



Обзорная статья

УДК 630*233(470.1/.2)

DOI: 10.37482/0536-1036-2022-6-9-37

Современное состояние селекции и семеноводства хвойных пород

Б.В. Раевский^{1,2}✉, *д-р с.-х. наук*; *ResearcherID: K-6424-2018*,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1315-8937>

Р.В. Игнатенко², *канд. биол. наук*; *ResearcherID: A-7616-2019*,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9608-9465>

Е.В. Новичонко^{1,2}, *канд. биол. наук*; *ResearcherID: J-4819-2018*,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3676-9869>

В.М. Прокопюк², *аспирант*; *ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5133-3230>*

К.К. Куклина², *аспирант*; *ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5567-9549>*

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910; raevsky@krc.karelia.ru[✉], enovichonok@inbox.ru

²Отдел комплексных научных исследований Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910; raevsky@krc.karelia.ru, ocean-9@mail.ru, enovichonok@inbox.ru, viktoria_pro@krc.karelia.ru, kuklinovskaya@mail.ru

Поступила в редакцию 22.12.20 / Одобрена после рецензирования 24.03.21 / Принята к печати 25.03.21

Аннотация. Проанализирована и обобщена информация по селекции и селекционному семеноводству основных лесообразующих и важных в коммерческом отношении для стран Северной Европы и России пород: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) N. Karst). Показано, что в таких странах, как Швеция и Финляндия, за последние 40–50 лет полностью завершён первый (начальный) цикл плюсовой селекции и активно осуществляются работы второго цикла. В аспекте селекционного семеноводства это означает постепенную замену лесосеменных плантаций I порядка на лесосеменные плантации повышенной генетической ценности – I,5 и II порядков. К середине XXI столетия прогнозируется повышение продуктивности вновь создаваемых искусственных древостоев по запасу стволовой древесины на 20–25 % за счет селекционной работы. В европейской части России в последней трети XX столетия начат первый цикл плюсовой селекции, который, к сожалению, не был завершён. Однако проведены успешные и местами достаточно масштабные работы по фенотипическому отбору в естественных насаждениях плюсовых деревьев и закладке лесосеменных плантаций I порядка, сформирована селекционная популяция I. Последнее позволяет заложить необходимые площади мультипликационных популяций повышенной генетической ценности – лесосеменные плантации I,5 порядка. Хотя достичь этого во многих субъектах Северо-Западного федерального округа невозможно по причине недостаточного количества отобранных плюсовых деревьев, а главное – крайне малой площади испытательных культур. В настоящее время подавляющее большинство первоначально отобранных плюсовых деревьев остаются не проверенными по потомству, что блокирует возможность дальнейшего развития системы плюсовой селекции. В России также отсутствует специальное селекционное районирование основных лесообразующих пород, обеспечивающее пространственную организацию проведения селекционных работ и использования семян с лесосеменных плантаций. Для достижения

© Раевский Б.В., Игнатенко Р.В., Новичонко Е.В., Прокопюк В.М., Куклина К.К., 2022

Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

прогресса в данном направлении необходимо разработать федеральную программу по сохранению и рациональному использованию лесных генетических ресурсов РФ в совокупности с рядом подпрограмм по генетическим исследованиям и селекции важнейших видов-лесообразователей с учетом современных достижений в области молекулярной генетики и биотехнологии.

Ключевые слова: лесная селекция, лесосеменные плантации, испытательные культуры, селекционное семеноводство, плюсовые деревья, лесная селекция в Швеции, лесная селекция в Финляндии, лесная селекция в России, Северо-Западный федеральный округ, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*

Благодарности: Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИЛ и ОКНИ КарНЦ РАН при частичной поддержке НОЦ «Российская Арктика: новые материалы, технологии и методы исследования».

Для цитирования: Раевский Б.В., Игнатенко Р.В., Новичонко Е.В., Прокопюк В.М., Куклина К.К. Современное состояние селекции и семеноводства хвойных пород // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 6. С. 9–37. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-6-9-37>

Review article

The Current State of Conifer Species Breeding and Seed Production

Boris V. Raevsky^{1,2✉}, Doctor of Agriculture; ResearcherID: [K-6424-2018](https://orcid.org/0000-0002-1315-8937),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1315-8937>

Roman V. Ignatenko², Candidate of Biology; ResearcherID: [A-7616-2019](https://orcid.org/0000-0001-9608-9465),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9608-9465>

Elena V. Novichonok^{1,2}, Candidate of Biology; ResearcherID: [J-4819-2018](https://orcid.org/0000-0003-3676-9869),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3676-9869>

Victoria M. Prokopiuk², Postgraduate Student; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5133-3230>

Kira K. Kuklina², Postgraduate Student; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5567-9549>

¹Forest Research Institute of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185000, Russian Federation; raevsky@krc.karelia.ru✉, enovichonok@inbox.ru

²Department of Multidisciplinary Scientific Research of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185000, Russian Federation; raevsky@krc.karelia.ru, ocean-9@mail.ru, enovichonok@inbox.ru, viktoria_pro@krc.karelia.ru, kuklinovskaya@mail.ru

Received on December 22, 2020 / Approved after reviewing on March 24, 2021 / Accepted on March 25, 2021

Abstract. The article analyzes and summarizes information on breeding and seed production of the main forest-forming and commercial species for the countries of Northern Europe and Russia: Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst). It is shown that in the last 40–50 years Sweden and Finland have completed the first (primary) cycle of plus-tree breeding, and the second cycle is being actively pursued. In terms of seed production, this means a gradual replacement of the 1st generation forest seed orchards with the forest seed orchards of enhanced genetic value (of 1.5 and 2nd generation). By the middle of the 21st century, the productivity of new artificial stands is expected to increase by 20–25 % in terms of stem wood stock due to breeding work. Successful and quite large-scale works were undertaken in plus trees phenotypic breeding and forest seed orchards (1st generation)



planting in some regions of European Russia in the last third of the 20th century. However, even this first (primary) cycle of plus-tree breeding has not been fully completed. The latter makes it possible to lay out the necessary areas of multiplicative populations of increased genetic value – forest seed orchards of the 1.5 generation. Although this is impossible to achieve in many subjects of the Northwestern Federal District due to the insufficient number of selected plus trees and, most importantly, the extremely small area of progeny tests. At present, the vast majority of initially selected plus trees were not genetically tested, which hinders the possibility of further development of the plus-tree breeding system. Russia also lacks special breeding zoning of the main forest-forming species, providing a spatial organization of breeding work and the use of seeds from forest seed orchards. A federal program for the preservation and sustainable management of forest genetic resources of the Russian Federation, together with a number of subprograms for genetic research and breeding of the most important forest-forming species, should be developed to achieve progress in this direction, considering current advances in molecular genetics and biotechnology.

Keywords: forest tree breeding, forest seed orchards, progeny tests, breeding seed production, plus trees, forest breeding in Sweden, forest breeding in Finland, forest breeding in Russia, Northwestern Federal District, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*

Acknowledgments: Financial support of the research was provided by the federal budget for the state assignment of the Forest Research Institute and the Department of Multidisciplinary Scientific Research of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences with partial support of the World-class Scientific and Educational Center “Russian Arctic: New Materials, Technologies and research Methods”.

For citation: Raevsky B.V., Ignatenko R.V., Novichonok E.V., Prokopiuk V.M., Kuklina K.K. The Current State of Conifer Species Breeding and Seed Production. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2022, no. 6, pp. 9–37. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-6-9-37>

Россия как страна, обладающая богатейшими лесными ресурсами, при условии перевода своего лесного сектора на интенсивный путь развития и реализации новых возможностей, создаваемых лесной биоэкономикой, способна внести существенный вклад в достижение целей глобального устойчивого развития, а также в решение проблем изменения климата. Значительный прогресс здесь может быть достигнут посредством сокращения концентрации углекислого газа в атмосфере, ускорения процессов декарбонизации экономики, улучшения социально-экономической обстановки на территории сельских поселений лесной зоны и сохранения окружающей среды. Важнейшей предпосылкой реализации названной парадигмы является неуклонное повышение продуктивности вновь создаваемых искусственных насаждений в расчете на длительную перспективу. В данном аспекте лесная селекция рассматривается как один из самых эффективных и экологически безопасных способов увеличения объемов производства древесины, повышения устойчивости лесных экосистем к комплексу неблагоприятных абиотических и биотических факторов.

В России назрела необходимость возрождения всей системы селекционного семеноводства основных лесообразующих пород и перевода ее на новый, качественно более высокий уровень. Для теоретического обоснования данного процесса следует выполнить критический анализ современного состояния и оценку перспектив развития лесной селекции в странах Европы, занимающих передовые позиции в лесохозяйственной науке и практике. В настоящей статье представлена информация о масштабных и долговременных программах

по селекции сосны обыкновенной и ели европейской на территории Швеции и Финляндии, которые являются ближайшими соседями регионов Северо-Западного федерального округа РФ (СЗФО), а также информация о современном состоянии селекции указанных видов на Северо-Западе России.

Особенности селекционной работы с хвойными древесными видами. Под системой селекции обычно понимается комплекс взаимосвязанных и последовательных этапов селекционной работы (отбор, скрещивание, размножение), который в конечном итоге приводит к направленному генетическому сдвигу (увеличению частот нужных аллелей и их сочетаний) в популяциях. Селекция растений традиционно осуществляется в 2 основных направлениях. Так называемая синтетическая селекция базируется на получении новых форм путем полиплоидии, гибридизации, индуцированного мутагенеза, а также с помощью методов генетической инженерии. Например, в 1935 г. известный селекционер Н. Nilsson-Ehle обнаружил гигантское дерево осины в лесах южной Швеции. Дерево оказалось триплоидом. Nilsson-Ehle убедил многих авторитетных лесоводов в необходимости создать ассоциацию по селекции таких основных лесобразующих пород, как сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и ель европейская (*Picea abies* (L.) Н. Karst), на основе полиплоидии. Однако триплоиды сосны и ели оказались карликовыми формами. В дальнейшем это объяснилось тем, что виды характеризуются различными эволюционно сложившимися оптимальными уровнями полиплоидии [33].

В 50–60-х гг. XX столетия большие надежды возлагались на индуцированный мутагенез. Однако химические мутагены и радиоактивные излучения порождали широкий спектр летальных и полuletальных мутаций. При этом желательной мутации в конкретном локусе добиться не удавалось. Специфические особенности древесных растений таежной зоны: относительно медленный рост, позднее вступление в генеративный период и длительный онтогенез – пока не позволяют широко применять в лесной селекции методы синтетической селекции, хотя есть и весьма обнадеживающие результаты [1, 3, 19].

Направление «аналитической селекции», основанное на отборе исходного материала из естественного формового разнообразия природных популяций, по-прежнему остается преобладающим в улучшении лесных древесных растений. J. Dietrichson [31] выделил начальные этапы селекционной работы с древесными растениями таким образом: выбор наиболее подходящего вида (породы) с возможной наибольшей продуктивностью; поиск лучших рас в пределах ареала вида; поиск лучших древостоев (насаждений) в пределах лучших рас; отбор в лучших древостоях (насаждениях) лучших экземпляров с высокой генетической ценностью.

