ТРУДЫ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО
ИНСТИТУТА ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

www.journal.spb-niilh.ru
ISSN 2079-6080

10.21178/2079-6080.2024.3.24
УДК 630*232.13, 631*527.5

Оценка агробиологических признаков гибридного потомства F1 от контролируемого скрещивания различных морфологических форм *Populus tremula* L.

© А.К. Бойцов, А.В. Жигунов

Assessment of agrobiological features of F1 hybrid offspring from controlled crossing of various morphological forms of *Populus tremula* L.

A.K. Boytsov, A.V. Zhigunov (St. Petersburg State Forestry Technical University named after S.M. Kirov)

Increasing demand for wood, as well as climate change, are stimulating the selection of new, highly productive and rot-resistant tree species to create forest plantations. Aspen (*Populus tremula* L.) is a valuable frost-resistant tree with a high growth rate, but at an early age it is affected by core rot. Factorial hybridization of aspen, despite its complexity, is a promising direction for obtaining rot-resistant and fast-growing forms and hybrids. The article is devoted to the assessment of agrobiological features of the mapping population of F1 hybrids from controlled crossing of various morphological forms of P. *tremula* from 2016 to 2023 in the Leningrad region. The study showed significant phenotypic diversity due to differences in genotypes. Despite the high drop-off over a seven-year period, hybrids have demonstrated an increase in frost resistance with age, which confirms their potential for cultivation in cold climates. The study of the reactions of individual specimens to temperature changes during autumn leaf aging, as well as the influence of early and late blooming on biometric parameters, did not reveal an unambiguous relationship. There are individuals with both the highest rates and early autumn aging, as well as individuals with the lowest rates. A similar situation is observed with late leaf aging, which indicates the influence of the genotype on these processes. Based on the biometric and phenotypic parameters of plants, a dendrogram was constructed, which identified two large clusters with different productivity in terms of growth rate, and the study of the rank position of genotypes showed that up to 3 years, their significant variability is observed, and then the ranks of most plants stabilize, which made it possible to identify the most promising genotypes, distinguished by consistently high growth rates. The results of the study indicate the need for further study of the genetic diversity and adaptive features of hybrid aspen.

Keywords: poplar, aspen, factorial hybridization, hybrids, selection, productivity, resistance to rot, rapid growth, frost resistance

Оценка агробиологических признаков гибридного потомства F1 от контролируемого скрещивания различных морфологических форм *Populus tremula* L.

А.К. Бойцов, А.В. Жигунов

Повышение спроса на древесину, а также изменения климата стимулируют отбор новых высокопродуктивных и устойчивых к неблагоприятным факторам видов деревьев для создания лесных плантаций. Осина (*Populus tremula* L.) – ценная морозостойкая порода с высокой скоростью роста, однако уже в раннем возрасте она поражается сердцевинной гнилью. Факториальная гибридизация осины, несмотря на сложность, является перспективным направлением для получения гнилеустойчивых и быстрорастущих форм и гибридов. Статья посвящена оценке агробиологических признаков картирующей популяции гибридов F1 от контролируемого скрещивания различных морфологических форм *P. tremula* по результатам экспериментов, проводимых в 2016–2023 гг. в Ленинградской области. Исследование показало значительное фенотипическое разнообразие, обусловленное различиями в генотипах. Несмотря на высокий отпад в течение периода наблюдений, гибриды продемонстрировали повышенную устойчивость к обмерзанию, что подтверждает их потенциал для выращивания в холодном климате. Исследование реакции отдельных экземпляров на температурные изменения и связанное с ними осеннее старение листьев, как и на ранние и поздние сроки их распускания, не выявило однозначной связи с биометрическими параметрами растений. Встречаются деревья как с самыми высокими показателями и ранним осенним старением, так и особи с самыми низкими показателями. Аналогичная ситуация наблюдается и с поздним старением листьев, что свидетельствует о влиянии генотипа на эти процессы. На основе биометрических и фенотипических показателей растений была построена дендрограмма, на которой выделяются два крупных кластера с различной продуктивностью по скорости роста. Изучение рангового положения генотипов показало, что до 3-х лет наблюдается значительная их изменчивость, а затем ранги большинства растений стабилизируются, что позволило выявить наиболее перспективные генотипы, отличающиеся стабильно высокими темпами роста. Результаты исследования свидетельствуют о необходимости дальнейшего изучения генетического разнообразия и адаптивных особенностей гибридной осины.

Ключевые слова: тополь, осина, факториальная гибридизация, гибриды, отбор, продуктивность, устойчивость к гнили, быстрый рост, морозоустойчивость

Бойцов Александр Константинович – аспирант кафедры лесных культур, ассистент кафедры робототехнических систем и интеллектуальных технологий
E-mail: A.K.Boitsov@yandex.ru

Жигунов Анатолий Васильевич – профессор кафедры лесных культур, д-р с.-х. наук
E-mail: a.zhigunov@bk.ru

ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова»
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., д. 5
Телефон: (812) 670-93-18

Введение

Деревья из рода тополь (*Populus* L.) ценятся во всем мире из-за высокой скорости роста и качества древесины, которая легко подвергается различным видам механической и химической обработки [6, 11]. Тополя имеют высокую значимость для целлюлозно-бумажной промышленности, а также энергетического сектора. Осина (*P. tremula* L.) – это наиболее морозостойкий и продуктивный вид тополя в Европе, также отличающийся низкой требовательностью к плодородию почв, что позволяет ей произрастать на бедных кислых землях.

Ареал этого вида охватывает Западную и Восточную Европу, Европейскую часть России, Крым, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток, Казахстан, Центральную Азию, Монголию, Китай, северную часть Корейского полуострова. Имея такой обширный ареал, характеризующийся очень разнообразными природными условиями, осина обладает высокой адаптивностью, проявляющейся в большом разнообразии морфологических и физиологических признаков деревьев.

Главный недостаток осины – её подверженность сердцевинной гнили, возбудителями которой являются осиновый трутовик (*Phellinus tremulae* Bond. Et Boris) [5, 6] и ложный трутовик (*Phellinus igniarius* (L. ex Fr.) Quel.) [10].

Множество ученых за рубежом подтверждают актуальность гибридизации осин, проводя селекционный отбор гнилеустойчивых насаждений и отдельных деревьев этого вида. Так, исследование гибридной осины (*P. tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) интенсивно проводилось в Германии [25, 26]. Обширный обзор процесса гибридизации тополей, включая *P. tremula*, *P. tremuloides* и *P. davidiana* Dode, в странах Северной Америки, Европы и Азии провели исследователи B.J. Stanton, M.J. Serapiglia и L.B. Smart [22]. В результате совместной работы шведские и эстонские учёные также получили клоны (*Populus* × *wettsteinii* Hämet-Ahti = *P. tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) с высокой продуктивностью и повышенной устойчивостью к вредителям и болезням [24].

Результаты исследований, проводимых Шведским научно-исследовательским институтом лесного хозяйства, свидетельствуют о высоком потенциале гибридной осины для производства древесины [17, 21]. Согласно полученным данным, продуктивность осин достигает максимальных значений в возрасте 25–30 лет. В этот период прирост объема ствола составляет 20–22 м^3 на 1 га в год, высота 30–35 м, средний диаметр 27–29 см.

На севере Польши гибриды *Populus tremula* с *Populus tremuloides* Michaux и *Populus alba* L. также показали положительные результаты в росте [20]. Особенно высокие показатели продемонстрировал клон «Wä 13» (*P. tremula* × *P. tremuloides*), который в возрасте 7 лет достиг следующих значений: сохранность – 90 %, диаметр – 14,3 см, высота – до 13,2 м, прирост запаса – до 25,4 м^3 на 1 га в год. В качестве эталона (контроля) использовалась смесь из 30 клонов *P. tremula* и деревьев порослевого происхождения из природных популяций Беловежской пущи. По объему ствола клон «Wä 13» превосходил показатели контрольных растений в 4,6 раза.

