

УДК 630*165.6:630*232.31:633.878.32

**АЛЛОТРИПЛОИДНЫЕ КЛОНЫ ТОПОЛЯ СЕРЕЮЩЕГО
(*POPULUS CANESCENS* SM.), ОТОБРАННЫЕ
В ПОЙМЕ ХОПРА И ДОНА – КРУПНОЕ ДОСТИЖЕНИЕ
КАФЕДРЫ ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР В СЕЛЕКЦИОННОМ ЛЕСОВОДСТВЕ**

Сиволапов А.И.

*ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова»,
Воронеж, e-mail: Aleksey-Sivolapov@yandex.ru*

Тополь сереющий является спонтанным гибридом тополя белого и осины. Высокая гетерозиготность гибридного тополя обусловила появление многочисленных форм. В местах совместного произрастания тополя белого и осины противоположного пола отсутствие изоляционных барьеров для гибридизации приводит к возникновению гибридного вида – тополя сереющего. Искусственные гибриды тополь белый×осина имеют сходство с естественными гибридами. Тополя – растения двудомные. Наиболее устойчивыми оказались гибриды, когда в качестве материнской особи выступает тополь белый, а в качестве опыления – осина. В Хоперском государственном природном заповеднике автором статьи в 1976 г. впервые в Европе выявлена аллотриплоидная форма тополя сереющего, изучение которой вносит огромный вклад в теорию интрогрессивных гибридов тополей, цитогенетический механизм образования аллотриплоидов. В пойме Дона (Давыдовское лесничество) выявлена исполинская форма тополя сереющего, в 20 лет у неё насчитывали преобладание триплоидных клеток, а в 40 лет триплоидные клетки сохранились до 8% только в почках верхней части кроны. Наблюдается онтогенетическая изменчивость числа хромосом в клетках разных частей кроны дерева. Практическая значимость этих ценных форм тополя заключается в их использовании для плантационного и защитного лесоразведения, как наиболее продуктивных и устойчивых к биотическим и абиотическим факторам среды. Многолетние исследования роста древостоев клоновых микропопуляций тополя сереющего в сравнении с осинкой показали значительное превышение продуктивности тополя над осинкой. Эти уникальные формы зарегистрированы как сорта: тополь сереющий Хоперский 1 и тополь сереющий Приярский.

Ключевые слова: аллотриплоид тополя сереющего, цитогенетический механизм возникновения миксоплоидов, сорт тополя, размножение и плантационное выращивание тополя Хоперский 1 и Приярский

**ALLOTRIPLOID CLONES OF GRAY POPULAR
(*POPULUS CANESCENS* SM.) SELECTED IN THE FLOODPLAIN
OF THE KHOPER AND DON RIVERS – LARGE ACHIEVEMENT
IN SELECTIVE FORESTRY OF THE DEPARTMENT OF FOREST CULTURES**

Sivolapov A.I.

*Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, Voronezh,
e-mail: Aleksey-Sivolapov@yandex.ru*

Gray poplar is a spontaneous hybrid of white poplar and aspen. High heterozygosity of the hybrid poplar led to appearance of numerous forms. In places of joint growth of white poplar and aspen of the opposite gender, the absence of isolation barriers for hybridization, leads to the appearance of hybrid species – gray poplar. Artificial hybrids, white poplar × aspen, are similar to natural hybrids. Poplars are dioecious plants. The most stable were hybrids when white poplar acts as the maternal individual, and aspen pollination is used. Allotriploid form of gray poplar, the study of which makes huge contribution to the theory of introgressive poplar hybrids and the cytogenetic mechanism of the formation of allotriploids was revealed in the Khopersky State Nature Reserve in 1976 for the first time in Europe. In the floodplain of the Don (Davydovskoe forestry) a gigantic form of gray poplar was revealed. At the age of 20 it was dominated by triploid cells, and at the age of 40 triploid cells survived to 8% only in the buds of the upper crown part. Ontogenetic variability of the number of chromosomes in the cells of different parts of the tree crown is observed. The practical significance of these valuable forms of poplar lies in their use for plantation and protective afforestation, as the most productive and resistant to biotic and abiotic environmental factors. Long-term studies of the stands' growth of gray poplar clonal micropopulations (in comparison with aspen) have showed a significant excess of poplar productivity over aspen. These unique forms are registered as varieties: gray poplar Khopersky 1 and gray poplar Priyarsky.