Анализируя обозначенные J. Dietrichson этапы, необходимо сфокусировать внимание на следующем. Видовой состав древесной флоры бореальных лесов Европы нельзя назвать богатым главным образом вследствие сравнительно короткого временного промежутка с момента завершения последнего плейстоценового оледенения до настоящего времени. Селекционеры стран Северной Европы в этом аспекте крайне ограничены: единственными аборигенными хвойными лесобразующими породами здесь являются сосна обыкновенная и ель обыкновенная.

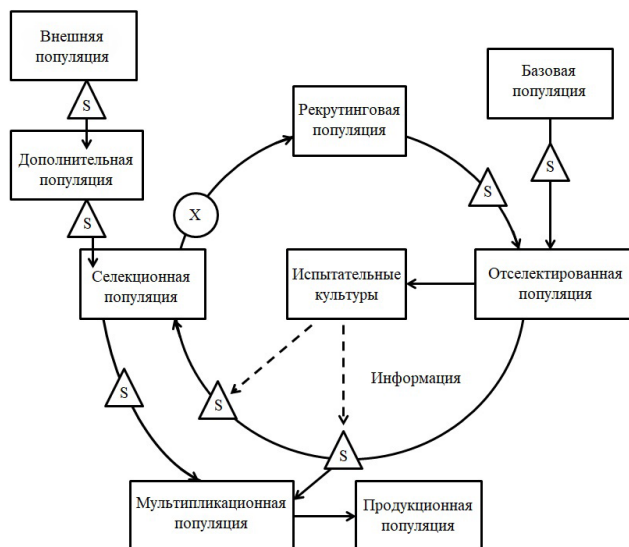
Длительное время первенство по хозяйственной значимости неоспоримо принадлежало сосне. Однако в связи с бурным развитием целлюлозно-бумажной промышленности экономическая ценность еловой древесины начиная со второй половины XX столетия практически не уступает сосновой. Что касается выбора лучших рас (климатипов), то результаты многолетних испытаний в географических культурах за редким исключением свидетельствуют в пользу местных климатипов как самых адаптированных и успешных [15, 16, 35, 37]. Ель обыкновенная в силу особенностей своего послеледникового расселения и гибридной природы североευропейских популяций (*Picea × fennica* Rgl. Kom), сформировавшихся в зоне интрогрессивной гибридизации ели европейской и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), может быть отнесена к числу исключений [17, 36].

Сосна обыкновенная представляет собой пример непрерывной географической изменчивости популяционных систем, где мутации генетической структуры, фенотипических признаков и свойств при отсутствии выраженного горного рельефа происходят плавно (клинально), распространяясь преимущественно в субмеридиональном направлении вслед за изменением фотопериода и других макроклиматических параметров. В силу этого отнесение происхождения (провениенции) той или иной породы к числу «местных» будет определяться лесосеменным районированием и селекционным зонированием территории страны или региона.

Максимальные шансы попасть в категорию лучших (плюсовых) имеют насаждения, сформировавшиеся в оптимальных для данного вида почвенно-гидрологических условиях. Наибольшая неопределенность результата возникает на этапе отбора лучших экземпляров селективируемой породы. Хозяйственно-ценные количественные признаки деревьев экологически лабильны, а многие их габитуальные параметры (толщина, длина ветвей и т. п.) в силу произрастания в густом древостое остаются скрытыми. Поэтому всегда есть вероятность, что выдающийся фенотип того или иного экземпляра является следствием случайно сложившейся для данной особи благоприятной эколого-фитоценотической обстановки. Таким образом, мероприятия по оценке наследственности плюсовых деревьев (ПД) являются обязательными в любом цикле селекции, начиная с базового.

Научная лесная генетика и селекция возникли в конце XIX – начале XX столетия, когда в Европе были проведены значительные опыты по селекции лесных древесных пород, связанные главным образом с изучением и использованием географической формы изменчивости. Особенно активно селекционная работа развернулась с 1936 г. после II мирового съезда лесоводов, на котором S. Larsen представил доклад о клоновых семенных плантациях главных лесообразующих пород. В тот же период шведский селекционер В. Lindquist [49] ввел в употребление понятия «плюсовых», «нормальных» и «минусовых» деревьев.

В настоящее время в странах Европы программы долгосрочной селекционной работы реализуются на базе концепции рекуррентной селекции. Данный термин означает, что определенный набор действий (отбор, скрещивание, испытание потомства, отбор лучших особей и формирование селекционной популяции) повторяется. Так формируются циклы восходящей спирали с результирующим вектором, количественно отражающим рост генетического выигрыша в результате селекционной работы [33]. Общая схема рекуррентной селекции в максимально упрощенном виде представлена на рисунке.



Структура селекционного цикла [58]: S – отбор;
X – скрещивание

The structure of a breeding cycle [58]: S – selection;
X – crossing

Схема предусматривает этапы:

1. фенотипический отбор ПД по комплексу хозяйственно-ценных признаков в плюсовых и нормальных насаждениях;
2. закладка лесосеменных плантаций (ЛСП) I порядка;
3. генетическая оценка отобранных ПД по вегетативному потомству в архивах клонов и на ЛСП I, а также по семенному потомству в испытательных культурах;
4. отбор лучших по результатам испытаний ПД (20–30 % от исходной численности отсеleetированной популяции) для закладки ЛСП I,5 порядка;
5. формирование клоновой селекционной популяции I (СП I), завершающей выполнение первого (базового) цикла плюсовой селекции;
6. проведение в СП I контролируемого скрещивания и получение полносибсовых семей;
7. реализация той или иной программы (стратегии) селекции на базе внутрисемейного отбора;
8. формирование клоновой селекционной популяции II (СП II) и закладка ЛСП II.

В дальнейшем при создании селекционных и мультипликационных популяций более высоких порядков этапы 6–8 повторяются, что должно приводить к формированию селекционных и мультипликационных популяций уровня « $n+1$ ».

В отличие от селекционной работы с давно одомашненными видами сельскохозяйственных растений и животных селекция лесобразующих хвойных – это работа с дикими видами, поэтому первый цикл плюсовой селекции здесь практически идентичен по своей структуре во всех странах. В первом цикле роль рекрутинговой популяции, в которой осуществляется отбор, играет базовая (исходная) популяция, т. е. нормальные и плюсовые насаждения наиболее распространенных для данной породы типов леса, характеризующиеся продуктивностью выше среднего уровня. Именно они становятся ареной массового

отбора лучших по фенотипу ПД. В итоге формируется отселектированная мета-популяция I порядка – совокупность всех отобранных по фенотипу ПД той или иной породы, продолжающих расти в своих популяциях (*in situ*). Клоновые потомства таких деревьев, получаемые обычно путем прививки, образуют отселектированную популяцию, физически сосредоточенную в архивах клонов и на ЛСП I порядка (*ex situ*).

ЛСП выполняют также роль размножающей или мультипликационной популяции. Семена от свободного опыления из такой популяции используются для выращивания посадочного материала и прямого посева на лесокультурных площадях, т. е. для создания продукционных популяций. По результатам испытания семенных потомств от свободного, как правило, опыления лучшие представители (20–30 %) отселектированной популяции используются для создания мультипликационной популяции полуторного порядка (ЛСП I,5 порядка). Далее по тексту термин «порядок» при характеристике селекционного уровня семенной плантации опускается. Часть этих ЛСП I,5 функционально может выполнять роль СП I, являющейся результатом выполнения первого селекционного цикла. Таким образом, начальный цикл рекуррентной плюсовой селекции лесообразующих древесных видов отличается от всех последующих циклов следующими особенностями: природой рекуртинговой популяции, в роли которой выступают природные популяции вида; составом селекционной популяции и ЛСП I,5, формируемых по результатам испытания семенных потомств, полученных преимущественно или только от свободного опыления, т. е. без реализации системы контролируемого скрещивания.

Вероятность реализации различных стратегий селекции определяется совокупностью ряда обстоятельств и условий, однако окончательный выбор, как правило, осуществляется на основе оценок временных и финансовых затрат относительно величины ожидаемого генетического выигрыша. Под генетическим выигрышем понимается относительная разница (%) в продуктивности насаждений, созданных с использованием генетически улучшенных семян, в сравнении с насаждениями, выращенными с использованием обычного семенного материала. Обычно такого рода оценки делаются по результатам исследования динамики таксационных показателей, например среднего прироста стволовой древесины, в испытательных культурах примерно от 15- до 30–40-летнего возраста [38]. Простейший вариант рекуррентной селекции не предполагает интенсивной селекционной работы и может быть представлен следующим образом. Семена, полученные на клоновых ЛСП I, используются для выращивания посадочного материала или прямого посева на лесокультурной площади. По достижении лесными культурами II класса возраста (21–40 лет) в них осуществляется отбор по фенотипу ПД с последующим клонированием методом прививки или иным способом. Новые клоны формируют новое поколение ЛСП, семена с которых используются в лесовосстановлении. Затем цикл повторяется. Такая система требует минимальных вложений, но и генетический выигрыш здесь будет минимальным [33].

Наиболее распространенным следует считать вариант рекуррентной селекции по общей комбинационной способности (ОКС). Традиционно генетическую ценность ПД определяют по общей или специфической (СКС) комбинационной способностям. Данные показатели – это относительное превышение

над контролем величины исследуемого признака у семенных потомств, полученных от свободного (ОКС) или контролируемого (СКС) опыления ПД [22]. Структура первого цикла описана выше. В СП I, являющейся результатом первого цикла, применяется та или иная система контролируемого скрещивания. В испытательных культурах отбираются лучшие семьи и лучшие деревья в них. По характеру относительной направленности отбора различают 2 формы селекции: обратная, когда по результатам испытаний семенного потомства для дальнейшего размножения и формирования селекционной популяции более высокого уровня отбираются родительские особи; прямая, при условии отбора, размножения и участия в селекционной популяции следующего уровня растений из испытательных посадок. В настоящее время в странах Северной Европы во втором и последующих циклах селекции сосны и ели по ОКС практикуется примерно по 6 вариантов программ долгосрочной селекции.

Эффективная программа долговременной селекции должна быть сконструирована таким образом, чтобы гибко реагировать на возможные будущие изменения целей селекционной работы и прогнозируемые в ближайшие 50–100 лет климатические тренды. Для разрешения указанных противоречий американским генетиком G. Namkoong [50] в 80-х гг. XX в. выдвинута идея, получившая название «система селекции множественной популяции». В соответствии с этой концепцией, вся территория страны (региона) делится на некоторое количество зон селекции с учетом важнейших эколого-климатических параметров, например фотопериодических условий и суммы биологически активных температур. Для каждой зоны, по логике схемы рекуррентной селекции, общая для региона отселектированная мета-популяция I порядка делится на отселектированные популяции по 375–750 ПД [28]. По результатам генетической оценки уже в первом цикле селекции в каждой зоне создается СП I – не менее 50 ПД (клонов). Затем селекционная работа ведется в каждой популяции отдельно, при этом возможны ее отличия по направленности и приоритету в отношении селекционируемых признаков. Далее по тексту статьи термин «мета-популяция» будет означать совокупность всех ПД или их клоновых потомств, входящих в состав отселектированных или селекционных популяций в границах страны или региона.

