

ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ

УДК 630*165.3

РАЗВИТИЕ ЛЕСНОЙ ГЕНЕТИКИ В РОССИИ

Л. И. Милютин, Е. Н. Муратова, А. Я. Ларионова

*Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28*

E-mail: milyutin@ksc.krasn.ru, elena-muratova@ksc.krasn.ru, alya-larion@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.11.2016 г.

История развития лесной генетики в России изучена слабо, хотя сведения, полученные в этой области, имеют важное значение для исследований как в общей генетике, так и в лесоведении. Данная статья – это первая попытка изложить материалы по этой теме. Представлен обзор публикаций отечественных исследователей в таких разделах лесной генетики, как генетика популяций (анализ изоферментов и ДНК-полиморфизма), кариология и цитогенетика, фенетика, генетика количественных признаков, индуцированный мутагенез, геномика. Проанализированы применяемые методы, обобщены основные результаты исследований, полученные в каждом из этих направлений. Наиболее подробно, с привлечением большого числа литературных источников рассмотрены исследования в области популяционной генетики, кариологии и цитогенетики. Ограниченный объем публикации не позволил отразить исследования в ряде других направлений лесной генетики, например в разработке генетических основ устойчивости лесных древесных растений к патогенам и насекомым-вредителям. Главное внимание уделено работам по генетике лесообразующих видов хвойных, произрастающих в России: сосны обыкновенной, кедра сибирского, видов лиственницы и ели, пихты сибирской и некоторых других. Показано значение проведенных исследований не только для генетического анализа изучаемых видов, но и для выявления других особенностей их биологии. Отмечена выдающаяся роль в развитии отечественной лесной генетики Л. Ф. Правдина и Ю. П. Алтухова. Появление новых направлений в генетике, в частности эпигенетики, ставит перед лесными генетиками сложные, но перспективные задачи.

Ключевые слова: *лесная генетика, развитие, Россия.*

DOI: 10.15372/SJFS20180101

Развитие лесной селекции детально освещено в литературе, тогда как лесной генетике повезло в этом отношении меньше. Даже в новейших, написанных на довольно высоком научном уровне учебниках (Царев и др., 2010) основное внимание уделено достижениям общей генетики и в меньшей степени – генетическим исследованиям древесных растений.

Один из первых исторических обзоров развития отечественной лесной генетики и селекции опубликовал А. И. Ирошников (1967). Его работа заслуживает всяческих похвал, однако с момента ее выхода прошло уже полвека, а ге-

нетика – бурно развивающаяся наука. Наиболее быстро развивающаяся область генетических исследований древесных растений – популяционная генетика. В конце 70-х гг. XX в. в связи с появлением методов биохимической генетики, в частности электрофоретического анализа изоферментов (изозимов), открылись более широкие возможности для изучения генетического разнообразия лесных древесных растений. Изоферменты являются непосредственными продуктами функциональной активности генов и, таким образом, выступают в качестве элементарных биохимических маркеров генов. Имея

материалы о составе изоферментов, можно получить сведения о полиморфизме гена, кодирующего синтез данного фермента. Важным качеством изоферментных локусов является то, что они наследуются кодоминантно. Это позволяет в большинстве случаев легко идентифицировать гомо- и гетерозиготные генотипы. Благодаря уникальной возможности быстрого получения количественной информации о частотах аллелей и генотипов, гетерозиготности отдельных деревьев, степени генетических различий между популяциями и видами изоферментные маркеры (аллозимы) стали активно использоваться в генетических исследованиях лесных древесных растений, в том числе хвойных, вначале зарубежными (Tigerstedt, 1973; Lundkvist, Rudin, 1977; Guries, Ledig, 1978), а затем и отечественными исследователями (Ларионова, 1977; Полозова, 1978; Духарев, 1978, 1979; Ларионова, Милютин, 1981).

В российской лесной генетике появление работ, выполненных методом аллозимного анализа, связано с именами двух выдающихся ученых – Л. Ф. Правдина и Ю. П. Алтухова. Л. Ф. Правдин умел чутко улавливать тенденции развития науки и переносить их на отечественную почву. Так, по его инициативе в нашей стране начаты популяционно-генетические исследования хвойных, в которых в качестве генетических маркеров использовались аллозимы, развернуты работы по кариологии и цитогенетике древесных растений, по изучению интрогрессивной гибридизации и другим направлениям лесной генетики (Правдин, 1983).

Л. И. Милютиным (2011) отмечена основополагающая роль Ю. П. Алтухова в развитии генетики популяций лесных древесных растений. В конце 1970-х – начале 1980-х гг. Ю. П. Алтухов заинтересовался новой группой объектов – хвойными растениями, важной репродуктивной особенностью которых является наличие гаплоидной ткани мегагаметофита в семени, что позволяет вычленять материнский и отцовский вклады в генотипах потомков от свободного опыления. С помощью аллозимного анализа сотрудники Ю. П. Алтухова продемонстрировали, что в пространственно непрерывных на первый взгляд популяциях древесных растений действуют те же механизмы, что и в любых других популяциях животных и растений, т. е. наблюдается баланс изоляции и потока генов (Политов, Салменкова, 2011).

Ю. П. Алтухов не только создал известную школу лесных генетиков-популяционистов в

Институте общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН (К. В. Крутовский, Д. В. Политов, В. Л. Семериков), но и стал организатором и руководителем стажировок специалистов из других научных учреждений (А. Я. Ларионова, А. К. Экарт, А. Н. Кравченко, Н. В. Орешкова, Е. А. Петрова).

Успешное внедрение в лесную генетику метода аллозимного анализа позволило российским исследователям получить качественно новую информацию о генетическом разнообразии лесных древесных растений. К настоящему времени накоплены обширные материалы по генетической структуре, уровням внутри- и межпопуляционной изменчивости, степени генетической дифференциации популяций в пределах ареалов основных лесообразующих видов хвойных нашей страны: сосны обыкновенной (Духарев, 1979; Семериков и др., 1993; Бахтиярова, 1994; Ларионова, 2002; Санников, Петрова, 2003; Ларионова, Экарт, 2010; Экарт и др., 2014; Зацепина, 2014), кедровых сосен (Крутовский и др., 1989, 1990; Potenko, Velikov, 1998; Петрова, 2002; Политов, 2007; Белоконь, 2007), видов лиственницы (Ларионова, 1988; Шигапов и др., 1998; Путенихин и др., 2004; Ларионова и др., 2004; Яхнева, 2004; Oreshkova et al., 2006; Семериков, 2007; Ларионова, Орешкова, 2010), ели (Янбаев и др., 1997; Политов, 2007; Potenko, 2007; Кравченко и др., 2008; Кравченко, 2009; Ветрова и др., 2014) и пихты (Экарт, 2006; Larionova et al., 2007; Семерикова, 2008; Экарт, Ларионова, 2010).

