

ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 630*165

М.Н. Егоров

Егоров Михаил Николаевич родился в 1938 г., окончил в 1960 г. Уральский лесотехнический институт, в 1984 г. Воронежский государственный университет им. Ленинского комсомола, доктор сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории лесной селекции НИИ лесной генетики и селекции. Имеет 56 печатных работ по фенетике естественных и искусственных популяций древесных растений (на примере сосны обыкновенной), селекции сосны обыкновенной на продуктивность.



ФЕНЕТИКА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ КАК НОВОЕ ПЕРСПЕКТИВНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ В ЛЕСНЫХ ВУЗАХ РОССИИ

Предложено к дальнейшей разработке новое перспективное направление исследований – фенетика древесных растений. Использование фенетического подхода позволяет проанализировать структуру популяций с большей точностью и эффективностью, чем традиционный генетический метод.

фены, альтернативные признаки, фенофонд лесообразующих пород, феногеография, каталоги фенов.

Становление фенетики как нового направления в области генетических исследований в нашей стране связано с «законом гомологических рядов в наследственной изменчивости» [1], в котором фактически дана формулировка теоретической основы фенетики популяций. На данный момент доля видов, изученная генетически, ничтожно мала (0,02 %), и, следовательно, подавляющее большинство видов в природе в перспективе не станет объектом генетических исследований в силу определенных трудностей изучения их на этом уровне (сюда, в частности, относятся и древесные растения). Фенетический же подход дает возможность проводить анализ популяций, опираясь на данные морфо-физиологических и биохимических их характеристик на практически неограниченном спектре видов.

История развития исследований по фенетике древесных растений

Принцип анализа особей по дискретным признакам упоминается еще в работах ботаников конца XVIII – начала XIX вв. И.Г. Кельрейтера, О. Сажре и Т. Найта. Именно эти работы позволили Г. Менделю [5] открыть закономерности наследования. К важности учета «единичных признаков», «единиц характеристики» пришел Г.Ф. Осборн, а Н.И. Вавилов первым осознал необходимость использования дискретных признаков видов и популяций, генетическое изучение которых не проводилось или затруднено. В. Иоганнсен [11] ввел понятие «фен», а А.С. Серебровский [6] выделил геогеографию как автономное самостоятельное направление в популяционных исследованиях. Однако о фенетике как устоявшемся направлении можно говорить лишь начиная со второй половины XX в. В 70-х гг. фенетические исследования появились в Канаде, Англии, США и других странах. У нас предмет, цели и методы фенетики популяций как нового направления, развившегося на стыке генетики и классической зоологии и ботаники, впервые были сформулированы Н.В. Тимофеевым-Ресовским [7], а до применения фенетики о структуре популяций судили в основном по характеру распределения особей в пространстве. В 1976 г. в Саратове состоялось I Всесоюзное совещание-семинар по фенетике популяций, где впервые были представлены работы по фенетике древесных пород. Количество их нарастало в последующем в материалах II, III и IV Всесоюзных совещаний (Москва, 1979; Саратов, 1985; Борок, 1990). Нами были опубликованы работы о популяционной фенетике естественных и искусственных насаждений сосны обыкновенной [3]. Исследования по фенетике популяций древесных растений непрерывно расширяются, проявляется большой научный и практический интерес к данному направлению среди работников лесной отрасли, академической, отраслевой и вузовской науки.

Основные понятия фенетики популяций древесных растений

Фенетика – это распространение генетических подходов и принципов на формы, собственно генетическое изучение которых затруднено или невозможно. Предметом фенетики является внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном итоге до рассмотрения дискретных альтернативных признаков-фенов. Методы фенетики – вычленение в изменчивости изучаемых форм различных фенов, количественное и качественное изучение фенов в популяциях и других группах особей. Цель фенетики – разработка вопросов микроэволюции, теоретической систематики и других проблем, связанных с популяционным исследованием видов в природе [7]. Фены – это такие признаки фенотипа, как: 1) простая элементарность, т. е. неразложимость, неподразделяемость на составные части без потери качественного своеобразия; 2) альтернативность; 3) дискретность. Последняя характеристика является, по-видимому, важнейшей, позволяет видеть в изучении фенов действенный путь познания дискретного мира живых организмов [8]. Внутри фенетики к настоящему времени сформировались три ее основных

раздела: выделение и изучение фенов, изучение фенофондов и феногеография.

Выделение и изучение фенов древесных растений

В настоящее время фенетические исследования древесных растений получили должное развитие из-за длительности их онтогенеза, исключая традиционные генетические методы. У древесных пород изучаются три группы признаков: структурные (морфологические), характеризующие особенности строения формы и размеров органов и их частей; функциональные (физиологические), отражающие особенности физиолого-биохимических процессов; биохимические, характеризующие вариации в содержании органических соединений в тканях [10].