Программы закладки лесосеменных плантаций в странах Северной Европы. Швеция. Системная и в полном смысле научно-обоснованная селекция сосны и ели началась в Швеции в 30-х гг. XX столетия и активно возобновилась сразу по завершении Второй мировой войны, в которой Швеция по сравнению с большинством других европейских государств пострадала в наименьшей степени. Всего выделяют 3 этапа закладки ЛСП [48]. Они, хотя и были в значительной степени определены административно-хозяйственными причинами, хорошо отражают общий ход развития плюсовой селекции хвойных в Швеции. На 1-м этапе закладки ЛСП (≈1949–1972 гг.) ПД отбирались в спелых и перестойных насаждениях. Для сосны это были древостои исключительно естественного происхождения, для ели – лесные культуры, представляющие происхождения как местные, так и континентальной Европы. Всего отобрано 1300 ПД сосны и 900 ПД ели. Большинство размножено прививкой и представлено на клоновых ЛСП I порядка. Типичная ЛСП названного периода имела площадь около 16 га и включала в себя 40 клонов с густотой 400 рамет/га. В следующее 10-летие после 1971 г. заложено лишь несколько ЛСП.

На описываемом этапе ставились следующие первоочередные задачи: заложить ЛСП I порядка и дождаться «цветения»; реализовать частичную диалельную схему контролируемого скрещивания либо получить семена от свободного опыления; организовать селекционно-генетическую оценку отобранных по фенотипу ПД. В испытательных культурах по результатам данной оценки планировалось отобрать лучшие ПД (25–30 %) для закладки ЛСП повышенной генетической ценности (I,5 порядка). Все отобранные на обозначенном этапе ПД были представлены в испытательных посадках, основная часть которых заложена в 70-х гг. XX столетия. Работы по селекционно-генетической оценке массово начали выполняться с середины 80-х гг. Испытание потомств осуществлялось в 5-кратной повторности опыта на многодеревных делянках прямоугольной формы с общим числом семян в потомстве около 200 шт. [29, 48].

В 1982 г. стартовал 2-й этап (≈1981–1994 гг.) скоординированной на общегосударственном уровне программы закладки ЛСП, субсидируемой из государственного бюджета. К этому моменту стали появляться данные, касающиеся селекционно-генетической оценки ПД. Также признано необходимым произвести отбор дополнительных ПД. Новое поколение ПД сосны в количестве около 5000 шт. было отобрано в искусственных молодняках II класса возраста (21–40 лет). Для ели чаще всего это были культуры зарубежного происхождения. Кроме ПД в полевых опытах протестированы клоны (укорененные черенки) ели, полученные в процессе реализации программ клоновой селекции ели для южной и центральной Швеции. В основном они предназначались для создания клоновых сырьевых плантаций. Однако часть этого материала в дальнейшем использована в программе долгосрочной селекции ели.

В ходе 2-го этапа заготовлены черенки для выращивания привитого посадочного материала и закладки ЛСП, а также архивов клонов. Одновременно, в тех случаях, когда это было возможным, собраны шишки с целью получения семян от свободного опыления, что позволило приступить к закладке испытательных культур, не дожидаясь начала женского цветения новых ЛСП. С точки зрения создания ЛСП и использования их семян Швеция была разделена на 20 лесосеменных зон по сосне и 9 по ели. Наборы ПД (клонов) для ЛСП в каждой зоне сформированы исходя из правил, регулирующих перенос семенного материала в Швеции с учетом основных климатических градиентов. В составе многих ЛСП присутствовали генетически проверенные клоны, а несколько ЛСП заложены только проверенным материалом (I,5 порядка). Используются также клоновые потомства ПД из Финляндии. Всего к концу рассматриваемого периода в селекционных программах задействовано 6800 ПД сосны и 5600 ПД ели, а также 13 000 еловых клонов (из укорененных черенков). Создано 350 га ЛСП сосны и 200 га ЛСП ели. В 1995 г. более 90 % семян сосны и 14 % семян ели выращено из семян, заготовленных на ЛСП.

3-й этап стартовал в 2004 г., после того, как в начале XXI в. была согласована новая программа закладки ЛСП – уже без государственной финансовой поддержки. На этом этапе используется исключительно генетически проверенный материал, что подразумевает закладку ЛСП только I,5 и II порядка [48] (табл. 1).

Финляндия. В Финляндии интенсивная селекция аборигенных хвойных видов началась в 1947 г., когда было отобрано первое фенотипически ПД сосны обыкновенной [2]. Первые ЛСП заложены еще в начале 50-х гг. XX сто-

летия, однако широкомасштабные работы стартовали во 2-й половине 60-х гг. и завершились к середине 70-х гг. Изначально ставилась цель полного обеспечения семенным материалом с ЛСП как лесных питомников, так и лесных культур, создаваемых методом посева. В итоге заложено около 3000 га сосновых и 300 га еловых ЛСП. Размножено прививкой 5903 ПД сосны и 601 ПД ели. Средняя площадь ЛСП составила 15,5 га для сосны и 10,9 га для ели при среднем числе произрастающих на плантации клонов 139 и 75 шт. соответственно. По мере старения эти ЛСП I порядка выводятся из хозяйственного оборота – в течение последних 10-летий их площадь постепенно сокращается. Так, к середине первого десятилетия XXI в. использовалось 2202 га ЛСП сосны и 282 га ели [51].

В Финляндии, как и в Швеции, с целью стимуляции репродуктивных процессов и повышения урожайности вегетативные потомства ПД сосны северного происхождения высаживались на ЛСП, которые создавались в южной и центральной зонах страны. Однако ожидаемого эффекта фенологической изоляции клонов сосны северных экотипов не произошло, что вызвало значительное (>50 %) загрязнение плантаций фоновой пылью местного, более южного происхождения. Сложившаяся ситуация привела к потере генетического выигрыша и снижению адаптивной способности посадочного материала при использовании его в районах исходного происхождения материнских ПД. В связи с этим возможности применения семенного материала с ЛСП I были пересмотрены.

ЛСП сосны производят достаточно семян для полного удовлетворения потребностей южной и центральной Финляндии в семенах для лесных питомников и частично для прямого посева. В северных районах страны, характеризующихся наиболее суровыми условиями, такие семена не применяются. Именно этим объясняется, что в общем объеме семян сосны, использованных для посева в питомниках, доля семян с ЛСП составила в 2018 г. 88,2 %. Ситуация по ели складывалась иначе. ЛСП ели вступили в период активного семеношения позднее сосновых плантаций. В течение 1990-х гг. доля генетически улучшенных семян ели, ежегодно высеваемых в питомниках, возросла с 10 до 80 %. Однако неравномерное семеношение и большая доля поражения шишек вредителями послужили причиной снижения этого показателя за последнее 5-летие до 67,4 % [60].

Следует отметить, что лесосеменное районирование в Швеции, и Финляндии осуществляется в системе географических координат. Так, для семян сосны популяционного сбора в Финляндии диапазон переноса составляет $\pm 1^\circ$ по широте и 500 км в направлении восток–запад. Для каждой ЛСП установлен район применения семян на основе вычислений по специальной методике с учетом суммы эффективных температур мест произрастания ПД и суммы эффективных температур места ЛСП [4].

В Финляндии новое поколение ЛСП с использованием генетически проверенных клонов (ЛСП I,5 порядка) закладывается начиная с конца 90-х гг. За счет семян с таких плантаций ставится задача добиться увеличения генетического выигрыша не менее чем на 10 % по сравнению с ЛСП I. Для достижения поставленной цели предполагается взять примерно 20 % лучших по результатам испытаний ПД. На ЛСП должно быть представлено 20–30 клонов. Для обеспечения семенами северных районов запланирована закладка ЛСП I,5 существенно севернее, чем это делалось для ЛСП I.

Согласно экспертным оценкам, в Финляндии до 2030 г. для посева в питомниках ежегодно необходимо будет иметь 1827 кг семян ели и 542 кг семян сосны. Дополнительно к этому ежегодно требуется 3416 кг семян сосны в целях создания лесных культур посевом. Указанные потребности возможно обеспечить при наличии 290 га ЛСП ели и 610 га ЛСП сосны [51]. Современное распределение площади аттестованных ЛСП и ПД по породам и категориям представлено в табл. 1.

Таблица 1

Количество ПД (шт.) и площадь (га) аттестованных ЛСП сосны и ели в Швеции и Финляндии на 2021 г.

The number of pine and spruce plus trees (pcs) and the area (ha) of forest seed orchards included in the national list in Sweden and Finland as of 2021

Страна	Порода	ПД, шт.		Площадь ЛСП, га	
		отобрано	протестировано	I	I,5
Швеция [60]	<i>Pinus sylvestris</i>	6800	6800	1028,0	461,3
	<i>Picea abies</i>	6000	6000	379,7	106,0
Финляндия [34]	<i>Pinus sylvestris</i>	5903	5800	1058,7	244,4
	<i>Picea abies</i>	2770	1700	282,0	87,7

Суммарный генетический выигрыш интерпретируется как сумма выигрышей от эффекта отдаленной внутривидовой гибридизации на ЛСП, ряда эпигенетических эффектов (повышенная крупность и однородность семян, что обеспечивает ускоренный рост сеянцев), эффекта районирования (допустимого перемещения) семенного материала и собственно эффекта селекции. Реальный генетический выигрыш оценивается с учетом эффекта загрязнения ЛСП фоновой пылью, доля которой на молодых плантациях весьма значительна [48]. Получение лесоводственного и экономического эффектов от лесной селекции становится возможным главным образом посредством использования генетически улучшенных семян с ЛСП различного уровня. Поэтому обобщенные данные по достигнутой и прогнозной лесоводственной эффективности применения генетически улучшенного посадочного материала в Швеции и Финляндии, представленные в табл. 2, отражают прежде всего успехи в создании мультипликационных популяций [38]. На момент 2014 г. выигрыш достигнут путем использования семян преимущественно с ЛСП I порядка, в то время как к середине XXI в. он должен обеспечиваться ЛСП I,5 (в основном) и II порядка.

К указанному временному рубежу потребности искусственного лесовосстановления сосны в Швеции должны полностью удовлетворяться за счет семян с ЛСП. По ели 5 % посадочного материала планируется получать вегетативным размножением по программам клоновой селекции. Прогнозируемый генетический выигрыш – до 40 %. В Финляндии предполагаемая доля посадочного материала сосны, выращиваемого из генетически улучшенных семян, ниже, чем в Швеции. Особенно заметна разница по северной зоне, связанная с отсутствием здесь ЛСП. Недостающий посадочный материал необходимо выращивать из семян популяционного сбора. В Южной Финляндии 25 % сеянцев ели запланировано получить вегетативным размножением в целях обеспечения 35 % генетического выигрыша [38].

Таблица 2

Фактическая и прогнозная лесоводственная эффективность использования генетически улучшенного посадочного материала в Швеции и Финляндии
Actual and predicted forestry effectiveness of genetically improved planting stock in Sweden and Finland

Порода	Географическая зона страны	2014 г.				2050 г.	
		Средний прирост, м ³ /га	Оборот рубки, лет	Генетический выигрыш	Доля посадочного материала	Генетический выигрыш	Доля посадочного материала
%							
<i>Швеция</i>							
Сосна	Северная	3,3	100	12	90	23	100
	Центральная	4,9	80	10	100	21	100
	Южная	5,3	70	10	100	21	100
Ель	Северная	3,4	90	9	90	21	95
	Центральная	7,6	70	9	80	17	95
	Южная	10,0	55	12	64	21	95
<i>Финляндия</i>							
Сосна	Северная	2,0	100	15	20	25	45
	Южная	5,0	70	15	75	25	70
Ель	Северная	3,0	100	10	10	20	80
	Южная	7,0	70	10	50	20	70

Долговременные селекционные программы в странах Северной Европы. Селекция сосны обыкновенной. В Швеции практически все ПД сосны в настоящее время проверены по потомству. Испытательные культуры первого цикла состояли из полносибсовых семей (частичная диаллельная схема скрещивания) и полусибсовых потомств, полученных в результате поликросса (опыление смесью пыльцы) или свободного опыления. По результатам этих испытаний отобрано около 1500 лучших ПД, в дальнейшем подразделенных на 24 СП I, включающие 50–70 ПД. Селекционные популяции соответствовали зонам селекции, разделяющим в субширотном направлении всю территорию страны [28, 30].

