

Обзорная статья

УДК 630*165.3

DOI: 10.37482/0536-1036-2024-1-23-32

Лесная селекция и генетическое разнообразие древесных пород

А.Л. Федорков, д-р биол. наук, вед. науч. сотр.; *ResearcherID*: [C-8811-2009](https://orcid.org/0000-0001-7800-7534),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7800-7534>

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, г. Сыктывкар, Россия, 167982; fedorkov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 12.10.21 / Одобрена после рецензирования 14.01.22 / Принята к печати 19.01.22

Аннотация. В научной литературе представлены различные мнения о связи лесной селекции и генетической изменчивости древесных пород. Целью данной работы является обзор современной отечественной и зарубежной литературы о влиянии селекционных мероприятий на уровень генетического разнообразия лесных древесных пород. Сохранение достаточной генетической изменчивости необходимо для адаптации к изменениям внешней среды, а также долговременной селекции. Поскольку источником улучшенных семян для воспроизводства лесов являются лесосеменные плантации, детально рассмотрено влияние на уровень генетической изменчивости потомства таких факторов, как число клонов и фоновое опыление. Приведены данные о минимальном числе клонов на лесосеменных плантациях в различных странах, обсуждается значение изменчивости клонов по фертильности. Обращено внимание на важность фонового опыления на лесосеменных плантациях, которое, с одной стороны, снижает эффект селекции, а с другой, повышает уровень генетической изменчивости потомства. Уменьшение генетического разнообразия древесных пород может происходить при клоновом отборе, являющемся основой клонового лесоводства, однако анализ литературных источников свидетельствует, что при соблюдении научных рекомендаций сокращение генетического разнообразия минимально. Использование при соматическом эмбриогенезе ели европейской семян от контролируемых скрещиваний плюсовых деревьев, отобранных в результате генетической оценки (так называемое семейное лесоводство с вегетативным размножением), повышает уровень генетической изменчивости потомства. Показано, что система селекции множественных популяций (*multiple population breeding system*) позволяет объединить интенсивную долговременную селекцию и сохранение генофонда древесных пород. Сделан вывод, что реализация оптимально спланированных селекционных программ древесных пород не приводит к значительному сужению генетического разнообразия. Напротив, лесная селекция способствует сохранению лучшего генофонда, передавая его при воспроизводстве лесов через улучшенные семена и клоны в искусственные насаждения. Кроме того, объекты лесного семеноводства, такие как архивы клонов плюсовых деревьев, лесосеменных плантаций, испытательные культуры, содержат *ex situ* ценный генетический материал.

Ключевые слова: генетическая изменчивость, генетическое разнообразие, клоновое лесоводство, лесная селекция, соматический эмбриогенез, фоновое опыление, число клонов

Для цитирования: Федорков А.Л. Лесная селекция и генетическое разнообразие древесных пород // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 1. С. 23–32. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-1-23-32>

Review article

Forest Tree Breeding and Genetic Diversity of Wood Species

Aleksey L. Fedorkov, Doctor of Biology, Leading Research Scientist; ResearcherID: [C-8811-2009](https://orcid.org/0000-0001-7800-7534),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7800-7534>

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Kommunisticheskaya, 28, Syktyvkar, 167982, Russian Federation; fedorkov@ib.komisc.ru

Received on October 12, 2021 / Approved after reviewing on January 14, 2022 / Accepted on January 19, 2022

Abstract. In scientific literature there are different views on the connection between forest tree breeding and genetic variability of wood species. This article has aimed to review the current Russian and foreign literary sources on the impact of breeding measures on the level of genetic diversity of forest wood species. Maintaining adequate genetic variability is necessary for adaptation to the environmental changes, as well as for long-term breeding. As soon as seed plantations are the source of improved seeds for forest regeneration, the influence of such factors as the number of clones and background pollination on the level of genetic variability of the progeny has been considered in detail. The data on the minimal clone number in seed plantations in different countries has been presented and the variability of the clones based on their fertility has been discussed. The importance of background pollination in seed plantations has been highlighted as soon as, on the one hand, it reduces the effect of breeding, but on the other hand, it increases the level of genetic variability of the progeny. A decline in genetic diversity of wood species can be caused by clone selection (which is the basis for clonal forestry). However the analysis of literary sources has shown that the reduction in genetic diversity is minimal if scientific recommendations are fulfilled. The use of the seeds from controlled cross-breeding of plus trees selected as a result of genetic evaluation (the so-called family forestry with vegetative propagation) in the somatic embryogenesis of the common spruce increases the level of genetic variability of the progeny. It has been shown that the multiple population breeding system allows to combine intensive long-term breeding and genetic conservation of wood species. The conclusion has been drawn that the implementation of optimally planned wood species breeding programs does not lead to significant narrowing of genetic diversity. On the contrary, forest tree breeding contributes to the preservation of a better gene pool, transmitting it in the process of forest regeneration through improved seeds and clones into homogeneous stands. Moreover, the objects of forest seed growing such as the archives of plus tree clones and forest seed plantations, as well as test cultures contain valuable genetic material *ex situ*.

