

# ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО



УДК 533.6:628.5

**В.В. Реуцкая,  
Ю.Ф. Арэфьев**

## ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

**Ключевые слова:** генетическое разнообразие, Среднерусская лесостепь, внутривидовое разнообразие, наследственность.

### Введение

Генетическое разнообразие по существу характеризует определённый уровень генотипической гетерозиготности, полиморфизм популяций. Среди составных блоков биоразнообразия лесных экосистем генетическое разнообразие наименее изучено. В то же время во многих случаях генетическая структура основных лесобразующих пород может иметь определяющее значение для приспособления древесных пород к разнообразным условиям произрастания. Генетическое разнообразие является основой коадаптации хозяйственных и паразитических популяций, формирования устойчивых биосоциальных отношений, основой естественного отбора, микроэволюционных процессов, эволюции.

### Объекты и методика исследования

Исследования проводились в крупнейших лесных массивах Среднерусской лесостепи – Шиповом лесу и Усманском бору. Шипов лес является наиболее типичной дубравой подзоны южной лесостепи. Высокими наследственными качествами отличаются и жёлуди шиповского дуба.

По ландшафтному районированию Шипов лес находится на юго-восточной окраине лесостепной провинции Среднерусской возвышенности, в подзоне южной лесостепи. Наиболее распространёнными типами леса являются снытьевая дубрава (31,8%) и снытьево-осоковая дубрава (41,2%). Снытьевая дубрава ( $D_2$ ) произрастает на высокоплодородных почвах плато или очень пологих склонах всех экспозиций. Преобладают мощные черноземы, темно-серые и темно-коричневые суглинки на глубоких (до 15–20 м) лессовидных отложениях. Бонитет Ia. В первом ярусе преобладает дуб черешчатый с примесью ясеня и клена, липы и осины. Второй ярус состоит из клена полевого, липы, ильма и

яблони. Подлесок густой состоит из лещины, клена полевого, реже бересклета европейского и бородавчатого. Травяной покров хорошо развит. Преобладает сныть. Кроме этого встречаются копытень, ясменник, звездчатка, реже сочевник, медуница, купена, осока волосистая. Насаждения отличаются высоким уровнем композиционного разнообразия.

Снытьево-осоковая дубрава (Д<sub>2.1</sub>) занимает среднеплодородные почвы на пологих склонах разных экспозиций. Преобладают среднетощие черноземы, серые и коричневые суглинистые и глинистые на глубоких лессовидных отложениях. Первый ярус представлен дубом (II) с примесью ясеня и клена; второй ярус – клен полевой, остролистный, ильм, липа, яблоня и груша. Подлесок средней густоты, состоит из лещины, клена полевого, татарского, бересклета европейского и бородавчатого. Травяной покров относительно хорошо развит, с преобладанием сныти, осоки и звездчатки. Реже встречается ясменник, гравилат, единично фиалка, будра, копытень.

Усманский бор является крупным лесным массивом Среднерусской лесостепи, расположен по левому берегу реки Воронеж и между ее притоками – Усманью, Ивницей. По расположению он входит в Левобережный придолинно-террасный район подзоны типичной лесостепной провинции Окско-Донской низменности.

Чаще других здесь встречаются дубняки осоковые, осоково-снытевые и черемухово-снытевые. Первый ярус в них образован старовозрастным (до 150 лет) дубом с небольшой примесью ясеня; вто-

рой – кленом остролистным, липа; в третьем – кленом полевым. В подросте встречаются клен остролистный, дуб, ясень, вяз, липа и другие породы, в густом подлеске – лещина, бересклет, черемуха. Почва густо поросла снытью, осокой волосистой, звездчаткой, копытнем, медуницей и другими характерными для дубрав травами.

История освоения дубовых лесов Усманского бора сходна с историей освоения Шиповской дубравы. И здесь в основном преобладают порослевые насаждения с некоторым включением семенных древостоев. Значительную часть насаждений составляют лесные культуры.