В пределах каждой популяции клоны скрещиваются по схеме двойного парного скрещивания, чтобы получить 50 полносибсовых семей. Скрещивание проводится с использованием «положительного ассортативного подхода», т. е. члены селекционной популяции ранжируются по своей генетической ценности, после чего близкие по своему рангу ПД назначаются в пары для скрещивания. В дальнейшем оказывается возможной реализация нескольких стратегий селекции [55].

Стратегия «кандидаты семян, обратная» предполагает выращивание в селекционном архиве по 10–20 полносибсовых растений из каждой семьи, стимулирование их возможно более раннего женского цветения, а затем скрещивание по схеме поликросса. Полученное семенное потомство испытывают в посадках и отбирают по одной лучшей родительской особи на вариант скрещивания. Отобранные деревья клонируют для формирования СП II из 50 клонов [53].

В соответствии со стратегией «клонные реплики, прямая», от 20 до 40 полносибсовых растений клонируют и высаживают в 4 отдельных полевых опытах. В дальнейшем отбирают один лучший клон на семью для формирования СП II из 50 клонов [55].

В рамках стратегии «расширенная селекционная популяция, прямая» высаживают в 5 отдельных полевых опытах по 100 семян из каждой полносибсовой семьи (итого 25 000 шт.). После достижения посадками высоты 3–5 м (примерно 20 % от оборота рубки) производят учеты и замеры. По результатам испытаний отбирают по 2 лучших дерева на семью и с них заготавливают черенки. Создают селекционные архивы, где высаживают 100 вновь полученных клонов (по 5 рамет на клон). После появления женского цветения осуществляют контролируемое скрещивание по схеме двойного парного скрещивания. В итоге формируется новая рекрутинговая популяция второго цикла, состоящая из 100 полносибсовых семей. Реализация такой схемы позволяет проводить отбор не только в семьях, но и между ними. В итоге возможно выделение группы суперэлитных клонов для достижения максимального генетического выигрыша [55].

В настоящее время в Финляндии выделено 6 селекционных зон сосны. Для каждой зоны предполагается иметь селекционную популяцию в размере 160 ПД, за исключением самой северной зоны – 60 ПД. Также планируется сформировать популяцию из 60 ПД происхождением из Эстонии, Швеции и самой южной части Финляндии. Таким образом, формируется общая селекционная мета-популяция (СП I) количеством около 1000 ПД, что означает отбор 17 % лучших ПД из числа всех отобранных по фенотипу в начале первого цикла селекции [44].

В селекционной популяции проводится контролируемое скрещивание по однопарной схеме. Для 25 % лучших ПД обычно используются 2–3 комбинации. Таким образом, формируется рекрутинговая популяция, включающая в среднем по 120 растений на полносибсовую семью (у высокоранговых ПД – больше, у низкоранговых – меньше). Рекрутинговая популяция высаживается в 2–3 отдельных опытах в пределах селекционной зоны. Далее реализуется стратегия «полевые кандидаты, обратная». В 15-летнем возрасте отбирается 5–20 (в зависимости от ранга семьи) лучших растений из каждой семьи для формирования отселектированной популяции. Потомство от свободного опыления этих деревьев (80–120 растений) опробуется в течение примерно 15 лет на 4–6 участках испытательных культур, как в пределах селекционной зоны, так и вне ее, для оценки климатической устойчивости селекционного материала. По результатам испытаний отбирается по одному лучшему родительскому дереву из каждой полносибсовой семьи, которые вегетативно размножаются прививкой и формируют СП II из 50 клонов. В настоящее время контролируемое скрещивание и создание рекрутинговых популяций закончено для 3 самых южных селекционных зон, а для оставшихся 3 северных сформирована СП I.

Селекция ели обыкновенной. Стратегии селекции, применяемые для работы с сосной обыкновенной, применимы и в отношении ели. Главные различия определяются тем, что молодые растения ели вегетативно размножить гораздо проще, чем сосны. Компьютерное моделирование показывает, основная на текущий момент в Швеции и Финляндии селекционная стратегия для ели с использованием клоновых испытательных посадок является лучшей с генетической и экономической точек зрения [53, 54].

В Финляндии, например, селекционная мета-популяция (СП I) включала 900 ПД, прошедших генетическую оценку: 5 селекционных популяций, состоящих из 800 ПД (по 160 ПД каждая), и 100 ПД прибалтийского происхождения, формирующих дополнительную популяцию. Как уже отмечалось, селекционные популяции сосны и ели в Финляндии по численности превосходят шведские. Селекционные зоны в Финляндии также крупнее, поскольку вертикальная расчлененность рельефа в этой стране существенно меньше [42], чем в Швеции.

Для создания рекрутинговой популяции осуществляется контролируемое скрещивание с использованием систем одинарного и двойного парного скрещиваний. Результатом является получение одной полносибсовой семьи (120 семян) на каждое ПД. В Финляндии в качестве базовой принята система однопарного скрещивания, однако лучшие ПД (25 %), т. е. 40 особей, обладающих высшими рангами, скрещиваются по системе двойного парного скрещивания. Все системы скрещивания реализуются с применением «положительного assortативного подхода». В дополнение к полносибсовым потомствам в испытательных культурах размещают полусибсовые семьи в качестве дополнительного источника материала для рекрутинговой популяции.

Поскольку в Швеции размер селекционной популяции меньше, чем в Финляндии, то в качестве базовой принята система контролируемого двойного парного скрещивания с использованием положительного assortативного подхода. В обеих странах практикуются различного рода отклонения от описанных выше схем, связанные с конкретными ситуациями: обилием женского цветения и наличием достаточного количества пыльцы у тех или иных клонов.

В Финляндии полносибсовые сеянцы выращиваются в теплице и отбираются по энергии роста и времени распускания верхушечной почки. Сеянцы, склонные к раннему распусканию почки, выбраковываются. В конечном счете 30–35 наиболее хорошо развитых сеянцев из каждой семьи используются в качестве кандидатов для испытания в клоновых посадках. Иногда такой отбор по фенотипу производится в 5–7-летних испытательных культурах, в этом случае для клоновых испытаний отбирается 10–15 растений [62].

В Швеции практикуется в целом аналогичный подход. Полносибсовые сеянцы (120 шт. на семью) выращиваются в течение одного сезона в теплице. Для дальнейшего испытания в клоновых посадках отбирается по 40 лучших сеянцев (кандидатов) на семью. Каждый вариант клонового материала испытывается в 6 полевых опытах, при минимально допустимом их числе, равном 4. Такие испытательные посадки обычно размещаются на бывших сельскохозяйственных землях. Каждый кандидат должен быть представлен 24–36 укорененными черенками, т. е. по 6–8 рамет на опыт. В Швеции – это 6 рамет на опыт и, соответственно, 16 рамет на клон. Опыты закладываются в различных климатических условиях. Один из них создается поблизости от селекционного центра для проведения в дальнейшем контролируемого опыления между отобранными клонами. Окончательная оценка осуществляется, когда культуры достигают возраста 15–18 лет, при этом предварительные оценки могут быть даны несколькими годами ранее. У лучших деревьев отобранных (лучших) клонов стимулируется цветение. Если эти попытки терпят неудачу, то отселектированные особи размножаются прививкой. Осуществляется меж- и внутрисемейный отбор. В итоге СП II должна состоять из 40 лучших семей (40 сублиний) по 4 генотипа на сублинию в качестве меры по предотвращению инбридинга [62].

Завершая рассмотрение селекционных стратегий, применяемых при селекции сосны и ели в Швеции и Финляндии, следует особо остановиться на важнейших методических аспектах организации полевых опытов по испытанию семенных потомств – членов отселектированной и селекционной популяций. Максимально точные измерения удобно проводить при средних высотах в диапазоне от 3 до 5 м, когда возможны непосредственные измерения с помощью мерного шеста. Учеты в испытательных посадках проводят не менее 3–4 раз и выделяют этапы в зависимости от возраста насаждения: до 3 лет, 5–7 лет, 12–17 лет. Общий период испытаний должен составлять не менее 20 % от величины ротационного периода для древостоев данного вида (см. табл. 2). Таким образом, оценки в лесокультурном возрасте 15–17 лет считаются окончательными, а в 5–7 лет – предварительными.

Потомства обязательно испытываются в нескольких повторностях полевых опытов, количество которых может варьировать от 2–3 до 5–6 (участки) как в пределах селекционной зоны, так и с выходом за ее границы. Практикуется методика абсолютно рандомизированного размещения однодеревных повторностей одного варианта. Количество таких повторностей обычно составляет 20–30 шт. на семью в отдельном опыте. При испытании семенных потомств отселектированных представителей полносибсовых семей от поликросса или свободного опыления они рандомизировано размещаются в пределах блока, выделенного на данную семью [56, 57, 62]. Для получения достоверных оценок генетического выигрыша от использования семян с ЛСП различного порядка требуется создание более долговременных опытов (30–40 лет и более) по принципу многодеревных делянок. Однако результаты сравнительных исследований свидетельствуют о тесной положительной корреляции (0,8) в возрастном промежутке 10–30 лет средней высоты, прироста в высоту, диаметра и объема ствола в опытах с однодеревными повторностями и запаса на 1 га в опытах с многодеревными делянками. В селекционной работе методика однодеревных повторностей оказывается более эффективной [41].

Из сказанного выше можно заключить, что реализация селекционных программ древесных видов является достаточно затратным мероприятием, особенно во временном отношении. Продолжительность отдельного селекционного цикла варьирует в пределах 21–33 лет в зависимости от избранной стратегии [55]. В преодолении временного фактора большие надежды связаны с прогрессом в области биотехнологий вегетативного размножения хвойных древесных видов. Для вегетативного размножения ели европейской могут быть использованы укорененные черенки. Однако способность черенков к укоренению определяется множеством факторов и сильно колеблется в зависимости от их сочетания [24, 27]. В связи с высокой себестоимостью в Швеции и Финляндии этот метод не нашел широкого применения [39, 43]. Сосна обыкновенная практически не поддается вегетативному размножению укорененными черенками, в связи с чем для вегетативного размножения этого вида особенно актуальным является метод соматического эмбриогенеза (СЭ) [40].

СЭ – вегетативный способ массового размножения растений, основанный на естественно присущей клеткам растений тотипотентности и способности к регенерации, т. е. восстановлению целого организма из его части. СЭ позволяет производить большое количество генетически однородных саженцев, отобранных в ходе селекционных программ генотипов. В сочетании с криоконсервацией СЭ позволяет надежно сохранять генетический материал, который в случае

традиционных методов селекции может быть утерян в связи с длительностью циклов селекции. При условии применения геномной селекции СЭ значительно сокращает продолжительность и стоимость генетико-селекционных исследований, одновременно увеличивая генетический выигрыш [26, 39, 45, 52].