В селекционных программах для осины приоритетными задачами являются увеличение скорости роста, улучшение морозостойкости и сопротивляемости к различным болезням. Эти признаки тесно связаны с фенологическими показателями и наследуемостью. Так, в западной Канаде в течение последних двух десятилетий проводились наблюдения за потомствами гибридной осины от скрещивания различных морфологических форм *P. tremuloides* Michx. [16]. Для исследования были выбраны 122 особи в качестве родителей мужского и женского пола для частичной факториальной гибридизации, а также их потомства, содержащие более 30 000 деревьев с родословными структурами, где была оценена наследуемость. Показатели наследуемости были низкими для высоты и диаметра (~0,2), но умеренными для дат распускания почек и старения листьев (~0,4). Кроме того, предполагаемые генетические корреляции между ростом и фенологическими признаками были от умеренных до сильных, при этом деревья с наибольшей высотой обратно коррелировали с ранним распусканием почек ($r = -0{,}3$) и поздним старением листьев ($r = -0{,}7$).

В селекции осины, устойчивой к гнили, в естественных лесах выдающуюся роль сыграл А.С. Яблоков [12–14]. В течение второй половины XX века он и ряд других исследователей: Б.Н. Владимиров, В.П. Петрухнов, А.П. Царёв [3, 7, 23] проводили также работы по искусственной гибридизации осины с последующим отбором гнилеустойчивых особей и добились положительных результатов.

Сравнение структуры листа, объема и качества ствола гибридной и обычной осины, проведенное А.Л. Федорковым и С.Н. Плюсниной [8, 9], показало, что в десятилетнем возрасте гибридная осина статистически значимо превосходила обычную по диаметру на 65%, по высоте – на 49%, по объему ствола – более чем в 3 раза, площадь листа была больше на 44,6%, а толщина листа – на 8,8%. Установлено, что толщина эпидермы, столбчатого и губчатого мезофилла, высота клеток столбчатого мезофилла и число рядов клеток губчатого мезофилла в листе осины гибридной статистически значимо превосходят таковые у осины обыкновенной.

Перспективность гибридизации осин подтверждают и десятилетние наблюдения за клонами *Populus tremula* × *P. tremuloides*, полученными из Института лесной генетики Германии для оценки продуктивности в холодных климатических условиях Ленинградской области [2]. У наиболее перспективных клонов к 10-летнему возрасту сохранность составила 80%, средний диаметр достиг до 10,5 см, а средняя высота – 10,5 м.

Среди всех вышеупомянутых работ по скрещиванию факториальная гибридизация представляет особый интерес. При этом методе несколько женских особей скрещиваются с несколькими мужскими, что позволяет охватить все возможные комбинации и получить полное представление о генетических характеристиках родительских деревьев Такая схема дает информацию как об общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способностях. Полученные материалы после полевых испытаний позволяют выбрать лучшие родительские особи или их пары [29]. Однако факториальная гибридизация является сложным методом, особенно с точки зрения экономической целесообразности. В реальных экспериментах по гибридизации часто возникают трудности, такие как несовместимость, гибель семян или всходов из-за грибковых заболеваний, повреждения от вредителей и другие причины, что может привести к потере полученных гибридов.

Первый опыт факториальной гибридизации осины в России был проведен в Центрально-Черноземном регионе в 2015–2016 гг. В первый год осуществлялись отбор и изучение родительских форм, а также первичные скрещивания. В следующем году были получены новые гибриды. Исследования начались в рамках международного сотрудничества с Институтом лесной генетики имени Тюнена (Германия) в проекте MARussiA. Участниками стали: с немецкой стороны – M. Fladung и G. von Wühlisch [18], а с российской – помимо авторов этой публикации, работа которых также ведётся в рамках данной темы [1, 27, 28], еще две группы из Москвы [15] и Воронежа [10].

Целью настоящего исследования являлась оценка агробиологических признаков картирующей популяции гибридов F1 от контролируемого скрещивания различных морфологических форм *Populus tremula* L., проводившаяся с 2016 по 2023 год.

Объект и методы исследования

Объектом исследования являлись лесные культуры гибридной осины (*Populus tremula* L.), созданные осенью 2016 года в районе ПГТ Дружная Горка (Ленинградская область, Гатчинский район), с координатами 59°16'33" с. ш., 30°08'32" в. д. Место произрастания популяции отличается влажным континентальным климатом, подверженным влиянию циклонов Балтийского моря. Отчетливое смягчающее влияние циклонов Балтийского моря приводит к теплому, влажному и короткому лету и длинной, умеренно холодной и влажной зиме.

Посадочным материалом служили однолетние саженцы с закрытой корневой системой, полученные от контролируемого скрещивания двух морфологических форм: женской – позднераспускающейся, морозоустойчивой и мужской – раннераспускающейся, морозонеустойчивой.

И мужские, и женские экземпляры росли на одном участке в Гатчинском районе Ленинградской области на расстоянии не более 8 м друг от друга. Родительские деревья имели сопоставимый возраст: 30–32 года для женского и 28–30 лет – для мужского (установлено по кернам). Высота женского растения 19,8 м, диаметр на высоте груди 27 см, у мужского эти параметры составляли 17,6 м и 23 см, соответственно. Оба родителя имели сходные дендрометрические показатели, за исключением фенологических признаков и зимостойкости. Задержка сроков распускания генеративных и вегетативных почек у женского экземпляра по сравнению с мужским составляла 10 и 6 дней, соответственно. Впоследствии мужская особь была существенно повреждена поздневесенними заморозками, в то время как женская не подвергалась обмерзанию.

Контролируемое скрещивание было проведено в апреле 2016 года в тепличных условиях на базе Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета. Свежесрезанные боковые 1-метровые побеги из верхней части кроны мужского и женского экземпляров осины инкубировались в пластиковых кувшинах емкостью 10 л с водой при комнатной температуре на протяжении 10 дней (до появления сережек). Гибридизация выполнялась путем искусственного опыления женских цветков с помощью кисточки пыльцой, собранной с мужских сережек.

Затем ветки с опыленными женскими сережками помещали в изоляторы из пергамента, чтобы исключить случайное попадание пыльцы по воздуху. Через две недели на женских сережках появились коробочки. Полученные семена были сразу же высеяны в контейнеры 4×4×7 см на влажный питательный торфяной субстрат. В течение нескольких дней после посева семена проросли. Спустя две недели сеянцы были рассажены по отдельным ячейкам пластиковых контейнеров Plantek-81 и помещены в летнюю теплицу с поликарбонатным покрытием.

В течение мая средняя высота растений составила приблизительно 50 см, они были пересажены в более крупные индивидуальные пластиковые контейнеры (8×8×14 см), в которых произрастали до осени. В сентябре около 1100 саженцев были готовы для высадки на лесокультурную площадь (рис. 1). Семилетнее гибридное потомство осины F1 на этой площади представлено на рисунке 2.

Рис. 1. Однолетние саженцы гибридного потомства осины F1 в летней теплице перед высадкой на лесокультурную площадь (сентябрь 2016 года)

Рис. 2. Семилетнее гибридное потомство осины F1 на лесокультурной площади (июнь 2023 года)

Для получения популяции полных сибсов было высажено 80 растений. Впоследствии эта популяция F1 использовалась для создания генетической карты. С этой целью образцы саженцев и родительских деревьев были отсеквенированы по методу ddRADseq [27].

В течение вегетационного сезона собирались материалы о скорости наступления фенофаз, в частности, – срока распускания почек и осеннего расцвечивания листьев. В период прекращения вегетации у растений измерялись диаметры ствола у корневой шейки и высоты.

Статистическая обработка полученных данных проводилась при помощи базового пакета функций языка программирования R, программы STATISTICA и Excel.

Был проведен дисперсионный анализ для определения воздействия генотипа и параметров вегетационного периода на прирост растений. Признаки, применяющиеся для анализа – это ежегодно определявшиеся в течение периода с 2017 по 2023 год приросты растений по диаметру и высоте, число дней до распускания почек, осеннее расцвечивание листьев в период с 15 мая по 19 июня.

Для анализа корреляции прироста гибридной популяции осины с погодными условиями использовались средние значения вышеперечисленных показателей за вегетационный сезон (с апреля по сентябрь) в течение рассматриваемого периода.

Информация о климатических факторах была получена с открытого портала «NASA Power», предоставляющего доступ к базе данных ежедневных метеорологических измерений и замеров солнечной радиации по всему земному шару.

Список климатических и биоклиматических признаков, использовавшихся для анализа корреляции:

– температура воздуха на высоте 2 м (°С);
– относительная влажность воздуха на высоте 2 м (%);
– скорость ветра на высоте 2 м (м/с);
– влажность почвы в корнеобитаемой зоне на глубине до 100 см (%);
– количество облаков (%);
– количество осадков (мм/мес.);
– сумма фотосинтетически активной радиации (Вт/м^2).

