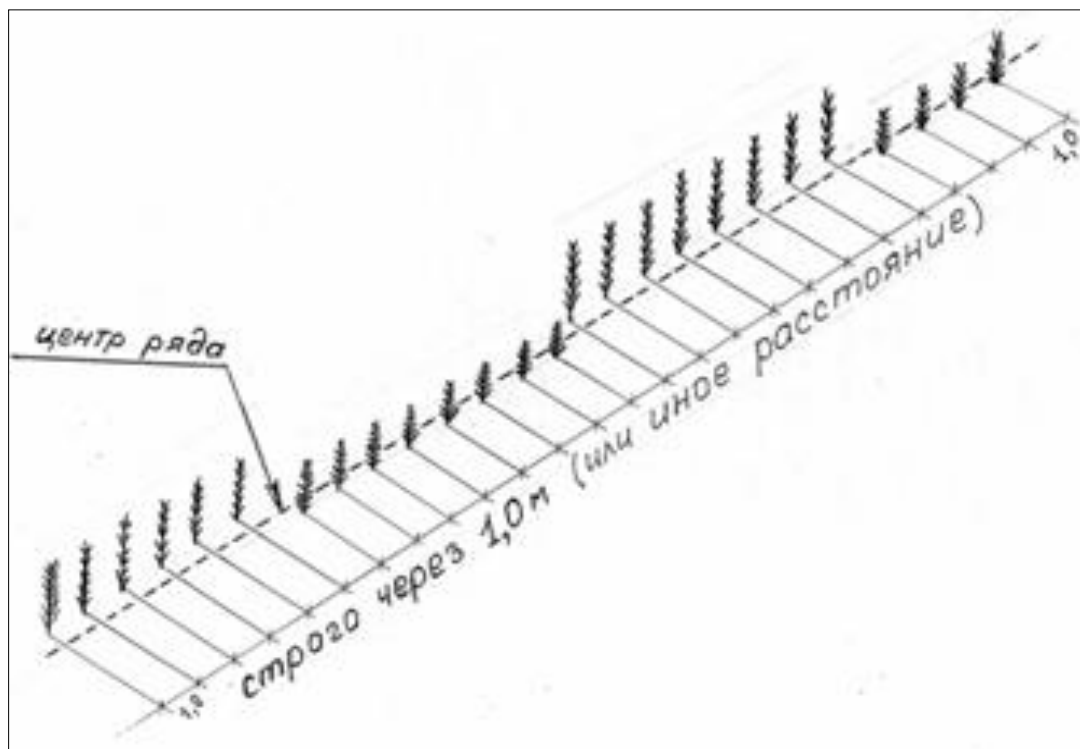


Рис. 2.22 – Посадка в испытательные культуры с фиксированным размещением посадочных мест и поочередным смещением линейных делянок относительно центра ряда.

Таким смещением делянок кодируется начало и конец делянок, в результате отпадает надобность отмечать их границы; делянки идут непрерывно одна за другой без каких либо промежутков между ними. Спустя несколько лет при измерении высот растений маркировочный шнур вновь натягивают по центру ряда. Конечно, такой способ очень экономит площадь посадки и позволяет высаживать все имеющиеся растения, но требует затем картирования буквально каждого растения. Но работа по картированию может быть облегчена, если в делянках будет равное число растений.

При избыточном количестве семян и дефиците площади можно проводить посадку био группами из двух растений. При этом два растения высаживают в одно посадочное место на расстоянии 20 см друг от друга. После их измерений в 5-6 лет лишние экземпляры удаляют либо пересаживают на место погибших в пределах делянки.

Когда растения из всего рулона высажены, то оставшуюся проволоку вместе с биркой «высаживают» рядом с последним растением. Такая отметка служит надежным ориентиром при картировании.

#### 2.10.4. Испытательные культуры, совмещенные с ЛСП

Такие культуры возможны, если плантацию (или семенной участок) создают семенным потомством плюсовых деревьев. Делянки при этом размечают так, чтобы со временем на них осталось только 1–2 лучших растения, свободно развивающие свои кроны. Для сосны это могут быть междурядья 10–12 м, для ели 8–10 м. На делянках можно высаживать и малое, и большое число растений, из которых постепенно удаляют лишние деревья после их измерения (рис. 2.23).

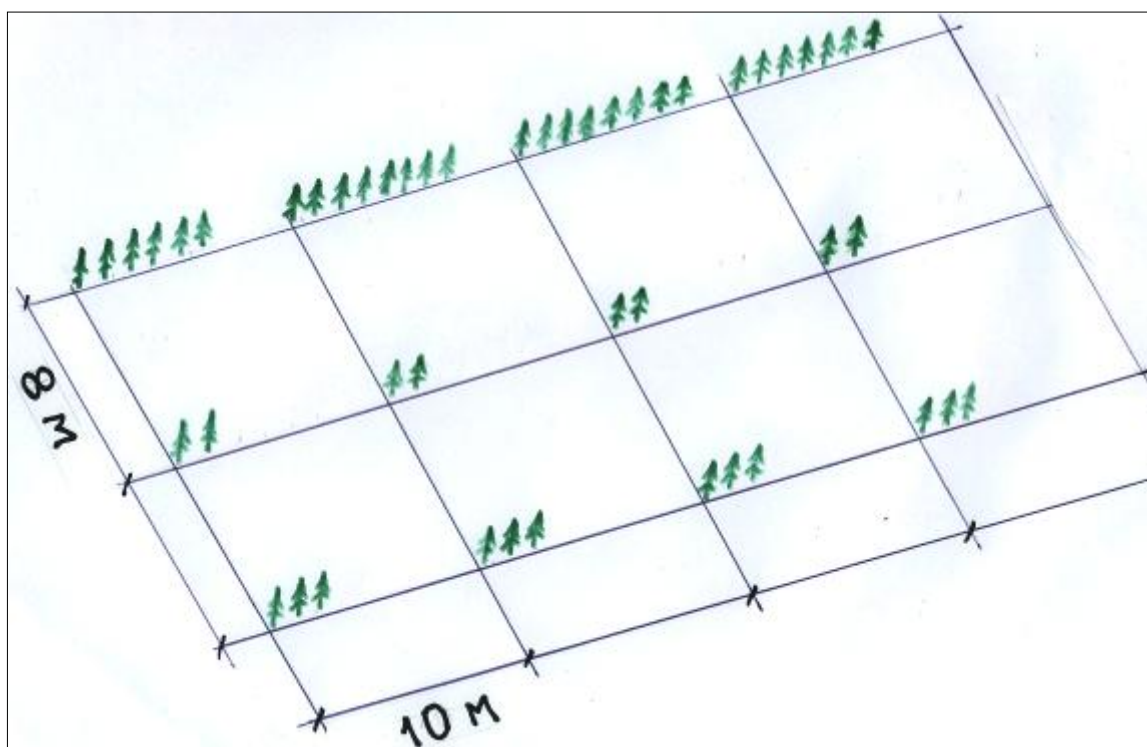


Рис. 2.23 – Схема делянок с разным числом растений на плантации или семенном участке, создаваемых семенным потомством плюсовых деревьев.

### 2.10.5. Выращивание посадочного материала в контейнерах\*

Выращивание посадочного материала в контейнерах создает и удобства, и новые сложности. Безусловно, условия теплицы при регулярном орошении и однородном субстрате идеальны для селекционных опытов. Если применяют поддоны из 64–81 ячейки, то в них можно вырастить 50–70 сеянцев при высеве одного семени в ячейку, и это как раз подходит для многообъемных испытаний, где в одном испытании на вариант (семью) следует высаживать около 60 растений (рис. 2.24).

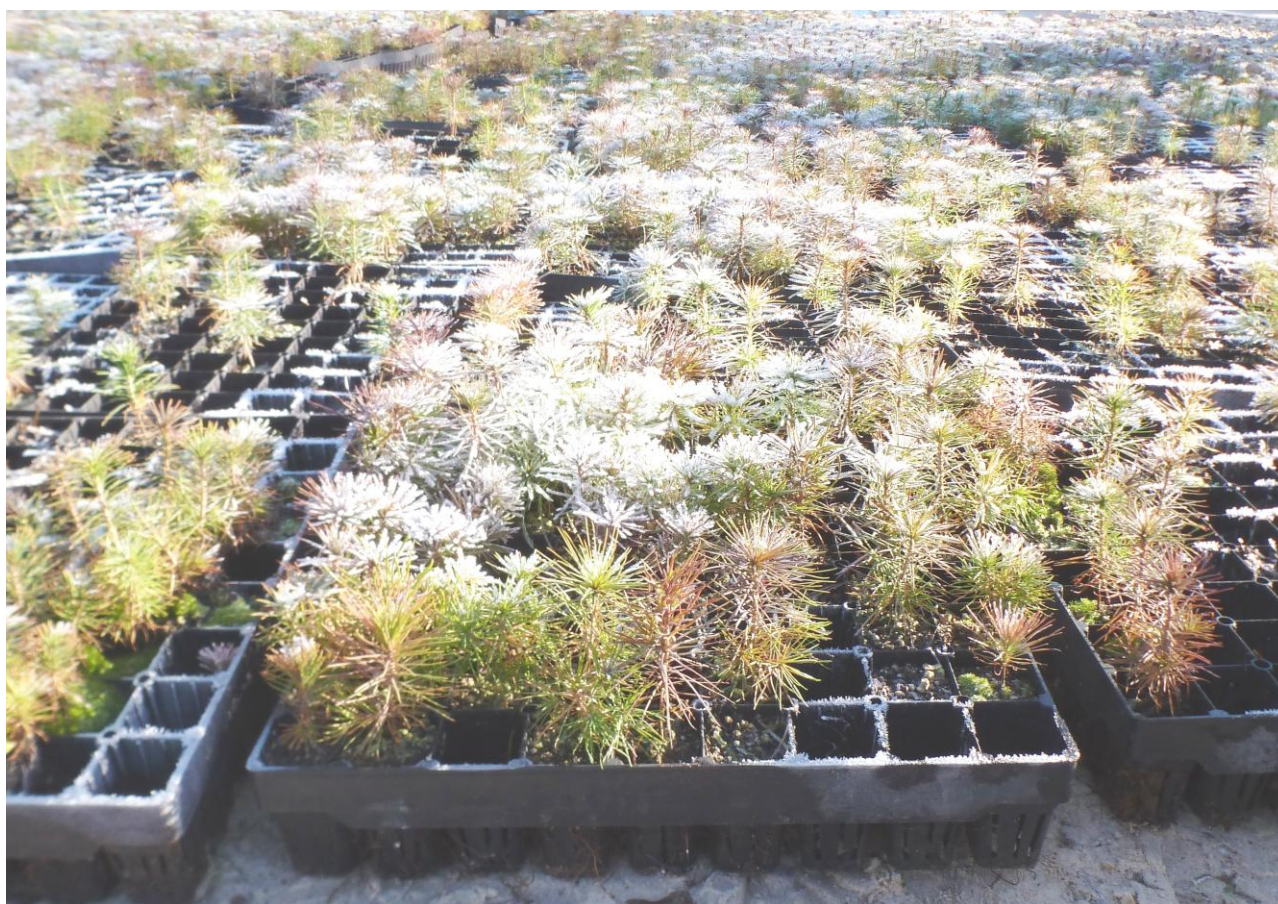


Рис. 2.24 – Однолетние сеянцы сосны обыкновенной, выращенные в контейнерах в теплице и выставленные на открытую площадку на зиму.

При высеве двух семян в ячейку и всхожести 80–90% можно получить почти все ячейки полными, но нужно обязательно удалять лишние всходы.

Конечно, посев семян от одной семьи возможен в один поддон, т.е. в одной повторности. Но далее придется рассаживать ее в испытательных культурах, претаскивая поддон 5–6 раз для посадки в разных местах (в разные

повторности и блоки), и много времени будет потрачено не на посадку, а на переходы и поиск номеров делянок на местности. При этом неизбежно возникает стремление сократить число повторностей до двух-трех, а это очень и очень нежелательно.

Но работы с повторностями можно упростить; более того, организовать испытания потомства по всем правилам полевого эксперимента, если провести его тщательную подготовку. Для этого необходимо сделать на поддоне 8 или 9 делянок (по числу рядов ячеек), прикрепить к ним бирки с номерами вариантов и далее высевать семена, повторяя их посев в 7–8 других поддонах с тем, чтобы в итоге получить 7–8 повторностей и около 60 растений для посадки. Конечно, в этом случае много времени уйдет на изготовление пакетов и бирок, которых понадобится, например, для опыта с 200 вариантами 1400–1600 шт., но эти затраты будут в камеральных, а не в полевых условиях. Возможно, стоит высевать по два семени в ячейку и гарантированно получить для каждого варианта точно по 8 или по 9 растений для одной повторности.

В этом случае высадка растений в испытательные культуры будет осуществляться без помех, без многочисленных переходов и временных пропусков в рядах культур и, что самое главное, при малых затратах времени на составление схемы делянок. В полевых условиях можно будет картировать не каждое потомство, а только номера поддонов. Для этого порядок высадки вариантов из поддона надо четко обозначить, например, покрасив еще до посева семян первую делянку в ней белой краской.

Трудно сказать без опыта работы и их результатов, насколько селекция с посадочным материалом в контейнерах будет эффективнее, чем традиционное выращивание. Несомненно, однако, что обычное выращивание всегда будет дешевле. И опыт работы показал, что после пересадки растений вполне можно избежать их депрессии в росте, если проводить работы в оптимальные сроки и не допускать подсыхания корней.

Таким образом, простейшее снаряжение и устройства, особые приемы закладки питомника, школы и культур, а также специальная техника работ обеспечивают в максимальной степени выравнивание условий для каждого растения, начиная с момента появления всходов. Такая технология вызывает, прежде всего, доверие к результатам испытаний, в которых приветствуются любые меры по снижению экологической изменчивости и повышающие тем самым долю изменчивости генетической.

*Контрольные вопросы:*

1. Статистическая ошибка, среднее выборочное значение и интервал его возможных значений при учете двух или трех ошибок, т.е. доверительный интервал для средних значений – привести рисунки.

2. Критерий различия  $t$  между средними, получаемый на основе измерения этого различия суммой ошибок. Его сравнение со стандартными значениями – критерием  $t$  Стьюдента.

3. Объем выборки для достижения заданной точности опыта по формуле  $N = \left(\frac{W}{P}\right)^2$ , сделать расчет для вариации 10 и 15%; правила объединения данных из разных опытов.

4. Планирование выборки на основе подбора ее объемов для доказательства выбранной заранее наименьшей существенной разности (НСР) при условии  $t \geq t_{0,95} = 1.96$  и пример планирования испытаний 100 потомствами при разных сценариях вариации высот.

5. Рассказать о статистических ошибках средней высоты, вызываемых репродуктивной, экологической и случайной изменчивостью и изменении доли этих ошибок при объемах выборки на вариант 200, 50 и 20 шт. растений.

6. Испытания на скорость роста и на продуктивность, отличия между ними.

7. Понятие о корреляции на примере двух показателей семеношения, основные требования при формировании парных выборок.

8. Анализ долей. Влияние окраски семян на рост потомства и его изменчивость в качестве примера скрытого влияния окраски на вариацию высоты потомства. Основное требование к анализу долей.

9. Ранний отбор лучших семей у ели финской – сроки испытаний и модели отбора с допустимой потерей лучших семей. Разные сценарии отбора и браковки.

10. Ранний отбор лучших семей у сосны обыкновенной с интенсивностью 15%. Выбор критериев сепарации в 3, 6 и 12 лет, привести приблизительные поля корреляций высот семей в 3-18, 6-18 и 12-18 лет.

11. Надежность оценки лучших семей, решение вопроса о сроке испытаний, о смене оценок роста ближе к возрасту рубки; интенсивность индивидуальной селекции в раннем возрасте и минимальный объем исходного материала для ЛСП-2.

12. Выращивание посадочного материала обычным способом – основа быстрой техники работ, снаряжение и специальные устройства (маркер, сеялка и т.д.), описать выкопку, сортировку и увязку в кассеты (рулоны).

13. Создание испытательных школ и культур, картирование, схема посадки, испытательные культуры, совмещенные с ЛСП.

14. Выращивание посадочного материала в контейнерах при числе ячеек в поддоне 64 шт. Высев семян с целью испытания потомства в 7 повторностях и числе высаживаемых растений около 60 шт. на семью. Приемы ускорения работы при картировании делянок.

## Глава 3. ЗАКОНЫ РАЗВИТИЯ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ

### 3.1. Появление леса и ранговый закон роста деревьев Е.Л. Маслакова

Вообще говоря, прежде чем браться за улучшение лесов (чем лесная селекция и занимается) необходимо узнать, как же устроен их биологический механизм.

На незанятых лесом территориях леса стихийно возникают с разной начальной густотой. Даже в одинаковых условиях, например, на гари, чистой вырубке или старой пашне различия бывают просто огромны – от нескольких сотен и до десятков тысяч растений на 1 га. К спелости, однако, деревьев остается не более 500–700 шт./га, со средним расстоянием между ними 4–5 м. Тысячи деревьев погибают. Это, по сути, первый закон лесных экосистем – закон естественного изреживания.

Однако в девственных лесах его проявление можно и не заметить – они не стареют и не молодеют; это мозаика из куртин подроста, деревьев среднего возраста и спелого леса. Таким лесам человек не нужен (рис. 3.1).



Рис. 3.1 – Девственные леса. Это куртины подроста, деревья среднего и старшего возраста.

Проблемы начинаются в результате их трансформации после рубок, пожаров, сведения лесов и вновь их появления на старых пашнях и пастбищах. Структура их упрощена, текущая густота бывает очень высокой, и они нуждаются в разреживаниях с самого раннего возраста (рис. 1.2).



Рис. 3.2 – Древостой березы на пашне. Уже в 20 лет он максимально сомкнут, его прирост падает, и развитие ценоза переходит в стадию регресса.

Объяснить изреживание древостоев можно следующим образом. На единице площади помещается некоторое ограниченное количество фотосинтезирующего аппарата (листьев, хвои, мелких веточек), образующих полог древостоя. Полог достигает максимума в среднем где-то в 30–50 лет, какое-то время сохраняет его, далее его объем снижается. Деревья растут, и полог движется вверх, оставляя внизу на стволах отмирающие яруса ветвей. Ослабленные деревья также отмирают.

По объему кроны немецкий лесовод Крафт еще в конце 19 века предложил разделить живые деревья на 5 классов:

- 1 – наиболее развитые (доминанты), примерно 10%;
- 2 – хорошо развитые (субдоминанты), 20–30%;
- 3 – средние (крона сдавлена с боков, но вершина свободна), 30–40 %;
- 4 – угнетенные (крона до высоты  $\frac{1}{2}$  полога), 10–20%;
- 5 – заглушенные (крона под пологом), 10–15%.

Объем кроны – это багаж, с которым дерево движется в будущее. Чем больше объем кроны – тем успешнее будущий рост дерева. Распознать классы Крафта можно уже в возрасте около 10 лет по размерам растения – высоте и диаметру стволика и объему его кроны. Оказалось, что в этом возрасте формируется социальная структура древостоя и начинает функционировать **ранговый закон роста деревьев в древостое** (Маслаков, 1984), в соответствии с которым деревья растут, просто увеличивая свои размеры, оставаясь в основном либо крупными, либо мелкими; средние растения меняют свои ранги как вверх, так и вниз. Так, в групповых посадках сосны связь между площадями сечения деревьев в 10 и 40 лет составляет 0.88, а в 15 и 40 лет связь оказывается почти функциональной.

Отбор лучших растений в раннем возрасте практикуется давно, однако растения испытывают конкурентное давление соседей. Оно меняется с возрастом, меняется и реакция растения на него, но многие исследования конкурентную историю дерева не учитывают. При этом, изучая срубленные модели, выделяют различные типы их роста, например: медленный в раннем возрасте, затем усиленный; средний, затем медленный; средний, затем усиленный и т.д., всего до 10 типов. В культурах этот закон проявляется сильнее: в естественных молодняках только 30% деревьев сохранили свои ранги по высоте, тогда как в культурах их было уже 57% (Куншуаков, 1983).

В первые годы на рост растений влияют начальные условия выращивания (грунт или теплица) и эффекты материнского дерева, например, масса семени. Но в 10–15 лет начинается период максимального роста и целесообразно начинать оценки роста потомства именно в это время (Демиденко, Тараканов, 2008; Ефимов и др., 2010). Рост деревьев непостоянен, в особенности у деревьев средних размеров и это учитывают при реконструкции роста древостоев по «верхней высоте», по моделям 85 ранга и выше (Свалов, 1979).

Ранние оценки в селекции имеют вероятностный характер и для снижения неопределенности их рекомендовали проводить в возрасте  $2/3$  возраста рубки (Указания..., 2000). Но есть попытки снизить этот возраст, о чем мы уже говорили выше. Также исследования географических культур показали, что для сохранения 19% лучших в 30 лет происхождений в 10 лет можно провести их отбор с интенсивностью 40% (Ефимов и др., 2010).

Таким образом, зная и используя в управлении древостоями ранговый закон роста Е.Л. Маслакова, можно уже в самом раннем возрасте оставить в насаждении только деревья-лидеры (с небольшим запасом), удалив остальные.



Из них вырастет могучий лес с запасами в 2–3 раза большими, чем леса естественные. Однако не все так просто. При разреживаниях свободные места будут заняты второстепенными лиственными породами, которые растут быстрее хвойных и поэтому «запас» стволиков оставляют чаще всего излишне большим, из-за чего эффект ранних разреживаний резко снижается.

### 3.2. Развитие сосны в густых и редких культурах

При создании лесных культур расстояния между растениями в рядах часто сокращают до 0.5–0.6 м, поэтому рассмотрим влияние густоты на проявление закона Е.Л. Маслакова на реальных примерах. В Прикамье в 1950-е гг. сосну часто высаживали на старопахотные суглинистые почвы, где условия для нее оказались и благоприятны, и необычны, так как она эволюционировала в основном на песчаных почвах. Выдвинули гипотезу, что ее онтогенез в этих условиях происходит по-другому. Исследования проведены в культурах с расстоянием между рядами 2–2.5 м и в ряду от 0.55 до 0.75 м; 3 участка были на суглинистых и 3 – на супесчаных почвах. Срубали по 17–20 моделей на участке, по 4 модели на каждый класс Крафта, всего 113. Значения переводили в относительные величины (% от среднего значения), после чего данные объединяли. Мерой соответствия роста служили возрастные корреляции между размерами деревьев в 4, 5, 7, 10 лет и их объемом в 29–40 лет.

Анализ показал, что корреляции в двух сравниваемых группах (культуры на суглинках и на супесях) оказались недостоверны, и поэтому гипотеза о различном онтогенезе сосны на песчаных и суглинистых почвах не подтвердилась. Непреднамеренно на этом же материале по фактору «расстояние между деревьями в рядах» удалось образовать две группы: 0.55–0.60 м (густые культуры) и 0.69–0.75 м (редкие культуры), по 3 участка в каждой. Оказалось, что в густых культурах корреляции для диаметров не превышают в среднем 0.47 даже к 10 годам, тогда как в редких они всегда были выше и достигали в среднем 0.60 в 4 года и 0.75 в 10 лет. Связи для высот были ниже и повышались не так стабильно (табл. 1.1).

Различия между этими корреляциями оказались достоверны при  $F_{\phi} = 36.6 > F_{0.05} = 7.7$ . Эти различия можно объяснить усилением конкуренции в более густых культурах, которая приводит к тому, что отбор начинает действовать по-иному: быстрорастущие растения снижают рост и на их место в лидеры выходят толерантные к конкуренции особи.

Таблица 3.1 – Коэффициенты корреляции объемов деревьев сосны в возрасте 29–40 лет с ростом растений в ранние годы (по Рогозину, 1983)

№ п/п	С высотой (Н) в возрасте, лет				С диаметром (Д) в возрасте, лет				С условным объемом (Д <sup>2</sup> Н) в возрасте, лет			
	4	5	7	10	4	5	7	10	4	5	7	10
Посадка в рядах через 0,55–0,60 м (густые)												
55	0,03	0,10	0,19	0,29	0,44	0,35	0,46	0,49	0,42	0,27	0,44	0,49
51	0,54	0,41	0,46	0,34	0,36	0,39	0,33	0,37	0,51	0,48	0,48	0,41
61	0,35	0,43	0,73	0,52	0,40	0,44	0,50	0,54	0,45	0,47	0,54	0,52
<b>Среднее</b>	<b>0,32</b>	<b>0,32</b>	<b>0,49</b>	<b>0,39</b>	<b>0,40</b>	<b>0,39</b>	<b>0,43</b>	<b>0,47</b>	<b>0,46</b>	<b>0,41</b>	<b>0,49</b>	<b>0,47</b>
Посадка в рядах через 0,69–0,75 м (редкие)												
56	0,60	0,72	0,77	0,84	0,56	0,55	0,66	0,70	0,63	0,65	0,74	0,78
71	0,70	0,64	0,65	0,71	0,64	0,68	0,74	0,77	0,62	0,65	0,72	0,79
72	0,53	0,51	0,72	0,83	0,60	0,63	0,73	0,76	0,68	0,67	0,80	0,83
<b>Среднее</b>	<b>0,62</b>	<b>0,63</b>	<b>0,72</b>	<b>0,80</b>	<b>0,60</b>	<b>0,62</b>	<b>0,71</b>	<b>0,75</b>	<b>0,64</b>	<b>0,66</b>	<b>0,76</b>	<b>0,80</b>

Изменения в росте при повышении конкуренции является ответом популяции на изменение ценотической обстановки. При измерениях деревьев ответ этот предстает перед нами как их стремление изменять рост по каким-то внутренним причинам (и возникает соблазн назвать их «генетическими»). Конечно, это ответ генотипа и его реакция, но причина реакции лежит вне его. Генетические причины изменений в росте, безусловно, существуют. Однако необходимо вычленить их долю и сравнить с долей влияния факторов среды. В *особенно редких культурах* она может быть близка к генетически обусловленной величине. Поэтому крайне важно для ранней диагностики выяснить значения автокорреляций, свободных от конкурентного «шума».

Здесь можно сформулировать и предварительный ответ на вопрос, почему появляются «типы роста». Просто ответить: «потому что деревья разные по генотипам» нельзя. Ответ пока будет такой: «Причина появления различных типов роста – это воздействие ценотической обстановки и реакция генотипов на нее, видимая как изменения в росте; воздействие ценоза на каждое дерево различно, поэтому различен и их рост. Различия *могут быть* вызваны особенностями генотипа, но сила его влияния пока не установлена».

Вопрос этот сложен. В лесной селекции сроки оценки элитности лесных пород все еще неясны, не установлена сила влияния генотипа на типы роста, неясен рост дерева в условиях повышенной и оптимальной конкуренции.

Когда выяснилось, что усиление конкуренции влияет на ранговый закон Е.Л. Маслакова, то мы представили его действие в более понятной форме – как вероятность наступления желательного для нас события (формирование дерева с размерами выше среднего). Для этого были построены точечные диаграммы (поля корреляции) для диаметров стволиков в ранние годы и объемов их стволов в 29–40 лет. Далее для анализа вероятностей поля разделили горизонтальной линией на 2 ранга по объему стволов и вертикальной линией – на 2 ранга по диаметру. В итоге получилось 4 сектора, и по верхним секторам можно рассчитать вероятности наступления желательного для нас события, а именно, формирование крупного дерева (рис. 3.3).

Эти поля имеют корреляции, равные 0.40 для густых и 0.60 – для редких культур (см. средние значения в табл. 1.1).

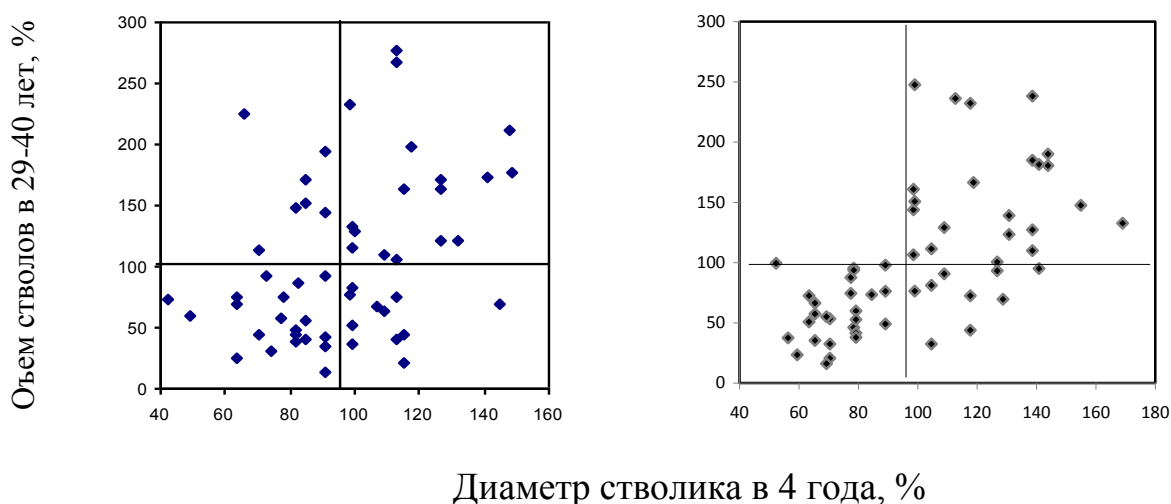


Рис. 3.3 – Диаметр стволика в 4 года и объем стволов в 29–40 лет в густых (слева) и в редких (справа) культурах сосны

Сразу обращаем внимание на почти пустой верхний левый сектор на правом графике, что означает, что в редких культурах у тонких в 4 года стволиков почти нет шансов сформировать крупные деревья: всего 1 дерево достигло объема ствола 100%, что дает вероятность формирования крупных деревьев  $1/25=0.04$ . Напротив, в густых культурах 27 тонких стволиков сформировали 7 крупных деревьев (вероятность  $7/27=0.26$ ). Из толстых стволиков эти вероятности были выше и достигли для 4 лет 62–68%, а для 10 лет 69–74%. Их можно представить и в виде диаграмм (рис. 3.4).

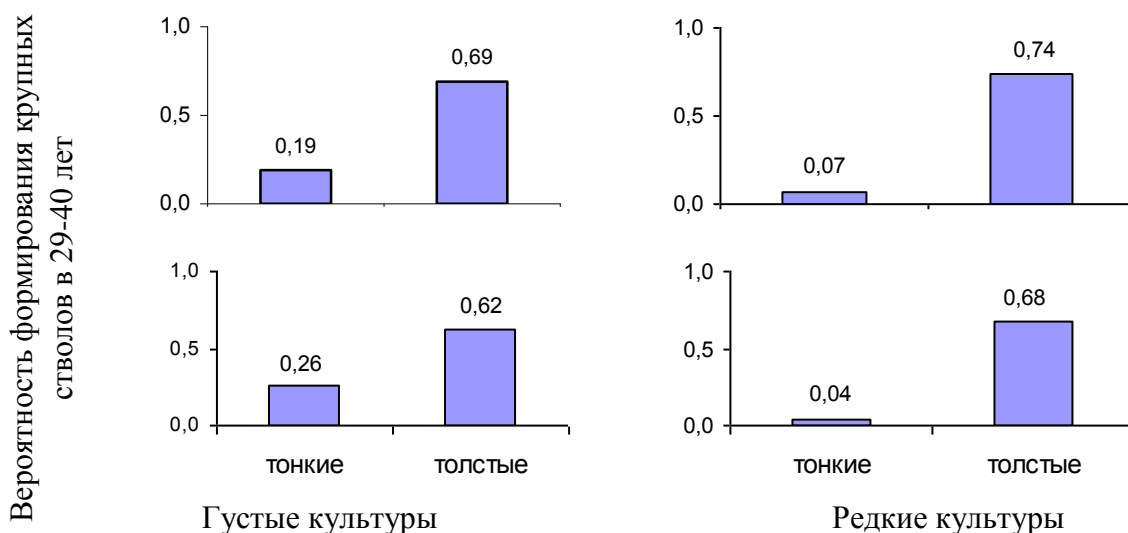


Рис. 3.4 – Вероятность формирования крупных стволов из тонких и толстых стволиков в 4 года (внизу) и в 10 лет (вверху).

### 3.3. Развитие ели в культурах плантационного типа

Для ранней диагностики роста ели были найдены ее культуры, созданные в 1913 г. и сохранившиеся на 40 га (культуры Ф.А. Теплоухова). Они отличались строгим соблюдением схемы посадки (рис. 3.5).



Рис. 3.5 – Культуры ели Ф.А. Теплоухова, созданные в 1913 году с размещением растений  $2.13 \times 1.07$  м (сажень на полсажени). Фото 1983 г.

Культуры эти в возрасте 77 лет имели запас 578 м<sup>3</sup>/га, сохранность 31% и полноту 1.2. В них для каждого из 5 классов Крафта отбирали по 6 моделей. Модели отбирали в возможно более плотном окружении, для чего вокруг них закладывали пробную площадь с радиусом 3.2 м, учитывая живые, сухие и валежные деревья. Всего было исследовано 60 моделей.

Самое удивительное оказалось то, что вероятности формирования желательных для нас крупных деревьев из толстых стволиков в раннем возрасте, в период от 7 до 20 лет, практически не повышаются. Они как бы «сидят» на одном уровне в 70-80%, и 100%-ная надежность прогноза лидеров по ним задерживается до возраста 40 лет (рис. 3.6).

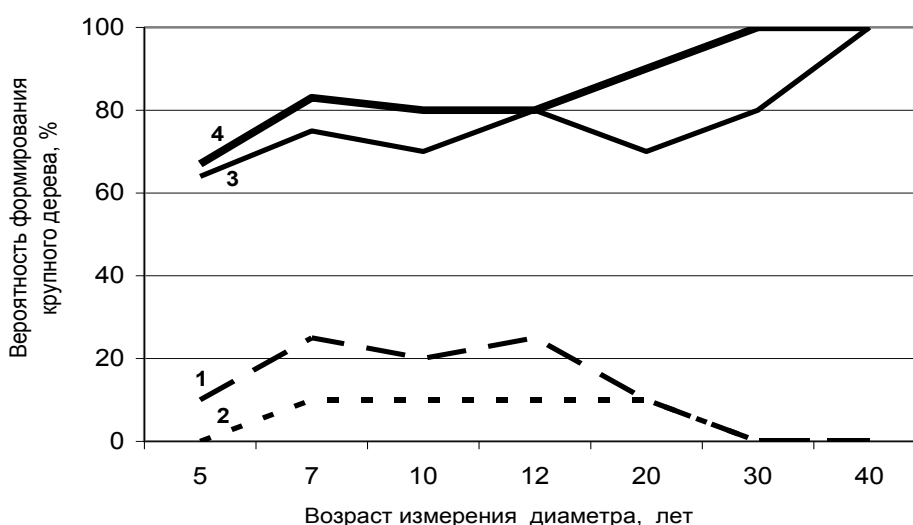


Рис. 3.6 – Вероятности формирования крупных в 70–78 лет модельных деревьев ели из тонких (1), самых тонких (2), толстых (3) и самых толстых (4) стволиков при измерении их диаметра в возрасте 5–40 лет.

Такое явление было тем более необычно, что, несмотря на повышение автокорреляций с возрастом, соответствующего роста вероятностей не наблюдалось. Объяснить это явление можно, если полагать, что в этот период растения никак не могут определиться с лидерами. При этом от лидеров требуется не только скорость роста, но и толерантность к конкуренции. Отсюда следует, что для дерева «продуктивность по биомассе» и «конкурентная выносливость» совсем не одно и то же, и второе не всегда следует из первого, и толерантность к давлению соседей может не сочетаться с продуктивностью. По этой причине некоторые особи снижают рост, уступая место не самым продуктивным, но выносливым к конкуренции деревьям.

Данное явление показывает, насколько важны опережающие изреживания. Комфортные условия для каждого дерева стабилизируют ранговую структуру древостоя, что повышает производительность отдельных растений, а далее и древостоя в целом, что было показано выше для вероятностей формирования крупных стволов из тонких и толстых стволиков для сосны (см. рис. 3.4).

Обнаруженные явления доказывают, что конкуренция действует на деревья отрицательно, снижая соответствие рангов роста в молодом и старшем возрасте. Но в целом можно констатировать, что уже в самом раннем возрасте среди растений появляются лидеры и аутсайдеры и они сохраняют свои ранги роста вполне в духе закона Е. Л. Маслакова.

Таким образом, ретроспекция развития деревьев сосны и ели в их культурах в возрасте от 4 до 78 лет подтвердила открытый в молодняках ранговый закон роста Е.Л. Маслакова, причем при усилении конкуренции его действие ослабевает. В целом же, в 4–5-летнем возрасте надежность выявления лидеров достигает 68%, а в 7–10 лет 72–74%. При этом из мелких стволиков вероятность их формирования у сосны составляет всего 4%, у ели 3–7%.

Густота посадки влияет на лидеров и аутсайдеров по-разному. У сосны при сокращении расстояния между растениями в ряду с 0.75 до 0.6 м корреляции размеров стволов в 4 года и в 29-40 лет снижались с 0.60 до 0.40, при этом крупные стволики сохраняли вероятности формирования из них крупных стволов на близком уровне (62-68%), тогда как мелкие начинали формировать крупные стволы чаще в 6 раз (!), увеличивая их с 4 до 26%.

Все эти имеющие практическое значение для моделирования развития древостоя параметры раннего отбора показывают, как «работают» на будущее древостоя его члены-деревья. Однако критерии их отбора наталкиваются на нерешенный вопрос о том, как же они будут развиваться далее. Поэтому рассмотрим развитие древостоя в целом.

### **3. 4. Полнота древостоя, ее стандарт и таблицы хода роста**

С возникновением сообщества деревьев – древостоя в нем появляются свойства, которых не было у его членов-деревьев. Прежде всего, это заполненность пространства деревьями. В биологии используют понятие «плотность популяции», в лесоводстве принят термин «полнота». В молодняках примерно до 20 лет ее определяют по сомкнутости полога. Если площадь крон занимает 50% площади, то полнота будет 0.5, если 100% – то 1.0. Но в старшем

возрасте сомкнутость уже мало пригодна для этого. Деревья, особенно в густых ценозах, при высотах более 13–15 м начинают сильно раскачиваться при ветре, между кронами возникает зазор, и чем старше древостой, тем он больше.

Поэтому еще в 19 веке начали использовать другой показатель – сумму поперечных сечений стволов на 1 га, измеряемых на высоте груди (1.3 м), который стали называть абсолютной полнотой. Он определяется достаточно точно при так называемом «перечете» примерно 200 деревьев по диаметру на пробных площадях. Сразу была поставлена задача – найти некие стандартные показатели полноты для разных условий, пород и возраста насаждений. Задача эта решалась, в упрощенном виде, следующим образом.

В одинаковых типах леса находили древостои в возрасте от 20 до 140 лет, стараясь подобрать их равномерно через промежутки в 15–20 лет. Выбирали самые продуктивные древостои из числа встреченных, где число отстающих в росте деревьев 4 и 5 классов Крафта было невелико, древостой имел близкое к нормальному распределение по классам диаметра и высокую полноту. По сути, такие древостои выглядели как самые лучшие для своего возраста. Подбирали 10–15 таких древостоев и далее строили график, где с линии тренда снимали значения абсолютной полноты и принимали их за 1.0, т.е. за стандарт (рис.3.7).

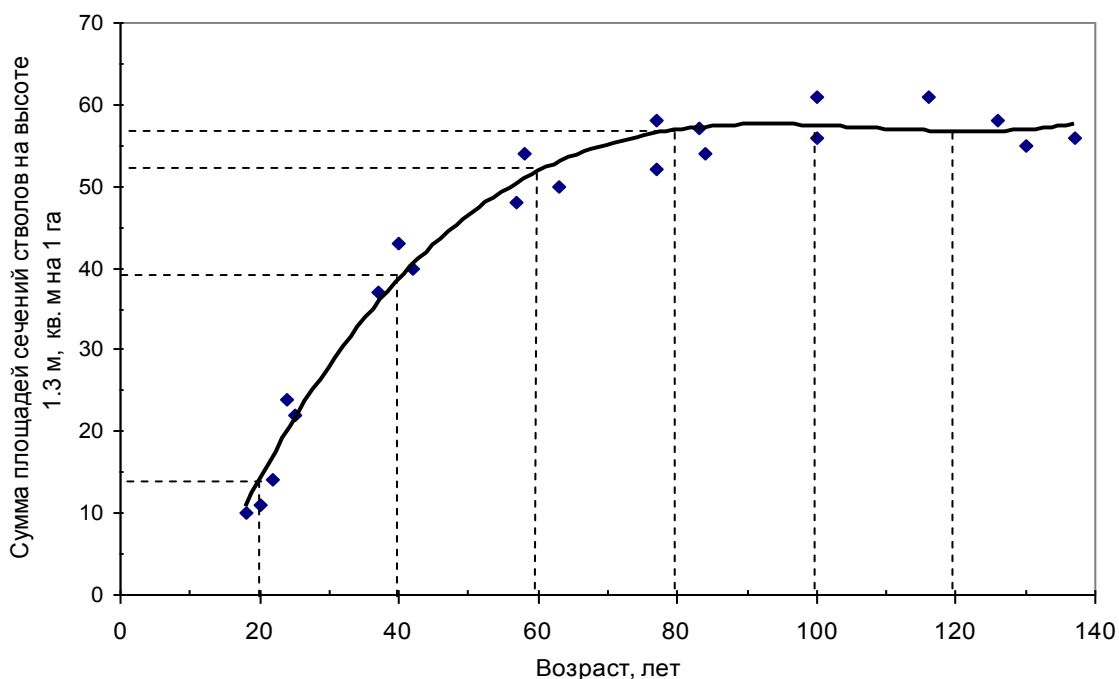


Рис. 3.7 – Абсолютная полнота в древостоях ели с высокой сомкнутостью и нормальным распределением деревьев по диаметру.

Например, для возраста 20 лет стандарт полноты будет 14 м<sup>2</sup>/га, для 40 лет – 39, для 60 лет – 52, далее он практически постоянен и равен 57 м<sup>2</sup>/га.

Подобную процедуру повторяли в других регионах и составляли так называемые «местные стандартные таблицы полноты и запаса». Применяя их, можно определять уже *относительную полноту*, поделив полученное в реальном древостое значение абсолютной полноты на ее стандарт для своего региона. Не вдаваясь в детали методики, которая совершенствовалась более 100 лет, заметим, что сейчас в качестве входа в эти стандартные таблицы используют не возраст и тип леса, а *высоту древостоя, которая детерминирована и возрастом, и условиями*.

Рассмотрим пример, когда относительная полнота равна 0.7. Здесь можно полагать, что жизненное пространство древостой использует на 70% и у него есть возможность заполнять его до 100%. Однако здесь кроется один важный момент. Если это молодняк, то у него все впереди, а если это приспевающее насаждение, то сможет ли оно заполнить его к возрасту спелости?

Но вернемся к графику. Точно такие же графики составляли для среднего диаметра, высоты, запаса и других показателей и далее, по выравненным для состояния полноты 1.0 данным, составляли таблицы их динамики (изменений с возрастом). Такие таблицы стали называть «таблицы хода роста» (ТХР). Их составляли многие выдающиеся таксаторы. Первые русские «Опытные таблицы запаса и прироста нормальных насаждений» опубликовал в 1846 г. Варгас де Бедемар (1846-1850). Подобные таблицы разработал и М.М. Орлов (1897), однако назвал их иначе: «Таблицы хода роста нормальных насаждений». В новом названии слова «ход роста» образовывали уже новое понятие, которое подразумевало «движение» роста, то есть его динамику. Отметим, что в таблицах Варгаса де Бедемара такого смысла не содержалось. Новое название сразу прижилось из-за широкой смысловой нагрузки, удобной аббревиатуры сокращения и авторитета М.М. Орлова – выдающегося таксатора и лесоведа.

Однако концепцию таких ТХР можно представить как поиск *статичных* состояний, сочетающих в себе оптимальным образом два состояния древостоя: высокую полноту и наилучшие таксационные показатели. Эти состояния находили, закладывая некоторое число пробных площадей одномоментно, равномерно представляя их по классам возраста. Читая составленную таблицу, мы видим «как бы динамику» этих *статичных* состояний по классам возраста. Но эта квази-динамика не развитие, а лишь фиксация состояний – предельных для «нормальных» и неких средних состояний – для «модальных» ТХР. Выяснить, какими эти состояния будут через 10 лет, или какими они были ранее, составители таблиц не пытались, да и задачи такой не ставилось. В итоге сам *процесс развития* древостоев оказался не изучен. Поэтому не



случайно появились «хронолесоводство» (Битков, 2009), «плантационное лесоводство» и даже «нетрадиционное лесоводство» (Марченко И.С., Марченко С.И., 1998), где есть весомые аргументы в обоснование новой парадигмы.

Эти «частные» лесоводства подтверждают общий характер развития наук вообще и то, что и в лесных науках начался кризис – появились альтернативные теории ухода и выращивания леса и сосуществуют противоборствующие научные школы. Далее происходит научная революция, старая парадигма исчезает и формируется новая (Кун, 2009).

Возвращаясь к методике определения стандарта полноты на рис. 3.7, которая показана здесь упрощенно, можно понять, почему так произошло. Дело в том, что *изначально* для составления ТХР подбирались *статичный* «возрастной ряд» древостоев, и судьбу каждого древостоя ни в прошлое, ни в будущее не прослеживали, и далее конструировали (моделировали) их «динамику». По сути, исследователям было совершенно неизвестно, какое положение на графиках, подобных рис. 3.7, занимала конкретная точка 10–20–30 лет назад, и как вели себя другие точки, ее соседи – они были ниже (меньшей полноты) или, может быть, выше? Не останавливаясь на деталях моделирования, которому посвящена отдельная монография (Рогозин, Разин, 2015), рассмотрим вопрос о *типах роста* древостоев и классах бонитета, где существуют серьезные трудности.

### 3.5. Классы бонитета и их устойчивость

Для классификации роста древостоев в разных условиях в 1911 г. М.М. Орловым были предложены классы добротности этих условий, названные «классами бонитета», с оценкой по косвенным показателям, по их действию на рост насаждений – по высоте древостоя в каком-либо возрасте. Подобные шкалы получили широчайшее распространение, и используется во множестве стран. Простота определения и возникающий при этом целостный образ насаждения с высокой, средней или низкой продуктивностью способствовали их популярности и признанию. При этом долгое время считалось, что бонитет устойчив, мало меняется в течение жизни древостоя и характеризует высоту древостоя в определенном возрасте и посредством этой высоты отражает условия местопроизрастания. Однако рост древостоев в одних и тех же условиях оказался весьма изменчив. Об этом сообщал еще Н.В. Третьяков (1937), ссылаясь на пример с ельниками, которые в 50 лет на трех участках

имели среднюю высоту 13, 16 и 19 м, а в возрасте спелости таксировалась одним и тем же классом бонитета.

Были свидетельства неустойчивости классов бонитета и в работах других исследователей (Лебков, 1965; Разин, 1965; Давидов, 1977; Кузьмичев, 1977), которые считали шкалу М.М. Орлова несовершенной. Тем не менее, их свидетельства и экспериментальные факты были подвергнуты сомнению (но не проверялись при этом собственными исследованиями) рядом влиятельных сторонников устойчивости классов бонитета. Так, в обзоре Н.Н. Свалова (1978) о причинах *неустойчивости* бонитетов упоминалось лишь вскользь. По-видимому, причиной ухода от анализа неудобных фактов было стремление использовать классы бонитета для составления в те годы огромного количества ТХР на всей территории бывшего СССР. Тем не менее, Н.Н. Свалов все-таки делает замечание, что изменения классов бонитета с возрастом показали несовершенство шкалы М.М. Орлова и ее пригодность для оценки роста древостоев только в статике, т.е. «здесь и сейчас», из чего вытекает вывод о ее непригодности для прогноза, причем как в будущее, так и в прошлое.

Рост насаждений наиболее точно изучается в длительных повторных наблюдениях. Сразу после публикации таких данных в капитальной работе коллектива авторов (Итоги..., 1964), представляющей собой итоги 100-летних наблюдений в лесной опытной даче Тимирязевской сельскохозяйственной академии (ТСХА), у 119 древостоев сосны были определены классы бонитета до десятых долей. Далее сравнили динамику классов бонитета и оказалось, что в течение 60 лет рост был стабилен (находился в пределах  $\pm 1.0$  класса) лишь у 10% древостоев. В молодости его меняли более чем на 1 класс 84%, а ближе к спелости до 97% древостоев (табл. 3.2).

Таблица 3.2 – Изменения классов бонитета в 119 сосновых древостоях (% от числа древостоев) в лесной даче ТСХА (по Рогозин, Разин, 2015)

Поведение классов бонитета	Возрастные периоды, лет						В среднем
	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	
Стабильное	16	16	7	10	5	3	10
Нестабильное	84	84	93	90	95	97	90
Итого	100	100	100	100	100	100	100
В т. ч.: повышение	32	68	54	25	9	7	32
понижение	52	16	39	68	86	90	58

У других пород в той же лесной даче ТСХА изменения были такими же сильными, и поэтому был сделан совершенно категоричный вывод: реальные древостои по шкале бонитетов М.М. Орлова не растут (Разин, 1965). Позднее такой же вывод отстаивали и другие авторы (Давидов, 1977; Кузьмичев, 1977; Загреев, 1978; Верхунов, Черных, 2007).

Но тогда от чего же зависит тип их роста, который может быть быстрым, затем медленным, потом опять ускориться или вновь замедлиться? Лесная энциклопедия издания 1982 г. в статье «Типы роста» отсылает нас к климатическим причинам различий в типах роста северных и южных лесов, оставляя без ответа вопрос о причинах, из-за которых в *одинаковых* условиях древостои почему-то меняют свой рост и не сохраняют бонитет.

### **3.6. Три типа роста сосны в культурах М.К. Турского**

В данных 100-летних наблюдений в лесной даче ТСХА (Итоги..., 1964) очень кстати оказались три участка опытных культур сосны, заложенных известным лесоводом М.К. Турским еще в 1879 г. с очень разной начальной густотой, измерения в которых показаны ниже (табл. 3.3).

В этой таблице хорошо видно, как от начальной густоты культур зависит развитие буквально всех таксационных показателей: высоты, диаметра, полноты. Но самое главное, что резко различна их динамика, и развитие по полноте представляет собой совершенно разные линии, которые можно назвать «типами роста», хотя правильнее будет назвать их моделями или типами *развития* древостоев. Линии эти имеют точку перегиба (максимума значений), и она наступает тем раньше, чем больше была начальная густота. Так, предел полноты в густых культурах был в 26 лет, в культурах средней густоты – в 34 года, а в самых редких посадках он появился только в 57 лет.

Относительная полнота этих культур достигала значений 1.2–1.3, что, вообще говоря, противоречит идее «полных» и «нормальных» древостоев, где ее значения не должны быть больше 1.0. Поэтому для культур разрабатывают специальные стандартные таблицы полноты.

В значительной мере именно эти данные 100-летних наблюдений в лесной опытной даче Тимирязевской СХА позволили в 1960-е годы одному из внимательных читателей этого капитального труда Г.С. Разину определить вектор поиска причин, меняющих траектории развития полноты (рис. 3.8).

Таблица 3.3 – Данные таксации на постоянных пробных площадях Я<sub>1</sub>, Я<sub>2</sub>, Я<sub>3</sub> в квартале 6 лесной опытной дачи Тимирязевской СХА в культурах сосны, созданных М.К. Турским в 1879 г. Посадка однолетними сеянцами, квадратная (по Итоги..., 1964)

Возраст, лет	ПП Я <sub>1</sub> , начальная густота 9680 шт./га						ПП Я <sub>2</sub> , начальная густота 4610 шт./га						ПП Я <sub>3</sub> , начальная густота 2520 шт./га					
	Нср, м	Дср, см	Нтек, шт/га	$\Sigma g$ , м <sup>2</sup> /га	Полнота*	Бонитет	Нср, м	Дср, см	Нтек, шт/га	$\Sigma g$ , м <sup>2</sup> /га	Полнота*	Бонитет	Нср, м	Дср, см	Нтек, шт/га	$\Sigma g$ , м <sup>2</sup> /га	Полнота*	Бонитет
5	-	-	9680	-	-	-	-	-	4610	-	-	-	-	-	2520	-	-	-
15	4.4	5.4	8874	22.0	0.88	3	5.5	7.0	4202	16.0	0.56	2	7.0	7.8	2312	9.43	0.29	1
26	7.0	8.4	7341	<b>41.1</b>	<b>1.28</b>	3	8.5	10.5	4028	35.0	1.03	2	10.3	12.1	2165	24.9	0.71	1
34	9.0	11.7	4183	40.2	1.16	3	11.0	13.5	3030	<b>44.1</b>	<b>1.24</b>	2	13.0	15.1	2017	32.3	0.89	1
47	12.8	13.8	2171	30.5	0.87	3	14.3	15.1	2091	39.7	1.06	2	16.9	17.0	1480	38.4	1.00	1
57	15.4	16.4	1360	30.1	0.80	3	17.0	17.0	1840	38.7	1.01	2	19.3	19.8	1389	<b>42.8</b>	<b>1.08</b>	1
67	17.5	17.9	960	28.2	0.73	3	18.5	19.0	1045	29.1	0.74	2	20.6	20.4	980	35.6	0.89	2
75	19.0	19.5	632	20.9	0.53	3	20.0	20.2	778	24.9	0.62	2	21.5	20.9	890	30.6	0.75	2
80	19.5	20.5	488	17.5	0.44	3	20.5	21.0	605	20.5	0.52	2	21.9	21.9	780	29.4	0.72	2

Примечания:

\* – относительная полнота определена по ТХР полных древостоев лесных культур лесной опытной дачи ТСХА (Итоги..., 1964, с. 52); **41.1** – выделен максимум абсолютной и относительной полноты.

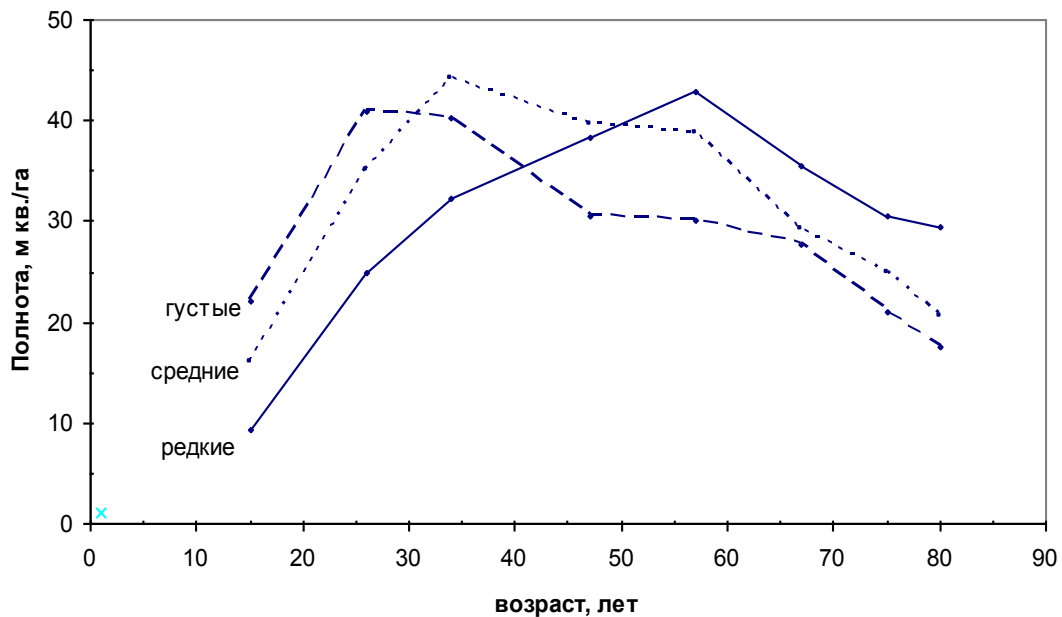


Рис. 3.8 – Принципиально разные траектории развития полноты в культурах сосны разной густоты в лесной даче ТСХА (по Итоги..., 1964).

Момент наивысшей полноты наиболее критичен. После него в полном соответствии с законами экологии начинается регресс развития насаждения. Пик полноты хорошо опознается по отсутствию напочвенного покрова, вызванному малым количеством света под пологом насаждения (рис. 3.9).

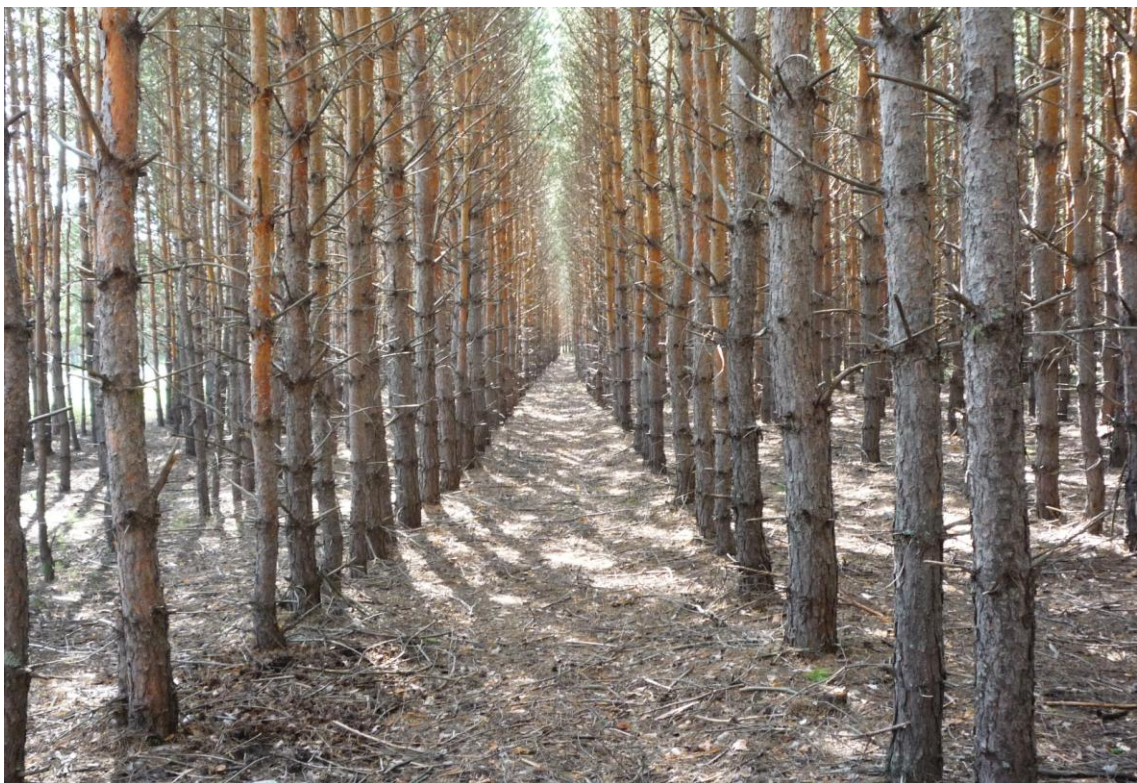


Рис. 3.9 – «Мертвопокровный» тип леса при максимальной полноте лесных культур в 30-летнем возрасте.

### 3.7. Константные показатели

На пробных площадях с *повторными* наблюдениями удалось выяснить, что буквально все таксационные показатели меняются. Однако все-таки был найден показатель, который не изменялся начиная с возраста 50 лет. Им оказался средний сбе́г ствола деревьев в древостое, причем его значения сильнее всего зависели от начальной густоты (рис. 3.10).

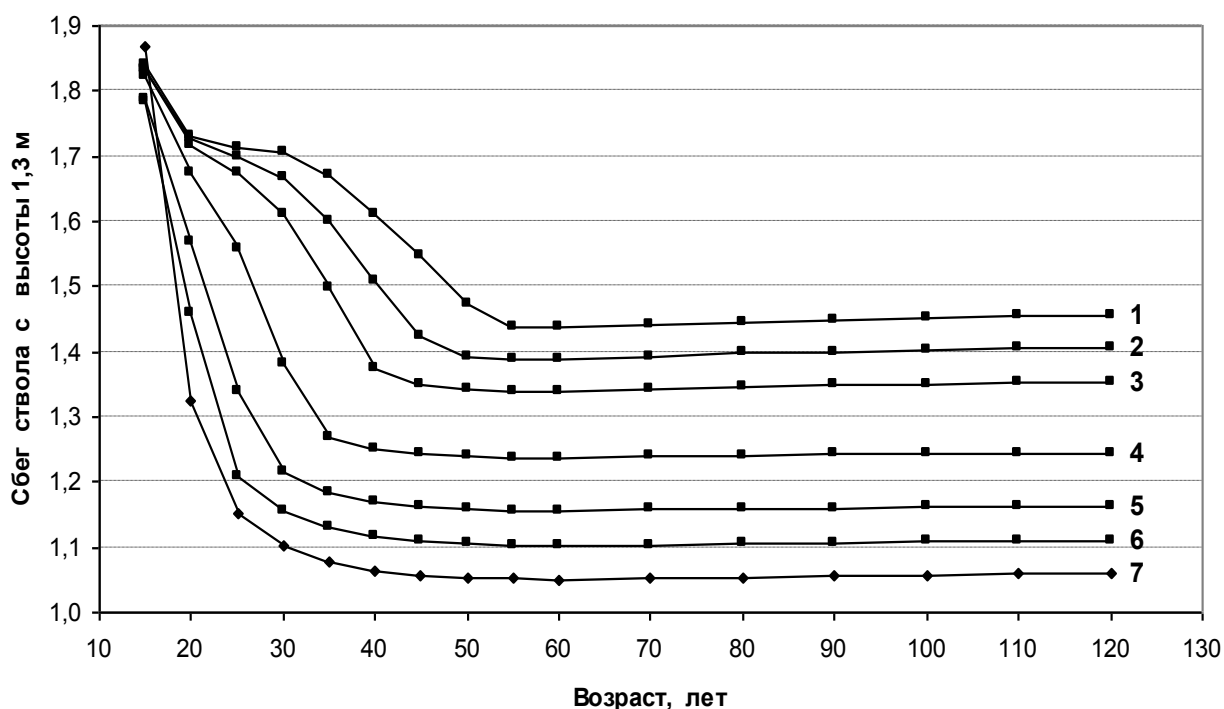


Рис. 3.10 – Сбе́г ствола с высоты 1.3 м в еловых древостоях с начальной густотой: 1 – 1.0; 2 – 1.3; 3 – 1.65; 4 – 2.9; 5 – 5.1; 6 – 7.9; 7 – 14 тыс. шт./га.

Можно сказать и так, что сбе́г ствола буквально *записывает на себя* историю густоты древостоя. В густых ценозах он мал (1.0–1.2 см/м), а в редких увеличивается до 1.3–1.4 см/м. Была найдена и вторая биологическая константа, но о ней несколько позже.

По сбе́гу ствола можно восстановить историю развития густоты древостоя, а из нескольких древостоев, имеющих близкий сбе́г ствола и возраст от 50 до 120 лет, вполне можно составить цепочку данных, образующих так называемый «естественный ряд» развития насаждений. Его останется лишь дополнить древостоями младше 50 лет, где густоту можно восстановить.

В современном понимании этот ряд можно назвать *моделью* их развития. Эта идея оказалась очень плодотворной и была реализована в 1977 г. при моделировании хода роста одноярусных ельников Г.С. Разиным. Она повторно опубликована в 2015 г. (Рогозин, Разин, 2015).

### 3.8. Морфогенез древостоев с разной начальной плотностью

Использование сбига ствола позволило моделировать морфогенез древостоев в зависимости от их начальной плотности с открытием целого ряда закономерностей (Разин, 1979). В результате были составлены 15 моделей развития древостоев ели в типичных для нее условиях. Часть данных, для 9 моделей, представлена ниже на рисунках (рис. 3.11–3.15).

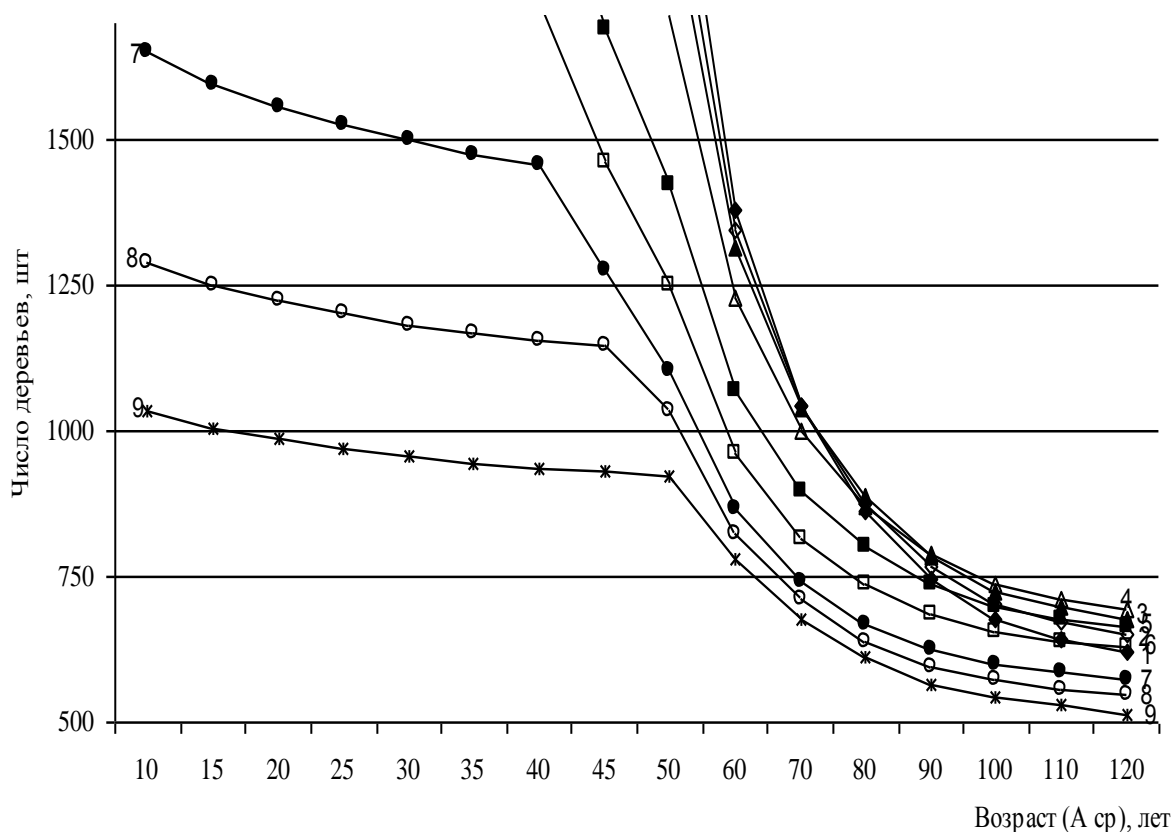


Рис. 3.11. – Динамика числа деревьев (шт./га) при начальной плотности древостоев, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0.

