

Н.Н. Бессчетнова, В.П. Бессчетнов, П.В. Бессчетнов

**СОДЕРЖАНИЕ И БАЛАНС ЗАПАСНЫХ ВЕЩЕСТВ
В ТКАНЯХ ПОБЕГОВ ТОПОЛЕЙ
В НИЖЕГОРОДСКОМ ПОВОЛЖЬЕ**

Введение. Род тополь (*Populus L.*) представлен в аборигенной и культурной флоре многих стран [Озолин, 1962; Бессчетнов, 1969, 1975; Rehder, 1949; Low, 1986; Calfapietra et al., 2001; Wiese et al., 2006; Begum et al., 2007; Cooke et al., 2007; Slavov et al., 2010; Guo et al., 2011; Mofidabadi et al., 2015; Grenke et al., 2016]. На территории России они встречаются повсеместно, в том числе произрастают в Нижегородском Поволжье [Бессчетнов и др., 2018, 2019]. Широту ареала связывают с особенностями его биологии, значительным полиморфизмом, экологической пластичностью, которая находит отражение в большом диапазоне многочисленных физиологических реакций и обеспечивает резистентность к лимитирующим факторам и уверенную адаптацию растений к локальным условиям мест обитания [Wiese et al., 2006; Mofidabadi et al., 2015]. Хозяйственное значение тополей чрезвычайно велико [Озолин, 1962; Бессчетнов, 1969; Cooke et al., 2007]. Они перспективны в плантационном лесоразведении при интенсивном ведении хозяйства [Low, 1986; Grenke et al., 2016], получении биомассы и энергетических ресурсов [Sixto et al., 2007], селекционном совершенствовании исходного материала [Corcuera et al., 2005; Grenke et al., 2016]. Находят применение в защитном лесоразведении, рекультивации нарушенных ландшафтов, озеленении [Озолин, 1962; Бессчетнов, 1969; Бессчетнов и др., 2018, 2019; Calfapietra et al., 2001].

Исследования тополей идут в наиболее перспективных направлениях: биотехнологии (Машкина и др., 2019), геномика и генная модификация организмов (Cooke et al., 2007). Классические представления о систематическом устройстве рода тополь базируются на разнообразных морфологических признаках (Schneider, 1916; Rehder, 1949). Попыток рассмотреть данный вопрос с позиций физиологической видоспецифичности и степени наследственной обусловленности ее фенотипических проявлений крайне мало (Corcuera et al., 2005; Guo et al., 2011). До сих пор не выработан единый взгляд на видообразование и таксономическое устройство рода тополь (Озолин, 1962; Бессчетнов, 1975; Schneider, 1916; Rehder, 1949; Cooke et al., 2007; Slavov et al., 2010).

Цель исследования – установить наследственную обусловленность и видоспецифичность тополей по накоплению и балансу крахмала и жиров в тканях их побегов.

Методика исследования. Учитывались основные требования к организации опыта: его типичность, пригодность, целесообразность и надежность, соблюдение принципа единственного логического различия и рандомизированного выбора объектов. Нормально развитые однолетние побеги для анализа отбирались в периферии хорошо освещенного участка среднего пояса кроны. Методическая схема обеспечила решение идентификационных и классификационных задач с помощью дисперсионного и кластерного анализа, применяемых в лесоводственных исследованиях [Бессчетнов и др., 2012; Бондаренко и др., 2016], в том числе в гистохимических исследованиях [Кулькова и др., 2018; Tausz, 2001] и в отношении тополей [Guo et al., 2011]. Объектом исследования были представители восьми видов из трех секций рода тополь (*Populus* L.), наиболее часто встречающиеся на территории Нижегородской области. Они получили обозначения: вид 1 – т. белый пирамидальный (*P. alba* L., *f. pyramidalis*); вид 2 – т. черный или осокорь (*P. nigra* L.); вид 3 – т. черный пирамидальный или итальянский (*P. nigra*, *var. italica* Münchh.); вид 4 – т. Симони (*P. Simonii* Carg.); вид 5 – т. бальзамический (*P. balsamifera* L.); вид 6 – т. лавролистный (*P. laurifolia* Ledeb.); вид 7 – т. белый (*P. alba* L.); вид 8 – осина (*P. tremula* L.). Реализация гистохимического анализа осуществлена с учетом представлений о его эффективности в исследованиях тополей [Corcuera et al., 2005; Marron et al., 2008]. Временные препараты представляли собой поперечные срезы из центральной части побега, которые анализировались под микроскопом Микмед-2. В гистохимическом анализе учтены методические наработки кафедры лесных культур Нижегородской ГСХА [Бессчетнова, 2012; Бессчетнова и др., 2019]. Согласно им, визуальным контролем выступали срезы, не обработанные реактивами: внешний вид их клеток соответствует отсутствию тестируемых веществ. Крахмал выявляли раствором Люголя, жиры – реакцией на Судан-III. Содержание оценивали в условных баллах по предложенным нами шести-балльным (0–5) шкалам [Бессчетнова, 2012; Бессчетнова и др., 2017].