Несмотря на то, что методы СЭ описаны для многих хвойных видов, в том числе для ели европейской и сосны обыкновенной, их использование ограничено высокой трудоемкостью и, как следствие, значительной стоимостью производства соматических растений [46, 58, 59]. Для решения этой проблемы необходима автоматизация процесса СЭ. На сегодняшний день автоматизированные системы для крупномасштабного получения соматических эмбриональных растений еще не используются в коммерческих целях. Однако активная разработка таких систем позволяет предполагать, что в ближайшем будущем метод СЭ будет применяться для массового промышленного производства соматических саженцев, в том числе и для размножения ели европейской [32, 61].

Есть несколько примеров использования СЭ в коммерческих целях. В лесном хозяйстве существует 2 подхода к применению СЭ. Первый – непосредственное производство соматических саженцев. Этот подход практикуется крупными коммерческими компаниями (CellFor и Arborgen) для размножения *Pinus taeda*, которая не поддается размножению укорененными черенками. Во Франции СЭ используется для размножения особо ценных полносибсовых потомков *P. pinaster*, полученных от родителей высокой генетической ценности. При этом ежегодно производится до 15 000 соматических саженцев, полученных от более чем 2000 клонов. Высокая стоимость использования СЭ для размножения ценных генотипов *Abies nordmanniana*, выращиваемых в качестве рождественских деревьев, компенсируется их высокой рыночной стоимостью. Второй подход основан на применении СЭ для производства растений-доноров, которые затем используются для получения черенков [57]. Такой подход применяется в Ирландии и Новой Зеландии при работе с *Picea sitchensis* и *Pinus radiata* [46]. Для этих видов разработаны эффективные методы размножения укорененными черенками, поэтому высокие затраты на производство соматических саженцев в дальнейшем компенсируются большим числом растений, выращенных из черенков.

Интеграция СЭ, геномного отбора и криоконсервации является основой для внедрения многосортного лесного хозяйства [39, 52].

В Канаде метод СЭ используется для размножения *Picea glauca* и *P. abies* при реализации программы многосортного лесного хозяйства. Из семян от контролируемого скрещивания членов селекционной популяции получают эмбриогенный каллус, который сохраняют путем криоконсервации. Одновременно с этим из части эмбриогенного каллуса получают соматические растения, используемые в полевых испытаниях. Отобранные по итогам полевых испытаний лучшие линии массово размножают и выращивают на ЛСП [52].

Метод геномной селекции основан на оценке селекционной и генетической ценности особей по различным количественным признакам, в том числе скорости роста и качеству древесины, с использованием их геномных профилей [26]. Данный метод активно развивается, в том числе применительно к ели европейской и сосне обыкновенной [47]. Геномная селекция позволяет значительно сокращать время генетико-селекционных исследований [25, 27]. В случае использования геномной селекции, генотипирование линий, полученных путем СЭ, может быть выполнено с применением эмбриогенной ткани, зрелых соматических зародышей или проростков [52].

Селекционные программы на Европейском Севере и Северо-Западе России.

На территории СЗФО России в качестве основных объектов лесной селекции принято рассматривать такие аборигенные виды, как сосна обыкновенная, ель европейская, ель сибирская, и их спонтанный гибрид – ель финскую. Отбирались также ПД сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* DuRoi), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledebur), лиственницы Сукачевы (*Larix sukaczewii* Djl), которые для некоторых регионов выступали в роли интродуцируемых видов. В отдельных регионах учтены ПД ценных интродуцентов североамериканского происхождения: сосна скрученная (*Pinus contorta* S. Watson), туя западная (*Thuja occidentalis* L.), псевдотсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco) и др. Поскольку именно сосна обыкновенная и виды ели встречаются в лесах всех субъектов СЗФО, в настоящем разделе уровень развития единого селекционно-генетического комплекса (ЕГСК) регионов оценивался по представленности селекционных объектов указанных пород.

В европейской части России систему плюсовой селекции начали реализовывать во 2-й половине 60-х гг. XX столетия, когда были отобраны первые ПД и заложены экспериментальные участки прививочных ЛСП [18]. Закладка ЛСП в производственных масштабах стартовала с середины 70-х гг. и в последующие 15 лет была заложена большая часть функционирующих и сегодня ЛСП [5, 21]. В 90-е гг. XX столетия вследствие экономического кризиса и масштабных социально-экономических реформ работы в области лесной селекции и семеноводства практически полностью прекратились.

Показатели, отражающие современное состояние ЕГСК субъектов СЗФО и представленные в Лесных планах [6–14] преимущественно по состоянию на 2018–2020 гг., в разрезе основных категорий объектов приведены в табл. 3.

Анализ информации, представленной в табл. 3, позволяет заключить, что субъекты СЗФО существенно отличаются друг от друга как по размерам покрытой лесом площади, так и по параметрам, характеризующим развитие системы плюсового селекционного семеноводства. Очевидно, что при анализе лесохозяйственных проблем в целом и проблем лесного селекционного семеноводства в частности СЗФО не может рассматриваться как совокупность субъектов с примерно равным уровнем развития и в этом смысле требует структурного подхода. К первой группе регионов следует отнести Республики Карелию и Коми, а также Архангельскую и Вологодскую области, традиционно считающиеся «многолесными» регионами со значительной долей лесной и деревообрабатывающей промышленности в структуре своих экономик. Для указанных регионов свойственна экстенсивная форма ведения лесного хозяйства, самыми высокотехнологичными процессами являются заготовка и переработка древесины, все остальные мероприятия, в том числе лесовосстановительного характера, осуществляются по наименее затратному варианту. По ряду природных и социально-экономических причин вторая группа регионов – Ленинградская, Новгородская и Псковская области – никогда не относилась к категории «многолесных» районов европейской части России с выраженной лесосырьевой ролью. Уровень интенсивности лесохозяйственных мероприятий здесь традиционно выше, чем в регионах первой группы. Мурманская и Калининградская области образуют третью группу регионов СЗФО. Особенности географического положения и истории накладывают отпечаток на развитие лесного селекционного семеноводства в данных областях.

Таблица 3

Структура ЕГСК по субъектам СЗФО РФ
The structure of the unified breeding and genetic complex by the subjects of the Northwestern Federal District of Russia

Субъект	Покрытая лесом площадь, тыс. га	ПД, шт.	Плосовые насаждения	ЛСП и архивы клонов	Постоянные лесосеменные участки	Лесные генетические резерваты	Испытательные и географические культуры	ПД, шт. / 1000 га покрытой лесом площади
Архангельская область	21 695,0	428	41,0	18,0	253,6	47 300,0	41,2	0,02
Вологодская область	9961,6	867	1004,5	228,0	61,4	1447,9	45,9	0,09
Калининградская область	272,8	416	29,1	23,8	2,0	–	3,3	1,52
Ленинградская область	4545,6	876	81,2	334,0	189,9	962,0	56,2	0,19
Мурманская область	5125,6	86	42,0	–	–	1724,0	17,0	0,02
Новгородская область	3359,5	720	32,4	60,2	43,5	173,0	47,8	0,21
Псковская область	2148,3	911	183,3	127,9	–	1441,0	–	0,42
Республика Карелия	9523,1	1520	431,7	448,9	–	4605,6	56,3	0,16
Республика Коми	28 692,8	2548	188,6	179,4	36,4	28 000,0	69,5	0,09

Начиная анализ существующего положения дел в области лесной селекции в СЗФО с третьей группы регионов, прежде всего следует отметить, что Калининградская область – это самый западный регион РФ, являющийся анклавным и одним из самых маленьких по площади среди других субъектов. Здесь произрастают хвойно-широколиственные леса подтаежного типа. Главные хвойные лесообразующие породы – ель европейская и сосна обыкновенная. В свете изложенных выше принципиальных положений рекуррентной плюсовой селекции территория области должна рассматриваться в качестве единой зоны селекции для сосны и ели, что требует присутствия здесь порядка 600 экземпляров ПД каждой породы. Несмотря на наличие в реестре 416 шт. отобранных ПД, что обеспечивает региону самый высокий среди других регионов показатель по числу ПД на 1000 га покрытой лесом площади, сосны обыкновенной отобрано всего 58 ПД и ели – 11. Располагая столь малым количеством ПД, практически невозможно приступить к осуществлению в пределах региона интенсивных селекционных программ по указанным видам [8].

Мурманская область – самый высокоширотный регион СЗФО, поэтому таежные экосистемы занимают менее 30 % ее территории. В южной и западной частях области, где наиболее ощутим отепляющий эффект Гольфстрима, преобладают сосновые леса, а в восточной части роль основного эдификатора лесных сообществ переходит к ели сибирской. В Мурманской области учтено более 5 млн га покрытой лесом площади, в пределах которой отобрано всего 86 ПД сосны обыкновенной. По ели ПД не отбирались [10]. Столь малое количество ПД может быть отчасти объяснено суровыми природно-климатическими условиями региона и дефицитом высокопродуктивных сосновых фитоценозов. Сосновая отселектированная популяция для Мурманской области могла бы быть пополнена за счет ПД, отобранных в северной части Карелии, расположенной севернее 65°00' с. ш., в количестве 206 шт. Однако и этого будет недостаточно для формирования здесь полночисленной отселектированной популяции сосны обыкновенной.

В то же время лесное хозяйство данного региона постоянно испытывает дефицит районированных семян основных лесообразующих пород. Для Мурманской области должна осуществляться специальная (арктическая) селекционная программа по сосне обыкновенной. Для реализации такой программы необходимо довести количество ПД сосны до требуемых 600 экземпляров и предусмотреть создание ЛСП в районах с благоприятным микроклиматом в широтном диапазоне 65°00' – 66°30' с. ш., т. е. до широты северного полярного круга.

Оценивая уровень развития селекционного семеноводства в группе «многолесных» регионов, необходимо отметить, что Республики Карелия, Коми и Архангельская область достаточно велики по площади и существенно вытянуты в субмеридиональном направлении. Это обуславливает значительное разнообразие природно-климатических условий и необходимость выделения для сосны и ели не менее 3 селекционных зон в границах каждого субъекта. Особенностью отселектированных популяций обоих видов в данных регионах является то, что подавляющее число ПД отобрано в пределах наиболее освоенных южных районов. Например, в Карелии, где на сегодняшний день учтено 1136 растущих ПД сосны, только южная часть территории (60°40' – 63°00' с. ш.) в полной мере обеспечена ими – более 700 экземпляров. В Карелии все ПД ели (367 шт.) отобраны также в указанных выше пределах и их недостаточно для

формирования даже одной отселектированной популяции [13]. Все имеющиеся в Архангельской области 256 ПД сосны произрастают в подзоне средней тайги, а это означает, что ни одна из селекционных зон, в случае выделения их здесь, не будет в полном объеме обеспечена исходной отселектированной популяцией [6].

Республика Коми является единственным субъектом СЗФО, в котором в 90-х гг. XX столетия и в первое 10-летие XXI в. наблюдалось поступательное развитие лесного ЕГСК. В указанный период увеличивалось число ПД, площади ЛСП I порядка и испытательных культур [21]. Сегодняшний уровень развития ЕГСК Республики Коми позволяет приступить к осуществлению региональной программы селекции по сосне обыкновенной. Исходя из имеющейся информации о пространственном положении и количестве учтенных на сегодняшний день ПД сосны, можно заключить, что по крайней мере 2 селекционные зоны обеспечены здесь селекционными популяциями [14].