Так, на рис. 3.11 видно, что чем больше начальная плотность, тем интенсивнее она снижается (на графике ряд линий начинаются с 45–60 лет, так как их значения ранее были очень высоки). На следующем рисунке (рис. 3.12) видно, как происходит достижение пределов по сумме проекций крон, с ее максимумом в 15 лет в самой густой модели, причем достижение этих пределов *предваряет* изменения по многим другим показателям, показанным далее.

Для рисунка 3.15 отметим особо, что различие в начальной плотности приводит к резким различиям в суммарных объемах крон в 2–3 раза, что повышает в такое же число раз мощность фотосинтезирующего аппарата. Следствием этого является увеличение запасов древесины.

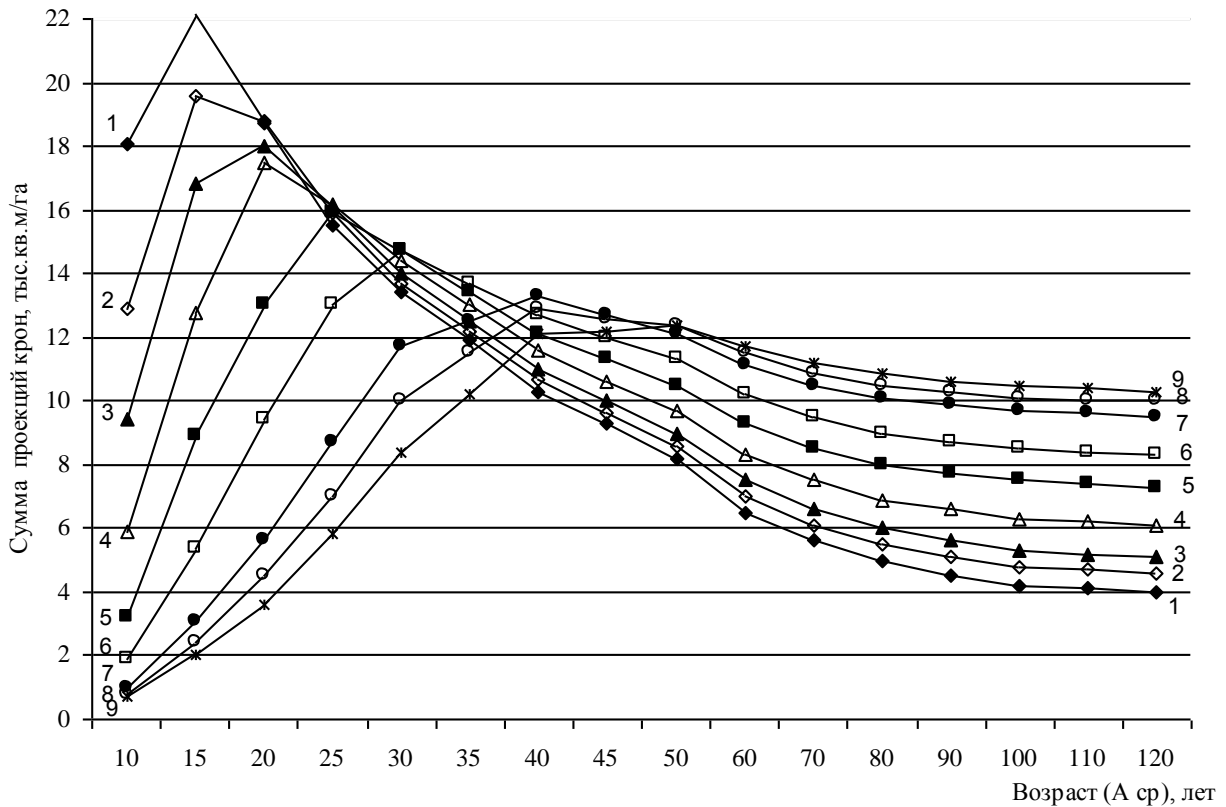


Рис. 3.12 – Сумма горизонтальных проекций крон ( $m^2/га$ ) при начальной густоте древостоев, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0.

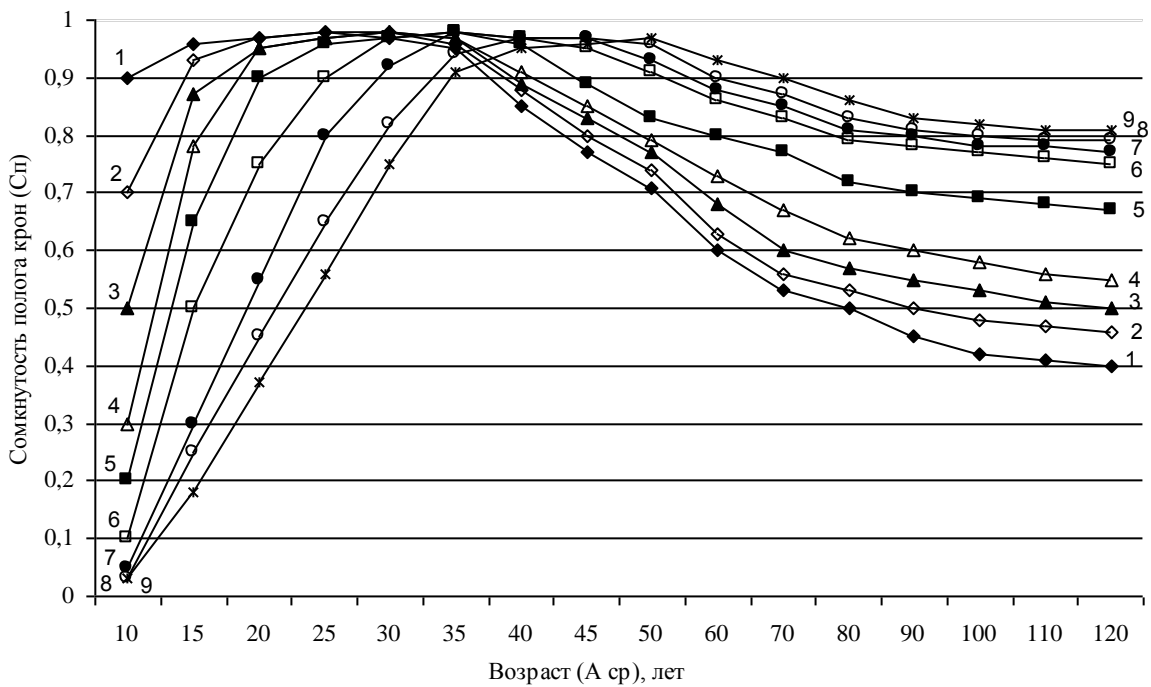


Рис. 3.13 – Сомкнутость полога при начальной густоте древостоев, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0.



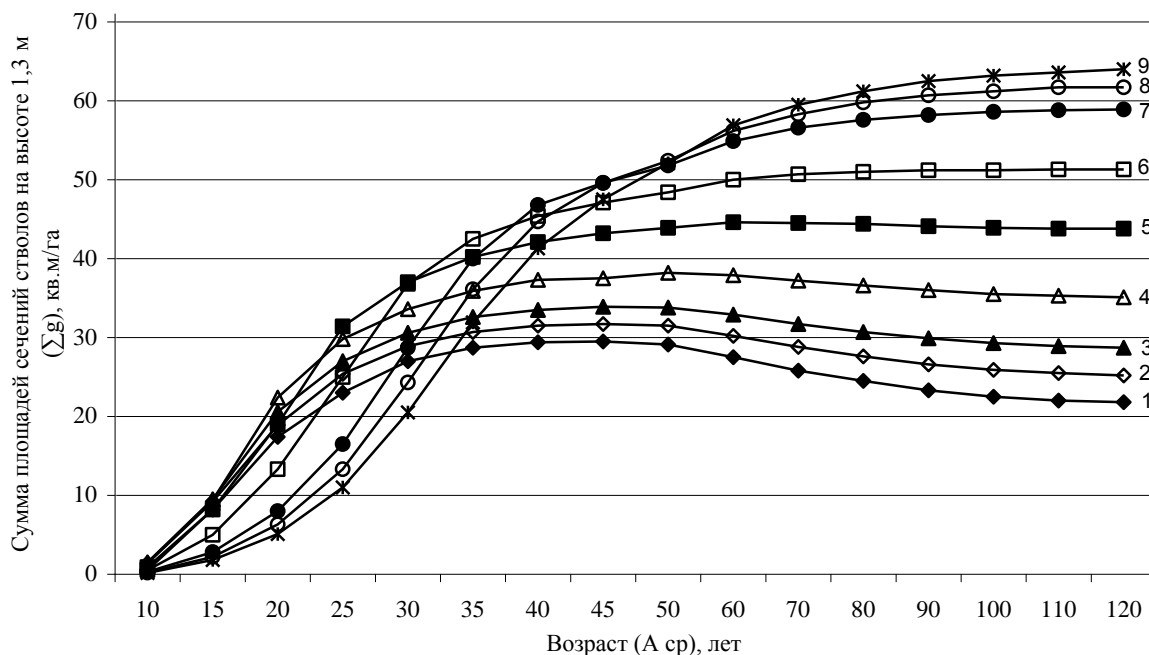


Рис. 3.14 – Площади сечений стволов при начальной густоте, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0.

Отметим и наличие второй биологической константы, которая наблюдается с 45 лет в самой редкой модели № 9 (рис. 3.15). В ней полог древостоя заполнился биологическим материалом до предела и, как сказали бы экологи, экологическая ниша максимально и полностью занята деревьями.

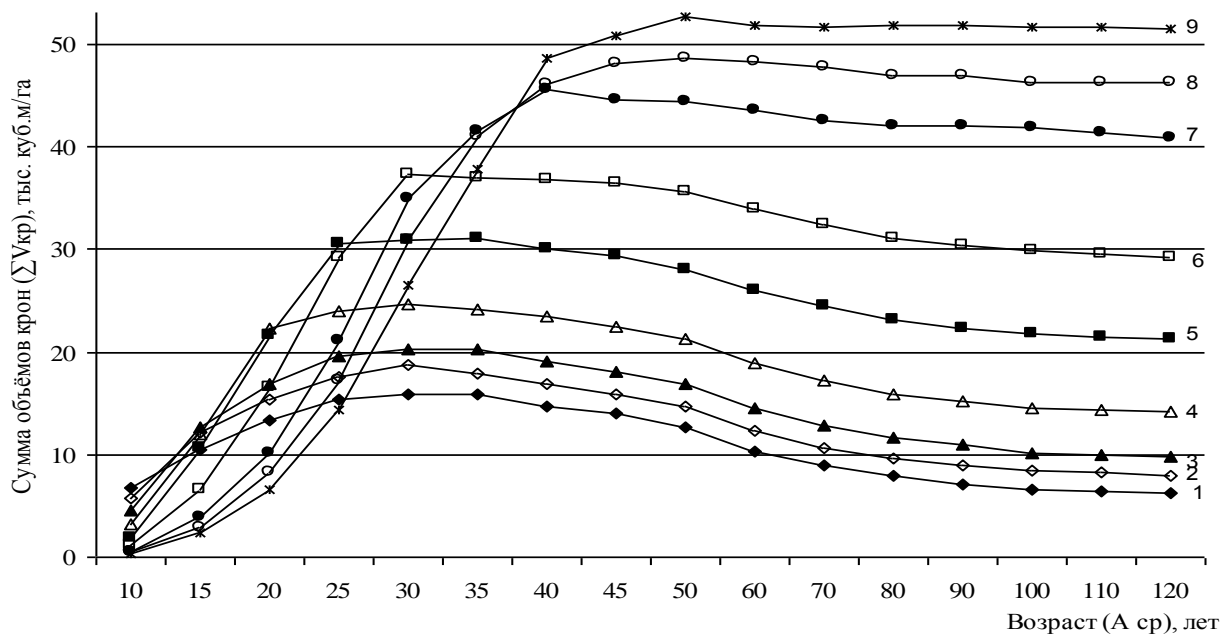


Рис. 3.15 – Объем крон деревьев при начальной густоте, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0.

### 3.9. Закон развития одноярусных древостоев Г.С. Разина

Вышеописанные закономерности можно интегрировать в один *общий закон развития одноярусных древостоев*: «в одинаковых условиях пределы развития древостоев определяет их начальная густота; при ее изменчивости примерно от 0.5–0.7 до 200 тыс. шт./га чем она больше, тем раньше древостой достигает своих пределов по показателям сомкнутости, полноте, запасу и долговечности по сравнению с древостоями с меньшей начальной густотой; чем она меньше, тем позднее древостой лидирует по указанным параметрам и дольше сохраняет свое лидерство по ним».

Данный закон подтверждается при плантационном выращивании лесов (Рябокоть, 1990; Плантационное..., 2007), но сами древостои недостаточно регулируют свою густоту. Поэтому только *опережающие* разреживания «переместят» их развитие на более производительные модели. Отметим, что знаменитая Линдуловская роща лиственницы вблизи Санкт-Петербурга была создана с начальной густотой всего лишь 540 растений на 1 га, и запасы древесины в ней в 260 лет достигли 1090 м<sup>3</sup>/га (Мерзленко, Бабич, 2011).

Высокие запасы древесины могут быть получены после ухода за лесом на старых пашнях, занимающих ныне громадные площади (рис. 3.16).



Рис. 3.16 – Лес на старой пашне с минимальной начальной густотой. Максимум сомкнутости и прироста наступят в нем после 45 лет.

### 3.10. Прогресс и регресс в развитии древостоя

В соответствии с законом Г.С. Разина в динамике ряда таксационных показателей четко выделяется фаза прогресса и регресса, в особенности в текущем приросте. Кульминацию развития насаждения обычно связывают с его максимумом. На графиках текущие приросты в моделях выглядят как пересекающиеся кривые, и каждая имеет свой максимум. Причем как в моделях естественных древостоев, так и в культурах они совпадают и наблюдаются в густых моделях в 25 лет, а в редких только в 30–40 лет (рис. 3.17, 3.18).

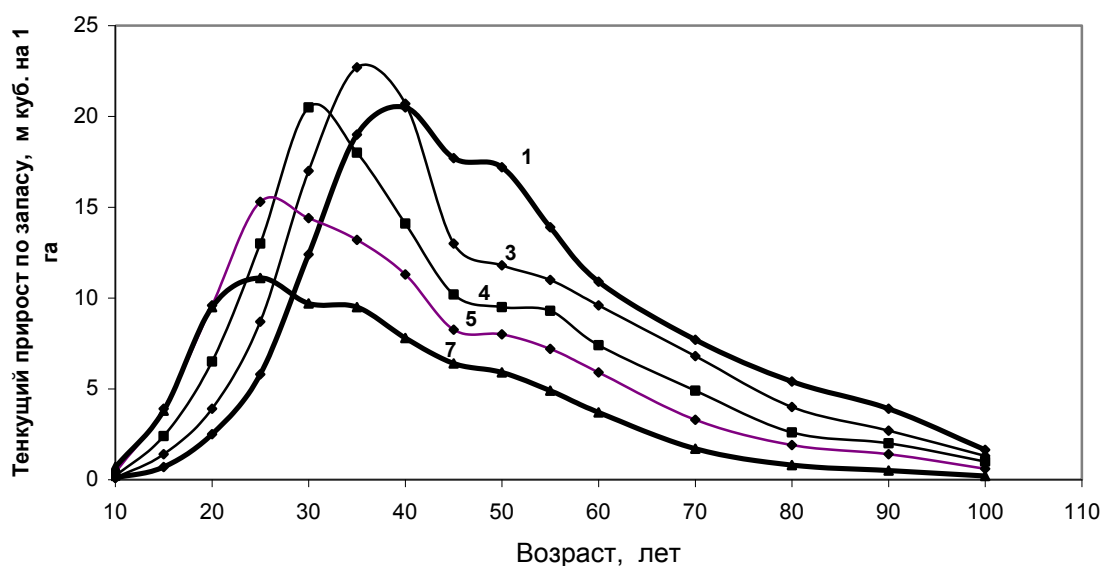


Рис. 3.17 – Текущий прирост по запасу в моделях еловых древостоев в типах условий местопроизрастания  $C_2-C_3$  с начальной плотностью: 1 – 1.0; 3 – 1.65; 4 – 2.9; 5 – 5.1; 7 – 14 тыс. шт./га.

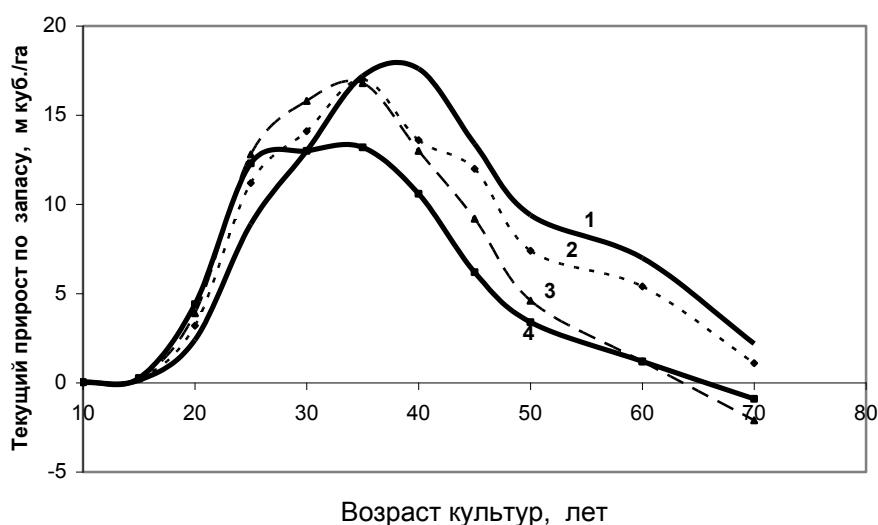


Рис. 3.18 – Текущий прирост по запасу в моделях культур ели в типах условий местопроизрастания  $B_3-C_3$  с начальной плотностью в 10 лет: 1 – 3.6; 2 – 4.8; 3 – 6.0; 4 – 8.5 тыс. шт./га.

Важно отметить, что максимум прироста возникает за 15 лет до возраста стабилизации сбего. И если древостой достиг максимума прироста, то «переместить» его развитие на более производительную линию какими-либо разреживаниями почти невозможно. Эта инерция прироста появляется из-за уже сформировавшегося ценотического статуса деревьев, а также вполне определенного генома ценоза – преобладания правых или левых форм (Голиков, 2014), о которых мы расскажем далее специально.

Кроме того, каждая модель имеет свои частоты деревьев по классам Крафта, и они отражает адаптацию ценоза именно для нее. Эта адаптация, скорее всего, вполне завершается на пике прироста. В самом деле, деревья имеют инерцию в своем развитии, и если их ранги определены, то надежда «изменить» их, а тем более «переместить» их развитие на более производительную линию во время кульминации прироста вмешательством разреживаниями почти наверняка невозможно, так как меняется всего лишь одно условие в развитии дерева – увеличивается лишь площадь его питания. Пик прироста наиболее критичен, так как деревья стремятся сохранить свою численность и адаптируются к перегущению формированием малообъемных крон с потерей части фотосинтезирующего аппарата. Теряют его деревья всех рангов, сокращая кроны. Поэтому «фаза чащи» уже неэффективна для изменения прироста.

По-видимому, именно в этот период С.Н. Сенновым (1984) и были проведены рубки ухода на большом количестве опытных участков, в результате наблюдения за которыми в течение 60 лет было получено парадоксальное заключение о «невозможности повышения производительности средневозрастных древостоев регулированием их густоты» (Сеннов, 1999, 2005). Заключение это совершенно не согласуется с современными результатами плантационного выращивания леса, где регулирование густоты начинается в 9–13 лет, и ее снижение значимо увеличивает прирост культур (Плантационное..., 2007; Большакова, 2007).

Отсюда следует важнейшее практическое правило, своего рода модель поведения хозяйствующего субъекта-человека: рубки ухода в молодняках должны быть завершены за 15–20 лет до кульминации текущего прироста. Для ельников это возраст 25 лет в густых моделях (начальная густота от 5 тыс. шт./га), и 30–35 лет – в редких (начальная густота менее 3 тыс. шт./га).

Ниже показаны линии динамики полноты в моделях выращивания культур ели с разным режимом рубок ухода: без рубок, с рубкой в 40 лет и с тремя рубками в 25, 35 и 45 лет (рис. 3.20).

Из этих линий следует, что при начальной густоте 3.6 тыс. шт./га они мало влияют на линию развития полноты далее. Однако если их начинать в 25 лет и проводить регулярно, то максимум полноты будет достигнут и сохранится до 100 лет. В этом возрасте будет накапливаться и самая крупномерная древесина.

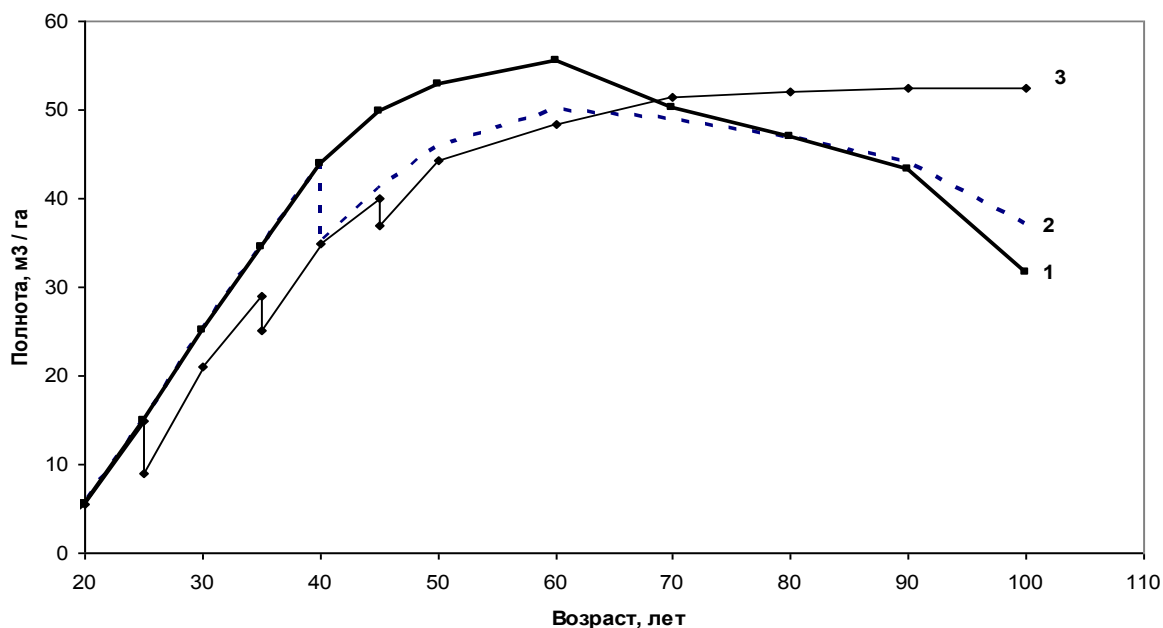


Рис. 3.20 – Динамика полноты в моделях выращивания культур ели в типах условий В<sub>3</sub>–С<sub>3</sub> с начальной густотой в 10 лет 3.6 тыс. шт./га: **1** – без рубок ухода; **2** – рубки со снижением густоты в 40 лет; **3** – рубки со снижением густоты в 25, 35 и 45 лет.

### 3.11. Формула оптимальной густоты Г. С. Разина\*

Освоить эту формулу полезно магистрантам для моделирования развития древостоев. Идея оптимизации густоты основана на поиске ее величин, обеспечивающих максимальный прирост. Однако этот метод оказался сложен, и получили распространение более простые формулы с использованием средней и верхней высоты, диаметра древостоя, а в молодняках – параметров крон хорошо развитых деревьев (Нагимов, 2000). Было желательно их как-то объединить, и это удалось в специальной формуле Г.С. Разину.

Формула Г.С. Разина (Разин, 1989) составлена после анализа 19 моделей развития естественных и искусственных ельников в типичных условиях С<sub>2</sub>–С<sub>3</sub>, но применима и для других пород – сосны, лиственницы, березы, липы. Наиболее точно формула работает в диапазоне начальной густоты от 3 до 20 тыс. шт./га. В формуле использованы три показателя: верхняя высота, средний диаметр и средняя высота в виде их отношения (сбега ствола). Причем сбега ствола использован в формуле *дважды*. По ней определяется оптимальная густота, обеспечивающая прогресс ценоза на 10–20 лет при допущении, что увеличение площади питания у деревьев увеличивает их прирост. На формулу получено авторское свидетельство на изобретение (Разин Г.С. Способ формирования одноярусных древостоев. а. с. SU 1464970 А1.15.03.1989. Бюлл. Госкомизобретений СССР. 1989. № 10):

$$N_{opt} = \frac{10000}{H_{\text{сосн}} \times (0,396 - 0,377 \times K + 0,569 \times K^2)},$$

Где  $N_{opt}$  – оптимальная густота, шт./га;

$K$  – упрощенный сбега ствола, равный  $K = D_{\text{ср}} / H_{\text{ср}}$ , см/м;

$H_{\text{сосн}}$  – средняя высота господствующих деревьев, м (1–2 классы Крафта или примерно 107–110% от средней высоты).

По  $N_{opt}$  можно определить, сколько «лишних» деревьев в древостое, вычитая из фактического числа живых растений их число по формуле. Проверка формулы показала ее более высокую точность в сравнении с расчетами со снижением полноты до 0.65–0.7. Формула особенно понравилась студентам, которые при наличии ведомости перечета,  $D_{\text{ср}}$  и  $H_{\text{ср}}$  уже через 15 минут получали число удаляемых стволов, выборку по запасу и отпускной диаметр для рубок ухода. Формула универсальна, но применима *только в фазе прогресса*, что в условиях высших классов бонитета у ели происходит до 40 лет; после этого допустима лишь уборка отмирающих деревьев.

Насколько формула будет адекватна для сосняков – сказать трудно, так как сосна светолюбива, и крона у нее формируется иначе, чем у ели. Это справедливо и для других пород, и *точную* оптимальную густоту для них еще только предстоит установить.

В целом формула реализует тезис о том, что с увеличением площади питания дерева его размеры *должны возрасти*. Однако с проверкой этого, казалось бы, логически безупречного положения дело обстоит совсем не безупречно. Казалось бы, деревья должны нас «слушаться» и увеличивать

прирост при удалении соседей-конкурентов. Этот тезис казался настолько очевидным, что его даже и не пытались проверять. Исключением были работы С.Н. Сеннова (1984, 2005), где была обнаружена слабая реакция деревьев (а точнее, ее отсутствие) на удаление конкурентов-соседей в возрасте 40 лет и старше. Возраст этот при густоте 2–3 тыс. шт./га совпадал с пиком прироста, когда наступал регресс. Поэтому попытки разреживать древостой с целью увеличения его прироста привели к простому изъятию живых деревьев без достижения заявленной цели спустя 60 лет (Сеннов, 1984, 1999).

Как альтернатива, появилось «плантационное лесоводство», где разреживания в раннем возрасте имеют несомненное влияние на увеличение прироста, особенно крупных и целевых сортиментов. Практика лесоводства, однако, не приемлет эти новые модели выращивания, цепляясь за старые идеологемы. Однако и у практиков прореживания с волоками в 5–7 м давно вызывают недоумение – какова их *биологическая* цель? И зачем их проектируют в городских лесах, лесах ООПТ и генетических резерватах, если классическая цель проходных рубок состоит «в подготовке древостоя к главной рубке путем усиления их прироста». Зачем их готовить к рубке, если рубки не будет? Получается, что теоретических обоснований у таких рубок нет, и они фактически разрушают наши леса. Их, как «священную корову лесоводства», даже и не пытались обосновать в Правилах ухода за лесом в 80-е годы, когда появились тяжелые трактора и площадь технологических коридоров увеличили до 15% от площади лесосеки. С этого времени в древостоях вполне «законно» стали вырубать, без всяких биологических оснований, каждое шестое-седьмое дерево для прокладки системы волоков, причем только для того, чтобы в пасеках убрать 10% «ослабленных, больных и фаутных» деревьев.

Таким образом, рассматривая рубки ухода в плане оптимизации густоты приходим к выводу, что они применимы только *в период прогресса* в развитии древостоя, который в условиях высших бонитетов, например у ели, приходится на возраст до 40 лет; после этого допустима уборка лишь отмирающих деревьев. Поэтому активные рубки ухода в средневозрастных насаждениях не имеют теоретических оснований. Более того, прореживания в 50-60 лет с генетических позиций бесповоротно опаздывают, и об этом пойдет речь в следующем разделе о правых и левых формах деревьев.

### 3.12. Правые и левые формы деревьев, эдафотипы

Популяции у хвойных видов представляют собой систему с внутренней подразделенностью на левые и правые популяции-изомеры. Они имеют доказанные генетические отличия по гетерозиготности и противоположную адаптацию: левые формы предпочитают прямой свет и слабую конкуренцию, а правые – рассеянный и толерантны к конкуренции. Кроме того, левые формы достоверно лучше растут в сухих условиях, а правые – во влажных (Голиков, 2011, 2013). Ниже показаны побеги сосны с разной закруткой мест крепления хвои, так называемым *филлотаксисом* – левая и правая формы (рис. 3. 21).

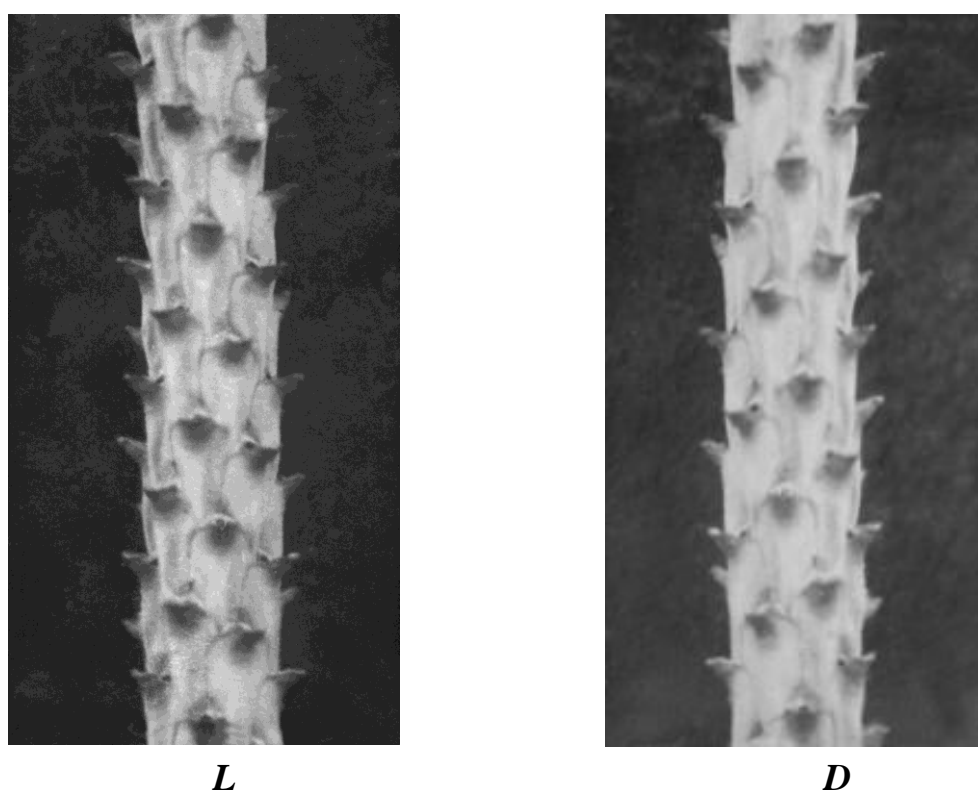


Рис. 3. 21 – Диссимметрия побегов сосны: левая (*L*) и правая (*D*) формы (по Голикову, 2014)

В оптимальных условиях рост и частота этих форм одинаковы, но если древостой становится густым, то начинают доминировать правые, а если он более редкий - левые формы. Особенно важно здесь то, что они начинают доминировать почти всегда, когда густота соответствует их предпочтениям, причем даже в несвойственных для них условиях по влажности почвы. Т.е. в редких культурах и во влажных условиях вполне могут расти лучше левые



формы, хотя это и не их условия по влажности. В то же время в густых посадках и в сухих условиях вполне могут доминировать правые формы деревьев, которые совсем не любят сухости, но хорошо переносят высокую густоту. Это явление раскрывает механизм гомеостаза популяции, и конкуренция влияет на него сильнее, чем влажность или сухость почвы.

Следует особо отметить, что встречаемость правых и левых форм в исследованиях популяций хвойных пород, начиная от сеянцев и кончая плюсовыми насаждениями, ни разу не снижается до нуля и колеблется строго в пределах соотношения 0.38:0.62 (Голиков, 2014). Это близко к «золотому сечению», в котором проявляют себя универсальные законы Вселенной (Чернов, 2013). Получается, что частота правых и левых форм, постоянно меняясь, выступает как механизм гомеостаза популяций, и этот механизм подчинен универсальным законам Вселенной.

Например, в Псковской обл. А.М. Голиковым были исследованы 28-летние культуры в эдатопе  $C_2$  (ель) и  $C_3$  (сосна), с густотой посадки 1.0 (редкие) и 4.0 тыс. шт. /га (густые культуры) плантационного типа. В густых посадках правые формы превосходили левые по объему ствола на 33%. В редких посадках, наоборот, левые формы превышали правые по объему ствола на 10–23%. Нужно заметить, что условия  $C_2$  и  $C_3$  для левых форм подходят мало, но они почему-то в редких посадках все равно развивались лучше правых. Из этого следует важный вывод: в плантационных культурах с малой густотой левые формы будут продуктивнее правых даже во влажных условиях, для них не свойственных. И это в явном виде стратегия гомеостаза популяции: если появляется обилие света, то левые формы выходят в лидеры даже в нетипичных для них влажных условиях, а правые лучше растут в более густых культурах (Голиков, Бурый, 2008; Голиков, Жигунов, 2012).

На этих же участках культур для анализа хода роста ели было изучено 185 моделей (Голиков, Рогозин, 2013). По росту у этих форм выделили 4 типа развития: быстрое ( $L+$ ,  $D+$ ); медленное ( $L-$ ,  $D-$ ); ускоренное ( $L -+$ ,  $D -+$ ) и замедленное ( $L+-$ ,  $D+-$ ). Оказалось, что в редких культурах большую часть запасов древесины (59.5%) накапливают левые формы, а в густых – правые (65.2%). Примечательно явное доминирование запасов у стабильно быстрорастущих левых ( $L+$ ) и правых ( $D+$ ) форм, формирующих особенно крупные стволы; именно они являются центрами накопления запаса, и именно на них должны быть направлены усилия лесоводов и селекционеров (рис. 3.22).

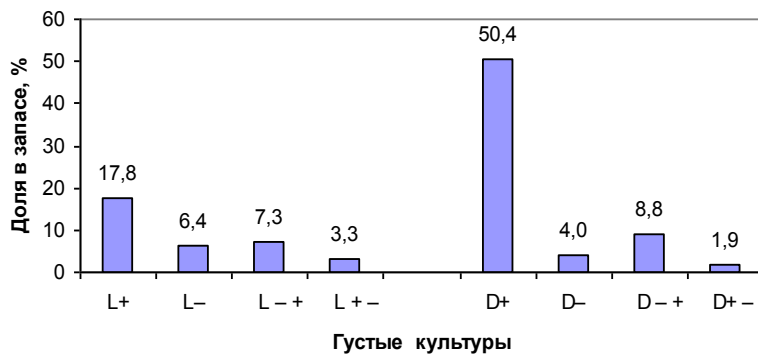
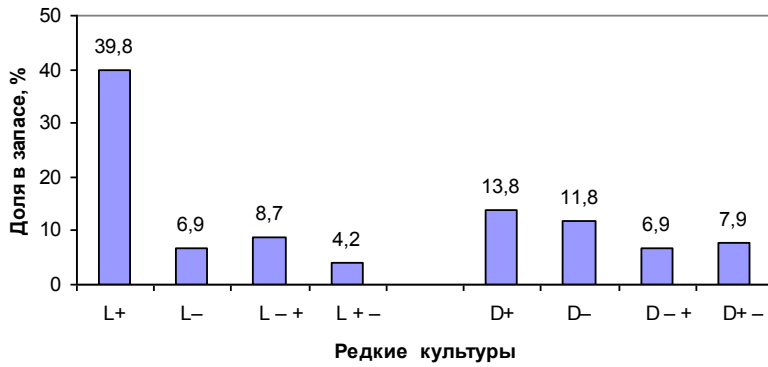


Рис. 3.22 – Доли в запасах древесины у правых и левых форм с разным типом их развития в редких и в густых культурах

Была также изучена генетическая структура культур сосны в брусничном и черничном типах леса, заложенных по схеме  $0.6 \times 1.5$  м и выращенных без рубок ухода. При исследовании в 65 лет в черничнике сохранность деревьев оказалась 870, в брусничнике – 550 экз. на 1 га. Популяции имели одинаковый уровень наблюдаемой гетерозиготности ( $H^0$ ), но анализ *изопопуляций* обнаружил, что в черничнике между  $H^0$  у правых форм и их ростом связь достоверно отрицательная ( $r = -0.28$  и  $r = -0.32$ ), а у левых положительная ( $r = 0.31$  и  $r = 0.34$ ). В брусничнике связи были обратными. Далее оказалось, что лидирующие по росту правые формы, т.е. будущие плюсовые деревья, в желательных для них условиях черничника имели низкую гетерозиготность ( $H^0 = 0.172 \pm 0.016$ ), а в менее комфортном брусничнике более высокую ( $H^0 = 0.230 \pm 0.011$ ). Подобная закономерность обнаружена и для левых форм (Голиков, 2014).

Обнаруженные генетические различия крайне важны, и они объясняют универсальный характер реакций генома популяций культур на изменение ценологических условий. Отметим еще раз, что различия в увлажнении этих эдактопов, между которыми как раз и проходит линия разделения предпочтений для правых и левых форм, не помешала правым формам преобладать в несвойственных им сухих условиях брусничника. Видимо, для ценоза их толерантность к конкуренции оказалась намного важнее, чем снижение их роста в этих, более сухих, условиях.

Показательно в этой связи изучение более тысячи выделов с насаждениями сосны в Среднем Поволжье (Романов, Нуреева, Еремин. 2013), которое показало, что в условиях  $A_2$ ,  $B_2$ ,  $C_2$  нормированные запасы в культурах сосны были выше на 12–17%, с фактическими различиями на 8–49%. Однако в сухих условиях  $A_1$  различия исчезали, а нормированный запас культур оказывался *ниже на 4.5%*. Данный факт совершенно непонятен с точки зрения традиционного лесоводства, но объясним с позиций изменения частот левых и правых форм деревьев, и эти позиции следующие.

Правые и левые формы адаптивно неравноценны, и поэтому на сухих почвах чаще встречаются и лучше растут левые, а на влажных почвах правые формы. Но высокая густота культур благоприятствует только правым формам. Поэтому они превосходят левые по встречаемости, хотя условия сухости для них не благоприятны, и они сильно теряют в продуктивности, в особенности на сухих почвах в лишайниковых типах леса.

Эти знания, вместе со знаниями о законах развития древостоев позволяют объединить их в теорию выращивания сосны на сухих почвах со следующими положениями (Рогозин, Голиков, Разин, 2014).

1. При использовании семян, заготовленных в сухих типах леса, в их потомстве мы получаем больше левых форм (на 10–24%). К 8–10 годам в культурах именно из них формируются деревья-лидеры. В это время кроны смыкаются, что вызывает депрессию их роста и выход в лидеры уже правых форм, толерантных к конкуренции. Если ценоз в этом возрасте разредить и держать деревья в условиях более свободного стояния, то левые формы сохранят своих лидеров и ход роста культур будет самым продуктивным.

2. Если разреживания культур в сухих условиях сделать позже, например, в 20–40 лет, ожидая смыкания кроны и «дифференциации» деревьев, как это принято в лесоводстве, то это приведет к доминированию уже правых форм, лидирующих по росту в условиях высокой плотности, но растущих в сухих условиях хуже левых. Левые формы после этого останутся в меньшинстве и древостой понизит продуктивность.

3. При использовании семян, заготовленных в свежих типах леса, можно рассчитывать на получение в потомстве примерно равного соотношения правых и левых форм. Но если древостой будут выбраны густыми, то доля нежелательных для сухих условий правых форм увеличится.

4. В лесной селекции и семеноводстве необходимо ввести следующее простое правило: семена заготавливают точно в таких же почвенных и ценологических условиях, в каких планируется выращивание лесных культур.

5. В селекции для плантационного выращивания можно рекомендовать отбор плюсовых деревьев в насаждениях, близких по возрасту (50 лет) и по густоте (500–700 шт. /га) к плантационным культурам, с полным совпадением почвенных условий (типа условий местопроизрастания, типа леса).

Таким образом, при исследовании потомства разных эдафотипов, а также плюс-деревьев из разных типов леса, обязательным условием является учет густоты материнского ценоза. При его высокой густоте вполне вероятно получение заурядного потомства. Если же материнский ценоз формировался как разреженное сообщество, то это будет совпадать с условиями выращивания потомства, и его рост будет более быстрым. Положительный эффект будет обусловлен преобладанием в материнской популяции левых форм, для которых плантационные культуры отвечают условиям их наилучшего развития. В оптимальных по увлажнению условиях селекция будет направлена уже на равное соотношение правых и левых форм, а при переувлажнении – на преобладание правых форм (Голиков, 2014; Рогозин, Голиков, Разин, 2014).

### **3.13. Новая парадигма в лесоводстве**

Развитие науки происходит по своим законам и в ней всегда существует парадигма (от греч. *paradeigma* пример, образец) – совокупность научных достижений, признаваемых всем научным сообществом в тот или иной период времени и служащих основой и образцом новых научных исследований. Это общепринятый взгляд, который определяет теории, подходы и методы решения научных и практических задач. Уже достаточно давно в недрах классического лесоводства существуют отличные от него плантационное (Романов, Мухортов и др., 2007), хроно-лесоводство (Битков, 2009) и даже нетрадиционное лесоводство (Марченко, 1998). Т.е. вполне в духе Т. Куна (Кун, 2009) в лесной науке начался кризис и появились альтернативные теории и противоборствующие научные школы.

Зарождение новой парадигмы можно отнести, вероятно, в 1970-е годы, когда в моделировании роста древостоев в качестве нового фактора начали использовать их густоту. При старом подходе учитывали в основном условия местопроизрастания и типы леса, причем их идентичность проверяли по модельным деревьям, а их рост соотносили со шкалой бонитетов и именно по ним составлялось множество моделей (таблиц хода роста). Они сыграли выдающуюся роль в выяснении характеристик максимально продуктивных древостоев в разных регионах нашей страны. Однако они не давали ответа на вопрос, из каких *начальных* состояний они формируются, и драма их развития

оставалась не изученной. В 1970-е и в 2010-е годы на эту тему развернулась дискуссия, и ряд вопросов не решен до сих пор (Рогозин, Разин, 2015).

Новая парадигма лесоводства основывается на двух новых законах: закона роста деревьев в молодняках Е.Л. Маслакова и закона развития одноярусных древостоев Г.С. Разина, которые проявляют себя в законах экологии и которые были рассмотрены выше. Вытекающие из этих законов следствия и рекомендации позволяют сформулировать положения новой парадигмы в их сравнении со старой (табл. 3.4).

Табл. 3.4 – Основные утверждения парадигмы лесоводства по развитию одноярусных простых древостоев в одинаковых и оптимальных условиях

№	Старая парадигма	Новая парадигма
1.	Естественное изреживание происходит своевременно и закономерно	Естественное изреживание запаздывает и древостой теряет производительность
2.	Высота древостоев мало зависит от их густоты. Ход роста (развитие) древостоя зависит от класса бонитета и лесорастительных условий	Высота древостоев зависит не только от условий, но и от начальной густоты. Изначально менее густые насаждения с возрастом становятся более высокими
3.	Класс бонитета у древостоя постоянен и с возрастом меняется незначительно	Класс бонитета с возрастом меняется у большинства древостоев
4.	Дифференциация деревьев в древостое проявляется в полной мере в возрасте 30–40 лет	Деревья-лидеры проявляют себя уже в возрасте 8–10 лет
5.	В структуре древостоя имеет место случайное и групповое расположение деревьев; с возрастом оно стремится к равномерному	Структура древостоя включает в себя биогруппы и в них растет 28–57 % деревьев. Биогруппы являются атрибутом древостоя
6.	В биогруппах растения мешают друг другу и поэтому они подлежат разреживанию	Деревья-лидеры и биогруппы растут на активных зонах и являются центрами, где накапливается запас древостоя. Их оставляют при разреживаниях
7.	Уход за густотой следует начинать в жердняках, в возрасте 21–40 лет	Уход за густотой следует начинать до смыкания крон и заканчивать до наступления максимума полноты
8.	Максимум массы хвои наблюдается в среднем и старшем возрасте при оптимальной густоте	Есть константы для массы хвои и объема крон. В ельниках при их развитии от начальной густоты 1.0–1.65 тыс. шт./га константы достигаются в возрасте 45 лет

№	Старая парадигма	Новая парадигма
9.	Максимум текущего прироста древесины в ельниках в таежной зоне приходится в среднем на возраст 40–45 лет	Максимум текущего прироста в ельниках наблюдается при их развитии от минимальной густоты, и приходится на 40 лет, а в изначально густых – на 25 лет.
10.	Тип <i>хода роста</i> древостоя определяет класс бонитета, географическое и ландшафтное положение, тип леса	Тип <i>развития</i> древостоя определяет его начальная густота, а при ее регуляции развитие зависит от возраста достижения предела сомкнутости крон и полога
11.	В развитии древостоя выделяют молодняки, средневозрастные, приспевающие, спелые и перестойные насаждения	Развитие древостоя делят на фазы прогресса и регресса, т.е на периоды до и после максимума прироста. Сбег ствола в фазе регресса является константой
12.	Регуляцию густоты проводят вплоть до приспевающего возраста	Регуляцию густоты проводят только в фазе прогресса в развитии древостоя
13.	Регрессом считается распад и усыхание древостоя, а также возраст, когда объем отпада становится больше текущего прироста	Регресс начинается уже в среднем возрасте и длится десятилетия; в нем проводят пассивные рубки отставших в росте деревьев
14.	Адаптивная неравнозначность левых и правых форм деревьев известна с 1980 г. Использование этих форм в теории и практике лесоводства пока не находит применения	Левые формы предпочитают сухие условия и плохо переносят конкуренцию; правые любят влажность почвы и толерантны к конкуренции, при этом густота ценоза влияет на их численность намного сильнее, и при максимуме полноты правые формы начинают преобладать даже на несвойственных для них сухих почвах, что снижает их продуктивность.

Таким образом, новая парадигма меняет методику моделирования хода роста насаждений и принципы рубок ухода в лесоводстве: предлагается активный принцип рубок для фазы прогресса (в молодняках) и пассивный – для фазы регресса в средневозрастных и приспевающих насаждениях.

Далее возникает и новая парадигма для лесной селекции, которую мы рассмотрим в конце книги.

#### *Контрольные вопросы:*

1. Появление и развитие леса, пять классов Крафта, ранговый закон роста деревьев Е.Л. Маслакова.

2. Развитие сосны в условиях конкуренции, в культурах с густым и с редким размещением в рядах; корреляции объемов деревьев в возрасте 29–40 лет с их ростом в ранние годы и зависимость уровня корреляций от густоты культур.

3. Вероятность формирования желательного события – крупных стволов сосны из тонких и толстых стволиков в 4 года в густых и в редких культурах. В каких культурах и почему происходит ослабление действия закона Е.Л. Маслакова.

4. Развитие ели в культурах плантационного типа Ф.А. Теплоухова. Вероятности формирования желательных для нас крупных деревьев в 70-78 лет из тонких и толстых стволиков в раннем возрасте, в период от 7 до 20 лет.

5. Полнота древостоя, нахождение ее стандартов и расчет относительной полноты.

6. Таблицы хода роста, их статичность и квази-динамика, кризис лесоводства и причины неадекватного моделирования динамики древостоев.

7. Классы бонитета, их неустойчивость и анализ роста насаждений в лесной опытной даче Тимирязевской СХА.

8. Рост культур М.К. Турского. Три типа их роста на графике, опознание момента максимума полноты по напочвенному покрову.

9. Поиск константных показателей в развитии древостоев – сбег ствола и как он «записывает на себя» историю густоты древостоя, привести график.

10. Морфогенез древостоев ели с разной начальной густотой – показать на графике примерное изменение суммы горизонтальных проекций крон в возрасте от 10 до 120 лет при разной начальной густоте: 62 тыс., 5.1 тыс. и 1.0 тыс. шт./га.

11. Морфогенез древостоев ели с разной начальной густотой – показать на графике примерное изменение сомкнутости полога и объема крон в возрасте от 10 до 120 лет при разной начальной густоте: 62 тыс., 5.1 тыс. и 1.0 тыс. шт./га.

12. Закон развития одноярусных древостоев Г.С. Разина (определение закона). Плантационное выращивание, Линдуловская роща лиственницы и ее начальная густота, леса на старых пашнях и управление их развитием.

13. Прогресс и регресс в развитии древостоя – показать на двух графиках примерную динамику текущего прироста от 10 до 100 лет в естественных ельниках и в культурах и указать на их отличия.

14. Пик прироста и его критичность для развития насаждения. Можно ли изменить и «переместить» линию развития ельников – привести примерные линии динамики полноты от 20 до 100 лет при выращивании ели без рубок ухода; с рубкой ухода со снижением густоты в 40 лет и с рубкой со снижением густоты в 25, 35 и 45 лет.

15. Формула оптимальной густоты Г. С. Разина – как рассчитывают входящие в нее показатели:  $N_{opt}$  – оптимальная густота, шт./га;  $K$  – упрощенный сбег ствола, равный  $K = D_{ср} / H_{ср}$ , см/м;  $H_{госн}$  – средняя высота господствующих деревьев, м. В каком возрасте и в какой фазе развития ее применение эффективно. Почему практика лесоводства не приемлет новые модели выращивания леса.

16. Правые и левые формы деревьев – их эдафические и световые предпочтения, примерное соотношение численности и запасов этих форм в редких и густых культурах.

17. Развитие правых и левых форм сосны в Поволжье в густых культурах. Теория выращивания на сухих почвах, описать ее основные моменты из 5 положений.

18. Новая парадигма лесоведения и лесоводства – привести из 14 несколько (5-6) положений старой и новой парадигмы и рассказать, чем они отличаются.

### 4.1. Коэффициент наследуемости при семенном размножении

Коэффициент наследуемости определяет стратегию выведения сорта и от его значений зависит, использовать «плюсовую» систему селекции, либо отказаться от нее и взять другие направления. Наследуемость какого-либо признака у лесных пород меняется в зависимости от года сбора семян, условий культивации и возраста потомств (Роне и др., 1980; Исаков, 1999; Matheson et al., 1994). С возрастом она может возрастать (Ефимов, 1997) или, напротив, понижаться до нулевых значений (Рогозин, 2013-б). Для ее точной оценки составляют специальные экспериментальные планы (Пирс, 1969) и, например, наследуемость 0.15 не должна рассматриваться как слишком отличная от 0.20.

Важным, но часто игнорируемым аспектом ее оценок является их применимость только к отдельным популяциям; при изменении условий и по мере взросления генетический контроль становится другим и ее оценки должны рассматриваться на вероятностном уровне (Zobel, Talbert, 1984). Колебания наследуемости особенно сильны при малых выборках (Тьюки, 1981; Ефимов, 1997). Степень изменений дискутируется, но их наличие мало кем оспаривается (Царев и др., 2010).

Здесь важно понимание того, что наследуемость роста у древесных растений процесс сложный, а изучают его (точнее, просто регистрируют) простыми способами, коррелируя, например, размеры матерей и рост их потомств. При этом почему-то иногда считают, что если эта корреляция регистрирует результат передачи наследственной информации, то она нуждается в неких иных (не статистических) интерпретациях. В этой связи наиболее известны *коэффициенты путей Райта*, в соответствии с которыми мать теоретически передает через эту корреляцию только 50% наследственной информации. Следствием такого теоретического допущения стало следующее. Так как хвойные деревья являются однодомными, то если некоторая их группа, например 50 клонов, будет размножена на лесосеменной плантации, то эти деревья уже как отцы передадут потомству на этой же плантации оставшиеся 50% наследственной информации.



По этим теоретическим соображениям и допущениям корреляцию мать-потомство удваивают и получают *коэффициент наследуемости в узком смысле*:  $h^2 = 2r$ . Известен также *коэффициент наследуемости в широком смысле* ( $H^2$ ), для получения которого необходимы очень затратные опыты с контролируемым опылением, и в лесной селекции их используют редко.

Однако вернемся к мысли о том, что наследуемость роста процесс сложный, а изучают его как обычную корреляцию, которую интерпретируют в виде точечного графика (поля корреляции), где по горизонтальной оси откладывают рост матери по диаметру или высоте, а по вертикальной – рост ее потомства. И результат передачи наследственной информации здесь представлен только одной цифрой, а именно, коэффициентом корреляции (иногда используют коэффициент регрессии). Именно этот результат и изучает лесная селекция, а генетику интересует внутренний механизм этой передачи.

Для успеха «плюсовой» селекции важно получить хотя бы минимальную корреляцию, например,  $r = 0.20$ , тогда ее удвоение дает наследуемость  $h^2 = 2r = 2 \times 0.20 = 0.40$  и родители «передадут» потомкам на вегетативной ЛСП 40% своего превышения над средним показателем продуктивности. Например, если у группы плюс-деревьев превышение по высоте в среднем составляет 15%, то увеличение высоты культур, созданных из улучшенных семян ЛСП, составит  $15 \times 0.40 = 6.0\%$ .

Однако иной информации, кроме статистической, поле корреляции не несет. Другое дело, как мы интерпретируем корреляцию мать-семья в биологическом смысле, в особенности, когда ее значения малы или даже отрицательны. Для оценки достоверности корреляции используют стандартные статистические процедуры, и поэтому ее удвоение при расчетах наследуемости  $h^2 = 2r$  точно также удваивает и ее статистическую ошибку. Поэтому важно изучать наследуемость на больших выборках и рассматривать ее на вероятностном уровне. Так, при корреляции мать-семья  $r = 0.10$  для доказательства ее достоверности даже на пониженном уровне при критерии Стьюдента  $t_{0,90} = 1.66$  необходима выборка из 270 пар данных, а при корреляции  $r = 0.15$  нужно будет 120 пар данных. Для обычного уровня достоверности в 95% эти выборки увеличатся, соответственно, до 380 и 164 пар.

Вырастить такое число семей проблематично, но можно, и далее мы увидим, какие интереснейшие выводы могут получиться при анализе таких обширных полей корреляции.

Вполне понятно, что если корреляции получают на малых выборках и они недостоверны, то и наследуемость недостоверна. Признать это нелегко, так как полевые опыты стоят немалых трудов, поэтому о доверительном интервале и статистических ошибках коэффициента наследуемости просто умалчивали. Была и определенная идеология о наследуемости у лесных пород, которая мешала селекционерам признать факт ее отсутствия при недостоверных корреляциях, который у математиков сомнений не вызывает.

Эту проблему оказалось возможным прояснить изучением корреляций мать-семья в разном возрасте и в разных условиях, к чему мы и приступим. Знакомство с нижеследующими экспериментальными фактами и выводами из них поможет читателю сформулировать собственное представление о механизмах наследуемости вначале у сосны, а затем и у ели.

#### **4.2. Наследуемость у сосны в разном возрасте**

В исследованиях потомства сосны постоянных семенных участков (ПЛСУ) тип связи между высотой матери и ее потомством оставался неясен даже на выборках из 120 пар данных, а близкие к нулю корреляции не давали возможности выяснить ее тренд. Ниже мы приводим некоторые данные, которые помогут читателю получить общее представление о коллизиях наследуемости у сосны.

Первые массовые исследования для 387 материнских деревьев сосны в 3- и 4-летнем возрасте их потомства показали, что корреляции высот мать-семья составили: для Пермского ПЛСУ  $r_1 = 0.12 \pm 0.07$  и для Левшинского участка  $r_2 = 0.16 \pm 0.076$ . Коэффициенты регрессии были равны  $b_1 = 0.14 \pm 0.07$  и  $b_2 = 0.105 \pm 0.06$ . Усреднение значений  $b$  и  $r$  дает оценки наследуемости в узком смысле  $h^2 = 0.26 \pm 0.14$ .

В опытах с испытаниями потомства двух других ПЛСУ были получены уже другие значения  $r$ , включая и отрицательные. Рассмотрим вначале

корреляции мать-семья в потомствах Очерского ПЛСУ от двух урожаев, в тест-культурах на супеси, суглинке и песчаных почвах (рис.4.1).

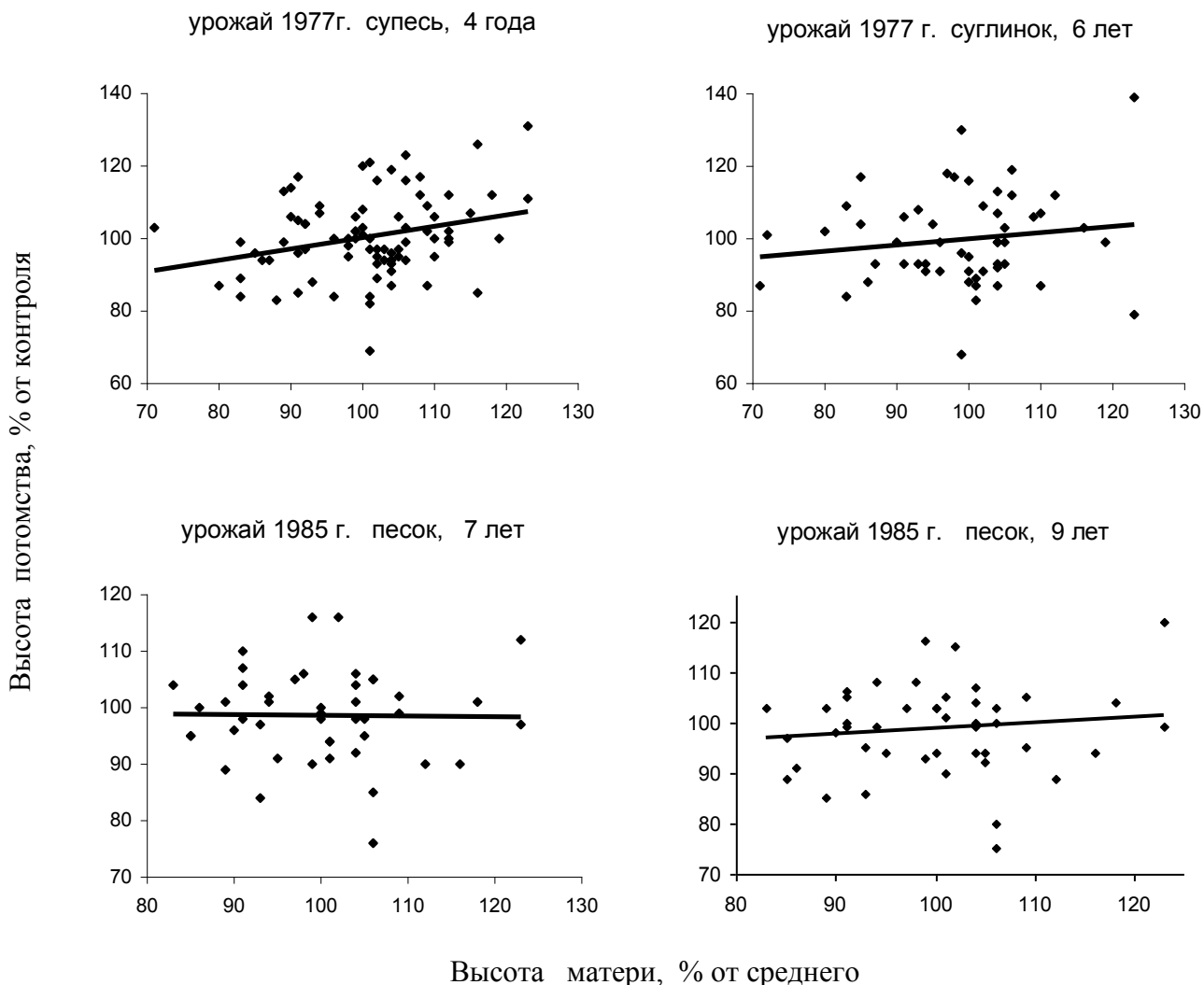


Рис.4.1 – Наследуемость в потомстве деревьев сосны Очерского ПЛСУ

Сразу отметим, что корреляции на двух верхних полях в среднем несколько выше, и пока возьмем на заметку, что условия тест-культур там ( $B_2$  и  $C_2$ ) оказались близки по увлажнению к условиям на лесосеменном участке ( $C_2$ ), в сравнении с нижними графиками, где испытания проводили в более сухих условиях  $A_1$ , и где одна из корреляций опустилась до нуля.

Далее был поставлен простой вопрос и далее решен в виде статистической игры – как будут меняться значения  $r$  и линии тренда, если выборки уменьшить и искусственно разделить на две равные части? Для этой игры использовали Нижне-Курьинское потомство урожая 1985 и 1982 г. при возрасте семей 7, 9 и 18 лет (рис 4.2).

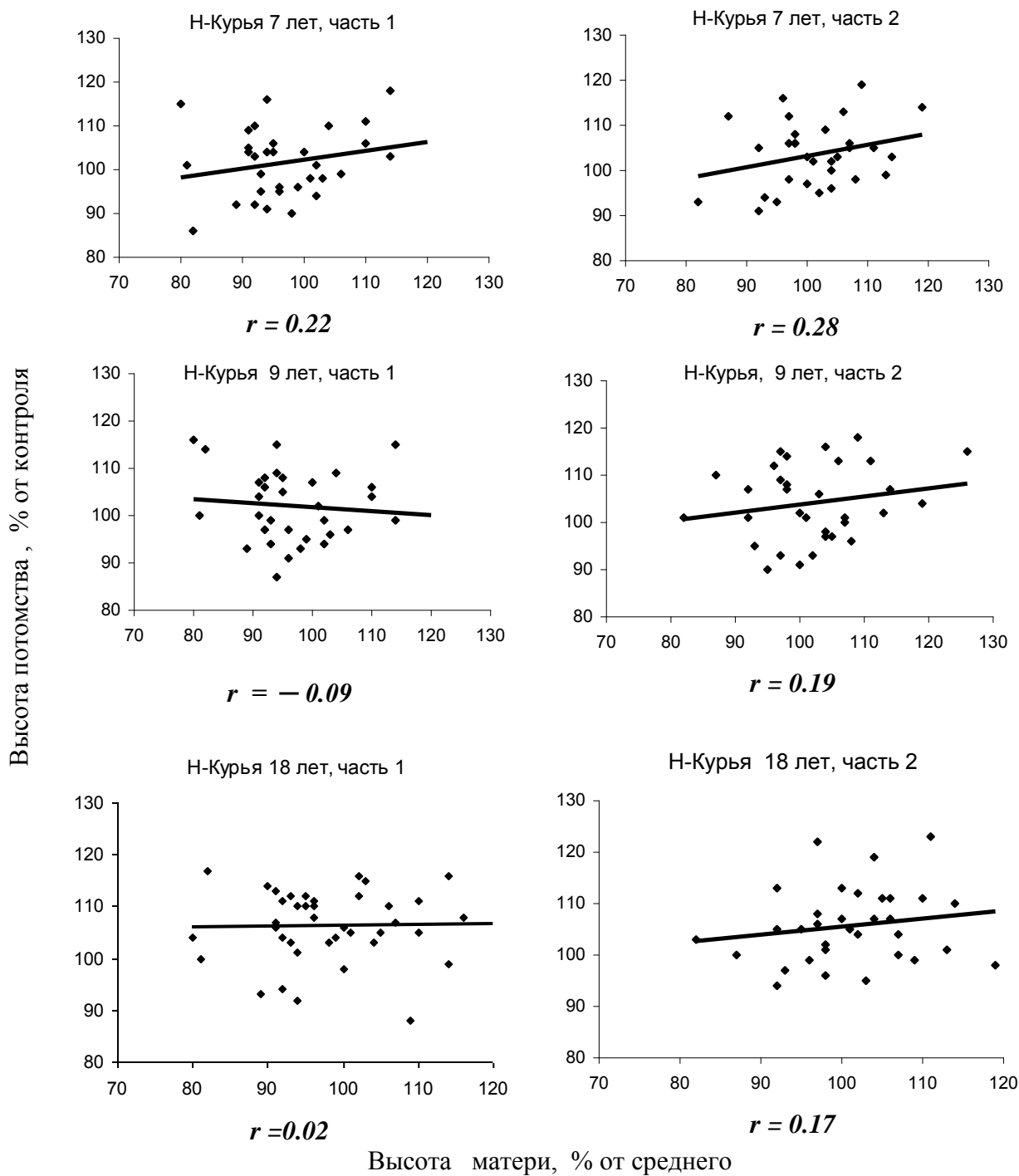


Рис.4.2 – Статистическая игра – две выборки из одной совокупности (части 1 и 2) в Нижне-Курьинском потомстве в испытательных культурах в разном возрасте; внизу приведены коэффициенты корреляции

Отметим, что в средней паре графиков связь из отрицательной ( $-0.09$ ) становится положительной ( $0.19$ ) и эти колебания корреляций укладываются в доверительный интервал их значений при оценке по общей выборке, из

которой они взяты. Поэтому обнаруживаемые в каждом конкретном потомстве возрастания или падения  $r$  с возрастом или на другой почве, при недостоверных значениях этой связи, точно также недостоверны и отражают ее случайные колебания. Наблюдаемые изменения наклона линий тренда, вплоть до смены знака корреляций, дают основания сомневаться в наличии «наследуемости» в ряде выборок, которая для них оказывается недостоверной и поэтому недоказанной.