Анализ корреляции проводился при помощи языка программирования R, функции cor.test из базового набора функций R. Эта функция позволяет вычислить не только коэффициент корреляции, но и его достоверность, которая выражается при помощи величины p-value.

Для анализа корреляции нулевая гипотеза подразумевает отсутствие корреляции между погодным признаком и приростом дерева. Если *p*-значение превышает 0,05, то нулевая гипотеза подтверждается, и корреляция считается недостоверной.

Корреляция от 0,1 до 0,3 считается слабой, от 0,3 до 0,5 – умеренно сильной, а корреляция свыше 0,5 – сильной. Отрицательный коэффициент корреляции говорит о том, что с увеличением значения погодного признака показатель прироста не повышается, как при положительной корреляции, а падает.

Результаты исследования и их обсуждение

При оценке результатов эксперимента важно отметить, что условия произрастания деревьев в эксперименте являются однородными, на отдельных участках поля не наблюдается существенных микроклиматических отклонений, что минимизирует возможность отнесения разницы в биометрических показателях растений на счет влияния условий среды, а не генетических особенностей гибридов.

На рисунке 3 представлены диаграммы размаха для диаметра и высоты растений с 2016 по 2023 год, где средние значения повышались с течением времени и увеличивалась ширина разброса показателей в популяции.

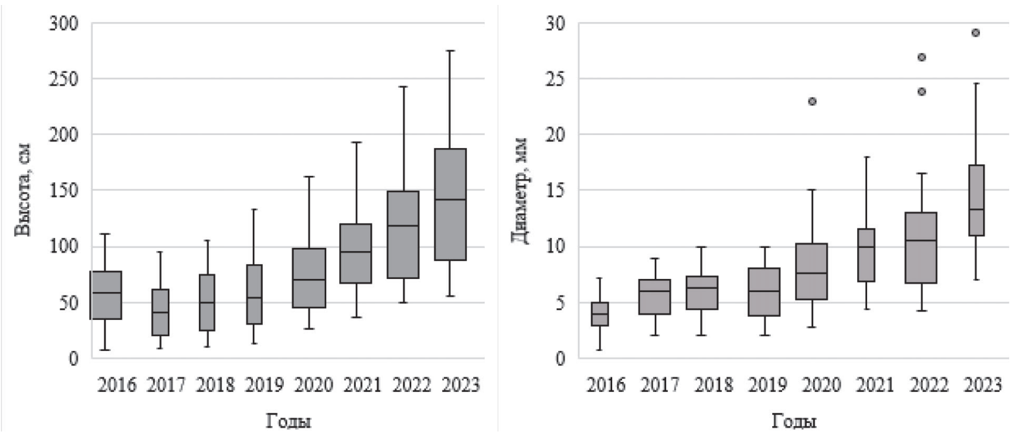

Рис. 3. Изменение средних значений высоты и диаметра деревьев осины в течение 2016–2023 гг.

С возрастом различия в скорости роста между деревьями становятся более заметными, вследствие чего диапазон показателей популяции постепенно увеличивается, появляются выбросы – «выпадающие» генотипы.

Хотя все растения в эксперименте являются одновозрастными полными сибсами, биометрические признаки в популяции с 2020 по 2023 год распределены по широкому спектру: так, в 2023 году встречаются деревья высотой от 55 до 274 см, диаметр разнится от 7 до 29,1 мм. Наибольшие показатели диаметра и высоты особей, можно объяснить наличием выявленного стабильного локуса на LG5 в данной популяции, значимо влияющего на показатели роста осин, вне зависимости от климатических условий [4].

Снижение роста некоторых экземпляров связано с повреждением заморозками – многие растения подвергались сильному обмерзанию центрального побега, приводившему к уменьшению их высоты.

Для более наглядной характеристики динамики роста растений на рисунке 4 представлены аналогичные графики для ежегодных приростов растений по высоте и диаметру.

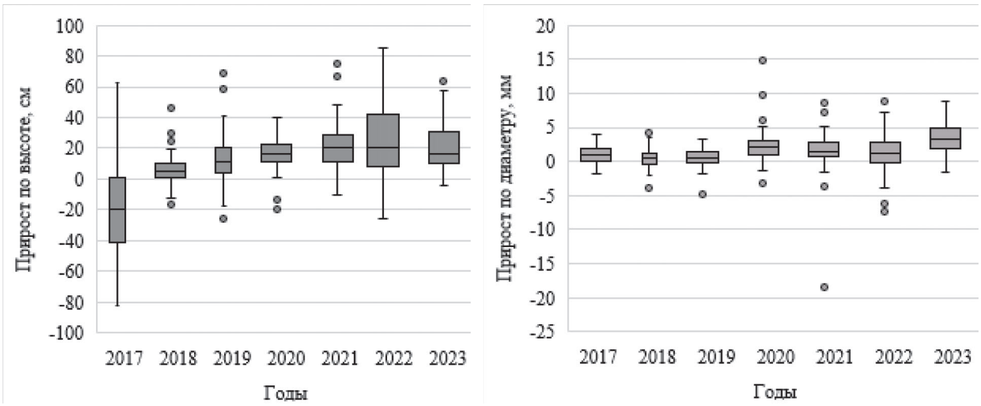

Рис. 4. Ежегодный прирост деревьев осины по высоте и диаметру

Можно видеть, что средний прирост по высоте с каждым годом постепенно увеличивался, за исключением 2019 года, когда прирост не изменился, и 2023-го – когда он немного снизился по сравнению с двумя предыдущими годами.

Отрицательные значения прироста по высоте означают сильное обмерзание побегов. С возрастом количество обмерзших растений уменьшается: в то время как после зимы с 2016 на 2017 год среднее значение прироста в популяции находится ниже нуля, к 2022 году масштабы повреждения достаточно низкие, средний прирост в основном положительный.

Средний прирост по диаметру значительно возрос в 2020 году после спада в 2018-м и 2019-м. Наибольший прирост по диаметру наблюдался в 2023 году, что связано с наименьшим количеством подвергшихся обмерзанию боковых ветвей и центрального побега осин в 2020 и 2023 годах.

Исходя из широкого спектра распределения данных, представленных на рисунках 3 и 4, были рассчитаны коэффициенты вариации для каждого из признаков за 2023 год, поскольку эти данные наиболее полно отражают текущее состояние признаков, учитывающее последние изменения в условиях исследования (табл. 1).

Таблица 1

Расчёт коэффицентов вариации по биометрическим параметрам в 2023 году

Показатель	Высота, см	Диаметр, мм	Прирост	
			По высоте, см	По диаметру, мм
Стандартное отклонение	58,4	5,8	15,0	2,3
Среднее значение	140,9	14,1	20,0	3,5
Коэффициент вариации, %	41,5	40,9	75,1	66,7

Коэффициент вариации признака равен отношению стандартного отклонения к среднему значению и является мерой относительного разброса случайной величины. Расчеты производились при помощи функций sd и mean в базовом пакете функций R. При коэффициенте вариации свыше 33% популяция считается неоднородной, поэтому полученные результаты говорят об очень сильном разбросе показателей, особенно для значений приростов популяции.

Различия в развитии растений могут быть

обусловлены разницей их генотипов, так как условия произрастания гибридной популяции осины очень гомогенны. Местоположение дерева не вызывает заметных различий между растениями. Следовательно, обнаруженная по прошествии лет широкая изменчивость развития растений обусловлена различиями между генотипами.

В настоящий момент в 2023 году на поле произрастает 44 генотипированных растения из 80, что составляет 55% от высаженных изначально.

Отпад деревьев в основном происходил из-за повреждений заморозками, которые приводили к усыханию боковых ветвей и центрального побега. Данные по количеству пострадавших от обмерзания гибридных осин с 2017 по 2023 год от общего количества высаженных на лесокультурной площади приведены в таблице 2.

Таблица 2

Количество растений, подвергшихся обмерзанию в период с 2017 по 2023 год

Год	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
Доля растений, подвергшихся обмерзанию, %	62	29	30	8	23	11	4

Несмотря на отсутствие экстремальных температур, наибольшее количество потомства осин, пострадавших от заморозков было зафиксировано в первый год после посадки, и значительно меньше – в последующие. Это обусловлено тем, что молодые растения, более уязвимы к низким температурам. Кроме того, обмерзание объясняется наследственными свойствами отцовского растения, которое также испытывало значительные повреждения от поздневесенних заморозков.