Результаты исследования. Виды исследованных тополей заметно различались по содержанию запасных веществ (рис. 1). Тополь белый пирамидальный (вид 1) и его типичная форма (вид 7) проявили сходство по общему количеству крахмала при заметном отличии от представителей других секций (см. рис. 1,а). Соответственно оценки составили $7,37 \pm 0,13$ балла и $7,79 \pm 0,17$ балла. При этом осина (вид 8) характеризовалась несколько большим их количеством $9,13 \pm 0,13$ балла. Наибольшее общее содержание крахмала по всем учетным тканям отмечено в побегах представителей секции черных тополей (см. рис. 1,а): тополя черного осокоря (вид 2): $11,02 \pm 0,15$ балла, что на 3,84 балла или в 1,52 раза больше чем

наименьшее среднее значение, отмеченное у тополя белого пирамидального (вид 1). Оценка другого представителя этой секции тополя итальянского (вид 3) достигла $9,15 \pm 0,12$ балла, обобщенное для всего комплекса видов среднее (вариант Total) составило $9,63 \pm 0,08$ балла.

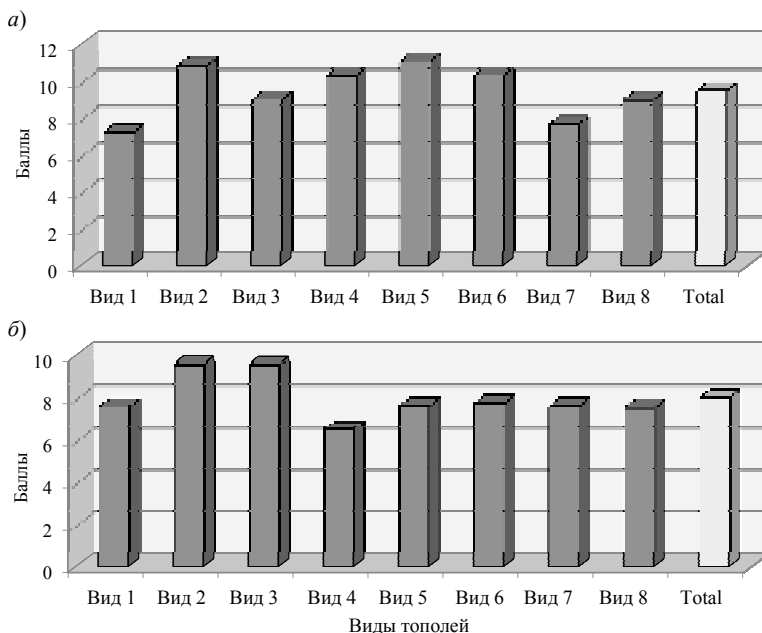


Рис. 1. Содержание запасных веществ: а) суммарное содержание крахмала; б) суммарное содержание жиров

Fig. 1. The contents of the spare substances: а) the total starch content; б) total fat content

Неодинаковая способность накапливать в своих тканях жиры у представителей исследованных секций тополей проявилась достаточно контрастно (см. рис. 1,б). В этом случае наибольшие оценки были характерны для двух представителей секции черных тополей (см. рис. 1,б): тополя черного (вид 2): $7,67 \pm 0,13$ балла, и тополя итальянского (вид 3): $9,59 \pm 0,12$ балла. Это на 3,01 балла и на 2,99 бала больше, чем наименьшее среднее значение ($6,60 \pm 0,11$ балла), отмеченное у тополя Симони, или китайского (вид 4). Превышение составило соответственно в 1,46 и 1,45 раза. Оценки остальных видов в той или иной степени приближались к обобщенному среднему (вариант Total): $8,08 \pm 0,07$ балла.

Дисперсионный анализ подтвердил существенность различий между сравниваемыми видами тополей по наличию и соотношению крахмала и жиров (табл. 1). Опытные критерии Фишера заметно превосходили критические значения по всем признакам как на 5-процентном, так и на 1-процентном уровнях значимости (см. табл. 1). Наибольшее влияние генотипов на формирование фенотипических различий между представителями сравниваемых видов в расчетах по алгоритму Плохинского отмечено по содержанию крахмала в прикамбиальной зоне флоэмы (признак 4): $71,81 \pm 0,41\%$.