Но, с другой стороны, у нас имеется 13 выборок, и их можно объединить, увеличив объем выборок, и далее доказать наличие или отсутствие связей в целом, уже на большой выборке. Однако возраст семей по опытам был разным, поэтому вначале поместим значения корреляций на обычную точечную диаграмму, с целью разобраться в этом вопросе. Оказалось, что есть видимая тенденция падения этих корреляций (рис.4.3)

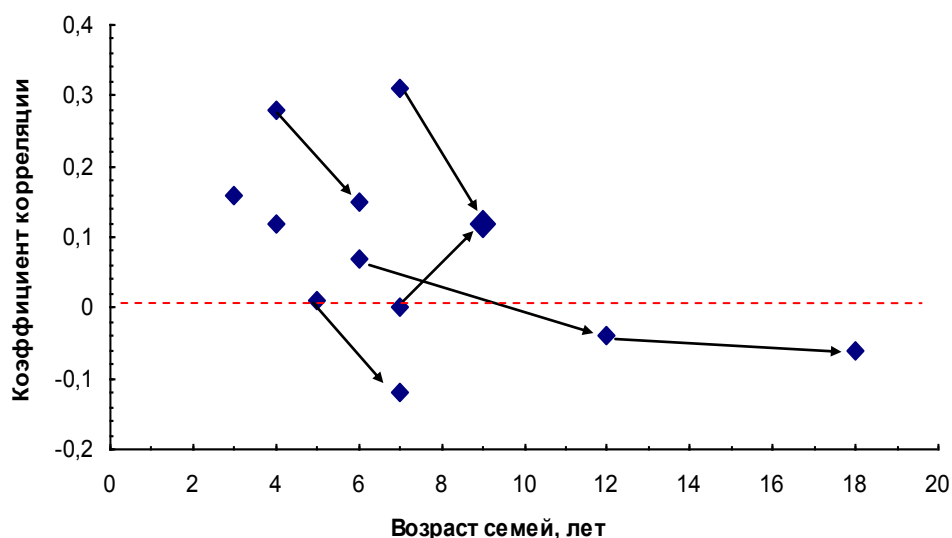


Рис. 4.3 – Снижение корреляций высот мать-семья с возрастом в 13 выборках; стрелки соединяют повторные значения в более позднем возрасте.

На этом рисунке видно, что при повторных измерениях семей в более позднем возрасте корреляции снижаются в 5 случаях из 6; еще в одном случае, на родственных потомствах Пермского и Левшинского ПЛСУ, заложенных семенами одного происхождения, падение  $r$  также имеет место (две точки, не соединенные стрелкой).

Данные по этим корреляциям можно разбить для анализа на две группы: для раннего возраста 3–6 лет и для возраста 7–18 лет (табл. 4.1).

Табл. 4.1 – Корреляции высот мать-семья в раннем (3–6 лет) и более старшем (7–18 лет) возрасте у сосны обыкновенной

Возраст семей 3-6 лет			Возраст семей 7-18 лет		
Возраст, лет	число семей, шт.	<i>r</i>	Возраст, лет	число семей, шт.	<i>r</i>
3*	171	0,16	7	45	0
4	84	0,28	7*	133	-0,12
4*	216	0,12	7	64	0,31
5*	133	0,01	9	45	0,12
6	53	0,15	9	64	0,12
6	70	0,07	12	70	-0,04
			18	70	-0,06
Итого пар данных	727			491	
Значение <i>r</i> средневзвешенное		0,125			0,020
Ошибка <i>r</i>		0,036			0,045
Достоверность, <i>t</i>		3,6			0,44

\* - испытания проведены в школе питомника

В раннем возрасте, в 3–6 лет, средневзвешенная корреляция между высотами матерей и их семей по 727 парам данных оказалась равна  $r = 0.125 \pm 0.036$  и достоверна ( $t = 3.6 > t_{0.99} = 2.63$ ). Однако далее, в 7–18 лет, среднее по 491 паре данных значение  $r = 0.020 \pm 0.045$ , т.е. корреляция оказалась практически нулевой и недостоверной ( $t = 0.44 < t_{0.90} = 1.66$ ).

При сравнении этих двух корреляций, полученных для разного возраста, получаем, тем не менее, достоверное различие между ними  $t = 1.84 > t_{0.90} = 1.66$ . Поэтому видимое на рисунке 4.3 падение корреляций мать-семья с возрастом также оказывается достоверным, несмотря на одно из довольно высоких значений  $r = 0.31$  в 7-летнем возрасте.

Как видим, уже начало анализа убеждает нас, насколько изменчива связь мать-потомство и как случайные факторы меняют ее знак, да и вообще само ее наличие. При этом о «наследуемости» можно говорить, по-видимому, только как о материнском эффекте, который проявляется лишь в первые годы.

Особо отметим, что результаты эти получены в случайных, а не «плюсовых» выборках. Если их сравнивать с результатами, полученными другими авторами на выборках с преобладанием плюс-деревьев, то становятся понятны причины разных мнений лесных селекционеров в отношении того, принимать или не принимать идею плюсовой селекции в качестве главного

направления работ. Всегда жаль затраченных усилий, и тяжело расставаться с иллюзиями. Дело в том, что в период развертывания работ по лесной селекции в России в 1980-е гг. обычно выбирали 20–30 плюсовых деревьев и контроль в виде семян производственного сбора. В таком опыте наследуемость не определяли, так как выборка была усечена со стороны обычных деревьев с малыми и средними размерами (неслучайная выборка).

Так, в серии из 5 опытов (Ефимов, 1997) в качестве примера рассматривался один из них, с представленностью потомства от 19 плюс-деревьев. В этом опыте среди 18 последовательных корреляций мать-семья в возрасте до 20 лет только в 1 случае корреляция достигла достоверного уровня ( $r = 0.63$ ). Однако по этим данным, тем не менее, был сделан вывод «...о заметном аддитивном вкладе генов в изменчивость потомств по высоте», и о том, что «они свидетельствуют об определенной эффективности массового отбора сосны на быстроту роста, но этот эффект проявляется у потомств в возрасте, близком к 1/3 возраста рубки. Предварительную генетическую оценку плюсовых деревьев сосны по росту полусибовых семей можно проводить не ранее 20-летнего возраста» (Ефимов, 1997).

На эти выводы ориентируется и сейчас множество исследователей, и в них проскальзывает что-то близкое к запрету даже на саму мысль о возможности правильных генетических оценок матерей по их потомству в возрасте менее 20 лет. Однако выводы эти были основаны на малых выборках, где корреляции оказались недостоверны. В результате и запрет, и сами рекомендации в итоге получились совершенно неубедительными.

Так как рассмотренные выше корреляции меняли тренд при статистической игре (см. рис. 4.2), а также при очистке выборки всего лишь от 1–2 уклоняющихся значений, то непростой характер наследуемости помог раскрыть детальный анализ данных на самих полях корреляции. Анализ этот известен как «анализ долей» и применяется для анализа качественных признаков. У него есть ценные качества – он чувствительнее, проще и понятнее, чем более сложный дисперсионный анализ.

Отметим, что на всех ПЛСУ изучали деревья без предпочтений какому-либо фенотипу; к тому же неожиданно оказалось, что, несмотря на создание семенных участков лучшими сеянцами, а далее разреживание с оставлением лучших деревьев, высоты деревьев на них в 24–26 лет менялись в пределах от 72 до 124% от среднего значения. Такой большой размах высот у сосны оказался близок к колебаниям ее высот в обычных древостоях. Поэтому полученные выше корреляции можно оценивать как репрезентативные для потомства сосны при возрасте матерей 24–26 лет.

Отмеченный размах высот у матерей на ПЛСУ оказался во многом неожиданным, так как в условиях свободного стояния можно было ожидать формирование более выравненных деревьев. Такой их размах, однако, позволил далее хорошо разделить деревья на градации их высоты: низкие, средние, высокие и самые высокие. Для примера приведем потомство, где явное

преимущество показали средние матери: лучших семей у них оказалось в 3 раза больше (23.5%), чем в соседних градациях, где их частота составила 6.7% у низких и 7.7% – у высоких матерей (рис. 4.4).

Столь большой всплеск числа лучших семей у средних матерей был не случаен, и таких случаев оказалось много. В более чем половине испытаний, которые мы рассмотрим далее, именно средние по высоте матери давали повышенное число лучших семей.

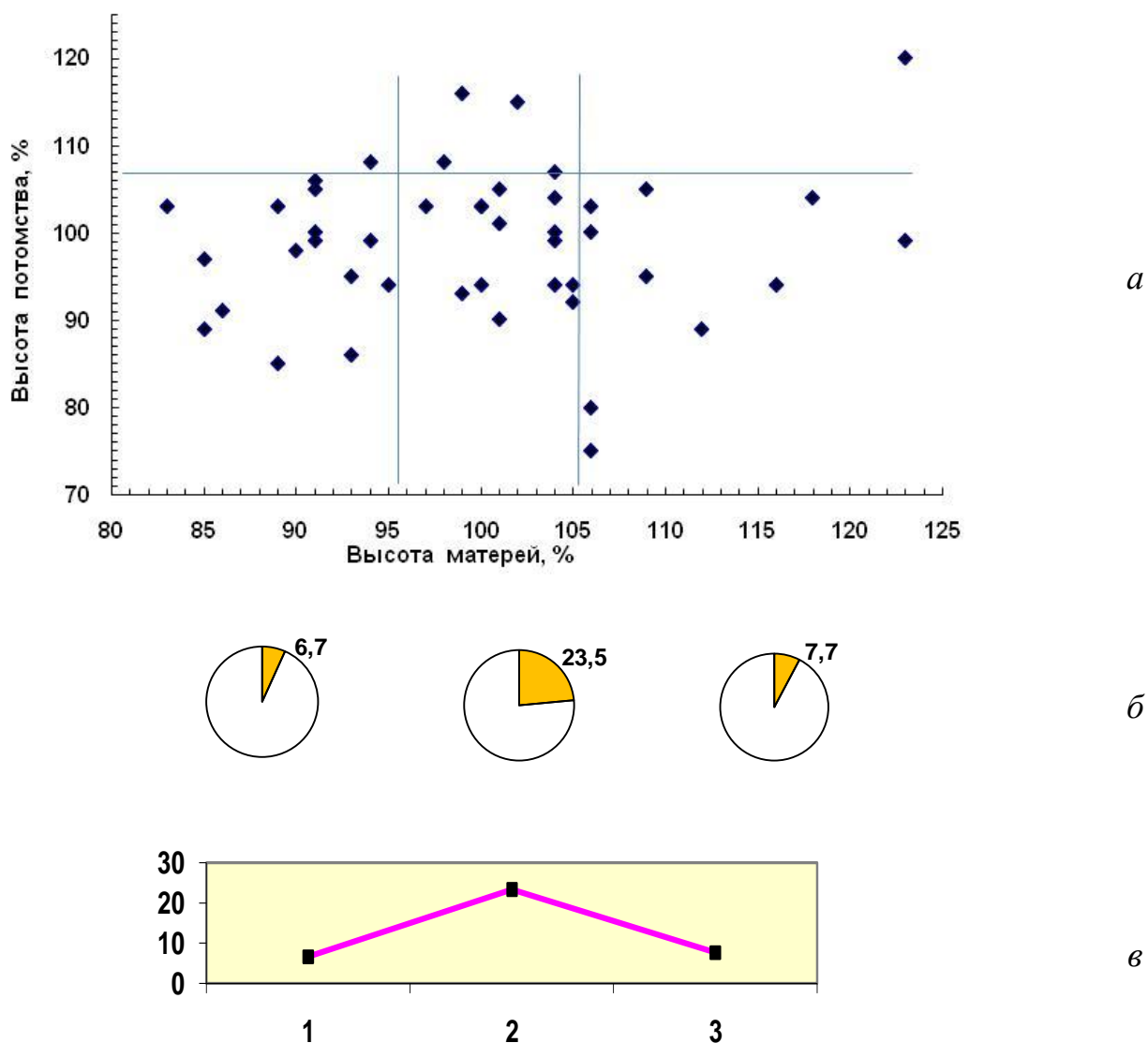


Рис. 4.4 – Высота матерей в 24 года на Очерском ПЛСУ и высота их потомства в 9 лет (*а*), доли (*б*) и частоты (*в*) лучших семей в % в градациях высот матерей: 1 – низкие, 2 – средние, 3 – высокие матери

Ниже показаны аналогично рассчитанные частоты лучших семей на других полях корреляций в 13 опытах с 45–216 парами данных в каждом, где



было изучено 604 потомства сосны четырех семенных участков. Для приведенных частот использовано их усреднение при двух интенсивностях отбора лучших семей: 1/3 и 1/7, или 33 и 15% (рис. 4.5).

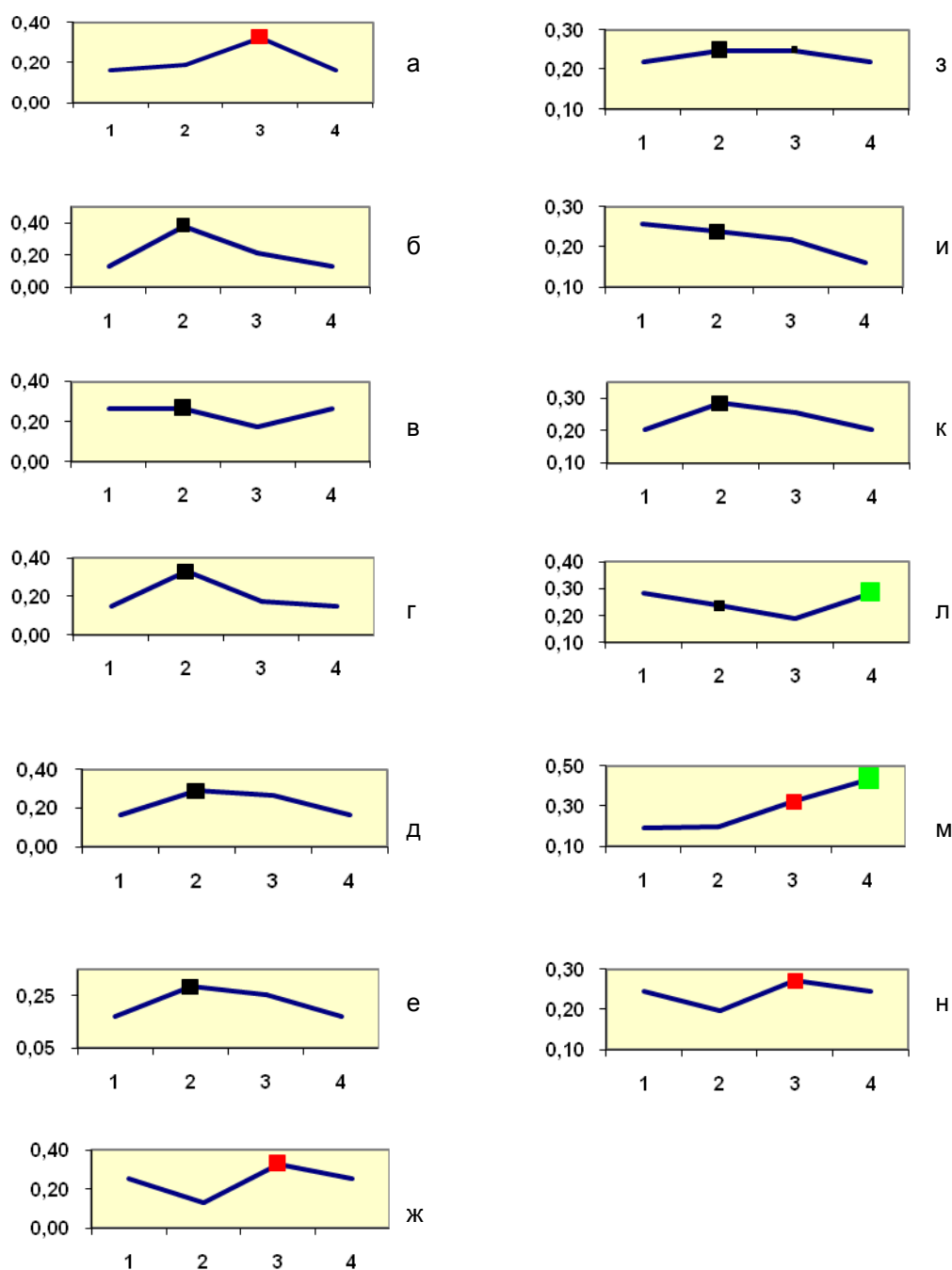


Рис. 4.5 – Частота лучших семей (в долях) в потомствах сосны ПЛСУ:  
*а, б* - Очерский, урожай 1977 г. в 4 и 6 лет; *в, г* - Очерский, урожай 1985 г. в 7 и 9 лет; *д* - Левшинский в 3 года; *е* - Пермский в 4 года; *ж, з, и* - Нижне-Курьянский, урожай 1982 г. в 6, 12 и 18 лет; *к, л* - то же потомство в 5 и 7 лет в школе; *м, н* - Нижне-Курьянский, урожай 1985 г. в 7 и 9 лет в школе. По горизонтальной оси обозначены цифрами градации высоты матерей: 1- низкие, 2 - средние, 3 – «просто высокие», 4 - самые высокие.

Из этих 13 лишь на 5 графиках доля лучших семей повышена у «просто высоких» и самых высоких матерей (38% случаев). В большинстве же случаев (8 графиков или 62%) эта доля выше у средних матерей. Вместе с тем, и это очень важно для реабилитации идеи плюсовой селекции, низкие по высоте матери практически в половине случаев (7 из 13) давали пониженную долю лучших семей (см. рис. 4.5).

Если же рассмотреть частоты лучших семей по двум группам, в раннем возрасте (3–6 лет) и в старшем (7–18 лет), то результаты становятся еще определеннее для понимания тенденций наследуемости.

В раннем возрасте как низкие, так и самые высокие матери дают пониженную частоту лучших семей (75%), тогда как средние и «просто высокие» ее увеличивают до 109 – 115% (табл. 4.2).

Табл. 4.2 – Частота лучших семей сосны у матерей с разной высотой (выделены достоверные превышения)

Возраст, лет	Число семей, шт.	Корреляция высот мать-семья (r)	Частота лучших семей у матерей разной высоты, % от нормы			
			низкие	средние	«просто высокие»	самые высокие
6	53	0,15	53	<b>159</b>	89	53
4	84	0,28	68	79	<b>137</b>	68
3*	171	0,16	68	<b>122</b>	110	68
4*	216	0,12	72	<b>120</b>	106	72
6	70	0,07	106	55	<b>138</b>	106
5*	133	0,01	85	<b>120</b>	107	85
Итого	727					
В среднем		0,125**	<b>75</b>	<b>109</b>	<b>115</b>	<b>75</b>

\* - испытания в школе питомника; \*\* - средневзвешенное значение

С увеличением возраста потомства, когда корреляции мать-семья понижаются до близких к нулю значений (см. рис. 4.1), частоты лучших семей практически выравниваются и имеют значения 96–106% (табл. 4.3).

Табл. 4.3 – Частота лучших семей сосны в возрасте 7–18 лет у матерей разной высоты (достоверные превышения выделены)

Возраст, лет	Число семей, шт.	Корреляция высот мать-семья (r)	Частота лучших семей у матерей разной высоты, % от нормы			
			низкие	средние	«просто высокие»	самые высокие
9	45	0,12	63	<b>139</b>	73	63
7	45	0	111	112	73	111
12	70	-0,04	92	104	104	92
18	70	-0,06	108	100	92	68
7*	133	-0,12	<b>120</b>	100	80	<b>120</b>
7	64	0,31	80	82	<b>136</b>	<b>182</b>
9	64	0,12	103	83	114	103
Итого	491					
В среднем		0,02**	97	103	96	106

\* - испытания в школе питомника; \*\* - средневзвешенное значение

Рассмотрение данных можно завершить общей таблицей, которая оказалась довольно сложной для таких разнообразных опытов (табл. 4.4).

Ее итоги показывают, что самые высокие матери уменьшают частоту лучших семей до 92% от среднего, и это чуть больше, чем у низких матерей (87%). В то же время средние и «просто высокие» матери ее повышают до 105–106%. Это немного, но тенденция ясна – это стабилизирующий отбор.

*Заключение о наследуемости* у сосны после столь сложного анализа экспериментальных данных будет следующим. Корреляции высот мать-семья у сосны в возрасте потомства до 18 лет при возрасте матерей 24–26 лет слабые и недостоверные и есть явные признаки того, что связи криволинейны. Поэтому для оценки наследуемости коэффициент корреляции непригоден. Более правильной будет оценка по доле лучших семей, наблюдаемых у матерей с разными высотами: низких, средних, «просто высоких» и «самых высоких» (в какой-то мере «плюсовых»). В целом полученные результаты особенно выразительно показывают нецелесообразность стремления к отбору самых высоких матерей – они дают лучшие семьи лишь в 38% случаев; в остальных 62% случаев преимущество оказывается у средних и «просто высоких» матерей. Вместе с тем низкие матери в большинстве случаев давали пониженную долю лучших семей. Это подводит нас к мысли о том, что у сосны обыкновенной «плюсовая» селекция (отбор самых высоких родителей) не является единственно лучшим вариантом ее селекции, по крайней мере, в изученных ценопопуляциях постоянных лесосеменных участков.

Табл. 4.4 – Оценка наследуемости высоты у сосны по коэффициенту корреляции (r) и частоте лучших семей в градациях высот матерей

ПЛСУ, тип условий	Год уро жая	Выра- щива- ние сеян- цев	Число вари- антов	Тест- культуры		r	Частоты лучших семей у матерей разной высоты, % от нормы				
				ТУМ	воз- раст, лет		низ- кие	сред- ние	«просто высокие»	самые высо- кие	
Очерский, ТУМ С <sub>2</sub>	1977	тепл 2	84	Б <sub>2</sub>	4	0,28	68	79	<b>137</b>	68	
		пит 2	53	С <sub>2</sub>	6	0,15	53	<b>159</b>	89	53	
	1985	пит 2	45	A <sub>1</sub>	7 9	0,00 0,12	111 63	112 <b>139</b>	73 73	111 63	
Левшински й ТУМ С <sub>2</sub>	1979	пит 1 +шк 2	171	Б <sub>2</sub>	3*	0,16	68	<b>122</b>	110	68	
Пермский, ТУМ С <sub>2</sub>	1981	пит 2 +шк 2	216	Б <sub>2</sub>	4*	0,12	72	<b>120</b>	106	72	
Нижне- Курьински й, ТУМ Б <sub>2</sub>	1982	пит 1 +шк 2	70	Б <sub>2</sub>		6	0,07	106	55	<b>138</b>	106
						12	-0,04	92	104	104	92
						18	-0,06	108	100	92	68
	тепл 1	133	Б <sub>1</sub>	5*	0,01	85	<b>120</b>	107	85		
				7*	-0,12	<b>120</b>	100	80	<b>120</b>		
1985	пит 2	64**	A <sub>1</sub>	7	0,31	80	82	<b>136</b>	<b>182</b>		
				9	0,12	103	83	114	103		
<i>В среднем по 13 опытам, включая измерения в разном возрасте</i>						<b>8,7</b>	<b>0,08</b>	<b>87</b>	<b>106</b>	<b>105</b>	<b>92</b>
<i>Всего вариантов / семей</i>				<b>836 / 604</b>							

Примечание: пит 1 – питомник 1 год; шк 2 – школа 2 года; \* – выращивание в школе; \*\* – матери с высоким выходом семян из шишек; выделены достоверные превышения.

### 4.3. Наследуемость у сосны на разных почвах

Анализ наследуемости будет неполным, если мы не рассмотрим влияние условий культивации дочерних популяций, т.е. условий в тест-культурах. Прежде всего, это почвенные условия или биотопы, классифицируемые чаще всего по грациям типов условий местопроизрастания (ТУМ). В опыте имеются свежие почвы ТУМ В<sub>2</sub> и С<sub>2</sub> в сосняках-кисличниках на супеси и легком суглинке, ТУМ А<sub>1</sub> и ТУМ В<sub>1</sub> в сосняках брусничниках на песке и супеси (см. табл. 4.4).

В этой таблице обратим внимание, что в графе «тест-культуры» некоторые значения ТУМ выделены курсивом и снесены вправо – такая сноска показывает, что они отличаются от ТУМ родителей на семенном участке большей сухостью, и важно было узнать, как это повлияет на наследуемость. С этой целью также выделены курсивом и снесены в правый край соответствующие корреляции высот мать-семья: *0.00, 0.12, 0.01, 0.12, 0.31 и 0.12*. Однако два последних значения были получены для весьма специфической выборки: в нее отобрали 27% матерей с высоким выходом семян, причем со средней и выше массой семени, и этим она сильно отличается от других. Поэтому эти два значения (0.31 и 0.12) можно исключить. Далее, для предстоящих сравнений, в выборке корреляций с совпадающими ТУМ на семенных участках и в тест-культурах, следует исключить корреляции для 12–18 лет – они оказались для таких старших возрастов вообще единственными, и в выборке с несовпадающими условиями их нет (см. табл. 4.4).

После такой очистки данных можно сравнить эти две новые выборки, уже более однородные по возрасту семей, по значениям корреляций мать-семья в совпадающих и несовпадающих по степени увлажнения типах условий (табл. 4.5).

Средневзвешенная корреляция в совпадающих по увлажнению условиях оказалась достоверна и равна  $r = 0.162 \pm 0.040$ , а в несовпадающих она была практически нулевой и равной  $r = -0.026 \pm 0.053$ . Различие между ними достоверно ( $t = 2.83 > t_{0.99} = 2.6$ ).

Табл. 4.5 – Корреляции высот мать-семья в совпадающих и несовпадающих по увлажнению типах условий местопроизрастания

Название ПЛСУ	ТУМ	Год урожая	Число семей	Тест-культуры		Корреляция мать-семья
				ТУМ	Возраст, лет	
Совпадающие по увлажнению условия						
Очерский	С <sub>2</sub>	1977	84	Б <sub>2</sub>	4	0,28
			53	С <sub>2</sub>	6	0,15
Левшинский	С <sub>2</sub>	1979	171	Б <sub>2</sub>	3*	0,16
Пермский	С <sub>2</sub>	1981	216	Б <sub>2</sub>	4*	0,12
<b>Итого:</b>			<b>524</b>			
<b>Среднее</b>					<b>4,3</b>	<b>0,162**</b>
Несовпадающие по увлажнению условия						
Очерский	С <sub>2</sub>	1985	45	А <sub>1</sub>	7	0
			45		9	0,12
Нижне-Курьинский	Б <sub>2</sub>	1982	133	Б <sub>1</sub>	5*	0,01
			133		7*	-0,12
<b>Итого:</b>			<b>356</b>			
<b>Среднее</b>					<b>7,0</b>	<b>-0,026**</b>

\* – выращивание в школе; \*\* – средневзвешенное среднее значение

Из изложенного становится понятным, насколько непросто доказать отличия в наследуемости в разном возрасте, а также в различающихся условиях, какие большие выборки для этого нужны, и как проведенная работа оказывается непривычно сложной и для анализа, и для восприятия. Но все-таки нам удалось показать, как незначительные, казалось бы, различия *всего лишь на одну градацию условий увлажнения* ощутимо влияют на наследуемость, и при их несовпадении она снижается до нулевых значений.

Заметим, однако, что возникают и некоторые сомнения в правильности этих расчетов, так как средний возраст семей в первой выборке 4,3 года, а во второй – 7 лет (см. табл. 4.5). И это вполне могло повлиять на снижение корреляций, так как еще в самом начале анализа наследуемости у сосны было отмечено, что корреляции мать-семья снижаются с возрастом.

Для всех рассмотренных корреляций были использованы измерения матерей в еще очень молодом возрасте, в 24–26 лет, и при этом были задействованы не все деревья. Так, на Нижне-Курьинском ПЛСУ для выяснения наследуемости в 6–18 лет в урожае 1982 г. было использовано только 70

деревьев (см. табл. 4.4). У этих деревьев крону на ПЛСУ не трогали, и можно было измерить высоту деревьев и посчитать корреляцию высот мать-семья; у других же деревьев (еще 52 шт.), семьи которых также были высажены в эти культуры, крона была обрезана, и скоррелировать высоты мать-семья не получилось. Но спустя 30 лет, когда деревья оправились после обрезки, мы вернулись к этому вопросу, используя для корреляции диаметры матерей (а не их высоты, как раньше). Поэтому удалось задействовать для сравнения уже 122 матери и их потомства с их тестированием также в двух разных эдатопах, один из которых совпадал с родительским ( $B_2$ ), а другой был более сухим ( $A_1$ ).

Вновь полученные корреляции мать-семья, на этот раз между диаметром матери и высотой семьи, показали, что уже в 3-летнем возрасте наследуемость в разных эдатопах оказалась различна. В совпадающем эдатопе ( $B_2$ ) она положительна, а в несовпадающих ( $A_1$  и  $B_2$ ) – отрицательна. Связи эти слабые ( $r = 0.214 \pm 0.09$  и  $r = -0.177 \pm 0.092$ ), но различия между ними оказались достоверны на самом высоком уровне при  $t = 3.04 > t_{0.99} = 2.6$ .

Тренды сохранились и в старшем возрасте в испытательных культурах в 9 и 18 лет. Они оказались слабее и были уже недостоверны ( $r = 0.152 \pm 0.092$  и  $r = -0.097 \pm 0.094$ ), однако важно то, что различия между ними были по-прежнему достоверны при  $t = 1.89 > t_{0.90} = 1.66$ , и положительные и отрицательные тренды связей реально существуют (рис. 4.6).

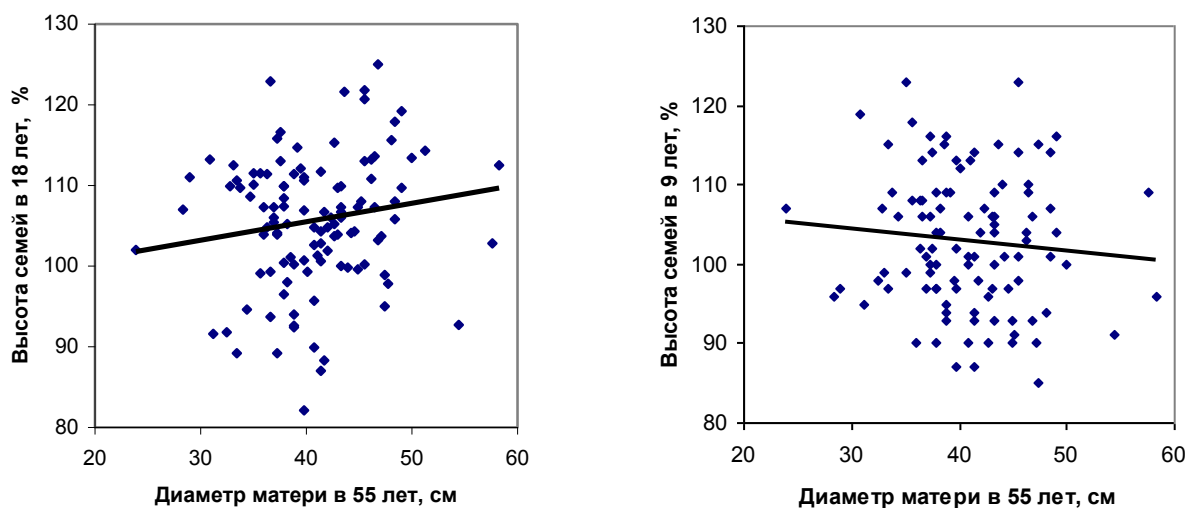


Рис. 4.6 – Корреляции диаметра матери с высотой семьи в совпадающих типах лесорастительных условий в родительских и дочерних культурах ( $B_2$ , слева,) и в несовпадающих типах ( $B_2$  в родительских и  $A_1$  в дочерних культурах, справа).

Т.е. продуктивность сосны в совпадающих условиях наследуется, а в несовпадающих этого нет, и наследуемость становится даже «отрицательной». Отметим, что столь важный аспект наследуемости решительно ускользает от нашего внимания, если объединить *все данные* о росте потомства в разных опытах, для суждения о генотипе матерей в целом.

Тренды рассмотренных связей позволяют предполагать, что потомство в некотором роде «знает», какие условия для него более подходят. Вероятно, здесь действуют пока еще мало изученные биологические механизмы, которые ныне относят к эпигенетическим; они побуждают потомства расти лучше или хуже в зависимости от того, совпадают или не совпадают условия их развития с теми, где формировались их матери. Развивая эту мысль, можно считать, что продуктивный рост родителей наследуется в дочерних культурах в том случае, когда тип условий их произрастания совпадает, и совершенно не наследуется даже в самом близком (соседнем) типе условий. У нас этот соседний тип оказался более сухой; но что будет происходить на более влажных почвах – пока неясно.

Направление тренда связи мать-семья определяет и целесообразность плюсовой селекции (на левом рисунке она оправдана, а справа уже нет), и можно рассчитать для нее размер селекционного сдвига. Для его расчета можно имитировать отбор 15% матерей с диаметром в среднем на 20% больше среднего. Окажется, что при совпадении эдатопов высота семей от них составила бы в 9-летнем возрасте  $106.9 \pm 0.93\%$ , а в 18 лет –  $108.75 \pm 1.06\%$  от высоты контроля (в среднем 107.8%). При несовпадении эдатопов она составит лишь  $101.85 \pm 1.43\%$  и ее превышение над контролем будет недостоверно. В первом случае сдвиг достоверен (7.8%), а во втором – нет (1.8%).

Отсюда следует важный практический вывод - ***плюсовая селекция при несовпадении условий выращивания родителей и их потомства будет неэффективна.***

Различия обнаружены и в том случае, если матерей разделить просто на две примерно равные группы по их диаметру (менее среднего – тонкие, более среднего – толстые), а к лучшим относить 1/7 часть семей. Частота таких лучших семей в разных эдатопах тест-культур по этим двум группам матерей будет отличаться: при совпадении эдатопов (супесь В<sub>2</sub>) их частота в 9-летнем возрасте почти одинакова (15.1 и 13.8%), но в 18-летнем возрасте лучших семей у толстых матерей оказалась больше в 2 раза – 19.0% против 9.4% у тонких, и это увеличение оказывается вполне в духе парадигмы плюсовой селекции.



Однако на сухой почве в тест-культурах, где эдатоп  $A_1$  не совпадает с родительским  $B_2$ , все оказалось наоборот: у толстых матерей лучших семей оказалось в 2.2 раза меньше (!), чем у тонких: 8.6 % против 18.9 % (рис. 4.7).

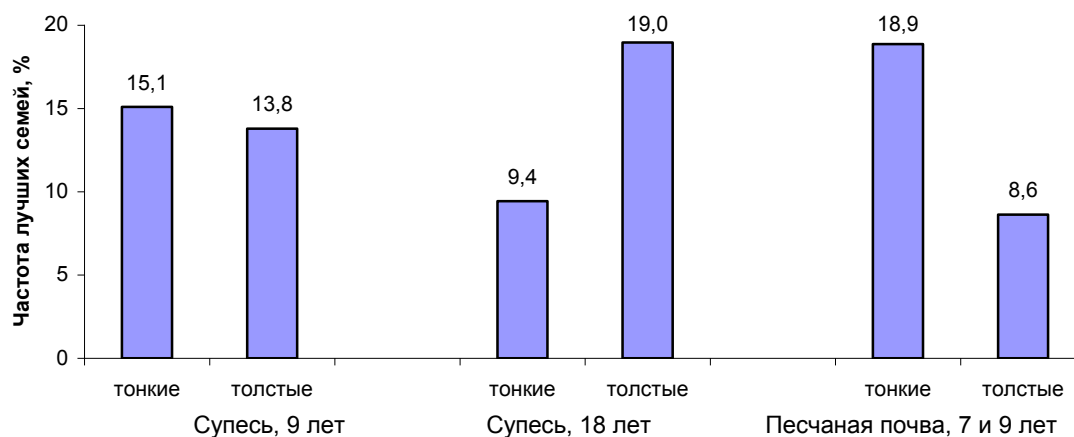


Рис. 4.7 – Частота лучших семей у тонких и толстых деревьев сосны при испытании их потомства в совпадающих (столбики слева и в центре) и в несовпадающих с материнским эдатопом условиях (столбики справа).

Полученная на этом рисунке картина, как экспериментальный факт, уже никак не вписывается в идеологему плюсовой селекции. В литературе о такой «отрицательной» наследуемости прямо не сообщается, но есть весьма убедительные тому свидетельства в республике Коми (Туркин, 2007), где в одном из пяти опытов в 9-летнем возрасте среди потомства 129 плюс-деревьев достоверно превышали контроль только 3% семей, а все их потомство росло на 12.7% ниже (!) контроля; в других опытах в 5–18 лет средние превышения потомства плюс-деревьев (еще 191 семья) колебались от нуля до минус 3.6 %.

Полученные выше данные позволяют внести некоторую ясность в эти «нулевые» и отрицательные результаты в республике Коми. Анализ данных с учетом совпадения или несовпадения условий тестирования потомства с условиями роста родителей, проведенный выше, убеждает, что потенциал плюсовой селекции не только не исчерпан – он еще и не начал изучаться! А неудачи «плюсового» направления и, главное, неизвестность причин, по которым эти неудачи случались, как раз и породили сомнения в его возможностях. В итоге оказалось, что плюсовая селекция в России, как общее направление работ была, по сути, вдохновляющей идеей, которая затем незаметно перешла в доктрину и не оправдала себя в универсальном плане, как единственное направление работ в селекционном семеноводстве.

История лесной селекции в России сложились именно так, и ее уроки не выучены до сих пор. К сожалению, наши работы по сосне обыкновенной

(Рогозин, 2013-б) и ели финской (Рогозин, Разин, 2012) оказались в итоге почти единственным источником детальной информации по наследуемости у хвойных пород в России.

Таким образом, по данным больших выборок у сосны обыкновенной из ценопопуляций семенных участков наследуемость ее высоты имеет место только в первые 6 лет развития потомства и коэффициент наследуемости в узком смысле, определяемый по удвоению корреляции мать-семья, равен  $h^2 = 2r = 0.25 \pm 0.07$ . Однако тренд не линейный, и поэтому повышенную долю лучших семей (109 и 115% от нормы) дают средние и высокие матери, а низкие и, что очень важно, самые высокие матери производят лучших семей меньше нормы в 1.5 раза. Далее, начиная с 7 лет, наследуемость падает и приближается к нулевым значениям. В связи с этим возникает уверенность в наличии стабилизирующего отбора в эволюции сосны и, как следствие, бесперспективности массового отбора матерей по высоте. Поэтому у сосны обыкновенной при отборе маточных деревьев в условиях слабой конкуренции со стороны соседей, например, на постоянных семенных участках, плюсовая селекция оправдана лишь частично, так как материнские деревья с высотой просто выше среднего оказываются равнозначными по ее наследуемости в потомстве. При этом уже в самом раннем возрасте наследуемость может оказаться нулевой, если условия тест-культур окажутся более сухими, чем в родительских популяциях. ***Вместе с тем, при полном (буквальном) совпадении типа условий местопроизрастания родителей и потомства наследуемость становится достоверной, и матери с размерами ствола выше среднего обеспечивают сдвиг высоты у потомства на 7.8 %.***

Далее, при изучении наследуемости у ели, будет показано, что и там потомство «помнит» об экологических условиях развития родителей и поэтому «знает», в каких условиях ему следует расти быстрее.

#### **4.4. Наследуемость у ели в потомстве культур Теплоуховых**

Для выяснения наследуемости у ели финской использовано потомство 152 плюсовых и 72 обычных деревьев, отобранных в старых лесных культурах, известных как «культуры Теплоуховых».

Культуры эти можно рассматривать как аналог культур плантационного типа, и было весьма интересно выяснить, какой в них будет результат массового отбора. Некоторые обычные деревья в этих культурах имели такие же превышения по высоте, как и плюс-деревья, и их отнесли к «плюсовым для

плантационного выращивания»; у них оказались несколько толще сучья и некоторое искривление ствола, что для таких деревьев вполне допускалось. На графике они отмечены такими же треугольными точками, как «нормальные» и «минусовые» деревья, которые специально отбирали для охвата всего размаха высот в родительской популяции, и они вкраплены в массив плюсовых деревьев (рис. 4.8).

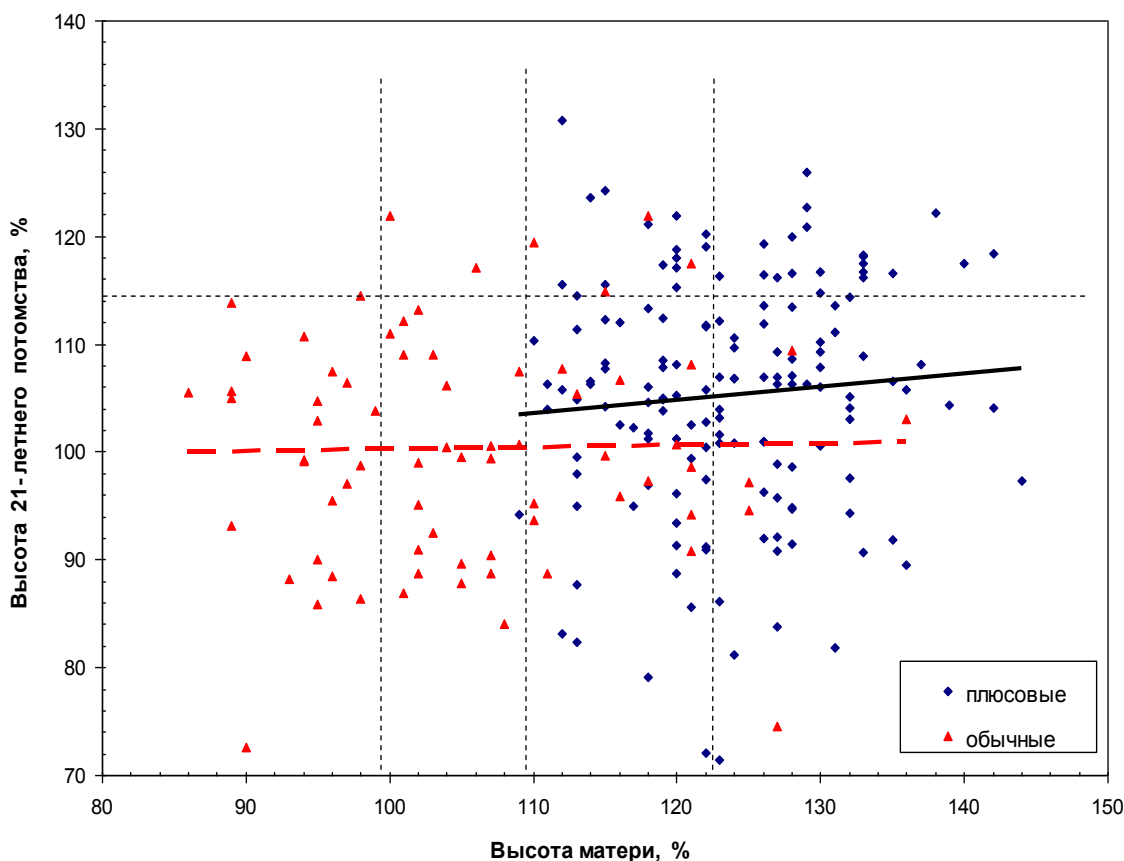


Рис. 4.8 – Наследуемость высоты в тест-культурах плантационного типа в 21-летнем возрасте у ели финской в потомстве культур Теплоуховых.

В этих тест-культурах *плантационного типа* растения высаживали по схеме  $2.5 \times 1.0$  м, и далее для краткости мы будем называть их «редкие» тест-культуры.

Корреляция высот мать-семья в них оказалась равна  $r = 0.185 \pm 0.065$ , откуда получаем наследуемость  $h^2 = 2r = 2 \times (0.185 \pm 0.065) = 0.37 \pm 0.13$ . Она достоверна, линии тренда обычных и плюсовых деревьев хорошо отличимы, и расстояние между ними показывает результат массового отбора – у потомства плюс-деревьев превышение высоты оказалось в среднем 5.1%.

В испытательных культурах *обычного типа* схема посадки была иной. На этом втором участке тест-культур с обычным (производственным) выполнением схемы их посадки растения высаживали на вырубке в условия  $B_2$

(ельник кисличник) в раскорчеванные полосы шириной 2 м тремя рядами по схеме  $0.7 \times 0.7$  м, с расстоянием между полосами 9-12 м. Далее для краткости мы будем называть их условно «густые» культуры, хотя это и не совсем так, скорее это культуры очень неравномерные. Участок был в качестве страховочного и здесь было выращено несколько меньше потомств: 122 семьи от плюсовых и 55 – от обычных деревьев (рис. 4.9).

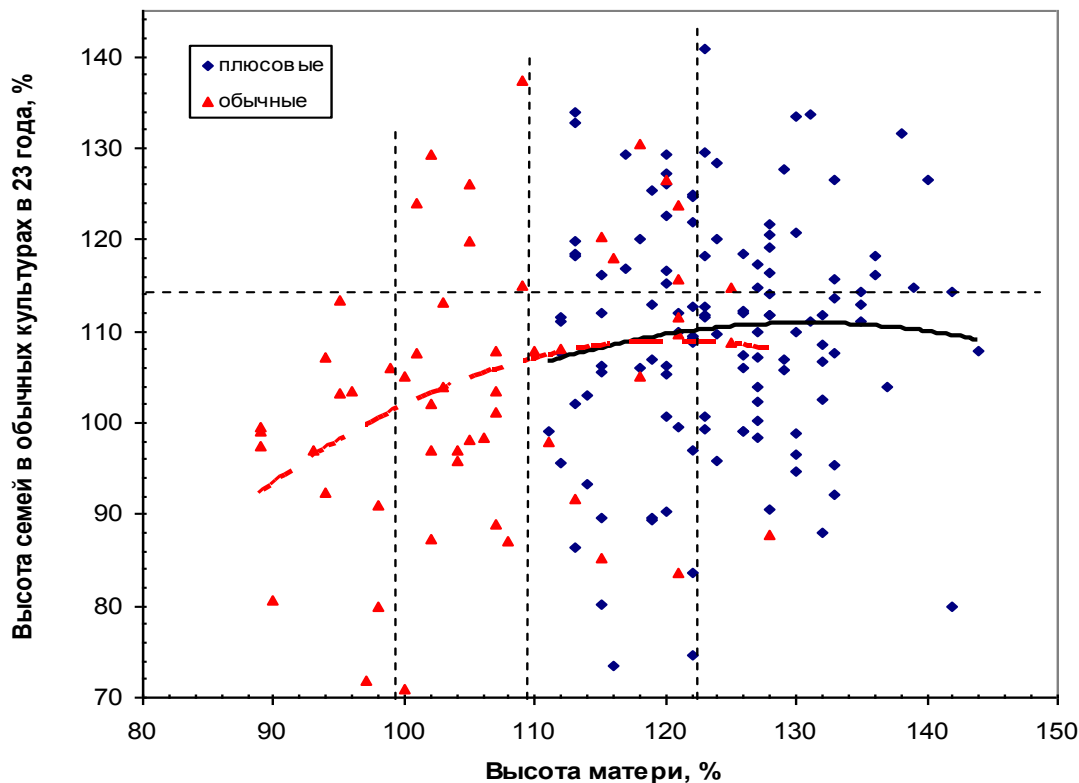


Рис. 4.9 – Наследуемость высоты в тест-культурах обычного (густого) типа в 23-летнем возрасте у ели финской в потомстве ценопопуляций культур Теплоуховых.

Корреляция мать-семья здесь оказалась больше:  $r = 0.256 \pm 0.075$ . Удваивая ее, получаем  $h^2 = 2r = 2 \times (0.256 \pm 0.075) = 0.51 \pm 0.15$ . Наследуемость достоверна, но тренды здесь сливаются, линия «плюсового» потомства продолжает траекторию потомства обычного, и здесь нет их разделения как на предыдущем рисунке.

Различия между корреляциями мать-семья в редких ( $r = 0.185 \pm 0.065$ ) и в густых тест-культурах ( $r = 0.256 \pm 0.075$ ) недостоверны при  $t = 0.72 < t_{0.10} = 1.66$ . Поэтому вторая наследуемость от первой также отличается несущественно. Однако она все-таки несколько больше, и здесь могут влиять, как и у сосны, условия в дочернем ценозе, но не почвенные, а конкурентные. Вероятно, для развития потомства культур Теплоуховых в целом более привычны условия с повышенной конкуренцией в рядах, в обычных культурах

на вырубке, Нельзя не заметить, что здесь, как и у сосны, мы можем использовать некий образ «памяти потомства» о конкурентных условиях, в которых развивались их родители. Вследствие проявления этой памяти при более точном совпадении условий конкуренции коэффициент наследуемости также оказывается несколько больше, хотя и недостоверно.

Как же быть далее и какое значение наследуемости принять для расчетов теоретического селекционного улучшения? У нас есть фактическое улучшение, равное в первой выборке 5.1%, где тест-культуры были заложены в типичных для ели условиях  $C_2$ . Вполне очевидно, что если мы планируем использовать улучшенные семена в плантационном выращивании, то следует также взять первое (и меньшее) значение наследуемости  $h^2 = 0.37 \pm 0.13$ , а если это будут обычные культуры с густым размещением растений в рядах, то второе значение, более высокое ( $h^2 = 0.51 \pm 0.15$ ). Далее мы покажем расчеты селекционного улучшения более детально, а пока вернемся к полям корреляции.

Поля эти были разделены на 4 вертикальных сектора для подсчета числа быстрорастущих семей у матерей разной высоты, и анализ по этим секторам позволил выявить весьма примечательные особенности (табл. 4.6).

Табл. 4.6 – Частота лучших семей ели в 21-летнем потомстве от матерей разной высоты, отобранных в лесных культурах в возрасте 51-88 лет

Показатели	Градации высот материнских деревьев,				Вся выборка
	низкие	средние	просто высокие	самые высокие	
Пределы высот у матерей, % от средней высоты древостоя	86–99	100–109	110–122	123–144	86–144
Потомство в тест-культурах плантационного типа (редкие культуры)					
Всего семей в градации, шт.	22	26	87	89	224
В т.ч. с высотой 115% и более, %	0.0	7.7	<b>20.7</b>	<b>22.5</b>	17.9
Потомство в тест-культурах обычного типа (густые культуры)					
Всего семей в градации, шт.	14	23	68	72	177
В т.ч. с высотой 115% и более, %	0.0	<b>26.1</b>	<b>35.3</b>	<b>33.3</b>	30.5

Частоты лучших семей с высотой от 115% по градациям высот матерей имеют резкую границу – низкие матери не имеют их совсем (0.0%). У средних матерей они появляются (7.7–26.1%), а у просто высоких и самых высоких их доля возрастает до 22 % в редких, и до 35 % – в густых культурах. Казалось бы,

доля эта должна возрастать от просто высоких к самым высоким матерям, как это следует из наклона линий тренда, причем в обоих испытаниях потомства. Но увеличение это либо малое (на 1.3% в редких культурах), либо даже снижается на 2.0% в густых тест-культурах, с 35.3 до 33.3% (см. табл. 4.6).

Отметим, что в культурах Теплоуховых плюс-деревья были отобраны среди 70 тыс. деревьев (интенсивность отбора исходного материала 0.2%), что на порядок выше, чем в естественных насаждениях, где древостои часто были расстроены рубками, невысокой полноты и со значительной примесью липы и березы. И можно было надеяться на более высокие результаты в потомстве культур. Частично надежды оправдались получением надежного коэффициента наследуемости, однако самые высокие матери в них совершенно не оправдали наших ожиданий: их потомство оказалось таким же по высоте и по частоте лучших семей, как и от матерей с меньшей высотой, приближающейся к средней.

Такой рода нюансы не были бы обнаружены, если бы мы искали некие общие закономерности и увлеклись формулами связей, линиями тренда и т.д. Наследуемость, как природное явление, в его первоначальном виде отражают именно поля корреляций, а формализация этих полей уводит нас далеко от реальной картины явления, которое, вообще говоря, совершенно не обязано «подчиняться» разного рода формулам.

#### **4.5. Наследуемость у ели из естественных популяций**

В естественных насаждениях, где были изучены 7 популяций и 300 плюс-деревьев, коэффициент наследуемости высоты нам рассчитать не удалось, так как, в связи с большим объемом работ по заготовке образцов семян, контрольные деревья в них не выделялись. Но какое-то влияние размеров матерей на рост потомства здесь все-таки можно выяснить, с оговорками о том, что их размеры определял, конечно же, их возраст, который колебался от 65 до 150 лет, а также в меньшей степени условия местопроизрастания, классифицированные как  $C_2$  (ельники кисличники) и  $C_3$  (ельники липняковые). Влияние возраста было тем более интересно, что, несмотря на примерно одинаковые условия, высоты плюс-деревьев колебались от 25 до 36 м.

В тест-культурах плантационного типа, а также в обычных культурах («редких» и «густых») корреляции высот мать-семья оказалась близки к нулевым значениям и недостоверны (0.020 и -0,012 соответственно).

Коэффициент наследуемости по этим значениям рассчитывать некорректно, так как его значение будет смещено из-за отсутствия в выборке материнских деревьев средних и малых размеров. Однако «нулевые» корреляции все-таки показывают нам, что при увеличении высот матерей высоты их семей не увеличиваются. Не удовлетворившись корреляционным анализом, можно использовать далее анализ долей. Размах высот у плюсовых деревьев составлял 11 м, и целесообразно разделить их на три градации по высоте (табл. 4.7).

Табл. 4.7 – Частота лучших семей в потомстве плюс-деревьев ели, отобранных в естественных насаждениях в возрасте 65–150 лет

Показатели	Градации высот плюсовых деревьев			Вся выборка
	средние	просто высокие	самые высокие	
Пределы высот у матерей, м	25–28.5	29–31	31.5–36	25–36
Потомство в тест-культурах плантационного типа (редкие культуры)				
Всего семей в градации, шт.	82	131	87	300
В т.ч. с высотой 115% и более, %	8.5	7.6	6.9	7.67
Отношение к средней частоте	<b>1.11</b>	<b>1.00</b>	<b>0.90</b>	1.00
Потомство в тест-культурах обычного типа (густые культуры)				
Всего семей в градации, шт.	69	105	71	245
В т.ч. с высотой 115% и более, %	27.5	18.1	18.3	20.8
Отношение к средней частоте	<b>1.32</b>	0.87	0.88	1.00

И здесь неожиданно средние по размерам плюс-деревья (т.е. самые низкие в этой выборке), в сравнении с просто высокими и самыми высокими, дали повышенное число лучших семей: в редких культурах 8.5% против 6.9–7.6%, а в густых культурах 27.5% против 18.1 и 18.3% у высоких и самых высоких. Это в 1.11–1.32 раза больше, чем в целом по всей выборке. Различия между градациями еще больше и достигают в первой выборке 1.2 раза, а во второй – 1.5 раза, и различия этих частот достоверны. Сразу отметим, что эти данные подтверждают нецелесообразность доктрины обязательного стремления к отбору самых высоких родителей; достаточен отбор просто высоких матерей, о чем уже говорилось выше как для ели из популяций культур Теплоуховых, так и для сосны.

Как же объяснить эти падения частот? Попытки разделить общую выборку на выборки по ценопопуляциям (происхождениям), которых насчитывалось 7, не дали результата в связи с сокращением числа наблюдений в градациях и, как следствие, появлением резких колебаний в долях лучших семей.

Вместе с тем была надежда, что если снять (обнулить) влияние возраста матерей и перейти к среднему приросту материнского дерева, то это должно внести некоторую ясность по вопросу влияния скорости роста матерей на рост их потомства. Согласно основной идее плюсовой селекции, чем выше материнское дерево (и средний прирост дерева-матери), тем быстрее должно расти и потомство. Однако переход на прирост дал еще более неожиданные результаты (рис. 4.10).

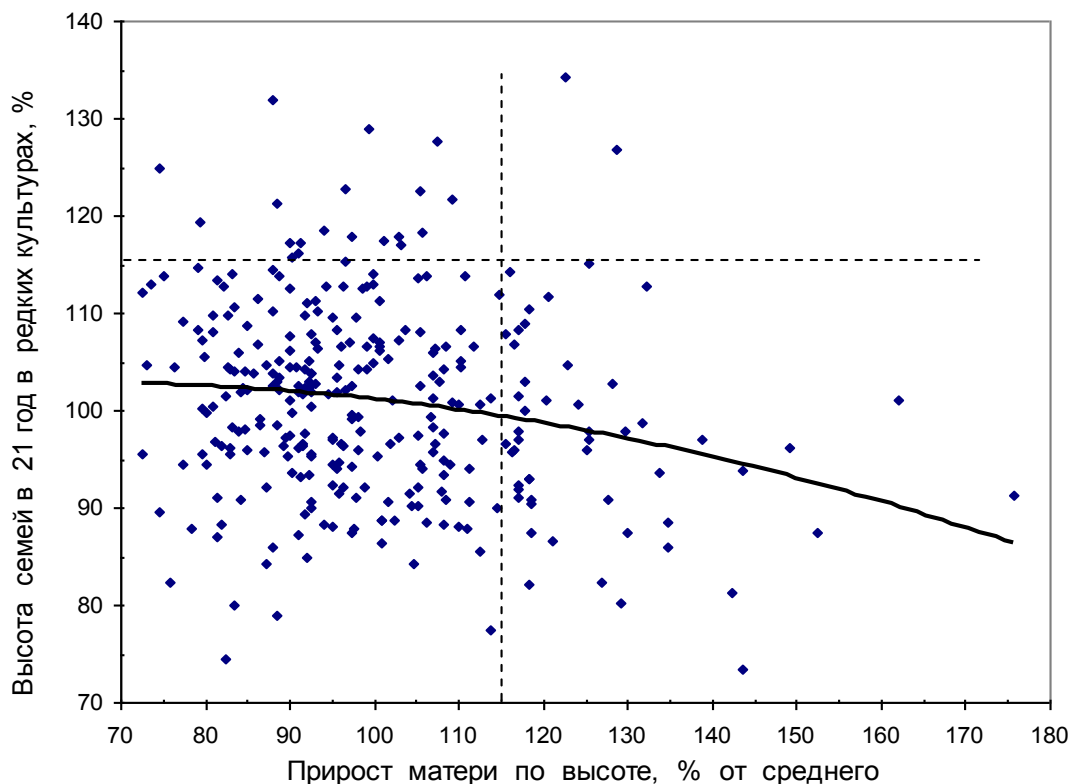


Рис. 4.10. Прирост по высоте плюс-деревьев ели из естественных популяций и высота их потомства в тест-культурах плантационного типа (отрицательная наследуемость скорости роста в высоту)

Показанная на этом рисунке корреляция между приростом матери по высоте и высотой семей оказалась  $r = -0.185 \pm 0.056$ . Связь отрицательна и достоверна при  $t = 3.32 > t_{0.05} = 2.0$ . Однако на участке густых тест-культур она оказалась практически нулевой ( $r = 0.03$ ).



Далее у этих матерей был рассчитан и прирост по диаметру, и его влияние на высоту семей было еще отрицательнее ( $r = -0.209 \pm 0.055$ ), а в густых культурах оно также было близким к нулю ( $r = 0.06$ ).

Объяснить этот весьма неожиданный экспериментальный факт, тем не менее, можно, если полагать, что потомствам некоторых плюсов-деревьев (восемь точек в правой части поля) условия в культурах плантационного типа «не нравятся» и подходят мало, и их потомство снижает там высоту.

Все эти явления наталкивают на мысль о том, что здесь «работает» эпигенетика или, как мы образно пояснили выше, проявляет себя в потомстве некая «память» о том, в каких условиях развивались их родители. По-видимому, для ели, происходящей из естественных насаждений, больше подходят густые культуры и ее наследуемость в них нейтральна, а в более редких плантационных посадках она меняет свой рост, и ее наследуемость становится отрицательной. Поэтому ель из естественных насаждений менее подходит для программы селекции с ориентацией на плантационное выращивание; здесь лучше использовать исходный материал из старых культур, где «память» потомства уже настроилась на выращивание в более комфортных условиях ослабленной конкуренции, и в разреженных культурах плантационного типа ее наследуемость оказалась на вполне приличном уровне, с корреляцией высот мать×семья  $r = 0.185 \pm 0.065$ , о чем шел разговор выше.

В следующих разделах мы покажем, во-первых, что образ «памяти» взят не случайно, и он связан, скорее всего, с перераспределением в родительских древостоях *частоты правых и левых форм* деревьев, у которых генетически противоположная адаптация к конкуренции: левые предпочитают ее в ослабленном виде, а правые к ней вполне толерантны.

Во-вторых, мы уже приводили данные о том, что ель из культур Теплоуховых имеет больше признаков ели европейской, и поэтому она тяготеет к эволюции по другому типу, чем ель из естественных насаждений, имеющая шишки и семена меньших размеров, что характерно для ели сибирской. Заметим, что по лесосеменному районированию 1982 г. ель в Пермском крае была отнесена к ели сибирской. Поэтому для этого вида ели, а также для сосны обыкновенной отрицательная наследуемость *просто есть*, и этот экспериментальный факт следует учитывать в генетике и селекции этих хвойных видов, имеющих самое широкое промышленное использование и ареал на территории России.

#### 4.6. Как планировать сдвиг при массовом отборе?

В лесной селекции получение больших выборок для расчета наследуемости требует существенных затрат, поэтому возможный результат селекции многие исследователи рассчитывали большей частью теоретически, уходя от отбора контрольных деревьев и используя априорные значения  $h^2$ , ссылаясь на исследования других авторов.

Для предсказания эффективности массового отбора при семенном размножении рекомендуется использовать следующую простую формулу (Царев и др., 2010):

$$R = h^2 \times S \quad (4.1)$$

где  $R$  – генетический сдвиг;

$h^2$  – коэффициент наследуемости;

$S$  – селекционный дифференциал;

В иных интерпретациях генетический сдвиг называют селекционным эффектом (Ефимов, 1997) сдвигом при отборе, генетическим выигрышем, а также респонсом (*response* – ответ, отклик). Селекционер может воздействовать на него, увеличивая и наследуемость, и селекционный дифференциал. Однако получение даже достоверного значения  $h^2$  не гарантирует от ошибок в его интерпретации и применении, о чем мы подробно говорили выше.

Так, если взять выше рассчитанное для плюс-деревьев ели из культур Теплоуховых  $h^2 = 0.37 \pm 0.13$ , и выбрать превышение родителей по высоте 30%, то теоретически сдвиг высоты в потомстве составит  $30 \times 0.37 = 11.1\%$ . Но селекционный дифференциал, вообще говоря, нельзя определять, отталкиваясь от средней таксационной высоты древостоя, так как подавляющую часть урожая и пыльцы, т.е. генный пул семян, формируют деревья I, II и частично III классов Крафта. Средняя высота этих деревьев (т.е. лидирующих деревьев в господствующей части древостоя) выше таксационной высоты в средневозрастных насаждениях примерно на 10–15%, поэтому и превышение отобранных родителей над родителями, формирующими пул семян, составит не 30, а уже только 15–20%. Это понизит прогнозируемый сдвиг до 5.5–7.4%. Реально полученный сдвиг для ели (5.1%) оказался близок к этим откорректированным расчетам (см. рис. 4.8).

Кроме того, и это, вероятно, главный момент, состоит в том, что если наследуемость рассчитывают через коэффициент корреляции, то он характеризует только *линейную* связь. Приведенные же выше тренды связей

большей частью были криволинейны как для сосны, так и для ели; кроме того, практически равные частоты лучших семей в потомстве *просто* высоких и в потомстве *самых* высоких матерей эту криволинейность убедительно доказывают. В итоге стремление увеличивать селекционный дифференциал как можно сильнее не оправдывает себя; вполне достаточен отбор плюс-деревьев обычных размеров, с высотами от 110% и диаметрами от 130% по отношению к средним показателям, и нет нужды стремиться к отбору самых крупных плюс-деревьев. При этом формула (4.1) оказывается бесполезной для прогноза эффектов массового отбора, так как для такого прогноза нужна формула криволинейной связи мать-потомство (скорее всего, это будет полином 2 степени). Формула эта к тому же будет неточной в силу большого рассеивания точек на поле корреляции; вполне понятно также, что эта формула будет непригодна и для другой, даже «похожей» популяции, и об этом уже говорилось в самом начале главы.