Keywords: genetic variability, genetic diversity, clonal forestry, forest tree breeding, somatic embryogenesis, background pollination, clone number

For citation: Fedorkov A.L. Forest Tree Breeding and Genetic Diversity of Wood Species. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2024, no. 1, pp. 23–32. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-1-23-32>

Генетическая структура природных популяций характеризуется частотами генов, находящимися под влиянием факторов эволюции: случайного дрейфа генов, мутаций, миграций и естественного отбора [1]. В научной литературе сложилось мнение, что лесная селекция, использующая искусственный отбор плюсовых деревьев, по определению приводит к сужению генетического разнообразия древесных пород [6, 8, 10, 24]. Это связывают с тем, что в результате отбора образуется селекционная популяция с ограниченной численностью, что может сопровождаться повышением уровня инбридинга и, как следствие, инбредной депрессии. Другое



возможное последствие низкого уровня генетической изменчивости – ухудшение способности популяции адаптироваться к изменениям условий внешней среды. Генетическое разнообразие оценивают по обилию аллелей, идентифицируемых с помощью генетических маркеров; изменчивости количественных признаков, оцениваемой методами математической статистики, и эффективной численности популяции, учитывающей родство между особями. Цель работы – дать обзор современной отечественной и зарубежной литературы по обозначенной проблеме.

Действительно, значительное снижение уровня генетической изменчивости по сравнению с естественными насаждениями установлено методами биохимической генетики в потомстве 2 лесосеменных плантаций (ЛСП), состоящих из 20 и 33 клонов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), в Латвии [11]. В ходе другого исследования, также выполненного в Латвии с использованием методов молекулярной генетики, проведена сравнительная оценка генетического разнообразия на 2 участках экспериментальных культур ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), заложенных потомством 2 ЛСП (50 и 20 клонов, 162 подеревных образца), и в естественных насаждениях в национальном парке, генетическом резервате и заповеднике (свыше 300 подеревных образцов). Результаты показали, что генетическое разнообразие в потомстве ЛСП сопоставимо с естественными насаждениями, хотя некоторые редкие аллели могут быть потеряны [39]. Сходные данные получены по ели в Норвегии при сравнении генетического разнообразия у потомства 2 ЛСП (25 и 60 клонов) и 2 естественных насаждений [44]. Генетический анализ с использованием ДНК-маркеров, проведенный в 6 природных популяциях и на ЛСП сосны в Карелии, не выявил статистически значимых различий между ними по уровню генетического разнообразия [4]. Сравнение показателей генетического разнообразия на основе анализа изоферментов по 21 ЛСП сосны, 19 ЛСП ели и природных популяций этих пород в Белоруссии не показало существенных различий [3].

Масштабное исследование, выполненное в Канаде с помощью биохимических маркеров, с использованием материала дугласии (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), собранного в 49 естественных насаждениях, на 12 ЛСП 1-го порядка и 4 ЛСП 2-го порядка, не показало значительного снижения генетического разнообразия в результате фенотипического отбора и селекции [14]. Используя методы количественной генетики, А.С. Бондаренко с соавторами [2] оценили генетическую изменчивость основных ростовых признаков у полусибсов плюсовых деревьев сосны и ели в сравнении с контролем и пришли к выводу, что фенотипический отбор не приводит к сужению генетического разнообразия. Оценка изменения основных генетических параметров при моделировании последовательных изреживаний в испытательных культурах полусибсов плюсовых деревьев сосны выявила, что даже при значительной интенсивности изреживаний не происходит снижения показателей, характеризующих генетическое разнообразие [17].