Результаты популяционно-генетических исследований можно продемонстрировать на примере наиболее детально изученных в этом отношении кедровых сосен (Крутовский и др., 1989, 1990; Политов, 2007; Политов и др., 2007; Белоконь, 2007). Получены количественные оценки основных показателей внутри- и межвидовой изменчивости ряда видов кедровых сосен по стандартному набору аллозимных локусов. Показано, что уровень генного разнообразия кедровых сосен уменьшается в ряду от широко распространенных видов к менее распространенным: *Pinus pumila* > *P. koraiensis* > *P. sibirica* > *P. cembra*. Проведена генетическая инвентаризация и исследована география кедра сибирского. Обосновано выделение северных популяций этого вида в особую группу вследствие их сильных отличий (до подвидового уровня) от остальных популяций. Протестированы с помощью аллозимных локусов естественные гибриды кедра сибирского и кедрового стланика.

При изучении методом аллозимного анализа сосны обыкновенной (Экарт и др., 2014; Зацепина, 2014) получены данные, свидетельствующие о том, что степень генетических различий между популяциями, относящимися, согласно Л. Ф. Правдину (1964), к кулундинскому и сибирскому «подвидам» сосны, не достигает уровня, характерного для популяций разных подвидов хвойных. Поэтому возникает сомнение в правомочности выделения кулундинской сосны в качестве подвида сосны обыкновенной. Возможность оценивать по генетическим расстояниям, рассчитанным по частотам аллелей проанализированных аллозимных локусов, степень генетической изоляции популяций и их таксономический ранг показана и в других исследованиях этого вида (Санников, Петрова, 2003; Санников и др., 2012), а также других видов хвойных, в частности рода *Larix* (Семериков, 2007; Ларионова, Орешкова, 2010). Несомненный интерес представляют также результаты исследования аллозимного полиморфизма карликовых деревьев сосны обыкновенной в борах Южной Сибири (Тихонова, Семериков, 2010).

Несмотря на некоторые сложные и не до конца решенные проблемы, связанные с применением аллозимов в качестве генетических маркеров (Алтухов, 2003), они долгое время оставались основным инструментом для изучения генетического разнообразия и структуры популяций лесных древесных растений. Однако в последние два десятилетия в лесной генетике стали шире использоваться методы, основанные на анализе полиморфизма ДНК, выявляемого с помощью различных молекулярных маркеров. Типы разработанных в настоящее время ДНК-маркеров (RFLP, RAPD, AFLP, SSR, ISSR и др.), их достоинства и недостатки, а также возможности применения разных маркеров для решения конкретных задач генетики детально описаны в литературе (Алтухов, Салменкова, 2002; Алтухов, 2003; Омашева и др., 2013).

Наиболее часто в популяционно-генетических исследованиях лесных древесных растений, в частности хвойных, используются маркеры ядерного и цитоплазматических геномов. Разный тип наследования и существенные различия в уровнях изменчивости этих маркеров позволяют решать широкий круг задач популяционной генетики и в целом биологии хвойных. Они могут успешно использоваться как для оценки уровня генетического разнообразия, так и для изучения популяционной структуры видов, эволюции, филогении, процессов межвидо-

вой гибридизации, для получения информации об истории расселения видов.

В России использование ДНК-маркеров в генетических исследованиях хвойных до недавнего времени было не так широко распространено, как за рубежом, однако в последние годы они стали активно применяться для генетического анализа этой группы растений. На основании исследования изменчивости ядерных, хлоропластных и митохондриальных ДНК-маркеров изучены генетическое разнообразие, географическое распределение изменчивости, структура, внутри- и межвидовая дифференциация популяций лиственниц России (Semerikov, Lascoux, 2003; Семериков, 2007; Семериков, Полежаева, 2007; Полежаева, 2010; Журавлев и др., 2010; Полежаева и др., 2013; Орешкова и др., 2013; Semerikov et al., 2013). В результате проведенных исследований получены данные о характере генетических взаимоотношений лиственниц Сибири и Дальнего Востока, их таксономической дифференциации, процессах гибридизации, истории расселения. Выявленная у дальневосточных видов структура изменчивости цитоплазматических маркеров указывает на значительную роль плейстоценовых похолоданий в истории формирования древесной растительности на Дальнем Востоке, а также на сложные процессы гибридизации видов лиственницы в этом регионе. Анализ митохондриальной ДНК показал, что современное распределение генетической изменчивости лиственниц сибирской, Сукачева, Гмелина сформировано событиями плейстоценовых вымираний и последующего расселения в северные районы таежной зоны из южных ледниковых рефугиумов. В ходе исследования лиственницы на территории Сибири с помощью ядерных и цитоплазматических генетических маркеров подтверждена обоснованность выделения лиственницы Сукачева.

На основе анализа изменчивости разных типов ДНК-маркеров получены данные о генетическом разнообразии, структуре и межвидовой дифференциации популяций видов рода *Abies*. По каждому из использованных маркеров с целью изучения эволюционной истории и систематики пихт выполнена филогенетическая реконструкция рода. Проведено сравнение хлоропластной, митохондриальной и ядерной (AFLP) филогений. Показано наличие интрогрессивной гибридизации между некоторыми видами пихты (Семерикова, Семериков, 2011, 2014, 2016; Semerikova et al., 2011).

В меньшей степени по сравнению с лиственницей и пихтой исследованы с помощью ДНК-маркеров виды родов *Pinus* (Видякин и др., 2012; Петрова, Тупикин, 2013; Орешкова и др., 2013; Семериков и др., 2014, 2015) и *Picea* (Ильинов и др., 2012; Потокина и др., 2012; Мельникова и др., 2012; Экарт и др., 2014, 2016; Мудрик и др., 2015; Кравченко и др., 2016). Это связано главным образом с отсутствием полиморфных генетических маркеров, в первую очередь наиболее информативных для изучения филогеографии маркеров митохондриальной ДНК. В настоящее время разработка таких маркеров для основных сибирских видов хвойных проводится на основе геномного секвенирования (Семериков и др., 2015).

Из лиственных лесных пород с помощью ДНК-маркеров изучали в основном популяции дуба черешчатого и видов тополя (Редькина и др., 2008; Карпеченко и др., 2011; Светлакова и др., 2011; Сиволапов и др., 2014).

Проведенные исследования показали, что применение различных типов ДНК-маркеров для генетического анализа лесных древесных растений позволит в дальнейшем достигнуть существенного прогресса в развитии лесной генетики. Разработка и использование методов молекулярной генетики дадут возможность получить качественно новую информацию о состоянии лесных генетических ресурсов России.