Становится также очевидным, что программе массового отбора в лесной селекции должна предшествовать проверка его результативности, а сами по себе плюсовые деревья не приведут нас к генетическому сдвигу – нужно выяснить, *наследуется ли вообще* быстрота роста в популяции, вовлекаемой в селекцию. Для этого в испытательных культурах совершенно обязательны контроль – отдельно выращенное потомство, по меньшей мере, от 20–30 обычных деревьев, или, как крайний случай, просто смешанное потомство из семян производственного сбора того же типа леса.

Получаемые после выполнения этого условия оценки роста по отношению к контролю вполне могут оказаться и с эффектом, близким к нулю – как это случилось на приведенных выше примерах для сосны ПЛСУ, а также для ели из естественных популяций. И этот факт не является каким-то особым случаем, так как отрицательные результаты плюсовой селекции наблюдались и в республике Коми (Туркин, 2007). Более того, анализ истории лесной селекции в России показал, что во множестве других случаев ее эффект просто не рассчитывали, так как контроль просто отсутствовал.

В таком случае акцент на плюсовую селекцию, как основное направление работ, следует пока оставить, и заняться исключительно отбором вначале популяций по их потомству, и только затем уже – отбором плюс-деревьев в лучших из них, т.е. индивидуальной селекцией в самом широком исполнении. В результате маточниками могут оказаться и типичные средние деревья, взятые в качестве контрольных, если их потомство окажется быстрорастущим. Тогда и

затраты на испытания их потомства в качестве контроля не будут напрасными. И здесь нет «отрицания» плюсовой селекции как метода. Просто он не может быть единственным. Нужна его проверка в каждой популяции, а для этого нужно испытать много семей, а большое число семей – это уже индивидуальный отбор по потомству. Но выходит он на первый план лишь *после* селекции популяций.

*Контрольные вопросы:*

1. Коэффициент наследуемости при семенном размножении, ожидаемые значения, ее статистическая ошибка и необходимые объемы выборки для ее определения.
2. Наследуемость у сосны в разном возрасте; снижение корреляций мать×семья к возрасту 18 лет по 13 выборкам. Частоты лучших семей у низких, средних, высоких и самых высоких матерей (итоги табл.4.4).
3. Наследуемость у сосны на разных почвах; положительная и «отрицательная» наследуемость (табл. 4.5; рис 4.6, рис. 4.7).
4. Наследуемость у ели в потомстве культур Теплоуховых, ее значение и частоты лучших семей у низких, средних, просто высоких и самых высоких матерей (рис. 4.8; табл.4.6).
5. Наследуемость у ели из естественных популяций – частота лучших семей у средних, высоких и самых высоких матерей в редких и густых культурах (табл. 4.6), влияние прироста матери на потомство (рис. 4.10).
6. Как планировать сдвиг при массовом отборе? Как выяснить, наследуется ли быстрота роста в популяции, вовлекаемой в селекцию.

## Глава 5. ОБЩАЯ КОМБИНАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ И РОСТ ПОТОМСТВА В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ

### 5.1. Рост семей в разных условиях

Изучение роста семей в разных условиях проведено с измерениями их высот в 4-18 лет на песчаных, супесчаных и суглинистых почвах. Первый опыт был на потомстве сосны Очерского ПЛСУ, 59 семей которого испытывали в следующих двух условиях:

- питомник 2 года и культуры на супеси (биотоп В<sub>2</sub>), возраст 4 года;
- теплица 2 года и культуры на суглинке (биотоп С<sub>2</sub>), возраст 6 лет.

Корреляция между высотами семей на супеси и суглинке здесь оказалась недостоверной ( $r = 0.19 \pm 0.13$ ).

Далее эти культуры погибли от повреждения лосем, поэтому в следующем опыте часть семей выращивали в школе. В этом опыте испытывали Нижне-Курьинские семьи, и также в двух условиях: на песчаной почве в школе до 7 лет (эдатопа А<sub>1</sub>), и в культурах на супеси до 18 лет (эдатопа В<sub>2</sub>). Различия в густоте посадки были очень большие: в школе 360 тыс., а в культурах 5.3 тыс. шт./га. Т.е. были еще и существенные различия в густоте выращивания. Однако корреляции между высотами семей в этих разных условиях оказались в основном все-таки достоверными при  $t_{\phi} > t_{0.05} = 1.96$  (табл. 5.1).

Табл. 5.1 – Корреляция между высотами семей сосны на песчаной почве в эдатопах А<sub>1</sub> и В<sub>2</sub>

Вариант опыта	Число пар семей, шт.	Корреляции		Достоверность корреляции, $t_{\phi}$
		r	ошибка r	
В 5 лет высоты семей в школе коррелируют с их высотами в культурах в возрасте:				
6 лет	122	0,36*	±0,08	4,50
12 лет	122	0,22*	±0,09	2,44
18 лет	122	0,27*	±0,08	3,38
В 7 лет высоты семей в школе коррелируют с их высотами в культурах в возрасте:				
6 лет	122	0,36*	±0,08	4,50
12 лет	122	0,16	±0,09	1,78
18 лет	122	0,30*	±0,08	3,75
<b>В среднем</b>	<b>122</b>	<b>0,28*</b>	<b>± 0,08</b>	<b>3,50</b>

\* - корреляция достоверна

Корреляции эти отражают *экологическую устойчивость* роста семей, и устойчивость эта оказалась слабой: 3 измерения их высот в культурах в 6, 12 и 18 лет в эдатопе В<sub>2</sub> коррелировали с высотой этих же семей в школе в 5 и 7 лет в эдатопе А<sub>1</sub> со средним коэффициенте корреляции  $r = 0.28 \pm 0.08$ .

Еще один опыт моделировал снижение инсоляции при выращивании сеянцев. Опыт включал 4 повторности, и одну часть грядки загораживали от солнца в утреннее время на 2 часа. Опыт назвали «свет-тень» и длился он всего лишь 1 год. Далее семьи выращивали сначала в школе 2 года, а затем в культурах до 18 лет. Первоначально было 30 семей, но из-за недостатка площади в культуры высадили только 16 семей с представленностью быстро-медленно- и среднерастущих семей (табл. 5.2).

Табл. 5.2 – Влияние затенения сеянцев на 2 часа на рост растений и семей сосны в школе и в культурах в 3, 12 и 18 лет

Вариант опыта	Число, шт.		Средняя высота см	Ошибка среднего, см	Различие, t	вариация		r	Ошибка r
	семей	растений				общая	семей		
Школа, 3 года									
свет	30	1510	19,63	0,13	0,33	25,2	7,9	0,43*	0,15
тень	30	1460	19,69	0,13		24,8	7,0		
Культуры, 12 лет									
свет	16	360	250,4	3,21	1,38	24,2	11,8	0,02	0,25
тень	16	331	244,24	3,14		23	10,9		
Культуры, 18 лет									
свет	16	353	607,0	5,28	1,99	16,4	6,4	0,18	0,24
тень	16	301	591,2	5,94		17,3	4,1		
* - корреляция достоверна									

Сравнение показало, что «световые» и «теньевые» семьи достоверно коррелировали по высоте в 3 года в школе ( $r = 0.43 \pm 0.15$ ), но в целом теньевые растения не отличались от световых по высоте ( $t = 0.33 < t_{0.05} = 1.96$ ). Однако в 18 лет в культурах различия в их высотах оказались уже достоверны ( $t = 1.99 > t_{0.05} = 1.96$ ) и связь между высотами семей исчезла.

Сложно объяснить данные этого опыта, и сразу приходит мысль о малых выборках на семью и малом их числе, т.е. различия, в общем, могут быть случайны; но можно и предположить, что разная инсоляция в самом начале развития сеянцев имела длительное последствие, которое выразилось в «расхождении» роста семей в культурах к 18 годам, тогда как в 3 года семьи еще имели общий тренд роста. И тогда данный опыт показывает, насколько отсрочен во времени может быть ответ семей даже на небольшое изменение

условий в самом начале их развития. Поэтому соблюдение исключительно одинаковых условий выращивания потомства совершенно обязательно; но даже в кажущихся однородными условиях, специально выравненных для селекционного опыта, нужны многократные повторения посевов в разных местах питомника, т.е. повторности опыта.

Таким образом, изучение роста 197 семей сосны одного урожая семян при испытании на песчаных, супесчаных и суглинистых почвах в эдатопах  $A_1$ ,  $B_2$  и  $C_2$  в течение 5–18 лет показало, что между ростом семей в этих разных условиях существуют очень слабые корреляции на уровне 0.19–0.28. При таких слабых связях прогнозировать рост семей невозможно. Поэтому нужно просто находить потомства с устойчивым ростом в меняющихся условиях среды.

## **5.2. Рост потомства из семян разных урожаев**

Генетическая ценность родительских деревьев выражается в терминах комбинационной способности – общей (ОКС) и специфической (СКС), которые отражают типы взаимодействия между аллелями в генном локусе. ОКС отражает ту часть, которую родитель может передать потомству независимо от того, какие другие родители вовлечены в скрещивание и представляет аддитивный тип действия генов. Поэтому родители с высокой ОКС рассматриваются как хорошие партнеры для скрещиваний, и лесные селекционные программы во многих странах используют чаще всего именно отбор на ОКС (Царев и др., 2010). СКС отражает доминантное или эпистатическое взаимодействие между специфическими аллелями или генными локусами и ее получают после контролируемых скрещиваний, результаты которых мы рассматривать не будем.

Общую комбинационную способность выражают в процентах высоты семей по отношению к контролю (или к средней высоте всех растений в опыте) и получают оценки генетической ценности родителей, по которым рассчитывают ожидаемое улучшение для ЛСП-2. Оценки ОКС получают при изучении потомства от свободного опыления – семей полусибов. Так как состав опылителей меняется, то необходимы испытания по меньшей мере семян от трех урожаев (Шутяев, 2011; Указания..., 2000; Положение..., 1994). Однако используют оценки и по одному урожаю (Ефимов, 1997; Туркин, 2007; Шейкина, 2004). Однако ниже мы покажем, что оценки по одному урожаю семян очень ненадежны.

Рост потомства из семян от урожаев разных лет изучался на всех четырех ПЛСУ, но представленность семей была разной, и это определялось стратегией работ, а именно, ступенчатым сокращением числа испытываемых семей в каждом последующем испытании. Такое сокращение определял и дефицит площадей, пригодных для создания тест-культур. При этом для сбора семян во второй раз отбирали матерей с высокой семенной продуктивностью, средними и тяжелыми семенами и с показателями роста их семей в ранее проведенных испытаниях не менее 110% от контроля.

Корреляции высот семей, выращенных из семян двух урожаев от трех участков: Очерского, Пермского и Левшинского, в возрасте растений 3-9 лет оказались недостоверными. Однако для Нижне-Курьинских семей из 6 корреляций 5 оказались достоверны, и только в случае с самым малым числом наблюдений (14 пар) связь оказалась близка к нулю (табл. 5.3).

Табл. 5.3 – Корреляции высот семей сосны от урожаев разных лет

Лесосеменной участок	Годы сбора семян	Возраст, лет	Число семей	r	Ошибка r
Очерский	1977-1985	3-9	36	0,03	0,17
Пермский	1979-1984	4-4	21	0,04	0,22
Левшино 1	1979-1984	3-4	23	0,30	0,21
Левшино 2	1985-1990	9-4	40	-0,22	0,16
Нижне-Курьинский	1982-1983	18-18	29	0,17*	0,03
	1982-1985	18-9	109	0,31*	0,01
	1982-1990	18-4	34	0,38*	0,02
	1983-1985	18-9	28	0,24*	0,03
	1983-1990	18-4	14	-0,06	0,07
	1985-1990	9-4	34	0,38*	0,02
Итого		3-18	368		
В среднем				0,16*	0,05

\* - корреляция достоверна

В целом по всем опытам оценка по 368 парам семей дает среднее значение корреляции  $r = 0.16 \pm 0.05$ . Такой низкий уровень связи не позволяет по семенам одного из урожаев прогнозировать рост потомства из семян другого урожая. Возникает непростая задача выяснения минимума репродукций для определения ОКС с точностью, приемлемой для отбора элитных деревьев.



### 5.3. ОКС и морфотип лучших матерей Очерского ПЛСУ\*

Следующим этапом работ было выяснение прогностической ценности значений ОКС, полученных в результате испытания семян трех урожаев, как это и рекомендуется. Отбор на ОКС матерей Очерского участка проведен в результате изучения потомства 129 деревьев. Их число постепенно сокращали в каждом следующем испытании, с учетом данных о росте потомства в возрасте 4-6 лет от урожая предыдущего. После 4 испытаний тремя урожаями была сформирована группа из 7 матерей, у которых хотя бы в одном испытании высота семьи была более 110% (табл. 5.4).

Табл. 5.4 – ОКС лучших семей Очерского ПЛСУ в испытаниях семенами трех урожаев в 4 различных условиях до возраста 3-9 лет

Ранг матери по ОКС	Число опытов	Год урожая и возраст семей				ОКС, %	Общее число растений, шт.	Ошибка ОКС, ±%
		1977		1985	1990			
		6 лет	4 года	9 лет	4 года			
1	4	139	131	120	99,4	122,3	131	1,9
2	4	119	123	100	122,6	116,2	112	2,1
3	4	117	100	108	103,2	107,1	102	2,6
4	4	91	120	103	112,9	106,7	110	2,2
5	3		112	104	114,5	110,2	115	2,3
6	3	118	105	103		108,7	113	1,9
7	3		117	105	98,9	107,0	91	1,8
Среднее	3,6	116,7	115,4	106,1	108,6	111,1	110,6	2,1

Эти 7 матерей были селекционированы в результате ступенчатого отбора из 129 деревьев; следовательно, отбор матерей с высокими значениями ОКС по трем урожаям произведен с интенсивностью  $7/129=0.05$ . Морфометрические признаки у этих лучших маточников имеют некоторые особенности (табл. 5.5).

Табл. 5.5 – Морфометрия лучших по ОКС маточников на Очерском ПЛСУ

Ранг матери по ОКС	Число опытов	ОКС, %	Морфометрические признаки матери					
			высота. % от средней	размер шишек, индекс	балл плодоношения	число семян в шишке, шт.	масса семени, мг	окраска семени
1	4	122,3	123	K2	2,3	23,7	6,6	черная
2	4	116,2	106	K2	3,0	10,3	7,1	пестрая
3	4	107,1	98	K2	2,7	8,3	7,1	темная
4	4	106,7	100	C1	3,3	11,0	7,6	коричн
5	3	110,2	118	C2	2,0	11,3	6,9	светлая
6	3	108,7	97	K1	2,7	5,7	7,4	светлая
7	3	107,0	91	C1	2,0	17,3	6,7	светлая
Среднее		<b>111,1</b>	<b>105</b>	<b>C1-K2</b>	<b>2,6</b>	<b>12,5</b>	<b>7,06</b>	

Для морфотипа двух лучших матерей с ОКС 122.3 и 116.2% характерны высокая и средняя высота (106-123%), крупные шишки, 2-3 балл плодоношения, среднее и большое число семян в шишке (10.3-23.7 шт.), семена имеют среднюю массу (6.6-7.1 мг), черную и пеструю окраску.

По морфометрическим характеристикам лучших 7 матерей возможна так называемая «селекция по морфотипу элитного дерева». Для Очерского участка это будет отбор матерей следующего морфотипа:

- высота 0.91 и более от средней высоты деревьев по участку;
- размер шишек средний и крупный;
- выход семян (число семян в шишке) средний и высокий;
- масса семени 6.4-7.6 мг (средняя и выше);
- любая окраска семян.

Как видим, эти показатели лучших по потомству матерей свидетельствуют в пользу стабилизирующего отбора в этой ценопопуляции.

#### **5.4. ОКС матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ\***

Здесь измерено наибольшее число семей от четырех урожаев .

От первого урожая (1982 г.) в школе до 3-летнего возраста было выращено 234 семьи, из которых в культуры на супесчаную почву (эдатоп Б<sub>2</sub>) были высажены 122 семьи с измерениями в 6, 12 и 18 лет; от этого же урожая параллельно 233 семьи выращивали в теплице 1 год с пересадкой в школу на песчаную почву (эдатоп А<sub>2</sub>), где их выращивали до 7 лет. Результаты помещены ниже (табл. 5.6).

Табл. 5.6 – ОКС матерей сосны Нижне-Курьинского ПЛСУ по 3 и 4 урожаем в 3-6 испытаниях потомства (фрагмент списка из 114 матерей)

Ранг матери по ОКС-3	Высоты семей по годам урожая, возраст и шифр испытания (в скобках), %						Число растений, шт.	ОКС, %		Ошибки ОКС, ±%	Число испытаний, шт.
	1982 18 лет (1)	1982 7 лет, школа (1ш)	1983 18лет свет (2)	1983 18лет тьень (2 т)	1985 9 лет (3)	1990 4года (4)		ОКС-3	ОКС-4		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	122,9	124			113	117,2	112	120	119,3	1,9	4
2	121,8	121	122	113	114	108,3	137	118,4	116,7	1,7	6
3	132,2	120	112		109	107,4	124	118,3	116,1	2,1	5
4	111,4	122	119		116	114,7	156	117,1	116,6	1,7	5
5	119,2	108			116	104,7	118	114,4	112	2,1	4
6	110,1	110	119	108	123	106,3	149	113,9	112,6	1,7	6
7	116,6	111			114	105,5	112	113,9	111,8	2,1	4
8	101,1	124			115	98,8	113	113,4	109,7	2,2	4
9	120,7	95			123		77	112,9	112,9	2,5	3
10	113,2	104			119	107,9	122	112,1	111	2,3	4
11	121,6	98			115		78	111,5	111,5	3	3
12	115,6	106	126	114	94	110,3	171	111,2	111,1	1,4	6
13	102	119	116		107	110,4	121	110,9	110,8	2,3	5
14	106,1	117			109		87	110,7	110,7	2,6	3
15	99,1	117	107		118	122,2	116	110,4	112,7	2,1	5
16	111,5	124	106		99		68	110,1	110,1	2,2	4
17	103,9	111	117	113	106	106,6	130	110,1	109,5	1,8	6
18	113	116			101	101,6	109	110	107,9	2,5	4
19	111,7	104	113	116	101	101,1	135	109,2	107,8	2,1	6
20	111	113	112	113	97		112	109,1	109,1	1,9	5
21	113,6	107			106	98,9	92	108,9	106,4	2,1	4
22	101,3	111	109		113	110,3	147	108,6	108,9	1,6	5
23	107,3	110	107	110			75	108,5	108,5	2,6	4
24	114,7	111	98,9		109	106,9	139	108,4	108,1	2,2	5
25	113,2	109			103		101	108,4	108,4	1,9	3
26	112,5	105	117		99	105,2	94	108,3	107,7	1,7	5
27	117,9	106			101		71	108,3	108,3	1,8	3
28	107,3	107			110	104,9	120	108,1	107,3	2,2	4
29	113	109			102		77	108	108	2,7	3
30	110,6	95	113		113	110,3	128	108	108,5	2,1	5
31	109,9	107			107	101	124	108	106,2	2,6	4
32	107,3	105	112				56	107,9	107,9	2,9	3
33	100,6	109			114		95	107,9	107,9	2,4	3
34	109,9	105			105	111,3	125	106,6	107,8	1,9	4
35	105,8	107			107	102,9	112	106,6	105,7	2,1	4
36	104,8	108			106	106,3	117	106,3	106,3	2	4
37	107,4	107			104		80	106,1	106,1	2,5	3
38	110,6	110			97		122	105,9	105,9	2,6	3
39	104,1	90	115	113	106		137	105,8	105,8	1,5	5

Продолжение табл. 5.6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
40	103,9	94	115	99	116		103	105,6	105,6	1,6	5
41	106	100	105	110	107		166	105,5	105,5	1,4	5
41	112,1	107	99,6	110	98		131	105,4	105,4	1,6	5
43	115,3	104			96		104	105,1	105,1	1,9	3
44	104,8	108			102		80	104,9	104,9	2,4	3
45	109,7	108			97		42	104,9	104,9	3,2	3
46	109,7	96			109		53	104,9	104,9	3	3
47	102,6	111			101	97,1	93	104,9	102,9	2,1	4
48	111,4	95			108	109,5	98	104,8	106	1,9	4
49	106,7	103			104		87	104,6	104,6	2,5	3
50		103			106	100,1	88	104,5	103	2,4	3
51	104,1	102	112	103	101	93,5	134	104,4	102,6	1,4	6
52	112,5				96		61	104,3	104,3	2,9	2
53	94,6	112			106	94,8	117	104,2	101,9	2,2	4
54	108,4	95			109		61	104,1	104,1	2,5	3
55	104,3	87	122	110	97		114	104,1	104,1	1,7	5
56	115,8	90	112		99		79	104,1	104,1	2,4	4
57	108	90			114	107,7	102	104	104,9	2,1	4
58	109,9	105			97		93	104	104	2,5	3
59	113,4	98			100		102	103,8	103,8	2,5	3
60	105,2	99			107		86	103,7	103,7	2,6	3
61	101,9	105			104	113,5	113	103,6	106,1	2	4
62	109,9	103			97		88	103,3	103,3	2,3	3
63	100,2	100			109		67	103,1	103,1	2,9	3
34	98,9	95			115		68	103	103	2,7	3
65	99,8	99			110	103,8	108	102,9	103,2	2,1	4
66	111,5	89			108		80	102,8	102,8	2,4	3
67		89	112	110	100		93	102,8	102,8	2,3	4
68	111	100			97		95	102,7	102,7	1,9	3
69	100,7	105			102		52	102,6	102,6	2,8	3
70	119,6	103			85		50	102,5	102,5	3,2	3
71	111	94			102		79	102,3	102,3	2,6	3
72	99,6	113			93		91	101,9	101,9	1,9	3
73	105,4	99			101		66	101,8	101,8	2,4	3
74	99,3	100			106		70	101,8	101,8	3	3
75	106	106			93		79	101,7	101,7	2,8	3
76	102,8	93			109		91	101,6	101,6	2	3
77	103,9	96	106	113	90		148	101,6	101,6	1,5	5
78	102,8	107			94		96	101,3	101,3	1,9	3
79	93,7	102			108		87	101,2	101,2	2,4	3
80	100,4	103			100		73	101,1	101,1	2,5	3
81	107,3	90			106		67	101,1	101,1	3	3
82	100,2	105			98		95	101,1	101,1	2,7	3
83	109,7	89			104		88	100,9	100,9	2,3	3
84	98	100			104	101,3	70	100,7	100,8	2,9	4
Среднее	108,4	104,5	112,5	110,3	105,1	106,0	99,6	106,5	106,2	2,2	3,8

Кроме того, от второго урожая (1983 г.) вырастили 30 семей, 16 из которых с затенением сеянцев на 2 часа; оба варианта высадили в те же культуры с измерениями в 6, 12 и 18 лет.

От третьего урожая (1985 г.) получили 112 семей и высадили в культуры на песчаную почву (ТУМ А<sub>2</sub>) с измерениями в 7 и 9 лет.

От четвертого урожая (1990 г.) испытали 34 семьи с выращиванием 1 год в теплице и далее в школе до 4 лет.

По этим результатам оказалось интересно выяснить, насколько точно оценка ОКС матери по потомствам 3-х урожаев семян, которая рекомендуется в качестве обязательной, может выступать в качестве оценки ее генетического преимущества, и как оно далее проявляется в четвертом урожае. Поэтому в этой большой таблице мы рассчитали два значения ОКС: по всем 6 испытаниям четырех урожаев (ОКС-4) и по 3-5 испытаниям трех урожаев (ОКС-3). Заметим, что в таблице этой приведена лишь часть данных, с границей по матери №84, замыкающей отбор образцов семян в четвертом урожае. Всего же оценки ОКС-3 были получены для 114 матерей, но в таблице показаны только 84 матери с ОКС-3 более 100%. В шапке таблицы введен шифр испытаний в графах с 3 по 7, отражающие порядковый номер урожая с 1 по 4 и отличия в экологии испытаний (ш – в школе, т – в тени), которые необходимы для понимания процедуры дальнейших расчетов.

Поясним, что у матерей с хорошо растущими потомствами испытывали 3 и 4 урожая, а у растущих медленно – 2 или 3 репродукции. Перед сбором четвертого урожая данные всех испытаний были обобщены и выбраны 34 матери, в основном лучшие по средним высотам их семей; несколько матерей забраковали по причине их низкой семенной продуктивности.

Далее рассмотрим случаи объединения высот семей из любых двух урожаев и обозначим среднюю высоту потомства в них как ОКС-2. Корреляции между ОКС-2 с неповторяющимися урожаями оказались слабые и в 5 случаях из 6 возможных комбинаций были недостоверны (табл. 5.7).

Это говорит о том, что оценка ОКС по двум урожаям ненадежна; нужна ее оценка по большему числу урожаев.

Другое сравнение оценок в виде комбинаций ОКС-2 с общей ОКС-4 и корреляция их значений, как связи части и целого, показало, что они оказываются в среднем довольно высокими ( $r = 0.74 \pm 0.03$ ). Связи высоки по

той простой причине, что в ОКС-4 входят ее части в виде ОКС-2, и входят как половина ее значений, задействованных для расчета.

Табл. 5.7 – Комбинации объединения высот семей в двух испытаниях разными урожаями и связи между ОКС, полученными в этих комбинациях

Возможные комбинации испытаний и корреляции $r$ между ОКС по 2 урожаям с ОКС по 4 испытаниям (корреляция части и целого)					Корреляции $r$ между двумя значениями ОКС-2, в которых года урожая не повторяются			
Комбинация двух испытаний (ОКС-2), шифры по табл. 5.6	Возраст в образованной паре, лет		$r$	Число пар	Комбинация двух ОКС-2, шифры по табл. 5.6	$r$	Число пар	Ошибка $r$
	первый	второй						
1 – 2	18	18	0,55	14	1 – 2 и 3 – 4	-0,18	14	0,26
1 – 3	18	9	0,79	34	1ш – 2 и 3 – 4	0,30	14	0,24
1 – 4	18	4	0,83	34	1 – 3 и 2 – 4	0,22	15	0,25
1ш – 2	7	18	0,81	14	1ш – 3 и 2 – 4	0,33	15	0,23
1ш – 3	7	9	0,75	34	1 – 4 и 2 – 3	0,31	14	0,24
1ш – 4	7	9	0,84	34	1ш – 4 и 2 – 3	0,47*	14	0,21
2 – 3	18	9	0,70	14				
2 – 4	18	4	0,68	15				
2т – 3	18	9	0,77	12				
3 – 4	9	4	0,67	33				
Итого				238			86	
В среднем	13,8	9,3	0,74			0,24		0,10

\* - корреляция достоверна при  $t_{0.10}$

Эти высокие связи позволяют проводить отбор на ОКС всего по 2 урожаям, но только если значение ОКС-2 использовать как критерий для сепарации матерей перед закладкой следующих испытаний. Моделирование сепарации матерей для двух случаев типичных корреляций ОКС-2 с ОКС-4, со значениями корреляций 0.75 и 0.67, близких к среднему значению, показывает, что критерий отбора по ОКС-2 можно принять на уровне 108-109%. При таком критерии для ступенчатого отбора мы сможем захватить почти всех матерей (10 из 11) с высокими в будущем значениями ОКС-4 (рис. 5.1).

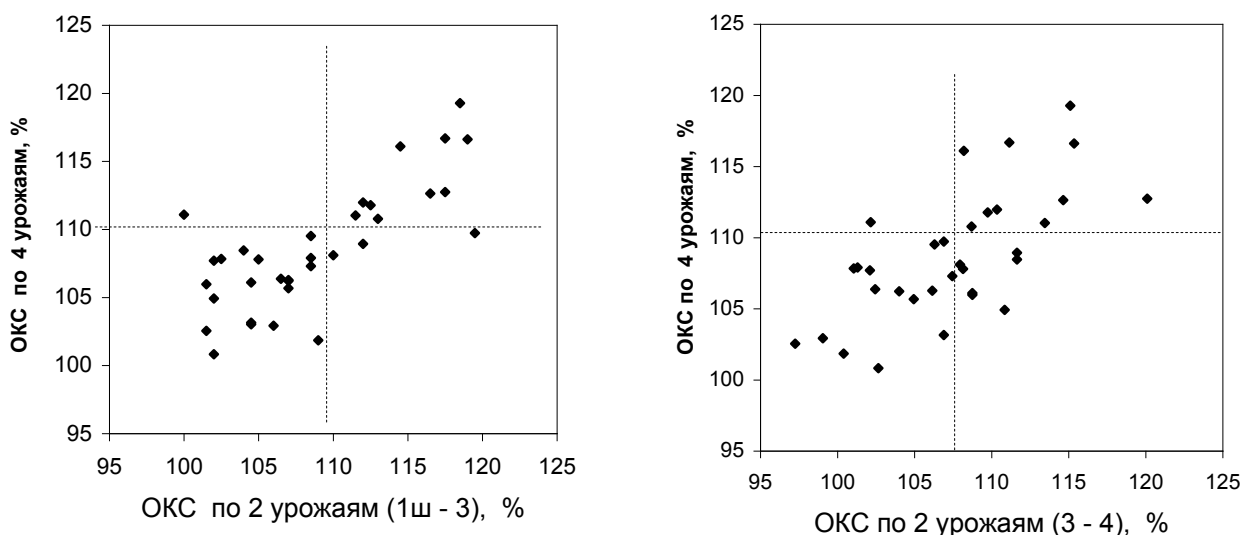


Рис. 5.1 – Связь между значениями ОКС, полученными в результате изучения потомства по 4 урожаям семян с ОКС по 2 урожаям, в возрасте семей 7 и 9 лет (слева) и в возрасте семей 4 и 9 лет (справа)

Отбор по ОКС-2 позволит реализовать *идею ступенчатых испытаний*. В самом деле, можно не проводить далее испытания для 19 из 34 матерей на левом, и для 15 из 33 матерей – на правом графике, с ОКС-2 менее 108–109%, что определит браковку матерей в 45–56% от их начального числа (см. рис. 5.1).

Таким образом, определение приблизительного значения ОКС по любым двум урожаям семян у сосны имеет высокий уровень связи с последующим ее определением в 4 урожаях ( $r = 0.74 \pm 0.03$ ). Эта мера позволяет отбирать 90% матерей с высокой в будущем ОКС (110% и более) при условии, что в 4–9 лет высота семей в этих репродукциях окажется в среднем не менее 108%. Такой отбор по ОКС-2 *в 2 раза сокращает* число испытываемых далее потомств и объемы закладки испытательных культур семенами последующих урожаев.

### 5.5. Морфотип лучших матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ

Наиболее ценный материал для ЛСП-2 от данного участка окажется при отборе интенсивностью около 3%, в результате которого можно выбрать 11 особей, сочетающих высокую ОКС с числом семян в шишках, на 40% превышающим средний уровень их выхода. Из представленных выше 84 деревьев (см. табл. 5.6) в качестве предварительно «элитных» мы отобрали 30 матерей с ОКС от 107% и более (табл. 5.8).

Табл. 5.8 – Морфотип матерей Нижне-Курьинского ПЛСУ, лучших по потомству в 4-6 испытаниях по 3-4 урожаям семян

Ранги матерей по ОКС	ОКС, %	Н матери, %	Размер шишек, индекс	Балл плодородности	Число семян в 1 шишке		Масса семени		Окраска
					среднее, шт.	% от среднего в популяции в 1982 г.	средняя, мг	% от среднего в популяции в 1982 г.	
1	119,3	111	K2	2,3	12	61	8,0	118	корич
2	116,7	*	K2	2,5	21	152	6,4	95	светл
3	116,6	96	C2	1,7	22	139	7,1	105	пестр
4	116,1	*	C2	2,0	17	122	6,1	90	темн
5	112,9	*	C1	2,0	26	113	6,5	96	светл
6	112,7	109	C2	2,7	14	122	7,5	111	светл
7	112,6	*	K2	2,3	22	143	7,4	110	пестр
8	112,0	104	C1	1,0	14	96	6,5	96	пестр
9	111,8	82	C1	2	12	65	8,5	126	пестр
10	111,7	90	C2	2	18	78	5,3	79	темн
11	111,5	97	C2	2,0	17	87	7,3	108	темн
12	111,1	102	C1	2,3	18	113	6,3	93	светл
13	111,0	*	C1	2,3	11	70	9,9	146	светл
14	110,8	98	K2	2,3	16	135	8,0	118	светл
15	110,7	*	C1	4,0	15	65	7,7	114	светл
16	110,1	93	C2	3,0	16	100	5,8	86	корич
17	109,7	94	C3	2,0	17	126	6,0	89	пестр
18	109,5	*	K2	2,5	21	130	5,8	86	темн
19	109,1	105	K2	2,5	22	135	6,7	99	пестр
20	108,9	*	K2	3,0	16	126	8,2	121	пестр
21	108,5	106	C2	2,5	27	135	6,6	97	корич
22	108,5	106	C1	2,0	16	130	6,5	96	светл
23	108,4	*	C1	2,0	25	109	6,5	96	корич
24	108,3	*	C1	2,0	11	48	7,2	107	темн
25	108,1	*	C2	3,3	16	122	7,0	104	темн
26	108,0	100	C1	2,0	28	135	6,5	96	темн
27	107,9	92	C3	1,5	13	87	5,0	75	светл
28	107,8	*	C1	3,3	21	165	5,9	87	светл
29	107,7	102	C1	2,0	14	122	8,0	118	темн
30	107,3	*	C2	3,0	21	135	7,4	110	темн
Число	30	17	30	30	30	30	30	30	30
Среднее	110,8	99,2		2,3	17,9	112,2	6,91	102,4	

Примечание: \* – была обрезка кроны; корич – коричневая; светл – светлая (светло-серая, белая); пестр – пестрая; темн – темная; K2 – крупные; C1– средне-крупные; C2 – типично средние; C3– средне-мелкие.



Интенсивность отбора этих 30 матерей по отношению к исходному материалу (всех деревьев популяции) составляет  $30/311=0.10$ , а по отношению к испытанным потомствам –  $30/234=0.13$ . Их морфотип имеет следующие особенности:

- высота 92 –111% от средней высоты деревьев по участку;
- размер шишек средний и крупный;
- число семян в шишке 13–28 шт. (среднее и высокое);
- масса семени 5.8–8.2 мг – средняя и выше (26 из 30 матерей);
- любая окраска семян.

В отношении массы семени следует отметить, что параметр 5.8–8.2 мг по отношению к средней массе семени в популяции (6.75 мг) может быть представлен как пределы массы семени 86–121% от среднепопуляционной. В него попадает 76% из изученных на участке деревьев. Это открывает определенные перспективы для предварительного отбора матерей по этому признаку, позволяя отбраковывать в популяции до четверти матерей *еще до начала испытаний их потомства*.

Кроме того, при сочетании отбора на ОКС с отбором на семенную продуктивность, у 10 из 11 деревьев с большим числом семян в шишках их семена оказались массой от 5.8 до 7.4 мг, т.е. в еще более узких пределах, и частота таких деревьев в популяции составляет всего 59 %. Эти параметры массы семени, близкие к средним значениям (86–110%), с теоретической стороны можно рассматривать как проявление стабилизирующего отбора, а в практическом плане сразу использовать еще на этапе сепарации образцов семян перед испытаниями, исключая до 40% матерей с низким содержанием семян в шишках и массой семени менее 0.86, а также более 1.10 от среднего. Все эти моменты можно отнести уже к *коррелятивной селекции*, о которой речь еще впереди.

Приведенные здесь результаты сложны для восприятия и запоминания и даны лишь как демонстрация самого процесса поиска наилучших практических решений. Применяя методы коррелятивной селекции, исследователь постоянно ведет поиск и комбинирует множество признаков, условия и факторы выращивания и смотрит, когда корреляции становятся достаточными для принятия эффективного решения с ощутимым результатом.

### *5.6. Паратипическое (лесоводственное) улучшение семян\**

Паратипическое (средовое) улучшение качества семян возникает из-за комфортных условий их образования. На ПЛСУ это последствия известных лесоводственных мероприятий – удаление мешающих деревьев, обрезка кроны для увеличения генеративного яруса, удобрение, посев сидератов и т.д. Шишки и семена формируются более тяжелые, их потомство растет лучше и это может быть ошибочно отнесено к «генетическому» улучшению; точно также ошибочно можно приписать подобное улучшение и семенам ЛСП, семенам из архива клонов, а также потомству, например, изначально редких культур, где условия более благоприятны, чем в сомкнутых древостоях. Поэтому разграничение общего улучшения роста потомства на паратипическое (лесоводственное, средовое) и генетическое (селекционное) нужно для выяснения действительного вклада усилий селекционера. Специально такой «компрометирующий» селекцию опыт никто не ставил; мы также воспользуемся уже имеющимися сведениями о росте семей сосны, применив специальную группировку данных.

В контроле для такого опыта были использованы семена производственного сбора из 5 ближних лесничеств. С ним сравнивали два варианта опыта: а) потомство смешанного образца семян 30 случайных деревьев ПЛСУ; б) потомство нескольких сотен семей, включенных в испытания. Детали испытаний описаны ранее, а здесь их результаты сгруппированы по эдатопам (табл. 5.9).

Всего по всем вариантам здесь было измерено: в контроле 1776 высот растений, в потомстве смешанного образца (семена ПЛСУ) – 717 высот, и 43 тыс. высот растений в семьях. Итог этого обширного опыта, помещенный внизу таблицы, показывает, что потомство смешанного образца (семена ПЛСУ) имеет среднюю высоту 106.1%, а средняя высота всех семей равна 105.6%. По вариантам превышения бывали иногда недостоверны ( $t_{\phi} < 2.0$  в 7 случаях из 17). Самые большие превышения были в эдатопе В<sub>2</sub> в 12 лет в семьях 1983 г. (116.3%), а наименьшие – в эдатопе А<sub>2</sub> в 5–9 лет.

Общая вариация высот в контроле, смешанном образце и общем потомстве всех семей колебались от 17.6 до 24%. Вариация между высотами семей оказалась намного меньше и колебалась от 5.7 до 12.6%.

Табл. 5.9 – Паратипическое улучшение роста потомства сосны

Возраст, лет	Варианты опыта	Число		Средняя высота (М)		Ошибки, ±см	Различия, t	Вариация (СW), %	
		вариантов	растений	см	%			общая	семей
Эдатоп В <sub>2</sub> потомство Н.Курья в культурах									
3	контроль	6	293	19,7	100	0,30		26,0	
	ПЛСУ 1982 г.	6	254	<b>21,2</b>	<b>107,2</b>	0,33	<b>3,22</b>	24,6	
	семьи 1982 г.	234	11790	<b>21,5</b>	<b>109,0</b>	0,05	<b>5,86</b>	24,1	7,8
	семьи 1983 г.	30	1495	20,0	101,5	0,13	0,90	25,7	8,0
12	контроль	5	101	213,5	100	5,27		24,7	
	ПЛСУ 1982 г.	5	108	<b>230,9</b>	<b>108,2</b>	5,85	<b>2,21</b>	26,2	
	семьи 1982 г.	121	2421	<b>233,6</b>	<b>109,4</b>	1,24	<b>3,71</b>	26,1	12,6
	семьи 1983 г.	30	656	<b>248,3</b>	<b>116,3</b>	2,44	<b>5,99</b>	25,1	10,6
18	контроль	5	96	537,4	100	12,35		22,4	
	ПЛСУ 1982 г.	5	105	561,8	104,5	10,46	1,51	19,0	
	семьи 1982 г.	121	2361	<b>563,2</b>	<b>104,8</b>	2,04	<b>2,23</b>	17,6	12,1
	семьи 1983 г.	30	646	<b>602,4</b>	<b>112,1</b>	4,30	<b>4,97</b>	18,1	5,7
Эдатоп А <sub>2</sub> потомство Н.Курья 1982 г. в школе									
5	контроль	6	151	62,6	100,0	1,19		23,4	
	ПЛСУ	6	112	64,9	103,6	1,17	1,37	19,1	
	семьи	233	5401	<b>65,2</b>	<b>104,2</b>	0,20	<b>2,17</b>	22,7	8,1
7	контроль	6	148	118,0	100	2,43		25,0	
	ПЛСУ	6	108	121,4	102,9	2,55	0,97	21,8	
	семьи.	233	5350	119,9	101,6	0,40	0,77	24,4	8,8
Эдатоп А <sub>2</sub> потомство разных ПЛСУ урожая 1985 г. в культурах									
9	контроль	7	987	141,37	100	1,02		22,7	
	ПЛСУ, все	3	138	<b>151,12</b>	<b>106,9</b>	2,76	<b>3,31</b>	21,4	
	Н.Курья	112	5388	<b>144,76</b>	<b>102,4</b>	0,44	<b>3,06</b>	22,1	8,4
	Очер	53	2672	140,95	99,7	0,65	0,33	23,9	9,5
	Левшино	134	5250	142,93	101,1	0,43	1,41	21,9	9,3
Итого по всем вариантам опыта									
3-18	контроль	35	1776		100			24	
	семена ПЛСУ	31	717		<b>106,1</b>		<b>6,1</b>	22,1	
	семьи	1331	43430		<b>105,6</b>		<b>10,0</b>	22,9	9,2

Примечание: Н.Курья – Нижняя Курья; жирным шрифтом выделены достоверные различия

Однако самым важным оказалось отличие в высотах в разных эдатопах; для этого высоты семей 1982 и 1983 гг. были объединены (рис. 5.2).

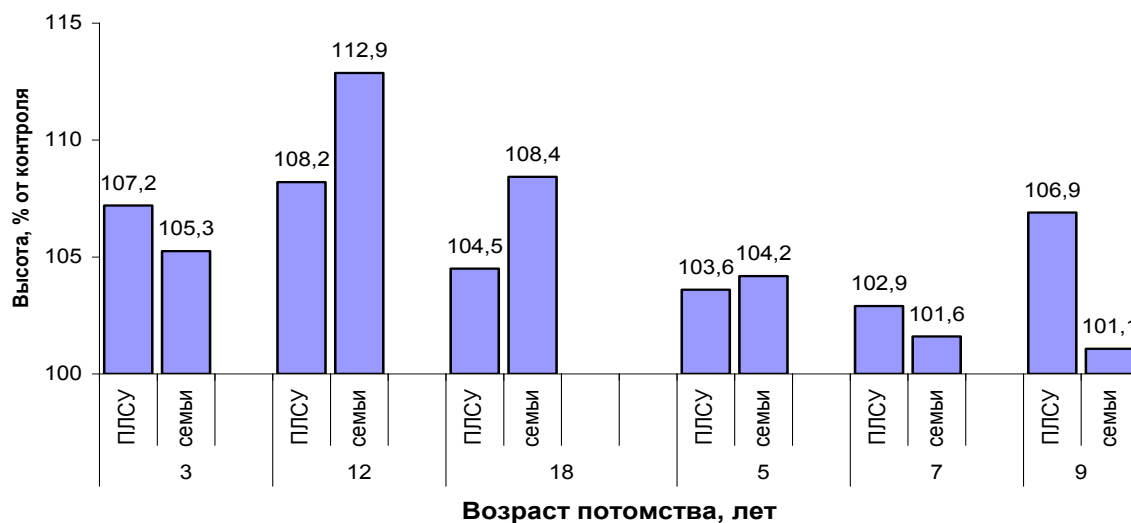


Рис. 5. 2 – Высота потомства сосны из семян общего сбора (ПЛУСУ) и высота во всех выращенных семьях (семьи) в эдатопе В<sub>2</sub> в левой половине рисунка, и в эдатопе А<sub>2</sub> – в правой половине.

Хорошо видно, что в левой половине рисунка в эдатопе В<sub>2</sub> потомство ПЛУСУ и его семьи растут заметно лучше. Усреднение всех высот семей на супеси В<sub>2</sub> дает среднее превышение 8.9%, а на песчаных почвах в эдатопе А<sub>2</sub> оно оказывается только 2.3%. Очевидно, что эти различия связаны с совпадением или несовпадением в эдатопах материнских и дочерних насаждений. Материнские деревья на ПЛУСУ формировались в условиях В<sub>2</sub> в кисличниках на супеси и на суглинистых почвах, а испытательные культуры – в условиях А<sub>2</sub> в брусничнике на песчаной почве, и очевидная сухость эдатопа А<sub>2</sub> снизила превосходство в росте потомства ПЛУСУ.

Таким образом, при совпадении эдатопа ПЛУСУ и эдатопа дочерних культур потомство сосны в возрасте до 18 лет растет лучше контроля на 8.9%. Но если потомство выращивают на более сухих почвах, то превышение снижается до 2.3%. Если же взять все дочерние культуры без деления на эдатопы, то совокупное потомство всех семей ПЛУСУ растет лучше контроля в среднем на 5.6%. И растет оно лучше просто потому, что семена на ПЛУСУ формировались в более комфортных условиях. Это и будет паратипическим эффектом или паратипическим (лесоводственным) улучшением семян.

### 5.7. Действительное генетическое улучшение\*

Данных в литературе о росте потомства ПЛСУ в других, например, более влажных эдатопах, пока нет. Поэтому воспользуемся полученным выше паратипическим эффектом в 5.6% для определения *действительного* селекционного улучшения семян в результате, например, отбора на ОКС. Для этого паратипический эффект (5.6%) следует вычесть из оценок ОКС, полученных выше, и тогда мы найдем действительную величину генетического выигрыша при использовании результатов индивидуального отбора.

Например, отберем на Нижне-Курьинском участке 11 матерей с рангами по ОКС 2, 3, 7, 14, 18, 19, 21, 22, 26, 28, 30 (см. табл. 5.8).

Они обеспечат увеличение выхода семян на 40% и среднее значение ОКС 110.5%. Если из превышения ОКС над контролем (10.5%) вычесть паратипический эффект (5.6%), то получим действительный сдвиг при отборе (генетический выигрыш), равный 4.9%.

Сравнивая паратипический эффект и генетическое улучшение, отметим их практически одинаковый вклад в повышение продуктивности потомства.

Далее интересно рассчитать некое теоретически возможное повышение продуктивности потомства. Для этого воспользуемся вариацией высот семей. По всем опытам она оказалась в среднем равной  $CV = 9.2\%$  (см. табл. 5.9).

Теоретически при распределении высот, близком к нормальному, и для уровня  $t_{0.01}$  пределы  $M \pm 2.67 \times CV$  будут охватывать 99% частот с их максимальным значением  $105.6 + (2.67 \times 9.2) \approx 130\%$ . Больше, чем с высотой в 130%, окажется только 0.5% семей, и это значение высоты можно считать предельным. Далее сделаем допущение, что *во всех* испытаниях мы будем отбирать потомства с высотами не менее 110%. Тогда теоретически возможен отбор матерей со средней ОКС  $\approx (130 + 110) / 2 \approx 120\%$ . Т.е. максимальный *средний* эффект отбора на ОКС может составить 20%. В него входит паратипический эффект (5.6%) и поэтому действительное генетическое улучшение составит  $20.0 - 5.6 = 14.4\%$ .

### 5.8. Выводы и рекомендации для селекции на ОКС\*

Общая интенсивность отбора на ОКС определится перемножением интенсивностей отбора во всех испытаниях, определяемых в непосредственно проводимых опытах. До опыта, т.е. априорно, ее можно определить для вовлекаемой в селекцию популяции только приблизительно. Например, если в

первом опыте ее принять равной 0.15, во втором – 0.30 и в третьем – 0.50, то в целом для трех испытаний интенсивность отбора составит  $0.15 \times 0.30 \times 0.50 = 0.022$  или 2.2%. Следовательно, для отбора 50 маточников для ЛСП-2 нужно испытать потомство  $50 / 0.022 = 2270$  деревьев. Это будет *минимальный объем исходного материала* для результативной селекции сосны на ОКС.

Таким образом, использование семян ПЛСУ на основе испытаний потомства от 910 деревьев сосны (43 тыс. растений), показанное выше, позволяет сделать следующие выводы.

1. Улучшение условий формирования семян на ПЛСУ увеличивает высоту их 3-18-летнего потомства в культурах в среднем на 5.6%. Этот эффект является следствием лесоводственных мероприятий, относится к паратипическим эффектам и не является эффектом селекционных усилий.

2. При совпадении эдатопов ПЛСУ и условий выращивания их потомства в культурах рост потомства увеличивается на 8.9%, а при несовпадении и выращивании в более сухих условиях – только на 2.3%.

3. Сочетание отбора матерей на ОКС и на урожайность увеличивает выход семян из шишек на 40% с получением среднего значения ОКС 110.5%. Если из полученного превышения ОКС (10.5%) вычесть *паратипический (лесоводственный) эффект* (5.6%), то получаем действительный эффект селекции на ОКС, равный 4.9%.

4. Теоретически на ПЛСУ сосны максимальный эффект при отборе на ОКС может быть 20%. В него входит улучшающий *лесоводственный эффект* (5.6%), и собственно селекционное улучшение составит примерно 14%.

#### *Контрольные вопросы:*

1. Какими бывают корреляции высот семей сосны от урожаев разных лет (табл. 5.3), идея ступенчатых испытаний, сколько урожаев нужно испытать (рис. 5.1) и какой должна быть интенсивность отбора на ОКС.

2. Морфотип лучших матерей Нижне-Курынского ПЛСУ при отборе на ОКС; как его осуществляли (разделы 5.4-5.5).

## Глава 6. КОРРЕЛЯТИВНАЯ СЕЛЕКЦИЯ СОСНЫ

С конца XIX и в начале XX века селекция сельскохозяйственных растений и животных всецело базировалась на эмпирически установленных корреляционных связях. Развитие биометрии придало новый импульс в их использовании и корреляции пронизывали всю селекционную работу тех лет. Далее были введены понятия о факторах, действующих на биоту. Для растений их подразделяют на ценотические (плотность ценоза, размещение растений), и на абиотические, действующими извне (климат, температура, химические элементы). Было введено также понятие фенотипической (наблюдаемой) корреляции, и ее оказалось возможным разделить на средовую и генетическую. Для последней привлекается сложный аппарат расчета через множественные корреляции, определяемые для компонентных признаков; для деревьев это объем ствола, компоненты которого диаметр и высота, а также урожай семян, где компоненты число шишек на дереве и выход семян из 1 шишки. Сложность состоит в том, что для их расчета нужно определить их и у матерей, и у потомства. В связи с этим в семьях нужно измерять и высоту, и диаметр растений, что сразу удваивает объем работ.

В лесной селекции они пока не получили распространения, поэтому мы ограничимся фенотипическими корреляциями, которые уже были рассмотрены выше при изучении наследуемости. Так как они находятся под влиянием среды, то иногда, чтобы отличить их от генетических корреляций, их называют паратипическими (средовыми). В этой главе предстоит рассмотреть влияние косвенных признаков матери, которые, как и ее высота, могут коррелировать с ростом потомства. Причем в ряде случаев их использование в практической селекции окажется даже эффективнее, чем отбор по прямому признаку, т.е. по высоте потомства.

Такие косвенные признаки можно находить, применяя как корреляции, так и анализ долей, позволяющий вскрывать неявные влияния факторов, например, влияние окраски семени (см. рис. 2.6 и табл. 2.4). Коррелятивная селекция в итоге позволяют задействовать способ селекции, называемый «селекция по морфотипу элитного дерева» (Исаков, 1999), т.е. проводить селекцию *по образцу*, используя косвенные признаки, о которых уже шла речь при отборе на ОКС (см. главу 5).

Неважно, какие будут эти косвенные признаки – физиологические, морфометрические или химические. Важно просто их найти.

## 6.1. Влияние размера шишек и массы семени на рост семей

Самый простой и понятный признак, влияющий на рост потомства, особенно в первые годы – это масса семени, а она, в свою очередь, зависит от размера шишек. Их влияние будет показано на потомстве в возрасте от 3 до 18 лет, полученном из семян четырех ПЛСУ.

При изучении *размера шишек* у сосны оказалось возможным их глазомерное подразделение по объему на мелкие, средние и крупные. Иногда дополнительно выделяли матерей с особенно крупными шишками. Для вскрытия слабых связей использовали анализ долей. Здесь мы анализируем частоту лучших семей у деревьев с разным размером шишек, и эта частота представлена как % от нормы (средней частоты) лучших семей во всем потомстве. Чтобы снизить субъективность, моделировали две интенсивности отбора: отбор 1/3 лучших семей и отбор 1/7 лучших семей, после чего из них рассчитывали среднее. Далее это среднее относили к норме, принимаемой за 100% (к средней частоте лучших семей из отбора в 1/3 и 1/7).

В каждую градацию относили примерно равное число данных; при этом признак с непрерывной изменчивостью приобретал уже некую искусственную «квази-дискретность» в виде трех-четырех классов. Ожидалось, что чисто физиологически крупные шишки более благоприятны для образования семян и надежды на получение из них лучшего потомства будут оправданы. Полученные данные это показывают, и в потомстве матерей с крупными шишками частота появления лучших семей увеличилась в среднем до 126.5% от нормы, тогда как матери с мелкими шишками давали лучшие семьи в среднем 90% от нормы (табл. 6.1).

Колебания по участкам более значительны, и матери даже с мелкими шишками в 5 случаях из 12 давали лучших семей больше нормы, то есть достаточно часто, а матери с крупными шишками в 2 случаях производили их меньше нормы. Кроме того, повторные измерения испытательных культур спустя всего 2 года (Левшинское потомство урожая 1985 г.) показали, что если в 7 лет у мелких шишек лучших семей было 56%, то в 9 лет их оказалось уже 124%. То есть оценка «плохо» изменилась на оценку «хорошо». Аналогичные изменения случились в Очерском и Нижне-Курьинском потомствах.



Табл. 6.1 – Частота лучших семей у матерей сосны с разным размером шишек (закрашены достоверные превышения частот)

Постоянный лесосеменной участок	Год урожая	Условия выращивания	Количество вариантов	Возраст культур	Частоты лучших семей у матерей с разным размером шишек, % от нормы		
					мелкие	средние	крупные
Очерский	1977	теп (2), ИК супесч.	84	4	42	<b>140</b>	119
		пит (2), ИК сугл. почва	53	6	119	119	62
	1985	пит (2), ИК песч. почва	45	9	76	<b>138</b>	92
Левшинский	1979	пит (1)+шк (2)	171	3*	<b>146</b>	87	113
	1985	пит (2), ИК песч. почва	134	7	56	106	<b>131</b>
9				<b>124</b>	78	109	
Пермский	1981	пит (2)+шк (2)	216	4*	78	105	99
Нижне-Курьинский	1982	пит (1) + шк (2), ИК супесч. почва	122	6	68	<b>122</b>	<b>140</b>
				18	<b>123</b>	83	98
	тепл (1)+ школа (4-6)	233	5*	<b>122</b>	31	<b>168</b>	
			7*	100	62	<b>168</b>	
1985	пит (2), ИК песч. почва	112	9	26	<b>135</b>	<b>219</b>	
<b>В среднем по 12 опытам</b>				<b>7.2</b>	<b>90.0</b>	<b>100.5</b>	<b>126.5</b>
<b>Всего вариантов / семей</b>			<b>1170 / 883</b>				

\*- выращивание в питомнике (пит), либо в теплице (теп) и далее в школе (шк) без пересадки в испытательные культуры (ИК); выделены достоверные превышения нормы

В таком случае оценку влияния размера шишек целесообразно проводить не по усредненным итоговым значениям опытов, а принимать во внимание данные в конкретных популяциях, что, по-сути, как раз и интересует селекционера. Тогда все градации размеров шишек становятся примерно равны. Так, превышение частот лучших семей на 20% и более обнаруживается у мелких шишек в 4-х случаях, у средних также в 4-х, и у крупных – в 5 случаях.

Таким образом, если в среднем по всем опытам у матерей с крупными шишками частота лучших семей выше нормы на 26%, а с мелкими – ниже на 10%, то эти превышения не наблюдаются повсеместно и матери с мелкими и средними шишками так же часто производят лучшие семьи.

Увеличение *массы семени* привело к повышению роста потомства в 13 опытах из 15. В потомствах матерей с легкими семенами лучших семей оказалось 63% от нормы, тогда как у матерей с тяжелыми семенами их было

129%. При этом в градации семян «самые тяжелые» лучших семей оказалось еще больше – 143% (табл. 6.2).

Табл. 6.2 – Частота лучших семей у матерей сосны с разной массой семени и корреляция (r) этого признака с высотой потомства

ПЛСУ	Год урожая	Условия выращивания	К-во вариантов	Возраст культур	r	Частоты лучших семей у матерей с разной массой семени, % от нормы			
						легкие	средние	тяжелые	самые тяжелые
Очерский	1977	теп (2), ИК супесч. почва	84	4	0.16	52	102	<b>140</b>	109
		пит(2), ИК сугл. почва	53	6	0.12	35	110	<b>159</b>	<b>89</b>
	1985	пит (2), ИК песч. почва	45	7	0.37	30	105	<b>165</b>	<b>210</b>
				9	0.37	45	92	<b>135</b>	<b>180</b>
Левшинский	1979	пит (1)+шк (2)	171	3*	0.2	97	89	<b>151</b>	<b>133</b>
	1985	пит (2), ИК песч. почва	134	7	0.08	67	108	110	<b>126</b>
				9	-0.04	30	105	<b>165</b>	<b>210</b>
Пермский	1981	пит (2)+шк (2)	216	4*	0.14	75	110	115	<b>129</b>
Нижне-Курьинский	1982	пит (1) + шк (2), ИК супесч. почва	122	6	0.27	59	<b>135</b>	103	<b>158</b>
				12	0.22	79	108	113	<b>135</b>
				18	0.17	87	<b>120</b>	91	100
		тепл (1)+школа (4-6)	233	5*	0.13	80	108	110	<b>151</b>
				7*	0.06	88	86	<b>124</b>	<b>127</b>
	1985	пит (2), ИК песч. почва	112	7	0.08	<b>130</b>	64	109	44
9				-0.01	<b>126</b>	83	94	25	
<b>В среднем по 13 возрастам, исключая последние два</b>				<b>7, 5</b>	<b>0,17</b>	<b>63</b>	<b>106</b>	<b>129</b>	<b>143</b>
<b>Всего вариантов / семей</b>			<b>1170 / 883</b>						

\*- выращивание в питомнике (пит), либо в теплице (теп) и далее в школе (шк), без пересадки в культуры; выделены достоверные превышения нормы

Следует особо отметить резкие отличия по Нижне-Курьинскому потомству в урожае 1985 г. с измерениями в 7 и 9 лет. Этот урожай собирали повторно с 64 деревьев только хорошего уровня семеношения у матерей, показавших высокие оценки роста 3-летнего потомства урожая 1982 г. Поэтому от урожая 1985 г. у них оказались совершенно иные частоты: большая

(126–130%) частота лучших семей в градации легких семян и меньшая (25–44%) – в градации самых тяжелых семян. Поясним, почему так случилось.

Дело в том, что у них отбор на быстроту роста потомства сочетался с отбором на высокий выход семян, что приводило к снижению массы семени. По правилам статистического анализа, эти 2 опыта следовало бы поместить отдельно. Но для сравнения удобнее их видеть вместе, где они выделены курсивом. Сразу становятся видны и последствия проведенного ранее отбора по их потомству в 3-летнем возрасте в предшествующем урожае. Далее анализ проведен с их исключением, о чем есть упоминание в таблице (см. табл. 6.3).

Коэффициенты корреляции массы семени с высотой семей составили в среднем 0.17 и изменялись по 13 опытам в пределах от -0.04 до 0.37. Примечательно, что наибольшие падения частоты лучших семей в градации легких семян (до 30%) и ее всплески в градации тяжелых и самых тяжелых семян (до 165–210%) были как при достоверном влиянии массы семени ( $r = 0.37$ , Очерский ПЛСУ), так и при отсутствии этой связи ( $r = -0.04$ , Левшинский ПЛСУ). Это показывает, насколько информативен метод анализа долей.

Общая картина поведения корреляций, приведенных выше (см. табл. 4.8) с увеличением возраста семей оказывается весьма интересной. Видны различия в трендах – от сохранения связей до их падения на нулевой уровень (рис. 6.1).

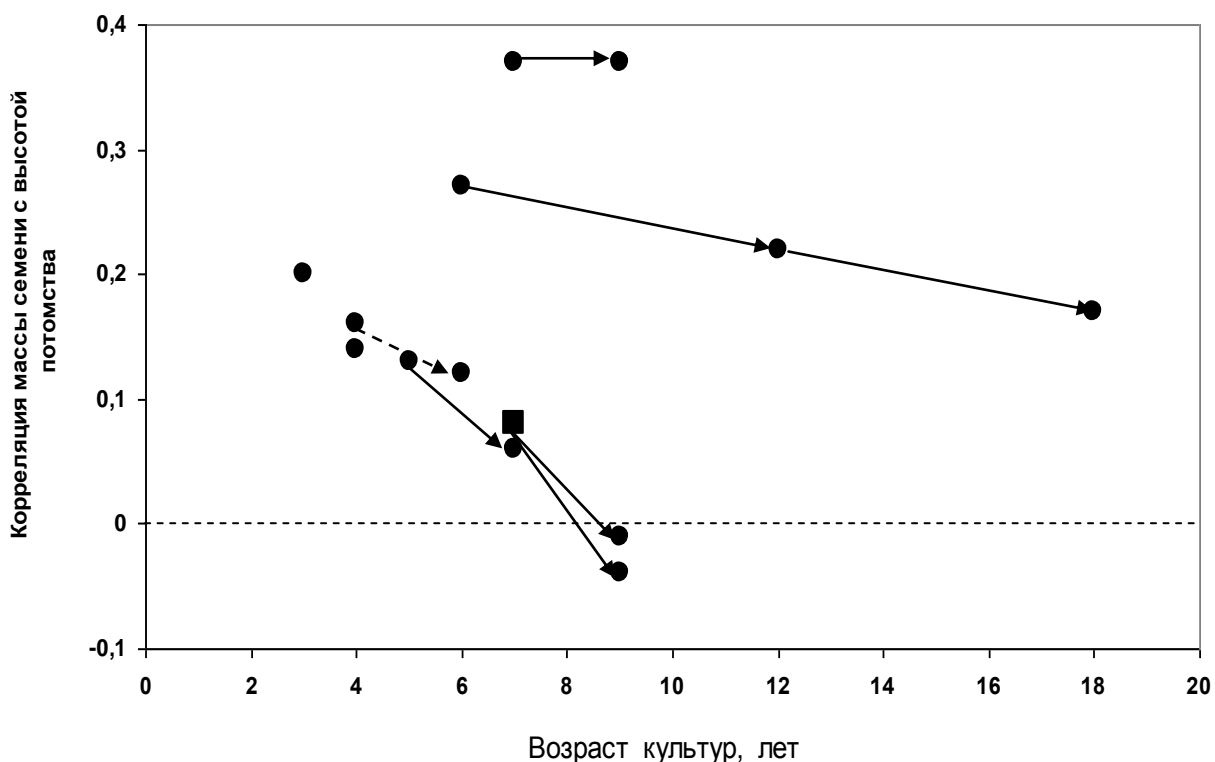


Рис. 6.1 – Корреляции массы семени сосны с высотой семей в 3–18 лет. Стрелки указывают на повторное определение коэффициента.

На этом поле четко видны три группы с разными трендами изменения возрастных корреляций. Вверху без изменений – это Очерское потомство урожая 1985 г., в средней части разместилось Нижне-Курьинское потомство урожая 1982 г. с умеренным падением связей до  $r = 0.17 \pm 0.09$  и внизу – точки всех четырех популяций разных урожаев с более крутым падением. Следует отметить, что расположенные в самом верху два стабильных значения – это только один из трех опытов Очерского потомства. Два других расположены ниже и там, в опытах в разных условиях в 4 и в 6 лет, корреляции не были стабильны; они понижались с 0.16 до 0.12 (прерывистая стрелка). Поэтому общий тренд корреляций в Очерской популяции оказывается в целом со слабым понижением и близок по динамике к Нижне-Курьинскому потомству, если ее тренды (верхняя и прерывистая стрелки) усреднить.

В связи падением уровня связей с возрастом важно выяснить, как изменяются при этом доли лучших семей. Для этого мы разделили результаты, показанные в последней таблице (с исключением Нижне-Курьинского потомства урожая 1985 г., о чем уже говорилось) на три возрастных периода: в первый вошли семьи с возрастом 3–7 лет (9 опытов), во второй – с возрастом 9–12 лет (3 опыта) и в третий вошел 1 опыт с измерениями высот в 18 лет. Данные по первым двум группам представлены на диаграмме (рис. 6.2).

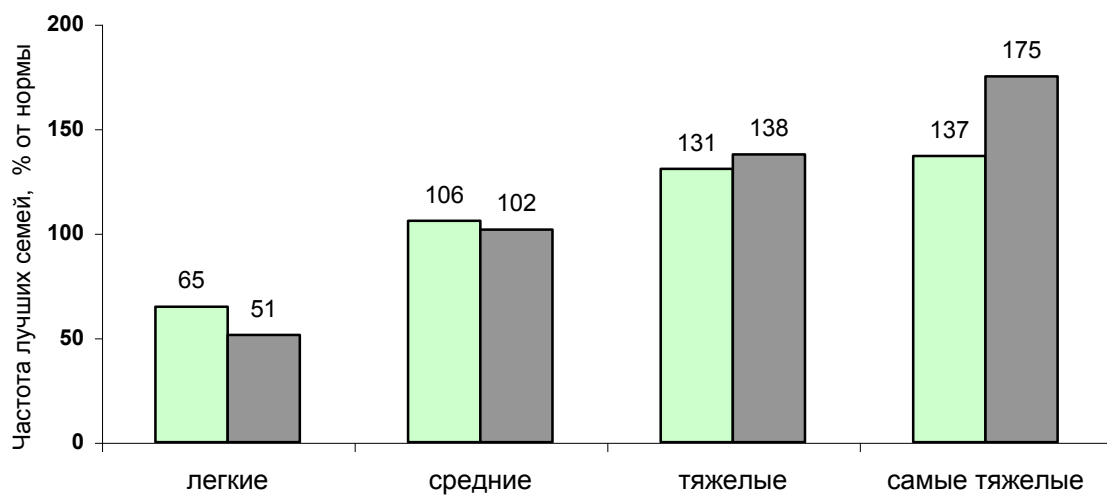


Рис. 6.2 – Движущий отбор: увеличение частоты лучших семей в возрасте культур 3–7 лет (столбик слева) и 9–12 лет (столбик справа) у матерей при увеличении массы семени от легкой к тяжелой

На диаграмме видно постоянство рангов у градаций и превосходство матерей с более тяжелыми семенами по доле лучших семей как в 3–7 лет, так и в 9–12 лет.

