

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*165.3

ИЗУЧЕННОСТЬ ЛЕСНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ СИБИРИ

Л. И. Милютин

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: milyutin@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 9.11.2015 г.

На практике в большинстве случаев лесные генетические ресурсы изучают на примере лесообразующих видов древесных растений. Изученность этих ресурсов следует рассматривать с двух позиций: таксономической и географической. С таксономической точки зрения с учетом видового биоразнообразия в Сибири наиболее полно изучены лесообразующие виды хвойных. При этом генетический полиморфизм наиболее детально исследован в популяциях таких видов, как сосна обыкновенная и кедровая сибирская, лиственница сибирская и Сукачева, ель сибирская, пихта сибирская. Значительно слабее изучены популяции лиственниц Гмелина и Каяндера, ели аянской. Практически нет материалов о генетическом полиморфизме лесообразующих мягколиственных пород – представителей родов *Betula* и *Populus*. Кариологический полиморфизм хорошо изучен у всех сибирских видов хвойных. Географическая изменчивость наиболее широко представлена в исследованиях сосны обыкновенной, сосны кедровой сибирской, лиственницы сибирской, причем эти исследования проведены как в природных популяциях, так и в географических культурах. Такие исследования других хвойных и мягколиственных пород представлены фрагментарно или отсутствуют. Обширные исследования, направленные на анализ морфологической изменчивости, проведены у всех лесообразующих видов, в первую очередь хвойных. В этой проблеме актуальными остаются вопросы наследственной обусловленности тех или иных морфологических признаков. С географической точки зрения можно отметить характерную для всех видов особенность: лучшую изученность их генетических ресурсов в южных районах ареалов и худшую – в северных.

Ключевые слова: лесные генетические ресурсы, географическая и морфологическая изменчивость, генетический и кариологический полиморфизм, Сибирь.

DOI: 10.15372/SJFS20160301

Анализ изученности лесных генетических ресурсов Сибири важен как для обобщения проведенных исследований этой проблемы, так и для разработки программы дальнейшего изучения биоразнообразия, генетики и селекции лесообразующих видов древесных растений. Изученность этой проблемы следует рассматривать с двух позиций: таксономической и географической. С таксономической точки зрения анализ лесных генетических ресурсов Сибири можно начать с наиболее распространенной в этом регионе лесообразующей породы – лиственницы.

В соответствии с современной систематикой в Сибири произрастают (в направлении с запада на восток) 4 вида лиственницы: Сукачева *Larix sukaczewii* Dylis, сибирская *L. sibirica* Ledeb., Гмелина, или даурская *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., Каяндера *L. cajanderi* Mayr.

Наиболее полно и всесторонне, прежде всего с точки зрения внутривидовой систематики и географической (межпопуляционной) изменчивости, изучена **лиственница сибирская**. Географическая изменчивость лиственницы сибирской изучена подробно благодаря многочисленным

географическим культурам этого вида, созданным как в Сибири (Красноярский край, Хакасия, Восточное Забайкалье), так и в европейской части России, а также в ряде зарубежных стран. По лесосеменному районированию (1982), в Сибири выделено 22 лесосеменных района лиственницы сибирской, причем многие из них разделены на подрайоны, что обусловлено высотной поясностью.

В Сибири выделено 6 лесосеменных районов лиственницы Гмелина и 5 – лиственницы Каяндера, что наглядно отражает слабую изученность географической изменчивости этих широко распространенных видов.

Лиственница Сукачева встречается в Западной Сибири лишь на границе с крайними восточными районами своего ареала, поэтому в Сибири ее лесосеменное районирование ограничено двумя лесосеменными районами.

Фенотипическое разнообразие видов лиственницы изучено очень детально (Дылис, 1947, 1961; Круклис, Милютин, 1977; Абаимов, Коропачинский, 1984; Ирошников, 2004; Биоразнообразие лиственниц..., 2010 и др.). В результате проведенных исследований описано много форм лиственницы, выделенных по морфологическим, эколого-физиологическим, фенологическим и другим признакам.

Исследования генетического полиморфизма видов лиственницы весьма многочисленны, хотя и не настолько, как сосны обыкновенной или кедра сибирского. Как ни странно, наибольшая часть этих исследований посвящена лиственнице Сукачева – наименее распространенному и в определенной степени дискуссионному виду.