Основная цель сохранения генофонда – поддержать достаточную для адаптации к изменениям внешней среды генетическую изменчивость лесобразующих древесных пород. Изменчивость нужна также для успешной долговременной селекции [16]. В этом случае важно сохранение на прежнем уровне высокой аддитивной дисперсии (вариансы), т. е. генетической дисперсии, которая определяет селекционную ценность (или общую комбинационную способность) дерева [10]. Показано, что потеря аддитивной дисперсии является значительной при эффективной численности популяции 20 и ниже, при этом редкие аллели не вносят вклад в приспособленность индивидов [16].

В большинстве стран, ведущих интенсивное лесное хозяйство, для создания лесных культур используется улучшенный репродуктивный материал. Для древесных пород, размножаемых при лесовосстановлении семенным путем, например для сосны и ели, источником улучшенных семян являются ЛСП. Так, в Швеции при воспроизводстве лесов доля семян, заготовленных на ЛСП, составляет для сосны около 90 %, для ели – около 79 %; в Финляндии эти соотношения немного ниже, причем просматривается общий тренд к увеличению использования улучшенных семян [40]. В Норвегии, где главной породой является ель, доля улучшенных семян в производстве посадочного материала равняется в юго-восточной части страны 96 %, на остальной территории – 75 % [47]. Общеизвестно, что на ЛСП представлены потомства, обычно клоновые, определенного числа плюсовых деревьев, чем оно больше, тем шире генетическое разнообразие и, напротив, при его уменьшении генетическое разнообразие сужается. В Российской Федерации в соответствии с «Правилами создания и выделения объектов лесного семеноводства...» (2015) число клонов на ЛСП должно быть не менее 50, независимо от уровня генетической оценки исходного материала. Действовавшие ранее «Основные положения по лесному семеноводству в СССР» (1976) предусматривали меньшее число клонов на ЛСП – 20–25. Обычно предполагается равное представительство рамет в каждом клоне, это далеко не всегда соблюдается. Кроме того, значительная межклоновая изменчивость по фертильности (пыльцевой и семенной продуктивности) приводит к неравномерному вкладу клонов в общий пул мужских и женских гамет на ЛСП. Есть даже мнение, что списочное число клонов не имеет значения для характеристики генетического разнообразия, если число рамет в клонах и их семенная продуктивность различны [23]. Разработана статистическая модель для определения оптимального числа клонов на ЛСП для ряда хвойных пород, учитывающая фертильность, влияние фонового опыления, генетическое разнообразие и некоторые другие условия [29]. Основываясь на результатах этого исследования, шведской селекционной программой было принято высаживать на ЛСП 3-го цикла 20 клонов испытанных по потомству плюсовых деревьев [36]. В Финляндии число клонов на ЛСП должно составлять не менее 20 [42]. В Германии, согласно новой селекционной стратегии, для основных лесобразующих пород при создании ЛСП рекомендуется использовать 60–80 клонов с равным представительством рамет, что дает возможность в будущем проводить изреживания по результатам генетической оценки [27].

Лесобразующие хвойные продуцируют колоссальные объемы пыльцы, которая с потоками воздуха способна перемещаться на значительные расстояния [7]. Фоновое опыление, т. е. опыление семян семенных деревьев на ЛСП пыльцой деревьев из-за ее пределов, обычно рассматривается как негативное явление, поскольку приводит к снижению генетического улучшения (эффекта селекции), хотя привнесение новых генов повышает генетическое разнообразие потомства. Учитывая важность проблемы, в 1991 г. в Швеции была созвана международная конференция для рассмотрения этого вопроса. Участники конференции констатировали, что фоновое опыление может достигать 25–50 % от общего числа семян [32]. Дальнейшие исследования также показали, что оценки степени фонового опыления сильно варьируют – от 5–7 [18] до 52 [48] и даже до 76 [33] % в зависимости от возраста деревьев на ЛСП, погодных ус-

ловий в год опыления и других факторов. Для исключения фонового опыления на ЛСП в Швеции был поставлен эксперимент по изоляции семян сосны от фоновой пыльцы путем полного укрытия рядов семенных деревьев на ЛСП полиэтиленовой пленкой, натянутой на металлический каркас. Эксперимент выявил, что полиэтиленовый тент полностью предотвращает фоновое опыление, которое на контрольных блоках составило 23 %. В то же время изоляция от фонового опыления приводит к повышению частоты самоопыления, хотя ее можно снизить за счет искусственного доопыления пыльцой клонов плюсовых деревьев [49].