Очень важной отраслью лесной генетики, имеющей большое значение для практической селекции и семеноводства, является генетика количественных признаков. К сожалению, исследования в этом направлении в нашей стране сравнительно немногочисленны. Как отмечал С. А. Петров (1991), начало генетическому анализу изменчивости количественных признаков древесных растений в бывшем СССР положено В. А. Драгавцевым (1962), разработавшим методы оценки генетического разнообразия без смены поколений, которые позднее легли в основу широко известного «принципа фоновых признаков» (Драгавцев, 1966). Метод фоновых признаков основан на использовании признаков-индикаторов экологических колебаний, по отношению к которым и определяется поведение изучаемых признаков. Метод позволяет оценить не только генетическое разнообразие признака в популяции, но и определить генотипическое отклонение от средней величины признака любой отдельно взятой особи.

В. А. Драгавцев с соавторами разработали модель эколого-генетической организации ко-

личественных признаков растений (Драгавцев и др., 1984), преобразованную затем в одноименную теорию (Кочерина, Драгавцев, 2008; Драгавцев, 2012). Теория эколого-генетической организации количественных признаков растений дала возможность получения важных для селекции растений результатов. Например, эта теория позволила прогнозировать трансгрессии (это очень важно в селекции самоопылителей), гетерозис, составлять прогнозы величин взаимодействия «генотип–среда», подбирать оптимальные пары родителей для скрещивания и делать другие прогнозы, в частности, это привело в дальнейшем к созданию новой технологии селекции растений на продуктивность и урожайность. Одним из постулатов предложенной теории является утверждение, что генов продуктивности, урожайности, засухоустойчивости, пластичности сорта и специфических генов трансгрессий, гетерозиса, апомиксиса и т. д. не существует. Все перечисленные свойства растений – результат взаимодействия генотипа со средой, причем роль «диктатора, отдающего приказ», какой величины должна быть продуктивность, играют не гены, а среда (поочередно меняющиеся, лимитирующие рост растений факторы среды). Смена лимитирующих факторов среды меняет спектр и число генов, детерминирующих тот же самый признак. Под любыми компонентами продуктивности постоянно находятся «блуждающие» спектры генов. Например, интенсивность транспирации растением в утренние часы определяется генами морфологии устьиц и их числа на единицу поверхности листа, а днем, когда устьица закрылись, тот же признак определяется уже генами синтеза кутикулы, тогда как вечером – снова генами устьиц.

Несмотря на то что методы генетического анализа количественных признаков разработаны В. А. Драгавцевым в целом для растений, они очень важны и для древесных растений, поскольку апробация этих методов начиналась и во многих случаях обосновывалась на экспериментах с древесными породами (видами тополя и др.). Следует отметить, что ряд работ В. А. Драгавцева посвящен анализу количественных признаков именно лесных древесных растений (Петров, Драгавцев, 1969). Существенный вклад в генетику количественных признаков древесных растений внесли С. А. Петров (1991) и М. М. Магомедмирзаев (1990).

Следует подчеркнуть достижения российских исследователей в работах по кариологии и цитогенетике древесных растений, в первую

очередь хвойных. Эти исследования инициированы Л. Ф. Правдиным (1964) с изучения сосны обыкновенной. Работы по кариологии видов хвойных начались в Институте леса и древесины СО АН СССР и в Лаборатории лесоведения АН СССР. В начале 70-х гг. большой вклад в развитие кариологических и цитогенетических исследований внесла М. В. Круклис. Она изучила кариотипы лиственниц сибирской, Гмелина и Чекановского, мейоз у этих видов, кариотип ели сибирской, впервые обнаружила В-хромосомы у хвойных (Круклис, 1971, 1974*a*, *b*). В Лаборатории лесоведения проведены кариологические исследования сосны обыкновенной и видов ели (Шершукова, 1976; Абатурова, 1978; Абатурова, Шершукова, 1981).

Кариологические и цитогенетические исследования древесных растений начаты А. К. Буториной и ее коллегами (Буторина и др., 1974) после организации в 1970 г. в Воронеже ЦНИИЛГиС (Центрального научно-исследовательского института лесной генетики и селекции). На Дальнем Востоке существенный вклад в кариологические исследования хвойных внесли Т. П. Ильченко и С. В. Гамаева (Ильченко, 1973; Ильченко, Гамаева, 1984). Позднее по инициативе Н. В. Старовой работы по кариологии начаты на Южном Урале и в Предуралье Н. А. Калашник, В. П. Путенихиным и их учениками (Калашник, 1992; Фарукшина и др., 1997). Таким образом, в 80–90-х гг. XX в. сформировано несколько центров цитогенетических и кариологических исследований древесных растений в разных регионах России (сейчас, к сожалению, их число сократилось).

Наибольшие достижения в кариологическом и цитогенетическом изучении лесообразующих видов растений получены в отношении хвойных популяций. До 80-х гг. XX в. кариотипы хвойных считались стабильными, так как они характеризуются одинаковым числом хромосом (у видов семейства Pinaceae $2n = 24$ в диплоидном наборе), а также сходными морфологическими типами в пределах рода. Основные межвидовые и межпопуляционные различия обнаружены по числу и локализации вторичных перетяжек (Ильченко, 1973; Буторина и др., 1974; Круклис, 1974*a*; Шершукова, 1976; Абатурова, 1978; Абатурова, Шершукова, 1981). Районы вторичных перетяжек являются очень важными в функциональном отношении локусами хромосомы. У большинства растений и животных в этих локусах локализуются гены рибосомной РНК и формирования рибосом.

Морфологическим выражением активности рибосомных генов является образование ядрышек в телофазе митоза. Выяснилось, что кариотипическая стабильность хвойных объяснялась их недостаточной цитологической изученностью. Изучение природных популяций видов хвойных в различных условиях среды, а также видов-интродуцентов в ботанических садах и дендрариях выявило большое кариотипическое разнообразие, наличие геномных и хромосомных мутаций различного типа. Установлено, что в оптимальных условиях хромосомные аномалии у хвойных наблюдаются очень редко. У границ видовых ареалов, в экстремальных условиях среды и в антропогенно (техногенно) нарушенных экосистемах обнаружены отклонения в числе и морфологии хромосом. В таких условиях встречаются геномные и хромосомные мутации, увеличивается число нуклеолярных районов в хромосомах, повышается частота хромосомных мутаций (Буторина и др., 1979; Сунцов, 1984; Калашник, 1992; Муратова, 1994, 1995; Фарукшина и др., 1997; Фарукшина, 1998; Муратова и др., 2005; Седельникова, 2008; Квитко, 2009; Седельникова и др., 2010).