Таким образом, оба объекта – дубравы Шипова леса и дубравы Усманского бора имеют определенную общность. Основное различие – географическое расположение (Шипов лес является самым южным лесным массивом в Среднерусской лесостепи, у Усманского бора – более северное положение), и тот факт, что Усманский бор подвержен более сильной рекреационной нагрузке, говорит о том, что санитарно-патологическое состояние древостоев дуба в Усманском бору ниже, чем в Шиповом лесу. Исследования проводились в осоко-снытьевых насаждениях обоих лесных массивов.

### Результаты исследования

В таблице 1 представлены результаты сравнительной оценки аллельного и генного разнообразия насаждений дуба черешчатого (*Quercus robur*) в Шиповом лесу и Усманском бору.

Таблица 1

Аллельное и генное разнообразие насаждений *Quercus robur* в Шиповом лесу и Усманском бору

Исследуемый локус	Число аллелей	
	Шипов лес	Усманский бор
<i>Phosphoglucose-Isomerase-B</i>	4	2
<i>Isocitrat-Dehydrogenase-B</i>	3	3
<i>Aminopeptidase-B</i>	7	3
<i>Glutamai-Dehydrogenase</i>	3	3
<i>6-Phosphogluconat-Dehydrogenase-B</i>	2	2
<i>Saure Phosphatase-A</i>	2	2
<i>Saure Phosphatase-C</i>	3	3
<i>NADH-Dehydrogenase-A</i>	3	3
<i>NADH-Dehydrogenase-B</i>	4	4
<i>Menation-Reductase</i>	4	2
<i>Phosphatglucomutase-A</i>	4	2
<i>Aspartataminotransferase-B</i>	3	3
Генное разнообразие ( $\Sigma$ )	42	32
Аллель/локус (в среднем)	3,5	2,7

Лабораторный анализ проведен в отделе защиты леса Высшей лесной школы Эберсвальде (*Eberswalde, FRG*). Оценивались 10 энзимных систем 100 деревьев от каждого исследуемого насаждения.

Как следует из данных таблицы 1, насаждения дуба черешчатого в Шиповом лесу отличаются более высоким уровнем генетического разнообразия по сравнению с насаждениями дуба черешчатого в Усманском бору (генное разнообразие 42, среднее число аллелей 3,5 против генного разнообразия 32, среднего числа аллелей 2,7).

Интерпретация результатов сравнительной оценки аллельного и генного разнообразия насаждений дуба черешчатого в Шиповом лесу и Усманском бору заключается в следующем: снижение генетического разнообразия главной лесобразующей породы (дуба черешчатого) коррелирует со снижением уровня биорезистентности и общей стабильности насаждений дуба черешчатого. Этот вывод соответствует литературным данным: возможно, большее генетическое разнообразие популяций лесобразующих пород является предпосылкой экологической стабильности настоящих лесов и их будущих поколений [1, 2]. Сохранение генетических ресурсов имеет решающее значение для развития биологического разнообразия. Эволюция биосферы, постоянно происходящая на всех уровнях жизни, базируется прежде всего на генетических процессах, мутациях и рекомбинациях. В этом основа для приспособления, естественного отбора в многообразных условиях жизни.

Снижение генетического разнообразия главных лесобразующих пород неизбежно ведёт к потере биорезистентности, общей стабильности устойчивого развития насаждений, снижению эффективности их защитных, экологических, экономических и социальных функций.

Генетическая инвентаризация, основанная на исследовании сравнительного состава изоэнзимов генных локусов, является наиболее эффективным современным методом получения информации о генетической внутривидовой изменчивости взрослых насаждений.

О внутривидовой изменчивости лесных древесных растений можно судить на основе оценки коэффициента наследуемости в узком смысле. Определялась жизнеспособность самосева сосны в очагах корневой губки (*Heterobasidion annosum*) и материнских деревьев в приле-

гающей периферийной части очагов патогенна в Усманском бору. Расчёт  $h^2$  проводился по модифицированной нами формуле Шварца-Уирдена:

$$h^2 = V_o / V_p$$

где  $h^2$  – коэффициент наследуемости в узком смысле фактора жизнеспособности;

$V_o$  – средняя жизнеспособность потомств (*offspring*);

$V_p$  – средняя жизнеспособность родительских деревьев (*parents*).