Вологодская область в настоящее время один из наиболее динамично развивающихся регионов в сфере использования и воспроизводства лесов. Высокая лесистость региона, особенно его северной части, сравнительно благоприятные почвенно-климатические условия, наличие значительных массивов производных лесов с преобладанием ели делают область привлекательной для реализации крупных инвестиционных проектов в области целлюлозно-бумажного производства. Вологодская область может иметь хорошие перспективы с точки зрения развития интенсивного искусственного лесовосстановления (плантационного лесовыращивания) с целью формирования постоянной лесосырьевой базы для целлюлозно-бумажного производства. Сегодня создание высокопродуктивных лесных плантаций возможно только на селекционно-генетической основе. Из субширотной вытянутости региона и примерно равной представленности на его территории подзон средней и южной тайги следует предположение, что выделение 2 зон селекции, как по сосне, так и по ели, было бы достаточным. В настоящее время на территории области учтено 877 ПД, в том числе 232 ПД сосны и 572 ПД ели [7]. Очевидно, что с точки зрения реализации селекционных программ указанного количества деревьев совершенно недостаточно по сосне, а по ели хватает только на одну отселектированную популяцию. В границах Вологодской области селекционная работа с елью должна иметь наивысший приоритет.

Ленинградская, Псковская и Новгородская области расположены на крайнем северо-западе РФ и в значительной степени сходны по комплексу природно-климатических характеристик. Территория Ленинградской области, а также северная часть Новгородской области находятся в подзоне южной тайги; Псковская область и южная часть Новгородской области – в зоне хвойно-широколиственных лесов. В покрытой лесом площади указанной группы регионов велика доля лиственных насаждений, а в структуре хвойных лесов преобладают сосняки. Учитывая высокую транспортную доступность, благоприятные климатические условия, значительные размеры земель, вышедших из-под сельскохозяйственного использования, названные регионы имеют все необходимые предпосылки для развития интенсивного лесовыращивания, т. е. для создания лесосырьевых плантационных культур сосны и ели. Именно плантационное лесоводство могло бы дать толчок для реализации селекционных программ в отношении указанных видов. В силу обозначенных особенностей на территории каждого из субъектов следует определить по одной зоне селекции для сосны и ели.

В настоящее время в Ленинградской области учтено 876 растущих ПД, в том числе 541 ПД сосны и 282 ПД ели. Таким образом, фактическая численность отселектированной популяции сосны практически близка к нормативной. По ели она должна быть увеличена вдвое [9]. Новгородская область имеет 720 ПД, в том числе сосны – 394 шт. и ели – 274 шт. То есть фактические численности отселектированных популяций еще далеки от оптимальных параметров [11]. Псковская область, являясь самой небольшой по лесной площади в пределах своей группы, в то же время обладает достаточно развитым генетико-селекционным комплексом. Как следует из данных табл. 3, на этой территории хорошо представлены все категории ЕГСК, показатель среднего числа ПД на 1000 га покрытой лесом площади является одним из наивысших в границах СЗФО. Всего в области учтено 911 ПД – 449 шт. сосны и 385 шт. ели, что, однако, недостаточно для формирования полноценных отселектированных популяций по обоим видам [12].

Следует отметить, что Ленинградская и Псковская области по степени развития ЕГСК в значительной степени готовы к реализации селекционных программ по основным лесообразующим породам. Приступая к их выполнению, необходимо пополнить отселектированные популяции до требуемой нормативной численности в 600 экземпляров по каждой породе и развернуть работы по селекционно-генетической оценке отобранных по фенотипу ПД. По мере реализации данных мероприятий будут созданы предпосылки для формирования СП I и создания ЛСП повышенной генетической ценности (I,5 порядка).

В настоящее время достаточно сложно оценивать перспективы развития лесной селекции и семеноводства в России в целом и в рассматриваемом федеральном округе в частности. Это связано прежде всего с тем, что фактически единственным открытым источником информации по данному вопросу остаются действующие Лесные планы регионов с перспективой до 2028 г., в которых информация по данному вопросу должна быть отражена в специальном разделе. Последнее, как правило, имеет место, но наполняемость соответствующего раздела сильно варьирует по регионам. На предстоящее 10-летие в Лесных планах регионов третьей группы никаких мероприятий по отбору ПД, насаждений, созданию ЛСП и иных объектов лесного семеноводства нет. В регионах первой группы есть планы по закладке ЛСП, постоянных лесосеменных участков и испытательных культур. Так, в Архангельской области планируется закладка 30 га ЛСП; в Республике Карелии – создание 10 га ЛСП (I,5 порядка), 20 га архивов клонов и 40 га испытательных культур; в Вологодской области – закладка 28,5 га ЛСП и 10 га постоянных лесосеменных участков. В Республике Коми создания объектов ЕГСК в ближайшей перспективе не планируется. В отношении регионов второй группы следует отметить, что действующие Лесные планы в Ленинградской и Псковской областях не предполагают мероприятий по созданию объектов ЕГСК. Лишь в Новгородской области есть планы по закладке 16,1 га ЛСП.

Подводя итог, еще раз подчеркнем существенное различие между регионами СЗФО по представленности категорий объектов ЕГСК. Из всех категорий объектов следует выделить ПД, ЛСП и испытательные культуры в качестве критически важных для дальнейшего развития системы плюсовой селекции. Малое число ПД, не позволяющее сформировать полноценные исходные отселектированные популяции, представляет собой серьезную проблему, блокирующую дальнейшее развитие системы селекционного семеноводства. Из всей совокупности проанализированных регионов СЗФО только Республики

Карелию и Коми, а также Вологодскую, Ленинградскую и Псковскую области следует считать в наибольшей степени готовыми к реализации селекционных программ по сосне и ели. При этом в 3 из 5 перечисленных субъектов на ближайшее 10-летие не запланировано мероприятий по развитию системы объектов ЕГСК. В регионах СЗФО нет также перспективных планов по отбору ПД.

Обширность территории РФ и качественные различия между ее регионами делают крайне затруднительным их сравнение по степени развития ЕГСК в масштабах всей страны. Тем не менее выкладки, приводимые в некоторых обзорных статьях, следует считать весьма показательными. Так, В.В. Тараканов [20] отмечает, что в лидирующих на территории Сибири по селекционному семеноводству Новосибирской области и Алтайском крае фонд ПД по всем видам составляет в настоящее время всего около 600 шт. на регион. В качестве положительного примера в данном аспекте авторами приводится Республика Карелия. Также многие исследователи указывают на очень неблагоприятную тенденцию, когда в целом по РФ за последние 25 лет оказываются списанными по разным причинам в среднем до 50 % площади или количества селекционных объектов [23].

Другим серьезным препятствием на пути плюсовой селекции является громоздкость и архаичность системы испытания ПД. Следствием этого становятся малые площади испытательных культур и, соответственно, отсутствие результатов генетической оценки по семенному потомству большинства отобранных ПД [20]. Согласно требованиям [22], испытательные культуры должны создаваться одновременно в 2–3 наиболее распространенных типах лесорастительных условий данного региона. Методика закладки испытательных культур предусматривает посадку семенного потомства каждого ПД и контроля в 3-кратной повторности на делянках прямоугольной формы рядами в количестве не менее 100 растений (при дефиците семян ПД из северной подзоны тайги – не менее 60). На первом этапе генетической оценки (по достижении потомствами II класса возраста) должны выбраковываться до 20–25 % потомств, занимающих низшие ранги в испытываемой совокупности по селектируемому признаку. Второй этап отбраковки деревьев осуществляется с интервалом в 10–15 лет после первого. Окончательная генетическая оценка ПД требует временного промежутка не менее 1/2 возраста рубки или возраста спелости, принятого для данного вида в конкретной лесорастительной зоне.

Для создания ЛСП повышенной генетической ценности (ЛСП I,5 порядка) могут быть использованы ПД, семенные потомства которых по результатам предварительной оценки по селектируемым признакам (после первого и второго этапа) оставлены в качестве относительно лучших в испытываемой совокупности. На ЛСП II должны быть представлены только элитные ПД с семенными потомствами, имеющими по результатам окончательной оценки достоверно лучшие показатели по селектируемым признакам и свойствам в сравнении с контролем. Таким образом, в таежной зоне для формирования набора ПД сосны и ели в целях закладки ЛСП I,5 порядка потребуется испытание потомств в течение 30–35 лет, а ЛСП II – 40–60 лет. Немаловажным аспектом является также требование закладывать многокლოновые ЛСП I,5 и ЛСП с общим числом клонов и схемами смешения, аналогичными ЛСП I (приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 20 октября 2015 г. № 438 «Об утверждении Правил создания и выделения объектов лесного семеноводства»). В свете современных достижений селекционной науки и практики стран Северной Европы такие

требования выглядят излишне жесткими. Определенные в нормативно-справочной документации сроки и схемы испытаний требуют настолько больших финансовых, трудовых и временных затрат, что надежды на их реализацию в обозримом будущем практически нет.

Наблюдаемая «пестрая» картина в структуре ЕГСК отдельных субъектов округа и планируемых показателей свидетельствует, по всей видимости, об отсутствии в Министерстве природных ресурсов и экологии РФ и Рослесхозе специализированного подразделения, ответственного вместе с соответствующим отраслевым научно-исследовательским институтом за разработку и реализацию селекционных программ и генеральных схем развития селекционного семеноводства.

Заключение

В настоящей обзорной статье проанализирована информация, характеризующая современный уровень и перспективы развития лесной селекции и селекционного семеноводства в ряде стран Северной Европы (Швеция и Финляндия) и в европейской части РФ в границах Северо-Западного федерального округа. В рамках вопроса о лесной селекции рассматриваются теоретические и практические аспекты реализации тех или иных селекционных стратегий (программ); о селекционном семеноводстве – то же, но в отношении программ закладки лесосеменных плантаций.

В странах Северной Европы в настоящее время анализируются итоги выполнения в течение последних 40–50 лет долгосрочных селекционных работ по основным породам-лесообразователям. В Швеции и Финляндии за указанный период полностью завершён первый (базовый) цикл плюсовой селекции и активно осуществляются работы по реализации второго цикла. В аспекте селекционного семеноводства это означает постепенный вывод из эксплуатации лесосеменных плантаций I порядка и замену их на лесосеменные плантации повышенной генетической ценности – I,5 и II порядков. В лесоводственном отношении к 2050 г. эффект селекционной работы оценивается на уровне 20–25 % увеличения продуктивности вновь создаваемых искусственных древостоев по запасу стволовой древесины. Следует особо отметить, что за рассматриваемый период значительное развитие получила научно-методическая основа лесной селекции. Существенное ускорение селекционного процесса ожидается за счёт широкого использования методов биотехнологии.

Лесные планы субъектов Северо-Западного федерального округа РФ свидетельствуют, что в настоящее время на их территории не реализуются и не планируются к выполнению в ближайшей перспективе скоординированные на отраслевом общероссийском уровне программы по селекции и семеноводству сосны и ели. Проведённые в последней трети XX столетия успешные и местами достаточно масштабные работы по фенотипическому отбору в естественных насаждениях плюсовых деревьев и закладке лесосеменных плантаций I порядка не привели к завершению даже первого (начального) цикла плюсовой селекции. В результате выполнения данного начального цикла должна была быть сформирована селекционная популяция I и заложены необходимые площади мультипликационных популяций повышенной генетической ценности – I,5 порядка. Достичь указанных целей во многих субъектах Северо-Западного федерального округа невозможно по причине недостаточного количества

отобранных плюсовых деревьев, а главное – крайне малой площади испытательных культур. Подавляющее большинство первоначально отобранных плюсовых деревьев остаются не проверенными по потомству, что блокирует возможность дальнейшего развития системы плюсовой селекции.