Keywords: gray poplar allotriploid, cytogenetic mechanism of the mixoploid formation, poplar variety, reproduction and plantation cultivation of Khopersky 1 and Priyarsky poplar

Лесоводственно-селекционные полевые исследования в Воронежской области показали, что наибольшее разнообразие форм тополя сереющего встречается в пойме Хопра – Хоперском государственном природном заповеднике (ХГПЗ) и пойме Дона – Давыдовском и Богучарском лесничествах. В квартале 93 Хоперского заповедника гигантские столетние деревья тополя белого женского пола примыкают к кроне мощ-

ных деревьев осины мужского пола. Здесь автор наблюдал подрост гибридов, возникших, вероятно, от скрещивания тополя белого и осины, то есть этот участок является как бы естественной лабораторией спонтанной гибридизации тополей [1]. Спонтанные гибриды тополей в Западной Сибири изучают Б.В. Прошкин, А.В. Климов [2].

Тополь сереющий (*Populus canescens* Sm.), может служить идеальным примером изучения классических и современных направлений систем селекции лиственных древесных растений [3, 4]. Открытием в лесной селекции является выявление естественных аллотриплоидов тополя сереющего.

Цель исследования: выполнить анализ многолетних исследований роста и продуктивности аллотриплоидных клонов тополя сереющего, отобранных в пойме Хопра и Дона.

Материалы и методы исследования

Имеющиеся классические методы аналитической и синтетической селекции апробированы на тополе сереющем крупнолистной и исполинской формы. Заложены пробные площади в плюсовых насаждениях квартала 92 Хоперского заповедника и квартала 52 Давыдовского лесничества Воронежской области; отобраны плюсовые деревья, от которых взяты пробы соматических и генеративных органов и выполнены цитогенетические и эмбриологические исследования, ДНК-паспортизация, изучено явление мутагенеза и полиплоидии в селекции тополя; испытаны системы размножения, включая биотехнологию *in vitro*, созданы экспериментальные культуры разных сортообразцов полиплоидных тополей на деградированном черноземе в Семилукском питомнике. Созданы культуры тополя регенерантами *in vitro* и черенковыми саженцами в разных экологических условиях Учебно-опытного лесхоза ВГЛТУ [5]. Первые триплоиды тополя сереющего были обнаружены в Канаде [6], вторые – в России (Воронежская область). Конечным результатом селекции древесных растений является сорт, изучаемые сортообразцы тополя сереющего зарегистрированы как сорта: тополь сереющий Хоперский 1 и тополь сереющий Приярский [7].

Результаты исследования и их обсуждение

На примере тополя сереющего успешно «работают» методы аналитической селекции. При обследовании древостоев пой-

мы реки Хопер в квартале 92 Хоперского государственного заповедника на берегу реки обнаружено гигантское дерево тополя с крупными листьями, корни этого дерева размывало течением реки и унесло в воду, от этого дерева на площади около 1 га произрастают корневые отпрыски – клоновая микропопуляция крупнолистной формы тополя сереющего. В пойме реки Дон близ села Прияр в кв. 52 Давыдовского лесничества Воронежской области обнаружен участок тополя по фенотипу похожий на осину, отличающийся удивительной прямизной стволов. Жизнеспособность деревьев высокая, плотность древесины достигает (650 кг/м³), либриформ (1,7 мм). Лесоводственно-таксационная характеристика этих плюсовых насаждений показана на рис. 1.