Клоновое лесоводство, основанное на отборе и размножении лучших клонов, уходит корнями в далекую историю. Так, вегетативное размножение криптомерии японской (*Cryptomeria japonica* (Lf.) D. Don) с лесоводственными целями проводилось в Японии уже в XV в. Промышленное создание клоновых плантаций тополей (*Populus spp.*), стартовало в странах Южной Европы в начале XX в., ели европейской в Германии – в конце 1960-х [43]. В настоящее время наиболее распространенной древесной породой, используемой в клоновом лесоводстве, является эвкалипт и его гибриды (*Eucalyptus* L.) [50]. Активно реализуются селекционные программы по клоновому лесоводству сосны лучистой (*Pinus radiata* D. Don) в Новой Зеландии и Австралии, сосны ладанной (*Pinus taeda* L.) в США и некоторых других древесных пород.

Основное преимущество клонового лесоводства – существенное генетическое улучшение по росту, достигающее 10–25 % у хвойных и 25–50 % у лиственных пород (эвкалипт и его гибриды) [50]. Последние работы показывают, что, проводя скрещивания с последующим отбором, и у ели европейской можно получать генетическое улучшение по объему ствола, достигающее 50 % [12]. Кроме того, временной разрыв между отбором и реализацией его результатов значительно меньше по сравнению с закладкой ЛСП и получением семян. Также при вегетативном размножении ограниченного числа клонов лесная продукция (выход сортиментов) более однородна. Максимальное генетическое улучшение дают одноклоновые плантации, но возникает риск гибели растений от болезней и вредителей, потери генетического разнообразия [21, 38].

Как уже сказано, клоновое лесоводство ели европейской практикуется в Германии, Швеции, Финляндии и других странах Европы. В силу биологических особенностей ели хорошо укореняются только черенки, взятые с молодых деревьев. В целом от одного донорского растения можно получить 50–100 укорененных черенков. Поэтому система коммерческого размножения в питомнике требует постоянного введения новых молодых донорских растений для поддержания генетического разнообразия клоновых насаждений на приемлемом уровне. Тем не менее снижение уровня генетического варьирования по некоторым ДНК-маркерам было отмечено на клоновой плантации ели по сравнению с естественными насаждениями в Финляндии [5].

С развитием исследований по соматическому эмбриогенезу, который позволяет получать почти неограниченное число растений (генетических копий) от эмбриогенных клеточных линий, из собственно клонового лесоводства ели выделилось так называемое семейное лесоводство с вегетативным размножением [34]. В этом случае семена для соматического эмбриогенеза получают от

контролируемых скрещиваний плюсовых деревьев, т. е. от сибсовых семей. Данный подход реализуется в настоящее время для ели ситхинской (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) в Ирландии [46] и ели европейской в Швеции [35] и Финляндии [45]. В шведской селекционной программе принято, чтобы клоновые насаждения охватывали примерно 90 % генетического разнообразия, существующего в природных популяциях ели, что достигается при использовании 15–20 клонов, и с учетом непредвиденных обстоятельств предлагается использовать 25 клонов [38].

В ряде работ по эмбриогенезу хвойных у зародышей и проростков выявлены различного рода хромосомные нарушения – соматоклональная изменчивость, например у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), но в процессе культивирования они элиминируются, и полученные зародыши идентичны исходным эксплантам [9]. В обзорной статье U. Egersdotter [13] показано, что есть риск таких нарушений, если культура тканей поддерживается длительное время в стадии пролиферации, но ни одно исследование не обнаружило отклонений в фенотипе и росте растений. Для снижения риска потери генетического разнообразия в Швеции площадь участка клоновой плантации (участка лесных культур, по отечественной терминологии) не должна превышать 20 га без ограничений по числу клонов; в Германии, Финляндии и Франции допускается использование смеси клонов, прошедших полевые испытания [26, 37].