Нельзя не отметить полное отсутствие в России селекционного районирования основных лесобразующих пород, которое бы регулировало проведение селекционных работ и использование семян с лесосеменных плантаций. Существующее общее лесосеменное районирование не может быть применено для этих целей. Сделанные выводы не внушают оптимизма и позволяют спрогнозировать серьезные проблемы в плане обеспечения современных тепличных комплексов для выращивания сеянцев с закрытой корневой системой улучшенными семенами хвойных видов.

Однако достичь целей устойчивого развития отраслей лесного комплекса, как на национальном, так и на региональном уровнях, возможно путем перехода на интенсивный путь ведения лесного хозяйства. Важнейшим компонентом такого хозяйства является развитая система искусственного лесовосстановления, базирующаяся на селекционно-генетической основе. Последнее означает, что никакие вопросы, связанные с повышением устойчивости и производительности вновь создаваемых насаждений, не могут быть решены без учета происхождения и наследственных свойств семян культивируемых лесных пород. Поэтому в России органам государственной власти, уполномоченным в области лесных отношений, и крупным арендаторам лесного фонда придется вернуться к решению вопросов обеспечения системы искусственного лесовосстановления генетически улучшенными семенами и посадочным материалом.

Для достижения прогресса в этом необходимо: разработать федеральную программу по сохранению и рациональному использованию лесных генетических ресурсов РФ; в рамках данной программы создать ряд подпрограмм по генетическим исследованиям и селекции важнейших видов-лесообразователей с учетом современных достижений в области молекулярной генетики и биотехнологии; разработать генеральную схему селекционного семеноводства основных лесобразующих пород. В практическом плане прежде всего потребуются возобновить работы по отбору плюсовых деревьев и организовать на современной методической основе селекционно-генетическую оценку всех имеющихся клоновых потомств ПД, представленных на лесосеменных плантациях I порядка. Выполнение указанных работ позволит в перспективе перейти к реализации той или иной избранной стратегии долговременной селекции конкретного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Авров Ф.Д. Эколого-генетические основы устойчивости популяций и плантационного выращивания лиственницы в Сибири: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Красноярск, 1998. 36 с.

Avrov F.D. *Ecological and Genetic Bases of Stability of Larch Populations and Plantation Cultivation in Siberia*: Dr. Agric. Sci. Diss. Abs. Krasnoyarsk, 1998. 36 p. (In Russ.).

2. Веняляйнен М. Долгосрочная программа по селекции сосны обыкновенной в Финляндии // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: материалы Междунар. симп. 25–30 сент. 1989 г. Воронеж. М., 1990. С. 9–16.

Venyalyaynen M. Long-Term Breeding Program for Scots Pine in Finland. *Forest Genetics, Breeding and Physiology of Woody Plants: Proceedings of the International Symposium, September 25–30, 1989, Voronezh*. Moscow, 1990, pp. 9–16. (In Russ.).

3. Гроздова Н.Б., Кабанова Е.Д. Результаты гибридизационных работ с пихтой и лжетсугой в Ивантеевском дендросаду ВНИИЛМ // Разработка основ систем селекции древесных пород: тез. докл. совещ. Ч. II. Рига, 1981. С. 24–27.

Grozдова N.B., Kabanova E.D. Results of Hybridization Work with Fir and Douglas Fir in the Ivanteevsky Dendrological Garden of VNIILM. *Development of the Foundations of Tree Breeding Systems: Abstracts of the Meeting Reports. Part II*. Riga. 1981, pp. 24–27. (In Russ.).

4. Коски В. Семенное районирование в Финляндии // Лесовосстановление на Европейском Севере: материалы фин.-рос. семинара по лесовосстановлению. 28 сент.–2 окт. 1998 г. Вантаа: Науч. центр Вантаа, 2000. С. 127–132. (Бюл. НИИ леса Финляндии; 772/2000).

Koski V. Seed Zoning in Finland. *Forest Regeneration in the Northern Part of Europe: Proceedings of the Finnish-Russian Seminar. September 28 – October 2, 1998. Bull. For. Res. Inst. Finland*. Vantaa, 2000, no. 772, pp. 127–132. (In Russ.).

5. Лаур Н.В. Лесной генетико-селекционный комплекс Карелии (особенности создания, анализ состояния, научное обоснование развития): дис. ... д-ра с.-х. наук. Петрозаводск, 2012. 429 с.

Laur N.V. *Forest Genetic and Breeding Complex of Karelia (Creation Features, State Analysis and Development Scientific Rationale)*: Dr. Agric. Sci. Diss. Petrozavodsk, 2012. 429 p. (In Russ.).

6. Лесной план Архангельской области: утв. указом губернатора Архангельской обл. от 14.12.2018 № 116-у. Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/462641881> (дата обращения: 10.10.22).

Forest Plan of the Arkhangelsk Region: Approved by the Decree of the Governor of the Arkhangelsk Region Dated December 14, 2018 No. 116-y. (In Russ.).

7. Лесной план Вологодской области: утв. распоряжением губернатора Вологодской обл. от 30.11.2018 № 4807-р. Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/444924654> (дата обращения: 11.10.22).

Forest Plan of the Vologda Region: Approved by the Order of the Governor of the Vologda Region Dated November 30, 2018 No. 4807-p. (In Russ.).

8. Лесной план Калининградской области: утв. указом губернатора Калининградской обл. от 30.03.2009 № 27. Режим доступа: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/3900201812310001> (дата обращения: 11.10.22).

Forest Plan of the Kaliningrad Region: Approved by the Decree of the Governor of the Kaliningrad Region Dated March 30, 2009 No. 27. (In Russ.).

9. Лесной план Ленинградской области на 2019–2028 гг. Режим доступа: <https://lenobl.ru/media/docs/15987/Лесной%20план%20Ленинградской%20области.pdf> (дата обращения: 11.10.22).

Forest Plan of the Leningrad Region for 2019–2028: Approved by the Resolution of the Governor of the Leningrad Region Dated December 25, 2018 No. 75-пг. (In Russ.).

10. Лесной план Мурманской области: утв. постановлением губернатора Мурманской обл. от 20.03.2019 № 29-ПГ. Режим доступа: <https://mpr.gov-murman.ru/documents/lesplan/> (дата обращения: 11.10.22).

Forest Plan of the Murmansk Region: Approved by the Resolution of the Governor of the Murmansk Region Dated March 20, 2019 No. 29-ПГ. (In Russ.).

11. Лесной план Новгородской области: утв. указом губернатором Новгородской обл. от 28.12.2018 № 576. Режим доступа: https://priroda.novreg.ru/tinybrowser/files/dokumenty/lesnoi_plan/01/lesplan-2019.pdf (дата обращения: 11.10.22).

Forest Plan of the Novgorod Region: Approved by the Decree of the Governor of the Novgorod Region Dated December 28, 2018 No. 576. (In Russ.).

12. Лесной план Псковской области: утв. указом губернатора Псковской области от 29.12.2018 № 81-УГ. Режим доступа: <https://priroda.pskov.ru/lesnoy-plan> (дата обращения: 11.10.22).

Forest Plan of the Pskov Region: Approved by the Decree of the Governor of the Pskov Region Dated December 29, 2018 No. 81-УГ. (In Russ.).

13. Лесной план Республики Карелия: утв. распоряжением главы Респ. Карелия от 24.12.2018 № 731-р. Режим доступа: https://gov.karelia.ru/upload/iblock/ffb/12_2_562_704.pdf (дата обращения: 11.10.22).

Forest Plan of the Republic of Karelia: Approved by the Order of the Head of the Republic of Karelia Dated December 24, 2018 No. 731-p. (In Russ.).

14. Лесной план Республики Коми: утв. распоряжением главы Респ. Коми от 01.05.2020 № 106-р. 2020. Режим доступа: <https://mpr.rkomi.ru/dokumenty/lesnoy-plan-respubliki-komi-na-2020--2029-gg> (дата обращения: 11.10.22).

Forest Plan of the Komi Republic: Approved by the Order of the Head of the Komi Republic Dated May 1, 2020 No. 106-p. (In Russ.).

15. Наквасина Е.Н., Юдина О.А., Прожерина Н.А., Камалова И.И., Минин Н.С. Географические культуры в ген-экологических исследованиях на Европейском Севере. Архангельск: АГТУ, 2008. 308 с.

Nakvasina E.N., Yudina O.A., Prozherina N.A., Kamalova I.I., Minin N.S. *Provenance Trial Plantations in Gene-Ecological Studies in the European North*. Arkhangelsk, ASTU Publ., 2008. 308 p. (In Russ.).

16. Раевский Б.В. Географические культуры сосны обыкновенной в Российской Карелии // Лесовосстановление на Европейском Севере: материалы фин.-рос. семинара по лесовосстановлению. 28 сент.–2 окт. 1998 г. Вантаа: Науч. центр Вантаа, 2000. С. 105–111. (Бюл. НИИ леса Финляндии; 772/2000).

Raevsky B.V. Scots Pine Provenance Trial in the Republic of Karelia. *Forest Regeneration in the Northern Part of Europe: Proceedings of the Finnish-Russian Seminar. September 28 – October 2, 1998. Bull. For. Res. Inst. Finland*. Vantaa. 2000, no. 772, pp. 105–111. (In Russ.).

17. Раевский Б.В., Ильинов А.А. Рост и сохранность географических культур различных видов ели в Карелии // Лесн. хоз-во. 2002. № 6. С. 37–39.

Raevsky B.V., Ilinov A.A. Growth and Preservation of Provenance Trial Plantations of Spruce Species in Karelia. *Lesnoye khozyaystvo*, 2002, no. 6, pp. 37–39. (In Russ.).

18. Рогозин М.В. Уроки истории лесной селекции // Лесн. хоз-во. 2013. № 6. С. 20–23.

Rogozin M.V. Lessons of the History of Forest Breeding. *Lesnoye khozyaystvo*, 2013, no. 6, pp. 20–23. (In Russ.).

19. Смилга Я.Я. Повышение быстроты роста и улучшение качества древесины осины путем гибридизации в Латвии // Разработка основ систем селекции древесных пород: тез. докл. совещ. Ч II. Рига, 1981. С. 24–27.

Smilga Ya.Ya. Increasing the Growth Rate and Improving the Quality of Aspen Wood through Hybridization in Latvia. *Development of the Foundations of Tree Breeding Systems: Abstracts of the Meeting Reports. Part II*. Riga, 1981, pp. 24–27. (In Russ.).

20. Тараканов В.В., Паленова М.М., Паркина О.В., Роговцев Р.В., Третьякова Р.А. Лесная селекция в России: достижения, проблемы, приоритеты (обзор) // Лесохоз. информ. 2021. № 1. С. 100–143.