У лиственницы сибирской выявлены особенности генетического полиморфизма популяций из западных и восточных районов ареала (Semerikov et al., 1999). Самый низкий уровень генетической изменчивости обнаружен у популяций *Larix sibirica* из Южного Забайкалья (Ларионова, 1997). Анализ генетической дифференциации лиственницы Гмелина выявил существенные различия между ее географическими популяциями, в частности эвенкийскими и забайкальскими (Яхнева (Орешкова), 2004 и др.). Очень слабо исследован (особенно в сибирской части ареала) генетический полиморфизм наиболее распространенного вида лиственницы – *Larix cajanderi*.

Довольно многочисленны исследования карриологического полиморфизма сибирских видов лиственницы (Муратова, 1995, 2000 и др.). Отмечено, в частности (Седелникова, Пименов,

2007), что максимально высокий для хвойных уровень вариабельности числа хромосом (миксоплоидия) обнаружен в популяциях субарктической расы лиственницы сибирской, произрастающих на северной границе видового ареала, в зоне влияния металлургических предприятий г. Норильска и испытывающих экстремальное суммарное воздействие природных и техногенных факторов. Получены материалы о более значительных показателях длины хромосом и большем размере генома у лиственницы Гмелина по сравнению с лиственницей сибирской (Goryachkina et al., 2013).

В Сибири широко распространены и детально изучены межвидовые гибридные популяции лиственницы (Дылис, 1959; Круклис, Милютин, 1977; Абаимов, 1980; Коропачинский, Милютин, 2006 и др.)

Генетические ресурсы **сосны обыкновенной** *Pinus sylvestris* L. изучены довольно подробно, но многие вопросы еще требуют ответа. Например, дискуссионными являются взгляды на внутривидовую систематику сосны. Географическая изменчивость этого вида изучена хорошо как в географических культурах, так и в природных популяциях, особенно в южных районах Сибири. По лесосеменному районированию в Сибири выделено 33 лесосеменных района сосны обыкновенной.

Большое число исследований посвящено морфологическим формам сосны. Далеко не полный перечень этих форм, выделяемых по таким признакам, как характеристика кроны и ствола, особенности хвои, характер коры, особенности репродуктивных органов, качество древесины, насчитывает примерно 80 названий (Правдин, 1964; Molotkov, Patlai, 1991 и др.). Выявлена эколого-генетическая структура изменчивости сосны в Сибири по ряду морфологических, физиолого-биохимических и других признаков (Тараканов, 2003).

Исследования генетического полиморфизма сосны выявили существенные различия между популяциями как по уровню генетического разнообразия, так и по генетической структуре. Например, значительно дифференцированы друг от друга популяции сосны из южных районов Красноярского края, Хакасии и Тувы (Ларионова, 2002; Экарт и др., 2014 и др.). Относительно однородный генофонд популяций сосны в Якутии отчетливо обособлен от генофонда популяций Средней Сибири и менее – от популяций Забайкалья (Абдуллина, Петрова, 2015).

Кариологический полиморфизм сосны обыкновенной в Сибири (особенно в ее южных районах) изучен очень подробно. Сделан вывод о том, что в пессимальных условиях среды (в частности, в местопроизрастаниях степных и островных боров) в различных тканях сосны появляются хромосомные aberrации, вызванные нарушениями развития (Муратова, Сунцов, 1988; Муратова, 1991 и др.).

Генетические ресурсы *сосны кедровой сибирской*, или кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour, отражены во многих исследованиях, так как у этого вида они важны для разработки мероприятий по повышению не только стволовой, но и семенной продуктивности (с целью заготовки «орехов», развития охотничьего промысла и др.).

Эколого-географическая изменчивость кедра сибирского хорошо исследована, причем установлено, что в горных районах она обусловлена высотно-поясной зональностью. Следует отметить, что у кедра сибирского дифференциация географически удаленных популяций не столь велика, как у других видов хвойных с большим ареалом, что обусловлено сравнительно узкой экологической нишей его произрастания, сильно выраженным обменом генетическим материалом между популяциями, в том числе и за счет переноса семян кедровкой (Брынцев, 2014 и др.). Наиболее ценный генофонд кедра сибирского сосредоточен в южно-таежной подзоне Сибири и в низкогорном (черневом) поясе Алтае-Саянской горной области, где произрастают наиболее продуктивные кедровники (Ирошников, 1985; Титов, 1995 и др.). По лесосеменному районированию в Сибири выделено 28 лесосеменных районов с многочисленными подрайонами.