Особняком следует проанализировать возраст в 18 лет, который представлен Нижне-Курьинским потомством, для которого имеются измерения высот в трех возрастах, и мы располагаем корреляциями в 6, 12 и 18 лет, где также хорошо видно их падение (см. рис. 6.1). По-видимому, после 12 лет начинается конкуренция и происходит перегруппировка рангов роста семей, что и снижает корреляции.

Эта перегруппировка отражается и на другом явлении, а именно, в перераспределении частот лучших семей по градациям, с появлением даже некоторого превосходства матерей с средними семенами. Частота лучших семей у них в 18 лет оказывается уже самой высокой и составляет 120%, тогда как в других градациях она не превышает 100% (рис. 6.3).

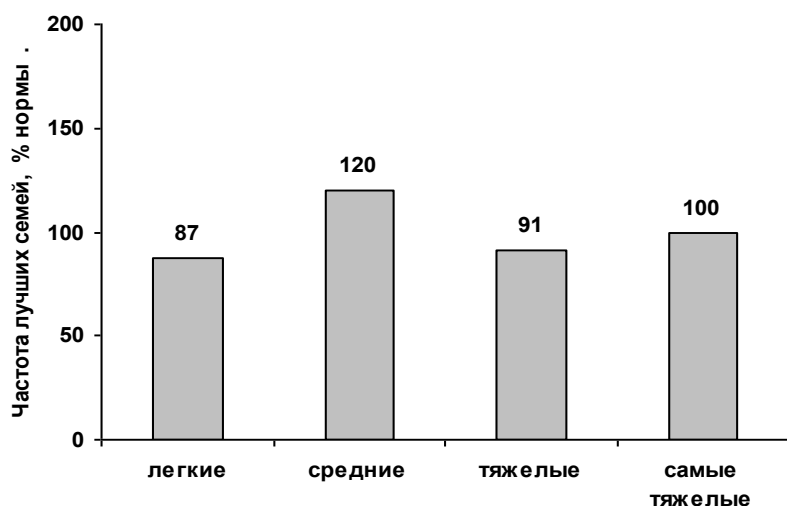


Рис. 6.3 – Стабилизирующий отбор: увеличение частоты лучших семей у деревьев со средней массой семени в возрасте культур 18 лет.

Ранее, в 6 и 12 лет, частота лучших семей в этом опыте была высокой у матерей с самыми тяжелыми семенами (158–135%), и возникает соблазн объявить о прекращении влияния массы семени к возрасту 18 лет. Однако если судить по корреляции, то она, почти исчезающая и недостоверная ( $r = 0.17$ ), все еще существует, и какое-то ее влияние на общую высоту семей еще остается.

В другом опыте с семенами этого участка по 233 семьям в 7-летнем возрасте эта корреляция была близка к нулю ( $r = 0.06$ ) и в привычном понимании влияние массы семени здесь прекратилось. Однако в частотах лучших семей сохранилось преимущество у тяжелых семян – 124–127% против частот 88–86% в градации легких и средних (см. табл. 6.2).

Можно сделать предположения о тенденциях отбора, здесь действующих, и большие выборки позволяют это сделать. Так, если в раннем возрасте была обнаружена тенденция к отбору в направлении матерей с тяжелыми семенами, то после смыкания крон в культурах и начала конкурентных отношений в 12–

18 лет их потомства изменили рост и преимущество получили матери уже со средними семенами. Т. е. тенденции *движущего* отбора изменились на тенденции отбора *стабилизирующего*.

Из проведенного анализа понятно, насколько разным может быть влияние массы семени на рост семей. Но можно сделать и некоторые общие выводы.

1. Влияние массы семени на рост семей с увеличением возраста от 3 до 18 лет в целом снижается, однако тренды корреляций в популяциях и в потомствах отличаются: есть тренды слабого (с 0.27 до 0.17) и сильного падения связей (до близких к нулю значений).

2. В раннем возрасте (3–7 лет) в потомствах матерей с тяжелыми и самыми тяжелыми семенами частота лучших семей самая высокая – 131 и 137% от нормы; у матерей с легкими семенами она вдвое ниже (65%).

3. В возрасте 9–12 лет в потомствах матерей с тяжелыми и самыми тяжелыми семенами частота лучших семей была наивысшей – 138 и 175% от нормы; у матерей с легкими семенами она оказалась лишь 51%.

4. В возрасте 18 лет различия сглаживаются, и лучших семей оказывается больше нормы на 20% у матерей с семенами средней массы; у матерей с другой массой семени отличия от нормы недостоверны.

5. В целом до 12-летнего возраста есть тенденция к движущему отбору и преимуществу потомства от матерей с тяжелыми семенами, однако в сомкнутых культурах в 18 лет преимущество получают уже потомства от матерей со средними семенами, т.е. возникает стабилизирующий отбор в отношении массы семени.

## **6.2 Влияние окраски семени на рост потомства**

Выше, в разделе методики и как пример использования метода анализа долей, было показано влияние окраски семени на рост потомства Левшинского ПЛСУ. Эти результаты также анализируются ниже в совокупности с другими.

По преобладанию в цветовой гамме внешнего слоя семени какой-либо из окрасок, у сосны было выделено 6 градаций окраски: черные, темные, пестрые, коричневые, светлые (бежевые) и почти белые. Так как первая и последняя встречались редко и в градацию часто не набиралось их число, достаточное для анализа долей (8–10 шт.), то они были объединены: черные с темными и почти белые со светлыми. После этого получено 4 градации, где наблюдаются самые разнообразные частоты лучших семей по ее отношению к норме (табл. 6.3).

Табл. 6.3 – Частота лучших семей у матерей с разной окраской семени

ПЛСУ	Год урожая	Условия выращивания	Число вариантов	Возраст ИК, лет	Частоты лучших семей у матерей с разной окраской семени, % от нормы			
					темные	пестрые	коричневые	светлые
Очерский	1977	теп (2), ИК супесь	84	4	56	<b>160</b>	115	0
		пит (2), ИК сугл. почва	53	6	115	<b>132</b>	0	0
	1985	пит (2), ИК песч. почва	45	9	<b>122</b>	<b>129</b>	0	-
Левшинский	1979	пит (1)+шк (2)	171	3*	<b>150</b>	50	<b>120</b>	0
	1985	пит (2), ИК песч. почва	134	7	81	<b>128</b>	109	-
				9	68	91	<b>148</b>	-
Пермский	1981	пит (2)+шк (2)	216	4*	82	<b>161</b>	64	0
Нижне-Курьинский	1982	пит (1) + шк (2), ИК супесч. почва	122	6	37	<b>227</b>	85	<b>255</b>
				18	<b>131</b>	91	42	<b>127</b>
	1985	теп (1)+шк (6) песч. почва	233	7*	60	<b>152</b>	87	<b>400</b>
<b>В среднем по 11 опытам</b>				<b>8,5</b>	<b>90</b>	<b>132</b>	<b>74</b>	<b>133</b>
<b>Всего вариантов / семей</b>			1170 / 883					

\*- выращивание без пересадки в культуры; выделены достоверные превышения нормы

Напомним, что для селекции «по морфотипу элитного дерева» важно найти градации признака, где обнаруживается высокая встречаемость быстрорастущих семей. Анализ итоговой строки в таблице показывает повышение их наличия в потомствах семян пестрой (132%) и светлой (133%) окраски. Но в пределах этих выборок оценки весьма разнородны.

По условиям анализа долей, достоверным может считаться повышение частоты в какой-либо градации на 20% и более. Оно будет существенным и для селекции и его можно принять во внимание при отборе исходного материала. Такие повышения встречаются среди всех градаций, и даже среди коричневых семян с минимальной *средней* оценкой. Самое стабильное преимущество (в потомстве всех ПЛСУ) показали матери с пестрыми семенами, у которых в 8 случаях из 11 частота лучших семей оказалась 129–227% от нормы. Наиболее же изменчивым оказалось потомство из семян светлой окраски, где оценки колебались от нулевых значений до 400% от нормы (см. табл. 6.3).

Для селекции важны *повторения* оценок. У нас такие повторения имеются у Очерских пестрых и Н-Курьинских светлых семян, где можно с уверенностью сказать, что они повторяли высокие оценки во всех опытах. Напротив, в Левшинском потомстве преимущество переходило от опыта к опыту каждый раз к иной окраске. Поэтому для селекции по окраске семян нужны, во-первых, более длительные испытания и, во-вторых, применение получаемых результатов только в конкретной популяции.

### 6.3. Влияние окраски на время прорастания семян\*

Для выяснения качества семян разной окраски изучалась их лабораторная всхожесть и энергия прорастания в 224 образцах, взятых на двух участках ПЛСУ, разделенных расстоянием 150 км и находящимися в разных физико-географических районах Пермского края, что позволяло предполагать их принадлежность к разным популяциям. Всхожесть семян в 1978 г. составила 98%, а в 1985 – 77%, и по градациям окраски она не различалась, но по скорости прорастания семян различия были. Так, у Очерского потомства она колебалась от 1.0 до 5.7 дней, а Левшинского от 1.3 до 3.8 дней.

В целом в обоих потомствах дольше всех прорастают семена с темной окраской, у пестрых и коричневых прорастание сокращается, и высота столбиков на диаграммах снижается (рис. 6.4).

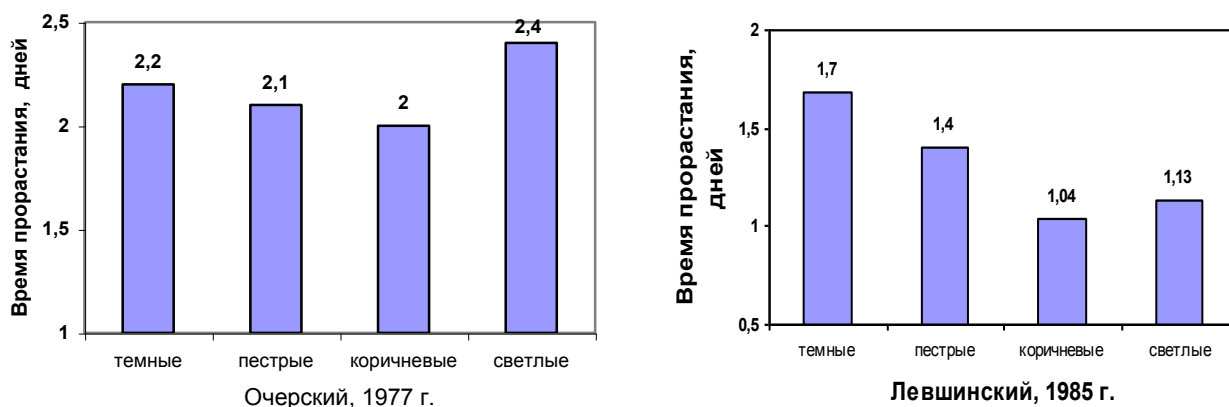


Рис. 6.4 – Время прорастания семян сосны с разной окраской.

Светлые семена меняли время прорастания в разные годы от самого длительного (2.4 дня) до почти самого короткого (1.13 дня). Более значительное ускорение прорастания наблюдалось в год с пониженной всхожестью (77%) в образцах Левшинского ПЛСУ в 1985 г., где время прорастания темных семян составило 1.7 дня, а коричневых – 1.04 дня.



В целом получается, что светлые семена имеют повышенную изменчивость не только по встречаемости лучших семей, о чем говорилось выше, но и по времени прорастания: в Очерском потомстве они проросли дольше всех – 2.4 дня, а в Левшинском – почти самое короткое время (1.13 дня).

На высоту семей в культурах различия в скорости прорастания семян какого-либо влияния не оказали.

Таким образом, исследование влияния окраски семян сосны на рост потомства и качество семян позволяет сделать следующие выводы.

1. Стабильное преимущество по качеству потомства показали матери с пестрыми семенами, у которых в 8 опытах из 11 частота лучших семей оказалась 129–227% от нормы.

2. Высокое качество потомства отмечено у светлых семян в Нижне-Курьинской популяции во всех опытах. Но в Левшинской популяции преимущество переходило из опыта в опыт каждый раз к иной окраске семян.

3. Крайне изменчивым оказалось потомство семян светлой окраски, с колебаниями частот лучших семей по популяциям от нуля до 400% от нормы.

4. Скорость прорастания ускоряется от семян с темной окраской к пестрым и коричневым, причем наибольшее ускорение наблюдалось в год с пониженной всхожестью семян. Светлые семена меняют ее по годам от самого длительного (2.4 дня) до почти самого короткого (1.13 дня).

#### ***6.4. Влияние признаков семеношения на рост потомства\****

Вначале было выяснено влияние четырех признаков: числа шишек, выхода семян из 1 шишки, общего урожая семян (семенной продуктивности) и средней массы 1 семени. Было проведено шесть испытаний потомства на 4 участках. Данные о высотах 724 семей, выращенных в разных условиях – в школе питомника до 3–4 лет и в культурах до 4–6 лет, были подвергнуты однофакторному дисперсионному анализу (табл. 6.4).

Данные таблицы показывают, что влияние первых трех признаков имеет место только в 4 случаях из 18. Доля их влияний невелика (0.07–0.13) и не подтверждается на втором фоне выращивания. Так, в Нижне-Курьинском потомстве влияние числа шишек и урожая семян достигло 0.07–0.08 и было достоверно, но на нем же при выращивании в других условиях (1 год в теплице и 2 года в школе), влияние оказалось уже недостоверно. Такие же несовпадения получены и для Очерских семей.

Табл. 6.4– Влияние признаков семеношения на рост потомства сосны

Потомства и места выращивания	Тип условий	Воз- раст, лет	Число вари- антов (семей)	Доля (сила) влияния признака			
				числа шишек	выхода семян	урожая семян	массы семени
Пермское – питомник	Б <sub>2</sub>	4	217	0,01	0,01	0,01	0,05
Левшинское – питомник	Б <sub>2</sub>	3	171	0,01	0,04	0,04	0,08*
Н-Курьинское – питомник	Б <sub>2</sub>	3	234	0,08*	0,02	0,07*	0,07*
Н-Курьинское – теплица (1) + питомник (2)	А <sub>2</sub>	3	234	0,01	0,03	0,01	0,06*
Очерское – питомник (2) + культуры (4)	С <sub>2</sub>	6	62	0,09	0,03	0,10	0,32*
Очерское – теплица (2) + культуры (2)	Б <sub>2</sub>	4	102	0,06	0,13*	0,10*	0,17*
Итого семей / вариантов			724/ 1020				

\*- влияние достоверно при  $t_{0,05}$

Влияние массы семени оказалось достоверно в 5 опытах из 6, но только в Очерском потомстве его можно оценить как среднее по силе, где в 4-х и в 6-летних культурах влияние массы семени составило, соответственно, 0.32 и 0.17.

Эти данные получены на 3–6-летнем потомстве, и в литературе имеется много сведений о том, что с возрастом влияние массы семени ослабевает. Поэтому рассмотрим потомство в более старшем возрасте.

Так как влияние признаков семеношения оказалось слабым, то оценим их влияние иначе. Располагая большими выборками, можно выделить группу лучших семей среди верхних точек на полях корреляций и выяснить, используя метод анализа долей, в каких градациях признаков семеношения их оказалось больше. В целом к лучшим относили примерно 15% самых высоких семей. Это считалось нормой и принималось за 1.0. По градациям *выхода семян* их частота оказалась различной: например, в Левшинском потомстве в градации 0–4 шт. лучших семей оказалось 2 из 21 или 9.5%, а в градации 17–20 шт. – 5 из 19 или 26.3%. Если отнести доли лучших семей к ее норме, составляющей здесь 15.2%, то получим качественные оценки этих градаций как долю от нормы в виде индексов: 0.66 и 1.72. Значение меньше единицы говорит о неблагоприятной (пессимальной) оценке, а если оно больше, то градация оптимальна и благоприятна для появления лучших семей.

Повторим, что к лучшим относили около 15% быстрорастущих семей, но неравномерное рассеивание точек на полях корреляции приводило к колебаниям этой нормы в потомствах от 13.7 до 15.4%.

Благодаря данному методу все 18 полей корреляции, с сотнями точек в общей сложности для 1020 семей, были представлены ниже в виде серии

компактных диаграмм, удобных для сравнения. Вполне очевидно, что высокие и низкие оценки (повышения или понижения на диаграмме) имеют смысл при их повторении. Выявить такие повторения не просто (рис. 6.5).

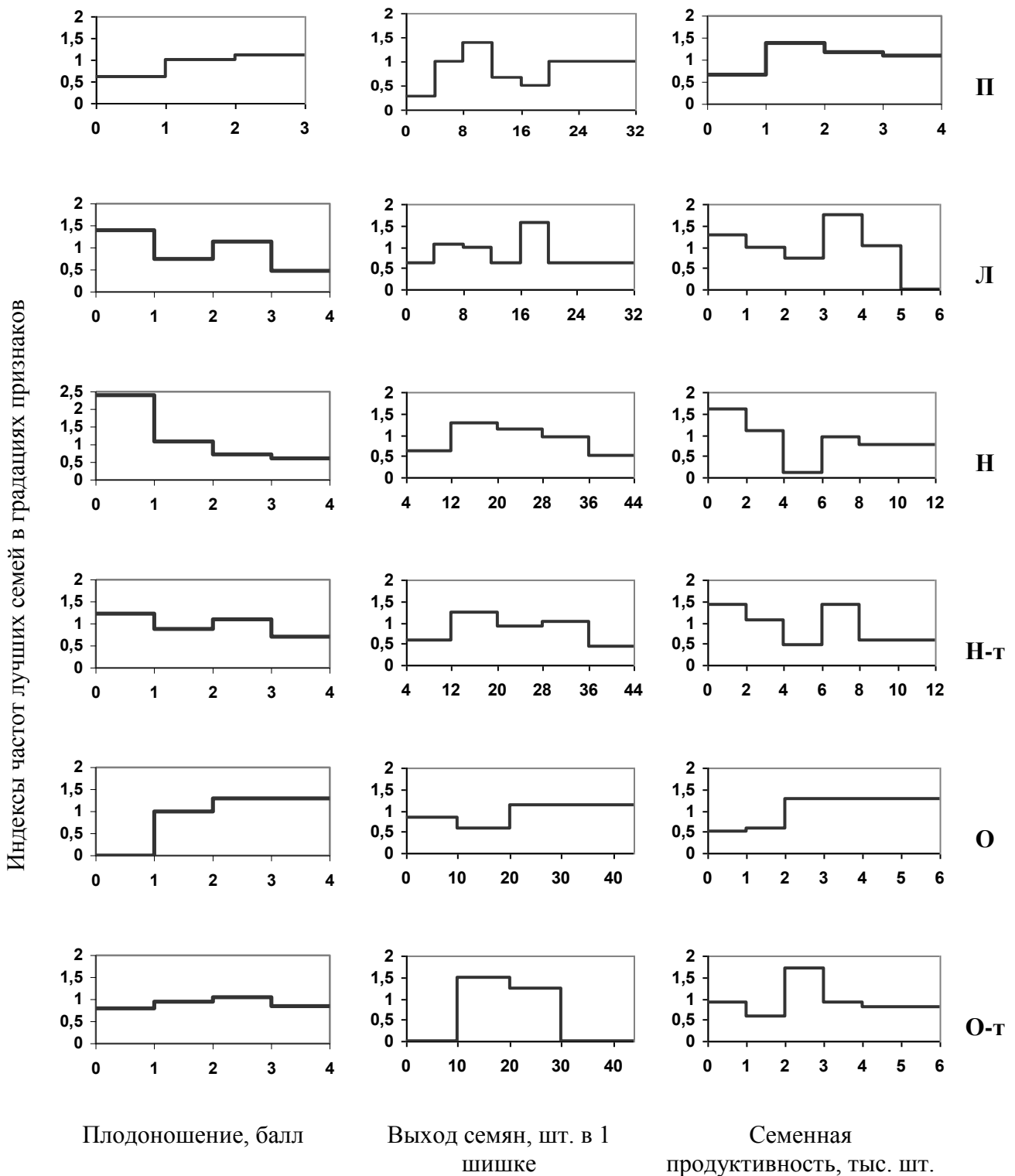


Рис. 6.5 – Частоты лучших семей по градациям признаков семеношения сосны в 3-6 летних потомствах сосны ПЛСУ: П – Пермское; Л – Левшинское; Н – Нижне-Курьинское; Н-т – Нижне-Курьинское из теплицы; О – Очерское; О-т – Очерское из теплицы.

Так, первый балл плодоношения в потомствах «П» и «О» пессимален, а в потомствах «Л» и «Н» оптимален. Низкая семенная продуктивность в двух случаях была пессимальна, в трех оптимальна и в одном нейтральна. Высокая же семенная продуктивность родителей оказалась нейтральна в потомстве «П», оптимальна в потомстве «О» и пессимальна в остальных испытаниях.

Наиболее устойчивым оказалось снижение доли лучших семей у матерей с низким выходом семян. Низкий выход семян был нейтрален только в потомстве «О», а в остальных пяти случаях он был пессимален (см. рис. 6.5).

Отсюда следует важный вывод о том, что низкий выход семян из шишек нежелателен, и это тем более убедительно, что специальное исследование показало, что они давали нередко крупные семена, но влияние массы семени на рост культур у них прослеживалось только в первые годы.

С другой стороны, максимальные градации выхода семян в двух случаях были нейтральны (Пермь и Очер), а в четырех – отрицательно влияли на долю лучших семей. Такое влияние связано с тем, что большой выход семян снижает массу семени: корреляция между этими признаками во всех случаях была отрицательна и колебалась от  $r = -0.18$  до  $r = -0.37$ .

В результате *деревья с большим выходом семян, весьма желательные в селекции как урожайные маточники, имеют семена меньших размеров*, и это является причиной, снижающей частоту лучших семей в их потомстве в раннем возрасте. Сила влияния массы семени на рост потомства слабая и составляет в среднем 0.12, с колебаниями от 0.05 на Пермском до 0.32 на Очерском потомствах (см. табл. 6.1). Поэтому важно было установить, как действуют эти два признака – масса семени и выход семян – на рост потомства.

Поясним, в связи с этим вопросом, что для исключения влияния одного из признаков рассчитывают так называемые «частные парные корреляции» (<http://cito-web.yspu.org/link1/metod/met90/node24.html>). Исключение влияния выхода семян дает здесь частную корреляцию масса семени  $\times$  высота семей в среднем по всем потомствам  $r_{\text{част}} = 0.20$ . Обычная же корреляция была  $r = 0.18$ , то есть она осталась практически на том же уровне. В свою очередь, указанная частная корреляция, при исключении влияния массы семени, также осталась на прежнем недоверном уровне ( $r = 0.01$  и  $r_{\text{част}} = 0.04$ ). Поэтому можно говорить о независимом влиянии этих признаков на рост потомства.

Так как большой выход семян ощутимо снижает массу семени, и это неизбежно понижает высоту семей в первые годы, то далее было проведено специальное исследование этого вопроса.

Для этого каждую совокупность разбили на две группы: в первую входили деревья с максимальным выходом семян, а во вторую подбирались деревья с массой семени, отличающейся не более чем на  $\pm 0.2$  мг от средней массы семени этой первой группы. Это позволило уже не теоретически (по частным корреляциям), а эмпирически сделать массу семени постоянной, и изучить прямое влияние только одного признака – выхода семян.

Полученные результаты (табл. 6.5) говорят о том, что деревья с высоким выходом семян дают потомство, не отличающееся по средней высоте (98.7 %) и доле лучших семей (9.6 %) от остальных деревьев с меньшим выходом семян (98.9% и 10.2% соответственно). По отдельным потомствам эти показатели были как выше, так и ниже, но в целом они оказались практически одинаковы.

Табл. 6.5 – Сравнение качества потомства в группе деревьев с высоким выходом семян с группой прочих деревьев с массой семени, отличающейся не более чем на  $\pm 0.2$  мг

Потомства	№	Уровень выхода семян	Число семей, шт.	Семеношение			Потомство		
				пределы выхода семян, шт.	средняя масса семени		высота, % от среднего	доля лучших семей, %	отношение первых долей ко вторым
					мг	% от среднего			
Пермское	1	высокий	13	21-32	5,70	94	99,4	16,7	2,4
	2	обычный	42	5-20	5,72	94	99,2	7,1	
Левшинское	3	высокий	10	21-30	5,79	92	101,1	10,0	0,6
	4	обычный	29	5-20	5,80	92	103,4	17,2	
Н-Курьинское	5	высокий	14	37-44	5,83	86	97,9	7,1	0,9
	6	обычный	36	13-36	5,81	86	97,1	8,3	
Н-Курьинское из теплицы	7	высокий	14	37-44	5,83	86	96,5	6,3	1,1
	8	обычный	36	13-36	5,81	86	98,3	5,6	
Очерское	9	высокий	9	35-44	5,78	94	103,9	17,7	1,3
	10	обычный	10	5-34	5,75	94	97,9	13,3	
Очерское из теплицы	11	высокий	10	35-44	5,73	94	93,4	0	0,0
	12	обычный	21	5-34	5,73	94	97,3	9,5	
Среднее		высокий	70		5,78	91	98,7	9,6	1,04
		обычный	174		5,77	91	98,9	10,2	
Разность, $\pm$		-		-			-0,17	-0,6	-

Аналогичная операция по подбору матерей с близкой массой семени была проведена и для 6 групп с низким выходом семян (табл. 6.6).

Но здесь оказалось, что деревья с низким выходом *всегда* имеют пониженную долю лучших семей, с ее колебаниями от 0.0 до 12.5%, что

меньше, чем у обычных деревьев, в 1,3 -3,4 раза. Следует особо отметить, что у матерей с низким выходом семян высота их семей снизилась в среднем на 2.18%. На первый взгляд, такое снижение невелико, но для селекции важно другое, а именно, что лучших семей у них оказывается в среднем 2.5 раза меньше (!), чем в группе с близкой массой семени и обычным выходом семян.

Табл. 6.6 – Качество 3-6-летнего потомства в группе деревьев с низким выходом семян и в группе прочих деревьев с массой семени, отличающейся не более чем на  $\pm 0,2$  мг

Потомства	№	Уровень выхода семян	Число семей, шт.	Семеношение			Потомство		
				пределы выхода семян, шт.	средняя масса семени		высота, % от среднего	доля лучших семей, %	отношение вторых долей к первым
					мг	% от среднего			
Пермское	1	низкий	20	1-4	6,76	111	100,2	5,0	
	2	обычный	29	6-25	6,78	112	100,2	17,2	3,4
Левшинское	3	низкий	21	1-4	6,67	106	99,3	9,5	
	4	обычный	24	5-25	6,70	106	103,6	20,8	2,2
Н-Курьинское	5	низкий	33	5-12	7,54	112	100,0	9,1	
	6	обычный	33	13-39	7,52	112	101,0	27,3	3,0
Н-Курьинское из теплицы	7	низкий	33	5-12	7,54	112	98,6	9,1	
	8	обычный	33	13-39	7,52	112	99,8	24,2	2,7
Очерское	9	низкий	8	5-9	6,12	100	100,4	12,5	
	10	обычный	18	10-40	6,10	100	103,1	16,7	1,3
Очерское из теплицы	11	низкий	14	5-9	6,06	99	97,0	0	
	12	обычный	27	10-40	6,10	100	100,9	14,8	-
Среднее		низкий	129	1-12	6,78	107	99,25	7,5	
		обычный	164	5-40	6,79	107	101,43	20,2	2,5
Разность, $\pm$		-		-	-0,01	0,0	-2,18	-12,7	-

Проведенный анализ позволяет утверждать, что низкий выход семян из шишек может указывать на иную систему размножения этих деревьев (например, принадлежность к линии самоопылителей), вследствие чего, при их малой частоте в популяции, они опыляются пыльцой растений другой системы размножения (перекрестниками) и поэтому потомство у них получается

низкорослым. Полученные здесь данные подтверждаются выводами, полученными при контролируемом самоопылении сосны на ЛСП и ПЛСУ в других регионах (Исаков, 1999).

Таким образом, установлено следующее влияние признаков семеношения.

1. Число шишек на дереве, выход семян и урожай семян матери на высоту потомства влияют слабо и недостоверно, однако есть значимые влияния на частоту лучших семей в некоторых градациях этих признаков.

2. Деревья с низким выходом семян из шишек, несмотря на более тяжелые семена, дают в 2.5 раза меньше быстрорастущих семей, чем остальные материнские деревья.

3. Высокий выход семян из шишек снижает массу семени, и от матерей с таким выходом семян потомство в 3–6 лет имеет пониженную высоту. Но при сравнении их с группой матерей с близкой массой семени их потомства уже не отличаются по средней высоте и доле лучших семей.

4. Полученные выводы актуальны для разработки общей программы селекции сосны и понимания того, что высокая семенная продуктивность не влияет на рост потомства. Поэтому отбор исходного материала вначале должен быть по урожайности, а далее может эффективно сочетаться с отбором матерей на быстроту роста потомства.

### ***6.5. Отбор исходного материала по урожайности\****

Отсутствие влияния высокой урожайности матерей на рост их потомства позволяет селекционировать исходный материал по урожайности не опасаясь, что это как-то косвенно повлияет его рост. На ПЛСУ и ЛСП делать это в сотни раз проще и быстрее, чем среди плюсовых деревьев, и это делает объекты ЕГСК наиболее привлекательными для такой комплексной селекции. Тем более, что многие из них преодолели 50-летний возраст и нуждаются в ротации.

Ниже приведены показатели семеношения на четырех ПЛСУ по первому изученному урожаю в общей сложности для 1136 деревьев (табл. 6.7).

Табл. 6.7 – Изучение семеношения сосны на ПЛСУ в Пермском крае и отбор образцов семян для испытаний на быстроту роста в 1978–1982 гг.

ПЛСУ	Число деревьев, шт.		Средние значения		Деревьев с выходом семян 4 шт. и менее, %	% семян на деревьях	
	изучено семеношение	отобрано в испытания	балл плодоношения	выход семян из 1 шишки, шт.		на 10% самых урожайных	на 50% самых урожайных
Пермский	292	217	2,1	10,4	23,6	32,4	88
Левшинский	496	171	2,7	16,3	6,2	28,7	81,6
Очерский	109	102	2,4	20,5	1,8	25,4	76,2
Нижне-Курьинский	239	234	2,5	23,1*	2,1*	20,7*	70,3*
В среднем	284	181	2,44	15,7	10,5	26,8	79
Всего	1136	724	-	-	-	-	-

\*- деревья с мелкими шишками не вошли в выборку и значения смещены

Изучение семеношения на трех участках, исключая Н-Курьинский ПЛСУ, где деревья с мелкими шишками не отбирали и значения были несколько смещены, показало, что большая часть семян (76–88%) формируется на 50% урожайных деревьев, причем 10% деревьев дают 27% семян (25–32%), что почти в 3 раза превышает средний уровень семеношения.

Сразу возникает вопрос, а нельзя ли быстро находить такие деревья? В какой-то мере в этом поможет размер шишек, слабо влияющий на выход семян ( $r = 0.37 \pm 0.05$ ), однако наиболее эффективен отбор все-таки по прямому признаку, причем с определением выхода семян всего лишь по 2–4 шишкам, высоко коррелирующий ( $r=0.80$ ) с выходом семян из 20–30 шишек (Рогозин, Исаков, 1987).

Содержание семян в шишках имеет пределы изменчивости от 0 до 45 шт. и распределение имеет 2–3 пика на каждом из участков (рис. 6.6).

Отсутствие или малое число полных семян в шишках у сосны, например, на Пермском ПЛСУ (см. линию 1 на рис. 6.6) лесные селекционеры и генетики объясняют следующими причинами:

- несовпадением фазы рецессии семяпочек и времени массового пыления из-за колебаний температуры (Некрасова, 1976; Тараканов, 2003);

- недостатком пыльцы в период активности женских семяпочек (Некрасова, 1984; Тараканов, 2003);



- разными системами размножения и наличием резко отличающихся групп – типичных перекрестников и небольшой группы из самофертильных растений, образующих семена только при самоопылении (Исаков, 1999).

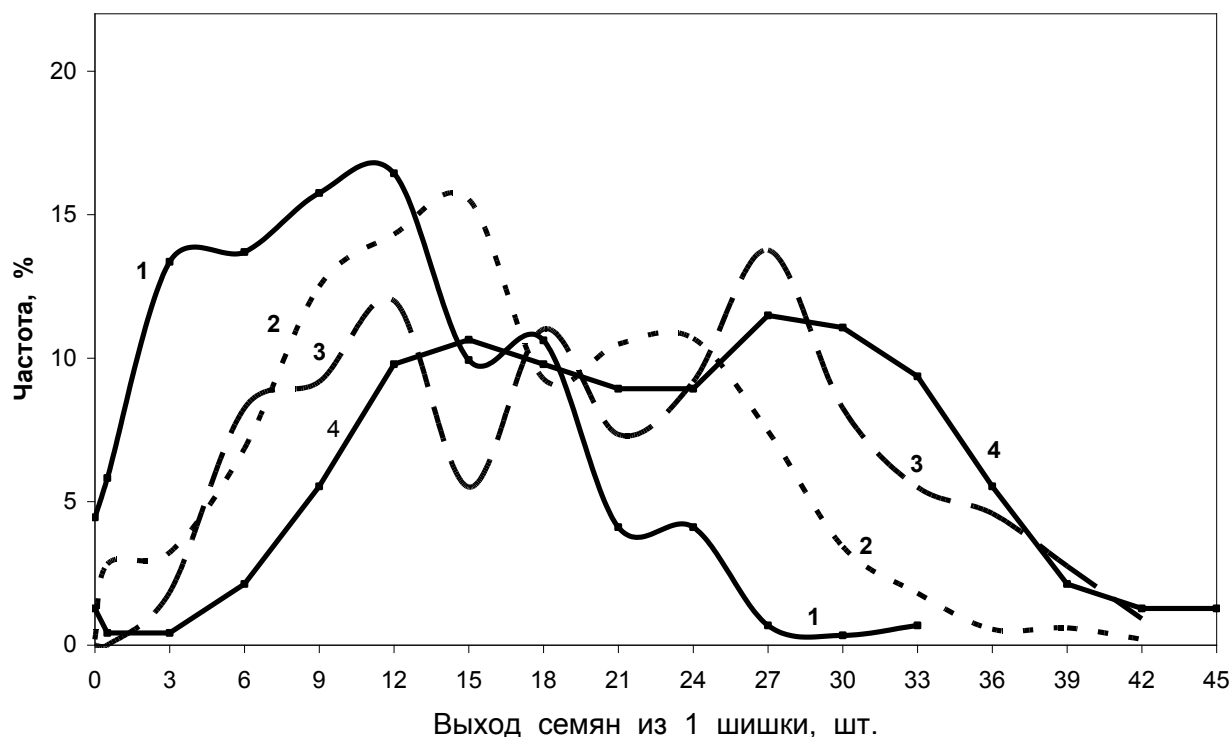


Рис. 6.6 – Распределение деревьев по выходу семян на ПЛСУ: 1 – Пермский; 2 – Левшинский; 3 – Очерский; 4 – Нижне-Курьинский.

Самоопылители встречаются редко, но в Челябинской области на ПЛСУ они плохо влияли на выход семян у 15% деревьев, которые имели 32–50% пустых семян. Оказалось также, что 4% деревьев имели частичную и полную стерильность и продуцировали в среднем менее 1 семени на шишку (!), либо не имели полнозернистых семян совсем; предположительно они содержат летальные для эмбриогенеза семян гены (Исаков, 1980).

Для увеличения урожая применяют дополнительное опыление в период рецепции женских семяпочек (Тараканов, 2003). Следует отметить, что есть все основания ожидать повышения урожайности также и после удаления деревьев с низким выходом семян по следующим соображениям. Например, на Левшинском участке в выборке из 345 деревьев оказалось, что у деревьев с мелкими шишками средний выход семян составил 11.3 шт., а у деревьев с крупными шишками – 20.6 шт. Среди 43 матерей с крупными шишками деревьев с низким выходом семян (0–4 шт.) не было, но среди 268 деревьев со средними шишками их было 10, а среди 34 особей с мелкими шишками – 7, что составляет 3.7 и 21% соответственно. То есть близкий к нулю выход семян

встречается только у деревьев со средними и мелкими шишками. Здесь можно выдвинуть предположение, что если в шишке завязалось мало семян, то и шишка формируется мелкая. По-видимому, в каких-то случаях *само дерево* по числу полных семян в шишке определяет, какой величины ее формировать. Во всяком случае, организм дерева вполне может иметь такую обратную связь.

На Очерском и Нижне-Курьинском участках при среднем выходе семян 20.5 и 23 шт. особей с выходом семян от 0 до 4 шт. встретилось всего 1.8 и 2.1%, что можно объяснить двумя причинами. Первая состоит в том, что в благоприятные годы доля самофертильных особей снижается (Исаков, 1999). Вторая может быть в том, что на этих участках просто мало самофертильных деревьев, и это обстоятельство сразу повышает средний выход семян, тогда как на Пермском участке их больше и выход семян здесь понижен.

В распределении деревьев по урожаю семян на всех участках также обнаружилось 3–4 пика частот (рис. 6.7).

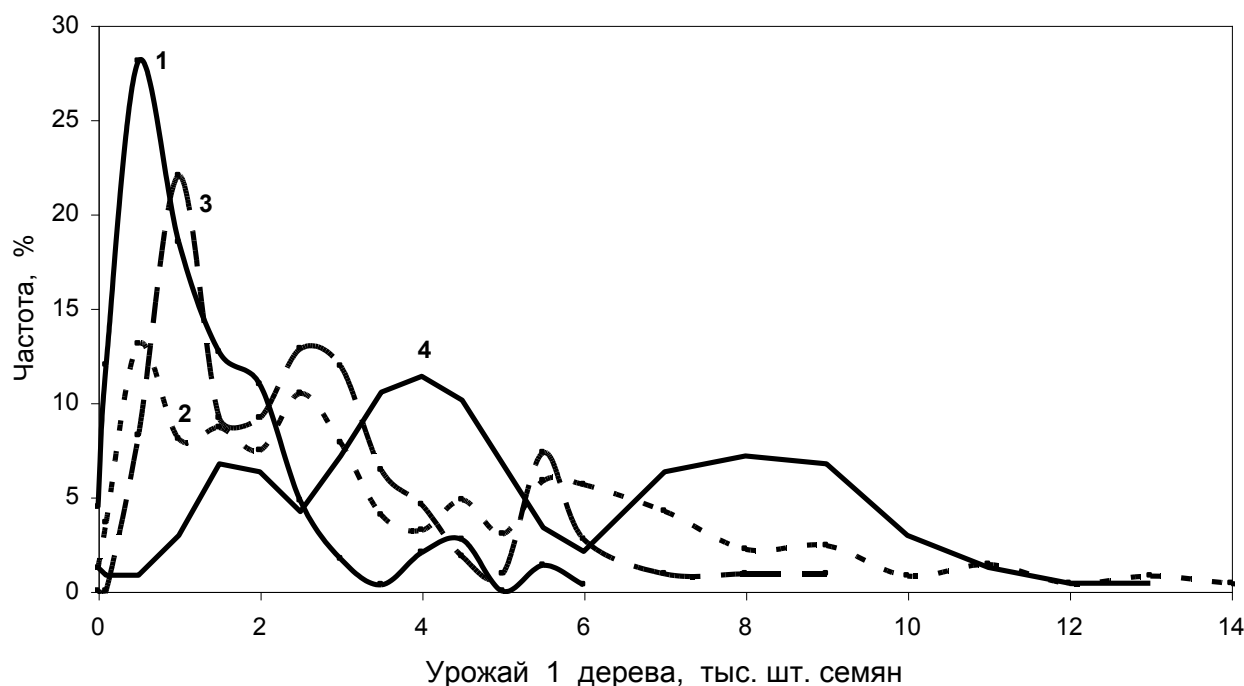


Рис. 6.7 – Распределение деревьев по урожаю семян на ПЛСУ: 1 – Пермский; 2 – Левшинский; 3 – Очерский; 4 – Нижне-Курьинский.

В общих чертах подобные пики повторяются еще и на линиях вклада деревьев в общий урожай семян, причем с увеличением выхода семян на участке увеличивается и вклад в урожай группы деревьев с обильным урожаем (рис. 6.8).

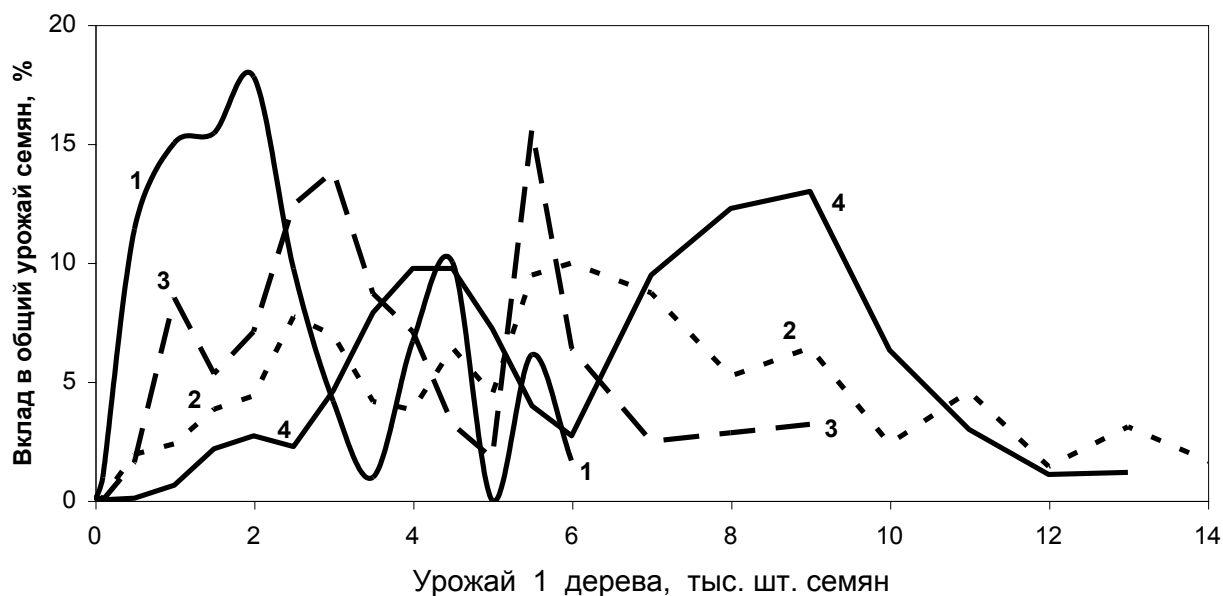


Рис. 6.8 – Вклады в общий урожай семян деревьев на ПЛСУ: 1 – Пермский; 2 – Левшинский; 3 – Очерский; 4 – Нижне-Курьинский.

Для селекции актуальна устойчивость во времени составляющих семенную продуктивность двух ее признаков – количества шишек и выхода семян. Повторяемость баллов плодоношения оказалась низкой ( $r=0.24-0.28$ ), тогда как для выхода семян из шишек она была высокой ( $r=0.60-0.78$ ). При изучении естественных насаждений сосны в Томской области уровень их повторяемости оказался близким:  $r = 0.22 \pm 0.20$  для числа шишек и  $r = 0.77 \pm 0.09$  для выхода семян (Рогозин, 1978). Поэтому при селекции сосны на урожайность прежде всего необходим отбор по выходу семян, как более устойчивому признаку, который при 50%-ном отборе увеличивает семеношение в 1.4–1.6 раза; такой же отбор по числу шишек увеличивает семеношение совершенно незначительно, лишь на 6–20% (Рогозин, 1986).

Обнаруженные в распределениях пики и провалы (см. рис. 6.6–6.8) и попытки их выравнивания процедурами преобразования данных через натуральные логарифмы оказались безуспешными; пики и провалы в частотах оставались и оценка новых распределений по критериям  $\lambda$  и  $\chi^2$  (Плохинский, 1970; Гриффитс, 1971) это доказала (Рогозин, Исаков, 1987). Поэтому возмущения частот у признаков семеношения не случайны и могут быть вызваны существованием нескольких распределений (разных типов совокупностей). Мы пытались разделить общий ряд распределения на частные ряды по каким-либо признакам, например, по размеру шишек или по их форме

(например, убирая матерей с шишками в виде узкого конуса), а также по окраске шишек. Однако каждый раз объемы «дочерних» выборок снижались, и мы наталкивались на недоказуемость различий частот новых распределений из-за высокой вариации. При этом распределения ежегодно менялись, и деревья частично переходили из одной группы в другую. Таким образом, наличие указанных пиков можно уверенно оценивать как *дискретность* популяций по признакам семенной продуктивности.

Формирование дискретных групп у хвойных по многим количественным признакам, которые могут быть разложены на составляющие их «элементарные» признаки, в том числе семеношение, было доказано Ю.Н. Исаковым (1999): «...Эколого-генетическая изменчивость проявляется в структурированности живого, которая пронизывает все его уровни. Распределение деревьев по многим количественным признакам имеет на самом деле не непрерывный, а групповой характер, причем не обязательно группы имеют семейное происхождение; они могут формироваться, например, на основе общности нормы реакции, онтогенеза или системы размножения».

## 6.6. Вклад клонов в генный пул семян

Вклад клонов в генный пул семян необходимо обязательно учитывать при создании ЛСП-2. Существует нежелательное сочетание у некоторых клонов низкой урожайности с высокой скоростью роста их потомства; встречается и другое сочетание, когда вклад клона в генный пул по урожайности и обилию пыльцы очень высокий, а рост потомства только средний (Ефимов, 1997; Шейкина, 2004; Туркин, 2005).

Столь нежелательные сочетания были, в общем-то, ожидаемы, так как во время отбора плюс-деревьев сосны их семеношение учитывать было затруднительно, в результате чего и были размножены клоны с низкой урожайностью. Пыльцевая продуктивность клонов на ЛСП, как и выход семян, также различается в десятки и даже сотни раз. Исследования (Тараканов, 2003) показали, что более 50% генов привносят в генный пул семян всего лишь 2–4 клона, что составляет только 20 % от числа клонов на ЛСП (рис. 6.9).

Вполне очевидно, что урожайные клоны сильнее всего повлияют на генетические качества семян, и будет беда, если их потомство окажется растущим медленно, так как именно они будут определять геном искусственно

созданной на ЛСП популяции. Более того, они резко повысят и вероятность инбридинга. Решить данную проблему можно только изучением семенной и пыльцевой продуктивности у клонов и материнских (плюсовых) деревьев еще на стадии отбора исходного материала. В этом и должна состоять *стратегия создания семенных плантаций* повышенной генетической ценности (ЛСП-2).

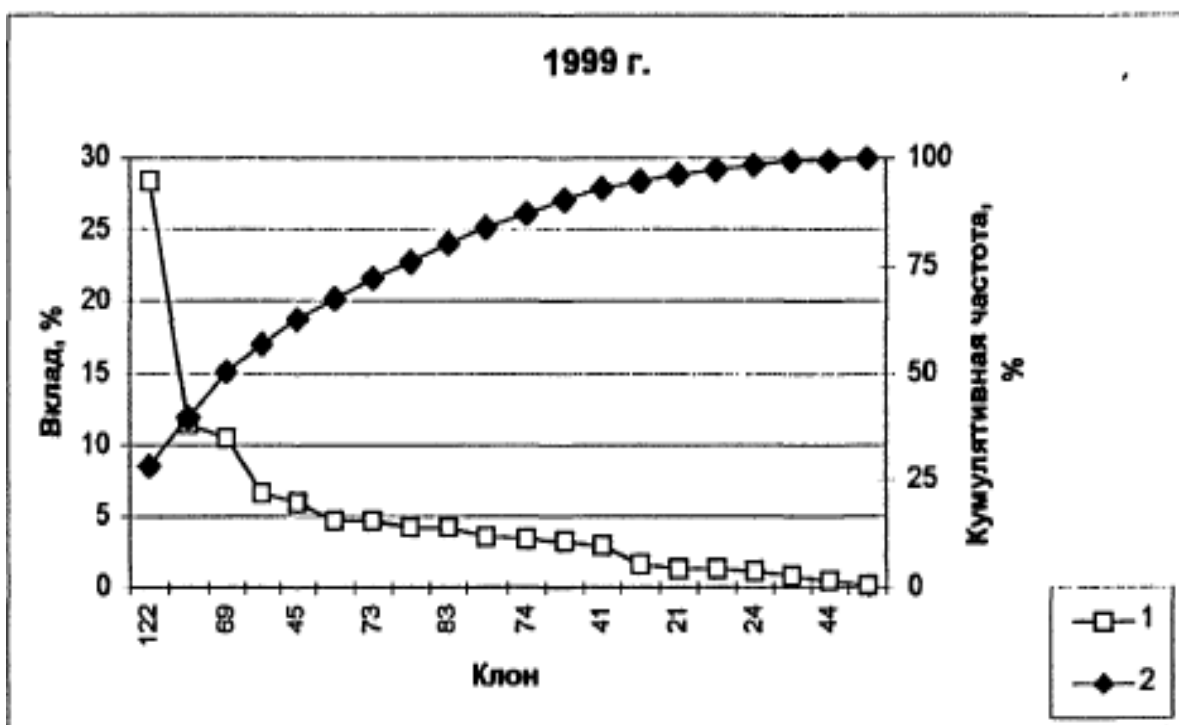
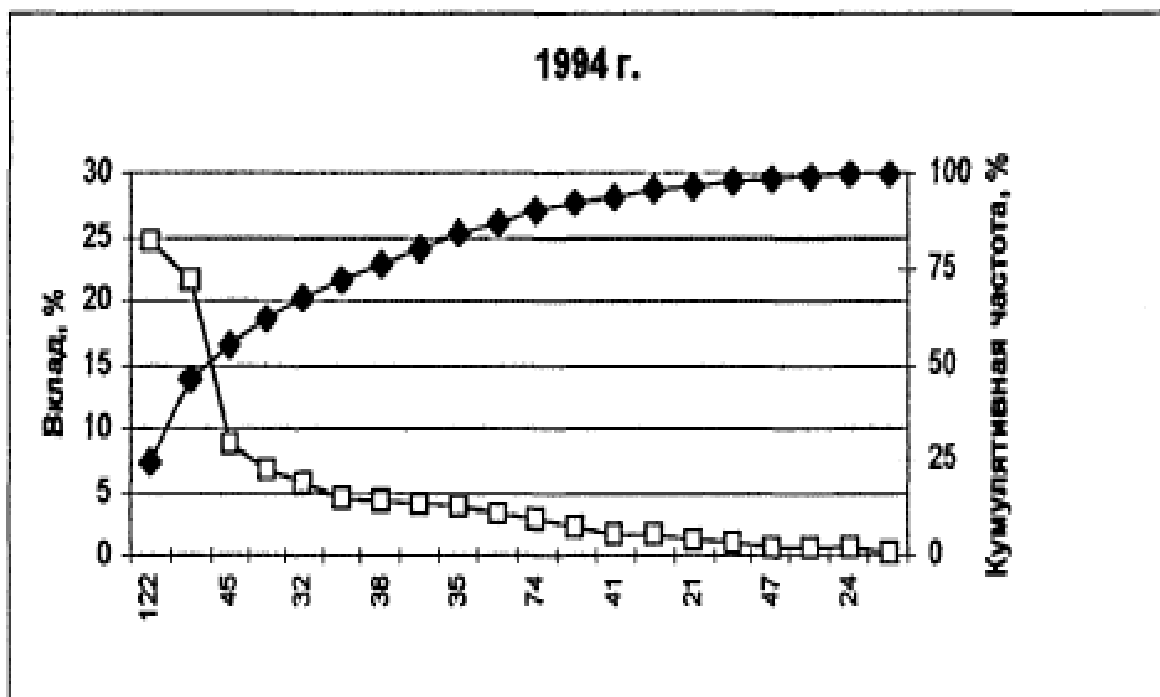


Рис. 6.9 – Вклад клонов в генный пул семян на клоновой ЛСП: 1 – вклад клонов; 2 – кумулятивная частота (по Тарakanову, 2003, с. 360).

Другие, важные для стратегии селекции сосны на урожайность выводы были получены Ю.Н. Исаковым (1999). Оказалось, что разные по уровню самофертильности деревья имеют и разную генетико-селекционную ценность: наиболее быстрорастущим при свободном опылении является потомство типичных перекрестников, а при самоопылении – потомство самофертильных деревьев (потенциальных самоопылителей).

Из этих данных следует, что при наличии в ценопопуляции особей с близким к нулю выходом семян (потенциальных самоопылителей) и при обильном образовании у них пыльцы их следует исключать из исходного материала при наборе клонов для обычных ЛСП, где опыление будет перекрестным; однако их следует обязательно сохранить как особо ценный материал для сорта-самоопылителя. Этот момент весьма неожиданный и парадоксальный – в сорте-самоопылителе может быть всего несколько клонов (даже один!), в отличие от требуемых 50 клонов для сорта-перекрестника, и здесь в лесной селекции появляются большие перспективы.

### **6.7. Рекомендации для селекции на урожайность**

Высокая индивидуальная изменчивость семеношения у сосны открывает возможность отбора маточников, превышающих среднюю семенную продуктивность в 2 раза и более. Получены следующие выводы.

1. Большую часть полнозернистых семян на ПЛСУ (76–88%) формируют 50% урожайных деревьев, а 10% из них дают 27% семян. В распределении деревьев по урожаю семян обнаружилось 3–4 пика частот, которые имеют место и на вкладах деревьев в общий урожай семян.

2. Среднее число семян в шишке у маточников (выход семян) изменяется от 0 до 45 шт. и их распределение имеет 2–3 пика. Повторяемость выхода семян выше ( $r = 0.60–0.78$ ), чем баллов плодоношения ( $r = 0.24–0.28$ ), поэтому выход семян формирует дискретную структуру популяции, состоящей из 2–3 групп, резко отличающихся урожаем семян.

3. Вклад отдельных деревьев и клонов в генный пул семян различается в десятки раз, поэтому для создания ЛСП-2 нужен обязательный отбор примерно 10–50% маточников с высокой семенной и пыльцевой продуктивностью.

4. Для отбора маточников с высоким выходом семян достаточно определить их содержание всего в 3–4 шишках, которое высоко коррелирует с их выходом в 20–30 шишках.

5. При выделении особей с близким к нулю выходом семян их следует исключать при наборе клонов для обычных ЛСП, где опыление будет перекрестным. Однако их следует обязательно сохранить в архиве клонов как особо ценный материал для *сорта-самоопылителя*.

*Контрольные вопросы:*

1. Влияние размера шишек и семян сосны на рост семей. Частота лучших семей по градациям этих признаков в среднем и колебания по отдельным опытам. Динамика корреляций в возрасте семей от 3 до 18 лет. Движущий (рис. 6.2) и стабилизирующий (рис. 6.3) отбор

2. Влияние темной, пестрой, коричневой и светлой окраски семени на рост потомства. Частота лучших семей по градациям окраски: а) в среднем по многим опытам; б) колебания по отдельным популяциям. Влияние окраски на время прорастания семян.

3. Вклад клонов в генный пул семян по В.В. Тарakanову. Рекомендации по селекции на урожайность: показать разную повторяемость выхода семян и числа шишек у материнских деревьев, и почему возможен отбор урожайных деревьев по минимальной выборке. Зачем следует сохранять в архиве клонов деревья с близким к нулю выходом семян.

### 7.1. Влияние размера шишек и массы семени на рост семей

Длина шишек ели является признаком, определяющим ее видовую принадлежность. На европейском Северо-Западе и Урале расположена зона естественной интрогрессивной гибридизации двух видов ели: европейской и сибирской. Исследования (Попов, 2005) показали, что здесь образуется множество переходных форм с преобладанием признаков ели сибирской ближе к Уралу и северу и признаков ели европейской к западу и югу. Обширность зоны гибридизации позволила даже систематикам отнести эти формы к новому виду и назвать ее ель гибридная или финская (*Picea × fennica* (Regel) Kom.) (Правдин, 1975).

При анализе шишек и семян обращалось внимание на разную длину шишек в 3 совокупностях: плюс-деревьев естественных популяций, плюс-деревьев из лесных культур и обычных деревьев из лесных культур. При этом исключили популяцию «Нижняя Курья», так как культуры в ней были созданы гораздо позднее (в 1939 г.), чем на 4-х других участках, которые создавались в 1901–1916 гг. под руководством Ф.А. Теплоухова. Но не только поэтому.

Вариация длины шишек у плюс-деревьев колебалась от 8 до 15.5%, составляя в среднем в естественных насаждениях 11.6% и в культурах 10.3%. Минимум и максимум длины шишек в естественных насаждениях составили 60 и 111 мм, а в культурах 65 и 106 мм, т.е. были близки. Но в популяции «Нижняя Курья» эти колебания составили 64–85 мм при средней длине в выборке плюс-деревьев 76.1 мм и в выборке обычных деревьев 73.3 мм, что оказалось значительно меньше, чем в культурах Ф.А. Теплоухова (происхождения «Сепыч 1», «Сепыч 2», «Очер» и «Верещагино») (табл. 7.1).

Средняя длина шишек у плюс-деревьев в 7 естественных популяциях оказалась 81.2 мм, а в 4 ценопопуляциях культур Ф.А. Теплоухова 87.9 мм или на 8.2% больше. В целом обе эти группы можно отнести к одному виду (подвиду) ели – ели гибридной (финской), у которой средняя длина шишек определена  $85 \pm 6.5$  мм (Правдин, 1975). Средняя масса семени и число семян в шишке также оказались больше в культурах, на 8.5% и 23.7% соответственно. Достоверности различий оказались выше стандартных при  $t_{\phi} = 7.1$  для длины шишек,  $t_{\phi} = 4.1$  для массы семени и  $t_{\phi} = 4.7$  для числа семян в шишке.

Вероятно, при закладке культур под руководством Ф.А. Теплоухова были использованы семена, сознательно заготовленные от деревьев с более



крупными шишками. В свое время Федор Александрович Теплоухов интересовался этим вопросом и опубликовал самую первую статью о морфометрии шишек ели в европейской части России (Теплоухов, 1876).

Табл.7.1 – Морфометрия шишек и семян ели финской в Пермском крае

Происхождение (ценопопуляция)	Число деревьев, шт	Длина шишек		Масса семени		Число семян в 1 шишке	
		Среднее, мм	Вариация, %	Среднее 0,1 мг	Вариация, %	Среднее, шт.	Вариация, %
Естественные насаждения, плюсовые деревья							
Очер	13	87,0±1,93	8,0	55,8±2,25	14,6	95,7±11,3	42,6
Нытва	29	84,4±2,15	13,7	51,4±1,67	17,5	80,7±7,5	49,9
Гайва	74	82,2±1,16	12,2	53,3±0,93	15,1	110,0±4,0	31,2
Ильинск	32	82,3±1,93	13,3	53,8±1,85	19,5	96,6±6,5	37,9
Пермь	108	78,2±0,92	12,2	50,0±0,73	15,2	92,5±3,8	42,6
Кунгур	27	77,3±1,69	11,3	48,7±1,78	19,0	65,2±7,1	56,3
Чусовой	18	77,3±1,91	10,5	51,4±2,21	18,3	80,0±6,3	33,1
В среднем		81,24	11,6	52,07	17,0	88,7	42,0
<b>Вся совокупность</b>	<b>301</b>	<b>80,4±0,59</b>	<b>12,6</b>	<b>51,6±0,50</b>	<b>16,7</b>	<b>93,1±2,25</b>	<b>41,9</b>
Лесные культуры, плюсовые деревья							
Сепыч-I	85	87,6±0,94	9,9	54,9±0,86	14,3	112,6±4,5	36,9
Сепыч-II	9	92,3±2,85	9,2	61,8±3,01	14,6	100,0±11,3	33,9
Очер	16	84,3±2,54	12,0	54,3±1,59	11,7	109,3±8,3	30,4
Верещагино	19	87,5±2,01	10,0	55,0±2,24	17,7	116,8±6,4	23,7
Н. Курья	23	76,1±0,89	5,6	54,6±1,70	15,0	118,9±8,9	35,7
В среднем без Н.Курья		87,92	10,3	56,48	14,6	109,7	31,2
<b>Вся совокупность без Н.Курья</b>	<b>129</b>	<b>87,46±0,79</b>	<b>10,2</b>	<b>55,24±0,72</b>	<b>14,9</b>	<b>112,0±3,37</b>	<b>34,2</b>
Лесные культуры, обычные деревья (нормальные и минусовые)							
Сепыч-I	19	81,7±1,50	8,0	53,8±1,53	12,4	119,5±9,5	34,6
Сепыч-II	15	83,0±2,49	11,6	56,4±2,89	19,9	104,6±7,4	27,2
Очер	13	83,5±3,58	15,5	49,9±3,17	22,9	126,2±8,3	23,9
Верещагино	11	79,6±2,09	8,7	51,5±1,97	12,6	130,0±13,0	33,2
Н. Курья	14	73,3±2,20	11,2	51,7±1,95	14,1	130,9±12,5	35,6
В среднем без Н.Курья		81,9	11,0	52,9	17,0	120,1	29,7
<b>Вся совокупность без Н.Курья</b>	<b>58</b>	<b>82,23±1,19</b>	<b>11,0</b>	<b>53,05±1,21</b>	<b>17,4</b>	<b>116,8±42,0</b>	<b>27,3</b>

Распределение плюс-деревьев естественных популяций имеет два модальных класса длины шишек в пределах 71–80 мм. Распределение шишек

плюс-деревьев из культур заметно отличается общим сдвигом вправо и почти полным отсутствием шишек длиной менее 70 мм, а также двумя модальными классами в пределах 81–90 мм (рис. 7.1).

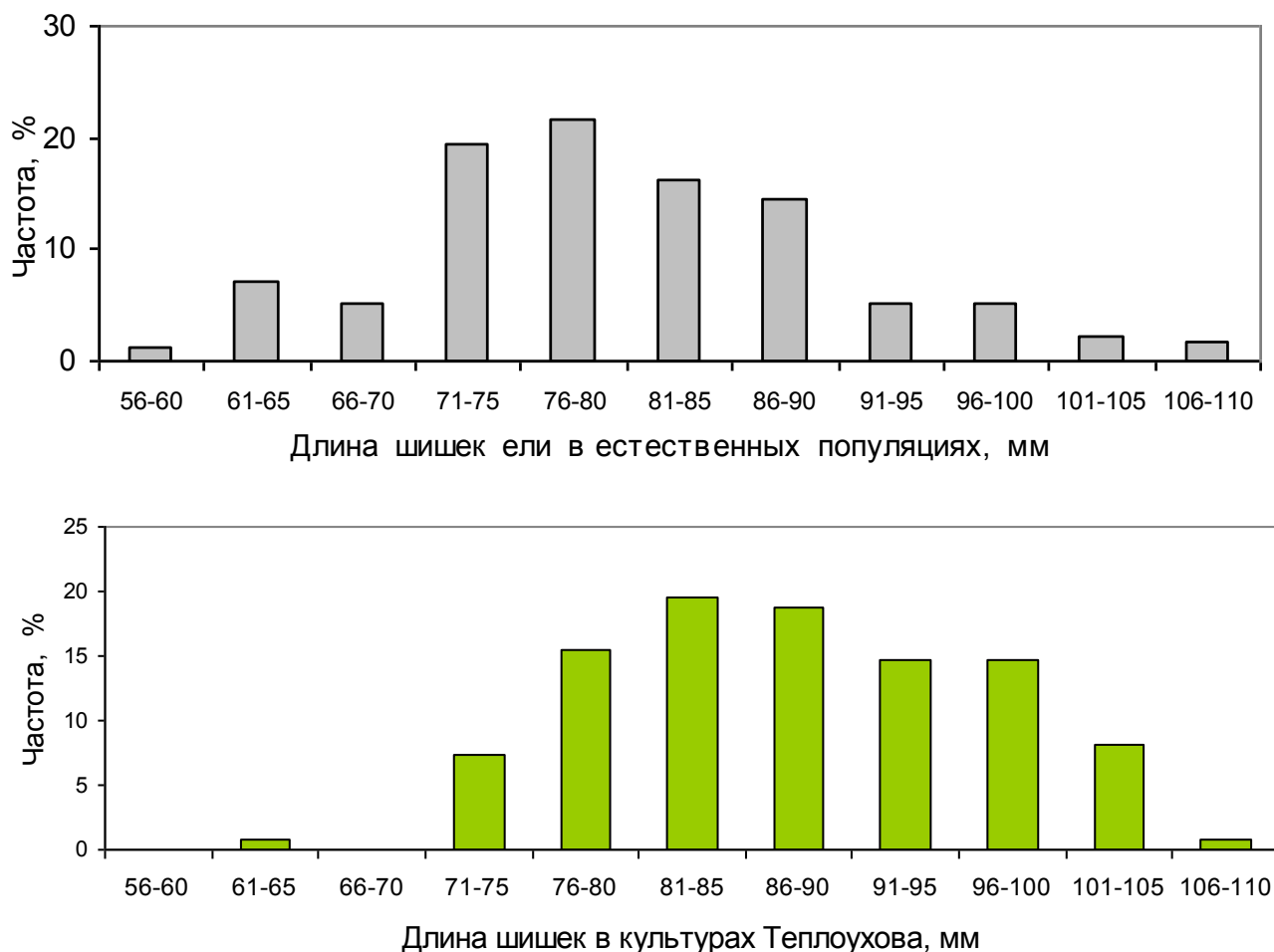


Рис. 7.1 – Длина шишек ели в естественных популяциях и в культурах Ф.А. Теплоухова

Поэтому в культурах деревья по длине шишек можно отнести к форме с преобладанием признаков ели европейской, а в естественных популяциях – к форме с преобладанием признаков ели сибирской.