Американский лесной генетик G. Namkoong [30] разработал систему селекции множественных популяций (multiple population breeding system – MPBS), которая позволяет объединить интенсивную долговременную селекцию и сохранение генофонда древесных пород. Согласно этой концепции, селекционная популяция состоит из более мелких субпопуляций. Напомним, селекционная популяция – это коллекция деревьев, которая будет передавать генетическое улучшение следующим поколениям [16]. Другими словами, это совокупность плюсовых деревьев, потомство которых (клоновое или семенное) используется для создания ЛСП, обеспечивающих семенами определенную территорию (регион или страну). Иногда ее называют метапопуляцией [25, 41].

Центры субпопуляций распределяются по климатическому градиенту, например, в Швеции и Финляндии расстояния между ними – 1–2° географической широты [20]. Каждая субпопуляция должна состоять как минимум из 50 деревьев, отобранных в пространственно удаленных насаждениях, что исключает родство между ними и снижает вероятность инбридинга на ЛСП. По мнению ряда исследователей, генетическое улучшение по скорости роста, получаемое от ЛСП 1-го порядка, частично объясняется скрещиваниями на ЛСП неродственных деревьев, что дает в результате эффект сродни гетерозису [27, 28].

В шведской селекционной программе по сосне обыкновенной выделено 24 субпопуляции (по 50–70 деревьев) и, таким образом, в целом селекционная популяция (метапопуляция) составляет примерно 1500 деревьев [41]. В финской селекционной программе по этой породе выделено 6 субпопуляций (60–160 деревьев) – селекционная популяция составляет примерно 1000 деревьев [19]. Подобная система используется в Литве [31], Норвегии [22] и других странах. Сообщается, что древесные породы с большими ареалами, включенные в интенсивные селекционные программы с использованием MPBS, не требуют других мер по сохранению генофонда [15].

Заключение

Таким образом, многочисленные исследования, проведенные в различных странах, показали, что реализация корректно спланированных селекционных программ древесных пород не приводит к значительному сужению генетического разнообразия. Напротив, лесная селекция множественных популяций способствует сохранению лучшего генофонда, охватывая генетическую изменчивость на участке, где она проводится, передавая ее при воспроизводстве лесов через улучшенные семена и клоны в искусственные насаждения. Кроме того, объекты лесного семеноводства: архивы клонов плюсовых деревьев, лесосеменные плантации и постоянные лесосеменные участки, испытательные культуры – содержат *ex situ* ценный генетический материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
Altukhov Yu.P. *Genetic Processes in Populations*. Moscow, Akademkniga Publ., 2003. 431 p. (In Russ.).
2. Бондаренко А.С., Жигунов А.В., Левкоев Э.А. Влияние селекционных мероприятий на фенотипическое и генетическое разнообразие семенного потомства плюсовых деревьев ели европейской и сосны обыкновенной // Изв. СПбЛТА. 2016. Вып. 216. С. 6–17.
Bondarenko A.S., Zhigunov A.V., Levkoev E.A. Impacts of Selection Activities on Phenotypic and Genetic Diversity of Norway Spruce and Scotch Pine Plus Tree Seed Progenies. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii = News of the Saint Petersburg Forest Technical Academy*, 2016, iss. 216, pp. 6–17. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.21266/2079-4304.2016.216.6-17>
3. Иваницкая С.И. Оценка эффективности плантационного семеноводства по данным молекулярно-генетического анализа // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 3-го Междунар. совещ., Красноярск, 23–29 авг. 2011 г. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2011. С. 56–57.
Ivanitskaya S.I. Assessment of Efficiency Seed Production of Plantations Based on Molecular and Genetic Analysis. *Conservation of Forest Genetic Resources in Siberia: Proceedings of the International Symposium, August 23–29, 2011*. Krasnoyarsk, V.V. Sukachev Institute of Forest Publ., 2011, pp. 56–57. (In Russ.).
4. Ильинов А.А., Раевский Б.В. Использование микросателлитных локусов в изучении плюсового генофонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в Карелии // Тр. КарНЦ РАН. 2018. № 6. С. 124–134.
Il'inov A.A., Raevskij B.V. Analysis of the *Pinus sylvestris* L. Plus Tree Gene Pool in Karelia Using Microsatellite Loci. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*, 2018, no. 6, pp. 124–134. (In Russ.). <https://doi.org/10.17076/eb840>
5. Левкоев Э.А. Изучение генетического разнообразия в популяциях ели европейской на Восточно-Европейской равнине: автореф. дис. ... канд. с-х. наук. СПб., 2018. 23 с.
Levkoev E.A. *Study of Genetic Diversity in Spruce Populations on East-European Plane: Kand. Agric. Sci. Diss. Abs.* Saint-Petersburg, 2018. 23 p. (In Russ.).
6. Милютин Л.И., Новикова Т.Н. Дискуссионные проблемы лесной генетики и селекции // Лесоведение. 2019. № 6. С. 585–589.

Milyutin L.I., Novikova T.N. The Discussion Problems of Forest Genetics and Tree Breeding. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2019, no. 6, pp. 585–589. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0024114819060068>

7. Сурсо М.В. Лесообразующие хвойные Европейского Севера России: репродуктивная биология, внутривидовая дифференциация, генетический полиморфизм. Екатеринбург: ИЭПС УрО РАН, 2007. 253 с.

Surso M.V. *Forest-Forming Coniferous Plants of the European North of Russia: Reproductive Biology, Intraspecific Differentiation, Genetic Polymorphism*. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2007. 253 p. (In Russ.).

8. 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., Tret'jakova R.A. Forest Tree Breeding in Russia: Achievements, Challenges, Priorities (Overview). *Lesohozjajstvennaja informacija* = Forestry Information, 2021, no. 1, pp. 100–143. (In Russ.). <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2021.1.09>

9. Третьякова И.Н., Иванецкая А.С., Пак М.Э. Продуктивность эмбрионных клеточных линий и их соматическая изменчивость у лиственницы сибирской *in vitro* // Лесоведение. 2015. № 1. С. 27–35.

Tretiakova I.N., Ivanitskaya A.S., Pak M.E. *In vitro* Productivity and Somaclonal Variability of Embryogenic Cell Lines of Siberian Larch. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2015, no. 1, pp. 27–35. (In Russ.).

10. Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Генетика лесных древесных пород. М.: МГУЛ, 2010. 385 с.

Tsarev A.P., Pogiba S.P., Laur N.V. *Forest Genetics*. Moscow, MGUL Publ., 2010. 385 p. (In Russ.).

11. Шигапов З.Х. Сравнительный генетический анализ лесосеменных плантаций и природных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 1995. № 3. С. 19–24.

Shigapov Z.Kh. Comparative Genetic Analysis of Seed Orchards and Natural Scots Pine Populations. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1995, no. 3, pp. 19–24. (In Russ.).

12. Chen Z.-Q., Hai H.N., Helmersson A., Liziniewicz M., Hallingbäck H.R., Fries A., Berlin M., Wu H. Advantage of Clonal Deployment in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst). *Annals of Forest Science*, 2020, vol. 77, no. 1, 15 p. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-0920-1>

13. Egertsdotter U. Plant Physiological and Genetical Aspects of the Somatic Embryogenesis Process in Conifers. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2019, vol. 34, no. 5, pp. 360–369. <https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1441433>

14. El-Kassaby Y.A., Ritland K. Impact of Selection and Breeding on the Genetic Diversity in Douglas-Fir. *Biodiversity Conservation*, 1996, no. 5, pp. 795–813. <https://doi.org/10.1007/BF00051787>

15. Eriksson G. *Pinus sylvestris*. *Recent Genetic Research*. Uppsala, SLU Publ., 2008. 111 p.

16. Eriksson G., Ekberg I., Clapham D. *Genetics Applied to Forestry. An Introduction*. 3rd ed. Uppsala, SLU Publ., 2013. 208 p.

17. Fedorkov A., Lindgren D., Davis A. Genetic Gain and Gene Diversity Following Thinning in a Half-sib Plantation. *Silvae Genetica*, 2005, vol. 54, no. 4–5, pp. 185–189. <https://doi.org/10.1515/sg-2005-0027>

18. Funda T., Wennström U., Almqvist C., Torimaru T., Andersson Gull B., Wang X.-R. Low Rates of Pollen Contamination in a Scots Pine Seed Orchard in Sweden: the Exception or the Norm? *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2015, vol. 30, no. 7, pp. 573–586. <http://dx.doi.org/10.1080/02827581.2015.1036306>

19. Haapanen M., Mikola J. *Metsänjalostus 2050 – pitkän aikavälin metsänjalostusohjelma*. Helsinki, Metla, 2008. 50 p.

20. Haapanen M., Jansson G., Nielsen U.B., Steffenrem A., Stener L.-G. *The Status of Tree Breeding and its Potential for Improving Biomass Production – a Review of Breeding Activities and Genetic Gain in Scandinavia and Finland*. Uppsala, SkogForsk, 2015. 55 p.

21. Ingvarsson P., Dahlberg H. The Effects of Clonal Forestry on Genetic Diversity in Wild and Domesticated Stands of Forest Trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2019, vol. 34, no. 5, pp. 370–379. <https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1469665>

22. Jansson G., Danusevičius D., Grotehusman H., Kowalczyk J., Krajmerova D., Skråppa T., Wolf H. Norway spruce (*Picea abies* (L.) H.Karst.). Forest Tree Breeding in Europe. *Managing Forest Ecosystems*, 2013, vol. 25, pp. 123–176. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6146-9>

23. Kang K., Harju A., Lindgren D., Nikkanen T., Almqvist C., Suh G.U. Variation in Effective Number of Clones in Seed Orchards. *New Forests*, 2001, vol. 21, no. 1, pp. 7–33. <https://doi.org/10.1023/A:1010785222169>

24. Konnert M., Fady B., Gömöry D., A'Hara S., Wolter F., Ducci F., Koskela J., Bozzano M., Maaten T., Kowalczyk J. Use and Transfer of Forest Reproductive Material in Europe in the Context of Climate Change. European Forest Genetic Resources Programme (EUFORGEN), 2015, Rome, EUFORGEN Publ. 75 p.

25. Krakau U.-K., Liesebach M., Aronen T., Lelu-Walter M.-A., Schneck V. Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). Forest Tree Breeding in Europe. *Managing Forest Ecosystems*, 2013, vol. 25, pp. 267–323. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6146-9>

26. Lelu-Walter M.-A., Thompson D., Harvengt L., Sanchez L., Toribio M., Pâques L. Somatic Embryogenesis in Forestry with a Focus on Europe: State-of-the-Art, Benefits, Challenges and Future Direction. *Tree Genetics and Genomes*, 2013, vol. 9, no. 4, pp. 883–899. <https://doi.org/10.1007/s11295-013-0620-1>

27. Liesebach H., Liepe K., Bäucker C. Towards New Seed Orchard Designs in Germany – A Review. *Silvae Genetica*, 2021, vol. 70, pp. 84–98. <https://doi.org/10.2478/sg-2021-0007>

28. Lindgren D. The Role of Tree Breeding in Reforestation. *Reforesta*, 2016, no. 1, pp. 221–237. <https://doi.org/10.21750/REFOR.1.11.11>

29. Lindgren D., Prescher F. Clone Number for Seed Orchards with Tested Clones. *Silvae Genetica*, 2005, vol. 54, no. 2, pp. 80–92. <https://doi.org/10.1515/sg-2005-0013>

30. Namkoong G. A Control Concept of Gene Conservation. *Silvae Genetica*, 1984, vol. 33, no. 4–5, pp. 160–163.

31. Pliūra A., Eriksson G. Sustainable Gene Conservation of *Pinus sylvestris* in Lithuania. *Baltic Forestry*, 1997, no. 1, pp. 2–9.

32. *Pollen Contamination in Seed Orchards. Proceedings of the Meeting of the Nordic Group for Tree Breeding*. Umeå, SLU Publ., 1991. 119 p.

33. Pulkkinen P., Varis S., Pakkanen A., Koivuranta L., Vakkari P., Parantainen A. Southern Pollen Sired More Seeds than Northern Pollen in Southern Seed Orchards Established with Northern Clones of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2009, vol. 24, no. 1, pp. 8–14. <https://doi.org/10.1080/02827580802592467>

34. Rosvall O. Using Norway Spruce Clones in Swedish Forestry: General Overview and Concepts. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2019, vol. 34, no. 5, pp. 336–341. <https://doi.org/10.1080/02827581.2019.1614659>

35. Rosvall O. Using Norway Spruce Clones in Swedish Forestry: Swedish Forest Conditions, Tree Breeding Program and Experiences with Clones in Field Trials. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2019, vol. 34, no. 5, pp. 342–351. <https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1562566>

36. Rosvall O., Almqvist C., Lindgren D. *Experience from the Seed Orchard Programme (Review of the Swedish Tree Breeding Programme)*. Uppsala, SkogForsk, 2011, pp. 51–54.