Таблица 1

Существенность различий между представителями рода тополь по содержанию и балансу запасных веществ
Significance of differences between representatives of the poplar genus in the content and balance of spare substances

Признак	$F_{оп}$	Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_h^2$)				Критерии различий	
		по Плохинскому		по Снедекору			
		h^2	$\pm s_h^2$	h^2	$\pm s_h^2$	HCP_{05}	D_{05}
1	138,36	0,6677	0,0048	0,6935	0,0045	0,123	0,213
2	90,10	0,5668	0,0063	0,5947	0,0059	0,149	0,259
3	88,05	0,5612	0,0064	0,5891	0,0060	0,112	0,193
4	175,43	0,7181	0,0041	0,7418	0,0037	0,106	0,183
5	101,65	0,5962	0,0059	0,6237	0,0055	0,139	0,241
6	41,84	0,3779	0,0090	0,4021	0,0087	0,144	0,250
7	27,04	0,2824	0,0104	0,3006	0,0102	0,176	0,304
8	105,21	0,6044	0,0057	0,6319	0,0053	0,391	0,676
9	70,59	0,5062	0,0072	0,5341	0,0068	0,365	0,631
10	79,52	0,5359	0,0067	0,5639	0,0063	0,078	0,135
11	96,39	0,5833	0,0061	0,6111	0,0056	0,539	0,933
12	81,58	0,5423	0,0066	0,5703	0,0062	0,015	0,026
13	81,58	0,5423	0,0066	0,5703	0,0062	0,015	0,026

Обозначения величин: $F_{оп}$ – опытное значение критерия Фишера ($F_{05} = 2,03$; $F_{01} = 2,69$); h^2 – доля влияния фактора; $\pm s_h^2$ – ошибка доли влияния фактора; HCP_{05} – наименьшая существенная разность на 5%-м уровне значимости; D_{05} – критерий Тьюки на 5%-м уровне значимости.

Признаки: 1 – содержание крахмала в центральных тканях побегов: сердцевине; 2 – содержание крахмала в клетках сердцевинных лучей ксилемы; 3 – содержания крахмала в перимедулярной зоне ксилемы; 4 – содержание крахмала в прикамбиальной зоне флоэмы; 5 – содержание крахмала в срединной зоне флоэмы; 6 – содержание крахмала в феллогене и прифеллогенной зоне флоэмы; 7 – содержание крахмала в живых клетках грубой коры; 8 – суммарное содержание крахмала во всех учетных зонах и тканях; 9 – суммарное содержание жиров во всех учетных зонах и тканях; 10 – отношение содержания крахмала к содержанию жиров; 11 – общее суммарное содержание крахмала и жиров в тканях побегов; 12 – доля содержания крахмала; 13 – доля содержания жиров.

Реализация алгоритма Снедекора дала аналогичный итог. Величина наименьшей существенной разности (НСР) и D-критерия Тьюки (см. табл. 1) позволяет установить: различия между какими именно видами тополей и по какому из анализируемых признаков могут быть отнесены к категории существенных. Полученный результат в целом соответствует представлениям о выраженной наследственной обусловленности видоспецифичности тополей в физиологическом плане.

Кластерный анализ позволил получить оценки таксономической близости изучаемого видового состава тополей по всему комплексу признаков их физиологического состояния (табл. 2, рис. 2).

Таблица 2

Матрица многомерных дистанций по нормированным значениям оценок содержания и баланса запасных веществ*

Matrix of multidimensional distances based on normalized values of estimates of the content and balance of spare substances

	Вид 1	Вид 2	Вид 3	Вид 4	Вид 5	Вид 6	Вид 7	Вид 8
Вид 1	0,000	39,173	14,913	40,315	60,138	44,196	8,050	10,562
Вид 2	39,173	0,000	11,789	22,574	20,655	23,954	40,103	19,081
Вид 3	14,913	11,789	0,000	36,283	41,159	27,147	16,617	12,389
Вид 4	40,315	22,574	36,283	0,000	11,019	20,388	37,248	13,781
Вид 5	60,138	20,655	41,159	11,019	0,000	19,245	49,039	27,746
Вид 6	44,196	23,954	27,147	20,388	19,245	0,000	31,700	20,759
Вид 7	8,050	40,103	16,617	37,248	49,039	31,700	0,000	7,977
Вид 8	10,562	19,081	12,389	13,781	27,746	20,759	7,977	0,000

* В качестве метрики применен квадрат евклидова расстояния.