Наиболее хорошо в кариологическом и цитогенетическом отношении изучена сосна обыкновенная. У нее выявлен широкий спектр хромосомных мутаций, которые наблюдаются около южной и северной границ ареала (Абатурова, 1978; Буторина и др., 1979; Абатурова, Шершукова, 1981; Сунцов, 1984; Буторина, 1989*a*; Калашник, 1992; Муратова, Седельникова, 1993; Муратова, 1995; Муратова и др., 2005; Седельникова, 2008). У сосны обнаружены кольцевые и полицентрические хромосомы, делеции, фрагменты и другие аномалии. Имеются также нарушения митоза и мейоза, что свидетельствует об отклонениях в развитии репродуктивной сферы (Муратова, 1995).

Хромосомные мутации обнаружены у лиственницы сибирской в Казахстане и Монголии, у лиственницы Сукачева на Южном Урале, в южных популяциях лиственницы Гмелина, в северных популяциях лиственницы Каяндера, у кедрового стланика, во многих популяциях ели сибирской и пихты сибирской, у ели аянской в Приморье и Якутии, у некоторых видов-интродуцентов (Муратова, 1994, 1995; Владимирова, 2002; Карпюк, 2004; Муратова и др., 2005; Квитко, 2009). У изученных видов отмечены и геномные мутации – анеуп- и миксоплоиды, в отдельных случаях полиплоиды. У лиственницы Гмелина найден новый тип хромосомной мута-

ции для хвойных – перицентрическая инверсия (Муратова, 1994), позднее эта же мутация обнаружена у других видов хвойных (Владимирова, 2002; Седельникова, Пименов, 2003; Карпюк, 2004). В настоящее время установлено, что она часто встречается у разных видов ели и, возможно, способствует процессам видообразования в этом роде.

Проведены обширные кариологические исследования всех лесообразующих видов хвойных на болотах различного типа в южно-таежной подзоне Западно-Сибирской низменности (Седельникова, Муратова, 1991; Муратова, Седельникова, 1993; Седельникова, Пименов, 2003; Седельникова, 2008, 2014; Седельникова и др., 2010). Установлено, что болотные популяции по сравнению с суходольными характеризуются высокой встречаемостью и широким спектром хромосомных мутаций и патологий митоза. Полиморфизм по хромосомным перестройкам как один из факторов эволюции может обуславливать дифференциацию кариотипов.

Интересным аспектом исследований является оценка частоты встречаемости добавочных, или В-хромосом у хвойных. Кариотипы всех живых организмов состоят из постоянных хромосом (А-хромосом), но некоторые виды включают еще и непостоянные В-хромосомы. По одной добавочной хромосоме обнаружено у лиственниц Гмелина, сибирской и Сукачева (Муратова, 1994, 1995, 2000; Фарукшина, 1998; Муратова и др., 2005). Но чаще всего они встречаются у видов ели. Детальные кариологические исследования ели сибирской *P. obovata* показали, что у этого вида может быть от 1 до 4 В-хромосом, выявлен внутри- и межпопуляционный полиморфизм по этому признаку (Круклис, 1971; Муратова, 1995, 2000; Фарукшина и др., 1997; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2005; Седельникова, 2008). Недавно добавочные хромосомы обнаружены у ели европейской *P. abies* (Tashev et al., 2014), хотя ранее считалось, что у этого вида добавочных хромосом нет. К настоящему времени в роде *Picea* найдено более 20 видов с В-хромосомами.

Разрабатываются новые методы анализа кариотипов хвойных с применением молекулярно-цитогенетических маркеров (Квитко и др., 2011; Goryachkina et al., 2013). Это дает возможность идентифицировать отдельные хромосомы и выявлять гомологичные пары в кариотипе, обнаруживать хромосомные перестройки. С помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) с пробамми 5S и 45S рРНК генов изучены хро-

мосомные наборы основных лесообразующих видов Сибири. Установлено, что кариотипы разных видов различаются по числу и распределению локусов рибосомных генов, что открывает новые возможности при анализе генетического разнообразия, микроэволюции, внутри- и межвидовой дивергенции. Опубликованы обобщающие сводки о кариологии видов хвойных (Козубов, Муратова, 1986; Муратова, Круклис, 1988; Буторина, 1989б; Муратова, 2000; Седельникова, 2014, 2015).

Из работ по кариологии лиственных лесных пород необходимо отметить исследования березы повислой, дуба черешчатого, в том числе и его триплоидной формы, вяза приземистого (Иевлев и др., 1978; Буторина, 1989а, б). Представляет практический интерес выявление клонов триплоидной «исполинской» осины в разных регионах России (Иванников, 1959; Бакулин, 1966). Установлено, что деревья этих клонов отличаются ускоренным ростом, большими размерами вегетативных органов, устойчивостью к гнили.

Как отмечал А. И. Ирошников (1967), начатые в 30-х гг. XX в. работы по изучению кариотипа и получению мутантов и полиплоидов под воздействием рентгеновских лучей и колхицина (В. Н. Сукачев, И. Н. Никитин, С. С. Пятницкий, А. П. Ермоленко, Д. А. Комиссаров и др.) не получили дальнейшего развития в связи с существовавшей дискриминацией генетических исследований. И лишь в 60-х гг. исследования индуцированного мутагенеза лесных пород возобновились (Привалов, 1968). В частности, получено много необычных мутаций древесных растений, представляющих интерес в качестве декоративных форм. Особого развития исследования индуцированного мутагенеза достигли в конце прошлого века, что в значительной степени обусловлено необходимостью анализа последствий Чернобыльской катастрофы (Козубов, Таскаев, 2002). Здесь следует отметить фундаментальные работы Е. Н. Самошкина (1980) и его учеников (А. Н. Ткаченко и др.).

Установлено, что слабое воздействие мутагена стимулирует процессы жизнедеятельности растений. С усилением воздействия мутагенов стимулирующий эффект возрастает и достигает предела, затем постепенно падает и снижается до нуля. После этого мутаген начинает оказывать противоположное действие – подавляет процессы жизнедеятельности до полной гибели клеток, органа или всего растения. Различают стимулирующие, оптимальные, критические и летальные дозы мутагенов. По чувствитель-

ности к мутагенам древесные породы делят на 3 группы: чувствительные, среднечувствительные и устойчивые. Все лесообразующие виды относятся к чувствительным.

Лесные селекционеры с интересом восприняли такое направление в генетике и селекции, как фенетика. Известно, что фены – это элементарные дискретные наследственно обусловленные фенотипические признаки, отражающие генетические особенности особи или популяции (Тимофеев-Ресовский, 1958; Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985), а фенетика – раздел генетики, посвященный механизмам генетического контроля формирования фенов. Как отмечает А. В. Яблоков (1980), фенетика – это распространение генетических подходов и принципов на виды и формы, генетическое изучение которых затруднено или невозможно. Несмотря на то что древесные растения сложны для фенетических исследований (Милютин, 2014), относительная простота и перспективность этих исследований дали толчок их широкому распространению в лесной генетике, особенно благодаря работам А. И. Видякина (1995, 2001, 2004). Имеются отдельные удачные попытки использования фенов в лесной селекции и семеноводстве (Кальченко, 2013; Тараканов, Кальченко, 2015).