Таксационные показатели крупнолистной триплоидной формы тополя сереющего (тополь Хоперский) значительно превышают рядом растущую осину того же возраста. В 20 лет диаметр тополя сереющего превышает диаметр осины на 9 см, в 55 лет – на 27 см. Высота тополя сереющего Хоперский 1 в 20 лет превышает осину на 4 м, а в 55 лет на 9 м [8]. Ту же картину мы наблюдаем и у тополя Приярского: в 20 лет тополь превышает осину по высоте на 5 м, по диаметру на 4 см, в 41 год – на 7,5 м, и на 4,0 см соответственно. На тополе можно успешно применять «плюсовую» селекцию, то есть индивидуальный отбор (отбор плюсовых деревьев). Отобранные плюсовые деревья стали маточными для размножения посадочного материала и создания плантационных культур (рис. 2). От плюсовых деревьев были выполнены прививки на питомнике Учебно-опытного лесхоза ВГЛТУ в боковой зарез коры тополя белого и искусственного гибрида тополь белый×осина. Эти привитые растения служили маточником для черенкования их одревесневшими и зелеными черенками, а в последние годы для микроклонального размножения. Из укорененных черенков от прививок создана маточная плантация, с которой путем черенкования зелеными черенками и микроклональным размножением получены саженцы и созданы культуры тополя.

Фенотипические особенности отобранных плюсовых деревьев тополя сереющего (гигантизм роста, крупные листья, высокая жизнеспособность) направили автора изучить цитогенетику деревьев. Материалом для исследований хромосомного аппарата являлась меристематическая ткань кончиков листьев верхушечных почек [9].