С увеличением возраста осины становятся менее уязвимы к воздействию низких температур. Это подтверждается несущественными повреждениями на седьмой год, приведшие к отмиранию побегов у 3 растений, что составляет всего 4% от числа растущих деревьев.

Фенологические наблюдения за потомством позволяют выявить разную реакцию каждой особи на температурный режим. Срок распускания листовых почек является одним из наиболее надежных показателей потепления в регионах с умеренным климатом, тесно связанных с устойчивостью к повреждению морозом и скоростью роста.

Для фиксации распускания листовых почек в течение 2017–2022 гг. в период с 15 мая по 19 июня проводился еженедельный осмотр растений. Результаты учетов по декадам представлены на рисунке 5.

Рис. 5. Распределение деревьев по времени распускания листовых почек в 2017–2022 гг.

При оценке данных привлекались также материалы предыдущих исследований [1]. Анализ показал, что у половины растений распускание почек в первый год после посадки произошло в 3 декаду мая, у другой половины – в 1 и 2 декады июня, в то время как в последующие годы – 2018-й и 2019-й – практически все экземпляры распустились в 1 и 3 декады мая. У четверти растений в 2020 г. это произошло во 2 декаде июня, а в 2021 г. – в 1 декаде июня. Начало формирования листьев уже в первую декаду мая в 2018, 2019 и 2020 гг. обусловлено тёплыми днями в мае. В 2022 г. более чем у половины деревьев листья появились лишь в первой декаде июня, что связано с более холодной весной.

Исследование зависимости между сроками распускания почек и биометрическими параметрами растений не выявило однозначной связи. В каждой из групп (ранние и поздние формы) наблюдались как самые высокие, так и самые низкие биометрические показатели в равной степени, что указывает на значительное влияние генотипа на рост и развитие растений, что также подтверждают результаты QTL-анализа популяции, выявивший локус на LG5, влияющий на высоту [4].

Не менее важным было изучение данных относительно окраски листьев, поскольку их старение обусловлено скоординированными процессами на клеточном, тканевом и организменном уровнях под контролем строго регулируемой генетической программы [19]. В связи с этим стоит производить поиск реакций отдельных экземпляров на температурные изменения, а также это необходимо учитывать в селекционных программах.

На признак «начало старения листьев» было исследовано 41 растение в 2020 и в 2021 гг. Полученные данные представлены на рисунке 6.

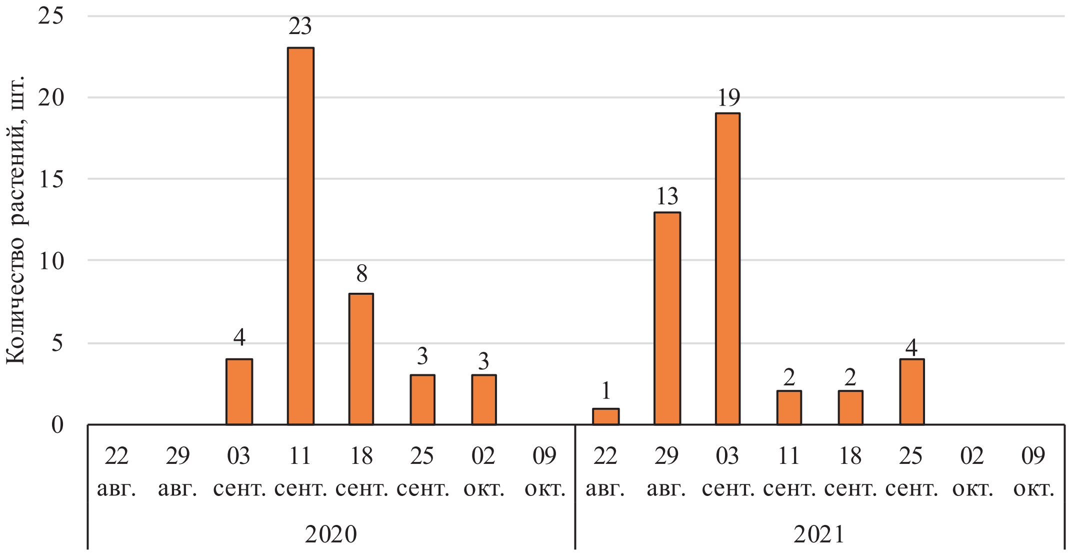

Рис. 6. Распределение деревьев по срокам начала осеннего старения листьев в 2020 и 2021 гг.

Как видим, в 2020 году первые осины начали менять окраску листьев на две недели позже, чем в 2021 году. Пик осеннего расцвечивания в 2021 г. наблюдался на неделю раньше, но количество деревьев при этом было меньше, чем в предыдущем году (19 растений против 23). Весь период смены окраски листьев в 2020 году составил пять недель, а в 2021-м – шесть недель. При этом в 2020 году в желтый цвет окрасились листья у 59,1 % гибридов, в красный – у 38,2 %. Количество экземпляров, листья которых не изменили окраску, составило 2,7 %.

Данные, полученные в 2020-м году, подтверждают теорию, что осеннее расцвечивание осин провоцируется уменьшением длины светового дня. Однако в 2021 году растения начали менять окраску листьев в ранние сроки, уже с 22 августа. Это связано с тем, что погода в этот летний сезон была аномально жаркой и сухой, особенно в июле, когда средняя температура в Ленинградской области составляла +22,5 °C, а дождливых дней было всего два, в то время как в 2020 году средняя температура в июле составила +17,0 °C, а дней с осадками было 12.

Исследование влияния сроков распускания листьев на биометрические параметры деревьев не выявило однозначной связи. Встречаются экземпляры с ранним осенним старением, имеющие как самые высокие, так и самые низкие показатели. Аналогичная ситуация наблюдается и с поздним старением листьев, что свидетельствует о влиянии генотипа на эти процессы.

На скорость развития деревьев влияют не только свойства генотипа, но и воздействие условий окружающей среды. Это можно установить при помощи анализа ANOVA (функция aov в языке программирования R). При анализе проявления признака в популяции нулевая гипотеза предполагает нормальное распределение данных, в то время как альтернативная утверждает, что распределение не является нормальным. P-значение можно определить как вероятность нулевой гипотезы. При p-value меньше заданного уровня значимости (принимается как 0,05) можно установить, что воздействие показателя на прирост существенно.

Результаты дисперсионного анализа для определения воздействия генотипа и погодных условий на прирост по высоте и диаметру растений, приведены в таблице 3.

Таблица 3

Результаты анализа ANOVA для определения воздействия генотипа и погодных условий на прирост по высоте и диаметру популяции F1

Фактор	Анализируемый признак	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	p-value
Генотип	Прирост по высоте	74	49881	674	1,48	0,012
Погодные условия	Прирост по высоте	5	77228	15446	33,92	<2e-16
Генотип	Прирост по диаметру	74	189,8	2,565	1,016	0,451
Погодные условия	Прирост по диаметру	5	129,8	25,960	10,280	4,07e-09

Примечание. Sum Sq – сумма квадратов-дисперсия, Df – степени свободы, Mean Sq – оценка дисперсии, F-значение (для определения соотношение межгрупповой и внутригрупповой вариации), p-value (p-уровень значимости)

Анализ дисперсии демонстрирует сильное воздействие условий окружающей среды на прирост растений. Генотип также влияет на изменчивость этого показателя, однако в меньшей степени. Это обусловлено как различиями климатических факторов в прошедшие годы, так и изменением темпов роста деревьев с возрастом. Хотя для популяции в целом характерно постепенное увеличение прироста с течением лет, в различных условиях произрастания те или иные генотипы могут показывать разную скорость роста. Следовательно, нежелательно оценивать генотипы по их приросту в течение одного года. В связи с этим необходимо построить и оценить ранговое положение деревьев на основании комплексной оценки приростов по диаметру и высоте в течение нескольких лет. Для анализа используются те деревья, которые наблюдались с 2016 по 2023 год, с момента первоначальной посадки.

На рисунке 7 представлен график рангового положения деревьев по скорости роста. В популяции присутствует 44 генотипа. По вертикальной оси откладываются ранги (наивысший ранг – 1, его занимают лучшие генотипы), по горизонтальной оси – годы измерений.