По мнению Д. В. Политова (2007), уровень генного разнообразия кедровых сосен сокращается в ряду от широко распространенных видов к видам с небольшими ареалами: *Pinus pumila* > *P. korajensis* > *P. sibirica* > *Pinus cembra*.

Проведены многочисленные исследования естественной межвидовой гибридизации между *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (Горошкевич, 1999 и др.).

Детальная кариологическая характеристика кедра сибирского представлена в основном в работах Е. Н. Муратовой (1980 и др.).

Генетические ресурсы *ели сибирской* *Picea obovata* Ledeb. изучены недостаточно. В первую очередь следует отметить, что видовой статус *Picea obovata* до настоящего времени остается дискуссионным. Как самостоятельный вид она

впервые выделена Ледебуром (Ledebour, 1833). Большинство отечественных систематиков (Комаров, 1901, 1934; Бобров, 1974, 1978; Правдин, 1975 и др.) подтверждают видовой статус ели сибирской. В то же время многие исследователи, особенно западно-европейские, считают ель сибирскую не отдельным видом, а подвидом *Picea abies* (L.) Karst. (Svoboda, 1953; Schmidt-Vogt, 1974, 1977; Schmidt, 1989; Krutovskii, Bergmann, 1995 и др.). Некоторые специалисты определяют ель сибирскую как расу ели европейской, т. е. как таксон еще более низкого ранга (Гончаренко и др., 1990). П. П. Попов (1999, 2005) характеризует ели европейскую и сибирскую как отдельные интерградирующие популяционные системы в ранге единого политипического вида *Picea vulgaris* Link. Это предложение, несмотря на неопределенность видовой статус *Picea vulgaris*, заслуживает внимания, так как близко к концепции комплексных видов (Clausen, 1963 и др.) и характеризует комплексы многих других видов древесных растений. В качестве примеров можно назвать *Larix sukaczewii* Dyl. и *Larix sibirica* Ledeb., *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *Larix cajanderi* Mayr, *Pinus sibirica* Du Tour и *Pinus pumila* (Pall.) Rgl. и др.

На территории Сибири выделен 21 лесосеменной район ели сибирской, хотя, на наш взгляд, географическая изменчивость интразонального вида *Picea obovata* перекрывается (особенно в Восточной Сибири) ее экологической подразделенностью, обусловленной приуроченностью к водным артериям: речкам, ручьям и т. п.

Проведенные генетико-популяционные исследования видов ели (Гончаренко, Падутов, 2001) позволили сделать вывод о существовании двух хорошо отличающихся генетически видов *Picea abies* и *P. obovata*. Гибридные популяции *P. x fennica* имеют очень сходный генофонд с *Picea abies* и резко отличаются от *Picea obovata*. По мнению Д. В. Политова (2007), доминирование ели на территории Восточной Европы и Урала во многом обусловлено чрезвычайно высоким размахом генетической изменчивости, связанным с ее гибридным происхождением. Интрогрессия генов позволяет межвидовым гибридным комплексам занимать в пределах ареала самые разнообразные местообитания. Для сравнения в Восточной Сибири ель сибирская, не затронутая гибридизацией, занимает подчиненное положение, встречаясь, как уже отмечено, вблизи ручьев и речек и не выдерживая на остальных территориях конкуренции с другими видами хвойных.

Интересные данные получены в результате изучения внутривидовой генетической изменчивости и дифференциации девяти географических популяций ели сибирской по микросателлитным локусам (Кравченко и др., 2015). Установлено, что наиболее значительные различия в генетической структуре изученных популяций наблюдаются между изолированной популяцией Магадана и другими (Красноярского края, республик Алтай и Бурятия, Иркутской области, Монголии).

Настоящей ботанической и генетико-селекционной загадкой является ель аянская *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. Хотя значительная часть ее ареала находится вне пределов Сибири, насаждения этого вида занимают значительные площади в Якутии, где в некоторых районах она формирует древостои совместно с елью сибирской. По многим морфологическим и другим признакам ель аянская близка к ели сербской, произрастающей на Балканах. К сожалению, генетические исследования популяций этого вида на территории Сибири не проводились.

Генетические ресурсы *пихты сибирской* *Abies sibirica* Ledeb. изучены значительно хуже других сибирских видов хвойных. Нам неизвестны опыты по закладке в Сибири географических культур, лесосеменных плантаций и других лесосеменных объектов этого вида. Поэтому, например, географическая изменчивость пихты изучена слабо и отражена в основном в ее лесосеменном районировании. На территории Сибири выделено 16 лесосеменных районов пихты сибирской, причем это районирование не обосновано специальными экспериментами.