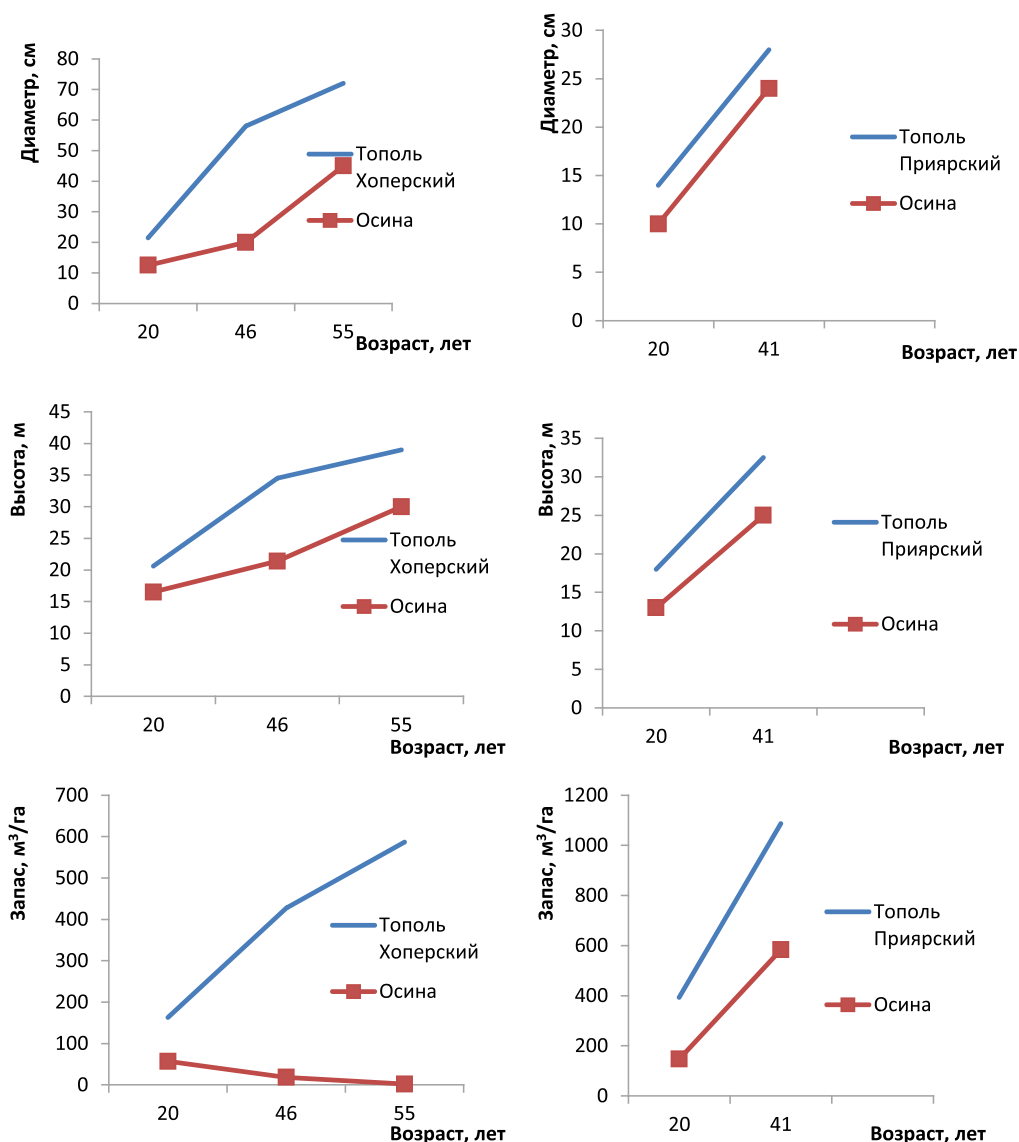


Рис. 1. Динамика роста и продуктивности плюсовых насаждений тополя сереющего Хоперский и тополя сереющего Приярский в сравнении с осиной

Число хромосом тополя сереющего Хоперского на 74,3% составляло тройной набор $2n = 57$; у тополя сереющего Приярского на 58,2% (рис. 3).

В результате проведенных эмбриологических исследований установлены некоторые особенности формирования женской генеративной зоны в семяпочках триплоидного тополя сереющего, отобранного в Хоперском заповеднике: в семяпочке развитие двух функциональных макроспор является результатом развития двух тетрад из двух материнских археспориаль-

ных клеток, что характерно для триплоидного тополя; в семяпочках наблюдали зародышевые мешки с задержкой и отсутствием дифференциации; наблюдали аномальное расположение синергид; отмечены случаи задержки или отсутствия слияния полярных ядер, в них заметны признаки деградации. Отмеченные аномалии в формировании макрогаметофита у триплоидного тополя ведут к образованию стерильных семяпочек и являются результатом полиплоидизации и гибридного происхождения данной формы.



а)

б)

в)

Рис. 2. а) Плюсовое дерево тополя сереющего крупнолистной формы (ХГПЗ);
 б) Плюсовое дерево тополя сереющего исполинской формы (Давыдовское лесничество);
 в) однолетняя прививка тополя сереющего крупнолистной формы от плюсового дерева № 1

Женский клон триплоидной формы тополя сереющего ежегодно обильно плодоносит, но семена в основном стерильны и всходы быстро погибают, около 30% семенного потомства сохраняются. Анализ семенного потомства, полученного от свободного опыления триплоидной (женского пола) формы тополя сереющего выявил высокую изменчивость морфологических признаков проростков: наблюдали сеянцы с одной, двумя, тремя и четырьмя семядолями. Изучение чисел хромосом в кончиках корешков показало, что только 5% семян проростков имели $2n = 38$, т.е. были диплоидными, а остальные, у которых можно было подсчитать числа хромосом, оказались миксоплоидами, триплоидами $2n = 3x = 57$ и тетраплоидами. Геномные мутанты были нежизнеспособны и погибли в течение двух недель.

Уникальные формы тополя сереющего, отличающиеся гетерозисом роста и устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам среды, используются в защитном лесоразведении и плантационном лесовыращивании. Для сохранения хозяйствен-

но ценных признаков у отобранных форм тополя сереющего (позднее зарегистрированных в сорта) отработано вегетативное размножение: от взрослых деревьев нарезаны черенки и выполнены прививки в боковой зарез коры. У тополя Приярского приживаемость прививок низкая, по-видимому, из-за высокой плотности древесины у него. После омоложения растений от них нарезали зеленые черенки и размножали в теплице с туманом. Предобработка черенков стимуляторами роста показала, что наиболее эффективно влияет на укореняемость обработка водными растворами лактонов.