Результаты оценки  $h^2$  устойчивости сосны обыкновенной к корневой губке в Усманском бору представлены в таблице 2.

Как следует из данных таблицы 2, уровень наследуемости жизнеспособности сосны в очагах корневой губки в ювенильной стадии достаточно высок ( $h^2 = 0,74$ ). Этот уровень наследуемости позволяет прогнозировать эффективность селекции сосны на устойчивость к корневой губке в насаждениях Усманского бора.

С позиций генетического разнообразия представляет интерес фенотипический признак «цвет семян» древесных пород. Нами изучалась изменчивость по признаку «цвет семян» в сосновых насаждениях Усманского бора в сравнении с Хреновским бором.

Были выделены две расы сосны по цвету семян: чёрносеменная и светлосеменная. Сбор семян – популяционный. Результаты исследований представлены в таблице 3.

Из данных таблицы 3 следует, что дисперсия признака «цветосеменные расы сосны обыкновенной» в природном лесу значительно выше, чем в монокультурах, как в Хреновском бору, так и в Усманском. В то же время различие дисперсий отдельно в пределах монокультур и отдельно в пределах естественных насаждений между Хреновским бором и Усманским статистически недостоверно.

Биологический смысл результатов приведенной таблицы в том, что в искусственно созданных насаждениях снижается фенотипическая изменчивость, определённую часть которой составляет генотипическая изменчивость. Этот факт имеет негативное значение не только для настоящего насаждения, но и особенно для будущих поколений лесобразующих пород. Практический вывод заключается в том, что при создании насаждений следует проектировать повышение генотипического как составную часть фенотипиче-

ского разнообразия. При этом существенно учитывать хозяйственно-ценные признаки вводимых в насаждение биотипов древесных пород. Применительно к цветосеменным расам сосны обыкновенной надо иметь в виду, что светлые семена обладают более высокими абсолютными значениями хозяйственно ценных признаков.

В заключение следует отметить, что генетическая составляющая общего биологического разнообразия исключительно важна для устойчивого развития насаждений, особенно с позиций паразито-хозяйственных отношений. Флор первым занялся целью изучить генетику обоих компонентов системы «хозяин-патоген», конкретно – «*Linum usitatissimum* – *Melampsora lini*» [3]. Он пришёл к выводу о том, что каждому гену, обуславливающему резистентность хозяйственного растения, соответствует ген патогена, обуславливающего вирулентность патогена. Другими

словами, существуют косвенное генетическое взаимодействие между хозяином и патогеном. Пирсон показал, что отношения между хозяином и паразитом индуцируют генетический полиморфизм в популяциях обоих партнёров [4]:

$$\frac{w_1}{w_0} = 1 - s_1,$$

где  $w_1$  – приспособленность хозяйственного растения;

$w_0$  – приспособленность паразита;

$s_1$  – селекционный коэффициент хозяйственного растения.

Оценка этого соотношения на фенотипическом уровне при сравнении поражаемости дуба черешчатого (*Quercus robur*) и распространения базидиокарпов его патогена – ложного дубового трутовика (*Phellinus robustus*) представлена в таблице 4.

Таблица 2

Наследуемость в узком смысле жизнеспособности сосны ( $h^2$ ) в очагах корневой губки

№ пробы	n	$V_o$	n	$V_p$
1	15	2,1	35	2,1
1	18	2,0	28	3,0
2	24	2,2	34	2,2
3	16	1,8	36	2,8
4	14	1,6	24	3,6
5	12	2,4	32	2,4
6	21	2,3	31	2,3
7	23	1,7	33	2,7
8	16	1,6	36	3,6
9	15	1,9	15	2,9
10	11	2,7	23	3,7
11	10	2,8	18	2,8
12	18	2,0	18	3,0
13	14	2,1	24	2,1
14	16	2,3	26	3,3
15	8	3,1	18	3,1
16	12	2,8	16	3,8
	$\Sigma = 263$	Ср. = 2,3	$\Sigma = 447$	Ср. = 3,1
$h^2 = 2,3 : 3,8 = 0,74$				

Примечание. Определение  $V_o$  и  $V_p$  на уровне значимости  $\alpha = 0,05$ .