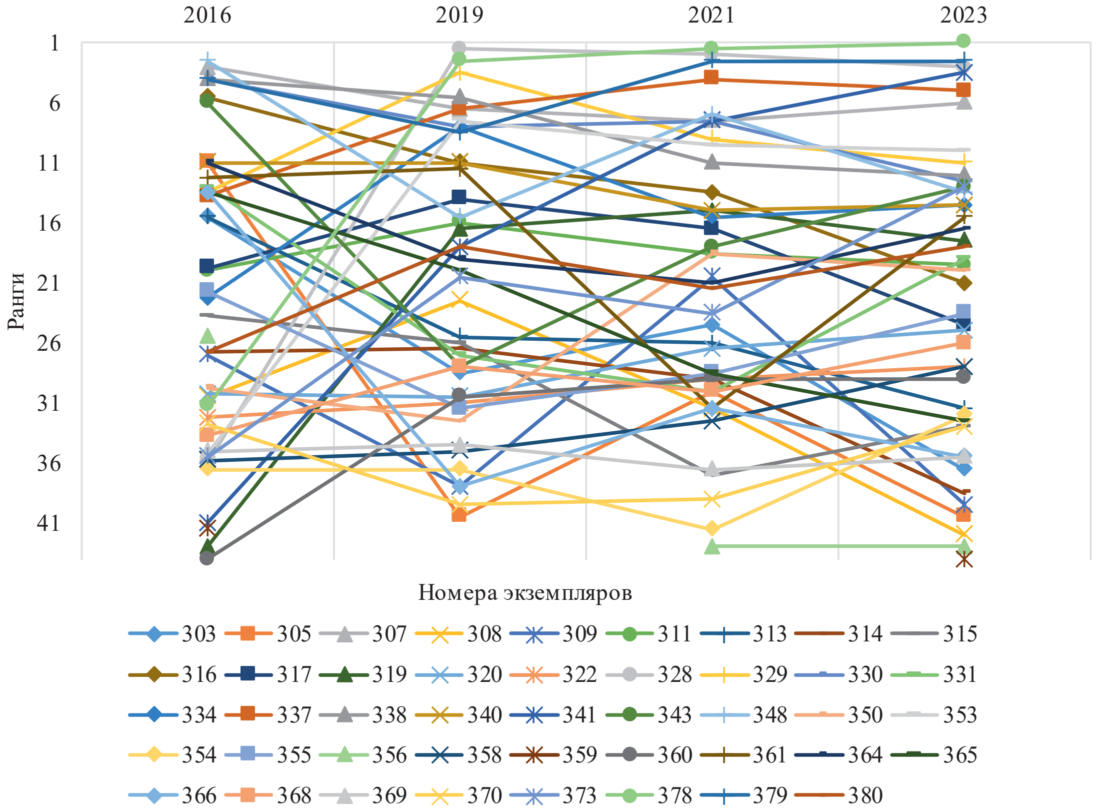

Рис. 7. Ранговое положение 44 генотипов гибридной осины по темпам роста

Практически у всех растений до 3-летнего возраста наблюдается значительное изменение рангового положения. В последующий период (с 3 до 7 лет) ранги большинства особей стабилизируются, существенное изменение отмечено у некоторых из них, в частности, у № 341 (повышение ранга), у №№ 308, 343, 361, 365 (понижение ранга), у № 309 (значительные колебания ранга с 3-го по 7-й год). Некоторые особи характеризуются выраженной стабильностью своего положения, а именно №№ 307, 328, 329, 337, 338, 353, 378, и 379, занимающие с 3-х лет высшие ранги.

Изучение динамики ранговых перемещений гибридной осины показало, что в возрасте до 3-х лет из 44 генотипов свой ранг сохранили 39%. Такая значительная изменчивость рангов в это время объясняется интенсивным ростом осин. В возрасте от 3 до 7 лет из 10 лучших растений в начальный период времени сохранили свой статус 8 (более 80%).

Таким образом, генотипы, расположенные на рисунке 7 в верхней части графика, можно назвать более быстрорастущими. Однако пока рано их рекомендовать в качестве элитных и использовать при закладке лесных плантаций. Необходимо дальнейшее исследование.

Также отметим, что деревья в рядах могут иметь как низкий ранг по скорости роста, так и высокий. Условия на разных участках поля площадью 1,3 га сходны между собой, и расположение дерева практически не оказывает влияния на его развитие, поэтому можно сделать вывод, что широкую изменчивость степени развития растений в значительной мере определяет различие в генотипах.

На основании биометрических и фенотипических данных (повреждаемость морозом, скорость распускания почек) растений была построена дендрограмма (рис. 8), которая позволяет разделить популяцию на несколько групп, близких между собой по этим признакам. Анализ производился с помощью программы STATISTICA.

На рисунке 8 выделяются два крупных кластера, сильно различающихся между собой, которые в свою очередь дробятся

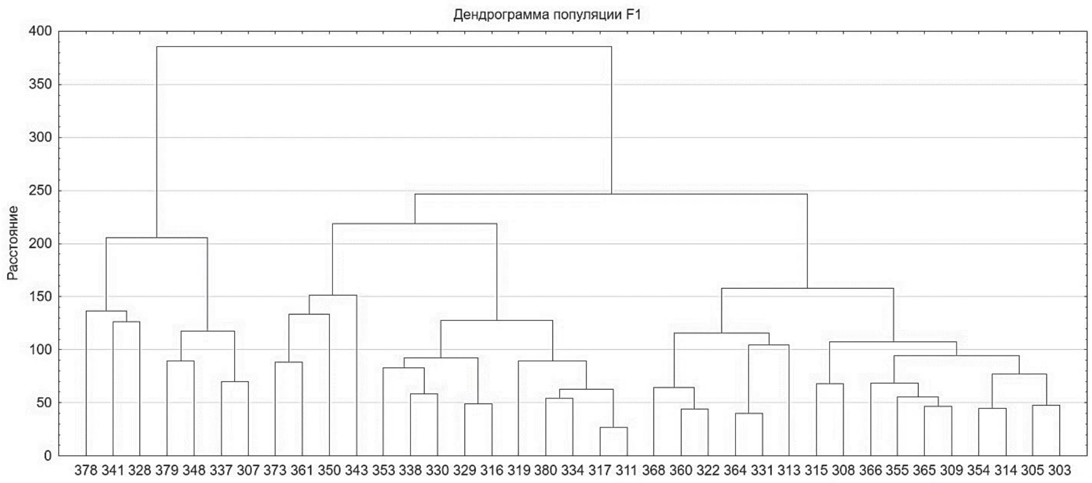

Рис. 8. Распределение растений популяции F1 на две группы по фенотипическим и биометрическим показателям

на меньшие группы. Эти два кластера отображают наибольшее фенотипическое разнообразие популяции. По скорости роста генотипы, расположенные в первом из них (слева), будут опережать растения из второго крупного кластера (справа).

Группы особей №№ 328, 341 и 378, а также №№ 307 337, 348 и 379 отличаются от других и представляют собой небольшие кластеры, что указывает на высокую схожесть между ними по фенотипическим и биометрическим признакам, где №№ 378 и 379 имели наилучшие биометрические показатели.

Основными факторами, которые влияют на скорость роста растений, поимо генотипа, являются температура воздуха, количество осадков, влажность воздуха и корнеобитаемого слоя почвы, скорость ветра и количество получаемой растениями солнечной энергии.

Для анализа корреляции темпов роста гибридной популяции осины с погодными условиями использовались средние значения вышеперечисленных показателей за вегетационный период (с апреля по сентябрь) в период с 2016 по 2023 год. В таблице 4 приведены коэффициенты и p-значения для корреляции семи основных погодных параметров с приростом деревьев по высоте и диаметру.