Применение современных технологий микроклонального размножения *in vitro* позволит в полной мере использовать сорта тополей и проводить интенсивное выращивание качественного посадочного материала ценных клонов тополя (трудноразмножаемых обычными способами) для плантационного лесовыращивания. Рекомендуемые для плантационного лесовыращивания и защитного лесоразведения (кроме полезационных полос, так как дают корневые отпрыски) и озеленения (тополь Приярский) вышеопи-

санные сорта тополя сереющего характеризуются быстротой роста, высокой жизнеспособностью к биотическим и абиотическим факторам среды, высокими показателями качества древесины. Но из-за очень плохой укореняемости зимних и зеленых черенков

оба сорта не находят широкого применения в лесокультурной практике. Для эффективного вегетативного размножения взрослых экземпляров вышеупомянутых сортов рекомендуется применение разработанной нами биотехнологии *in vitro*.

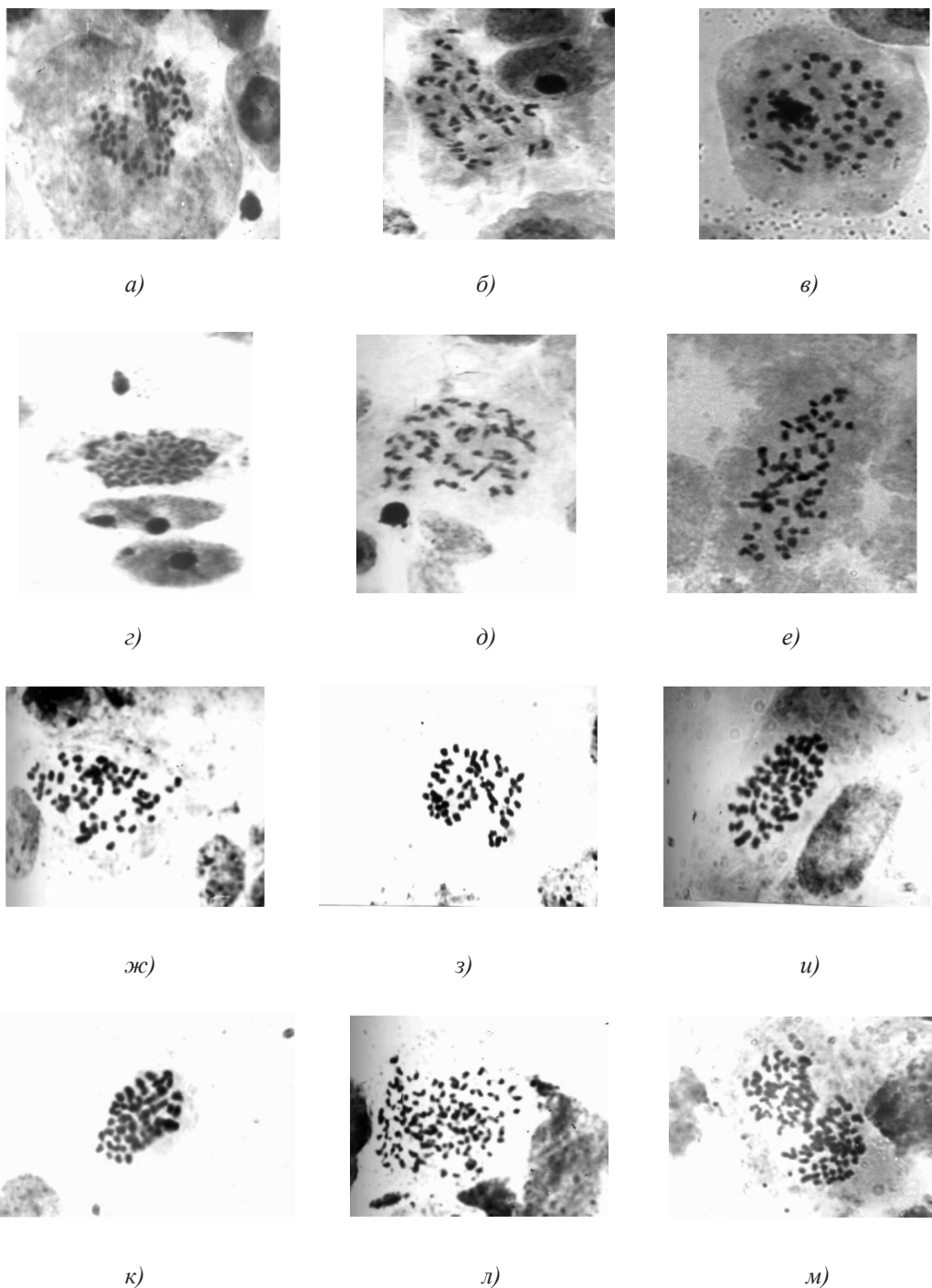


Рис. 3. Числа хромосом в соматических клетках меристемы листьев аллотриплоидного тополя сереющего, отобранного в пойме Хопра: а) $2n = 57$; б) $2n = 43$; в) $2n = 57$; г) $2n = 57$; д) $2n = 49$; и тополя сереющего, отобранного в пойме Дона: ж) $2n = 57$; з) $2n = 50$; и) $2n = 55$; к) $2n = 38$; л) $2n = 104$; м) анафаза анеуплоидной клетки

Предлагаемая технология предназначена для массового получения хозяйственно ценных сортов тополя сереющего – Хоперский 1 и Приярский и выращивания качественного стандартного посадочного материала для создания плантационных насаждений, заключается в следующем. Регенерация растений осуществляется на основе пролиферации пазушных меристем (прямой выгонки пазушных побегов), их укоренения и мультипликации полученных микрорастений, т.