В культурах отмечены и другие особенности, которые можно отнести к критериям, по которым одна популяция отличается от другой. В частности, в ценопопуляциях «Сепыч 1» и «Очер» встретились 4 плюсовых дерева с гладкой корой (3.5% деревьев). Это своего рода «фен», который свидетельствует о том, что мы имеем дело с двумя группами популяций. К первой относятся культуры, где фен гладкой коры есть, а ко второй – естественные насаждения, где такого фена нет. Наличие этого фена может говорить и о другом – он проявился только в связи с заготовкой семян в какой-то отдельно расположенной и, скорее

всего, более юго-западной популяции (но в пределах бывшего Очерского окружного лесничества в имени графов Строгановых). Во всяком случае, есть все основания для выделения «культур Теплоухова» по этим признакам (длине шишек и форме коры) в отдельные ценопопуляции, которые были образованы искусственно в результате первого приема массового отбора деревьев с более длинными шишками.

Деревья с такими более длинными шишкам условно можно считать носителями «европейских», а с короткими – «сибирских» генов ели. Тогда в случае группового расположения потомств (вицинизма) возможна эволюция с образованием ценопопуляций более «сибирских» и более «европейских», чем исходная популяция. Кроме того, пул генов в таких потомствах будет формировать какие-то новые сочетания, обусловленные большей фертильностью и урожаем пыльцы отдельных деревьев. Именно они сформируют специфику генофонда и будут причиной появления разных тенденций отбора в современной эволюции этого гибридного вида ели.

По классификации Л.Ф. Правдина (Правдин, 1975), у ели европейской средняя длина шишек определена  $100 \pm 10$  мм, ели сибирской  $62 \pm 10$  и ели гибридной или финской  $85 \pm 6.5$  мм. Если придерживаться этих параметров, хотя имеются и иные сведения (Попов, 2005), то частота встречаемости плюсовых деревьев с шишками европейского типа (от 90 мм и более) в естественных насаждениях и культурах составила, соответственно, 14.5 и 38.2% (в культурах в 2.6 раза больше). С другой стороны, встречаемость деревьев с шишками сибирского типа (до 72 мм) в природных популяциях 18.9%, а в культурах 5.7%. То есть «сибирских» плюс-деревьев оказалось больше в 3.3 раза в естественных популяциях.

Возникает закономерный вопрос, а как же растут «европейские» и «сибирские» деревья в этих совокупностях? В естественных насаждениях мы имеем выборки только из плюсовых деревьев, но в культурах есть выборки и из обычных деревьев. Объединение их в культурах Ф.А. Теплоухова и дает ответ на поставленный вопрос.

В этой объединенной выборке из 129 плюсовых и 58 обычных деревьев между высотой деревьев и длиной шишек была обнаружена слабая корреляция

( $r = 0.21 \pm 0.07$ ). То есть более «европейские» деревья ели в ней растут лучше и оказываются выше (рис. 7.2.).

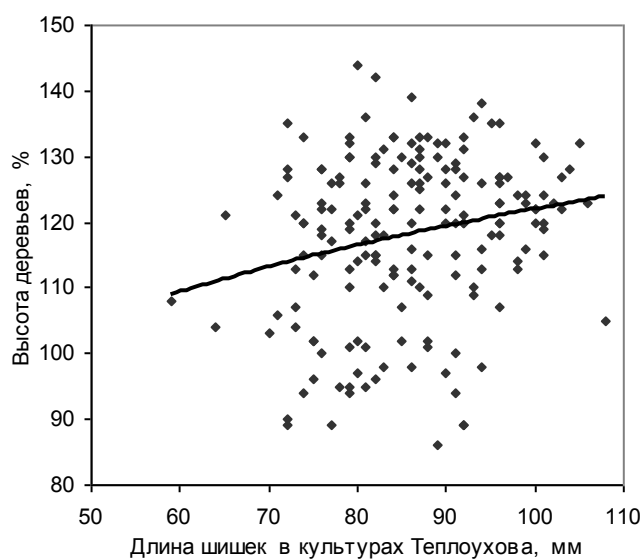


Рис. 7.2 – Связь между длиной шишек ели и высотой материнских деревьев в культурах Ф.А. Теплоухова.

В природных популяциях такой связи нет ( $r=0.004$ ). Тогда можно полагать, что гены ели европейской, которых оказалось больше в культурах, способствуют тому, что их обладатели развиваются в более крупные деревья.

Если принять во внимание некоторую пространственную изоляцию ценопопуляций культур и формирование пула семян при опылении их же пыльцой, то тогда после отбора «крупношишечных матерей», проведенного в начале 20 века Ф.А. Теплоуховым, мы наблюдаем сейчас в потомствах  $F_1$  и  $F_2$  следующие результаты.

В потомстве  $F_1$  (культуры Ф.А. Теплоухова) получено увеличение: длины шишек на 8.2%, массы семени на 8.5% и высоты культур на 1 класс бонитета. Увеличение высоты культур произошло в результате действия комплекса причин, однако и хорошее качество семян было одной из них.

Потомство  $F_2$  (потомство плюс-деревьев из культур) показало высоту 106.6% при высоте потомства естественных насаждений 102.4% (преимущество  $F_2$  +4.2%), причем потомство нормальных и минусовых деревьев из культур превышало контроль на 1.0–5.5% (см. табл. 7.1).

Далее анализ полей корреляции показал еще много интересного. В предыдущих разделах мы эффективно использовали метод анализа долей. Этот метод весьма чувствителен и часто дает ответы на селекционные вопросы, когда корреляции близки к нулевым значениям.

Оказалось, что в культурах Ф.А. Теплоухова, т.е. в более «европейских» ценопопуляциях, у матерей со средней массой семени лучших семей с высотой от 115% (левые светлые столбики) оказалось в 1.9 и 1.5 раза больше, чем у матерей с легкими и с тяжелыми семенами. Следовательно, в отношении массы семени в культурах действует стабилизирующий отбор (рис. 7.3).

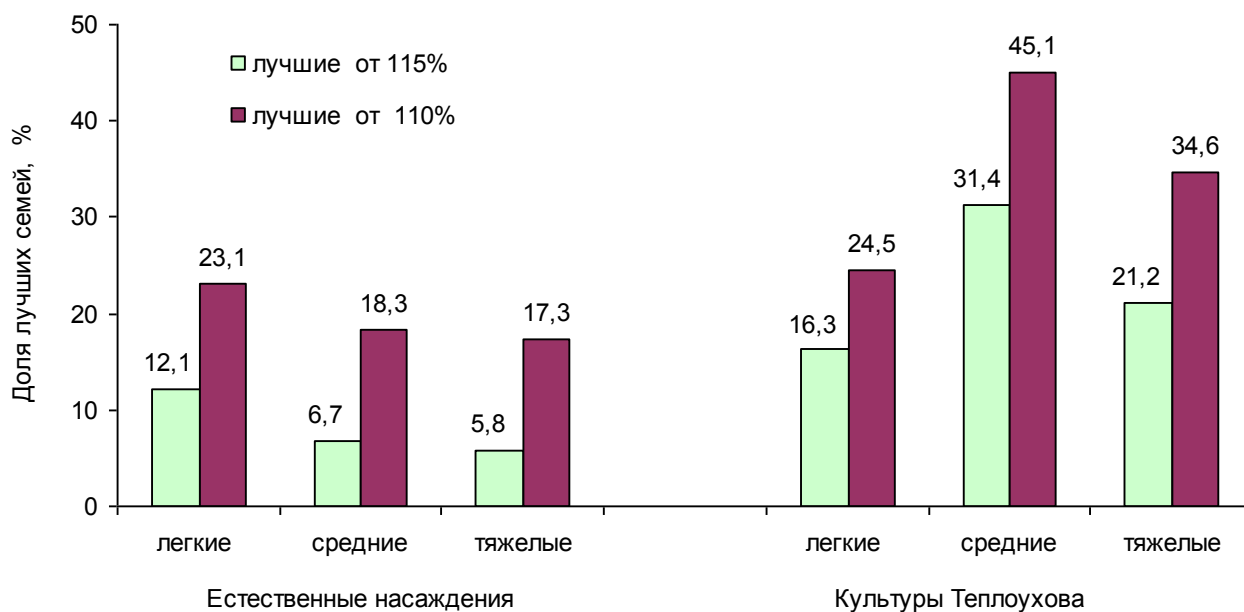


Рис. 7.3 – Доля лучших семей в 21-летнем потомстве ели из естественных насаждений (столбики слева, движущий отбор) и из культур Ф.А. Теплоухова (столбики справа, стабилизирующий отбор) по градациям массы семени у материнских деревьев (легкие, средние и тяжелые семена).

Однако в естественных насаждениях, т.е. более «сибирских», преимущество изменилось в пользу легких семян, где лучших семей оказалось 12.1%, а у деревьев со средними и тяжелыми – 6.7 и 5.8%, т.е. больше в 1.8–2.1 раза. Таким образом, здесь мы наблюдаем уже другой вид естественного отбора – отбор движущий. Различия сохраняются также и при отборе лучших семей от 110% (правые темные столбики).

Эти различия в тенденциях отбора и возможной эволюции у ели финской, насколько можно судить по сведениям из литературы, обнаружены впервые.

На следующих двух полях корреляции, приведенных ниже по данным для плюс-деревьев из естественных насаждений, треугольными точками выделены 6 быстрорастущих семей (рис. 7.4).

Этот кластер образуют семьи 6 плюс-деревьев из самых разных популяций: Нытвы, Ильинска, Кунгура и Перми. У этих 6 деревьев легкие

семена сочетаются с короткими шишками, т.е. по классификации Л.Ф. Правдина (1975), это типичные «сибирские» ели, для которых средняя длина шишек определена  $62 \pm 10$  (рис. 7.5).

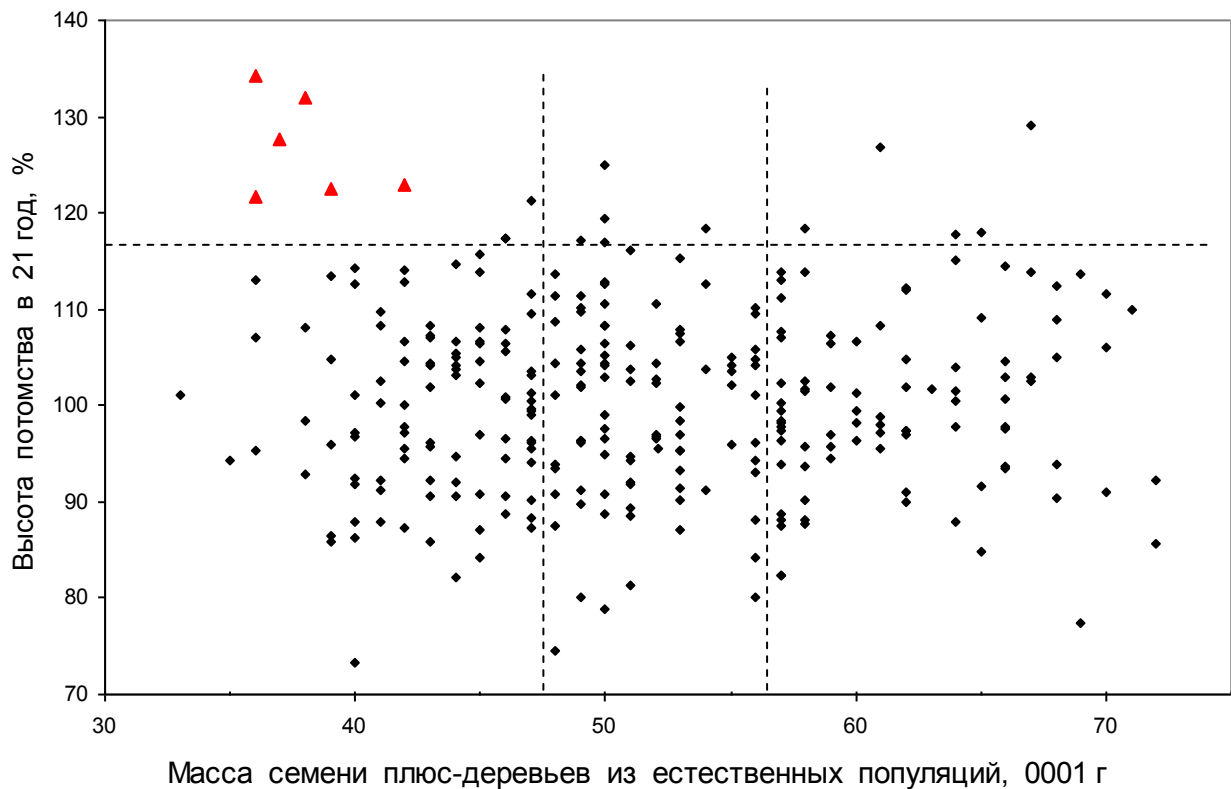


Рис. 7.4 – Масса семени и высота 21-летнего потомства у плюс-деревьев ели из естественных популяций. Пояснения в тексте

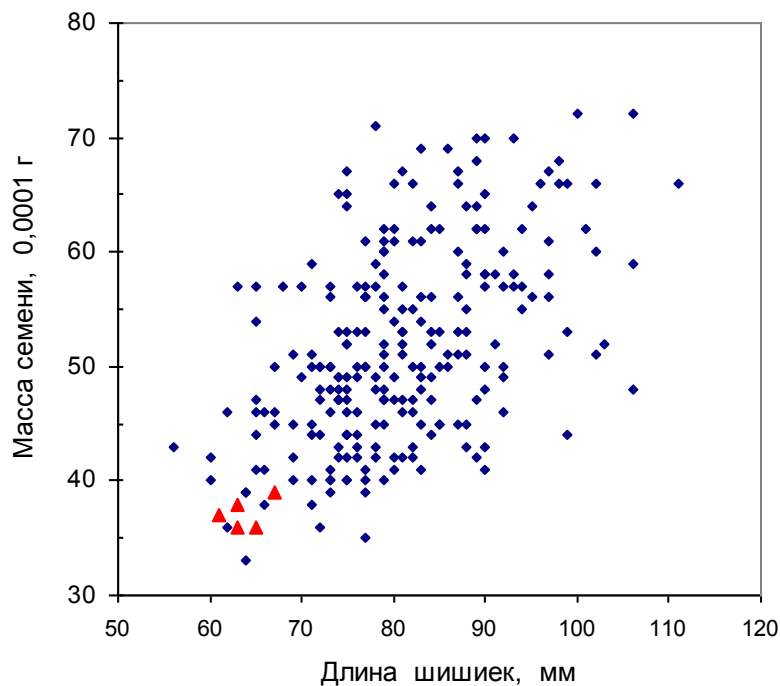


Рис. 7.5 – Связь длины шишек и массы семени у плюс-деревьев ели из естественных популяций. Пояснения в тексте.

Но даже если обнаруженный кластер исключить, то доли лучших семей в трех градациях массы семени, обозначенных вертикальными линиями на поле корреляции, просто уравниваются. В таком случае для трех видов естественного отбора – стабилизирующего, движущего и дизруптивного здесь ситуация такова, что если для ели финской из естественных популяций *вдруг потребуется* эволюция в сторону быстрорастущих семей (человек эту эволюцию делает искусственно, называя селекцией), то можно ожидать у ели появление все большего числа потомков с мелкими шишками и семенами.

С другой стороны, остаются некоторые сомнения в части возможного влияния на размер шишек более молодого возраста деревьев, который в культурах Ф.А. Теплоухова был 74–88 лет, а естественные популяции были старше: 90–143 года. Однако один из участков культур, не относящийся к культурам Теплоухова (Нижне-Курьинский) был самым молодым (51 год). Тем не менее, в нем длина шишек и масса семени были наименьшими, а высота семей оказалась самой низкой. Поэтому молодой возраст деревьев не является тем фактором, который увеличивает размеры шишек и семян.

При описании методики выделения плюс-деревьев уже шла речь о том, что на популяции было давление отбора с изъятием продуктивных растений и это отразилось на качестве плюсовых деревьев, отобранных вблизи г. Перми (происхождения Пермь и Гайва). Однако в популяциях Очер, Нытва и Ильинск такого давления не было, однако и в них есть деревья, входящие в кластер с малой массой семени. Поэтому можно дать следующее объяснение движущего отбора в пользу деревьев с самыми мелкими шишками и семенами.

В изученных естественных популяциях ели финской (гибридной) преобладают формы с признаками ели сибирской, поэтому можно полагать, что протекающие в них процессы образования семян идут иным образом, чем в ценопопуляциях культур, где был проведен первый отбор крупношишечных форм, причем это было сделано, возможно, в наиболее продуктивных ее популяциях с преобладанием форм ели европейской. Поэтому и тренды эволюции этих форм ели финской различны, что и показали результаты изучения их потомства.

Более «европейская» ель (в культурах Ф.А. Теплоухова) на селекцию крупношишечных форм реагировала стабилизацией потомства  $F_2$ , с преимуществом в росте потомства от деревьев со средними семенами. Т.е. популяции вернулись в устойчивое состояние и продолжение отбора на большой размер шишек бесперспективен. Вообще, на такие же результаты массового отбора указывают многочисленные примеры среди других видов растений, когда эффективен только его начальный этап.

У более «сибирской» формы ели в природных популяциях такой стабилизации нет, и ее селекция почти равнозначна и по крупным, и по мелким шишкам и семенам. В ее потомствах неожиданно проявилась слабая тенденция к движущему отбору в отношении деревьев с малой массой семени и, как следствие, возможному появлению в следующих поколениях *все большего числа потомков с мелкими семенами*.

Часто лесные генетики опасаются сокращения генетического разнообразия в лесных культурах. Но селекция также «сократитель» биоразнообразия, так как изымает из генофонда только ту его часть, которая кажется человеку лучшей, а часть не может быть больше целого. Естественный отбор в одном поколении – это «шаги» эволюции. Их надо выявить и использовать в селекции – эволюции, направляемой человеком. Если бы природе потребовались быстрорастущие семьи ели, то ее эволюция в сходных с испытательными культурами условиях была бы направлена на выживание матерей с мелкими семенами, а эволюция потомства из культур – на матерей со средними семенами.

Именно такие разные родители от ели финской и требуются человеку, и необходимо использовать обнаруженное явление в ее уже искусственной эволюции, т.е. селекции.

### ***Выводы.***

1. Ель в культурах Ф.А. Теплоухова относится к форме с преобладанием признаков ели европейской, а в естественных популяциях – к форме с преобладанием признаков ели сибирской. Различия основаны на длине шишек у плюс-деревьев, которые в культурах оказалась на 8.2% длиннее; масса семени



также больше в культурах: 5.52 мг против 5.16 мг. В культурах также присутствует фен гладкой коры у 3.5% крупных деревьев, отсутствующий в природных популяциях.

3. Вероятно, при закладке культур под руководством Ф.А. Теплоухова использовали семена от деревьев с крупными шишками. В потомстве  $F_1$  (собственно сами культуры) получено увеличение: длины шишек на 8.2%, массы семени на 6.8% и высоты культур на 1 бонитет. В потомстве  $F_2$  (семьи плюс-деревьев) преимущество потомства  $F_2$  по высоте составило 4.2%.

4. В популяциях культур обнаружено преимущество матерей, имеющих среднюю массу семени, где лучших семей (высота от 115%) больше в 1.6–1.7 раза. Следовательно, в отношении массы семени в более «европейских» популяциях ели финской действует стабилизирующий отбор.

5. В природных популяциях обнаружено преимущество матерей с малой массой семени, и они дают лучших семей больше в 1.8–2.1 раза. Следовательно, в более «сибирских» популяциях ели финской возникает движущий отбор с предпочтением деревьев с легкими семенами.

## **7.2. Сбег ствола материнского дерева и рост потомства**

В насаждениях складывается разная история их развития. Контрасты в начальной густоте вполне могут привести к формированию ценозов, отличающихся генетически, и их генофонд будет передан следующему поколению. Исследований по этому вопросу у лесных генетиков крайне мало. Пока известны лишь работы А.М. Голикова (2011, 2014).

Воздействие конкуренции в прошлом отражает, а если выразиться образно, регистрирует и «записывает на себя» сбег ствола. Чем выше начальная густота, тем меньше сбег стволов; он тонко реагирует на нее и является индикатором, по которому можно реконструировать историю густоты. Например, зная таксационные показатели и густоту древостоя сейчас и 20 лет назад, можно найти такой же сбег ствола у других древостоев и использовать его для определения их густоты в прошлом. По этому принципу можно восстановить

историю развития древостоя с определением его плотности в ранних возрастах и «добраться» до ее истоков даже у спелого древостоя. Именно так подбирались «естественные ряды» при составлении таблиц хода роста с разной начальной густотой по оригинальной методике Г.С. Разина (Рогозин, Разин, 2015). Сбег ствола чрезвычайно важен для характеристики общего состояния древостоя, и в *формуле оптимальной густоты* выращивания древостоев (Разин, 1989, а.с. на изобретение SU 1464970) сбег ствола использован дважды.

Сбег ствола у плюс-деревьев в естественных популяциях составил в среднем 1.43 см/м против 1.20 см/м в культурах. Различия вызваны как более старшим возрастом деревьев в естественных лесах, который несколько увеличивает сбег, так и большей густотой культур, снижающей его. Между 12 ценопопуляциями средний сбег ствола различался недостоверно, так как объемы выборок оказались недостаточны. Поэтому плюс-деревья объединили в 2 группы: группу из естественных ценозов и группу из культур. Влияние сбega ствола на потомство показано на двух полях корреляций (рис. 7.6 и 7.7).

Результаты весьма интересны. У плюс-деревьев из естественных ценозов в градации среднего сбega (1.22–1.51 см/м) частота лучших семей повышена в 1.9–2.4 раза в сравнении с деревьями с малым (1.0–1.21) и большим (1.52–1.9 см/м) сбегом, при некотором слабом снижении высоты семей от малого сбega к большому, судя по линии тренда (см. рис. 7.6).

У плюс-деревьев из культур зависимость аналогичная. У матерей со средним сбегом, который в этих, более густых ценозах, значительно меньше (1.1–1.3 см/м) точно также отмечено повышение частоты лучших семей в 1.5–1.9 раза по сравнению с деревьями с большими или меньшими значениями сбega. Линия тренда здесь показывает практическое отсутствие какого-либо влияния сбega на высоту семей.

Для этих двух совокупностей, однако, имеется и совпадение параметров сбega, в которых наблюдается наилучшее качество потомства: это значения 1.2–1.3 см/м. Данный параметр можно рекомендовать как общую придержку для отбора плюсовых деревьев ели финской во всех популяциях.

Эффект этой простой рекомендации весьма значителен: в потомствах плюс-деревьев со средним сбегом ствола, имеющего четкие параметры, частота лучших семей повышена в среднем в 1.9 раза.

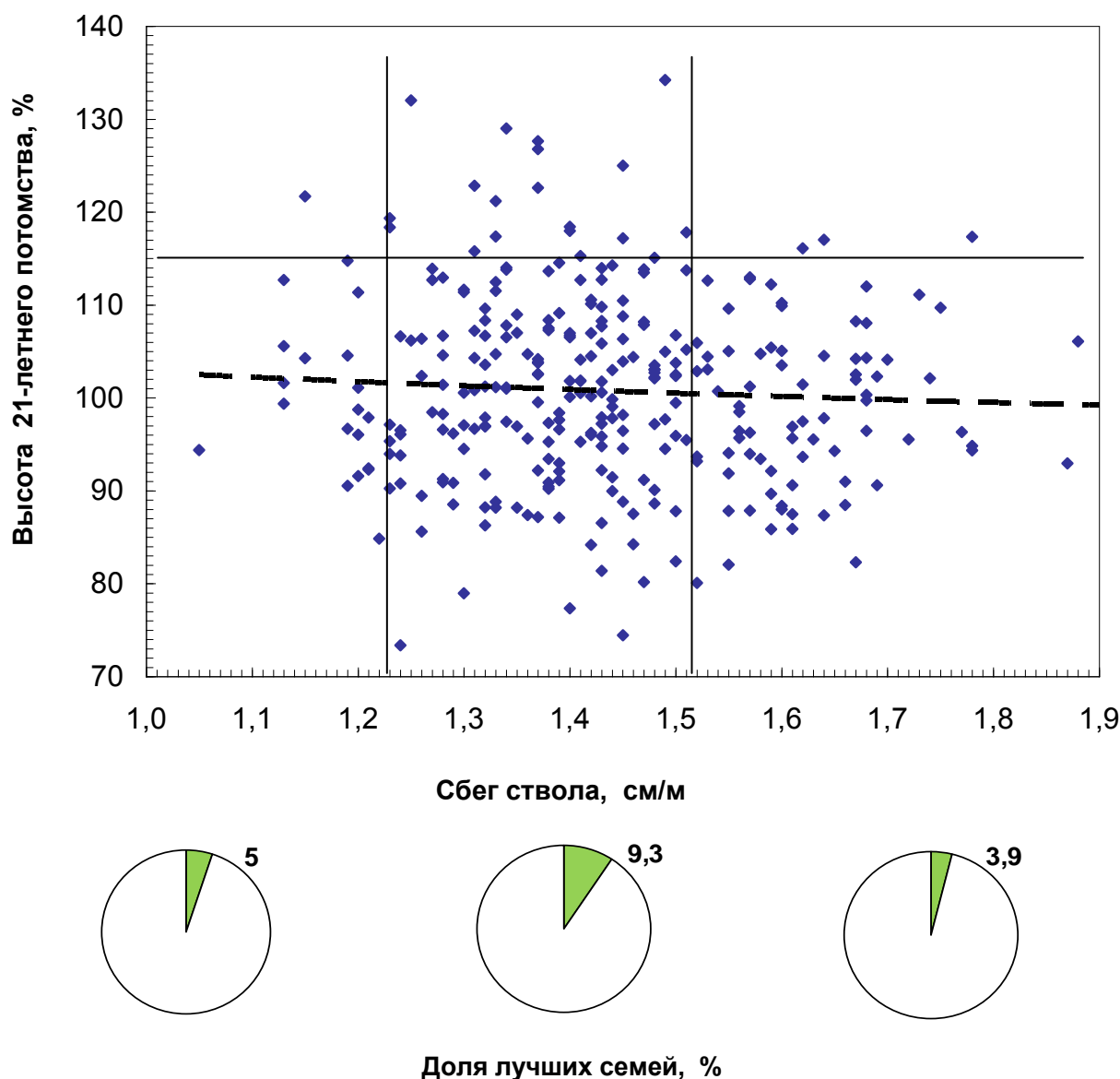
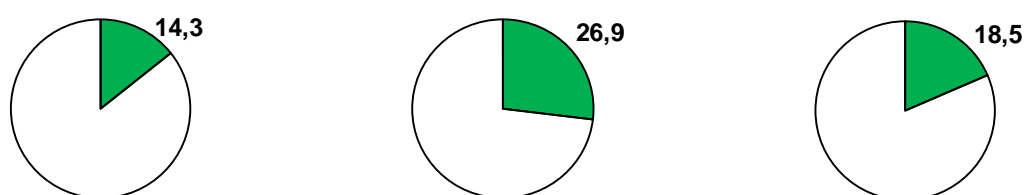
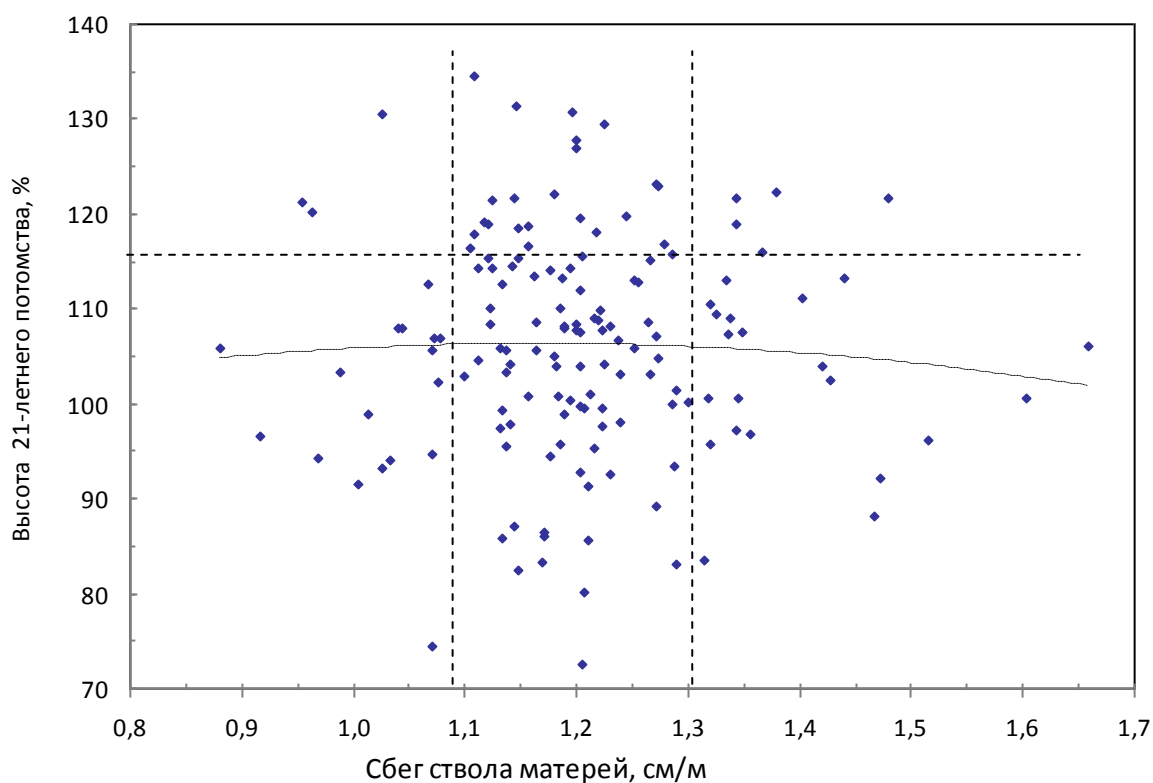


Рис. 7.6 – Разделение деревьев из естественных популяций по сбегу ствола на три градации и доля в них лучших семей (с высотами от 115%).

Сбег ствола отражает коллизии конкуренции (в главе 3 мы говорили о том, что он «записывает» историю конкуренции дерева) и характеризует, вероятно, генетические особенности и ценоза, и отдельных деревьев. В условиях высокой густоты и при наблюдаемых малых значениях сбega ствола, например, 1.0–1.2 см/м, в древостое накапливаются родители, толерантные к конкуренции и его генофонд можно назвать «конкурентным».



Доля лучших семей, %

Рис. 7.7 – Разделение деревьев из культур по сбегу ствола на три градации и доля лучших семей (с высотами от 115%) в этих градациях сбega

### 7.3. Конкурентное давление на матерей и рост их семей

Этот вопрос изучали, проведя картирование соседних деревьев на площадке с радиусом 3.3 м вокруг 79 плюс-деревьев в культурах происхождения «Сепыч-1» и эта работа позволила оценить последствия конкурентного давления на родителей с весьма неожиданной стороны. Культуры на протяжении 70 лет не подвергались рубкам ухода и выпавшие

деревья сохранились. Площадки вокруг плюс-деревьев были разделены на две группы по густоте и таксационной полноте. В первой группе со слабой конкуренцией общее количество учтенных стволов на площадке (кроме плюсового дерева) составило в среднем 7.1 шт., а в группе с сильной конкуренцией – 10.9 шт. Как пример, ниже приведены две площадки из этих групп (рис. 7.8).

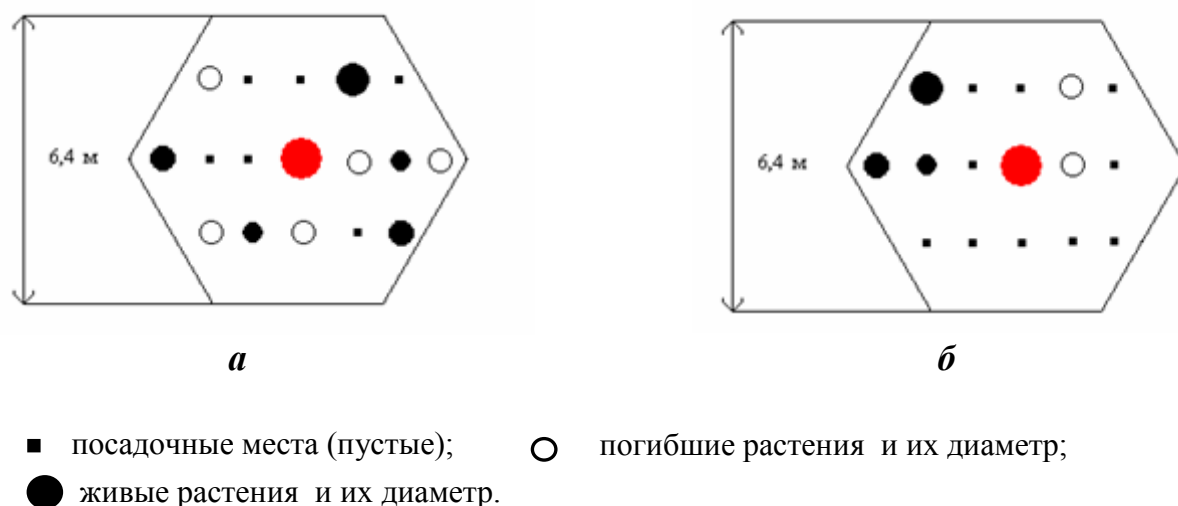


Рис. 7.8 – Примеры сильной (а) и слабой (б) конкуренции вокруг плюсового дерева в культурах 1913 г. на площадке с радиусом 3.3 м

В первой группе с малой густотой и полнотой оказалось 36 плюсовых деревьев, а в группе с большей густотой и полнотой – 43 плюсовых дерева. Уже по 4-летнему потомству было обнаружено преимущество потомства первой группы, которое сохранилось до 21 года в тест-культурах плантационного типа (+4.6% по средней высоте); при этом доля лучших семей в группе слабой конкуренции оказалась выше в 2 раза: 36.1% против 18.6% (рис. 7.9).

Как видно из проведенного анализа результатов выращивания семей плюсовых деревьев с разной историей конкурентного давления, для роста потомства оказалась решающей не высота матери, а ее формирование с раннего возраста в условиях ослабленной конкуренции, т.е. при отсутствии деревьев в соседних посадочных местах и рядах культур.

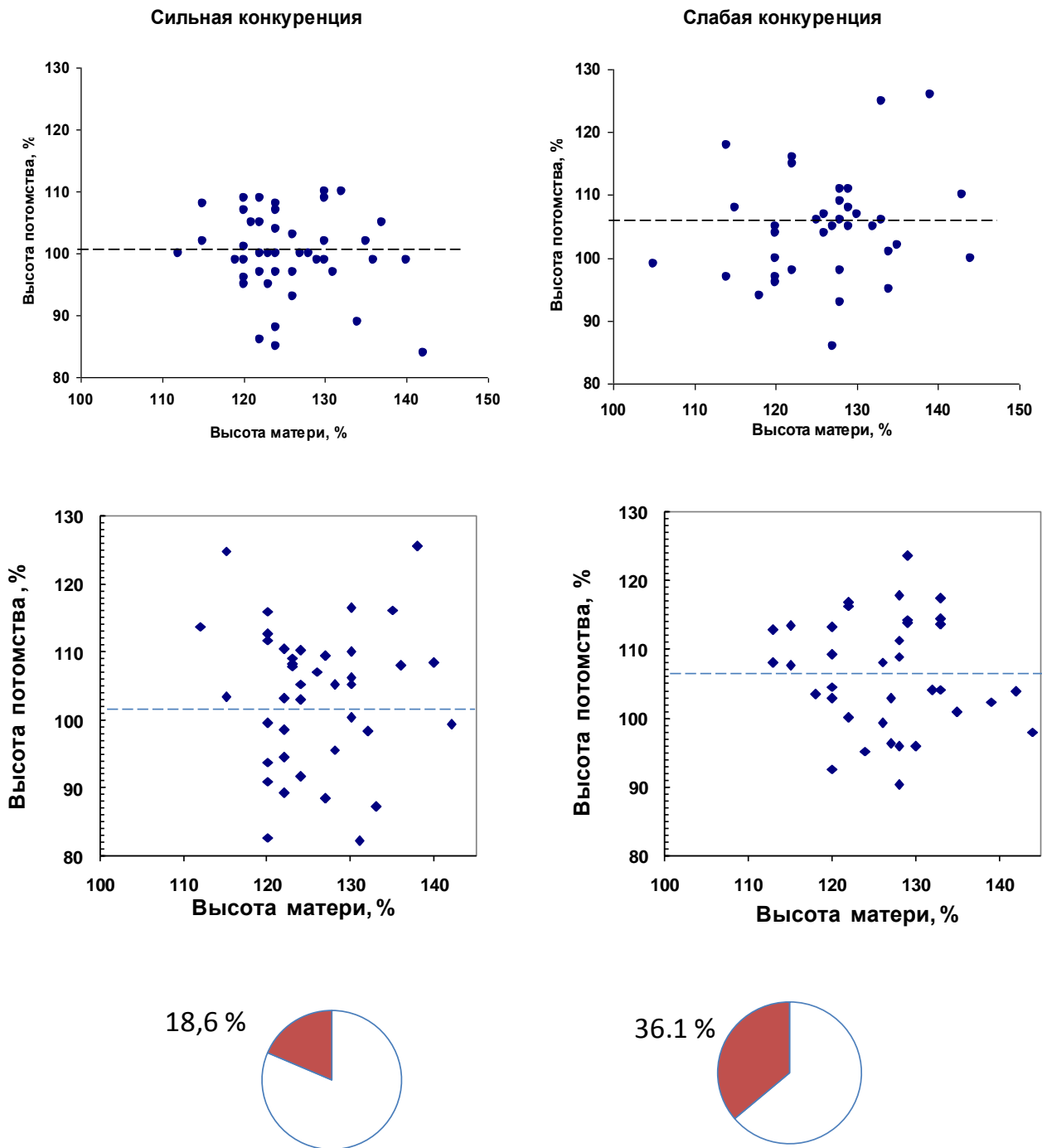


Рис. 7.9 – Плюсовые деревья, сформировавшихся в условиях сильной и слабой конкуренции и высота их семей в 4 года (вверху) и в 21 год (внизу), а также доля лучших семей в 21 год; - - - - средняя высота потомства

Таким образом, сильное конкурентное давление формирует матерей, которые передают потомству пониженную быстроту роста. В то время как при ослабленной конкуренции со стороны соседей рост потомства усиливается, и доля лучших семей в потомстве возрастает практически в 2 раза.

#### 7.4. Густота родительских культур и рост их потомства

Родительские культуры, в которых выделялись плюсовые деревья, имели разную историю формирования. Они отличались схемой посадки, приживаемостью, сохранностью и текущей густотой древостоев.

В культурах Сепыч-1, Сепыч-2, Очер, Верещагино посадки проводили по схеме  $2.13 \times 1.07$  м (1 сажень на 0.5 сажени), а в Нижней Курье – по схеме  $2.0 \times 0.6$  м с разреживанием в 36 лет до схемы  $2.0 \times 1.2$  м. При одинаковой схеме посадки ценоз Сепыч-1 сформировался при гораздо большей густоте, так как на этом участке провели дополнения, в отличие от культур Сепыч-2, созданных позднее (в 1916 г.), где такого дополнения уже не было (рис. 7.10).



Рис. 7.10 – Культуры ели Сепыч-1 (слева) сформировались более густыми, так как в них проводили дополнения, в отличие от культур Сепыч-2, где дополнения посадок не было (справа).

Если в родительских культурах присвоить ранги их текущей густоте, то ранги сбega ствола и средних приростов по высоте совпадают с ними полностью (табл. 7.2).

Табл. 7.2 – Влияние густоты родительских культур ели на рост их потомства в дочерних испытательных культурах (ИК)

Родительские культуры										Высота в дочерних ИК			
Название	Возраст, лет	Текущая густота ценоза		Средние		Сбег ствола		Средний прирост по высоте		редкие ИК: в ряду 1.0 м условия С <sub>2</sub>		густые ИК: в ряду 0.7 м условия В <sub>2</sub>	
		шт./га	ранг*	Н, м	Д, см	см/м	ранг	см/в год	ранг	% от контроля	ранг	% от контроля	ранг
Сепыч-2	74	770	1	24,8	25,3	1,020	1	33,5	1	110,4	2	99,8	5
Очер	88	920	2	25,7	25,1	0,977	2	29,2	2	110,7	1	106,2	4
Сепыч-1	77	1200	3	22,2	21,1	0,950	3	28,8	3	107,8	3	111,0	2
Верещагино	87	1256	4	24,0	21,2	0,883	4	27,6	4	97,3	5	118,9	1
Нижняя Курья	51	1548	5	18,7	16,2	0,866	5	36,7	Н	100,0	4	108,1	3

\* - ранги по возрастанию; Н - не ранжировали, так как культуры существенно моложе

Увеличение текущей густоты ценозов сильно повлияло на рост их потомства при выращивании в «редких» испытательных культурах (ИК), снижая высоту культур от 110.4% до 97.3–100%. При этом ранги высот отличаются не более чем на 1 ранг от рангов густоты в родительских культурах.

Иная картина наблюдается в «густых» испытательных культурах. При увеличении густоты родительских популяций 4 потомства из 5 синхронно повышают свои высоты от 99.8 до 118.9%; соответственно, ранги высот и ранги густоты у них также совпадают (см. табл. 7.2, последние графы).

Данные этого сложного опыта представлены также на рисунке (рис. 7.11), из которого становится понятен характер влияния густоты родительских древостоев на рост их потомства в ИК редких (слева) и густых (справа). Средняя высота потомства от трех лучших популяций на левом рисунке с высотами 110.4, 110.7 и 107.4% равна 109.6%, откуда **сдвиг при селекции этих популяций** по отношению к контролю составит +9.6%.



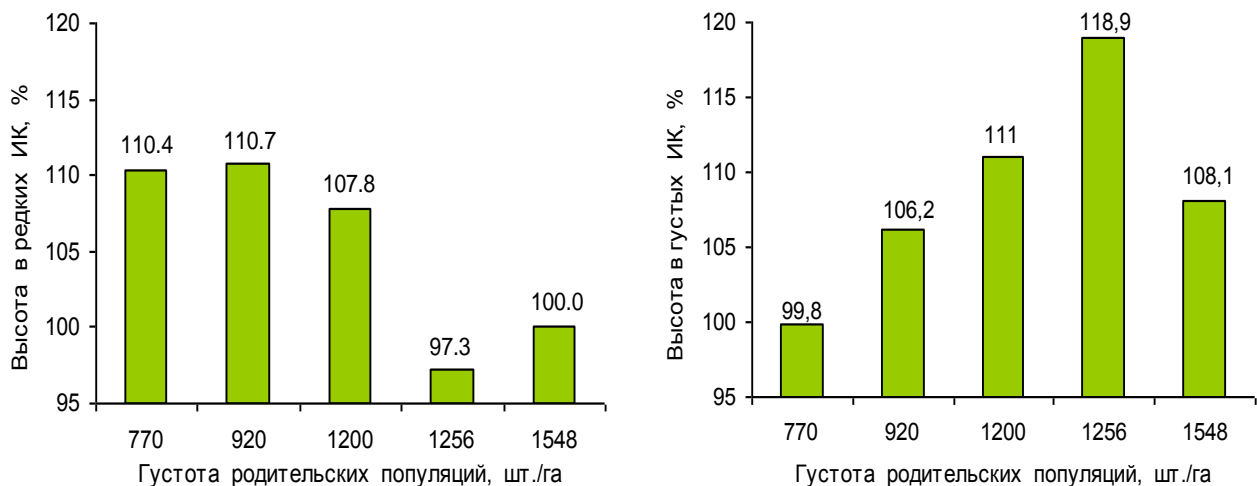


Рис. 7.11 – Влияние густоты родительских популяций на рост дочерних редких (слева) и густых (справа) испытательных культур (ИК).

Эти три лучшие популяции – самые редкие по их текущей густоте и могут рассматриваться как культуры-аналоги плантационного выращивания ели, и именно их потомство в тест-культурах плантационного типа, где растения размещались  $2.5 \times 1.0$  м, оказалось самым лучшим. Получается так, что при совпадении конкурентных условий в родительских и дочерних ценозах потомство растет лучше, а при несовпадении – хуже. Условия, отвечающие условиям плантационного выращивания, в родительских ценозах можно либо формировать ранними разреживаниями и ждать, когда плюс-деревья вырастут, либо искать насаждения, сформировавшиеся при минимальной густоте. Распознать такие насаждения-аналоги поможет сбег ствола, который «записывает» историю конкуренции, о чем уже говорилось выше; напомним, что отбор плюс-деревьев по среднему сбегу в 1.5–2.4 раза повышал частоту лучших семей при их выращивании в редких культурах.

Таким образом, наследуется не только быстрота роста, но и *память* об условиях конкурентной среды, в которой формировался родительский древостой и плюсовые деревья в нем. Можно сказать и так, что как отдельная семья, так и потомство всего насаждения наследуют реакцию родителей о конкурентном давлении: потомство из густых ценопопуляций лучше растет в густых, а потомство из редких – в редких дочерних культурах.

## 7.5. Эпигенетическое влияние родительских популяций и рекомендации для плантационной селекции

Простота и ясность полученных выводов требует, однако, некоторых пояснений. Испытания потомства и их анализ были совсем не простыми.

Прежде всего, дочерние тест-культуры отличались условиями – на основном участке были суглинистые почвы, эдатоп С<sub>2</sub>, и посадка 2.5×1.0 м (редкие, плантационные культуры) и, казалось бы, совершенно иные условия на страховочном участке, где на супесчаных почвах в эдатопе В<sub>2</sub> создавали обычные культуры на вырубке по раскорчеванным полосам шириной 2.0 м. Между полосами было в среднем 9 м, а в полосу растения высаживали тремя рядами по схеме 0.7×0.7 м (рис. 7.12, рис. 7.13).

Различия в росте потомства на этих участках можно было бы объяснить отличиями в типах почвы, если не знать, что решающее влияние оказывает не столько различие в увлажнении, которое для типов С<sub>2</sub> и В<sub>2</sub> невелико, или в богатстве почвы (которое для С<sub>2</sub> и В<sub>2</sub> существенно), сколько различие главным образом в плотности дочернего ценоза. Влияние густоты древостоя на его развитие было доказано в главе о законах развития древостоев и, в особенности, при выяснении влияния густоты на численность правых и левых форм, имеющих противоположную адаптацию к густоте и к увлажнению.

Если не знать (или не учитывать) эти *новые знания*, то да, почвенным условиям будет отведено «главное», а густоте – как бы второе место, т.е. возможно допущение, что «густота, может быть, и влияет, но пока слабо, так как испытательные культуры еще молоды». Влияние почвы настолько широко известно, что ее приоритет даже не обсуждают, а между тем ее влияние *надо еще доказать* и выявить силу этого влияния конкретными данными. Поясним также, что густая схема посадки на страховочном участке была вынужденной и не была оптимальна для выявления продуктивных семей, но она позволила выяснить реакцию семей на сильную конкуренцию. Причем они испытывали конкуренцию и со стороны лиственных растений, которые местами превышали высоту ели на 1–5 м. Такого на основном участке тест-культур не наблюдалось, и это обстоятельство как раз и было использовано для выяснения эволюции потомства в дочерних ценозах в условиях разного конкурентного давления.

Итоги измерений в испытательных культурах на этих двух участках показаны в таблице (табл. 7.3).



Рис. 7.12 – Тест-культуры на основном участке (редкие культуры): суглинистые почвы, С<sub>2</sub>, посадка 2.5×1.0 м. Ильинское лесничество, кв. 41. Фото 2014 г.



Рис. 7.13 – Тест-культуры на страховочном участке (густые культуры): супесчаные почвы, В<sub>2</sub>, созданы на вырубке по раскорчеванным полосам шириной 2.0 м тремя рядами при схеме посадки 0.7×0.7 м. Юго-Камское лесничество, кв. 5. Фото 2010 г.

Табл. 7.3 – Рост потомства ели финской в испытательных культурах разной густоты

Происхождения (поселение, где размещалось лесничество)	Число деревьев, шт	Материнские деревья, средние значения			ИК «редкие», Ильинское л-во, кв. 41		ИК «густые», Юго-Камское л-во, кв. 5		Различие в росте потомств		
		возраст, лет	высота		диа- метр, см	число растений, шт	средняя высота, %	число растений, шт.	средняя высота, %	±, %	t-критерий Стьюдента
			м	%							
<b>Плюсовые деревья, природные популяции</b>											
Очер	13	130	30,3	116,2	45,3	459	108,0 ± 1,66	136	97,6 ± 0,76	-10,4	5,7**
Нытва	29	95	29,1	120,3	40,8	834	105,9 ± 1,17	217	113,7 ± 1,04	+7,8	5,0**
Гайва*	74	124	30,6	124,2	43,8	1898	95,4 ± 0,65	737	106,0 ± 0,50	+10,6	12,9**
Ильинск	32	104	28,2	126,6	38,5	1010	101,8 ± 1,06	366	107,0 ± 0,78	+5,2	3,9**
Пермь	108	118	30,1	125,6	43,2	2918	102,6 ± 0,57	1055	102,4 ± 0,40	-0,2	0,3
Кунгур	27	102	31,7	122,3	47,3	785	102,7 ± 1,14	195	101,6 ± 0,61	-1,1	0,8
Чусовой	18	133	30	129,3	43,9	515	100,2 ± 1,44	109	97,9 ± 1,12	-2,3	1,3
<b>Всего; в среднем</b>	<b>301</b>	<b>115</b>	<b>30</b>	<b>123,5</b>	<b>43,3</b>	<b>8419</b>	<b>102,4 ± 0,35</b>	<b>2815</b>	<b>104,4 ± 0,25</b>	<b>+1,9</b>	<b>4,4**</b>
<b>Плюсовые деревья, лесные культуры</b>											
Сепыч-I	85	77	28	126,1	35,2	2628	107,8 ± 0,62	1026	111,0 ± 0,38	+3,2	4,4**
Сепыч-II	9	74	28,8	116,1	36,2	239	110,4 ± 1,84	79	99,8 ± 1,45	-10,6	4,5**
Очер	16	88	31,4	122	36,2	411	110,7 ± 1,53	173	106,2 ± 1,35	-4,5	2,2**
Верещагино	19	87	29,4	122,4	35,1	474	97,3 ± 1,34	259	118,9 ± 0,69	+21,6	14,3**
Нижняя Курья*	23	51	22,5	120,3	25,3	595	100,0 ± 1,38	195	108,1 ± 1,07	+8,1	4,6**
<b>Всего; в среднем</b>	<b>152</b>	<b>75,4</b>	<b>28</b>	<b>121,4</b>	<b>33,6</b>	<b>4347</b>	<b>105,1 ± 0,47</b>	<b>1732</b>	<b>110,9 ± 0,31</b>	<b>+5,7</b>	<b>10,1**</b>
<b>Нормальные и минусовые деревья из лесных культур</b>											
Сепыч-I	19	77	24,3	109,6	22,4	495	101,0 ± 1,43	230	108,0 ± 0,99	+7,0	4,0**
Сепыч-II	15	74	24,5	98,8	25,7	310	105,5 ± 1,65	152	92,6 ± 0,79	-12,9	7,0**
Очер	13	88	28,2	109,9	25,5	319	103,3 ± 1,73	136	102,0 ± 0,79	-1,3	0,7
Верещагино	11	87	22,8	95,2	20,5	278	97,7 ± 2,17	73	104,1 ± 1,72	+6,4	2,3**
Нижняя Курья*	14	51	20,8	111,4	22	409	95,6 ± 1,44	147	108,7 ± 1,11	+13,1	7,2**
<b>Всего; в среднем</b>	<b>72</b>	<b>75,4</b>	<b>24,2</b>	<b>104,98</b>	<b>23,2</b>	<b>1811</b>	<b>100,8 ± 0,74</b>	<b>738</b>	<b>103,5 ± 0,47</b>	<b>+2,60</b>	<b>3,0**</b>
Контроль: случайные семена от 30 деревьев из всех 12 популяций						<b>776</b>	<b>100,0 ± 1,06</b>	<b>246</b>	<b>100,0 ± 0,43</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

\* - микрорайон Перми \*\* - различие достоверно

Данные таблицы 7.3 свидетельствует о разной реакции потомств на изменение условий выращивания, о которых мы уже говорили выше для части потомств, а именно, для 5 происхождений из культур.

В отношении потомства природных популяций отметим, что в обоих тест-культурах устойчивым, но заурядным и близким к контролю ростом отличались три популяции (Пермь, Кунгур, Чусовой). Хорошо растет в редких ИК происхождение Очер (108%), но в густых ИК оно снижает высоту до 97.6%. С другой стороны, есть происхождение Гайва, которое плохо растет в редких (85.4%), но хорошо – в густых ИК (106%). Устойчиво и быстро растет происхождение Нытва с высотами 105.9 – 113.7%, но оно только одно, тогда как в культурах таких происхождений два – Сепыч-1 и Очер, с высотами в ИК, соответственно, 107.8 – 111% и 110.7 – 106.2%.

В целом потомство природных популяций в густых культурах увеличило высоты в среднем на 2.0%, а потомство культур – на 5.8%. Это еще раз показывает, что потомство родителей, сформировавшиеся в конкурентной среде в культурах, лучше переносит более плотное выращивание в густых ИК и повышает в них высоту больше, чем потомство естественных популяций.

### ***Выводы и рекомендации***

В отличие от распространенного убеждения о пользе конкуренции для ели финской получены противоречивые результаты: из густых родительских насаждений их потомки в дочерних культурах плантационного типа в 21-летнем возрасте растут достоверно медленнее (на 8.3–13.6%). Из этого вывода, а также выводов предыдущих разделов, вытекают следующие рекомендации.

1. Для отбора родителей, потомство которых будет выращиваться в плантационных культурах, подходят древостои, редкие или специально разреженные в раннем возрасте и далее максимально сомкнутые в 50–70 лет.

2. В критерии отбора матерей *во всех типах* насаждений следует включить параметры сбега ствола в пределах 1.2–1.3 см/м. В культурах они могут быть в более узких пределах (1.1–1.3 см/м), а в природных популяциях – в более широких (1.2–1.5 см/м). Этот параметр связан с тем, что такой сбег формируется при некотором оптимальном конкурентном давлении на дерево, при котором в плюсовые деревья выходят нужные нам матери, передающие потомству способность к быстрому росту при выращивании в редких культурах, с посадкой 2.5×1.0 м. При другом сбеге ствола у матерей в их потомстве в дочерних культурах плантационного типа доля быстрорастущих семей резко уменьшается (в 1.5–2.4 раза).

## 7.6. Фактический селекционный сдвиг при отборе популяций

При испытании потомства на участке редких тест-культур, близких к плантационному типу, получены разные ряды распределения семей по классам высот, со сдвигом модальных классов вправо в потомстве культур (рис. 7.14).

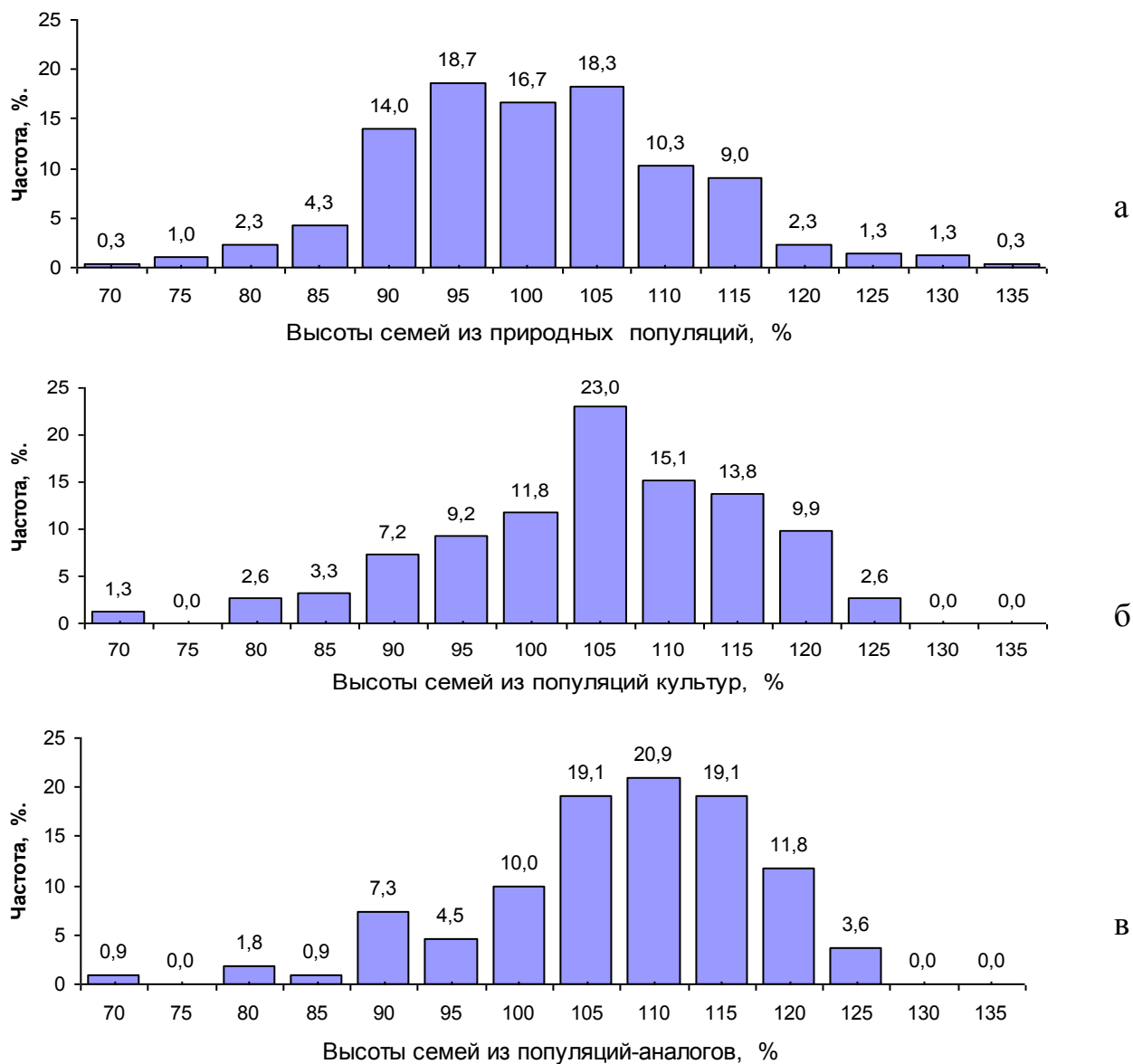


Рис. 7. 14 – Высоты семей в редких тест-культурах в потомстве: а) 7 естественных популяций; б) 5 популяций культур; в) 3 популяций-аналогов плантационных культур (культуры Ф.А. Теплоухова).

Сдвиг частот особенно усиливается в потомстве популяций-аналогов (в потомстве трех участков культур Ф.А. Теплоухова «Сепыч-1», «Сепыч-2» и «Очер») с текущей густотой около 1.0 тыс. шт./га, где модальными оказались классы 105, 110 и 115%, тогда как в потомстве естественных популяций модальными были более младшие классы высот семей 90, 95, 100 и 105%.

В полученных рядах вариации высот семей весьма близки: в потомстве естественных популяций 10.3% и в потомстве культур 10.4%, с некоторым снижением в потомстве культур-аналогов до 9.5%. Общий характер первых двух рядов, составленных из высот 301 и 152 семей, приближается к распределению по нормальному закону. В них средние значения высот равны 100.8% и 105.1%, и если взять интервал плюс-минус два значения вариации от среднего значения, то получим для естественных популяций минимум  $100.8 - 2 \times 10.3 = 80.2\%$  и максимум  $100.8 + 2 \times 10.3 = 121.4\%$ .

Хорошо видно, что за этими пределами сумма частот справа равна 2.6%, а слева 1.3% (в сумме 3.9%), что весьма близко к теоретической частоте  $\approx 5.0\%$ , которая должна быть за пределами плюс-минус два стандартных отклонения от среднего (два значения вариации). Для семей из культур, где выборка в 2 раза меньше, частоты на хвостах распределения также меньше, что вполне объяснимо снижением встречаемости как самых низких, так и самых высоких семей и, например, в потомстве культур нет семей 130–135%, что вызвано их редкой встречаемостью (1.3 и 0.3%). Из такого их отсутствия, однако, никак не следует вывод о «сокращении биологического разнообразия», так как выборка не очень большая (152 семьи), и они появятся при увеличении ее объема.

Средний и нижний графики дают представление о «сдвиге при отборе» или «селекционном улучшении», которое рассматривалось ранее чисто теоретически. Здесь он представлен как экспериментальный факт, и его численные значения мы разберем ниже.

### ***7.7. Сдвиг при отборе популяций и при отборе группы лучших семей\****

Сдвиг *при отборе популяций* был определен ранее в +9.6% (см. рис. 7.11), но по рисунку 7.14 можно рассчитать уже сдвиг *при отборе семей*, который называют также сдвигом при индивидуальном отборе или эффектом отбора лучших семей. Для этого на рисунке 7.14 в правых хвостах распределений просуммируем частоты по столбикам, умноженные на их высоты, а далее разделим на сумму частот, начиная, например, с класса высоты 115%.

Например, для потомства природных естественных популяций получим:  $(9.0 \times 115 + 2.3 \times 120 + 1.3 \times 125 + 1.0 \times 130 + 0.3 \times 135) / (9.0 + 2.3 + 1.3 + 1.0 + 0.3) = 1644 / 13.9 = 118.3\%$ . Можно начать и с класса высоты 110%, и тогда получим высоту в группе лучших семей 114.8%. Для сравнения эффектов отбора расчеты по этим рядам распределения сведены в таблицу (табл. 7.4).

Табл. 7.4 – Сдвиг высоты в потомствах ели финской при разной интенсивности отбора лучших семей

Популяции	Отбор лучших семей от 110%		Число семей, нужное для отбора 50 матерей для ЛСП-2, при числе испытаний:		Отбор лучших семей от 115%		Число семей, нужное для отбора 50 матерей для ЛСП-2, при числе испытаний:	
	частота, %	средняя высота, %			частота, %	средняя высота, %		
			одном*	трех***			одном*	трех***
Природные	24,2	114,8	207	1150	13,9	118,3	360	2000
Культуры	41,4	115	120	670	26,3	117,9	190	1060
Культуры-аналоги	55,4	114,8	90	500	34,5	117,8	145	800

\* – результаты крайне не надежны

\*\*\* – в каждом интенсивность отбора 0.60, т.е. во всех трех испытаниях 0.18

Сразу обращаем внимание, что результаты отбора по высоте потомства *одинаковы и в природных популяциях, и в культурах*: средняя высота в группе лучших семей при отборе от 110% составляет 114.8–115%, что дает средний сдвиг +14.9%, а при отборе лучших семей от 115% он увеличивается до 117.8–118.3% (средний сдвиг +18%).

Но рассмотрим отбор лучших семей более детально. При их отборе по классу высоты от 115% их суммарная частота в хвосте распределения резко возрастает от 13.9% в потомстве природных популяций до 34.5% в потомстве культур-аналогов (в 2.5 раза). Заметим, однако, что в класс высоты 115% входят высоты от 112.51% до 117.5%; поэтому, если взять не частоты, а реальные семьи с высотами от 115%, которые можно увидеть как точки на рисунках (см. рис. 7.4–7.7), то в потомстве природных популяций таких семей оказывается 8.3% (25 семей из 301), а в культурах-аналогах – 30.9% (34 семьи из 110), **что больше уже в 3.7 раза**. Кстати, если сравнить сумму частот лучших семей от класса высоты 120%, то различие также будет больше и составит 3.1 раза.

Можно рассчитать эффект индивидуального отбора и по-другому, отбирая, например, 10% высоких семей. Для природных популяций это будет отбор 20 лучших семей из 301, а для культур – 15 семей из 152-х, и средняя их высота составит 119.5 и 121.1% (для расчета использованы реальные высоты).



Отсюда получаем средний сдвиг +20.3%, который несколько больше рассчитанного от класса 115%, равного +18%.

Полученные эффекты индивидуального отбора +20.3% и +18% больше эффекта *селекции популяций* (+9.6%) примерно в 2 раза. Однако если интенсивность отбора снизить и, жалея исходный материал, т.е. плюс-деревья, (что делается почти всегда), отбирать семьи с высотой от 110%, то эффект индивидуального отбора окажется равен +14.9% и будет выше всего лишь в 1.5 раза, чем эффект от селекции популяций, равный +9.6%.

Казалось бы, нужно все-таки заниматься индивидуальным отбором в первую очередь, так как его эффект выше. Однако есть важные моменты. Во-первых, *в селекции популяций затраты меньше на порядок* и, во-вторых, сокращаются сроки выведения сорта, что крайне актуально в условиях меняющегося климата. Поэтому селекция популяций должна идти первой, и только за ней должен следовать индивидуальный отбор.

Таким образом, эффект *индивидуального отбора* ели финской составляет от 15 до 20% и напрямую зависит от его интенсивности. *Селекция популяций* проявляет себя через повышение частот лучших семей более чем в 3 раза и в повышении высоты культур на 9.6%.