Применительно к древесным породам в комплекс исходных признаков-фенов могут быть включены как качественные (неметрические), так и количественные (размерные) признаки. К примеру [2], к качественным альтернативным признакам сосны обыкновенной могут быть отнесены цвет хвои, коры, зрелых шишек, семян, пыльников, крыла семени; строение коры, форма апофиза шишек, периодичность семеношения, архитектура кроны, левизна – правизна шишек и ряд других; к количественным – высота, диаметр, объем ствола и общая биомасса дерева, высота поднятия грубой корки, толщина коры, число ветвей в мутовке, длина хвои, степень охвоенности побегов, число шишек в мутовке; длина, ширина и масса шишек и семян и целый ряд других признаков, к которым применимы биометрические методы анализа. При этом надо помнить, что только наиболее представительный и насыщенный набор признаков, их частотное распределение позволит полнее раскрыть фенотипическую структуру и выявить по комплексу хозяйственно ценных признаков и свойств перспективные формы, а также эффективность генетико-селекционного поиска их в различных по происхождению популяциях. Программа изучения фенофона должна включать в себя изучение структуры и динамики фенотипического состава популяций, описание и сравнение их фенофондов на разных фазах онтогенеза, внутри одного поколения и в разных поколениях, а также в условиях изоляции. Кодирование вариаций признаков осуществляется условными знаками, цифрами, буквами, индексами и графическим способом (гистограммы, секториальные графики) с подключением методов машинного анализа и математического моделирования. По мере накопления данных о выделении фенов основных лесобразующих пород встает проблема их каталогизации и типологизации, что существенно «продвинет» исследования.

Фенофонд основных лесобразующих пород

Фенофондом называется все многообразие фенов в пределах какой-либо группы особей. По аналогии с понятием гено(аллело)фона можно говорить о фенофонде популяции, групп популяций, отдельных дефов [8]. Обычно изучение фенофона ведется в двух направлениях: изучение популяционной статистики и популяционной динамики. Фенетика, используя признаки-маркеры генотипического состава популяции, позволяет проанализи-

ровать ее структуру с большей точностью при значительно меньших усилиях. Предстоит большая и кропотливая работа, чтобы в пределах ареала каждой из лесообразующих пород дать подробную информацию о фенотипе и фенотипической структуре той или иной древесной породы, иметь более или менее полное представление о частотах встречаемости маркерных признаков-фенов и их «миграционном дрейфе» из одной популяции в другую в границах ареалов изучаемых видов. Методы описания фенотипа могут быть самыми различными по аналогии с кодированием вариаций признаков. При оценке данных могут быть использованы методы: хи-квадрат, критерий Стьюдента, ранговый коэффициент корреляции Спирмена, формула Харди-Вайнберга, координатный метод комплексной оценки лесных древесных пород, СМА (главных компонент, таксономия, распознавание образов: дискриминантный, факторный и кластерный анализы); не исключается и использование балльного сравнения, где вариации отдельного признака выражаются определенным числом баллов и сумма их по всем изучаемым признакам дает обобщенную характеристику особи. В частности, на основе использования обширного арсенала методических подходов, признаков и показателей изучена фенотипическая структура естественных популяций и культур сосны обыкновенной на примере сосняков Среднего Урала и Центрального Черноземья [4].

Динамика фенотипа основных лесообразующих пород

При выявлении особенностей и интенсивности элементарных эволюционных факторов фенотипа может быть весьма востребованной и полезной. Первый путь – выяснение действия естественного отбора путем сравнения концентрации тех или иных признаков в разные моменты жизни одного или нескольких поколений. Если какой-либо признак индивидуума в течение онтогенеза не меняется (к примеру цвет хвои, коры, зрелых шишек, семян, женских соцветий, пыльников, крыла семени, строение коры, форма апофиза шишек, архитектура кроны и ряд других признаков у сосны обыкновенной), то можно сравнить его распределение у различных особей на разных стадиях онтогенеза. В ряде случаев наблюдается заметный сдвиг в частоте встречаемости данного признака. По таким сдвигам можно проследить действие естественного отбора. Поскольку не всегда фенотип остается постоянным на протяжении нескольких поколений, исследователь сопоставляет фенотип последних [9].

Другим эволюционным фактором, влияние которого можно выявить при изучении фенотипа, является изоляция. Различия в концентрации отдельных признаков позволяют предполагать действие одной из форм изоляции, которых в природе много (территориально-механическая, экологическая, фенологическая и любая другая).