е. с помощью модели размножения, исключая этап каллусообразования. При этом в качестве эксплантов используются узловые сегменты активно растущих летних неодревесневших (а не зимних неодревесневших) побегов, применение гормональных питательных сред ограничивается всего одним сроком культивирования (один месяц) первичных эксплантов взрослых деревьев, а на этапе укоренения микропобегов, их доращивания и мультипликации используются одни и те же безгормональные среды. Стандартная схема адаптации и доращивания регенерантов тополя в условиях открытого грунта позволяет получать качественный однородный (стандартный) двухлетний посадочный материал для создания специализированных плантаций в условиях Воронежской области.

В разрезе инновационного проекта эта технология внедрена в Учебно-опытном лесхозе ВГЛУ и созданы экспериментальные плантационные культуры, заложенные регенерантами *in vitro*, которым уже 24 года.

Заключение

Таким образом, впервые в России в 1976 г. в Воронежской области автором (тогда еще аспирантом кафедры лесных культур и селекции) выявлены аллотриплоиды (миксоплоиды) тополя сереющего, на которых хорошо отработаны методы аналитической (отбор плюсовых насаждений и деревьев) и синтетической (полиплоидия, мутагенез, гибридизация, биотехнология) селекции; вегетативное, включая микрклональное размножение, и создание плантационных культур. Женский клон, отобранный в пойме реки Хопер, зарегистрирован как сорт – тополь сереющий Хоперский 1. Мужской клон, отобранный в пойме Дона, близ села Прияр, зарегистрирован как сорт – тополь сереющий Приярский. Вопрос о том, сколько «живет» сорт древесной породы, до сих пор не изучен. Профессор Г.В. Гуляев в лекции на III съезде ВОГиС им. Н.И. Вавилова в 1977 г. указывал, что сорт полевых куль-

тур в сельском хозяйстве живет 10–12 лет, потом появляются какие-то болезни, и этот «сорт» надо улучшать (обновлять) [10]. У тополей, на взгляд автора, сорт может «жить» до 100 и более лет.

Список литературы / References

1. Tsarev A.P., Tsareva R.P., Tsarev V.A., Fladung M., Wühlisch G. Aspen hybridization: Parents' compatibility and seedlings' growth. *Silvae Genetica*. 2018. V. 67. № 1–2. P. 12–19. DOI: 10.2478/sg-2018-0002.
2. Прошкин Б.В., Климов А.В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (*Salicaceae*) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2017. № 4. С. 38–51. DOI: 10.15372/SJFS20170404.
3. Proshkin B.V., Klimov A.V. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (*Salicaceae*) in the floodplain of the Tom River // Siberian Forest Journal. 2017. № 4. P. 38–51 (in Russian).
4. Цепотьев Ф.Л. Пути и методы лесной генетики и селекции // Лесоведение. 1967. № 4. С. 3–14.
5. Schepotuyev F.L. Ways and methods of forest genetics and breeding // Lesovedeniye. 1967. № 4. P. 3–14 (in Russian).
6. Царев А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Селекция лесных и декоративных растений: учебник / под ред. А.П. Царева. М.: МГУЛ, 2014. 552 с.
7. Tsarev A.P., Pogiba S.P., Laur N.V. Breeding of forest and decorative tree plants: textbook od red. A.P. Tsareva. M.: MGUL, 2014. 552 p. (in Russian).
8. Сиволапов А.И., Политов Д.В., Машкина О.С., Белоконь М.М., Сиволапов В.А., Белоконь Ю.С., Табацкая Т.М. Цитологические, молекулярно-генетические и лесоводственно-селекционные исследования полиплоидных тополей // Сибирский лесной журнал. 2014. № 4. С. 50–58.
9. Sivolapov A.I., Politov D.V., Mashkina O.S., Belokon M.M., Sivolapov V.A., Belokon Yu.S., Tabatskaya T.M. Cytological, molecular-genetic and forest-breeding studies of polyploid poplars // Siberian forest journal. 2014. № 4. P. 50–58 (in Russian).
10. Peto F.H. Cytology of poplar species and natural hybrids. *Canadian Jour. Res.*, Ser. 1938. P. 445–455.
11. Sivolapov A., Blagodarova T., Sivolapov V. Forty-five-year monitoring of selection stands of white (*Populus alba* L.), gray (*Populus canescens* Sm.), black poplar (*Populus nigra* L.) and willow (*Salix alba* L.) in Kholer State Natural Reserve. *FORESTRY* 2018. IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 226 (2019) 011001. pp. 1–9. DOI: 10.1088/1755-1315/226/1/012068.
12. Сиволапов А.И. Тополь сереющий (*Populus canescens*) – модельный объект генетико-селекционных исследований древесных растений для прорывных технологий в защитном лесоразведении [электронный сборник] // VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС). Сборник тезисов. 18–22 июня 2019. Санкт-Петербург, 2019. С. 925.
13. Sivolapov A.I. Gray poplar (*Populus canescens* – a model object of genetic and selection studies of woody plants for breakthrough technologies in protective afforestation [electronic collection] // VII Congress of the Vavilov society of geneticists and breeders (VOGIS). Book of abstracts. June 18–22, 2019. St. Petersburg, 2019. P. 925 (in Russian).
14. Машкина О.С. Испытание триплоидных гибридов тополя в условиях Воронежской области // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 72–80. DOI: 10.15372/SJFS20160507.
15. Mashkina O.S. Testing of triploid Poplar Hybrids in Voronezh Region // Siberian Forest Journal. 2016. № 5. P. 72–80 (in Russian).
16. Гуляев Г.В., Березкин А.Н. О генетических принципах воспроизведения сортов зерновых культур // Третий съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. Материалы съезда (тезисы работ). I (1) Генетика и селекция растений. Л.: Типография ВИР, 1977. С. 137.
17. Gulyaev G.V., Berezkin A.N. on genetic principles of reproduction of varieties of grain crops // Tretiy s'yezd Vsesoyuznogo obshchestva genetikov i seleksionerov im. N.I. Vavilova. Materialy s'yezda (tezisy robot). I (1) Genetika i selektsiya rasteniy. L.: Tipografiya VIR, 1977. P. 137 (in Russian).