В последние десятилетия бурно развивается новое научное направление на стыке генетики и биоинформатики – геномика, которая изучает геном, индивидуальные гены на молекулярном уровне, структуру (сиквенс) гена, его экспрессию и механизмы регуляции активности, а также клонирование гена и использование данного подхода в генно-инженерных целях. Геномные исследования древесных растений интенсивно развиваются в ряде зарубежных стран, а в последние годы и в России. К. В. Крутовский отмечает (2014, с. 11): «Благодаря научно-техническому прогрессу в молекулярной биологии, нанотехнологиях и грандиозным достижениям в создании новых высокоэффективных и высокопроизводительных методов массового анализа белков, метаболитов и расшифровки последовательностей ДНК и РНК геномные исследования получили стремительное развитие и буквально революционизировали современную биологию и биомедицину... Геномные исследования лесных древесных растений позволят разработать высокоинформативные молекулярно-генетические маркеры, которые можно будет эффективно использовать для изучения и мониторинга генетической изменчивости видов хвойных, их адаптации к изменению климата и для создания

селекционных и природоохранных программ». Получены первые предварительные результаты геномных исследований лиственницы сибирской и кедра сибирского (Шилкина и др., 2014; Белоконь и др., 2016).

Завершая краткий обзор развития отечественной лесной генетики, следует отметить, что, несмотря на имеющиеся проблемы, в частности недостаточно тесную связь с практической селекцией и семеноводством (Милютин, 2014), лесная генетика характеризуется значительными достижениями и стала одним из фундаментальных разделов лесной науки. В то же время современные направления генетики, в частности эпигенетика (Драгавцев, Малецкий, 2016), ставят перед лесными генетиками новые сложные, но перспективные задачи.

В кратком обзоре невозможно рассмотреть все направления современной лесной генетики. Поэтому некоторые из них, например разработка генетических основ устойчивости древесных растений к патогенам и насекомым-вредителям, остались за рамками данной работы. Однако можно надеяться, что и приведенные материалы окажутся полезными для дальнейшего развития лесной генетики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатурова Г. А.* Кариотипы сосны обыкновенной в европейской части СССР // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 66–82.
- Абатурова Г. А., Шеришуква О. П.* Кариологическая характеристика популяций сосны обыкновенной в азиатской части СССР // Цитология и генетика. 1981. Т. 15. № 1. С. 18–22.
- Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А.* Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // Генетика. 2002. Т. 38. № 9. С. 1173–1195.
- Бакулин В. Т.* Триплоидный клон осины в лесах Новосибирской области // Генетика. 1966. № 11. С. 58–68.
- Бахтиярова Р. М.* Генетическая структура популяций сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения на Южном Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1994. 17 с.
- Белоконь М. М.* Генетическая структура популяций сосны корейской и сосны кедровой европейской и родственные связи видов секции *Strobus*

- рода *Pinus*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.15. М.: Ин-т общей генетики РАН, 2007. 23 с.
- Белоконь М. М., Политов Д. В., Мудрик Е. А., Полякова Т. А., Шатохина А. В., Белоконь Ю. С., Орешкова Н. В., Путинцева Ю. А., Шаров В. В., Кузьмин Д. А., Крутовский К. В. Разработка микросателлитных маркеров сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) на основе полногеномного *de novo* секвенирования // Генетика. 2016. Т. 52. № 12. С. 1418–1427.
- Буторина А. К. Цитогенетика лесных древесных растений (в связи с вопросами их эволюции и селекции): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.15. Новосибирск, 1989а. 30 с.
- Буторина А. К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи совр. биол. 1989б. Т. 108. Вып. 3 (6). С. 342–357.
- Буторина А. К., Белозерова М. М., Пожидайва И. М., Мурая Л. С., Хатунцева Л. Н. Значение кариологических исследований для эффективного подбора пар при гибридизации и для ранней оценки гибридного потомства // Составление и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород: тез. докл. Всесоюз. совещ. Рига, 1974. С. 185–187.
- Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248. № 4. С. 977–979.
- Ветрова В. П., Кравченко А. Н., Ларионова А. Я., Экарт А. К. Генетическая и фенотипическая изменчивость ели аянской (*Picea ajanensis*) в Центральной Камчатской депрессии // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2014. № 3. С. 95–105.
- Видякин А. И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 256–362.
- Видякин А. И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197–202.
- Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.16. Екатеринбург, 2004. 48 с.
- Видякин А. И., Семериков В. Л., Полежаева М. А., Дымшакова О. С. Распространение гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на севере Европейской России // Генетика. 2012. Т. 48. № 12. С. 1440–1444.
- Владимирова О. С. Добавочные хромосомы хвойных (на примере представителей рода *Picea* A. Dietr.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2002. 23 с.
- Драгавцев В. А. Методы анализа формирования древесных растений на основе изучения изменчивости черного саксаула: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Алма-Ата, 1962. 31 с.
- Драгавцев В. А. Метод оценки роли наследственности и среды в развитии признаков древесных растений, не требующий смены поколений // Ботан. журн. 1966. Т. 51. № 7. С. 939–946.
- Драгавцев В. А. Уроки эволюции генетики растений // Биосфера. 2012. Т. 4. № 2. С. 245–256.
- Драгавцев В. А., Литун П. П., Шкель И. М., Нечипоренко Н. Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720–723.
- Драгавцев В. А., Малецкий С. И. Пути «гены–признаки» неисповедимы // Биосфера. 2016. Т. 8. № 2. С. 143–150.
- Духарев В. А. Полиморфизм эстераз в разновозрастной популяции *Pinus sylvestris* L. // Генетика. 1978. Т. 14. № 10. С. 1789–1793.
- Духарев В. А. Биохимический полиморфизм в популяциях сосны обыкновенной: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 25 с.
- Зацепина К. Г. Дифференциация популяций и клонов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в южной части азиатского ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.02.01. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2014. 17 с.
- Журавлев Ю. Н., Козыренко М. М., Васюткина Е. А., Адрианова И. Ю., Артюкова Е. В., Реунова Г. Д., Катыхов А. И., Константинов Ю. М. ДНК-полиморфизм // Биоразнообразие лиственных Азиатской России. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2010. С. 72–96.
- Иванников С. П. Селекция осины в лесостепи на быстроту роста, устойчивость против гнили и качество древесины // Опыт и достижения селекции лесных пород. Тр. ВНИИЛМ. Вып. 38. Пушкино: ВНИИЛМ, 1959. С. 63–124.
- Иевлев В. В., Буторина А. К., Мурая Л. С. Естественный триплоид дуба черешчатого *Quercus robur* L. // Докл. АН СССР. 1978. Т. 238. № 2. С. 470–473.
- Ильинов А. А., Топчиева Л. В., Раевский Б. В. Использование микросателлитных маркеров в изучении генофонда ели финской // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 80–86.