Tarakanov V.V., Palenova M.M., Parkina O.V., Rogovtsev R.V., Tretyakova R.A. Forest Tree Breeding in Russia: Achievements, Challenges, Priorities (Overview). *Forestry information*, 2021, no. 1, pp. 100–143. <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2021.1.09>

21. Туркин А.А. Испытание потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной (на примере Республики Коми): автореф. дис. ... канд. с-х. наук. Архангельск, 2007. 20 с.
Turkin A.A. *Testing the Offspring of Scots Pine Plus Trees (Case Study of the Komi Republic)*: Cand. Agric. Sci. Diss. Abs. Syktyvkar, 2007. 20 p. (In Russ.).
22. Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации / Федер. служба лесн. хоз-ва России. М., 2000. 198 с.
Guidelines for Forest Seed Production in the Russian Federation. Federal Forestry Service of Russia. Moscow, 2000. 198 p. (In Russ.).
23. Царев А.П., Лаур Н.В., Царев В.А., Царева Р.П. Современное состояние лесной селекции в Российской Федерации: тренд последних десятилетий // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 6. С. 38–55.
Tsarev A.P., Laur N.V., Tsarev V.A., Tsareva R.P. The Current State of Forest Breeding in the Russian Federation: The Trend of Recent Decades. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2021, no. 6, pp. 38–55. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-6-38-55>
24. Чумакова Н.И. Усовершенствование технологии вегетативного размножения хвойных растений методом черенкования // Изв. ТСХА. 2011. № 5. С. 161–164.
Chumakova N.I. Improving the Vegetative Propagation Technology of Coniferous Plants by Cuttings. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*, 2011, no. 5, pp. 161–164. (In Russ.).
25. Calleja-Rodriguez A., Pan J., Funda T., Chen Z., Baisou J., Isik F., Abraamsson S., Wu H.X. Evaluation of the Efficiency of Genomic versus Pedigree Predictions for Growth and Wood Quality Traits in Scots Pine. *BMC Genomics*, 2020, vol. 21, art. 796. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-07188-4>
26. Chamberland V., Robichaud F., Perron M., Gélinas N., Bousquet J., Beaulieu J. Conventional versus Genomic Selection for White Spruce Improvement: A Comparison of Costs and Benefits of Plantations on Quebec Public Lands. *Tree Genetics & Genomes*, 2020, vol. 16, art. 17. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1409-7>
27. Chen Z.-Q., Baisou J., Pan J., Karlsson B., Andersson B., Westin J., García-Gil M.R., Wu H.X. Accuracy of Genomic Selection for Growth and Wood Quality Traits in Two Control-Pollinated Progeny Trials Using Exome Capture as the Genotyping Platform in Norway Spruce. *BMC Genomics*, 2018, vol. 19, art. 946. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5256-y>
28. Danell Ö. Possible Gains in Initial Stages of National Tree Breeding Programmes Using Different Techniques. *Forest Tree Improvement*, 23. København, DSR Forlag, 1990, pp. 11–30.
29. Danell Ö. Survey of Past, Current and Future Swedish Forest Tree Breeding. *Silva Fennica*, 1991, vol. 25, no. 4, art. 5463. <https://doi.org/10.14214/sf.a15621>
30. Danell Ö. Breeding Programmes in Sweden. 1. General Approach. *Progeny Testing and Breeding Strategies: Proceedings of the Nordic Group of Tree Breeders*. Ed. by S.J. Lee. Scotland, Forestry Authority, 1993, pp. 80–94.
31. Dietrichson J. Summary of Studies on Genetic Variation in Forest Trees Grown in Scandinavia with Special Reference to the Adaptation Problem. *Norway Skogforsoksv Medd*, 1971, no. 29, pp. 21–59.
32. Egertsdotter U., Ahmad I., Clapham D. Automation and Scale up of Somatic Embryogenesis for Commercial Plant Production, with Emphasis on Conifers. *Frontiers in Plant Science*, 2019, vol. 10, art. 109. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00109>
33. Eriksson G., Ekberg I. *An Introduction to Forest Genetics*. Uppsala, SLU Repro, 2001. 166 p.
34. Forest Tree Seed and Seedling Production. *Finnish Food Authority*. Available at: <https://www.ruokavirasto.fi/en/farmers/plant-production/forest-tree-seed-and-seedling-production/> (accessed 22.02.22).
35. Giertych M. Summer of Results on Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Height Growth in IUFRO Provenance Experiments. *Silvae Genetica*, 1979, vol. 28, no. 4, pp. 136–152.

36. Giertych M. *Report on the IUFRO 1938 and 1939 Provenance Experiments on Norway Spruce (Picea abies (L.) Karst.)*. Kórnik, ID PAN, 1984. 179 p.
37. Giertych M., Oleksyn J. Studies on Genetic Variation in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Coordinated by IUFRO. *Silvae Genetica*, 1992, vol. 41, no. 3, pp. 133–143.
38. Haapanen M., Jansson G., Nielsen U.B., Steffenrem A., Stener L.-G. *The Status of Tree Breeding and Its Potential for Improving Biomass Production*. Skogforsk, Uppsala, 2015. 56 p. Available at: <http://www.skogforsk.se/contentassets/9d9c6eeaf374a2283b2716e3dd8d552e/the-status-of-tree-breeding-low.pdf> (accessed 25.03.21).
39. Hazubska-Przybył T., Wawrzyniak M.K., Kijowska-Oberc J., Staszak A.M., Ratajczak E. Somatic Embryogenesis of Norway Spruce and Scots Pine: Possibility of Application in Modern Forestry. *Forests*, 2022, vol. 13, iss. 2, art. 155. <https://doi.org/10.3390/f13020155>
40. Högberg K.-A., Hajek J., Gailis A., Stenvall N., Zarina I., Teivonen S., Aronen T. Practical Testing of Scots Pine Cutting Propagation – A Joint Metla-Skogforsk-Silava Project. *BMC Proceedings*, 2001, vol. 5, art. P129. <https://doi.org/10.1186/1753-6561-5-S7-P129>
41. Jansson G., Danell O., Stener L.-G. Correspondence between Single-Tree and Multiple-Tree Plot Genetic Tests for Production Traits in *Pinus sylvestris*. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, vol. 28, no. 3, pp. 450–458. <https://doi.org/10.1139/x98-004>
42. Jansson G., Danusevičius D., Grotehusman H., Kowalczyk J., Krajmerova D., Skrøppa T., Wolf H. Norway Spruce (*Picea abies* (L.) H.Karst.). *Forest Tree Breeding in Europe*. Ed. by L. Pâques. Dordrecht, Springer, 2013, vol. 25, pp. 123–176. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6146-9_3
43. Jansson G., Hansen J.K., Haapanen M., Kvaalen H., Steffenrem A. The Genetic and Economic Gains from Forest Tree Breeding Programmes in Scandinavia and Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2016, vol. 32, iss. 4, pp. 273–286. <https://doi.org/10.1080/02827581.2016.1242770>
44. Krakau U.-K., Liesebach M., Aronen T., Lelu-Walter M.-A., Schneck V. Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). *Forest Tree Breeding in Europe*. Dordrecht, Springer, 2013, vol. 25, pp. 267–323. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6146-9_6
45. Lebedev V.G., Lebedeva T.N., Chernodubov A.I., Shestibratov K.A. Genomic Selection for Forest Tree Improvement: Methods, Achievements and Perspectives. *Forests*, 2020, vol. 11, iss. 11, art. 1190. <https://doi.org/10.3390/f11111190>
46. Lelu-Walter M.-A., Thompson D., Harvengt L., Sanchez L., Toribio M., Pâques L.E. Somatic Embryogenesis in Forestry with a Focus on Europe: State-of-the-Art, Benefits, Challenges and Future Direction. *Tree Genetics & Genomes*, 2013, vol. 9, pp. 883–899. <https://doi.org/10.1007/s11295-013-0620-1>
47. Lenz P.R.N., Nadeau S., Mottet M.-J., Perron M., Isabel N., Beaulieu J., Bousquet J. Multi-Trait Genomic Selection for Weevil Resistance, Growth, and Wood Quality in Norway Spruce. *Evolutionary Applications*, 2020, vol. 13, iss. 1, pp. 76–94. <https://doi.org/10.1111/eva.12823>
48. Lindgren D., Karlsson B., Andersson B., Prescher F. Swedish Seed Orchards for Scots Pine and Norway Spruce. *Seed Orchards: Proceedings from a Conference at Umeå, Sweden, September 26–28, 2007*. Umea, 2008, pp. 142–153.
49. Lindquist B. *Forstgenetik in schwedischen Waldbaupraxis*. Radebene und Berlin, Neumann Verlag, 1954. 156 p. (In Swedish).
50. Namkoong G. A Control Concept of Gene Conservation. *Silvae Genetica*, 1984, vol. 33, no. 4-5, pp. 160–163.
51. Nikkanen T. A Review of Scots Pine and Norway Spruce Seed Orchards in Finland. *Seed Orchards: Proceedings from a Conference at Umeå, Sweden, September 26–28, 2007*. Umea, 2008, pp. 195–198.
52. Park Y.-S., Beaulieu J., Bousquet J. Multi-Varietal Forestry Integrating Genomic Selection and Somatic Embryogenesis. *Vegetative Propagation of Forest Trees*. Ed. by Y.-S. Park, J.M. Bonga, H.-K. Moon. Seoul, NIFoS, 2016, pp. 302–322.

53. Rosvall O. *Review of the Swedish Tree Breeding Program*. Uppsala, Skogforsk, 2011. 84 p.
54. Rosvall O. Using Norway Spruce Clones in Swedish Forestry: General Overview and Concepts. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2019, vol. 34, iss. 5, pp. 336–341. <https://doi.org/10.1080/02827581.2019.1614659>
55. Rosvall O., Mullin T. Introduction to Breeding Strategies and Evaluation of Alternatives. *Best Practice for Tree Breeding in Europe*. Ed. by T.J. Mullin, S. Lee. Uppsala, Skogforsk, 2013, pp. 7–28.
56. Ruotsalainen S. *Managing Breeding Stock in the Initiation of a Long-Term Tree Breeding Program*. Academic Dissertation. Finnish Forest Research Institute. Helsinki, Hakapaino Oy, 2002. 95 p.
57. Ruotsalainen S., Persson T. Scots Pine – *Pinus sylvestris* L. *Best Practice for Tree Breeding in Europe*. Ed. by T.J. Mullin, S. Lee. Uppsala, Skogforsk, 2013, pp. 49–65.
58. Sorensson C. Varietal Pines Boom in the US South. *New Zealand Journal of Forestry*, 2006, vol. 51, no. 2, pp. 34–40.
59. Sutton B. Commercial Delivery of Genetic Improvement to Conifer Plantations Using Somatic Embryogenesis. *Annals of Forest Science*, 2002, vol. 59, no. 5-6, pp. 657–661. <https://doi.org/10.1051/forest:2002052>
60. *Swedish Forest Statistics*. Skogsstyrelsen. (In Swedish). Available at: <https://www.skogsstyrelsen.se/statistik/> (accessed 28.02.22).
61. Välimäki S., Paavilainen L., Tikkinen M., Salonen F., Varis S., Aronen T. Production of Norway Spruce Embryos in a Temporary Immersion System (TIS). *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2020, vol. 56, iss. 4, pp. 430–439. <https://doi.org/10.1007/s11627-020-10068-x>
62. Westin J., Haapanen M. Norway Spruce – *Picea abies* (L.) Karst. *Best Practice for Tree Breeding in Europe*. Ed. by T.J. Mullin, S. Lee. Uppsala, Skogforsk, 2013, pp. 29–49.

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest