

КОРРЕЛЯТИВНАЯ СЕЛЕКЦИЯ ЕЛИ ФИНСКОЙ ДЛЯ ПЛАНТАЦИОННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ

Рогозин М.В.

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, e-mail: rog-mikhail@yandex.ru

Материалом исследований были итоги испытаний 525 семей ели финской из 12 популяций Пермского края в возрасте потомства от 4 до 23 лет, в тест-культурах на площади 19.3 га с измерением 38 тыс. растений. Сравнивались результаты плюсовой селекции в природных популяциях и в культурах-аналогах плантаций. Оказалось, что совокупное потомство культур имело высоту на 5.1 ± 0.47 % выше контроля, а потомство природных популяций было выше на 2.4 ± 0.35 %, что подтвердило гипотезу о лучшем качестве потомства из культур. Но эффект культур-аналогов был еще и в другом. В их потомстве оказалось в 2.9 раза больше лучших семей (с высотой 115 % от контроля и более). Далее было выяснено, что от культур-аналогов с наименьшей текущей густотой, которые были более всего похожи на плантации, число лучших семей увеличивалось уже в 6 раз, а высота потомства оказалась выше сразу на 9.6 %. Наконец, в этих более редких родительских культурах был задействован уровень микроценоза, с отбором матерей при ослабленной конкуренции со стороны соседей, а также с модальными параметрами сбегства ствола. В результате в их потомстве доля лучших семей возросла еще в 1.5 раза и в целом, при сравнении с природными популяциями, их увеличение достигло 9 раз. Эффект объясняется эпигенетическими причинами и адаптивным соответствием генома родительских культур-аналогов условиям выращивания их потомства в дочерних культурах. Предполагается использование «химического» портрета хвои и нахождение элементов, маркирующих быстрорастущие семьи. Ожидается, что это позволит идентифицировать большую часть быстрорастущих потомств уже в раннем возрасте. Рекомендовано применять ранние (в 4 года) оценки роста, выбирая для посадки в тест-культуры только 60 % лучших популяций и далее (в 8 лет) семей в них. При этом число высаживаемых растений в семье снижают до 50–60 шт. Максимальный эффект такой коррелятивной селекции составит 23 % увеличения средней высоты плантационных культур в возрасте 20 лет.

Ключевые слова: ель финская, плюсовые деревья, условия конкуренции, потомство, эпигенетика, эффекты отбора.

CORRELATION BREEDING FINNISH SPRUCE, FOR PLANTATION CULTIVATION

Rogozin M.V.

Perm State National Research University, Perm, e-mail: rog-mikhail@yandex.ru

The material of the research were test results of 525 families of Finnish spruce at 12 Perm Krai population aged progeny from 4 to 23 years, in the test cultures on the area of 19.3 hectares and measuring 38 thous. plants. We compared the results of positive selection in natural populations with the selection in cultures -analogs of plantations. It turned out that the combined progeny of cultures was height $5.1 \pm 0.47\%$ above controls, whereas natural populations of progeny was higher only in $2.4 \pm 0.35\%$, thus confirming the hypothesis of a better quality of progeny plants. But the effect of cultural-analogues was still in the other. Their progeny appeared to 2.9 times the best families (with a height of 115 % of the control or more). It was further found that the analogs with the lowest density, that were most similar to the plantation, one of the best families has increased by 6 times, and the height of the progeny were higher by 9.6 %. Finally, in these more rare parental cultures of microcensus level was involved, with selection of mothers with weakened competition from neighbors, as well as the modal parameters stem taper. As a result, the proportion of progeny best families increased 1.5 times more in general, when compared with natural populations increase their time reached nine. The effect is explained by epigenetic factors and adaptive matched genome populations peers in terms of daughter growing cultures. It involves the use of "chemical" needles portrait and finding elements, marking fast-growing family. It is expected that this will help to identify the large part of fast-growing progenies at an early age. It is recommended to use early (at age 4) estimates of growth by selecting for planting in the test culture only 60% of the best it, and then (at age 8) families in it. The number of plants in the family is reduced to 50-60 pieces. Correlation breeding was 23 % increase in the average height of the plantations aged 20 years old.