- Ильченко Т. П. Сравнительный кариологический анализ лиственниц Приморья // Лесоведение. 1973. № 6. С. 69–72.
- Ильченко Т. П., Гамаева С. В. Анализ кариотипов некоторых хвойных Дальнего Востока // Лесохозяйственные исследования на Дальнем Востоке. Уссурийск, 1984. С. 62–67.
- Ирошников А. И. Развитие селекции лесных древесных пород в СССР // Достижения лесной науки за 50 лет. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1967. С. 232–256.
- Калашиник Н. А. Исследование цитогенетической изменчивости сосны обыкновенной в природных популяциях Южного Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.15. Минск, 1992. 24 с.
- Кальченко Л. И. Анализ изменчивости клонов плюсовых деревьев и естественных насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Алтайском крае с использованием методов фенетики: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. 06.03.01. Йошкар-Ола, 2013. 18 с.
- Карпеченко К. А., Семенова В. А., Землянухина О. А., Карпеченко Н. А. Использование молекулярно-генетического метода на основе ПЦР для формоспецифичного анализа дуба (*Quercus robur*) // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы 3-го Междунар. совещ. Красноярск, 2011. С. 68.
- Карпюк Т. В. Кариология рода *Picea* A. Dietr. в азиатской части ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2004. 16 с.
- Квитко О. В. Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2009. 19 с.
- Квитко О. В., Бадаева Е. В., Муратова Е. Н. Применение молекулярно-генетических маркеров для исследования кариотипов хвойных растений // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы 3-го Междунар. совещ. Красноярск, 2011. С. 71–72.
- Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голо-семенные. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 193 с.
- Козубов Г. М., Таскаев А. И. Радиобиологические исследования хвойных в районе Чернобыльской катастрофы (1986–2001 гг.). М.: ИПЦ «Дизайн. Информация. Картография», 2002. 271 с.
- Кочерина Н. В., Драгавцев В. А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных признаков. СПб.: Агрофизический НИИ, 2008. 86 с.
- Кравченко А. Н. Внутривидовое разнообразие и дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2009. 16 с.
- Кравченко А. Н., Ларионова А. Я., Милютин Л. И. Генетический полиморфизм ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири // Генетика. 2008. Т. 44. № 1. С. 45–53.
- Кравченко А. Н., Экарт А. К., Ларионова А. Я. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций ели сибирской по микросателлитным локусам // Генетика. 2016. Т. 52. № 11. С. 1262–1270.
- Круклис М. В. Кариологические особенности *Picea obovata* // Лесоведение. 1971. № 2. С. 75–84.
- Круклис М. В. Кариологические особенности лиственницы Чекановского (*Larix czekanowskii* Sz.) // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974а. С. 11–19.
- Круклис М. В. Мейоз и формирование пыльцы у лиственницы Чекановского (*Larix czekanowskii* Sz.) // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974б. С. 20–34.
- Крутовский К. В. Перспективы использования геномных исследований в лесном хозяйстве // Сиб. лесн. журн. 2014. № 4. С. 11–15.
- Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П., Милютин Л. И., Кузнецова Г. В., Ирошников А. И., Воробьев В. Н., Воробьева Н. А. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Roi. Сообщение 4. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25. № 11. С. 2009–2031.
- Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам // Генетика. 1990. Т. 26. № 4. С. 694–707.
- Ларионова А. Я. Изменчивость изоэнзимов в хвое лиственницы // Оперативные информ. мат-лы Сиб. ин-та физиол. и биохим. раст. (Физиология и биохимия роста и развития растений). Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1977. С. 27–29.
- Ларионова А. Я. Генетический полиморфизм и внутривидовая дифференциация лиственницы сибирской // Современное состояние общего исследования естественной дендрофлоры с особым учетом сохранения ее генофонда: мат-лы X конгр. дендрол. София, 1988. С. 239–244.

- Ларионова А. Я. Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Генетика. 2002. Т. 38. № 12. С. 1041–1047.
- Ларионова А. Я., Милютин Л. И. Исследование внутривидовой дифференциации сибирской лиственницы с помощью метода изоэнзимных спектров // Лесоведение. 1981. № 2. С. 3–11.
- Ларионова А. Я., Яхнева Н. В., Абаимов А. П. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лиственницы Гмелина в Эвенкии (Средняя Сибирь) // Генетика. 2004. Т. 40. № 10. С. 1370–1377.
- Ларионова А. Я., Экарт А. К. Генетическое разнообразие и дифференциация болотных популяций сосны // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 12. С. 120–126.
- Ларионова А. Я., Орешкова Н. В. Изоэнзимный полиморфизм // Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2010. С. 51–72.
- Магомедмирзаев М. М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 226 с.
- Мельникова М. Н., Петров Н. Б., Ломов А. А., La Porta N., Политов Д. В. Тестирование микросателлитных праймеров от разных популяций европейских елей *Picea abies* (L.) Karst. и *Picea obovata* Ledeb. // Генетика. 2012. Т. 48. № 5. С. 660–665.
- Милютин Л. И. Ю. П. Алтухов – основатель российской школы исследователей популяционной генетики лесных древесных растений // Проблемы популяционной и общей генетики: тез. докл. Междунар. конф. М.: Информатика, 2011. С. 48–49.
- Милютин Л. И. О взаимосвязи генетических и селекционных исследований лесных древесных растений // Сиб. лесн. журн. 2014. № 4. С. 25–28.
- Мудрик Е. А., Полякова Т. А., Шатохина А. В., Бондаренко Г. Н., Политов Д. В. Пространственное распределение генотипов второго интрона гена *pad 1* в популяциях комплекса европейской и сибирской елей (*Picea abies* × *Picea obovata*) // Генетика. 2015. Т. 51. № 10. С. 1187–1125.
- Муратова Е. Н. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Цитология и генетика. 1994. Т. 28. № 4. С. 14–22.
- Муратова Е. Н. Кариосистематика семейства Pinaceae Lindl. Сибири и Дальнего Востока: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.05. Новосибирск, 1995. 32 с.
- Муратова Е. Н. В-хромосомы голосеменных // Усп. совр. биол. 2000. Т. 120. № 5. С. 452–465.
- Муратова Е. Н., Кружлис М. В. Хромосомные числа голосеменных растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 117 с.
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Кариологическое исследование болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Экология. 1993. № 6. С. 41–50.
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С., Карпюк Т. В., Владимирова О. С., Пименов А. В., Михеева Н. А., Бажина Е. В., Квитко О. В. Кариологические и цитогенетические исследования хвойных Сибири и Дальнего Востока // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12. № 4. С. 573–583.
- Омашева М. Е., Аубакирова К. П., Рябушкина Н. А. Молекулярные маркеры, причины и последствия ошибок генотипирования // Биотехнология. Теория и практика. 2013. № 4. С. 2028.
- Орешкова Н. В., Белоконь М. М., Жамьянсурен С. Генетическое разнообразие, популяционная структура и дифференциация лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера по данным SSR маркеров // Генетика. 2013. Т. 49. № 2. С. 204–212.
- Петров С. А. Методы количественной генетики в лесной селекции // Генетика и селекция в лесоводстве. М.: ЦНИИЛГИС, 1991. С. 4–20.
- Петров С. А., Драгавцев В. А. Методика изучения генетической изменчивости древесных растений // Лесоведение. 1969. № 6. С. 87–92.
- Петрова Е. А. Полиморфизм и изменчивость кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour.) в Северо-Восточном Алтае: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2002. 23 с.
- Петрова Е. А., Тупикин А. Е. Изменчивость хлоропластных микросателлитных локусов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в Западной Сибири // Вестн. Башкирск. гос. агр. ун-та. 2013. № 2. С. 117–121.
- Полежаева М. А. Генетическая изменчивость цитоплазматических маркеров и биогеография лиственниц (*Larix* Mill., Pinaceae) Дальнего Востока России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Екатеринбург, 2010. 20 с.
- Полежаева М. А., Семерилов В. Л., Пименова Е. А. Генетическое разнообразие лиственницы на севере Приморского края и границы распространения *Larix olgensis* A. Henry // Генетика. 2013. № 5. С. 580–586.
- Политов Д. В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.15. М.: Ин-т общ. генет. РАН, 2007. 47 с.
- Политов Д. В., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Петрова Е. А. Генетические процессы в по-