Генетические исследования пихты сибирской выявили невысокий уровень генетической изменчивости этого вида (Семерикова, Семериков, 2006; Экарт, 2006 и др.). Объясняется данная особенность тем, что пихта обладает более узкой экологической амплитудой по сравнению с другими сибирскими видами хвойных. Поэтому она значительно менее, чем другие виды, сокращала свои популяции в сухие и холодные фазы плейстоцена, что привело к снижению эффективного размера популяции и уменьшению генетического разнообразия (Семерикова, Семерикова, 2006). Выявлены генетические различия между уральскими и сибирскими популяциями пихты сибирской. На примере пихтовых лесов Западного Саяна показаны генетические особенности разновысотных популяций пихты сибирской (Экарт, 2006 и др.).

Детальный цитогенетический и кариологический анализ популяций пихты сибирской выявил низкий уровень внутривидового кариологического полиморфизма данного вида (Квитко, 2009).

Из *мягколиственных древесных пород* довольно подробно изучены виды *Populus* и *Betula*, однако исследования в основном направлены на решение таксономических задач. Генетические исследования этих видов отсутствуют. Особого внимания заслуживает выявленный в лесах Новосибирской области клон триплоидной «исполнинской» осины, отличающийся мощным ростом и устойчивостью к гнили (Бакулин, 1966). Несомненно, поиск такой формы осины в других районах Сибири может быть успешным.

Примерно такая же ситуация и с древесными растениями, произрастающими в подлеске и живом напочвенном покрове. Эти растения также изучали в основном с таксономических и сырьевых позиций.

Кариологический полиморфизм хорошо изучен у всех сибирских видов хвойных. При рассмотрении этой проблемы следует отметить, что на примере ели сибирской впервые обнаружены особи голосеменных растений с добавочными хромосомами (Круклис, 1971 и др.). Сделан важный вывод о влиянии экстремальных условий произрастания на уровень изменчивости размера генома хвойных (Седельникова, 2015 и др.).

В целом можно отметить, что наиболее многочисленные исследования направлены на изучение морфологической изменчивости лесобразующих видов, в первую очередь хвойных. В этой проблеме актуальными остаются вопросы наследственной обусловленности тех или иных морфологических признаков. Подобные вопросы касаются также изменчивости других признаков и свойств: фенологических особенностей, смолопродуктивности и др.

Можно отметить характерную с географической точки зрения особенность для всех видов: лучшую изученность их генетических ресурсов в южных районах ареалов и соответственно худшую – в северных, за исключением лиственницы Каяндера, которая не распространена на юге Сибири. Отмеченная закономерность легко объясняется труднодоступностью лесов северных районов Сибири. Конечно, северные леса отличаются, как правило, низкой продуктивностью, однако имеют важное экологическое значение. Кроме того, в большинстве случаев они представлены автохтонными насаждениями, что

повышает ценность их генетических ресурсов. Необходимо также отметить, что исследования видов древесных растений у северных границ их ареалов (как и у южных) являются важным компонентом их адаптивной селекции.

При изучении лесных генетических ресурсов Сибири большое значение имеет анализ особых типов популяций лесообразующих видов, например гибридных (главным образом лиственницы), островных (преимущественно сосны обыкновенной) и др.