37. Rosvall O., Bradshaw R., Egertsdotter U., Ingvarsson P.K., Wu H. Using Norway Spruce Clones in Swedish Forestry: Introduction. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2019, vol. 34, no. 5, pp. 333–335. <https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1562565>

38. Rosvall O., Bradshaw R., Egertsdotter U., Ingvarsson P.K., Mullin T., Wu H. Using Norway Spruce Clones in Swedish Forestry: Implications of Clones for Management. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2019, vol. 34, no. 5, pp. 390–404. <https://doi.org/10.1080/02827581.2019.1590631>
39. Rungis D., Luguza S., Baders E., Škipars V., Jansons A. Comparison of Genetic Diversity in Naturally Regenerated Norway Spruce Stands and Seed Orchard Progeny Trials. *Forests*, 2019, no. 10. 11 p. <https://doi.org/10.3390/f10100926>
40. Ruotsalainen S. Increased Forest Production through Forest Tree Breeding. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2014, vol. 29, no. 4, pp. 333–344. <http://dx.doi.org/10.1080/02827581.2014.926100>
41. Ruotsalainen S., Persson T. Scots Pine – *Pinus sylvestris* L. (Best Practice for Tree Breeding in Europe). Uppsala, SkogForsk Publ., 2013, pp. 49–64.
42. Rusanen M., Napola J., Nikkanen T., Haapanen M., Herrala T., Vakkari P. *Forest Genetic Resource Management in Finland*. Helsinki: METLA Publ., 2004. 20 p.
43. Sonesson J., Bradshaw R., Lindgren D. Ecological Evaluation of Clonal Forestry with Cutting-Propagated Norway Spruce. Uppsala: SkogForsk, 2001. 59 p.
44. Sønstebø J.H., Tollefsrud M.M., Myking T., Steffenrem A., Nilsen A.E., Edvardsen Ø.M., Johnskås O.R., El-Kassaby Y.A. Genetic Diversity of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) Seed Orchard Crops: Effects of Number of Parents, Seed Year, and Pollen Contamination. *Forest Ecology and Management*, 2018, vol. 411, pp. 132–141. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.009>
45. Tikkinen M., Varis S., Peltola H., Aronen T. Norway Spruce Emblings as Cutting Donors for Tree Breeding and Production. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2018, vol. 33, no. 3, pp. 207–214. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1349925>
46. Thompson D. Development of Improved Sitka Spruce for Ireland. *Irish Forestry*, 2013, vol. 70, no. 1–2, pp. 104–118.
47. Tollefsrud M.M., Friis Proschowsky G., Gömöry D., Bordács S., Ivanković M., Frýdl J., Alizoti P. Breeding Effects on Basic Material Including Conservation Strategy. Genetic Aspects in Production and Use of Forest Reproductive Material: Forest Genetic Resources Programme (EUFORGEN), European Forest Institute Publ, 2021, pp. 77–84.
48. Torimaru T., Wang X.-R., Fries A., Andersson B., Lindgren D. Evaluation of Pollen Contamination in an Advanced Scots Pine Seed Orchard. *Silvae Genetica*, 2009, vol. 58, no. 5–6, pp. 262–269. <https://doi.org/10.1515/sg-2009-0033>
49. Torimaru T., Wennstrom U., Andersson B., Almqvist C., Wang X.-R. Reduction of Pollen Contamination in Scots Pine Seed Orchard Crop by Tent Isolation. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2013, vol. 28, no. 8, pp. 715–723. <https://doi.org/10.1080/02827581.2013.838298>
50. Wu H. Benefits and Risks of Using Clones in Forestry – a Review. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2019, vol. 34, no. 5, pp. 352–359. <https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1487579>

Конфликт интересов: Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The author declares that there is no conflict of interest