- пуляционных системах растений, животных и человека: факторы стабильности и эволюции. Генетические процессы в популяциях лесообразующих хвойных России // Динамика генфондов: мат-лы конф. М., 2007. С. 55–56.
- Политов Д. В., Салменкова Е. А. Академик Юрий Петрович Алтухов и его научное наследие // Проблемы популяционной и общей генетики: тез. докл. Междунар. конф. М.: Информатика, 2011. С. 44–45.
- Полозова Л. Я. Исследование изоэнзимных спектров как метод изучения структуры популяций древесных пород // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 99–114.
- Потокина Е. К., Орлова Л. В., Вишневецкая М. С., Алексеева Е. А., Потокин А. Ф., Егоров А. А. Генетическая дифференциация популяций ели на северо-западе России по результатам маркирования микросателлитных локусов // Экол. генет. 2012. Т. X. № 2. С. 40–49.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
- Правдин Л. Ф. Проблемы современной лесной генетики и селекции // Чтения памяти акад. В. Н. Сукачева. Вопр. лесн. генет. и фитоценологии. М.: Наука, 1983. С. 5–32.
- Привалов Г. Ф. Изучение экспериментального мутагенеза у древесных растений // Генетика. 1968. № 6. С. 144–157.
- Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г., Шигапов З. Х. Лиственница Сукачева на Урале. М.: Наука, 2004. 276 с.
- Редькина Н. Н., Муллакулов Р. Ю., Янбаев Ю. А., Деген Б. Высокая пространственная структурированность аллозимных генотипов в изолированной популяции дуба черешчатого *Quercus robur* L. (Fagaceae) // Генетика. 2008. Т. 44. № 8. С. 1141–1144.
- Самошкин Е. Н. Воздействие химических мутагенов на древесные растения. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 87 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2003. 247 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2012. 272 с.
- Светлакова Т. Н., Боронникова С. В., Бобошина И. В. Генетическая структура популяций *Populus tremula* L. в Пермском крае // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы 3-го Междунар. совещ. Красноярск, 2011. С. 126.
- Седельникова Т. С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства Pinaceae Lindl.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.05. Томск: Томск. гос. ун-т, 2008. 35 с.
- Седельникова Т. С. Дифференциация видов семейства Pinaceae в экосистемах лесных болот и суходолов Западной Сибири // Сиб. лесн. журн. 2014. № 1. С. 93–103.
- Седельникова Т. С. Изменчивость размера генома хвойных в экстремальных условиях произрастания // Усп. совр. биол. 2015. Т. 135. № 5. С. 514–528.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология. 2003. Т. 45. № 5. С. 515–520.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Генеративные органы и кариотип сосны обыкновенной на олиготрофных болотах Западной Сибири // Лесоведение. 1991. № 3. С. 34–44.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В. Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и суходольных популяций видов Pinaceae // Ботан. журн. 2010. Т. 95. № 11. С. 1513–1520.
- Семериков В. Л. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2007. 42 с.
- Семериков В. Л., Подогас А. В., Шурхал А. В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.
- Семериков В. Л., Полежаева М. А. Структура изменчивости митохондриальной ДНК лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока // Генетика. 2007. Т. 43. № 6. С. 782–789.
- Семериков В. Л., Семерикова С. А., Дымышкова О. С., Зацепина К. Г., Тараканов В. В., Тихонова И. В., Экарт А. К., Видякин А. И., Жамьянсурен С., Роговцев Р. В., Кальченко Л. И. Полиморфизм микросателлитных локусов хлоропластной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Азии и Восточной Европе // Генетика. 2014. Т. 50. № 6. С. 660–669.
- Семериков В. Л., Путинцева Ю. А., Орешкова Н. В., Семерикова С. А., Крутовский К. В. Разработка новых маркеров митохондриальной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) для популяционно-генетических и филогеографических исследований // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1386–1390.
- Семерикова С. А. Популяционно-таксономическая структура видов пихт: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008. 24 с.