Таблица 4

Степень корреляции приростов осин с показателями погоды в течение вегетационного периода

Показатели погоды	Корреляция с приростом по высоте		Корреляция с приростом по диаметру	
	Степень	p-value	Степень	p-value
Средняя температура воздуха	0,36	2.932e-09	-0,07	0,1650
Средняя относительная влажность воздуха	-0,18	0.001424	0,22	0.0002
Средняя скорость ветра	0,13	0,01579	0,34	1,285e-08
Средняя влажность почвы	-0,39	1,386e-11	0,12	0,06175
Средняя облачность	-0,32	1,047e-07	0,15	0,0218
Среднее ежемесячное количество осадков	-0,26	2,54e-05	0,05	0,3172
Фотосинтетически активная радиация (ФАР)	0,47	2,979e-15	-0,06	0,3613

Анализ степени корреляции темпов роста с различными показателями погоды показал, что прирост по высоте гораздо больше зависит от условий окружающей среды, чем прирост по диаметру. Установлена существенная положительная корреляция прироста по высоте с температурой воздуха и количеством получаемой ФАР, слабая положительная корреляция – со скоростью ветра, средняя отрицательная корреляция – с облачностью и количеством осадков, влажностью почвы, слабая отрицательная корреляция – с влажностью воздуха.

Прирост по диаметру положительно коррелирует с увеличением влажности воздуха и скорости ветра, а также проявляет слабую корреляцию с облачностью.

Осина известна как светолюбивый вид, и мирясь с бедными и сухими, даже отчасти засоленными почвами, для успешного роста она требует довольно богатых и достаточно увлажненных почв. Все особенности корреляции темпов роста деревьев с погодными условиями полностью соответствуют её биологическим признакам, поэтому в лесах Ленинградской области данная порода будет лучше произрастать в довольно освещённых условиях, на богатых и достаточно увлажненных почвах.

Выводы

В ходе оценки агробиологических признаков картирующей популяции гибридов F1 от контролируемого скрещивания различных морфологических форм *Populus tremula* L. в период с 2016 по 2023 год были получены следующие результаты:

1. Исследование фенотипических и биометрических показателей гибридной популяции осины в течение 7-летнего периода позволило выявить значительное разнообразие в скорости роста и фенотипических характеристиках растений как по высоте, так и по диаметру. Различия в скорости роста между особями становятся более заметными с возрастом, что приводит к увеличению диапазона показателей и появлению так называемых «выбросов». Так, в 2023 году встречаются деревья высотой от 55 до 274 см, а диаметр разнится от 7 до 29,1 мм.

2. Анализ коэффициентов вариации биометрических параметров за 2023 год демонстрирует высокую степень разброса показателей в популяции. Так, коэффициенты вариации составили 41,5 % для высоты растений, 40,9 % – для диаметра, 75,1 % – для прироста по высоте и 66,7 % – для прироста по диаметру. Поскольку коэффициент вариации выше 33 %, что указывает на неоднородность выборки, полученные результаты свидетельствуют о значительном разнообразии характеристик в популяции. Эти различия в развитии растений объясняются разнообразием генотипов, при этом условия произрастания в гибридной популяции осины однородны, что исключает влияние таких факторов, как освещенность, рельеф и влажность почвы.

3. Сохранность в 2023 году составила 55 % от первоначально высаженных растений. Отпад деревьев в основном обусловлен повреждениями от заморозков, которые наиболее сильно повлияли на молодые растения в первый год жизни из-за более низкой их устойчивости и унаследованных свойств отцовского растения, которое также испытывало значительные повреждения от поздневесенних заморозков. За рассматриваемый период уровень обмерзания снизился с 62 % в 2017 году до 4 % в 2023 году, что свидетельствует о повышении устойчивости осин к низким температурам по мере их взросления.

4. Исследование сроков распускания почек у деревьев показало, что температурный режим оказывает существенное влияние на начало вегетации. В первые годы после посадки большинство растений трогались в рост в мае, в то время как в последующие годы этот процесс начинался в июне из-за холодной весны. Такие изменения свидетельствуют о влиянии климатических факторов на фенологию растений и подчеркивают значимость мониторинга и анализа данных для меняющегося климата. Исследование влияния погодных условий на сроки распускания почек отдельных экземпляров растений не выявило однозначной связи между ранним или поздним распусканием почек и биометрическими параметрами. В каждой из групп (ранние и поздние распускающиеся формы) наблюдались как самые высокие, так и самые низкие биометрические показатели в равной степени, что указывает на значительное влияние генотипа на рост и развитие растений.

5. Наблюдения за окраской листьев также подтверждают влияние климатических условий на фенологические процессы у осин. Например, в 2021 году жаркое и сухое лето привело к более раннему началу изменения

окраски листьев по сравнению с 2020 годом. Эти данные могут быть полезны при разработке селекционных программ и планировании сельскохозяйственных мероприятий в условиях изменяющегося климата. Исследование зависимости между осенним старением листьев и биометрическими параметрами растений, как и при разных сроках распускания почек не выявило однозначной связи. Встречаются особи как с самыми высокими показателями и ранним осенним старением, так и с самыми низкими показателями. Аналогичная ситуация наблюдается и с поздним старением листьев, что свидетельствует о влиянии генотипа на эти процессы, что также подтверждается влиянием стабильного локуса на LG5.

6. На основании результатов анализа ANOVA для определения влияния генотипа и погодных условий на прирост по высоте и диаметру популяции F1, можно сделать вывод о существенной связи между этими параметрами. Однако условия окружающей среды имеют более сильное воздействие на прирост, чем генотип, что обусловлено как различиями климатических факторов в прошедшие годы, так и изменением темпов роста деревьев с возрастом.

7. Результаты анализа рангового положения генотипов показывают, что до 3-летнего возраста происходит значительное его изменение у большинства осин. В возрасте с 3-х до 7 лет ранги большинства деревьев стабилизируются, однако у некоторых экземпляров продолжают происходить изменения статуса. Особи №№ 307, 328, 329, 337, 338, 353, 378 и 379, занимающие с 3-х лет высшие ранги, характеризуются выраженной стабильностью своего положения и являются наиболее перспективными. Также отмечено, что различия в генотипах оказывают существенное влияние на изменчивость развития растений даже при сходных условиях произрастания.

8. Дендрограмма, построенная на основе биометрических и фенотипических показателей растений, позволила выделить два крупных кластера сильно различающихся между собой растений, что свидетельствует о наличии значительного фенотипического разнообразия в популяции. Генотипы, расположенные в первом кластере, обладают наибольшей продуктивностью по скорости роста в сравнении с генотипами из второго кластера. Группы особей №№ 328, 341, 378 и 307, 337, 348, 379 представляют собой небольшие кластеры, отличающиеся от других и характеризующиеся высокой схожестью по фенотипическим и биометрическим признакам. Особи №№ 378 и 379 в каждом из кластеров показали наилучшие результаты по биометрическим параметрам.

9. Исследование корреляции темпов роста гибридной популяции осины с погодными условиями показало, что прирост по высоте деревьев сильно зависит от условий окружающей среды, включая температуру воздуха и количество получаемой фотосинтетически активной радиации. Также наблюдается слабая положительная корреляция со скоростью ветра и средняя отрицательная корреляция с облачностью, количеством осадков, влажностью почвы и влажностью воздуха. Для лесов Ленинградской области рекомендуется выращивание осины в довольно освещённых условиях, на богатых и достаточно увлажненных почвах.

Полученные результаты могут быть полезны для дальнейшего отбора и использования наиболее продуктивных генотипов осины. Знания о влиянии погодных условий на рост осины позволяет оптимизировать условия выращивания этого вида в различных лесных экосистемах. Важно продолжать изучение генетического разнообразия и адаптивных особенностей гибридной популяции осины для эффективного управления лесными ресурсами и сохранения биоразнообразия.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Бойцов, А.К. Влияние температуры на сроки распускания листовых почек гибридного потомства различных морфологических форм осины / А.К. Бойцов, А.В. Жигунов, В.С. Зимирева // Леса России: политика, промышленность, наука, образование : Материалы VIII Всероссийской научно-технической конференции, Санкт-Петербург, 24–26 мая 2023 года / Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова. – СПб., 2023. – С. 182–185. – EDN MUMUKV.
2. Бойцов, А.К. Десятилетние селекционные испытания по выращиванию клонов гибридной осины и других гибридных тополей в условиях северо-запада России / А.К. Бойцов, А.В. Жигунов // Труды

Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. – 2023. – № 3. – С. 38–52. – DOI: 10.21178/2079-6080.2023.3.38. – EDN RZCNXP.