Матрица многомерных дистанций (см. табл. 2) содержит статистические расстояния между видами тополей. По своей структуре она симметрична, а на ее главной диагонали стоят нулевые значения, соответствующие представлению об отсутствии различий между каким-либо конкретным объектом (в нашем случае речь идет о видах тополей) и им самим. Она позволяет обнаружить виды, наиболее близкие друг к другу, и те, которые максимально различаются между собой по всему комплексу характеристик. На дендрограмме (см. рис. 2) удастся выделить несколько сравнительно равновеликих кластеров. Первый, наиболее плотный, кла-

стер объединил таксономически близкие виды: типичную форму тополя белого, осину, тополь белый пирамидальный. Их агломерация началась на уровне 6,02 единицы масштаба 25-разрядной шкалы и завершается порогом 7,03 единицы. Следующим самостоятельным кластером можно признать группировку двух видов из секции черных тополей: тополя черного и тополя итальянского. Порог слияния составил 8,90, а слияние с предыдущим кластером осуществилось на достаточно отдаленной границе – 17,90 единицы. Третий кластер, как и первый, состоит из трех многомерных объектов, представленных только бальзамическими тополями: тополем китайским, или Симони, тополем бальзамическим и тополем лавролиственным.

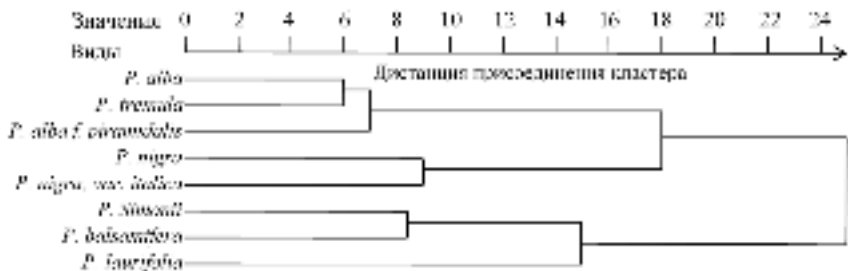


Рис. 2. Дендрограмма сходства тополей по содержанию и балансу запасных веществ

Fig. 2. Dendrogram of poplar similarity in content and the balance of spare substances

Первые два сливаются на уровне 8,32 масштабных единицы дистанции, после чего с дистанцией 14,96 единицы к ним присоединяется третий объект. В таком составе третий кластер входит в общую иерархическую структуру с дистанцией в 25 масштабных единиц, завершая тем самым процедуру кластеризации.

В целом сходство физиологических характеристик адекватно отражает таксономическое устройство рода тополь в отношении изучаемых секций. Нами отмечено, что представители секции белых тополей входили в состав общего для них кластера. При этом евклидовы дистанции от них до представителей других секций были принципиально больше, чем расстояния в пределах кластера белых тополей. Указанные особенности исследуемого ассортимента видов соответствуют современным взглядам на генеалогию рода тополь. Они образуют фертильные гибриды, чем надежно подтверждают и свою таксономическую близость [Озолин, 1962; Бессчетнов, 1969, 1975; Rédei, 2000; Begum et al., 2007]. В то же время они практически не скрещиваются с представителями других секций.

Выводы. 1. Содержание и баланс запасных веществ в тканях побегов у представителей разных секций тополей неодинаковы, а фенотипические проявления этих признаков находятся под выраженным контролем со стороны генотипа. Доля его влияния на формирование фенотипических различий между представителями сравниваемых видов по разным признакам неодинакова и по содержанию крахмала в прикамбиальной зоне флоэмы достигала $71,81 \pm 0,41\%$.

2. Физиологический статус видов из одной секции характеризуется большим сходством, чем проявления тех же показателей у представителей разных секций тополей. Представители секции белых тополей вошли в состав общего для них кластера. Бальзамические и черные тополя также образовали отдельные группировки. Результаты кластерного анализа, в целом, адекватны таксономии рода тополь.

3. Установлена видоспецифичность тополей, произрастающих на территории Нижегородской области по широкому спектру физиологическим характеристикам, связанных с содержанием и балансом крахмала и жиров в тканях их побегов. Эти признаки во многом определяют соответствие биологии представителей наиболее распространенных на территории России секций тополей почвенно-климатическим условиям.

Библиографический список

Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н. Селекционная оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной методами многомерного анализа // *Лесной журнал*. 2012. № 2/326. С. 58–64. (Изв. высш. учеб. заведений).