### **7.8. Сбег ствола матерей в популяциях-аналогах и рост потомства\***

В селекции популяций пока не была еще задействована *коррелятивная* селекция, которую можно считать также вариантом массового отбора. Прежде всего, и проще всего, можно взять признак, определяемый еще до сбора семян – сбег ствола матери. Выше было показано (см. рис. 7.7), что обладание средним сбегом ствола приводит у матери к повышению в ее потомстве частоты лучших семей в 1.5–1.9 раза. Но мы только что сократили группу матерей из культур со 152-х до 110 шт. и оставили только деревья из культур-аналогов; в этой группе сбег ствола точно также и слабо коррелирует с высотой семей ( $r = -0.15 \pm 0.09$ ), и поэтому далее следует имитировать браковку матерей по сбегу ствола, применяя анализ долей рис. 7.15).

Здесь частота лучших семей в левой части поля равна  $29/87 \times 100 = 33.3\%$  и оказывается выше в 1.53 раза, чем в правой части:  $5/23 \times 100 = 21.7\%$ . По сравнению же со средней частотой лучших семей во всех 5 происхождениях из культур, равной  $36/152 \times 100 = 23.7\%$ , увеличение составит  $33.3/23.7 = 1.4$  раза, что

следует записать в актив коррелятивной селекции по сбегу ствола и в культурах-аналогах.

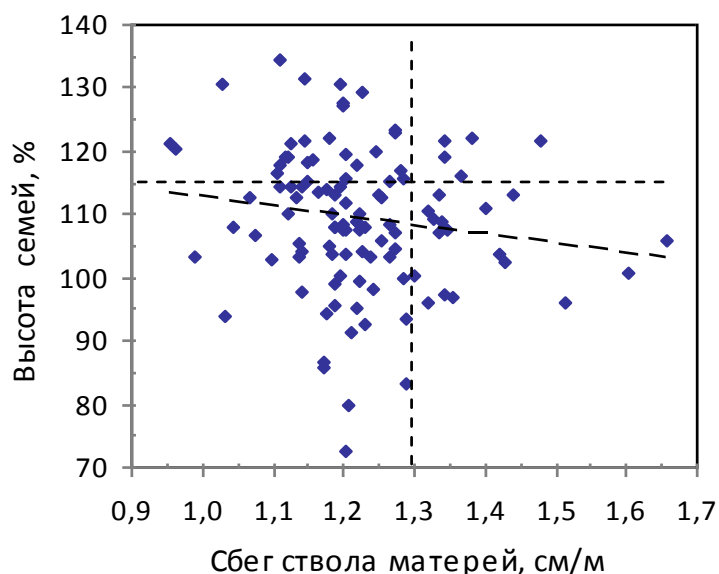


Рис. 7.15 – Сбег ствола у 110 плюс-деревьев ели в культурах-аналогах (Сепыч-1, Сепыч-2, Очер) и высота их семей в 21 год в редких тест-культурах

В итоге, после отбора популяций-аналогов, а затем отбора в них плюс-деревьев по сбегу ствола, вероятность обнаружения лучших семей в потомстве удастся увеличить с 8.3 до 33.3 %, или в 4 раза.

После такого двойного коррелятивного отбора можно рассчитать высоту полученного потомства. Для 87 плюс-деревьев, отобранных со сбегом ствола от 1.3 см/м и менее (левая часть поля на рис. 7.15) высота их семей составила 109.4% (сдвиг +9.4%), что сохраняет уровень сдвига, полученный при селекции трех лучших популяций (+9.6%).

Таким образом, селекция популяций-аналогов, далее отбор в них плюс-деревьев со сбегом ствола менее 1.3 см/м позволяют увеличить высоту дочерних культур на 9.4% и число лучших семей с высотой от 115% в 4 раза.

### ***7.9. Масса семени в популяциях-аналогах и рост потомства\****

После отбора плюс-деревьев по известным нормам (превышению высоты на 10% и диаметра на 30%), проведенного не просто в продуктивных, а в *аналогичных плантационным культурам* насаждениях, а также после предложенного выше отбора матерей по сбегу ствола от 1.3 см/м и менее, можно приступить к выяснению вопроса о том, следует ли использовать далее в коррелятивной селекции какие-либо признаки шишек и семян. Конечно, для этого шишки с дерева нужно собрать и семена извлечь. А это уже гораздо сложнее, чем просто поиск исходного материала – плюсовых насаждений-аналогов с выделением плюс-деревьев. Выше мы анализировали влияние

шишек и семян и обнаружили интереснейшие тенденции в эволюции ели, в частности, стабилизирующий отбор у «европейских» форм и движущий отбор у «сибирских» форм в сторону мелких семян (см. рис. 7.3).

Тогда рассматривалась общая выборка из 5 происхождений культур. Далее ее сократили до трех культур-аналогов и в этой, уже более однородной выборке, необходимо убедиться, что и здесь стабилизирующий отбор действует так же. Полученное ниже поле корреляции это подтверждает (рис. 7.16 и 7.17).

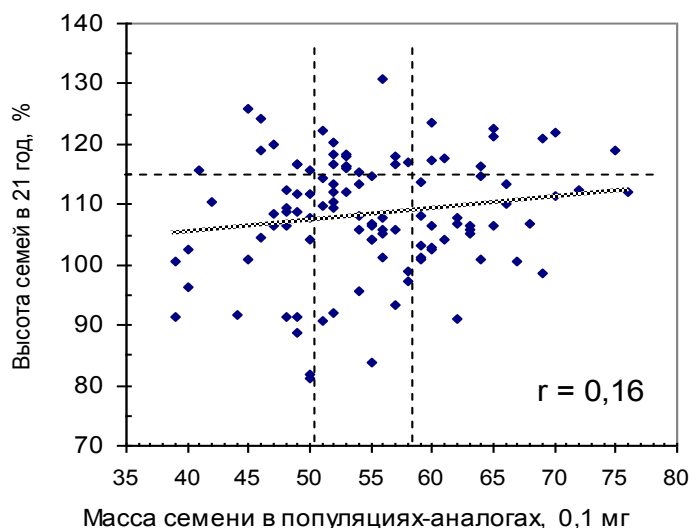


Рис. 7.16 – Масса семени 110 плюс-деревьев ели из культур-аналогов (Сепыч-1, Сепыч-2, Очер) и высота их семей в редких тест-культурах

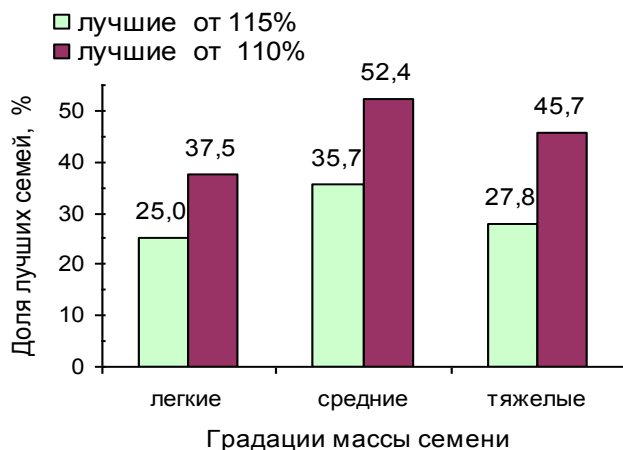


Рис. 7.17 – Влияние массы семени матери из культур-аналогов на частоту лучших семей в их потомстве

По сравнению с градациями по сбегу ствола столь значимых всплесков частот лучших семей здесь нет. Но их доли уже и так высоки – семей от 115% здесь в среднем 30%, а семей от 110% – 45.5%. Теоретически можно повысить и их, отбирая матерей со средней массой семени, где их доли увеличиваются до 35.7 и 52.4% (см. рис. 7.17, средние столбики) или в 1.2 раза, а по отношению к частотам у легких и тяжелых семян увеличение будет в 1.3–1.4 раза.

Но для этого нужно решительно не жалеть исходный материал, и взять из него лишь 38% плюс-деревьев со средними семенами, а 62% отсеять. Совершенно очевидно, что такие потери не оправданы. Даже среди матерей с самыми мелкими семенами может встретиться лучшее потомство, что хорошо

видно в левой части поля, и это вполне объясняется слабым влиянием массы семени на высоту семей ( $r = 0.15 \pm 0.09$ ). Поэтому о таком влиянии массы семени надо знать, но не усердствовать в браковке при сепарации образцов семян в самых первых испытаниях потомства.

### 7.10. Ранняя диагностика в селекции популяций

В селекции популяций могут быть диагностированы климатипы, потомства генетических резерватов, плюсовых насаждений, типов леса, семенных участков и блоков плантаций, сбор семян из архива клонов, просто потомства отдельных насаждений и другие совокупности.

Ранее, в разделах 2.7–2.9, при анализе развития семей от 3 до 18–21 года, было показано, что ранняя диагностика их роста возможна у сосны в 3–6, а у ели – в 8 лет, с интенсивностью отбора у сосны 72% и у ели 62%. При этом сохраняется 90% лучших семей. Затем в разделах 3.2 и 3.3 мы рассмотрели рост деревьев в соответствии с законом Е.Л. Маслакова, где был обнаружен возраст 7–10 лет, достаточный для выявления будущих деревьев-лидеров с вероятностью 70–76%; при этом в самом раннем возрасте (в 4–5 лет) эта вероятность была 64–65%, а в 20–30 лет она возросла до 80%. Все это был прогноз роста *семей и деревьев*, а нам нужен прогноз роста совокупностей, состоящих из десятков семей. Скорее всего, рост таких больших совокупностей будет более устойчивым и лучше прогнозируемым.

В идеале нужно выяснить вероятность сохранения рангов роста у потомств-лидеров до возраста рубки. Но, по всей видимости, такие исследования будут не нужны, так как вопрос этот решается совершенно иным образом и в более короткие сроки. Во-первых, оценивают *траекторию* роста потомства на начальных этапах его развития и, во-вторых, *сохраняют* эту траекторию регуляцией густоты тест-культур. Об этом уже говорилось ранее в главах 2 и 3, когда шла речь о законе развития деревьев Е.Л. Маслакова и законе развития древостоев Г.С. Разина. И это очень важный момент.

Все селекционеры признают необходимость выяснения критериев раннего отбора лучших происхождений и семей, а также признаки, по которым он возможен. Предприняты продуктивные попытки снизить возраст первых оценок роста до 10 лет. Так, в географических культурах сосны в Сибири, где были представлены 37 климатипов, оказалось, что если бы мы хотели гарантированно сохранить 7 лучших в 30 лет происхождений (19%), то в 10 лет нам пришлось бы сохранять 15 климатипов, т.е. в раннем возрасте отбор лучших из них возможен с интенсивностью  $15/37 \times 100 = 41\%$ . При этом эффективность отбора у сосны по диаметру ствола оказалась явно ниже, чем по высоте (Ефимов и др., 2010).

Вероятно, близкая интенсивность отбора будет ожидаема и в селекции популяций. По данным рассмотренного выше тестирования 12 происхождений ели финской в редких ИК (см. табл. 7.3) в 21 год превышали контроль на 5% и более 5 происхождений из 12 (42% случаев); в остальных случаях результат был нейтрален и даже отрицателен. Особо отметим, что у 5 происхождений-лидеров лучших семей было в 2–12 раз больше, чем в других происхождениях.

Посмотрим, что можно узнать, изучая их высоты в 4, 8 и 21 год, которые имеются в нашем распоряжении после измерений 15 тыс. растений в этих 12 происхождениях в редких тест-культурах (табл. 7.5).

Табл. 7.5 – Рост потомства плюс-деревьев ели в Пермском крае

Популяции и происхождения	Количество, шт.		Средняя высота потомства, % от контроля			Ранг средних высот потомства		
	семей	растений	4 года	8 лет	21 год	4 года	8 лет	21 год
<i>Естественные насаждения</i>								
Очер	13	459	108,7	108,7	<b>108,0*</b>	1	1	3
Нытва	29	834	106	107,3	<b>105,9*</b>	2	3	5
Гайва	74	1898	99,2	95,9	95,4*	8	11	12
Ильинск	32	1010	97	106,3	101,8	9	4	8
Пермь	108	2918	96,2	101,2	102,6*	10	10	7
Кунгур	27	785	96,1	102,1	102,7	11	8	6
Чусовой	18	515	95,2	103,9	100,2	12	6	9
В среднем			98,4	103,6	102,4*			
<i>Лесные культуры</i>								
Сепыч-I	85	2628	102,1	107,7	<b>107,8*</b>	7	2	4
Сепыч-II	9	239	104,3	104,3	<b>110,4*</b>	3	5	2
Очер	16	411	102,8	103,8	<b>110,7*</b>	6	7	1
Верещагино	19	474	103,5	101,3	97,3	4	9	11
Н. Курья	23	595	103,4	93,7	100	5	12	10
В среднем			102,7	104,2	<b>105,1*</b>			

\* – отличие от контроля достоверно при  $t_{0,95}$ ; жирным шрифтом выделены потомства с превышением контроля на 5 % и более; темный фон обозначает происхождения-лидеры.

Если выделить среди двенадцати пять происхождений-лидеров в 21 год, ранги которых в таблице затемнены, то при отборе в 4 года специальной группы, состоящей из 7 лучших происхождений, в нее попадут и будущие 5 происхождений-лидеров. Интенсивность их отбора составит  $7/12 \times 100 \approx 60\%$  (отобрано 7 из 12 происхождений), а надежность оценки будет равна  $5/7 \times 100 \approx 70\%$  (из 7 выделенных осталось 5).

Такие ранние оценки позволят снизить объемы испытательных культур примерно в 1.7 раза, если их закладку отсрочить на 4–5 лет и провести за это время испытания происхождений. По их результатам можно отобрать лучшие популяции, а затем уже только в них – плюс-деревья для сбора семян и испытания потомства. Но затраты на тест-культуры можно снизить еще больше, если проводить селекцию на плантационное выращивание, для которой нужен отбор ценопопуляций-аналогов, где нужные потомства встречаются в 2.5–4 раза чаще, т. е. результативность такой селекции и площади испытательных культур могут быть сокращены до 7 раз.

В диагностику потомства может быть включено также определение частот правых и левых форм растений, которое существенно прояснит специализацию потомства хорошо расти во влажных или в сухих условиях, а также положительно или отрицательно реагировать на загущение культур (Голиков, 2014). Этот подход будет особенно ценен для искусственно сформированных популяций (ЛСП, архивов клонов), где природная частота этих форм, обеспечивающая гомеостаз, скорее всего, будет нарушена.

Таким образом, ранняя диагностика роста происхождений возможна по средней высоте уже в 6–10 лет у сосны обыкновенной и в 4 года – у ели финской. Интенсивность отбора следует принять около 60%.

### 7.11. Селекция по хемомаркерам

Известны работы, где найдены существенные различия в содержании химических элементов в хвое у клонов сосны обыкновенной, и они коррелятивно связаны со скоростью роста и генетическими отличиями (Тараканов и др., 2007). Детально этот вопрос нами изложен в монографии (<https://elis.psu.ru/node/440267>), где показаны корреляции состава почвы вблизи каждого из 107 изученных деревьев с химическим составом их хвои. Кратко поясним, что почва в этих 107 образцах оказалась однородной, и содержание химических элементов в ней с точно теми же элементами в хвое достоверно не коррелировало. Приведем отдельные моменты этого исследования.

Методика отбора образцов хвои на химический анализ состояла в следующем. На делянке выбирали одно типичное дерево от семьи, и в средней части кроны нарезали около 300 г ветвей с 1–3-летней хвоей. Образец хвои брали только *на участке с редкими культурами*. Далее хвою сжигали в муфельной печи и проводили химический анализ золы на масс-спектрометре с индуктивно-связанной плазмой «ELAN 9000» в Институте промышленной экологии Уральского отделения РАН, с определением 32 элементов.

Анализ полученных данных показал следующее.

Зольность хвои в потомстве культур, называемых здесь сокращенно «потомство К», составила  $5.31 \pm 0.11$  г/кг, а в потомстве естественных популяций, называемых «потомство Е» –  $6.03 \pm 0.10$  г/кг. Увеличение составило 0.72 г/кг или 13.6% при  $t = 4.9 > t_{0.05} = 1.98$ . При этом вариация зольности хвои составила для потомств Е и К, соответственно, 12.4 и 14.5%.

Напомним, что материнские насаждения имели существенные различия по размерам шишек: культуры тяготели к ели европейской, а естественные популяции – к ели сибирской. Повышенная зольность хвои у последних популяций полностью согласуется со сведениями о том, что фенотипы с преобладанием признаков ели сибирской имеет более плотную древесину (Корнев, 2008). Вероятно, это должно обуславливать лучшую устойчивость более «сибирских» популяций ели финской к резко континентальному климату, т.е. к сильным морозам.

Общая картина соотношения концентраций химических элементов (ХЭ) в хвое оказалась одинакова в потомствах Е и К, с полным совпадением рангов наиболее весомых из них. Наибольший вклад вносят фосфор (Р) и марганец (Mn), далее идут Ba, Sr и Zn (рис. 7.18).

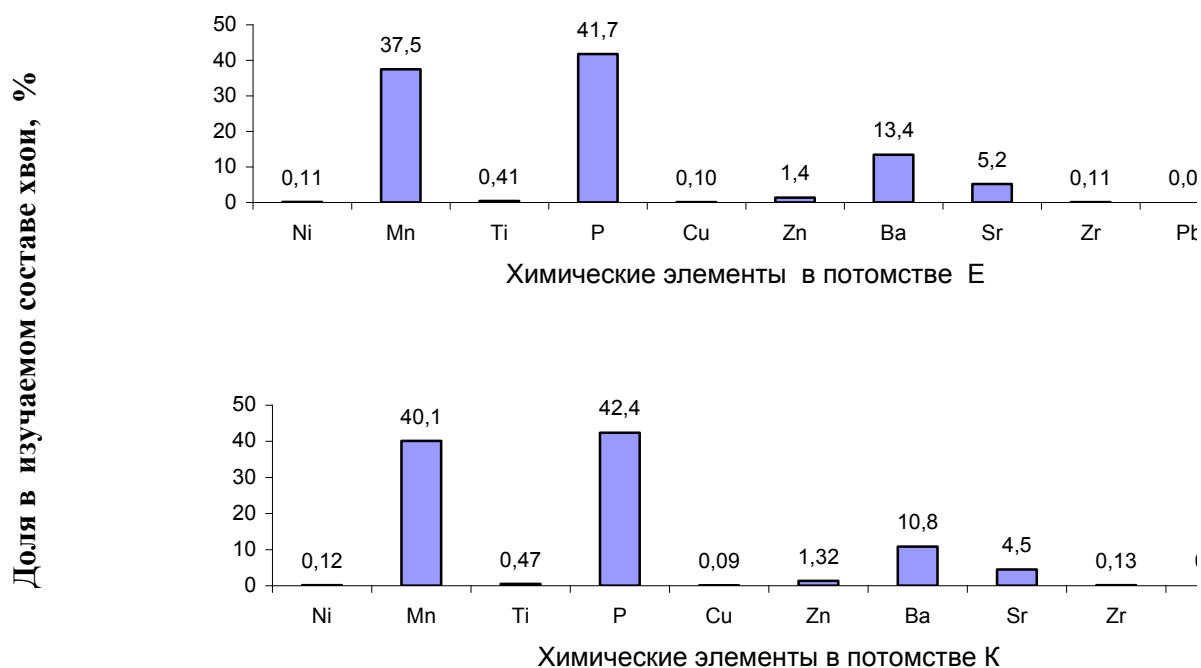


Рис. 7.18 – Содержание химических элементов в хвое потомства естественных популяций (а) и в потомстве лесных культур (б) ели финской

Для представления о различиях в накоплении ХЭ в хвое потомств Е и К использовано вначале простое их сравнение, а именно, разность средних значений ХЭ в потомствах Е и К, принимая за 100% их содержание в потомстве Е:  $(E - K) / E \times 100$ . В результате оказалось, что в потомстве естественных популяций содержание семи элементов оказалось выше, а трех – ниже, чем в потомстве культур (рис. 7.19).

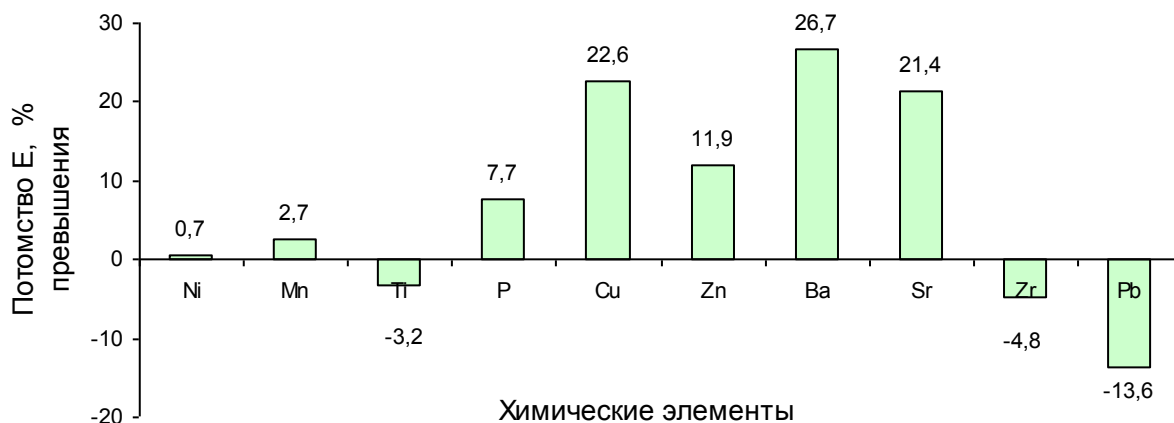


Рис. 7.19 – Превышения содержания химических элементов в хвое потомства из естественных популяций в сравнении с потомством из культур

Далее необходимо было определить достоверность превышений, и здесь возникли сложности, связанные с правомерностью использования стандартных статистических процедур. Обычно определяют стандартное отклонение, рассчитывают ошибку среднего, определяют критерий различия между средними ( $t$ ) и сравнивают его с принятым уровнем безошибочного прогноза ( $t_{0,99}$ ;  $t_{0,95}$  или  $t_{0,90}$ ). Однако сама эта процедура допускается в строго определенном случае, а именно, при наличии двух условий.

*Первое условие* состоит в том, что дисперсии в выборках должны быть равны и отсутствие различий между ними доказывают с помощью критерия Фишера  $F$  по отношению дисперсий (Айвазян, Мхитарян, 1998).

*Второе условие* заключается в распределении частот, достоверно не отличающемся от нормального. Если распределение иное и имеет, например, сильную асимметрию, то требуется преобразование данных в иную шкалу (например, логарифмическую). Отличие от нормального распределения оценивают с помощью критерия «хи-квадрат» ( $\chi^2$ ).

Анализ данных о росте 107 семей и химическом составе их хвои включал анализ 15 полей корреляции, 22 рядов распределения частот элементов, а также данных из 13 больших таблиц, включая 5 приложений в упомянутой



монографии (<https://elis.psu.ru/node/440267>, и база данных состояла из более чем 3 тыс. измерений. По сути, селекция по хеомаркерам становится специальным разделом селекции и требует отдельного изучения. Поэтому укажем только ее главные результаты, полученные в Пермских популяциях ели.

Так, для примера рассмотрим влияние суммы ХЭ в хвое на рост семей в редких и густых тест-культурах, поместив поля корреляции рядом (рис. 7.20).

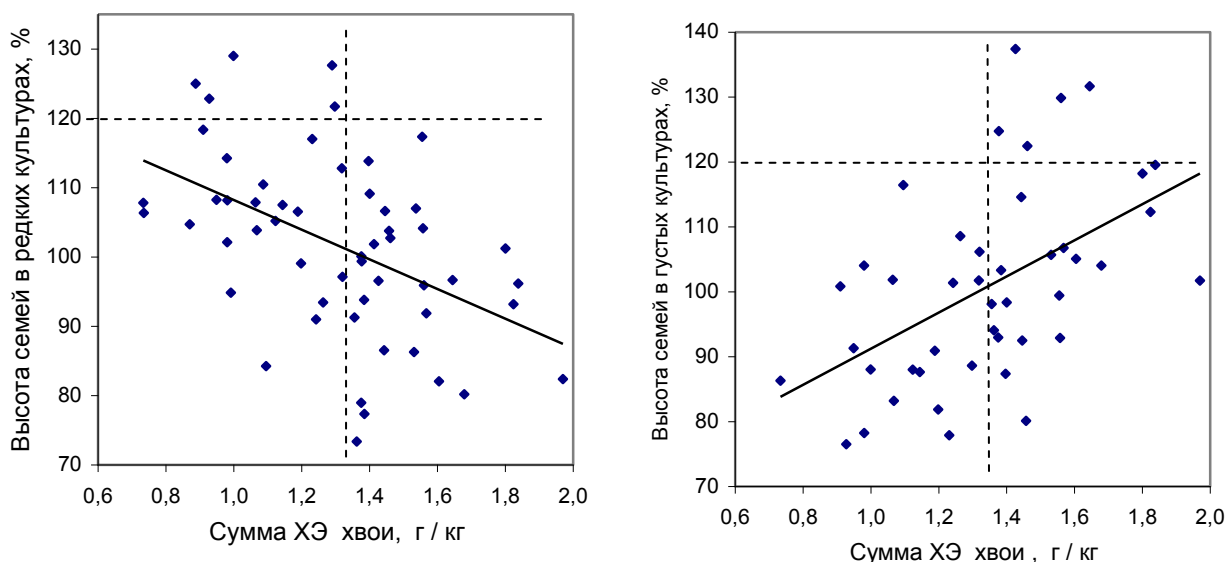


Рис. 7.20 – Влияние суммы концентраций химических элементов в хвое на рост семей ели в редких (слева) и в густых тест-культурах (справа)

На участке редких культур слева, где брали образцы хвои, связь между суммой ХЭ и ростом семей отрицательна ( $r = -0.47 \pm 0.10$ ), тогда как в густых культурах на правом поле связь стала положительной ( $r = 0.51 \pm 0.11$ ). Но на правом поле хвою на анализ *не брали*, и поэтому объяснить здесь влияние суммы ХЭ на рост семей можно, предполагая, что этот ее химический состав определяется генотипом.

Последнее является гипотезой, но эта гипотеза основана на экспериментальном факте – двух диаграммах (см. рис.7.20), где зафиксированы противоположные связи. Конечно, если мы будем стоять на *доктрине накопления ХЭ* в тканях растения в зависимости от их содержания в почве, то тогда график справа нам покажется не имеющим смысла, так как он находится на участке, где хвою не брали на анализ. Но А.Л. Ковалевский (Ковалевский, 1983, 2003) показал, что генеративные органы, листья и побеги растений являются не-концентрирующими ХЭ частями растения (концентрируют их корни и опробковевшие ткани, например, кора). Поэтому в нашем случае хвоя – не-концентрирующий ХЭ орган растения. Более того, для нее было доказано,

что изменчивость ХЭ в хвое варьирует самостоятельно и практически не зависит от их содержания в однородной по составу почве (Рогозин, Жекина, 2016; Рогозин и др., 2017; <https://elis.psu.ru/node/440267>). Поэтому гипотеза о генетической обусловленности химического состава хвои имеет под собой достаточно оснований, и можно судить о влиянии этого признака (хемопризнака) на рост потомства точно также, как о влиянии, например, массы семени или других морфометрических признаков потомства на его рост.

Обладая разным химическим составом хвои, семьи имеют, безусловно, разную физиологию и, как это следует из рисунка, совершенно по-разному растут в редких и в густых культурах. В редких культурах более успешны семьи с меньшим, а в густых – с большим содержанием ХЭ в хвое. Поэтому можно полагать, что они суммарно проявляют себя как хемопризнак, имеющий наследственную основу.

Для оценки эффекта использования ХЭ в селекции можно имитировать отбор семей по сумме ХЭ (имитация отбора – вертикальная линия на графиках), ориентируясь на значение 1.35 г/кг, и отбирать в редких культурах семьи с малым, а в густых – с большим содержанием суммы ХЭ. После этого частота быстрорастущих семей (выше горизонтальной линии) составит на левом поле  $5/27 = 0.185$ , и по отношению к исходной их частоте, равной  $5/55 = 0.091$ , новая частота окажется выше в 2.03 раза. На правом графике исходная их частота была  $5/44=0.114$ , а новая оказалась  $5/24 = 0.208$ , что выше исходной в 1.82 раза. Отобранные по указанным критериям семьи имеют среднюю высоту в редких культурах  $108.4 \pm 2.2\%$ , а в густых  $107.2 \pm 3.1\%$ . Это неплохой результат для коррелятивной селекции. И еще. Если учесть, что для получения образцов хвои растения можно выращивать всего лишь 3–4 года, то в том случае, если на сумму ХЭ *не будет влиять* возраст растений, что следует проверить в дополнительных опытах, желательные семьи можно будет выявлять очень рано.

Следует особо отметить, что сумма ХЭ влияет на рост потомства намного сильнее, чем высота, диаметр, масса семени и другие показатели материнского дерева, имитация отбора по которым повышала высоту потомства не более чем на 3.0%, о чем уже шла речь выше. Селекция с использованием хемопризнаков только началась, но перспективы обнадеживают. Так, сумма 12 изученных элементов тесно связана с зольностью хвои ( $r = 0.72 \pm 0.07$ ), которую определяют довольно просто при подготовке пробы к анализу, и она влияет на рост семей примерно так же, как и сумма ХЭ на отмеченном выше рисунке. Соблюдая определенные процедуры, которые являются «ноу-хау» автора, и при использовании определенных параметров зольности хвои частоту лучших

семей можно повысить в 3.4 раза (Способ повышения встречаемости быстрорастущих семей..., 2016).

В развитие идеи отбора по хемопризнакам отметим, что химический «портрет» лучших семей имеет некие особые концентрации ряда элементов, свойственных почти исключительно им. Их набор совершенно разный – при выращивании в редких тест-культурах он один, а при выращивании в густых культурах он совершенно другой, и этот набор элементов является предметом патентования. Обнаруженные различия в этом наборе элементов логически вытекают из разной картины рассеивания точек на правом и левом полях (см. рис. 7.20). С теоретических позиций эти различия вполне объясняет *эпигенетика*, когда условия среды влияют на экспрессию генов и далее на фенотип и его физиологию. В целом это проявление взаимодействия генотип-среда и влияния на фенотип лимитирующих факторов среды (Драгавцев, 2013), из которых, как было показано выше, наиболее сильна густота. Эпигенетические влияния были известны давно, но только в последнее время появились методы их изучения на уровне генома (Крутовский, 2015).

Далее, и это кажется невероятным, но в потомстве, полученном от плюс-деревьев из популяций-аналогов плантаций (из культур Теплоухова), имитация отбора по таким отдельным химическим элементам позволила отобрать группу из 6 семей со средней высотой 133% от контроля (!). При этом частота лучших семей в этой группе составила 83% (из 6 семей 5 семей оказались с высотой от 115%). Т.е. некоторые химические элементы при вполне определенной их концентрации в хвое выступают уже как *хемомаркеры*, и по ним можно опознавать семьи с быстрым ростом с вероятностью до 83%. В потомстве естественных популяций такая же процедура отбора по хемомаркерам, описанная в монографии (<https://elis.psu.ru/node/440267>) позволила опознать семьи с быстрым ростом с вероятностью 50%. Напомним, что исходная вероятность выделения быстрорастущих семей, обычно называемая в лесной селекции «интенсивность отбора», составляла в этом опыте 10%.

Все эти новейшие сведения говорят о том, что ель отнюдь не испытывает дефицита по изученным химическим элементам в типичных для нее условиях в противовес расхожему мнению, что растениям может «не хватать» каких-то элементов. Наоборот, их малое содержание в хвое, обусловленное генетически, повышают продуктивность особей в культурах с малой густотой, что как раз и нужно для выращивания ели на плантациях с укороченным оборотом рубки.

## **Выводы**

1. Семьи, хорошо растущие в редких культурах, содержат в хвое суммарно в 1.28 раза меньше Ni, Cr, Mn, V, Ti, P, Cu, Zn, Ba, Sr, Zr, Pb, чем семьи, успешно растущие в густых культурах.

2. Влияние суммы химических элементов в хвое на рост семей в редких и густых культурах совершенно разное. В редких культурах, где хвою брали на анализ, связь между суммой химических элементов в хвое и ростом семей отрицательна ( $r = -0.47 \pm 0.10$ ), но в густых культурах (где хвою на анализ *не брали*) влияние положительное ( $r = 0.51 \pm 0.11$ ). Поэтому можно полагать, что химический состав хвои мало связан с условиями среды, обусловлен генетически и является для семьи ее хемопризнаком.

3. Имитация отбора семей с суммой содержания химических элементов в хвое менее 1.35 г/кг увеличивала их высоты в редких культурах до  $108.4 \pm 2.2\%$ . Напротив, при отборе по их сумме более 1.35 г/кг семьи увеличивали высоту только в густых культурах (до  $107.2 \pm 3.1\%$ ). Частота лучших семей при такой имитации отбора повышалась в 1.8–2 раза.

4. Далее исследования должны ответить на вопросы: а) устойчивы ли во времени различия между семьями по химическим элементам; б) когда хвоя приобретает эти отличия и можно ли использовать саженцы и сеянцы. После этого опознание быстрорастущих потомств ели по химическому составу хвои (селекция по хемомаркерам хвои) вполне может оказаться прорывной технологией в селекции хвойных пород.

### 7.12. Эпигенетика и лесная селекция\*

Эпигенетика изучает закономерности *эпигенетического наследования* – изменения экспрессии генов или фенотипа клетки, вызванных механизмами, не затрагивающими структуру ДНК. Она может объяснить, как окружающая среда влияет на включение и выключение генов. Изложение ее идей есть в обзоре С. Зотова [Между строк ДНК: чем занимается эпигенетика?](#) Там представлен реферат книги Петера Шпорка «Читая между строк ДНК. Второй код нашей жизни, или Книга, которую нужно прочесть всем».

Идеи этой книги дают представление о том, как использовать эпигенетику. Так, Петер Шпорк пишет о том, что название «эпигенетика» появилось в 1942 году, когда Конрад Уоддингтон, биолог из Англии, предложил этот термин как среднее между «генетикой» и «эпигенезом» – учением о последовательном эмбриональном развитии. Уоддингтон создал свой самый знаменитый рисунок – «эпигенетический ландшафт». Если верить этому рисунку, на протяжении жизни мы словно шары катимся по наклонной

местности со многими долинами. Рельеф – это наш геном, долины – множество теоретически возможных эпигеномов. Они, как писал Уоддингтон, «направляют наше развитие в определенное русло».

Подытоживая свою книгу, Петер Шпорк напоминает об исследованиях, проведенных среди голодавших во время Второй мировой войны в Нидерландах. Благодаря метрическим книгам обнаружилось, что многие дети, которых вынашивали в голодное время, рождались с меньшей продолжительностью жизни и низким ростом. Цепочка продолжалась: эти дети, вырастая, рожали тоже очень маленьких детей, хотя жили в условиях изобилия. Эпигенетические изменения не стоит недооценивать: нужно помнить, что весь вред, что мы причиняем себе, будет действовать и на последующие поколения, поэтому каждый из нас несет колоссальную ответственность перед своим потомством, детьми и внуками. (То же можно сказать и о лесах, трансформация которых продолжается второе столетие).

Ссылаясь на работу Л.И. Корочкина (2006), в учебнике «Генетика лесных древесных растений» (Царев и др., 2010, с. 323) даны три уровня действия эпигенетических механизмов. Они могут регулировать:

1. Включение-выключение генов, модуляцию синтеза белков.
2. Клеточную дифференцировку.
3. Функцию белков и их топографическое распределение.

Эпигенетические изменения могут передаваться потомству через половые клетки, т.е. будет как бы «наследование» приобретенных признаков. Механизмы этого явления, называемого *импринтингом*, в настоящее время до конца не понятны и активно обсуждаются (Царев и др., 2010, с. 325).

Дело в том, что импринтинг – широко распространенное у млекопитающих явление, состоящее в том, что некоторые гены в половых клетках родителей особым образом «метятся» и «помеченный» ген у потомства просто-напросто не работает. В результате часть признаков потомство наследует только от матери (если соответствующие гены отключены в сперматозоидах), часть – только от отца (если ген отключен в яйцеклетке). Согласно одной из гипотез, основной смысл импринтинга генов – достижение лучшей совместимости между матерью и плодом. Если часть отцовских генов будет выключена, то у эмбриона будут работать только материнские копии этих генов, и эмбрион будет по своим физиологическим и биохимическим свойствам больше похож на мать, и им легче будет приспособиться друг к другу. Эта гипотеза предполагает, что в ходе родительского импринтинга должно отключаться больше отцовских генов, чем материнских, и факты это подтверждают (Wolf, Hager, 2006).

Как применять идеи эпигенетики в лесной селекции? Возможно, подсказки есть выше в разделах, где обсуждалось влияние на потомство признаков плюс-деревьев и условий их формирования в древостоях. Внешние условия и качество семян матери каким-то глубинным образом влияют на активность генов и белков, которые разворачивают генетическую программу развития потомства, определяют его физиологию, химический состав хвои и проявление нужных нам селекционных показателей. Именно здесь следует искать прорывные идеи, и коррелятивная селекция и селекция по хемомаркерам будут новыми методами выведения новых промышленных сортов хвойных пород.

*Контрольные вопросы:*

1. Влияние размера шишек и массы семени ели на рост семей: а) в потомстве естественных популяций; б) в потомстве культур Ф.А. Теплоухова.
2. Сбег ствола материнского дерева и рост семей ели финской: а) в потомстве естественных популяций; б) в потомстве культур Ф.А. Теплоухова. Оптимальные параметры сбег для отбора лучших матерей по потомству.
3. Сильное и слабое конкурентное давление на матерей в микроценозе вокруг плюс-дерева ели и его влияние на рост их семей.
4. Густота родительских ценозов и рост их потомства; ранги: текущей густоты ценоза, сбег ствола, прироста по высоте, их связь между собой и их влияние на высоту дочерних (редких и густых) испытательных культур.
5. Эпигенетическое влияние родительских популяций ели и рекомендации для плантационной селекции. Объяснить, почему влияние густоты в родительских и дочерних ценозах оказывается сильнее, чем некоторых различий в почве.
6. Фактический селекционный сдвиг при отборе популяций, показать примерное изменение частот высоты семей в рядах распределения: а) естественных популяций; б) популяций культур; в) трех популяций-аналогов плантационных культур.
7. Сдвиг при отборе популяций ели и при отборе группы лучших семей, сравнение результатов при слабой и сильной интенсивности отбора в этих двух системах селекции – селекции популяций и индивидуальном отборе.
8. Использование сбег ствола у матерей в популяциях-аналогах; во сколько раз можно повысить частоту лучших семей в потомстве при отборе по сбегу ствола матери.
9. Масса семени и рост потомства. Как можно увеличить число лучших семей, отбирая матерей со средней массой семени, и приемлем ли такой отбор.
10. Ранняя диагностика в селекции популяций. Надежность диагностики и как были использованы ранги высот для ее определения.
11. Селекция по хемомаркерам. Чем отличается химический состав хвои у потомства природных популяций ели и у потомства популяций культур Ф.А. Теплоухова.
12. Влияние суммы концентраций химических элементов в хвое ели финской на рост семей в редких и в густых испытательных культурах. Во сколько раз можно повысить вероятность опознания лучших семей, если отбирать их по хемомаркерам хвои.
13. Что такое эпигенетика. Привести удачные примеры ее использования в селекции сосны и ели: а) при учете влияния густоты в родительских и в дочерних культурах; б) при

совпадении и несовпадении почвенных условий в родительских популяциях и дочерних тест-культурах.

## Глава 8. СЕЛЕКЦИЯ В ЛЕСОСЕМЕННОМ РАЙОНЕ

### 8.1. Уроки истории лесной селекции

Просматривая историю селекции, как последовательную цепь событий, видим нарастающий перечень публикаций, а также решений Рослесхоза, формировавших мировоззрение специалистов и ученых. Решения эти направляли потоки денежных средств, усилия множества лесничих, директоров лесхозов, лесных опытных станций (ЛОС) и лесных семеноводческих производственных станций (ЛСПС) в первые десятилетия работ в 1970-80 гг. Получилось так, что в самом начале внедрения селекции в семеноводство, игнорируя предупреждения о возможных неудачах, по инициативе академика Л.Ф. Правдина в 1957 г. было выбрано эффективно рекламируемое тогда некоторыми учеными направление, получившее затем название «плантационное семеноводство». Суть его проста: отбор лучших по хозяйственным признакам материнских (плюсовых) деревьев и создание прививкой от них лесосеменных плантаций (ЛСП). При этом закладка ЛСП проводилась без генетической проверки исходного материала (без испытания потомства плюсовых деревьев на селективируемый признак – быстроту роста).

Это направление известно очень давно, и во всех учебниках генетики и селекции оно называется «массовый отбор», применяемый с древности, то есть отбор родителей в массовом порядке по внешним признакам без оценки того потомства, которое получалось от этих родителей, в надежде «на хорошее племя от хорошего семени».

Более продвинутым является «индивидуальный отбор», когда родителей отбирают индивидуально, по итогам оценки их потомства. Так как поиск родителей – плюсовых деревьев – представлял собой процесс сравнения индивидуальных характеристик деревьев и выбор лучших из них, то эти два вида отбора специалисты лесного хозяйства иногда путали между собой.

Предупреждение о неудачах на предложенном академиком Л.Ф. Правдиным одновариантном «плюсовом» пути высказывал

С.С. Пятницкий (1954), затем тот же посыл поступил из Новосибирска от Т.П. Некрасовой, которая в 1958 г. сделала перевод и реферат книги Б. Линдквиста «Лесная генетика в Шведской лесоводственной практике». Но предупреждения шли из провинции и не повлияли на выбор основного направления в развитии «лесного селекционного семеноводства», которое реализовалось только в одном направлении – «плюсовой селекции».

Энтузиазм для ее внедрения обеспечила брошюра Е.П. Проказина «Отбор плюсовых деревьев и создание семенных плантаций сосны», с изданием и переизданием в 1961 г. Ее мощный посыл на годы определил мировоззрение практиков, студентов и начинающих ученых. Но беда была в том, что надо было сразу начинать испытывать потомства, причем обязательно, а не рекомендательно. Идеи плантационного семеноводства и ожидаемые выгоды на этом пути пропагандировались 20 лет – до 1980-х годов.

Видные лесоводы (Нестеров, 1961; Мелехов, 1969; Мамаев, 1969) критически отнеслись к «входящим в моду» плюсовым и минусовым деревьям. Предупреждения были и о недопустимости развития только «плюсового» направления в лесном семеноводстве (Ирошников, 1967), а также об отсутствии ее теоретического обоснования для лесных пород (Драгавцев, 1973).

Почти сразу появились сообщения о спешке, небрежности и ошибках при закладке ЛСП предприятиями лесного хозяйства при отсутствии грамотных специалистов (Этверк, 1972). Позднее пришло понимание причин, их порождающих. Они лежат в психологии людей. По мнению А.М. Шутяева «...Если в западных странах это направление отстаивали люди, считавшие его своим бизнесом, причем бизнесом дорогим, то в нашей стране работали «производственные планы», выполнение которых привело к списанию большого количества отобранных плюс-деревьев и ЛСП» (Шутяев, 2011). По-видимому, стремление быстрее получить желаемый эффект и переоценка возможностей массового отбора послужили причиной принятия решений, в которых создание ЛСП без проверки потомства было главным этапом в селекции для всех лесообразующих пород в СССР (Гиряев, 1983). Вероятно, этому способствовало и то, что и в мировой практике ЛСП закладывали повсеместно. Было также очевидным, что на громадных территориях России необходимая для корректировки программ информация не могла быть получена быстро (Шутяев, 2011).



Спустя время появилось множество сведений о росте потомства плюсовых деревьев. В 1989 г. были подведены первые итоги и они показали, что очень слаба надежда, что заложенные ЛСП будут эффективны. По мнению украинских ученых В.И. Белоус и В.А. Кравченко «... мы недооценили всю сложность этой проблемы и начали внедрять фактически незаконченные научные разработки». Оказалось, что в испытательных культурах только 10–30% семей превосходило контроль по показателям роста, и эффективность семенных плантаций при размножении на них лучших фенотипов без проверки потомства оказалась ниже прогнозируемой» (Ефимов и др., 1989).

Все эти моменты объясняют причины неудач, и необходимо извлечь из них уроки и далее ошибки не повторять. Еще в 1970-е годы предлагалось в таежных и малолесных районах ограничиться только селекцией популяций (Новосельцева, 1974). В Сибири также предлагалось «...учитывая неопределенный эффект плюсовой селекции параллельно использовать отбор популяций, что обеспечит большую устойчивость создаваемых насаждений, чем потомство немногих плюсовых деревьев. Маточные древостои должны исключаться из сферы промышленного использования путем оформления их в качестве генетических резерватов» (Некрасова, 1981).

Но в Белоруссии и Украине придерживались тогда «плюсового» направления. В России также пошли по этому пути, оставив без внимания селекцию популяций (Шутяев, 2011). Однако аргументы в пользу селекции популяций в 1980-е годы были, и весьма сильные. Так, в Вологодской области испытания потомства ели из 8 популяций в 3-летнем возрасте показали (Попов, 1983), что высоты 3 лучших и 3 худших происхождений различались на 20–30%. Поэтому В.Я. Попов рекомендовал не использовать популяции с медленнорастущим потомством, а для каждого лесосеменного района предлагались следующие этапы селекции:

- отбор продуктивных популяций;
- оценка их потомства и организация семенных заказников;
- отбор в семенных заказниках плюсовых деревьев;
- оценка плюсовых деревьев по семеношению и росту потомства;
- вегетативное размножение (на ЛСП) плюсовых деревьев с хорошей скоростью роста потомства и семенной продуктивностью.

То есть в программе В.Я. Попова создание ЛСП предлагалось *самым последним этапом*, в отличие от Генеральной схемы, где создание ЛСП

совершенно *не обременялось* сохранением их генофонда в естественной среде и, что еще важнее, испытаниями их потомства. Однако голос В.Я. Попова не услышали, его программа селекции в Вологодской области не осуществилась, и она не получила реализации в других районах. Не были приняты во внимание и совершенно поразительные результаты в Латвии (Раманаускас, Андриюшкявичене, 1981), где изучение 8-летнего потомства 14 популяций сосны обнаружило одно из происхождений с энергией роста сразу на 20% выше контроля (!), что позволило там считать селекцию популяций *не менее эффективной*, чем индивидуальный отбор по потомству. Однако даже и эти данные не смогли повлиять на доминирование «плюсового» метода в Генеральной схеме лесного семеноводства 1980 года, принятой к выполнению всеми республиками бывшего СССР.

В начале 21 века появились и более категоричные высказывания о бесперспективности «плюсового» направления (Авров, 2001; Видякин, 2010). Таким образом, плюсовая селекция внедрялась в практику лесного хозяйства без длительной проверки и убедительных данных о её эффективности.

Что же происходит в настоящее время? А происходит повторение уроков истории, но уже на более высоком, «генетическом» уровне, когда масса усилий и финансов уходит на генетическую паспортизацию плюс-деревьев и клонов на ЛСП. При этом по-прежнему испытательные культуры не создаются и поэтому генетические портреты ЛСП с неизученным потомством почти бесполезны для практической селекции.

Развитие лесной селекции в нашей стране до 1990-х гг. осуществлялось в русле «Основных положений генеральной схемы развития лесного семеноводства основных лесообразующих пород в СССР на селекционной основе», принятой Гослесхозом в 1980 г. (далее – Генеральная схема), рассчитанной на 10 лет. Затем планировалось создать сеть испытательных культур по государственной программе (такой программы нет до сих пор) и создавать ЛСП-2 проверенным по потомству материалом. Поэтому создание именно испытательных культур должно быть приоритетом в работе будущих лесных селекционных центров, которые запланированы в субъектах России. Для этого нужна оптимизация старой методики закладки ИК, по которой опыты почти не закладывались из-за ее громоздкости. В последние годы появились новые методические подходы в закладке испытательных культур:

- ранние (в 4–8 лет) оценки быстроты роста происхождений и семей со слабой отбраковкой в 40–50% худших вариантов;
- закладка ступенчатой серии ИК несколькими репродукциями с сокращением вариантов в каждом испытании на указанные 40–50%;
- совокупная оценка потомства популяций и деревьев по трем-четырем репродукциям с определением общей комбинационной способности (ОКС) и отбор лучших вариантов для закладки ЛСП-II.

Возникает вопрос, какие уроки следует извлечь из прошлого опыта и какие задачи могли бы решать лесные селекционные центры, запланированные по образцу Беларуси в 14 регионах России. Важно признать как аксиому, что если потомство не всех плюс-деревьев оказывается быстрорастущим, то точно также не во всех популяциях плюсовая селекция будет эффективна. Проверяется это по коэффициенту наследуемости и его расчеты связаны со сбором семян от обычных деревьев. Это сделали немногие исследователи, причем часто на малых выборках, которые давали большие статистические ошибки. И как-то так получилось, что для лесных генетиков было сделано «ослабление»: ошибки для показателей наследуемости генетики не рассчитывали и ее достоверность в расчет не принимали. Однако наследуемость – величина статистическая и на нее распространяются все законы статистики. И если наследуемость рассчитывают через удвоение корреляции мать×семья, то и ошибка корреляции никуда не исчезает и также удваивается. Отсюда прямой и безжалостный вывод: если корреляция недостоверна, то и наследуемость недостоверна, из чего неизбежно следует, что аддитивного эффекта не будет и по этой причине плюсовая селекция бесполезна. В связи с этим напомним еще раз некоторые моменты из главы 4 и раздела 1.3.

Например, получен коэффициент наследуемости  $h^2 = 2r = 2 \times 0.10 = 0.20$ . Это наиболее ожидаемое значение и оно дает сдвиг при отборе плюс-деревьев в 3–5%, который уже окупит затраты на селекцию. Оценка корреляции  $r = 0.10$  показывает, что для ее достоверности на уровне в 95% необходима выборка из  $n = 392$  семей. Можно понизить достоверность до  $t_{0.90} = 1.66$  и тогда мы получим выборку  $n = 270$ . Как видим, для типичного случая наследуемости даже пониженная точность опыта требует очень большой выборки. Такие выборки *никогда не привлекались* для расчетов наследуемости, значит, ни для одного плюсового насаждения сосны или ели в прошлом не была доказана

целесообразность применения в нем массового отбора. Однако миф 1960-х годов о хорошей наследуемости и высокой априорной эффективности плюсовой селекции в *любом плюсовом насаждении* инициировал программы работ, в которых эта идея не подвергалась сомнению, где задачу расчета наследуемости просто не ставили, и поэтому испытательные культуры закладывали иногда даже без контрольных вариантов.

Между тем в России в крупных испытаниях потомства плюс-деревьев, где контроль был, и о которых шла речь в разделе 1.3, с числом представленных семей более 1 тыс. в 11 опытах в разных регионах, результаты оказались в среднем близки к нулю и даже отрицательны. При этом достоверно превышали контроль 3–34% семей сосны и 4–22% семей ели. Эти оценки особенно важны: на их основе делается расчет интенсивности отбора плюс-деревьев для закладки ЛСП-2, который составил в среднем около 15%. Однако в конкретных популяциях он бывает больше или меньше этих средних величин и «средние» оценки теряют смысл, как средняя температура у больных в больнице. Плюс-деревья из некоторых популяций вообще не следует использовать, так как их потомство в целом оказывалось намного хуже контроля (на –12,7%), тогда как потомство из других было очень хорошим.

В отличие от плюсовой селекции в другой системе селекции – селекции популяций эффект отбора совокупного потомства лучших популяций, по данным многих исследователей, составил 4.6–16%, а эффект отбора по группе лучших семей – 15–33%, т. е. индивидуальный отбор оказался результативнее примерно в 2 раза, но они бывали и одинаковы. Иными словами, для неизученных популяций плюсовая селекция предсказуемых преимуществ не имеет и остается по-прежнему гипотезой. По-видимому, стремление быстрее получить желаемый эффект и переоценка возможностей плюсовой селекции на фоне недостатка информации о наследуемости послужили причиной решений, в которых создание ЛСП на базе непроверенных по потомству плюсовых деревьев было основным звеном в программе лесной селекции в СССР в 1980-е годы (Шутяев, 2011).

Отсюда следует *первый исторический урок* для лесной селекции в России – нужно обязательно исследовать потомства ценопопуляций и выяснять, «работает» ли в них плюсовая селекция и только затем выделять плюс-деревья в массовом порядке. Именно по такому пути пошли в 1980-е годы селекционеры стран Балтии и Беларуси и добились успеха. Из этого же урока

можно извлечь и неожиданный вывод о том, что точно также имеющиеся ЛСП и ПЛСУ после испытания их потомства вполне могут оказаться заурядными по генетическим качествам своих семян.

Создание тест-культур и измерения в них тысяч растений само по себе является проблемой. Технологические трудности их создания были связаны с методикой (Основные положения методики., 1982), близкой к методам закладки географических культур, масштабной проведенной в нашей стране в 1973 г. Каждый вариант по такой методике закладывали на трех прямоугольных делянках с высадкой на них по 100–150 растений; в 20–40 лет на делянке формируется небольшой древостой, и мы получаем для него все нужные таксационные показатели. Это можно принять как программу-максимум; именно ее планировали реализовать в 1990-е годы в государственной программе испытательных культур. Однако ее максимализм годится для последних этапов сортовыведения, но совершенно неприемлем на первом этапе селекции, что и породило свои следствия в виде отказа от создания таких культур и ориентации усилий множества ученых на изучение вегетативного потомства на ЛСП.

Это был *второй исторический урок* (нельзя желать невозможного), и некоторые селекционеры сразу модифицировали эту методику, ограничивая объемы потомства до 60–150 высаживаемых растений и размещая их на линейных делянках (что с успехом давно применяли в других странах). Тест-культуры создавали исключительно по инициативе отдельных ученых. Позднее для испытательных культур была доказана целесообразность их создания по ступенчатому типу (Рогозин, 1983) и выборки еще меньшего объема (Рогозин, 1995; Туркин, Федорков, 2007; Бондаренко, Жигунов, 2016). Эта новая методика отличалась тем, что конечный результат в виде группы потомств, превышающих заданный критерий получают, объединяя все опыты, где число вариантов последовательно сокращают, отбирая в следующий опыт только лучшие; число высаживаемых растений в семье в каждом из 3–4 опытов сокращают до 50–60 растений, увеличивая общее число вариантов до 1 тыс. и более.

Применение ступенчатых испытаний обосновывается и тем, что онтогенез у древесных растений включает два этапа: этап раннего развития в условиях слабой конкуренции до 8–10 лет, а далее этап развития в условиях древостоя. Оценки продуктивности для этих этапов принципиально разные: на

первом этапе это оценка *роста растений*, тогда как на втором это оценка *продуктивности древостоев*. Из этого следуют и особенности методики: в первом случае оценки возможны по малым выборкам на линейных делянках, а во втором – на больших выборках на прямоугольных делянках.

По этой технологии на первом этапе испытаний оценку роста потомств можно начинать по их высотам у происхождений с 4-х лет, у семей сосны с 3–6 лет, у семей ели с 8 лет (Рогозин, 2013). Разумеется, надежность таких оценок не может быть высокой и составляет 60–70%, однако она позволит уже в школе отбраковывать до 40% медленнорастущих потомств и не высаживать их в ИК. Такие ранние оценки и сама программа ступенчатых испытаний делают ее вполне реализуемой с затратами, в 8–11 раз меньшими, чем по старой методике.

Однако на втором этапе испытаний, при развитии вариантов опыта в условиях древостоя, для оценки роста потомств нужна их проверка уже на *тип роста* в онтогенезе. Решение этой проблемы наиболее сложное и лежит в парадигме и общих концепциях лесоведения. Некоторые из них без критики были приняты в лесной селекции. Например, давно известны разные типы роста деревьев и древостоев. Селекционеры, принимая их как данность, опирались на таксаторов, которые их выявили и пытались использовать при разработке таблиц хода роста (ТХР). Однако причины их появления выяснены не были, так как таксаторов интересовали ресурсы леса *здесь и сейчас* и в малой степени – прогноз их развития. Подтверждением служит сворачивание дискуссии о типах роста в 1970-е годы и разработка ТХР по искусственным шкалам бонитетов для полноты 1.0.

Причины типов роста древостоев были вскрыты еще в 1979 г. Г.С. Разиным, однако они касались напрямую только таксаторов, которые в те годы посчитали этот вопрос решенным и не стали принимать типы роста в расчет при составлении региональных ТХР, в которых была тогда большая нужда. Именно в те годы были обнаружены важные закономерности в развитии древостоев, объясняющие появление типов роста различиями в начальной густоте. Однако они были проигнорированы и не повлияли на уже укоренившиеся представления о том, что типы роста – явление редкое и связано со структурой почвы, якобы генетическими особенностями насаждений и т.д. (Багинский, 2011). В селекции же типы роста просто имели всегда в виду и учитывали как неизбежное зло, а срок оценки потомств отодвигали к возрасту

спелости. Но сами-то селекционеры представление о них получили от таксаторов, причем без выявленных причин их появления, и сразу попытались объяснить их с генетических позиций (или подозревать таковые), не рассматривая более сильные факторы ценотического плана.

Эта идеологема оказалась *третьим уроком* для лесной селекции (нельзя верить другим наукам, если они *не ориентированы* на поиск в нужном направлении), и суть его в следующем.

Густота древостоев и связанная с ней конкуренция в решающей степени влияют на тип роста и развития, а также на рост их потомства, о которых говорилось в главах 3 и 7. Густота микроценоза вблизи материнских деревьев влияет на их потомство прямо и опосредованно. Так, при прямом понижении густоты вблизи плюс-деревьев ели высота их потомства в тест-культурах плантационного типа сразу увеличивалась на 4.6%. Опосредованное влияние выражалось через сбег ствола у плюсового дерева: при его близких к средним значениям (1.2–1.3 см/м), отражающем некоторое оптимальное конкурентное давление соседей в течение жизни дерева, в их потомствах доля лучших семей увеличивалась в 1.5–2.4 раза, причем она резко сокращалась как при малом, так и при большом сбеге ствола. Но особенно убедительным оказался рост потомства от густых и редких ценопопуляций: увеличение густоты материнских культур увеличивало высоту их потомства в густых дочерних культурах, но снижало в редких, с различиями до 13–19%. Поэтому можно полагать, что потомства наследуют что-то вроде «памяти о конкуренции» их родителей и развиваются в соответствии с программой, которую реализовывали ранее их родители.

Для географических культур в связи с описанными в главе 3 законами развития древостоев, наиболее вероятен следующий сценарий. Достижение высокой полноты на уровне 1.0–1.2 неизбежно приведет к деградации их продуктивности и замене лидеров менее продуктивными климатипами, ранее показывавшими не такой сильный рост и меньшую полноту. Такой результат доказывается также и тем, что публикации о географических культурах в возрасте старше 50 лет неизвестны. И отсутствие таких публикаций вполне может быть связано с деградацией их роста.

На основе последних географических культур 1973 г. с измерениями в 30–40 лет будет вводиться новое лесосеменное районирование. Скорее всего, измерения этих культур далее проводить не будут, а если будут, то регистрация

результатов уже через 10–15 лет наверняка зафиксирует смену лидеров, что потребует пересмотра районирования снова. Положение усугубляется густотой их посадки ( $2.0 \times 0.75$  м), что намного больше, чем при выращивании плантационных культур с редким размещением растений ( $3.5 \times 1.5$  м), т. е. климатипы в географических культурах проходят испытания не столько на продуктивность, сколько на высокую конкурентную толерантность, которая в плантационных культурах востребована не будет.

В дополнение к вопросу о типах роста древостоев в последние годы были проведены исследования по проверке предложенных И.С. Марченко (1995) постоянных величин в развитии насаждений. В ельниках такой постоянной величиной оказался суммарный объем крон, неизменный от 45 и до 120 лет и наблюдаемый в моделях с малой начальной густотой (1.0–1.3 тыс. шт./га). При этом неожиданно обнаружилось пока совершенно непонятное явление: производительность работы крон (прирост древесины, деленный на сумму объемов крон) в моделях с большой густотой до 40 лет был слабее, а далее – сильнее, чем в моделях с малой начальной густотой. Для понимания этого феномена необходимо вскрыть его физиологические причины и, возможно, дело здесь в разной активности правых и левых форм, остро реагирующих на конкуренцию. Отсюда неизбежно следует, что лесные науки еще только подбираются к пониманию механизмов гомеостаза лесных популяций, и для этапа испытаний на продуктивность многие вопросы еще не решены.

Развитие леса обычно связывают с жестким отбором и сильной конкуренцией. Однако при плантационном выращивании возникает вопрос выбора посадочного материала с совершенно особыми свойствами в онтогенезе, а именно, с более успешным ростом в условиях слабой конкуренции. Т. е. современная селекция хвойных не увязана с их естественной эволюцией, ***и третий урок все еще не выучен.*** Помочь в этом смогут только испытания потомства от ценопопуляций-аналогов, с повторением их личной истории развития в дочерних культурах.

В *селекции популяций*, как системы и программы работ, могут быть приоритеты, например, выделение границ популяций, что не вызывает сомнений. Ее преимущества в сравнении с плюсовой селекцией неоспоримы. Сейчас стала известна сложная структура популяций, включающая правые и левые популяции-изомеры, отличающиеся конкурентными, эдафическими и световыми предпочтениями. Левые формы предпочитают прямой солнечный



свет и сухие условия, а правые лучше растут в условиях конкуренции и во влажных типах леса, о чем шла речь в разделе 3.12. Поэтому в селекции популяций надо изучать потомства самых разнообразных ценопопуляций: разных типов леса, типов структуры, типов развития и обязательно в зависимости от их начальной густоты.

Из проведенного анализа уроков истории лесной селекции следует, что для исключения случайного попадания на непродуктивные потомства нужны испытания потомства популяций непременно *до начала* выделения в них плюс-деревьев, что предупредит получение нейтральных и отрицательных результатов. Причем лучшие происхождения, после оценки их потомства в 4–5 лет, можно сразу же использовать, просто заготавливая в них семена, а также создавая ЛСП материалом из них. Это будет стратегический выбор и одновременно быстрая инновация результатов селекции в семеноводство. Важно эти работы *просто начать*.

Сложившаяся сейчас ситуация не однозначна. Раньше управление семеноводством было простым: отбираем плюс-деревья, закладываем ЛСП, получаем улучшенные семена. Были разработаны инструкции, методики, типовые проекты. Но как только началась регистрация первых результатов, то сразу возникло множество проблем из-за *новых знаний*, которые буквально разрушали всю идеологию планирования и отчетности. При сложившихся подходах проектирования объектов ЕГСК и их выполнения по типовым проектам следование им, безусловно, приводит к закладке объектов, но не гарантирует достижение целей. Самый простой пример – закладка испытательных культур с некоторым отступлением от методики, например, без контрольных вариантов, доля которых должна быть 5–8%. Они увеличивают объем работ и негативно воспринимаются исполнителем, если он отчитывается только за их закладку, но даже и *не думает их исследовать*, а тем более выводить сорт. В итоге получаем ущербный объект, не отвечающий на самый важный вопрос селекции – есть ли эффект от потомства плюс-деревьев (или от другого метода, выбранного в качестве, казалось бы, бесспорно лучшего).

Любые новые идеи, технологии и методики, какими бы они не казались убедительными, нуждаются в проверке на практике (верификации) – будь то плюсовая селекция или новейшие технологии ДНК-анализа с определением уровня гетерозиготности, биотехнологии с размножением апикальных меристем быстрорастущих клонов и т.д. Лесная селекция имеет ярко

выраженный региональный аспект и проверка «дорожных карт» новых проектов должна быть именно в регионах. Это ставит определенные барьеры в управлении семеноводством «сверху» по единому плану. Необходимо сопровождение и оперативная корректировка программ селекции научными учреждениями на местах.

Почти за полвека управления лесным семеноводством сложилось потрясающее положение, когда за отчетами и программами личность селекционера как бы и не существует. Однако успехи в селекции обеспечивают усилия именно отдельных ученых. И нужны долгосрочные национальные *проекты*, а «лоты» и «конкурсы» на пару-тройку лет превращают селекцию в краткосрочные кампании.

Одним из новых направлений является *генетическая паспортизация* объектов ЕГСК. Но она должна следовать *п о с л е* оценки потомства плюс-деревьев в тест-культурах. Если же паспортизация будет опережать их испытания, то без сведений о качестве потомства результаты анализа ДНК у плюс-деревьев будут бесполезны.

В заключение отметим, что выведение новых сортов, основанное на учете влияющих на селектируемый признак лимитирующих факторов среды, используется уже с 1980-х годов в селекции зерновых культур, где задействована «модель эколого-генетической организации количественных признаков». Эта модель построена на парадигме *смены набора генов*, детерминирующих признак, при смене лимитирующих факторов внешней среды. Эта новая парадигма в селекции отрицает парадигму Г.Менделя и парадигму генетики для описания количественных признаков (Драгавцев, 2012).

Как было показано в главах 3, 4 и 7, таким лимитирующим фактором в селекции хвойных на скорость роста является густота родительских и дочерних популяций. По результатам испытаний почти 1.9 тыс. семей сосны и ели можно обосновать приводящее к успеху в их селекции простое правило, состоящее в следующем: *условия развития материнских и дочерних популяций и насаждений должны совпадать буквально*, вплоть до типа почвы и истории густоты. Сейчас эдатопы учитывают, но густоте внимания не уделяют; в результате потомства растут хуже, чем ожидалось, так как стресс густоты, обычный в естественных ценозах, в плантационном выращивании отсутствует и появляется ближе к возрасту рубки. Следовательно, совершенно иным должен быть и подбор исходного материала.