Не последнее место в анализе фенотипа занимает и один из эволюционных факторов – «волн жизни». Следовательно, изучение фенотипа дает исследователю интересные, а подчас и уникальные возможности изу-

чить три эволюционных фактора – естественный отбор, изоляцию и «волны жизни».

Феногеография древесных растений

Феногеография – изучение географического распределения фенотипов в пределах ареала вида – является одним из направлений фенетики, в котором сочетаются данные, полученные при изучении и выделении фенотипов, с данными для отдельных фенотипов. Если в генетике любая совокупность особей характеризуется определенными частотами аллелей, то в фенетике совокупности особей характеризуются частотами определенных фенотипов. Феногеографические подходы позволяют решать одну из сложнейших задач в исследовании внутривидовой изменчивости – выделение популяций и их групп, определение популяционных границ, изучение действия элементарных эволюционных факторов, нахождение центров внутривидового разнообразия и «монтажа» истории становления популяций. Одновременно феногеография – источник важных данных для внутривидовой систематики тех или иных видов древесных растений. При сравнении фенотипов анализ можно проводить либо по одному фенотипу, либо по их комплексу. Иными словами, феногеография в конечном итоге позволяет целенаправленно находить исходный материал для селекционно-генетических работ.

Каталогизация фенотипических признаков древесных растений

Единственно правильным решением, устраняющим различные «несуразности» при выделении и описании морфофизиологических характеристик фенотипов и фенотипов разными исследователями, является составление каталогов фенотипов и фенотипов тех или иных видов древесных пород. В ближайшем будущем уже можно будет приступить к объединению и разработке единого каталога фенотипов хотя бы основных лесообразователей страны с разработанным «единым типом записи» (системы кодирования) фенотипических признаков. Следующий этап – организация центра, где концентрируются все материалы (к примеру, по лесным древесным породам – НИИЛГиС), причем каждое заинтересованное лицо должно иметь к ним доступ. В перспективе необходимо расширить спектр исходных признаков и приступить к составлению каталога атласа фенотипов в пределах ареалов каждой из лесообразующих пород, разработать теоретические аспекты фенетики популяций с учетом специфики видового разнообразия тех или иных древесных пород.

Итак, фенетика популяций древесных растений является собой автономное самостоятельное направление исследований, включающее в себя морфологический, физиологический и биохимический подходы к изучению природных и искусственных популяций древесных пород. Она позволяет перевести исследования на более совершенный уровень, взяв за основу генетические принципы учета концентраций дискретных признаков-фенотипов, используемых в ранге маркерных признаков генетического состава популяций. В связи с этим ее необходимо рассматривать как одно из важных и пер-

спективных направлений развития и совершенствования методологических подходов в биологической науке вообще и в лесной в частности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Докл. III Всерос. съезда селекционеров. – Саратов, 1920.
2. *Егоров М.Н.* О комплексном наборе признаков в изучении фенетики природных и искусственных популяций сосны обыкновенной // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству. – Петрозаводск, 1983. – С. 130–131.
3. *Егоров М.Н.* Популяционная фенетика естественных и искусственных насаждений сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) // Популяционная фенетика/ Под ред. А.В. Яблокова. – М., 1997. – С. 199–204.
4. *Егоров М.Н.* Фенотипическая структура естественных популяций и культур сосны обыкновенной (на примере сосняков Среднего Урала и ЦЧО): Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – Екатеринбург, 1997. – 40 с.
5. *Мендель Г.* Опыты над растительными гибридами (1865)/ Пер. с нем. – М.: Наука, 1965. – С. 9–48.
6. *Серебровский А.С.* Генетический анализ популяции домашних кур горцев Дагестана // Журн. эксперимент. биол. – 1927. – № 3. – С. 62–146.
7. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В.* Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. – 1973. – № 5. – С. 40–51.
8. *Яблоков А.В.* История, современное состояние и пути развития фенетических исследований // Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. науч. сб. – Саратов.: Саратов. ун-т, 1978. – Вып. 5(7). – С. 5–12.
9. *Яблоков А.В.* Фенетика. Эволюция, популяция, признак. – М: Наука, 1980. – 136 с.
10. *Яблоков А.В., Ларина Н.И.* Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. – М.: Высш. шк., 1985. – 160 с.
11. *Johannsen W.* Elemente der exakten Erblchkeitslehre. – Jena: G. Fisher, 1909.

Научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции

Поступила 30.09.99

M.N. Egorov

Phenetics of Woody Plants as New Perspective Research Area at Forest Higher Educational Institutions of Russia

A new perspective research area – phenetics of woody plants – is suggested for further development. Use of phenetic approach allows analyzing the population structure with higher accuracy and efficiency in comparison with traditional genetic method.