Keywords: Finnish spruce, plus trees, the conditions of competition, progeny, epigenetics, selection effects.

Коррелятивная селекция у лесных пород начала применяться раньше всех остальных систем селекции. Попытки выяснить влияние массы семени, размеров шишек и т.п. предпринимались еще в 19 веке. Далее была задействована идея массового отбора с выделением плюсовых деревьев. С этого и начались активные поиски различных признаков, коррелирующих с ростом деревьев и ростом их потомства. Наш опыт селекции показал, что необходимо задействовать как признаки матери, так и условия среды, в которой формируется материнское дерево, привлекая для этого идею эпигенетики [1, 2]. Чрезвычайно продуктивной в этом плане оказалась идея лесных культур-аналогов в качестве исходного материала в селекции для плантационного выращивания [4, 7, 8].

В лесной селекции отбор так называемых плюсовых деревьев является до сих пор одним из ее начальных этапов. Основная идея «плюсовой» селекции состоит в том, что самые крупные родители *должны производить* более продуктивное потомство. Вторая идея признавала, что *не все* плюс-деревья дают быстрорастущее потомство, так как размеры родителей влияют на его рост довольно слабо. При этом почему-то считалось, что тренд этой связи имеет *линейный характер*. Как нам кажется, именно последнее допущение оказалось роковым для плюсовой селекции. Во-первых, само наличие связи должно быть доказано, т.е. определена ее достоверность. После этого подбирают линию тренда, которая вполне может оказаться параболой, а не прямой. Достоверность наследуемости на уровне 0.30 (корреляция родитель-потомок 0.15) доказывается на выборке из 170 семей, и это трудно выполнимо, и таких опытов в 1970-е годы в России не было. Однако безоглядное «внедрение» плюсовой селекции тогда все-таки началось, и оно не обременялось созданием тест-культур [4]. Конечно, хорошо рассуждать об этом сейчас, когда ошибки известны и часто наследуемость некоторых происхождений, популяций и плюс-деревьев получается близкой к нулю. Однако зададимся вопросом, а не повторяем ли мы ошибки стратегического плана уже сейчас, увлеченные эйфорией ДНК-технологий, где затраты на исследования на порядки выше, а результат не известен?

Целью данной статьи является анализ данных автора по селекции ели финской в Пермском крае с определением вектора ее селекции на основе выяснения признаков и условий развития материнских деревьев, коррелирующих с ростом потомства.

Материал и методы исследования

Пермские леса оказались уникальными в отношении прошлого лесокультурного опыта. Здесь во владениях графов Строгановых в конце XIX – начале XX в. культуры ели финской (*Picea x fennica [Regel] Kom.*) были заложены на площади более 1 тыс. га (культуры Ф.А. Теплоухова). Многие участки сохранились в виде крупных массивов и в 60–80 лет имели запасы 500–620 м³/га. В этих культурах-аналогах плантаций на 5 участках были заготовлены

семена и изучено потомство 152 плюсовых и 72 обычных деревьев. Одновременно изучалось потомство из 7 природных популяций (301 плюс-дерево). В качестве контроля использовали семена 30–50 деревьев из всех 12 ценопопуляций. Всего за 35 лет проведен анализ роста 525 семей в возрасте от 4 до 23 лет в тест-культурах в двух типах условий на площади 19.3 га, с измерениями 38 тыс. растений [3, с. 11]. Представилась возможность сравнить результаты селекции в культурах-аналогах и в природных популяциях. Результаты обобщены в монографиях [4, 7, 8] и статьях [5, 6, 9], где мы проанализировали ход роста деревьев и древостоев, законы их развития, тенденции естественного отбора в потомствах сосны и ели, а также работы других лесоводов. Методом исследования является их логический анализ.

Результаты и их обсуждение

Оценка результатов показала, что плюсовые деревья из культур произвели совокупное потомство с высотой на 5.1 ± 0.47 % выше контроля, а из природных популяций – на 2.4 ± 0.35 % (преимущество культур 2.7 %). Тем самым гипотеза о лучшем качестве потомства плюс-деревьев из культур-аналогов в целом подтвердилась. Заметим, однако, что отбор 10 % лучших семей увеличивал высоту потомства культур уже на 21.1 %, а высота потомства природных популяций возрастала на 19.5 %, т.е. преимущество получалось меньше (1.6 %); если же интенсивность отбора повышали до 5 %, т.е. до максимума, что очень редко применяют в лесной селекции, то преимущество практически исчезало. При этом средняя высота 5 % лучших семей от плюсовых деревьев из природных популяций составила 123.6 %, а из культур 123.1 %. Это и будет максимальным эффектом (23 %) семейного отбора.

Наследуемость высоты в потомстве культур оказалась высокой ($r = 0.186 \pm 0.065$ и $h^2 = 0.37 \pm 0.13$), поэтому мы ожидали такие же высокие показатели роста и в потомстве от самых крупных родителей. С этой целью мы провели специальный отбор 50 плюс-деревьев целевым назначением *для плантационного выращивания*, что увеличило у них превышение по высоте в среднем до 31 % против 22 % у плюс-деревьев комплексного назначения; ожидалось и увеличение высоты их потомства – теоретически, в 1.4 раза. Однако в 8 лет их потомство оказалось, наоборот, ниже контроля на 4.8 %, а в 21 год – выше лишь на 2.5 %.

Для прояснения этого вопроса было исследовано потомство всех 224 деревьев из культур (плюсовых и обычных) с разделением матерей на 4 градации: низкие, средние, высокие и самые высокие. Оказалось, что при отнесении к лучшим семей с высотами от 110 %, у самых высоких матерей, в сравнении с «просто высокими», частота лучших семей в потомстве отличается в итоге мало: 32.2 и 33.7 %. У средних и низких деревьев их частота была меньше, соответственно, 19.2 и 13.6 %, и от низких деревьев потомство оказалась ниже контроля на 5.0 %, и, казалось бы, плюсовая селекция здесь вполне эффективна. Однако практически одинаковое число лучших семей в потомствах высоких и самых высоких

деревьев говорит о действии стабилизирующего отбора. Поэтому стремление к отбору самых крупных и высоких родителей ничем не оправдано – достаточен отбор просто высоких деревьев, отвечающих критериям отбора плюсовых.

После размеров материнских деревьев нас заинтересовало влияние массы семени и размеров шишек, и здесь обнаружилось примечательное явление. Дело в том, что в культурах Ф.А. Теплоухова (4 насаждения) деревья имели более крупные шишки, а также наличие фена гладкой коры. Вероятно, они были созданы из семян, полученных из ценопопуляций с большим проявлением признаков ели европейской. Естественные популяции (7 насаждений) имели достоверно более мелкие шишки, и мы отнесли их к более «сибирской» форме ели финской. Эти отличия изменили тенденции естественного отбора: в культурах в отношении массы семени действовал стабилизирующий отбор, а в природных популяциях проявлял себя слабый движущий отбор в направлении деревьев с мелкими семенами. Это было весьма неожиданно – шесть семей из числа самых высоких были получены там от деревьев с наиболее мелкими семенами [7, с. 161]. Поэтому как-то использовать массу семени в селекции ели финской пока не представляется возможным.

Наиболее же результативным оказался отбор насаждений-аналогов плантационных культур. В начале статьи мы уже отмечали, что совокупное потомство культур имело высоту на 5.1 % выше контроля, а потомство природных популяций было выше только на 2.4 %. Но эффект селекции в культурах-аналогах был еще и в другом. Мы посмотрели качество потомства – по доле в нем лучших (быстрорастущих) семей. Например, если к лучшим относить семьи с высотой 115 % от контроля и выше, то в потомстве природных популяций их оказалось 7.6 %, тогда как в потомстве культур их было 22.4 %, или в 2.9 раза больше.

Далее мы выяснили влияние густоты родительских ценозов на потомство. По данным, полученным для 4.3 тыс. растений 152 семей из пяти популяций культур, от трех популяций с меньшей густотой, которые были более всего похожи на плантации, их потомство оказалось выше в среднем на 11 %, чем от ценопопуляций более густых. По сравнению с контролем, потомства этих менее густых культур оказались выше в среднем сразу на 9.6 %! Естественно, и частота лучших семей у них, равная 46.4 %, оказалось больше в 6 раз, чем в потомстве природных популяций. Вероятно, подобный эффект имел место и в странах Балтии, где плюсовую селекцию проводили уже после отбора популяций по потомству.

И это еще не все эффекты, которые дают насаждения-аналоги плантаций. Если задействовать еще и уровень микроценоза и отбирать плюс-деревья в окружении малого числа соседей (т.е. ослабить конкуренцию еще сильнее), то можно увеличить долю лучших семей еще в 1.9 раза. С этой же целью можно использовать и сбег ствола, который как бы «записывает» историю конкурентных влияний на дерево, но эффект будет меньше. В нашем

случае в 51–87-летних культурах значения сбega у плюс-деревьев колебались от 0.88 до 1.66 см/м, при этом 47 % деревьев имели значения 1.10–1.22 см/м. В этих модальных параметрах сбega как раз и наблюдалось увеличение доли лучших семей в 1.3 раза. В целом от этого приема отбора, с учетом сбega ствола и площади питания дерева, было получено увеличение частоты лучших семей в потомстве в среднем в 1.5 раза [7, с. 145–148].

В итоге от насаждений-аналогов можно получить увеличение высоты потомства в среднем на 9.6 % и частоты лучших семей в потомстве в 9 раз. Получается, что можно просто находить такие насаждения, собирать в них семена и сразу их использовать для создания культур плантационного типа. Конечно, очень важно, чтобы родительские культуры-аналоги были созданы местными семенами из модальных типов леса.

Полученный нами эффект коррелятивной селекции не случаен – он вполне в духе идей эпигенетики [2]. Вполне возможно, что он получается из-за адаптивного соответствия генома популяций-аналогов условиям выращивания их потомства, и причиной этого вполне может быть диссимметрия [1]. Дело в том, что любая популяция у хвойных видов представляет собой систему с внутренней подразделенностью на левые и правые популяции-изомеры. Они имеют генетические отличия и противоположные предпочтения: левые формы предпочитают прямой свет и слабую конкуренцию, а правые – рассеянный и толерантны к ней. Кроме того, левые формы лучше растут в сухих условиях, а правые – во влажных. В оптимальных условиях их рост и частота становятся одинаковыми, но если древостой становится густым, то начинают доминировать правые, а если он более редкий – левые формы. Важно, что они начинают доминировать всегда, когда плотность древостоя соответствует им, причем даже в несвойственных для них условиях. Т.е. в редких культурах во влажных условиях будут расти лучше левые, но не правые формы, однако в густых культурах и в сухих условиях будут доминировать уже правые формы, которые совсем не любят сухости, но хорошо переносят высокую плотность ценоза. Так, А.М. Голиковым в Псковской обл. были исследованы плантационные 28-летние культуры ели и сосны в эдатопе С₂ (ель) и С₃ (сосна), с густотой посадки 1.0 (редкие) и 4.0 тыс. шт./га (густые культуры). В густых посадках правые формы превосходили левые по объему ствола до 33%. В редких посадках, наоборот, левые формы превышали правые на 10–23 % [5]. Таким образом, диссимметрия является механизмом гомеостаза популяции, и конкуренция влияет на этот механизм наиболее радикально [1].

Следует особо отметить, что встречаемость правых и левых форм ни разу не снижается до нуля и находится строго в пределах соотношения 0.38:0.62. Это близко к «золотому сечению», где проявляют себя универсальные законы Вселенной. Обнаружение их в генетической структуре популяций показывает, что соотношение это нужно строго

соблюдать, подбирая частоту форм в соответствии с планируемой густотой культур и сухостью почвы [1, 5].

Рассмотрение вопроса о раннем диагностировании роста среди потомства популяций показало, что популяции-лидеры можно обнаружить с надежностью 70 % уже в 4 года. В это время возможен «мягкий» 60 %-ный отбор и, например, среди 7 лучших популяций в 4 года далее, в 21 год, как раз и обнаруживаются нужные 5 популяций-лидеров, выбранные из первоначальных 12. Такие ранние оценки помогут снизить объемы тест-культур практически вдвое, если их закладку отсрочить на 4–5 лет и провести за это время испытания в школе некоего множества ценопопуляций региона – плюсовых насаждений, объектов ЕГСК и т.д., а далее высаживать в культуры крупномерными саженцами только лучшие семьи, выбранные из популяций-лидеров. Далее испытывают второй и третий урожай только от лучших популяций и лучших по потомству материнских деревьев. Оценку роста семей при этом проводят в 8 лет, также отбирая 60 % лучших. Такова суть ступенчатых испытаний, в которых число семей последовательно сокращают. При этом число высаживаемых растений в семье может быть всего 50–60 шт., с целью измерения далее не менее 20–30 растений от каждого урожая в каждом из испытаний [4, 7, 10].

Все описанное выше можно отнести к так называемой «коррелятивной» селекции, где отбор лучших матерей проводят по признакам, коррелирующим с ростом их потомства, и ее возможности расширяются в самом неожиданном направлении. Так, при изучении химического состава хвои мы выяснили, что у ели финской потомства ее природных популяций, имеющих более мелкие шишки, т.е. потомства более «сибирских» форм, имеют достоверно более высокую концентрацию большинства изученных химических элементов, чем потомства более «европейских» форм с более крупными шишками [6]. Оценка перспективы этих исследований показала, что вполне может быть создан некий «химический портрет» хвои у быстрорастущих семей. Причем он меняется в зависимости от ценотических условий тест-культур (главным образом, густоты). Т.е. опять идет проявление эпигенетических взаимодействий генотипа и среды, которое влияет на физиологию хвои и меняет в ней концентрацию некоторых химических элементов. Их названия патентуются, и пока отметим, что, в противовес всяким ожиданиям, рост семей усиливался *при снижении* их концентраций. Почему это происходит – пока неясно. Мы почему-то привыкли считать, что рост растений (а также и здоровье человека) улучшается при подкормке удобрениями и витаминами, т.е. организмы испытывают некий «голод» по ряду элементов. У деревьев же получается все наоборот – они почему-то растут лучше и при их дефиците!

Все это, так или иначе, может быть объяснено эпигенетикой, т.е. материнским эффектом и взаимодействием генотип-среда, влияющими на экспрессию генов и, таким

образом, на фенотипы потомства. Это было известно генетикам давно, но только в последнее время появились методы, позволяющие изучать их на полногеномном уровне [2].

Попытки создания «химического портрета» хвои у быстрорастущих семей ели финской показали, что по нему можно опознать от 36 до 83 % быстрорастущих семей и использовать некоторые химические элементы как хемомаркеры, которые в перспективе позволят отбирать по ним лучшие семьи еще в школе. Это повысит их частоту в 4–8 раз, т.е. с обычно выделяемых 10 % до 40–80 %. Далее останется только отследить сохранение тренда их роста в последующие 10–20 лет в тест-культурах.

Заметим, что в школе еще до этой операции можно провести «мягкий» отбор популяций-лидеров, о чем мы уже говорили, а затем, уже в возрасте 8 лет, выбрать среди них 60 % лучших семей. Это поможет резко сократить базу для взятия образцов хвои для химического анализа. Этапы такой ранней диагностики мы рассмотрели на примере потомства 12 популяций, а также среди 453 семей от плюс-деревьев [7]. Так, отбор лучших семей с высотой от 115 % оказался возможен, начиная с 8-летнего возраста, при корреляции высот семей в 8 и 21 год по 453 парам данных $r = 0.48$. Отбор сопровождался допускаемой потерей лучших семей в 10 % и происходил по критерию 101 % от высоты контроля.

Подводя итоги, можно констатировать, что удача в селекции у нас была связана с большими объемами задействованных данных и сравнением природных популяций и ценопопуляций культур-аналогов. Безусловно, рассмотренные приемы коррелятивной селекции на других объектах будут иметь другие результаты, но даже при их неполном эффекте можно ожидать увеличения числа лучших семей во много раз; вероятно, в идеале можно получить почти полную идентификацию быстрорастущих потомств.

Заключение

Использование новых подходов в коррелятивной селекции ели финской резко сужает параметры поиска исходного материала и выстраивает новый вектор в ее селекции для плантационного выращивания. В программе выведения промышленного сорта следует использовать насаждения-аналоги плантаций, среди которых выбирают аналоги по густоте и почвенным условиям, затем отбирают плюс-деревья с большей площадью питания и со средним сбегом ствола. Применяют ранние (в 4 года) оценки роста потомства популяций, выбирая для посадки в тест-культуры 60 % лучших из них, далее отслеживают развитие семей из этих популяций до 8 лет и отбирают уже 60 % лучших семей. Затем испытывают второй и третий урожай только от лучших матерей, применяя ступенчатые испытания. При этом выборку сокращают до 50–60 высаживаемых растений в семье. Эти приемы позволят резко сократить объемы тест-культур. Перспективен также поиск «химического» портрета хвои и нахождение элементов, маркирующих быстрорастущие семьи. Ожидается, что эти

методы позволят идентифицировать большую часть быстрорастущих потомств уже в раннем возрасте. В целом программа коррелятивной селекции ели финской в 4 раза сокращает затраты и в 3 раза – время на селекцию промышленных сортов (выделение кандидатов в сорта через 10–12 лет), с эффектом увеличения высоты плантационных культур на 23 %.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке задания 2014/153 государственных работ в сфере научной деятельности в рамках базовой части госзадания Минобрнауки России, проект 144 № ГР 01201461915.

Список литературы

1. Голиков А. М. Эколого-диссимметрический подход в генетике и селекции видов хвойных. – LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. – 162 с.
2. 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.
3. Рогозин М.В. Изменение параметров ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. и *Picea x fennica* (Regel) Kom. в онтогенезе при искусственном и естественном отборе: дис. ... д-ра биол. наук. Специальность 03.02.01 – ботаника; 03.02.08 – экология. – Пермь: ПГНИУ, 2013. – 370 с.
4. Рогозин М.В. Селекция сосны обыкновенной для плантационного выращивания [Электронный ресурс]: монография. – Пермь: ПГНИУ, 2013. – 200 с.
5. 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.
6. Рогозин М.В., Жекина Н.В., Комаров С.С., Кувшинская Л.В. Микроэлементы хвои в потомстве культур и естественных популяций ели финской // Вестник Пермского ун-та. Серия «Биология». – 2014. – № 3. – С. 44-50.
7. Рогозин М.В., Разин Г.С. Лесные культуры Теплоуховых в имении Строгановых на Урале: история, законы развития, селекция ели. [Электронный ресурс]: 2-е изд. – Пермь: ПГНИУ, 2012. – 210 с. (6,75 Мб). URL: [http:// elibrary.ru](http://elibrary.ru) (дата обращения 28.10.2013).
8. 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://elibrary.ru/item.asp?id=24420793> (дата обращения 10.11.2015).
9. Рогозин М.В., Разин Г.С. Модели динамики и моделирование развития древостоев // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 2. – С. 55-70.

10. Туркин А.А. Испытание потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на примере Республики Коми: дис. ... канд. с/х. наук. – Сыктывкар, 2007. – 144 с.