- Семерикова С. А., Семериков В. Л. Генетическая изменчивость пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), изученная по AFLP-маркерам // Генетика. 2011. Т. 47. № 2. С. 272–278.
- Семерикова С. А., Семериков В. Л. Изменчивость митохондриальной ДНК и ретикулярная эволюция рода *Abies* // Генетика. 2014. Т. 50. № 14. С. 420–432.
- Семерикова С. А., Семериков В. Л. Филогения пихт (род *Abies*, Pinaceae) по данным мультилокусных ядерных маркеров (AFLP) // Генетика. 2016. Т. 52. № 11. С. 1287–1300.
- Сиволапов А. И., Политов Д. В., Машикина О. С., Белоконов М. М., Сиволапов В. А., Белоконов Ю. С., Табацкая Т. М. Цитологические, молекулярно-генетические и лесоводственно-селекционные исследования триплоидных тополей // Сиб. лесн. журн. 2014. № 4. С. 50–58.
- Суңцов А. В. Цитогенетика и эмбриология сосны обыкновенной в изолированных популяциях Центральной Тувы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1984. 16 с.
- Тараканов В. В., Кальченко Л. И. Фенетический анализ клоновых и естественных популяций сосны в Алтайском крае. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2015. 107 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса // Ботан. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 317–336.
- Тихонова И. В., Семериков В. Л. Генетический полиморфизм карликовых сосен на юге Средней Сибири // Экология. 2010. № 5. С. 330–335.
- Фарукишина Г. Г. Морфологическая и кариотипическая изменчивость лиственницы Сукачева и ели сибирской на Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.01. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1998. 25 с.
- Фарукишина Г. Г., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. Кариотипическая изменчивость ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. 1997. № 2. С. 78–84.
- Царев А. П., Погиба С. П., Лаур Н. В. Генетика лесных древесных растений. М.: МГУЛ, 2010. 381 с.
- Шеришуква О. А. Кариотип ели аянской // Лесоведение. 1976. № 2. С. 58–64.
- Шигапов З. Х., Путенихин В. П., Шигапова А. Ш., Уразбахтина К. А. Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачева // Генетика. 1998. Т. 34. № 1. С. 65–74.
- Шилкина Е. А., Орешкова Н. В., Ибе А. А., Дейч К. О., Крутовский К. В. Разработка цитоплазматических SSR-маркеров для исследования сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) // Сиб. лесн. журн. 2014. № 4. С. 21–24.
- Экарт А. К. Эколого-генетический анализ популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2006. 17 с.
- Экарт А. К., Ларионова А. Я. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 2. С. 78–85.
- Экарт А. К., Ларионова А. Я., Зацепина К. Г., Кравченко А. Н., Жамъянсурэн С., Тихонова И. В., Тараканов В. В. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии // Сиб. экол. журн. 2014. № 1. С. 69–78.
- Экарт А. К., Семерикова С. А., Семериков В. Л., Ларионова А. Я., Кравченко А. Н., Дымышкова О. С. Изменчивость аллозимных и cpSSR маркеров в популяциях ели сибирской // Генетика. 2016. Т. 52. № 3. С. 311–319.
- Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 136 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк., 1985. 159 с.
- Янбаев Ю. А., Шигапов З. Х., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале // Генетика. 1997. Т. 33. № 9. С. 1244–1249.
- Яхнева Н. В. Генетико-таксономический анализ популяций лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2004. 16 с.
- Goryachkina O. V., Badaeva E. D., Muratova E. N., Zelenin A. F. Molecular cytogenetic analysis of Siberian *Larix* species by fluoresce in situ hybridization // Plant Syst. Evol. 2013. V. 299. P. 471–499.
- Guries R. P., Ledig F. T. Inheritance of some polymorphic isoenzymes in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Heredity. 1978. V. 40. P. 27–42.
- Larionova A. Ya., Ekart A. K., Kravchenko A. N. Genetic Diversity and Population Structure of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in Middle Siberia, Russia // Euras. J. For. Res. 2007. V. 10. N. 2. P. 183–192.
- Lundkvist K., Rudin D. Genetic variation in eleven population of *Picea abies* as determined by isozyme analysis // Hereditas. 1977. V. 85. P. 67–74.
- Oreshkova N. V., Larionova A. Ya., Milyutin L. I., Abaimov A. P. Genetic diversity, structure and

- differentiation of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) populations from Central Evenkia and Eastern Zabaikalje // *Euras. J. For. Res.* 2006. V. 9. N. 1. P. 1–8.
- Potenko W. W. Relationships among spruces (*Picea* A. Dietr., Pinaceae) of the Russian Far East // *Plant Syst. Evol.* 2007. V. 268. P. 1–13.
- Potenko W. W., Velikov A. W. Genetic diversity and differentiation of natural populations of *Pinus koraiensis* (Sieb. et Zucc.) in Russia // *Silvae Genet.* 1998. V. 47. P. 202–208.
- Semerikov V. L., Lascoux M. Nuclear and cytoplasmic variation within and between Eurasian Larix (Pinaceae) species // *Amer. J. Bot.* 2003. V. 90. N. 8. P. 1113–1123.
- Semerikov V. L., Semerikova S. A., Polezhaeva M. A., Kosintsev P. A., Lascoux M. Southern montane populations did not contribute to the recolonization of West Siberian Plain by Siberian larch (*Larix sibirica*): a range-wide analysis of cytoplasmic markers // *Molecul. Ecol.* 2013. V. 22. P. 4958–4971.
- Semerikova S. A., Semerikov V. L., Lascoux M. Post-glacial history of introgression in *Abies* (Pinaceae) species of the Russian Far East inferred from both nuclear and cytoplasmic markers // *J. Biogeogr.* 2011. V. 38. P. 326–340.
- Tashev A. N., Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. Supernumerary (B) chromosomes in populations of *Picea abies* (L.) H. Karst. from Western Rhodopes (Bulgaria) // *Cytol. & Genet.* 2014. V. 48. N. 3. P. 30–36.
- Tigerstedt P. M. A. Studies on isozyme variation in marginal and central populations of *Picea abies* // *Heredity.* 1973. V. 75. P. 47–60.

DEVELOPMENT OF FOREST GENETICS IN RUSSIA

L. I. Milyutin, E. N. Muratova, A. Ya. Larionova

Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: milyutin@ksc.krasn.ru, elena-muratova@ksc.krasn.ru, alya-larion@yandex.ru

The history of the development of forest genetics in Russia has been poorly studied, although the information obtained in this field is of great importance for research, both in general genetics and in forest science. Practically the first attempt was made to present materials on this topic. The review of publications of Russian researchers in such sections of forest genetics as population genetics (isozyme and DNA polymorphism analysis), karyology and cytogenetics, phenetics, genetics of quantitative features, induced mutagenesis, and genomics is presented. The applied methods are analyzed, and the main results of the studies obtained in each of these directions are summarized. In most detail, with the involvement of a large number of literature sources, studies in the field of population genetics, karyology and cytogenetics have been examined. It was noted that a limited amount of publication did not allow reflection of studies in a number of other areas of forest genetics, for example, in the development of the genetic basis for the resistance of forest woody plants to pathogens and insect pests. The review focuses on the genetics of forest-forming coniferous species that grow in Russia: Scots pine, Siberian stone pine, larch and spruce species, Siberian fir, and some other species. The importance of the conducted studies not only for the genetic analysis of the species reviewed, but also for the identification of other features of their biology is shown. An outstanding role of L. F. Pravdin and Yu. P. Altukhov in the development of Russian forest geneticists was noted. The emergence of new trends in genetics, in particular, epigenetics, poses new difficult but promising tasks for forest geneticists.

Keywords: forest genetics, development, Russia.

How to cite: Milyutin L. I., Muratova E. N., Larionova A. Ya. Development of forest genetics in Russia // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 1: 3–15 (in Russian with English abstract).