Новые перспективы в исследованиях лесных генетических ресурсов Сибири открывают впервые начатые в нашей стране работы по расшифровке геномов древесных растений, в частности лиственницы сибирской и кедра сибирского (Орешкова и др., 2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П. Лиственницы Гмелина и Каяндера (систематика, география, изменчивость, естественная гибридизация): дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: ИЛ СО РАН, 1980. 228 с.
- Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 121 с.
- Абдуллина Д. С., Петрова И. В. Репродуктивная изоляция и аллозимная дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. Якутии и смежных стран // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы IV Междунар. совещ. Барнаул, 2015. С. 6–7.
- Бакулин В. Т. Триплоидный клон осины в лесах Новосибирской области // Генетика. 1966. № 11. С. 58–68.
- Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / А. П. Абаимов и др. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2010. 159 с.
- Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 60–66.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 188 с.
- Брынцев В. А. Селекция сосны кедровой сибирской // Селекция лесных и декоративных древесных растений. М.: МГУЛ, 2014. С. 221–226.
- Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2001. 197 с.
- Гончаренко Г. Г., Потенко В. В., Сидор А. И., Поджарова З. С. Генетическая и фенетическая дифференциация в видовых формах ели европейской // Фенетика природных популяций: мат-лы II Всесоюз. совещ. М., 1990. С. 54.
- Горошкевич С. Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (Pinaceae) в Прибайкалье // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 48–57.
- Дылис Н. В. Сибирская лиственница. Мат-лы к систематике, географии и истории. М.: Изд-во МОИП, 1947. 137 с.
- Дылис Н. В. О генетико-селекционном и ботанико-географическом значении контакта ареалов лиственниц сибирской и даурской // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1959. Вып. 11. С. 3–13.
- Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 137 с.
- Ирошников А. И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедра сибирского // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. С. 8–40.
- Ирошников А. И. Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. Ч. 1. Состояние и перспективы. М., 2004. 184 с.
- Квитко О. В. Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2009. 19 с.
- Комаров В. Л. Класс хвойные (*Coniferales*) // Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. С. 130–195.
- Комаров В. Л. Флора Маньчжурии // Избр. соч. Т. 3, ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 524 с.
- Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2006. 223 с.
- Кравченко А. Н., Экарт А. К., Ларионова А. Я. Внутривидовая изменчивость и дифференциация природных популяций ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. по микросателлитным локусам // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы IV Междунар. совещ. Барнаул, 2015. С. 90–91.
- Краткий словарь терминов по лесной генетике, селекции и семеноводству / Сост. Л. И. Милютин. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2014. 91 с.
- Круклис М. В. Кариологические особенности *Picea obovata* // Лесоведение. 1971. № 2. С. 75–84.
- Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
- Ларионова А. Я. Генетическая изменчивость лиственницы сибирской из Южного Забайкалья // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья: тез. докл. Чита, 1997. С. 100–101.
- Ларионова А. Я. Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Генетика. 2002. Т. 38. № 12. С. 1641–1647.

- Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР. М., 1982. 368 с.
- Муратова Е. Н. Кариотипы сосен группы *Сembra* // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 1130–1138.
- Муратова Е. Н. Хромосомные мутации у сосны обыкновенной в Южном Забайкалье // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 5. С. 680–699.
- Муратова Е. Н. Кариосистематика семейства Pinaceae Lindl. Сибири и Дальнего Востока: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1995. 32 с.
- Муратова Е. Н. В-хромосомы голосеменных // Усп. совр. биол. 2000. Т. 120. № 5. С. 452–465.
- Муратова Е. Н., Сунцов А. В. Особенности кариотипа и хромосомные aberrации // Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1988. С. 27–74.
- Орешкова Н. В., Путинцева Ю. А., Кузмин Д. А., Шаров В. В., Бирюков В. В., Дейч К. О., Ибе А. А., Шилкина Е. А., Крутовский К. В. Секвенирование и сборка геномов лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. и сосны сибирской кедровой *Pinus sibirica* Du Roi и предварительные данные анализа // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы IV Междунар. совещ. Барнаул, 2015. С. 127–129.
- Политов Д. В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии: дис. ... д-ра биол. наук. М.: Ин-т общ. генетики им. Н. И. Вавилова РАН, 2007. 303 с.
- Попов П. П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1999. 169 с.
- Попов П. П. Ель европейская и сибирская. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 237 с.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 190 с.
- Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука. 1975. 198 с.
- 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 у лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. на Таймыре // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 244–247.
- Семерикова С. А., Семериков В. Л. Генетическая изменчивость и дифференциация популяций пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. по аллозимным локусам // Генетика. 2006. Т. 42. № 6. С. 783–792.
- Тараканов В. В. Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Красноярск, 2003. 44 с.
- Титов Е. В. Селекция сосны кедровой сибирской на семенную продуктивность: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Брянск, 1995. 45 с.
- Экерт А. К. Эколого-генетический анализ популяций пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2006. 17 с.
- Экерт А. К., Ларионова А. Я., Зацепина К. Г., Кравченко А. Н., Жамьянсурен С., Тихонова И. В., Тараканов В. В. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии // Сиб. экол. журн. 2014. Т. 21. № 1. С. 69–78.
- Яхнева (Орешкова) Н. В. Генетико-таксономический анализ популяций лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2004. 16 с.
- Clausen J. Tree lines and germ plasm – a study in evolutionary limitation // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1963. V. 50. N. 5. P. 860–869.
- Goryachkina O. V., Badaeva E. D., Muratova E. N., Zelenin A. F. Molecular cytogenetic analysis of Siberian *Larix* species by fluorescence in situ hybridization // Plant. Syst. Evol. 2013. V. 299. P. 471–479.
- Krutovskii K. V., Bergmann F. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian *Picea obovata* Ledeb. Spruce species studied by isozyme loci // Heredity. 1995. V. 74. P. 464–480.
- Ledebour C. P. Flora altaica. Bd. 4. 1833. 201 s.
- Molotov P. I., Patlai I. N. Systematic position within the genus *Pinus* and intraspecific taxonomy // Genetics of Scots Pine / M. Giertych, C. Mátyás (Eds.). Budapest: Akadémiai Kiadó, 1991. P. 31–40.
- Schmidt P. A. Beitrag zur Systematic und Evolution der Gattung *Picea* A. Dietr. // Flora. 1989. V. 182. N. 5–6. S. 435–461.
- Schmidt-Vogt H. Die systematische Stellung der gemeinen Fichte *Picea abies* (L.) Karst und der sibirischen Fichte *Picea obovata* Ledeb. in der Gattung *Picea* // Allg. Forst- und Jagdzeitung. 1974. H. 3–4. S. 45–60.
- Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Bd. 1. Taxonomy, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften. Hamburg, Berlin: Paul Parey, 1977. 647 s.