3. Владимиров, Б.Н. Гибридизация осины / Б.Н. Владимиров // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. – 1972. – № 43. – С. 49–57.
4. Лебедева, М.В. Анализ генетических локусов, влияющих на хозяйственно-ценные признаки осины (*Populus tremula* L.) в различных географических условиях / М.В. Лебедева, Г.М. Кукуричкин, Е.К. Потокина, А.В. Жигунов // Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии : Сборник тезисов XVIII Всероссийской конференции молодых учёных, посвященной памяти академика РАСХН Георгия Сергеевича Муромцева, Москва, 19–20 апреля 2018 года. – Москва : Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», 2018. – С. 148–149. – EDN XPZWQH.
5. Машкина, О.С. Полевые испытания размноженных *in vitro* клонов осины (*Populus tremula* L.): рост, продуктивность, качество древесины, генетическая стабильность / О.С. Машкина, Е.А. Шабанова, И.Н. Вариводина, Т.А. Гродецкая // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2019. – № 6. – С. 25–38. – DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.25. – EDN INVRFZ.
6. Михайлов, Л.Е. Осина. / Л.Е. Михайлов. – М. : Агропромиздат, 1985. – 72 с.
7. Петрухнов, В.П. Гибридизация осины в ЦЧО / В.П. Петрухнов // Гибридизация лесных древесных пород : Сборник научных трудов, Государственный комитет СССР по лесу, Центральный научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции. – Воронеж : Типография издательства "Коммуна", 1988. – С. 101–106. – EDN WIFERN.
8. Плюснина, С.Н. Структура листа осины обыкновенной *Populus tremula* L. и осины гибридной (*Populus tremula* L. × *Populus tremuloides* Michx.) (Salicaceae) в клоновом архиве / С.Н. Плюснина, А.Л. Федорков // Лесной вестник. Forestry Bulletin. – 2020. – Т. 24, № 2. – С. 23–28. – DOI: 10.18698/2542-1468-2020-2-23-28. – EDN XUSHBG.
9. Федорков, А.Л. Объем и качество ствола гибридной и обычной осины в клоновом архиве / А.Л. Федорков // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2021. – № 1 (379). – С. 92–98. – DOI: 10.37482/0536-1036-2021-1-92-98. – EDN LRWIGV.
10. Царев, А.П. Селекционные испытания факториальных гибридов *Populus tremula* L. в ювенильном возрасте / А.П. Царев, Р.П. Царева, В.А. Царев, Н.В. Лаур // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2022. – № 5. – С. 9–20. – DOI: 10.37482/0536-1036-2022-5-9-20. – EDN QTLITO.
11. Царев, А.П. Селекция лесных и декоративных древесных растений / А.П. Царев, С.П. Погиба, Н.В. Лаур. – М. : МГУЛ, 2014. – 552 с.
12. Яблоков, А.С. Воспитание и разведение здоровой осины / А.С. Яблоков. – М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1949. – 276 с.
13. Яблоков, А.С. Воспитание и разведение здоровой осины. 2-е изд., перераб. и доп. / А.С. Яблоков. – М. : Гослесбумиздат, 1963. – 442 с.
14. Яблоков, А.С. Исполинская форма осины в лесах СССР / А.С. Яблоков. // Труды ВНИИЛХ. – 1941. – № 23. – 52 с.
15. Chernyshenko, O. Aspen Clonal Sustainability Assessment in Natural Populations by Tree-Ring Based Information / O. Chernyshenko, D. Rumyantsev, A. Sirotova // Proceedings of the German Russian Conference on Forest Genetics / Braunschweig, Thünen-Institut. – 2018. – P. 17–22. – DOI: 10.3220/REP1539855736000.
16. Ding, C. Genetic parameters of growth and adaptive traits in aspen (*Populus tremuloides*): Implications for tree breeding in a warming world / C. Ding, A. Hamann, R.C. Yang, J.S. Brouard // PLoS ONE. – 2020. – № 15. – e0229225. – DOI: 10.1371/journal.pone.0229225.
17. Fahlvik, N. Production of hybrid aspen on agricultural land during one rotation in southern Sweden / N. Fahlvik, L. Rytter, LG. Stener // J. For. Res. – 2021 – № 32. – P. 181–189. – DOI: 10.1007/s11676-019-01067-9.
18. Fladung, M. Improving the Productivity, Resistance, and Adaptability in Poplar – Development of Genetic Markers for Aspen ("MaRussiA") / M. Fladung, G. von Wühlisch // Proceedings of the German Russian Conference on Forest Genetics / Braunschweig, Thünen-Institut. – 2018. – P. 9–15. – DOI: 10.3220/REP1539855736000.
19. Lim, P.O. Leaf senescence / P.O. Lim, H.J. Kim, H.G. Nam // Annual review of plant biology. – 2007. – Vol. 58. – P. 115–136. – DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105316.
20. Niemczyk, M. Productivity, growth patterns, and cellulosic pulp properties of hybrid aspen clones / M. Niemczyk, P. Przybysz, K. Przybysz, M. Karwański, A. Kaliszewski, T. Wojda // Forests. – 2019 – Vol. 10, no. 5. – P. 450.
21. Rytter, L. Clonal variation in root suckering ability of hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) / L. Rytter, S. Jacobson // Scandinavian Journal of Forest Research. – 2018. – № 33. – P. 523–528. – DOI: 10.1080/02827581.2018.1447144.

22. Stanton, B.J. The Domestication and Conservation of *Populus* and *Salix* Genetic Resources / B.J. Stanton, M.J. Serapiglia, L.B. Smart // Poplars and Willows : Trees for Society and the Environment / Ed. by J.G. Isebrands, J. Richardson / Rome, FAO. – 2014. – P. 124–199. – DOI: 10.1079/9781780641089.0124.
23. Tsarev, A.P. Growth and breeding of aspen in Russia / A.P. Tsarev // Silvae Genetica. – 2013. – Vol. 62, № 4-5. – P. 153–160. – EDN SLLNZB.
24. Tullus, A. Short-rotation forestry with hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) in Northern Europe / A. Tullus, L. Rytter, T. Tullus, M. Weih, H. Tullus // Scandinavian Journal of Forest Research. – 2012. – № 27. – P. 10–29. – DOI: 10.1080/02827581.2011.628949.
25. Von Wühlisch, G. Ergebnisse der Züchtung von Pappeln und Aspen in Großhansdorf. Perspektiven für die Energie – und Rohstofferzeugung / G. Von Wühlisch // Pflanzenzüchtung Großhansdorf. – 2006. – Vol. 70. – P. 157–172.
26. Von Wühlisch, G. Growth Performance of F-Hybrids, Backcrossed Hybrids and F-Hybrids of *Populus tremula* and *Populus tremuloides* / G. Von Wühlisch // Proceedings of the 5th International Poplar Symposium "Poplars and Willows : From Research Models to Multipurpose Trees for a Bio-Based Society". – Orvieto, Italy, 2010. – 37 p.
27. Zhigunov, A.V. Development of F1 hybrid population and the high-density linkage map for European aspen (*Populus tremula* L.) using RADseq technology / A.V. Zhigunov, P.S. Ulianich, M.V. Lebedeva, P.L. Chang, S.V. Nuzhdin, E.K. Potokina // BMC Plant Biology. – 2017. – Vol. 17, № 1. – P. 180. – DOI: 10.1186/s12870-017-1127-y. – EDN PRONWX.
28. Zhigunov, A.V. Development of Research Resources for Marker-Assisted Selection of Aspen (*Populus tremula* L.) in Russia / A.V. Zhigunov, P.S. Ulianich, M.V. Lebedeva, E.K. Potokina // Proceedings of the German Russian Conference on Forest Genetics / Braunschweig, Thünen-Institut. – 2018. – P. 35–39. – DOI: 10.3220/REP1539855736000.
29. Zobel, B. Applied Forest Tree Improvement / B. Zobel, J. Talbert // New York, John Wiley. – 1984. – 505 p.