Таблица 3

Сравнение дисперсий  $S^2$  по цветосеменным расам (чёрно-семенной и светлосеменной) сосны обыкновенной в монокультурах и естественных насаждениях Хреновского и Усманского боров ( $\alpha = 0,05$ ;  $n_1 = n_2 = 500$ ; возраст 80-90 лет)

Лесной массив	Характер насаждений		Критерий Фишера	
	монокультуры	смешанный лес	$F_{fact}$	$F_{tab}$
Хреновской бор	16,40	32,62	1,99	1,56
Усманский бор	18,20	34,10	1,87	
Критерий Фишера	1,11	1,05		

Корреляционное отношение ( $\eta$ ) между уровнями фенотипического разнообразия *Quercus robur* ( $D_A$ ) и *Phellinus robustus* ( $D_{Ph}$ )

Исследуемые параметры	n число наблюдений	$\eta$ корреляционное отношение	m ошибка корреляционного отношения	$\alpha$ уровень значимости, %
$D_A \div D_{Ph}$	12	0,82	$\pm 0,06$	5

Как следует из данных таблицы 4, корреляционное отношение (0,82) существенно при 5%-ном уровне значимости. Биологический смысл данного феномена во взаимосвязанности биоразнообразия компонентов паразито-хозяйной системы «древесное растение – паразит».

Таким образом, уровень генетического разнообразия дубовых насаждений коррелирует с уровнем их биорезистентности и общей стабильности; возможно, большее генетическое разнообразие популяций лесообразующих пород является предпосылкой экологической стабильности настоящих лесов и их будущих поколений; сохранение генетических ресурсов имеет решающее значение для развития биологического разнообразия. Уровень наследуемости жизнеспособности сосны в очагах корневой губки в ювенильной стадии достаточно высок ( $h^2 = 0,74$ ), что позволяет прогнозировать эффективность селекции сосны на устойчивость к корневой губке в сосновых насаждениях Усманского бора. Корреляционное отношение между уровнями фенотипического разнообразия

*Quercus robur* и его патогеном *Phellinus robustus* проявляется на уровне 0,82.

**Библиографический список**

1. Stöcker G. Beiträge zur Strukturanalyse natürlicher und forstlich bestimmter Fichten-Ökosysteme im Nationalpark Hochharz / G. Stöcker, A. Rommerskirchen // Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie. 1/2002. Band 36. 2002. – S. 6-13.
2. Zaspel I. Waldschäden und genetische Strukturen in Beständen einheimischer Eichenarten / I. Zaspel, H. Hertel, T. Stauber // Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie. – 2002. – № 3. – S. 111-115.
3. Flor H.H. Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini* / H.H. Flor // Phytopathology. –1942. – № 32. – P. 653-669.
4. Person C. The gene-for-gene concept / C. Person, D.J. Samborski and R. Rohringer // Nature. – 1962. – № 194. – P. 561-562.



УДК 630\* 634.231.232

**М.М. Семьшев\*,  
А.А. Маленко**

**ОПТИМАЛЬНОЕ РАССТОЯНИЕ КОНКУРЕНТНОГО ВЛИЯНИЯ «СОСЕДЕЙ»  
НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ДЕРЕВЬЕВ  
В ИСКУССТВЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ СОСНЯКАХ**

**Ключевые слова:** лесное насаждение, индексы конкуренции, фитомасса дерева, годичный прирост ствола, естественный сосняк, культуры сосны, аллометрические уравнения.

**Введение**

При исследовании биопродуктивности деревьев в насаждениях большую роль играет учет влияния конкурентных отношений, связанных с характером размещения деревьев на площади. По мнению

\* Научный руководитель – проф. В.А. Усольцев.