Semerikov V. L., Semerikov L. F., Lascoux M. Intra- and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. Species // *Heredity*. 1999. V. 82. P. 193–204.

Svoboda, P. Lesní dřeviny a jejich porosty. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1953. Č. 1. 441 s.

STUDY OF SIBERIAN FOREST GENETIC RESOURCES

L. I. Milyutin

V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 669936 Russian Federation

E-mail: milyutin@ksc.krasn.ru

Forest genetic resources are the aggregate of genofonds of native and cultivar populations of forest woody plants, valuable really or potential for specific territory (A brief dictionary... 2014). Forest genetic resources are studied in practice in most cases on example of forest-forming woody plants. It is necessary to consider of study of these resources in two positions: taxonomic and geographic. Forest forming coniferous species are studied best of all from the taxonomic point of view taking into account biodiversity. Genetic polymorphism is studied most in detail with such species as *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Larix sukachevii*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*. Populations of *Larix gmelinii*, *Larix cajanderi*, *Picea ajanensis* are studied considerable worse. Materials about genetic polymorphism of forest forming foliage species – representative of genera *Betula* and *Populus* are absent. Caryological polymorphism is studied sufficiently well in all Siberian conifer species. It should be noted especially attached to examination of this problem, that individuals with B-chromosome were discovered first by gymnosperms as an example *Picea obovata*. Discovery in Siberia of triploid asp deserve special attention. Geographic variability is shown most broadly in the investigations of *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*. These investigations were conducted both in natural populations and in provenance trials. Such investigations of another conifer and foliage species either are shown by separate fragments or are absent at all. Geographic variability is shown in a large measure in the operative forest seed sources regionalization. Numerous investigations directed to the analysis of morphological variability are conducted by all forest forming species in the first place by conifers. Questions of hereditary determination of either signs remain in this problem. Similar questions concern the variability of other signs: phenological peculiarities, resin productivity etc. It can be noted from the geographic point of view. General typical peculiarity for all species: best study of forest genetic resources in the south regions and worse study in the north regions. This fact concerns all species with the exception of *Larix cajanderi*, which does not grow in the south regions of Siberia. Noted regularity is explained simply of more difficult availability of forests in the north Siberian regions. Certainly the north forests are characterized as a general rule by bad productivity, but they have great ecological importance. Besides that, north forests are represented in most cases by autochthonous stands that raise value of their genetic resources. It is necessary to note too that investigations of species of woody plants near the north edge of their range (by south range edge, too) are an important component of the adaptive breeding of their species. It is necessary to take into account by analysis of Siberian forest genetic resources specifics of different types of woody plants populations: isolated insular populations outside the main areas, hybrid populations in the zones of natural intraspecific hybridization etc.

Keywords: forest genetic resources, geographic and morphological variability, genetic and caryological polymorphism, Siberia.

How to cite: Milyutin L. I. Study of Siberian forest genetic resources // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 3: 3–9 (in Russian with English abstract).