REFERENCES

1. Boytsov A.K., Zhigunov A.V., Zimireva V.S. The influence of temperature on the timing of leaf bud opening of hybrid offspring of various morphological forms of aspen. *Forests of Russia: politics, industry, science, education: Materials of the VIII All-Russian Scientific and Technical Conference, St. Petersburg, May 24–26, 2023 [Lesa Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie: Materialy VIII Vserossijskoj nauchno-tekhnicheskoj konferentsii, St. Peterburg, 24–26 maya 2023 goda].* St. Petersburg State Forestry University named after S.M. Kirov. St. Petersburg, 2023, pp. 182–185. (In Russian).
2. Boytsov A.K., Zhigunov A.V. Ten-year selection trials for growing clones of hybrid aspen and other hybrid poplars in the conditions of north-west Russia. *Proceedings of the St. Petersburg Research Institute of Forestry [Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyajstva]*. 2023, no. 3, pp. 38–52. DOI: 10.21178/2079-6080.2023.3.38. (In Russian).
3. Vladimirov B.N. Aspen hybridization. *Scientific. tr. Moscow forestry engineering in-ta.Gibridizatsiya osiny [Nauch. tr. Mosk. lesotekhn. in-ta].* 1972, no. 43, pp. 49–57. (In Russian).
4. Lebedeva M.V., Kukurichkin G.M., Potokina E.K., Zhigunov A.V. Analysis of genetic loci affecting economically valuable traits of aspen (*Populus tremula* L.) in various geographical conditions. *Scientists, dedicated to the memory of Academician of the Russian Academy of Agricultural Sciences Georgy Sergeevich Muromtsev, Moscow, April 19–20, 2018 [Biotekhnologiya v rastenievodstve, zhivotnovodstve i veterinarii: Sbornik tezisov XVIII Vserossijskoj konferentsii molodykh uchyonykh, posvyashhennoj pamyati akademika RASKHN Georgiya Sergeevicha Muromtseva, Moskva, 19–20 aprelya 2018 goda].* Moscow, Federal State Budgetary Scientific Institution “All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology”, 2018, pp. 148–149. (In Russian).
5. Mashkina O.S., Shabanova E.A., Varivodina I.N., Grodetskaya T.A. Field tests of aspen (*Populus tremula* L.) clones propagated *in vitro*: growth, productivity, wood quality, genetic stability. *News of higher educational institutions. Forest magazine [Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenij. Lesnoj zhurnal],* 2019, no. 6, pp. 25–38. DOI 10.17238/issn0536-1036.2019.6.25. (In Russian).
6. Mikhajlov L.E. Osina. Moscow, 1985, 72 p. (In Russian).
7. Petrukhnov V.P. Hybridization of aspen in the Central Black Sea Region. *Hybridization of forest tree species: Collection of scientific papers, USSR State Committee on Forests, Central Research Institute of Forest Genetics and Selection [Gibridizatsiya lesnykh drevesnykh porod : Sbornik nauchnykh trudov, Gosudarstvennyy komitet SSSR po lesu, Tsentral'nyy nauchno-issledovatel'skiy institut lesnoy genetiki i selektsii]*. Voronezh, 1988, pp. 101–106. (In Russian).

8. Plyusnina S.N., Fedorkov A.L. Leaf structure of common aspen *Populus tremula* L. and hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *Populus tremuloides* Michx.) (Salicaceae) in the clone archive. *Lesnoj vestnik. Forestry Bulletin,* 2020, vol. 24, no. 2, pp. 23–28. DOI: 10.18698/2542-1468-2020-2-23-28. (In Russian).
9. Fedorkov A.L. Volume and quality of hybrid and conventional aspen trunks in the clone archive. *News of higher educational institutions. Forest magazine* [*Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenij. Lesnoj zhurnal],* 2021, no. 1 (379), pp. 92–98. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-1-92-98. (In Russian).
10. Tsarev A.P., Tsareva R.P., Tsarev V.A., Laur N.V. Selection tests of factorial hybrids of *Populus tremula* L. at juvenile age. *News of higher educational institutions. Forest magazine [Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenij. Lesnoj zhurnal],* 2022, no. 5, pp. 9–20. DOI 10.37482/0536-1036-2022-5-9-20. (In Russian).
11. Tsarev A.P., Pogiba S.P., Laur N.V. Selection of forest and ornamental woody plants. Moscow, 2014, 552 p. (In Russian).
12. Yablokov A.S. Raising and breeding healthy aspen. Moscow; Leningrad, 1949, 276 p. (In Russian).
13. Yablokov A.S. Raising and breeding healthy aspen. 2nd ed., revised. and additional. Moscow, 1963, 442 p. (In Russian).
14. Yablokov A.S. Gigantic form of aspen in the forests of the USSR. *Proceedings of VNIILH [Trudy VNIILKH]*, 1941, no. 23, 52 p. (In Russian).
15. Chernyshenko O., Rumyantsev D., Sirotova A. Aspen Clonal Sustainability Assessment in Natural Populations by Tree-Ring Based Information. *Proceedings of the German Russian Conference on Forest Genetics*, Braunschweig, Thünen-Institut, 2018, pp. 17–22. DOI: 10.3220/REP1539855736000. (In Russian).
16. Ding C., Hamann A., Yang R.C., Brouard J.S. Genetic parameters of growth and adaptive traits in aspen (*Populus tremuloides*): Implications for tree breeding in a warming world. *PLoS ONE*, 2020, no. 15, e0229225. DOI: 10.1371/journal.pone.0229225
17. Fahlvik N., Rytter L., Stener LG. Production of hybrid aspen on agricultural land during one rotation in southern Sweden. *J. For. Res.*, 2021, no. 32, pp. 181–189. DOI: 10.1007/s11676-019-01067-9
18. Fladung M., von Wühlisch G. Improving the Productivity, Resistance, and Adaptability in Poplar - Development of Genetic Markers for Aspen ("MaRussiA"). *Proceedings of the German Russian Conference on Forest Genetics*, Braunschweig, Thünen-Institut, 2018, pp. 9–15. DOI: 10.3220/REP1539855736000
19. Lim P.O., Kim H.J., Nam H.G. Leaf senescence. *Annual review of plant biology,* 2007, vol. 58, pp. 115–136. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105316
20. Niemczyk M., Przybysz P., Przybysz K., Karwański M., Kaliszewski A., Wojda T. Productivity, growth patterns, and cellulosic pulp properties of hybrid aspen clones. *Forests,* 2019, vol. 10, no. 5, p. 450.
21. Rytter L., Jacobson S. Clonal variation in root suckering ability of hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.). *Scandinavian Journal of Forest Research,* 2018, no. 3, pp. 523–528. DOI: 10.1080/02827581.2018.1447144
22. Stanton B.J., Serapiglia M.J., Smart L.B. The Domestication and Conservation of *Populus* and *Salix* Genetic Resources. *Poplars and Willows: Trees for Society and the Environment Ed. by J.G. Isebrands, J. Richardson.* Rome, FAO, 2014, pp. 124–199. DOI: 10.1079/9781780641089.0124
23. Tsarev A.P. Growth and breeding of aspen in Russia. *Silvae Genetica,* 2013, vol. 62, no. 4-5, pp. 153-160. (In Russian).
24. Tullus A., Rytter L., Tullus T., Weih M., Tullus H. Short-rotation forestry with hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) in Northern Europe. *Scandinavian Journal of Forest Research,* 2012, no. 27, pp. 10–29. DOI: 10.1080/02827581.2011.628949
25. Von Wühlissh G. Ergebnisse der Züchtung von Pappeln und Aspen in Großhansdorf. Perspektiven für die Energie – und Rohstofferzeugung. *Pflanzenzüchtung Großhansdorf,* 2006, vol. 70, pp. 157–172.
26. Von Wühlissh G. Growth Performance of F-Hybrids, Backcrossed Hybrids and F-Hybrids of *Populus tremula* and *Populus tremuloides*. *Proceedings of the 5th International Poplar Symposium "Poplars and Willows: From Research Models to Multipurpose Trees for a Bio-Based Society",* Orvieto, Italy, 2010, 37 p.
27. Zhigunov A.V., Ulianich P.S., Lebedeva M.V., Chang P.L., Nuzhdin S.V., Potokina E.K. Development of F1 hybrid population and the high-density linkage map for European aspen (*Populus tremula* L.) using RADseq technology. *BMC Plant Biology,* 2017, vol. 17, no. 1, p. 180. DOI 10.1186/s12870-017-1127-y. (In Russian).
28. Zhigunov A.V., Ulianich P.S., Lebedeva M.V., Potokina E.K. Development of Research Resources for Marker-Assisted Selection of Aspen (*Populus tremula* L.) in Russia. *Proceedings of the German Russian Conference on Forest Genetics*. Braunschweig, Thünen-Institut, 2018, pp. 35–39. DOI: 10.3220/REP1539855736000. (In Russian).
29. Zobel B., Talbert J. Applied Forest Tree Improvement. New York, 1984, 505 p.

Статья поступила в редакцию 10.06.2024