## 8.2. Новая парадигма лесной селекции

Развитие каждой науки происходит по своим законам и появляется новая парадигма, т.е. некоторое сочетание новых закономерностей, теорий, подходов и методов решения научных и практических задач. В недрах традиционного лесоводства ныне появились отличные от него плантационное, пригородное, хроно-лесоводство и даже нетрадиционное лесоводство. Т.е. вполне в духе Т. Куна (2009) в лесоводстве начался кризис – появились альтернативные теории и противоборствующие научные школы.

Лесная селекция – не исключение. Некоторые ее теории, такие как теория «плюсовой» селекции, испытывают явный кризис, и выше мы показали, что выходом из него является учет действия законов развития древостоев Е.Л. Маслакова и Г.С. Разина и селекция на целевые сорта. В частности, ориентация на плантационное выращивание.

Из такой целевой установки вытекает подбор исходного материала, который следует находить среди насаждений, *история густоты* которых (особенно, начальной густоты в возрасте 10–20 лет), совпадала бы с планируемой густотой выращивания новых лесов. Весьма желательно, чтобы и тип условий местопроизрастания также совпадал. Только одни эти меры способны привести к селекционному сдвигу высоты дочерних культур сразу на 9–10%. Далее в таких насаждениях-аналогах выбирают несколько сотен материнских деревьев с размерами больше средних, нормальным качеством ствола, хорошим семеношением и осуществляют их индивидуальный отбор по потомству, эффект которого составит уже 15–20% в зависимости от его интенсивности. Акцент на отбор особенно крупных плюс-деревьев не обязателен, достаточны деревья с превышением на 10–20%.

Это основные идеи, которые образуют каркас новой парадигмы в лесной селекции хвойных пород; в целом она сформировалась на основе анализа результатов исследований по пяти направлениям:

1. Итоги развития лесной селекции в России.
2. Результаты селекции хвойных пород в Пермском крае и России.
3. Действие законов развития древостоев Е. Л. Маслакова и Г. С. Разина.

4. Управления древостоями (ценопопуляциями) на основе моделей.

5. Результаты коррелятивной селекции.

**Итоги развития лесной селекции в России** за последние 30 лет сводятся к следующему. Испытания плюс-деревьев в девяти регионах с общим числом семей более 1 тыс. и возрастом 7 лет и старше показали, что эффект плюсовой селекции у хвойных в среднем близок к нулю. Превышения высот потомства плюс-деревьев менялись у сосны обыкновенной от +7 до –13%, а у ели финской от 0 до +5%. Эффект отбора плюс-деревьев можно оценить и по доле потомств, превышающих контроль, которая в среднем составила около 15%, но крайние их значения различались в 10 раз, варьируя от 3 до 34 %. Поэтому для каждой новой популяции плюсовая селекция остается по-прежнему гипотезой.

Но плюсовая селекция только одна из систем селекции, и если ее теория зашла в тупик, то нужна ее ревизия – смена традиций и методик научного поиска, так называемой парадигмы. Прежняя парадигма состояла в том, что отбор среди семей плюс-деревьев дает наибольший эффект – до 20–30 %, а среди популяций он меньше в 2 раза. Поэтому в России все усилия были сконцентрированы на выделении плюс-деревьев. Между тем условием ее успеха являются испытания потомства, не осуществленные в связи с громоздкостью методики закладки испытательных культур (Указания..., 2000). Нужны испытания огромного числа семей, что можно реализовать только при малых выборках, причем на первых этапах нужна оценка *скорости роста* семей, а не их продуктивности. Сейчас прежняя, и по сути, тупиковая ситуация с методикой изменилась, поскольку была доказана целесообразность минимизации выборок до 20–30 растений на вариант и предложены ступенчатые испытания, где число потомств последовательно сокращают отбором в последующие испытания каждый раз примерно 60% потомств и оценкой скорости роста происхождений и семей в 4–8 лет.

**Результаты селекции хвойных пород в Пермском крае.** Здесь объем работ представлен испытаниями семей 1435 деревьев сосны обыкновенной и ели финской потомством плюсовых и обычных деревьев 16 популяций, результаты которых рассмотрены выше в предыдущих главах. На их основе предложена новая парадигма из 14 пунктов для лесоводства (см. табл. 3.4) и новая парадигма лесной селекции. Общий ее смысл в том, что индивидуальный отбор по потомству дает самый высокий результат, однако браться за него сразу неразумно. Вначале нужен поиск популяций, в которых наследуемость роста

*вообще имеет место.* Ее может и не быть, и она может быть даже «отрицательной», т.е. высота потомства от плюс-деревьев бывает ниже контроля. Было выяснено, что у потомства есть эпигенетическая «память» об условиях, в которых развивались их родители, и поэтому наилучшее потомство дают родители из популяций-аналогов, в которых эдафические условия *точно совпадают* с дочерними, а также, что еще более важно, совпадают конкурентные условия, т.е. *история густоты*. Это сохраняет прежнее соотношение правых и левых форм деревьев в потомстве, обеспечивая гомеостаз дочерних популяций.

***Законы и модели развития древостоев Е. Л. Маслакова и Г. С. Разина*** были детально рассмотрены и показана их высокая значимость. Из этих законов следует, что конкуренция между деревьями сильнее всего определяет тип развития как отдельных деревьев, так и древостоев в целом. По ранговому закону роста Е.Л. Маслакова размеры дерева уже в 8–10 лет детерминируют их развитие на многие годы вперед. Для совокупностей деревьев (потомств) была доказана возможность оценить успешность их развития еще раньше *по началу траектории их роста*. Для потомства происхождений это возраст 4–5 лет, а для семей 6–8 лет. В редких культурах этот закон усиливается, и ранняя диагностика там будет наиболее точной.

***Управление древостоями*** сводится для лесной селекции к тому, что проблема *типов роста* потомства решается не увеличением срока испытаний до  $\frac{1}{2}$  возраста рубки, а *управлением* тест-культурами методом регуляции их густоты и полноты в фазе прогресса. Регуляцию густоты начинают разреживаниями в возрасте 10–15 и заканчивают в 40 лет. Управление их развитием эффективно только в этой фазе, в период еще до кульминации прироста и почти бесполезно в период регресса прироста после 40–45 лет.

***Результаты коррелятивной селекции*** показали, что отбор плюс-деревьев по малому и среднему сбегу ствола в популяциях-аналогах увеличивает частоту лучших семей в 2.5–4 раза по сравнению с потомством из обычных естественных популяций. Выяснено также, что частота быстрорастущих семей может быть увеличена еще в такое же число раз использованием химических маркеров хвои; работы в этом направлении только начинаются и перспективы самые обнадеживающие.

На основе итогов исследований по пяти указанным направлениям и их синтеза предложена новая парадигма для лесной селекции, в кратком виде состоящая из 8 положений (табл. 8.1).

Табл. 8.1 – Положения новой и старой парадигмы лесной селекции при выведении целевых сортов хвойных для плантационного выращивания

№	Старая парадигма	Новая парадигма
1.	Не все потомства наследуют скорость роста своих родителей; коэффициент наследуемости зависит от превышения плюс-дерева над среднепопуляционной высотой и диаметром деревьев.	Связь между размерами родителей и их потомствами слабая и криволинейная. Потомство крупных деревьев оказывается таким же, как и средних родителей; только у отстающих деревьев потомство оказывается растущим достоверно хуже.
2.	Коэффициент наследуемости скорости роста зависит от множества причин и служит лишь неким ориентиром для выбора системы селекции. При малых значениях наследуемости массовый отбор не эффективен.	Коэффициент наследуемости <i>эпигенетичен</i> и зависит от истории густоты в материнской популяции с одной стороны, и густоты в дочерних культурах с другой; потомство густых ценозов растет лучше в густых, а потомство редких – в редких тест-культурах.
3.	Отбор плюсовых деревьев проводят в насаждениях высших классов бонитета.	Отбор плюсовых деревьев проводят в насаждениях-аналогах плантационных культур, т.е. точно в таких же условиях, в каких будут выращивать дочерние насаждения.
4.	Тип роста потомства имеет, вероятно, генетические причины и его можно определить только при достижении потомством возраста рубки, поэтому желательно выращивать тест-культуры как можно дольше.	Тип роста потомства зависит от лесорастительных и конкурентных условий. Его определяют для каждого потомства индивидуально по началу тренда его развития в возрасте 10–20 лет, а густоту в тест-культурах задают изначально и далее регулируют их полноту.
5.	Испытания потомства закладывают в разных условиях тремя урожаями семян. Оценивают запас древесины в возрасте не менее $\frac{1}{2}$ возраста рубки, т.е. в 30–35 лет.	Испытания проводят в 3–4 этапа. Первые тест-культуры измеряют в 4–8 лет, далее сокращают число вариантов и закладывают вторые, далее третьи и т.д. После испытаний <i>на скорость роста</i> закладывают испытания <i>на продуктивность</i> .
6.	Концентрации химических элементов у разных популяций, у быстро- и медленно растущих потомств в селекционных целях не изучались.	Популяции и их потомства имеют различия в физиологии, что приводит к разным концентрациям химических элементов в их хвое, и они могут быть <i>хеомаркерами</i> роста.
7.	Оценивают гетерозиготность и составляют генетический паспорт клоновой семенной плантации.	Оценивают устойчивость роста потомств в густых и редких тест-культурах и составляют «химический» портрет лучших семей.

8.	Левые и правые изомеры у деревьев в популяциях были известны к 1980 г., но их использование в лесном деле и селекции не рассматривалось.	Для выращивания потомства в сухих или влажных условиях учитывают частоту правых и левых формы и не допускают снижения частоты любой из них ниже 38% (соблюдение правила Золотой пропорции).
----	--	---

### 8.3. Программа селекции для лесосеменного района

Опираясь на положения новой парадигмы, для лесосеменного района разработана программа селекции хвойных пород нового поколения.

Программы селекции вообще имеют ярко выраженный региональный аспект, но их основные позиции и проблемы разрешимы только в рамках общей методологии. В программе применяются три системы селекции: селекция популяций, массовый отбор и индивидуальный отбор.

Программа состоит из 10 этапов:

1. Отбор ценопопуляций, эдафические условия которых совпадают с условиями выращивания плантационных культур.

2. Поиск плюсовых насаждений в возрасте 40–60 лет с историей густоты, совпадающей с будущим развитием плантационных культур, т. е. это должны быть одновозрастные ценозы с малой начальной густотой и наивысшей продуктивностью в указанном возрасте.

3. В отобранных ценопопуляциях (15–20 шт. и более) а также на объектах ЕГСК собирают семена с 50 случайных деревьев на объект и закладывают «экспрессные» испытательные культуры, на которых оценивают скорость роста потомства в возрасте 4–8 лет.

4. По результатам первых испытаний отбирают 60% лучших ценопопуляций для выделения плюсовых деревьев.

5. В этих лучших по потомству популяциях выделяют в общей сложности до 1000 и более плюсовых деревьев с высокой урожайностью.

6. Испытательные культуры (ИК) закладывают рядовыми делянками вначале одним урожаем семян; выборку на вариант минимизируют до 20–30 измеряемых растений с общим числом вариантов 500 и более.

7. В возрасте ИК 4–5 лет проводят первые измерения и отбирают 50–60% лучших по росту семей, далее закладывают ИК вторым и третьим урожаем семян от лучших по росту потомства плюс-деревьев.

8. Суммируют результаты по всем ИК и выбирают 70 материнских деревьев-кандидатов в сорт.

9. Закладывают ЛСП-II и архив из 70 клонов-кандидатов в сорт.

10. Закладывают Государственные сортоиспытания кандидатами в сорт в виде ИК с прямоугольными делянками с числом растений на вариант 150 и более (длительные испытания на продуктивность).

В случае использования плюс-деревьев *из разных эдаптонов* эффект их применения, скорее всего, будет снижен. Но его можно повысить отбором генотипов с разными адаптивными стратегиями – левых и правых изоморф плюсовых деревьев, со строго определенной (и разной) их частотой, с использованием данных ДНК-анализа об уровне их гетерозиготности.

Программа не содержит готовых рецептов в виде строгих критериев отбора исходного материала, которые часто не оправдывали себя, но предусматривает обязательное научное сопровождение и крупные испытания потомства. Только при таких условиях можно обнаружить нужные, но в большинстве своем слабые и нелинейные связи, причем на фоне действия тенденций стабилизирующего отбора. Именно использование слабых связей позволило модифицировать традиционные пути селекции хвойных и добиться в ней значимых результатов, описанных выше.

Программа лесной селекции нового поколения основана на признании эпигенетического влияния материнских популяций. Вследствие этого отбор исходного материала (плюсовых насаждений и деревьев в них) необходим в насаждениях-аналогах плантационных культур, т. е. в точно таких же условиях, в каких мы будем выращивать их потомство. При этом используют ранние оценки роста в 4–8 лет, а деревья-кандидаты в сорт выделяют после серии ступенчатых испытаний потомства несколькими урожаями семян с последовательным сокращением числа семей от 500–1000 и более до 70 шт. Надежность выделения кандидатов составит 70–80%.

Сроки выделения кандидатов в сорт-популяцию у сосны и ели могут быть сокращены буквально до 10 лет при широком использовании коррелятивной селекции, где в качестве признаков-маркеров быстрого и устойчивого роста семей будут задействованы, в том числе, химические маркеры хвои, способные опознавать по ним более половины быстрорастущих потомств.

В целом новая программа сокращает время на селекцию промышленных сортов до 10–12 лет и в 4 раза снижает финансовые затраты. Стоимость



программы на 10 лет по экспертным оценкам составит 40–45 млн. руб. (в ценах 2015 г.) на один лесосеменной район.

#### **8.4. Проект лесная селекция в ряду других проектов**

Известно, что история учит тому, что ее уроки забывают и повторяют вновь. Какой же урок дает нам история научных проектов?

Начало масштабных работ по лесной селекции в России приходится на 1970-е годы, когда был организован Центральный институт лесной генетики и селекции в г. Воронеже (ЦНИИЛГиС). Он продуктивно работал около 30 лет. Были созданы сорта тополей (Царев и др., 2012, 2014), разработано множество методик и новых подходов в селекции древесных пород, защищен ряд докторских диссертаций. Однако далее, как и вся наука России, в 2000-е годы был реорганизован и сокращен. В России до сих пор нет промышленных сортов хвойных, нет и «дорожной карты» по их выведению, а технологии микроклонального размножения для них пока бессильны. В России не получилось создать и семенные плантации в нужных объемах. Есть сорта лиственницы, осины, кедра, но их промышленная ценность в сравнении с сосной и елью невелика. В итоге затраты на проект «лесная селекция» в нашей стране за 40 лет оказались совершенно не сопоставимы с его минимальной отдачей. После 2012 г. федеральное финансирование лесной селекции было прекращено и передано на усмотрение регионов.

Как же смотрится проект «лесная селекция» в ряду других, не законченных или неудавшихся государственных проектов? Таких проектов было немало. Один из последних – Государственная инвентаризация лесов (ГИЛ). В «Лесной газете» в серии статей 2015–2016 гг. заслуженный лесовод России, Р.Ф. Трейфельд следующим образом описывает его суть. Идея ГИЛ зародилась в головах реформаторов на волне всеобщего государственного нормотворчества 90-х годов. Идея сводилась к заимствованию зарубежной, так называемой «двухуровневой системы лесочетных работ». Первый уровень – тотальное дешифрирование всех лесов (в дальнейшем оно было заменено статистической инвентаризацией), второй – наземная таксация арендованных (а в перспективе – частных) лесов за счет арендаторов. Эта модель полностью соответствовала заложенной в Лесном кодексе 2006 г. идеологии введения частной собственности на леса через аренду. Широкого обсуждения

«двухуровневого» проекта (в дальнейшем - ГИЛ) не было, решения принимались в узком кругу. Сама идея ГИЛ почерпнута в странах с развитым лесным сектором, где преобладает частная собственность на леса, и где проведение лесоустройства – прерогатива лесовладельца, который не обязан делиться своей частной информацией о своем лесовладении с государством. Именно в связи с этим в тех странах проводят подобную статистическую инвентаризацию в масштабах всей страны.

Лесной кодекс 2006 года коренным образом изменил роль и значение как лесного хозяйства, так и лесоустройства. Период 90-х и начало 2000-х годов, увенчавшийся появлением этого кодекса, сейчас, спустя полтора десятилетия, представляется парадом сумбурного реформаторства, безудержного поиска чудодейственных изменений, которые выведут лесной комплекс России в авангард лесопользования. Теперь, как это ни горько сознавать, мы являемся свидетелями остатков былого лесного хозяйства и еле дышащего лесоустройства. На протяжении всего периода проекта ГИЛ, специалистами высказывались, как правило, отрицательные отзывы на проект. Несмотря на это он продолжался, растрачивая впустую субсидии, сопоставимые с затратами на лесоустройство. В то же время его результатами для лесной отчетности воспользоваться невозможно. За период с 2008 по 2013 годы на ГИЛ было потрачено не менее шести млрд. рублей, которых хватило бы на устройство 50 млн. га лесов. Т.е. за 6 лет можно было устроить за эти деньги 20% доступных лесов России. Вместо отстаивания позиций российского лесоустройства Рослесинфорг и Рослесхоз решили внедрять ГИЛ, и этот проект фактически занял место лесоустройства. Но в итоге проект оказался тупиковым и был скомпрометирован в глазах специалистов из-за грубых ошибок в таксации по «стратам» (<http://www.lesonline.ru/n/47FAF>) и непригоден для Российских условий (Моисеев, Филипчук, 2014). Резюмируя, можно сказать, что ГИЛ оттянул на себя деньги лесоустройства и тем самым развалил его.

С отрицательной оценкой ГИЛ неоднократно выступал и руководитель лесного отдела Гринпис Алексей Ярошенко. Однако, несмотря на все предложения лесных специалистов и критику, вновь вышел приказ Минприроды России от 14.11.2016 г. № 592 "Об утверждении Порядка проведения государственной инвентаризации лесов", где все недостатки ГИЛ сохранены (<http://www.forestforum.ru/viewtopic.php?p=151841#p151841>).

Много лет ранее, еще в 1970-е годы, были проекты осушения заболоченных лесов на тысячах га и грандиозный проект переброски части стока северных рек в Каспийское море, про которые уже все забыли. Но самым глобальным, и самым провальным, причем в масштабах всей планеты Земля, был проект под названием «Рамочная конвенция ООН об изменении климата» (РКИК ООН, 1994). Далее был Киотский протокол к ней, который на 2009 г. ратифицировали 192 страны, за исключением (внимание!) США. Т.е. та самая страна, которая инициировала этот проект через ООН в 1970-е годы с самой мощной экономикой и самыми крупными выбросами, сама его выполнять не будет. Через 2 года из протокола вышла Канада. В 2011 году в Дурбане была достигнута договоренность о продлении Киотского протокола. Но, по оценке газеты «Гардиан», лишь страны ЕС и немногие другие будут участвовать в нем. Во втором периоде обязательств по Киотскому протоколу Россия участвовать не планирует. И дело оказалось не только в квотах на  $\text{CO}_2$ , от которых Россия была в выигрыше (нам платили за его депонирование в лесах). Оказалось, что парниковые газы «мало виноваты» в потеплении климата. Решающим оказалось приближение орбиты Солнца и изменение альбедо Земли, а выбросы  $\text{CO}_2$  лишь ненамного усиливали эти эффекты (Завалишин, 2009, 2010).

Кроме того, в несколько раз и даже *на порядок* отличались расчеты по поглощению углерода элементами биосферы Земли. Например, расчеты по поглощению углерода лесами России дали значения от 100 до 600 Мт С/год и они оказались со статистической ошибкой, превышающей сами средние значения. Мало того, специалисты по депонированию углерода лесами не работали над повышением точности расчетов по его поглощению, а увеличивали их неточность, вплоть до того, что огромные пространства лесов России уже сами (!) начинали у них производить выбросы  $\text{CO}_2$  (Моисеев (2012)). Однако не только в России баланс  $\text{CO}_2$  завис, и не только по лесам, но и по эмиссии  $\text{CO}_2$  биосферой в целом. Поэтому и грандиозный проект «Киотский протокол» оказался в тупике, и что делать с потеплением, непонятно. В настоящее время проект ушел в тень и не актуален. Затраты же на исследования баланса углерода в атмосфере Земли исчислялись миллиардами долларов.

Однако есть и замечательные результаты поистине глобальных проектов в масштабах страны – это лесные защитные полосы в засушливых районах СССР. Полосы эти протянулись на сотни и даже тысячи километров («Сталинский» план преобразования природы, 1950-е годы). Они изменили

климат в зоне рискованного земледелия, и служат до сих пор. План этот не воплотился в реальность полностью – со смертью Сталина в 1953 г. его выполнение было свёрнуто. Многие лесополосы были вырублены. Тысячи прудов и водоёмов, предназначенные для рыборазведения, были заброшены, лесозащитные станции ликвидированы. И был этот проект сразу после Великой отечественной войны 1941-1945 гг., и деньги на него нашлись. О нем почему-то не вспоминают, но упоминают Финляндию и Швецию, где в селекцию и осушение лесов вкладывались те же 40 лет, что и в России, и там вложения дали эффект и вывели эти страны в мировые лидеры лесопользования и лесного хозяйства, включая лесную селекцию.

Мы обладаем самым громадным массивом хвойных лесов, но в европейской части России нетронутых лесов осталось уже менее 3%. Экологических проблем великое множество и вал этих проблем нарастает. О крахе Киотского протокола мы уже сказали, но что же делают сильные мира сего, и есть ли у них мотивация улучшать нашу планету? По информации о наших олигархах, на первом месте у них идут яхты стоимостью в годовой бюджет крупного города, о которых пишут как о символах сказочного расточительства русских, далее личные острова, футбольные клубы и прочая роскошь. О радении за экологию планеты тут и речи нет и, что самое страшное, за ними тянутся люди, как за примером жизненного успеха, и успех этот не обременяет себя заботой о будущем Земли. Приоритет личного комфорта как у отдельных людей, так и у целых государств делает невозможным реализацию экологических проектов в масштабе планеты. Об этом говорят ученые, и они видят, что модель экономического развития во всех странах должна быть изменена на так называемую «зеленую экономику». В последние 20 лет все международное сообщество вынуждено искать пути для перехода к ней, которая, опираясь на ресурсосберегающие и экологичные производства, повышает благосостояние людей и снижает риски для окружающей среды. Это экономика завтрашнего дня, и именно она должна стать движущей силой экономического развития XXI столетия (Родионова, Липина, 2015).

Есть и потрясающие личные примеры. Например, в Китае на границе с пустыней Гоби одна семья за 20 лет высадила 600 тысяч (!) деревьев вокруг своего поселка, а это целый лес площадью более 2 км<sup>2</sup>. Любой человек может подать пример. И улучшение хвойных лесов России, их селекция и восстановление займут достойное место в этих устремлениях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанные в пособии методы работы отражают современные идеологемы в селекции хвойных и подразумевают высоко интенсивный отбор. Были показаны преимущества минимальных выборок на одну семью и увеличение их числа до 1.0 тыс. и более с тем, чтобы резко увеличить селекционный сдвиг. Почти всегда между признаками матери и ростом ее потомства обнаруживалось отсутствие связей и их нелинейность. Поэтому был применен анализ долей, который оказался чувствительнее и позволил выявить значимые влияния ряда признаков матери: высоты, сбег ствола, окраски и массы семян на частоту быстрорастущих семей в ее потомстве.

Хвойные виды обладают уникальным долголетием. Например, возраст самой старой ели на севере Швеции составил 9.5 тыс. лет. По своим размерам геном ели превосходит геном человека в семь (!) раз. В этой связи пока нет нужды увеличивать биоразнообразие хвойных искусственно, например, подбором клонов по степени «генотипического несходства» (Бессчетнова, 2016). Возможно, этот метод будет необходим при истощении генетических ресурсов; однако истощение надо не декларировать, а доказывать. Кроме того, необходимо верифицировать этот метод на потомстве, чего пока нет. Отметим, в этой связи, что селекция – это всегда отбор, т.е. снижение разнообразия уже по определению и специализация генома для нужных условий, поэтому и разнообразие сорта почти всегда будет ниже природных популяций.

Выводы в разделах учебного пособия являются *экспериментальными фактами*. На их основе выстроена программа селекции и в ней нашли воплощение новые парадигмы лесоведения и лесной селекции. Они появились после интеграции новых знаний из таксации (типы и модели роста древостоев), знаний из экологии и генетики сосны и ели (правые и левые формы) и после изучения роста около 2 тыс. потомств сосны и ели. Это вскрыло ряд тенденций в эволюции хвойных в зависимости от факторов, которые регулирует человек. Их эволюция происходит под влиянием человека, но ее механизмы обусловлены законами, которые человек менять не может. Однако если человек

игнорирует эти законы, то результаты его воздействия на леса, например, интенсивными рубками ухода, отбором плюсовых деревьев и их размножением, перемещением семян и т.д. скорее всего и в лучшем случае будут просто нейтральными, а могут быть и отрицательными. Некоторые положения новой парадигмы очень просты. Они были известны, но из-за простоты отодвинуты на второй план. Для повторного доказательства их значимости потребовалась очень большая доказательная база, о которой студентам надо знать; в целом же и селекция, и лесоводство, как «дети нужды», имеют практическую направленность и должны содержать ясные рекомендации к действию.

По закону Е.Л. Маслакова размеры дерева уже в 8–10 лет детерминируют его развитие на многие годы вперед. Но для совокупностей деревьев (потомств) доказана возможность оценить успешность их развития еще раньше – *по началу траектории их роста*. Для происхождений это возраст 4–5 лет, а для семей 6–8 лет. Поэтому уже в школе можно отобрать 50–60% лучших потомств и высадить в тест-культуры только их, что сильно сокращает объем работ.

Изучение наследуемости роста показало, что для получения ее достоверной и несмещенной оценки нужны потомства от *нескольких сотен* деревьев. При этом обязательно наличие контрольных деревьев. Далее принимается решение о методах селекции – «плюсовой», индивидуальной или селекции популяций. Для этих, давно известных методов, совершенно новым будет поиск популяций-аналогов с параметрами, близкими к плантационному выращиванию дочерних культур. В качестве исходного материала возможны самые разные ценопопуляции, включая архивы клонов и постоянные семенные участки. Выращенные от популяций-аналогов дочерние тест-культуры ели в Пермском крае оказались в 21 год продуктивнее контроля на 9–10%. Результаты такого поиска аналогов сразу готовы для инноваций – семена просто заготавливают в лучших по потомству популяциях и создают ими лесные культуры.

Второй этап работ – индивидуальный отбор – более длителен, но и здесь есть прорывные технологии. При испытаниях потомства есть возможность не ждать оценок до 25–30 лет, а давать их *по началу траектории их роста* в 4–5, а далее в 6–8 лет. И здесь обязателен отбор на общую комбинационную способность по данным о потомстве от 3 урожаев, с отбором в каждом 50–60% лучших семей, и отбором в итоге через 10–12 лет до 70 материнских деревьев-кандидатов в сорт. Здесь возможна в полной мере коррелятивная селекция, с повышением встречаемости лучших семей в 1.4–2.0 раза. Ее можно увеличить

еще в 3–4 раза при использовании химических маркеров, опознающих быстрорастущие семьи с вероятностью до 83%.

В целом перспективы лесной селекции обнадеживают, и в возрасте 20 лет высота дочерних культур может быть увеличена на 20%, в том числе генетическое улучшение составит около 14%.

При обучении студентов возможен выбор вопросов в качестве «главных», однако заметим, что успеху селекции способствует учет всех факторов. Поэтому все вопросы важны. После обучения методам анализа, которое трудно представить без активного сотрудничества с преподавателем, освоению материала помогает самостоятельная подготовка с рефератами по отдельным разделам и выступление с устными докладами.

При этом следует понимать, что приводимые в этом пособии экспериментальные данные (таблицы, диаграммы, рисунки, поля корреляций) служат лишь примерами того, как «делать селекцию». Их следует запоминать с формированием *образов и картин явлений* в целом, не вдаваясь в детали, т.е. разного рода отдельные превышения, доли лучших семей и т.д. Но! Важно проговаривать вслух или про себя, причем несколько раз, вытекающие из этих картин и образов выводы, осваивая термины селекции с тем, чтобы убеждать других и применять новые знания на практике.

#### *Контрольные вопросы:*

1. Уроки истории лесной селекции в России. Плюсовая селекция, ее ошибки. Почему не определяли наследуемость роста и не использовали более дешевую селекцию популяций.

2. Какие надежды возлагались ранее на испытания длительностью до ½ возраста рубки и как повлияли на их методику законы развития насаждений Е.Л. Маслакова, Г.С. Разина и модели выращивания культур с разной начальной густотой.

3. Новая парадигма лесной селекции. На основе каких исследований (5 направлений) и их синтеза она была предложена. Привести ряд ключевых положений старой и новой парадигмы и указать отличия.

4. Программа селекции для лесосеменного района. Основные пункты и ее главные отличия от прежних общих программ (систем и методик) селекции для сосны обыкновенной и ели финской.

5. Проект лесная селекция в ряду других проектов. Лесной кодекс и Государственная инвентаризация лесов (ГИЛ), конвенция ООН об изменении климата и Киотский протокол к ней 2009 г., расчеты поглощения углерода лесами и статистические ошибки при этих расчетах. Зеленая экономика.

6. Современные идеологемы в селекции хвойных, верификация идей практикой, Идея увеличения биоразнообразия на ЛСП и была ли проверка этой идеи выращиванием семян. Что такое экспериментальный факт.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Авров Ф.Д. Генетическая устойчивость лесов // Лесное х-во, 2001. №3. С. 46-47.
- Айвазян С.А., Мхитарян В.С. Прикладная статистика и основы эконометрии. М.: «ЮНИТИ», 1998. – 124 с.
- Багинский В.Ф. Ход роста древостоев и его отражение в таблицах и математических моделях// Лесное хозяйство, 2011, № 2. С. 40-42.
- Бамбе В.Т., Роне В.М. Рост потомства семенных плантаций сосны обыкновенной в Латвийской ССР// Разработка основ систем селекции древесных пород. Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. Том 1. С. 60-64.
- Бессчетнова Н.Н. Селекционно-генетические аспекты формирования, совершенствования и использования генофонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Автореф. дис. ... д. с. х. н. 06.03.01. Лесные культуры, селекция, семеноводство. Нижний Новгород, 2016. – 42 с.
- Битков Л.М. Хронобиологическая концепция лесоводственных мероприятий в сложных ельниках на юго-западе района хвойно-широколиственных (смешанных) лесов европейской части Российской Федерации: Дис... д-ра. с.-х. наук. Брянск, 2009. 304 с.
- Большакова Н. В. Влияние густоты и размещения посадочных мест на рост ели при выращивании культур по интенсивным технологиям. Автореф. дис. ... к. с.-х. наук. С-Пб., 2007. 24 с.
- Бондаренко А.С., Жигунов А.В. Оптимизация численности растений в опытах по испытанию семенного потомства плюсовых деревьев ели европейской//Лесоведение. 2016. №3. С. 187-194.
- Брынцев В.А. Морфогенез сосны кедровой сибирской в условиях интродукции. Дис. ... д.с.х.н. Специальность 06.03.01. М.: МГУЛ, 2002. – 225 с.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26, вып. 3. С. 109-134.
- Варгас де Бедемар А.Ф. Опытные таблицы запаса и прироста нормальных насаждений// Лесной журнал за 1846, 1848, 1850 гг.
- Вересин М.М. Лесное семеноводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1963.-158 с.
- Верхунов П.М., Черных В.Л. Таксация леса. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – 395 с.
- Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной – основа генетико-селекционного улучшения вида // Генетико-селекционные основы улучшения лесов. Воронеж: НИИЛГиС, 1999. – С. 6-21.
- Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России. Дисс. ... докт. биол. Наук. Киров, 2004. - 371 с.
- Видякин А.И. Эффективность плюсовой селекции древесных растений // Хвойные бореальной зоны, 2010, № 1-2. С. 18-24.
- Волович П.И. Возрастная изменчивость и оценка роста ели инорайонного происхождения//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докл. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 2. С. 63-64.
- Воробьев В.Н. Селекционная оценка сеянцев сосны кедровой сибирской в условиях интродукции (на примере Вологодской области). Дис. ...к.с.х.н. Специальность 06.03.01. г. Вологда: Вологда-Молочное, 2016. – 20 с.
- Габрилавичюс Р.Б. Особенности роста потомства ели обыкновенной различных популяций//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докл. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 2. С. 48-49.
- Гиргидов Д.Я. Семеноводство сосны на селекционной основе. М.: Лесн. пром-ть, 1976.– 64с.



Гиряев Д.М. Создание постоянной лесосеменной базы на селекционной основе в РСФСР//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докл. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 1. С. 7-8.

Голиков А.М. Отчет по селекционной оценке объектов ЕГСК в Псковской области по Госконтракту МГ-06-06/55к. Великий Новгород: Центр защиты леса Новгородской области, 2006. – 68 с.

Голиков А. М. Эколого–диссимметричный и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 2011. №5. С.46–51.

Голиков А.М. Эколого-диссимметрический подход в генетике и селекции видов хвойных. LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014.–162 с.

Голиков А.М., Бурый Н.Л. Влияние густоты посадки на рост и конкурентные отношения энантиоморф сосны и ели в 28–летних плантационных культурах // Рациональное природопользование и перспектива устойчивого развития лесного сектора: Тез. докл. конф., Великий Новгород: НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2008. С. 78–81.

Голиков А. М., А.В. Жигунов. Использование эколого–диссимметрического подхода в селекционной практике генетического улучшения хвойных лесов: Методические рекомендации. СПб: СПбНИИЛХ. 2012. – 62 с.

Голиков А.М., Rogozin M.B. Рост и конкурентные свойства энантиоморф ели европейской в 28-летних культурах // Вестник Пермского ун-та. 2013. №1. С. 4–13.

Горлов А. А., Горлова Н. А., Горлов А. И. Новое в методике определения генетических корреляций // Молодой ученый. 2014. №7. С. 201–203

Давидов М.В. К вопросу об установлении типов роста древостоев в природе// Лесной журнал. 1977. № 6. С.11–16.

Демиденко В.П., Тараканов В.В. Сравнительная оценка интенсивности роста 20-летних потомств плюсовых деревьев сосны в Новосибирской области //Лесное хоз-во, 2008. № 5. С. 36–37.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки исследований). М.: Агропромиздат. 1985. – 351с.

Ефимов В.М., Тараканов В.В., Роговцев Р.В. Применение методов многомерной статистики для ранней диагностики лучших по росту популяций сосны в географических культурах/Хвойные бореальной зоны, XXVII, № 1 – 2. 2010. С. 58–62.

Драгавцев В.А. Как помочь накормить человечество// Биосфера. 2013. Т. 5. №3. С. 279–290.

Ефимов Е.П., Данусявичус Ю.А., Долголиков В.И. Опыт создания лесосеменных плантаций в СССР//Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. М.: ЦНИИЛГиС, 1989. С. 85–92.

Ефимов В.М., Тараканов В.В., Роговцев Р.В. Применение методов многомерной статистики для ранней диагностики лучших по росту популяций сосны в географических культурах/Хвойные бореальной зоны. XXVII. № 1–2. 2010. С. 58–62.

Ефимов Ю.П. Проблемы повышения эффективности лесосеменных плантаций // Генетика и селекция в лесоводстве. Воронеж: ЦНИИЛГиС. М., 1991. С. 198–213.

Ефимов Ю.П. Семенные плантации в лесной селекции и семеноводстве. Автореф. дис. ...доктора с.-х. наук. Йошкар-Ола. 1997. – 45 с.

Завалишин Н.Н. Оценка влияния смещения Солнца от центра инерции на температуру тропосферы//Оптика атмосферы и океана. 2009. №1. С. 31–33.

Завалишин Н.Н. Модель зависимости температуры приземной атмосферы от альбедо Земли и тепловой инерции гидросферы//Оптика атмосферы и океана. 2010. №6. С. 480–484.

Загреев В.В. Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М.: Лесная пром-сть, 1978. – 240 с.

Ирошников А.И. Развитие селекции лесных древесных пород в СССР// Достижения лесной науки за 50 лет. Красноярск, 1976. С. 232–256.

- Ирошников А.И. Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. М.: ВНИИЛМ, 2004. – 182 с.
- Исаков Ю.Н. Изменчивость деревьев сосны обыкновенной на ПЛСУ по выходу семян при свободном опылении//Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Ч.1.: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. науч.- техн. совещ. 1-5 сентября 1980, г. Ленинград. М., 1980. С. 119–121.
- Исаков Ю.Н. Эколого-генетическая изменчивость и селекция сосны обыкновенной: Автореф. ... д-ра биол. наук. С-Пб. 1999. – 36 с.
- Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862-1962 годы. М.: Минсельхоз СССР. Изд-во Академии им. К.А.Тимирязева, 1964. – 562 с.
- Ковалевич А.И. Стратегия развития селекционного семеноводства лесных древесных пород в Беларуси // Проблемы лесоведения и лесоводства: Сб.науч.тр./ИЛ НАН Беларуси.Гомель, 1997. Вып. 45. С. 107–112.
- Ковалевский А.Л. Биогеохимия растений. Новосибирск: Наука, 1991. –268 с.
- Коновалов Н.А., Пугач Е.А. Основы лесной селекции и сортового семеноводства. Изд. 2-е, перераб. М.: Лесн. пром-сть, 1978. – 176с.
- Коренев И.А. Продуктивность ели в связи с морфологической изменчивостью вида в подзоне южной тайги. Дисс. .... к.с.х. н., Кострома, 2008. – 125 с.
- Корецкий Г.С. Оценка наследственных признаков плюсовых деревьев по генеративному потомству в испытательных культурах//Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тезисы докл. Всесоюзного научно-технич. совещания (22–23 сентября 1988 г.). М., 1988. С.28–29.
- Котов М.М. Организация лесосеменной базы. М.: Лесная пром-сть, 1982. – 136 с.
- Котов М.М., Котова Л.И., Лебедева Э.П., Шведов Е.И., Вяткин А.М. Типы деревьев сосны по росту в высоту и их значение // Лесной журнал. 1977. № 6. С. 23–27
- Крутовский К.В. Геномные и эпигеномные механизмы адаптации лесных древесных видов//Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 4-го междунар. совещания 24-29 авг. 2015 г. Барнаул: Ин-т леса СО РАН, 2015. С. 93–94.
- Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. Отбор перспективных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в Красноярском Приангарье//Хвойные бореальной зоны. 2010. № 1–2. С. 115–117.
- Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск:Наука,1977.–160 с.
- Кузьмичев В.В. Закономерности динамики древостоев. Новосибирск: Наука, 2013.– 208 с.
- Кун Т. Структура научных революций. М.: АСТ, 2009. – 320 с.
- Куншуаков В.Х. Перегруппировка деревьев по высоте в сосновых молодняках// Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. Алма-Ата, 1983, № 10. С 28-32.
- Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1975. – 202 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1973. – 352с.
- Лебков В. Ф. Метод составления таблиц хода роста и определения оптимальной густоты насаждений//Лесное хозяйство, 1965. № 2. С. 19–23.
- Лесной план Пермского края на 2008-2017 годы. МПР Пермского края, Пермь. 2008. – 432 с.
- Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 368с.
- Линдквист Б. Лесная генетика в шведской лесоводственной практике. Перевод с нем. Т.П. Некрасовой. Новосибирск, 1958. – 23 с.
- Любавская А.Я. Лесная селекция и генетика: Учебник для вузов. -М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 228с.
- Малеев К.И. Возможность определения происхождения плодоносящих культур ели // Лесная геоботаника и биология древесных растений: Сб. научн. трудов. Брянский технологический институт. Брянск, 1987. С. 55–57.

Мамаев С.А. Исследование внутривидовой изменчивости древесных растений как теоретическая основа лесной селекции// Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-та, 1969. С. 19—23.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений на Урале (на примере сем. Pinaciae). М.: Наука, 1972. – 284 с.

Марченко И.С., Марченко С.И. Нетрадиционное лесоводство: Авторский курс / Ред. Е.С. Мурахтанов. Брянск: БГИТА, 1998. – 419 с. <http://biopolemar.narod.ru/netradi.htm>

Маслаков Е.Л. Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-сть, 1984. – 168 с.

Мерзленко М.Д., Бабич Н.А. Теория и практика искусственного лесовосстановления: учебное пособие. Архангельск, 2011. – 239 с.

Моисеев Б.Н. Рецензия на статью Д.Г. Замолотчикова, В.И. Грабовского и Г.Н. Краева «Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия»// Лесохозяйственная информация. 2012. № 1. С. 46-49

Моисеев Б.Н., Филипчук А.Н. Проблема репрезентативности стратифицированной выборки на примере отчета по ГИЛ Калужской обл. // Лесохозяйственная информация. 2014. № 4. С. 34–39.

Молотков П.И., Патлай И.Н. Стратегия селекции и семеноводства сосны обыкновенной // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. (Доп. вып.). М., 1990. С. 9–16.

Нагимов З.Я. Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев: Дис.... д-ра с.-х. наук. Екатеринбург: УГЛА, 2000. – 409 с.

Наквасина Е.Н. Географическая изменчивость как основа семеноводства сосны обыкновенной на Европейском Севере России. Дисс... д.с.-х. наук. Архангельск, 1999. 488 с.

Наставление по лесосеменному делу. М., 1980. – 108с.

Наставление по лесосеменному делу в Российской Федерации//Федеральная служба лесного хозяйства России / Приказ №338 от 23.12.93. М. 1994. – 168 с.

Некрасова Т.П. Реферат ко второму изданию книги Б. Линдквиста «Лесная генетика в Шведской лесоводственной практике» (1954). Новосибирск: Правление научно-техн. общества лесной промышленности, 1958. – 23 с.

Некрасова Т.П. Влияние температуры на формирование пыльцы хвойных древесных пород//Лесоведение.1976. № 6. С. 37– 43.

Некрасова Т.П. Возможности использования популяционного отбора // Разработка основ систем селекции древесных пород.Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. С. 19– 21.

Некрасова Т.П. Методические рекомендации по массовому доопылению сосны на семенных участках и плантациях. Новосибирск. 1984. – 11 с.

Ненюхин В.Н. Селекционное семеноводство лесообразующих пород//Обзорн. инф. М.: ЦБНТИ Гослесхоз СССР, 1983. – 43с.

Нестеркин С.Н. Опыт создания и проектирования лесосеменной базы. М.: ЦБНТИлесхоз, 1986. Вып. 3. – 47с.

Николаева М.А., Жигунов А.В., Голиков А.М. 36-летний опыт изучения географических культур сосны обыкновенной в Псковской области // Лесной журнал. 2016. №5. С. 22–33.

Новосельцева А.И. Вопросы методики и организации лесной селекции и семеноводства в зависимости от экономических и биологических предпосылок // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига. 1974. С. 275-277.

Одум Ю. Экология. В 2-х т. М.: Мир, 1986. Т.1. – 328 с. Т.2 – 376 с.

Орлов М.М. Таблица хода роста нормальных насаждений//Лесн. журнал. 1897. № 3.

Основные положения методики закладки испытательных культур плюсовых деревьев основных лесообразующих пород//Гос. комитет СССР по лесн. хоз-ву/ЦНИИЛГиС: Воронеж, 1982. – 19 с.

Основные положения организации и развития лесного хозяйства в Пермской области / Поволжское лесостроительное предприятие. Пермь: Пермская экспедиция, 1977.– 524 с.

- Основные положения по лесному семеноводству в СССР. М.: Гослесх СССР, 1976. – 33 с.
- Основные положения по лесному семеноводству в Российской Федерации. М.: ВНИИЦлесресурс, 1994. – 24 с.
- ОСТ 56-35-78. Участки лесные семенные постоянные сосны обыкновенной, ели обыкновенной, дуба черешчатого и лиственницы. М.: Гослесхоз СССР, 1978. – 9 с.
- ОСТ 56-35-96. Участки лесные семенные постоянные основных лесообразующих пород. М.: ВНИИЦлесресурс, 1996. – 15 с.
- ОСТ-56-74-84. Плантации лесосеменные сосны, ели, лиственницы и дуба.. - М.: Гослесхоз СССР, 1984. – 18 с.
- ОСТ-56-74-96. Плантации лесосеменные основных лесообразующих пород. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1996. – 25 с.
- Патлай И.Н. Географические культуры и их исследование на Украине//Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Ч.1.: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. науч.- техн. совещ. 1-5 сентября 1980, г. Ленинград. М., 1980. С. 256-261.
- Петров С.А., Ковалев П.В., Калуцкий К.К., Буторина А. К. Программы генетико-селекционного улучшения лесов в зарубежном лесоводстве: Обзорная информация. М.:ЦБНТИлесхоз, 1981.- 36с.
- Пирагс Д.М., Бауманис И.И. Лесосеменные плантации второго порядка в Латвии//Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве:Тезисы докл. Всесоюзного научно-технич. совещания (22-23 сентября 1988 г.). М., 1988. С.138-139.
- Плантационное лесоводство /под ред. И.В. Шутова. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2007. – 366 с.
- Плохинский Н.А. Биометрия. Изд. 2-е. Учебн. пособие для студентов биол. спец. ун-тов. М.: Изд. МГУ, 1970. – 367с.
- Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР/Госком. СССР по лесн. х-ву. -М,1982.-23с.
- Положение о государственном испытании и охране сортов лесных пород в Российской Федерации//Федеральная служба лесн. хоз-ва России.-М.,1994.- 7с.
- Петров С.А. Принципы генетической оценки плюсовых деревьев // Лесное хоз-во.1978.- №1.-С. 73-78.
- Петров С.А., Ковалев П.В., Калуцкий К.К., Буторина А.К. Программы генетико-селекционного улучшения лесов в зарубежном лесоводстве: Обзорная информация. М.: ЦБНТИлесхоз, 1981.-36с.
- Пирс С. Полевые опыты с плодовыми деревьями. М.: Колос, 1969. - 224 с.
- Поджарова З.С. Селекционное значение экологической изменчивости сосны обыкновенной в Белоруссии //Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докладов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 1. С. 164-166.
- Поджарова З.С., Василевская Л.С, Швец В.Ф. Создание постоянной лесосеменной базы в Белорусской ССР// Разработка основ систем селекции древесных пород.Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. С.105-108.
- Политов Д.В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии. Автореф. дисс. ...д. б. н. 2007.- 47 с.
- Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР / Госкомитет СССР по лесн. х-ву. М., 1982.-23с.
- Попов В.Я. К сравнительной оценке роста потомства плюсовых деревьев и популяций ели//Всесоюзное совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докладов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. Том 1. С.94-96.
- Попов П.П. Внутривидовая изменчивость ели в связи с ее селекцией, семеноводством и выращиванием // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. ВНИИ лесоводства и механизации. М., 1984. Деп. в ЦБНТИлесхоз 28.09.84, № 330-лх84. С. 3–113.

- Попов П.П. Ель европейская и ель сибирская. Новосибирск: Наука, 2005. – 230 с.
- Правдин Л.Ф. Генетика и селекция в лесоводстве//Лесн. х-во, 1967. № 11. С. 14–18.
- Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. – 199с.
- Приказ Гослесхоза № 29 от 06.02. 1973 г. "О создании сети географических культур основных лесобразующих пород". М.: Гослесхоз, 1973.
- Проказин Е.П. Отбор плюсовых деревьев и создание семенных плантаций сосны. М.: Сельхозиздат, 1962. – 44 с.
- Проказин А.Е. ЕГСК в начале пути//Лесная Россия. 2008. №1. С. 8–10.
- Прокопьев М.Н. Лесные культуры Теплоуховых в Прикамье. Пермский ун-т, Пермь, 1978 – 160 с. Рукопись депонирована в ВИНТИ. № 231. 1978.
- Прокопьев М.Н. Культуры сосны в таежной зоне. М.: Лесн. пром-сть. 1981. – 190 с.
- Прохорова Е.В. Изменчивость роста полусибов сосны обыкновенной в связи с лесорастительными условиями// Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов/Материалы республиканской научно-практ. конф. Йошкар-Ола: Марийское книжное издательство, 1989. С.122–123.
- Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных на Урале. Автореф. дисс. докт. биол. наук. Красноярск, 2000. 54 с
- Разин Г.С. Об изменчивости класса бонитета и полноты насаждений с возрастом // Лесной журнал. 1965. №5. С.37-39.
- Разин Г.С. Динамика сомкнутости одноярусных древостоев // Лесоведение. 1979. № 1. С. 23-25.
- Разин Г.С. Способ формирования одноярусных древостоев. А.с. SU 1464970 A1.15.03.1989. Бюлл. Госкомизобретений СССР. 1989. № 10.
- Райт Д.В. Введение в лесную генетику. Пер. с англ. М.: Лесн. пром-сть, 1978. – 470 с.
- Раманаускас В.И., Андриушкявичене И.С. Селекция сосны на основе популяционной изменчивости и адаптивной способности// Разработка основ систем селекции древесных пород. Тезисы докладов совещания (Рига, 22-25 сентября 1981 г.). Ч. 1. Рига, 1981. С.42–44.
- Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журнал «Россия молодая», 1994. – 367 с.
- Рогозин М.В. К вопросу об отборе урожайных деревьев сосны обыкновенной // Лесной журнал, 1978. № 6. С. 72–74.
- Рогозин М.В. Защита всходов сосны от полегания при испытании потомства деревьев // Лесной журнал. 1988. № 4. С. 112–113.
- Рогозин М.В. Селекция сосны обыкновенной на постоянных лесосеменных участках. Автореф. дисс. ... к. с. х. наук. Свердловск, УЛТИ. 1986. – 20 с.
- Рогозин М.В. Лесоведение [Электронный ресурс]: методические указания к лабораторным работам / Пермь: ПГНИУ, 2012. Электрон. текстовые дан. (884 Кб). <http://k.psu.ru/library/node/170284>
- Рогозин М. В. Изменение параметров ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. и *Picea fennica* (Regel) Kom. в онтогенезе при искусственном и естественном отборе: Автореф. дис..... докт. биол. наук. Пермь: ПГНИУ, 2013-а. – 47 с.
- Рогозин М. В. Селекция сосны обыкновенной для плантационного выращивания [Электронный ресурс]: монография. Пермь: ПГНИУ, 2013-б. – 200 с. (2,02 Мб). URL: <http://elibrary.ru>.
- Рогозин М.В. Влияние улучшения условий формирования семян сосны обыкновенной на рост потомства // Лесн. хоз-во. 2014. №5. С. 25-26.
- Рогозин М.В. Старая и новая парадигмы в лесоводстве и лесной селекции // Успехи современного естествознания. 2016-а. № 4. С. 94–98.
- Рогозин М.В. Программа селекции хвойных в лесосеменном районе// Сибирский лесной журнал. 2016-б. № 5. С. 99–106.

Рогозин М. В., Голиков А. М., Разин Г. С. О выращивании леса на сухих почвах: теоретические подходы // Вестник Поволжского гос. технолог. ун-та. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 3 (23). С. 5-17.

Рогозин М.В., Жекина Н.В. Выведение промышленного сорта ели финской с использованием химических маркеров // Вестник Перм. ун-та. Серия Биология. 2016. №3. С. 210–221.

Рогозин М. В., Жекина Н. В., Комаров С. С., Кувшинская Л.В. Химические элементы хвои в потомстве культур и естественных популяций ели финской // Вестник Пермского университета. Серия «Биология». 2014. №3. С. 44-50.

Рогозин М.В., Голиков А.М., Жекин А.В., Комаров С.С., Жекина Н.В. Селекция ели финской (*Picea × fennica* (Regel) Kom.): диссимметрия и хемомаркеры [Электронный ресурс]: монография; под общ. ред. М. В. Рогозина. Перм. гос. нац. исслед. ун-т. Пермь, 2017. – 120 с. (38 Мб). <https://elis.psu.ru/node/440267> (дата обращения 27.06.2017) Монография зарегистрирована как сетевое электронное издание. Регистр. номер: 0521700080.

Рогозин М.В., Исаков Ю.Н. Оценка и отбор деревьев сосны по семенной продуктивности. Пермь: Перм. ун-т, 1987. 12 с. – Рукопись деп. в ЦБНИТИлесхоз 05.06.87 № 600-лх87.

Рогозин М.В., Разин Г.С. Лесные культуры Теплоуховых в имении Строгановых на Урале: история, законы развития, селекция ели. [Электронный ресурс]: Издание второе. Пермь: ПГНИУ, 2012 – 210 с. (6.75 Мб). URL: [http:// elibrary.ru](http://elibrary.ru).

Рогозин М. В., Разин Г. С. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы [Электронный ресурс]: монография / под ред. М.В. Рогозина. Пермь: ПГНИУ, 2015. – 277 с. (11 Мб). URL: <http://k.psu.ru/library/node/299086>; <http://elibrary.ru/item.asp?id=24420793>

Родин А.Р. Лесные культуры М.: МГУЛ. 2005. – 160 с.

Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Выш. школа, 1978. – 448 с.

Романов Е.М., Мухортов Д.И. Нуреева Т.В., Еремин Н.В. Лесные культуры. Ускоренное лесовыращивание / учебное пособие для студентов по специальности 260400 «Лесное и лесопарковое хозяйство». Йошкар-Ола.: МарГТУ, 2007. – 287 с.

Романов Е.М., Нуреева Т.В., Еремин Н.В. Искусственное лесовосстановление в Среднем Поволжье: состояние и задачи по совершенствованию // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2013. № 3. С.5-14.

Романовский М.Г. Полиморфизм древесных растений по количественным признакам. М.: Наука, 1994. – 96 с.

Романовский М.Г., Щекалев Р.В. Система вида у древесных растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 212 с.

Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород: Пер. с нем.-М., 1962. –268 с.

Роне В.М., Бауманис И.И., Бамбе В.Т., Лаура М.П. Отбор сосны на общую комбинационную способность для создания семенных плантаций второго порядка // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Ч.1.: Тез. докл. и сообщ. Всесоюз. науч.- техн. совещ. 1-5 сентября 1980, Л.-М., 1980. С. 182-185.

Родионова И.А., Липина С.А. Зеленая экономика в России: модель и прогнозы развития // Фундаментальные исследования. 2015. № 2-24. С. 5462-5466.

Рябоконе А. П. Динамика сортиментной структуры сосновой древесины при различных режимах выращивания // Лесное хоз-во. 1990. №2. С. 48-50.

Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. - 248 с.

Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н.С., Афонин А. Н., Чернодубов А. И., Егоров Е. В. Генетико-климатолого-географические принципы семенного районирования сосновых лесов России // Сибирский лесной журнал. 2017. №2. С. 98–106.

Свалов Н.Н. Прогнозирование роста древостоев // Лесоведение и лесоводство. Т. 2. Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1978. С. 110-197.

- Свалов Н.Н. Моделирование производительности древостоев и теория лесопользования. М.: Лесн. пром-сть, 1979. - 236 с.
- Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. - 224 с.
- Сеннов С.Н. Уход за лесом: экологические основы. М.: Лесная пром-ть, 1984. - 127 с.
- Сеннов С.Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса// С-Пб.: СПбНИИЛХ, 1999. - 98 с.
- Сеннов С.Н. Лесоведение и лесоводство: Учебник для студ. вузов. М.: Академия, 2005. - 256 с.
- Смирнов Д.И. Опыт лесного семеноводства и селекции//Лесохоз. информ.М.: ЦБНТИлесхоз, 1974. - 23с.
- Способ повышения встречаемости быстрорастущих семей ели финской *Picea fennica* (Regel) Kom.: пат. 2597201 Рос. Федерация: МПК А01G23/00 А01Н1/04 /М.В.Рогозин, А.В.Жекин, С.С.Комаров, Н.В.Жекина; заявитель и патантообладатель ФГБОУВО Пермский гос. нац. исслед. ун-т. № 2015105649; заявл. 18.02.2015; опубл. 27.08.2016. Бюл. 24..
- Тараканов В.В., Демиденко В.П., Ишутин Я.Н., Бушков Н.Т. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. - Новосибирск: Наука, 2001. - 230 с.
- Тараканов В.В. Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Дисс. ... д.с./х. наук. Новосибирск: Ин-т леса СО РАН. 2003. - 454 с.
- Тараканов В.В., Милютин Л.И., Куценогий К.П., Ковальская Г.А., Игнатъев Л.А., Самсонова А.Е.. Элементный состав хвои в разных клонах сосны обыкновенной//Лесоведение. 2007. № 1. С. 28-35.
- Теплоухов Ф.А. Известия о деятельности лесного общества (сообщение о коллекции еловых шишек) //Лесной журнал, 1876. Вып. 1. - С. 86-91.
- Титов Е.В. Селекция сосны кедровой сибирской на семенную продуктивность: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук.-Брянск, 1995. - 43с.
- Ткаченко А. Н. Спонтанная и индуцированная изменчивость сосны обыкновенной и ели европейской в условиях Верхнеднепровского лесосеменного района и перспективы организации элитного семеноводства: Автореф дис. д-ра с.-х. наук. Брянск, 2000. - 38с.
- Трейфельд Р.Ф. Государственная инвентаризация лесов // Лесная газета. 2015.01.06.2015. <http://www.lesonline.ru/n/47FAF> (дата обращения 20.01.2017)
- Трейфельд Р.Ф. Между лесоустройством и ГИЛ // Лесная газета. 2016.11.07.2016. <http://forstmeisterspb.org/blog16311>(дата обращения 20.01.2017) .
- Третьяков Н.В. Методика составления таблиц и проверка существующих // Сб. трудов ЦНИИЛХ. М.: Гослестехиздат, 1937. С. 4-44.
- Тьюки Дж. Анализ результатов наблюдений. М.: Мир, 1981. - 693 с.
- Туркин А.А. Испытание потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на примере Республики Коми. Дисс. к.с.-х.н., Сыктывкар, 2007. 144 с.
- Уитикер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. - 328 с.
- Указания о порядке отбора и учета лесосеменных объектов в Российской Федерации//Утв. пр. Федор, службы лесн. хоз-ва России от 14.05.95 г.-М., 1995.-32с.
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации: утв. Федер. службой лес. хозяйства России 11.01.2000. - М., 2000. - 197 с.
- Фаликов Л.Д. Модель размещения и сопряженности древесных видов в фиитоценозе дубравы // Биота основных геосистем центральной лесостепи. М.: Изд-во ИГ АН СССР, 1976. С. 109-122.
- Федорков А.Л., Туркин А.А. [Размер полусибсово́й семьи при испытании плюсовых деревьев сосны по потомству](#) // [Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН](#). 2007. № 5 (115). С. 34-35.
- Федорков А.Л., Туркин А.А.. [Размер полусибсово́й семьи при испытании плюсовых деревьев сосны по потомству](#)// [Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН](#). 2007. № 5 (115). С. 34-35.

- Чернов Н.Н. Краткая история лесокультурного дела на Урале: Учебное пособие. Екатеринбург: УГЛТА, 1995. –78 с.
- Чернов Н.Н. Биотектоника – методологическая основа изучения форм в живой природе. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. – 137 с.
- Чернов Н.Н., Соловьев В.М., Нагимов З.Я. Методические основы лесокультурных исследований. Екатеринбург: УГЛУ, 2012. – 421 с.
- Царев А.П. Нужна система лесного сортводства//Лесн. хоз-во.1974.№ 5. С. 31-34.
- Царев А.П. Методика сортоиспытания лесных пород.- Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1977. - 40с.
- Царев А. П. Сортоиспытание лесных пород в СССР и за рубежом / Обзорная информация. М., ЦБНТИлесхоз, 1984. – 58 с.
- Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Генетика лесных древесных растений. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. – 385 с.
- Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Селекция лесных и декоративных древесных растений. Учебник. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2014. – 552 с.
- Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник //Под ред. А.П. Царева. М.: Логос, 2003. 520 с.
- Шеверножук Р.Г. Функциональная диагностика адаптивных свойств древесных растений и перспективы ее использования в лесной селекции // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Брянск. 1997. 35 с.
- Шейкина О.В. Селекционно-генетическая оценка плюсового генофонда сосны обыкновенной Чувашской Республики. Дисс. ... к.с.х.н. Йошкар-Ола. 2004. – 203 с.
- Шутяев А.М. Методика выделения и изучения сортов-популяций древесных видов на экологической основе. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1992. – 19 с.
- Шутяев А.М. Изменчивость хвойных видов в испытательных культурах Центрального Черноземья. М.: ВНИИЛМ, 2007. – 296 с.
- Шутяев А.М. Каким быть лесному семеноводству в XXI веке (книга-обзор). Воронеж: Истоки, 2011. – 248 с.
- Этверк И.Э. Некоторые вопросы селекции ели в Эстонской ССР//Генетика и селекция лесных пород. Каунас, 1972. С. 91-100.
- Яблоков А.С.Лесосеменное хозяйство. М.: Лесн. пром-сть, 1965. -466с.
- Ямалеев О.А., Николаева М.А., Ходачек А.С. 30-летний опыт изучения географической изменчивости ели в Ленинградской области// Труды С-Пб НИИЛХ. Вып. 3(26). С-Пб., 2011. С. 80-96.
- Яркин В.П. Койков И.Г., Родионов А.П. Основные положения генеральной схемы развития лесного семеноводства основных лесообразующих пород в СССР на селекционной основе. М.: Союзгипролесхоз, 1980. - 90 с.
- Яркин В.П. Долгосрочная программа создания постоянной лесосеменной базы на селекционной основе//Лесн. хоз-во.1990. №11. С.34-36.
- Matheson A.C., Spencer D.J., Magnussen D. Optimum age for selection of *Pinus radiata* using basal area under bark for age: Sige correlations // *Silvae Genet.* -1994. V.43. N5/6. P. 352-357.
- Zobel B., Talbert G. Applied Forest Tree Improvnmnt. Printed in the United States of America. Neww York: John Wiley Sons, 1984. - 505 p.
- Gabrilavicius R. Genotypic structure of Scots pine po-pulations // *Biology.*-Vilnius, 1994.-N2.-P.29-30.
- Isakov Yu.N. Breeding methods and preservation of woody plants genetic variabil-ity// Forest sector development problems/ Abstracts of the International conference 18-19.10.1998, Petrozavodsk, 1998. P.12-13.
- Kairiukstis L. The development of Forest Science in Lithuania // *Baltic Forestry.* 1995. Vol.1. N1. P.6-16.
- Rubner K. Zum Baumrassenproblem in Mitteleuropa // *Fors-twesen.* -1956. Bd.107. N4. S. 41-54.
- Steven H.M.,Carlisle A. The native pinewoods of Scotland. Edinburg-London, 1959.-114 p.



## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ



**Рогозин Михаил Владимирович**, родился 22.10.1950 в г. Перми. Окончил лесохозяйственный факультет Уральского лесотехнического ин-та (1973), работал лесничим в Туганском лесхозе Томской обл. С 1976 г. младший, затем старший научный сотрудник, зав. лабораторией «Экологии леса» Естественнонаучного института Пермского гос. нац. исслед. ун-та с 2000 г. и по настоящее время. Доктор биол. наук (2014). Профессор кафедры биогеоценологии и охраны природы, каф. ботаники и генетики растений ПГНИУ, кафедры лесоводства и ландшафтной архитектуры ПГАТУ.

Научные интересы: лесоведение, лесная таксация, лесные культуры и селекция, структура насаждений и геоактивные зоны. Автор 180 публикаций, в т.ч. пяти монографий: Лесные культуры Теплоуховых в имении Строгановых на Урале: история, законы развития, селекция ели. Пермь, 2012. (соавт. Г.С.Разин); Селекция сосны для плантационного выращивания. Пермь, 2013. <http://elibrary.ru>; Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы. Пермь 2015. <http://elibrary.ru/item.asp?id=24420793> (соавт. Г.С.Разин). Лесные экосистемы и геобиологические сети. Пермь: ПГНИУ, 2016. <http://elibrary.ru/item.asp?id=26090628>. Селекция ели финской (*Picea × fennica* (Regel) Kom.): диссимметрия и хемомаркеры. ПГНИУ, 2017.. <https://elis.psu.ru/node/440267> (соавт. Голиков А.М., Жекин А.В., Комаров С.С., Жекина Н.В.).

Наиболее важные статьи: Уроки лесной селекции //Лесн. хоз-во. 2013. № 6; Постоянные величины (константы) в ходе роста древостоев //Лесн. хоз-во. 2013. №1 (соавт. Г.С. Разин); К стратегии селекции хвойных в России // Хвойные бореальной зоны. 2013. №1-2. Общая комбинационная способность *Pinus sylvestris* L. на семенных участках // Сибирск. лесн. журн. 2014. №2; О выращивании леса на сухих почвах: теоретические подходы // Вестн. Поволжск. гос. технол. ун-та. 2014. № 3 (соавт. Г.С. Разин, А.М. Голиков); Выведение промышленного сорта ели финской с использованием химических маркеров // Вестник Перм. ун-та. Серия Биология. 2016. №3 (соавт. Жекина Н.В.). Старая и новая парадигмы в лесоводстве и лесной селекции//Успехи современного естествознания. 2016. № 4; Программа селекции хвойных в лесосеменном районе//Сибирский лесной журнал. 2016. № 5.

По данным на 26.12.2017 г. в <http://elibrary.ru> число публикаций автора в РИНЦ – 89, суммарных цитирований – 348, индекс Хирша – 7. Год первой публикации – 1978.

*За выдающийся вклад в развитие биологической науки решением Президиума Российской Академии Естествознания от 17.07.2017 г. М.В. Рогозин награжден медалью им. Н.И. Вавилова.*

Личная почта [E-mail: rog-mikhail@yandex.ru](mailto:rog-mikhail@yandex.ru)

Учебное издание

Рогозин Михаил Владимирович

## ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Сетевое учебное издание



© Рогозин М. В., 2018

© Пермский государственный  
аграрно-технологический университет, 2018

© ИД «Академия Естествознания»

© АНО «Академия Естествознания»

ISBN 978–5–91327–507–3