Бессчетнов П.В., Бессчетнова Н.Н. Корреляция параметров листового аппарата тополей в условиях городских посадок // *Вестник Казанского государственного аграрного университета*. 2018. № 1 (48). С. 5–10.

Бессчетнов П.В., Бессчетнова Н.Н. Тополь белый (*Populus alba* L.) в объектах озеленения Нижегородской области: корреляция и регрессия параметров листового аппарата // *Вестник Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии*. 2019. № 2 (22). С. 25–31.

Бессчетнов П. П. Тополь (Культура и селекция). Алма-Ата: Кайнар, 1969. 155 с.

Бессчетнов П. П. Роль интрогрессивной гибридизации в образовании новых видов тополей // *Труды Института экологии растений и животных (Уральский научный центр АН СССР)*. Вып. 91: Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. С. 3–8.

Бессчетнова Н.Н. Содержание жиров в клетках побегов плюсовых деревьев сосны обыкновенной // *Лесной журнал*. 2012. № 4/328. С. 48–55. (Изв. высш. учеб. заведений).

Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Кулькова А.В., Мишукова И.В. Содержание крахмала в тканях побегов разных видов ели (*Picea A. Dietr.*) в условиях интродукции // Лесной журнал. 2017. № 4. С. 57–68. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57.

Бессчетнова Н.Н., Кулькова А.В. Содержание запасных питательных веществ в клетках тканей годичных побегов представителей рода ель (*Picea L.*) в условиях Нижегородской области // Лесной журнал. 2019. № 6. С. 52–61. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.52.

Кулькова А.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Многопараметрический анализ в оценке видоспецифичности представителей рода ель (*Picea*) // Лесной журнал. 2018. № 6. С. 23–38. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23.

Машина О.С., Шабанова Е.А., Вариводина И.Н., Гродецкая Т.А. Полевые испытания размноженных *in vitro* клонов осины (*Populus tremula L.*): рост, продуктивность, качество древесины, генетическая стабильность // Лесной журнал. 2019. № 6. С. 25–38. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.25.

Озолин Г. П. Селекция тополя в Узбекистане на быстроту роста, производительность и устойчивость к болезням и вредителям. Ташкент: Среднеазиат. НИИ лесн. хоз-ва, 1962. 198 с.

Begum S., Nakaba S., Oribe Y., Kubo T., Funada R. Induction of Cambial Reactivation by Localized Heating in a Deciduous Hardwood Hybrid Poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*) // Annals of Botany. 2007. Vol. 100, is. 3. P. 439–447. DOI: 10.1093/aob/mcm130.

Calfapietra C., Gielen B., Sabatti M., De Angelis P., Scarascia-Mugnozza G., Ceulemans R. Growth performance of *Populus* exposed to "Free Air Carbon dioxide Enrichment" during the first growing season in the POPFACE experiment // Annals of Forest Science. 2001. Vol. 58, no. 8. P. 819–828. DOI: 10.1051/forest:2001165.

Cooke J.E.K., Rood S.B. Trees of the people: the growing science of poplars in Canada and worldwide // Canadian Journal of Botany. 2007. Vol. 85. P. 1103–1110. DOI: 10.1139/B07-125.

Corcuera L., Maestro C., Notivol E. Ecophysiology as a tool for selecting more adapted and productive clones, in a clonal silvicultural frame of poplars // Forest Systems. 2005. Vol. 14, no. 3 [S.I.]. P. 394–407. DOI: 10.5424/srf/2005143-00933.

Grenke J.S.J., Macdonald S.E., Thomas B.R., Moore C.A., Bork E.W. Relationships between understory vegetation and hybrid poplar growth and size in an operational plantation // The Forestry Chronicle. 2016. Vol. 92, no. 04. P. 469–476. DOI: 10.5558/tfc2016-083.

Guo X-Y., Huang Zh-Y., Xu A-Ch., Zhang X-Sh. A comparison of physiological, morphological and growth responses of 13 hybrid poplar clones to flooding // Forestry (London). 2011. Vol. 84, is. 1. P. 1–12. DOI: 10.1093/forestry/cpq037.

Low A.J. Tree planting in the Falkland Islands // *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 1986. Vol. 59, is. 1, P. 59–84. DOI: 10.1093/forestry/59.1.59.

Marron N., Brignolas F., Delmottel F.M., Dreyer E. Modulation of leaf physiology by age and in response to abiotic constraints in young cuttings of two *Populus deltoides* × *P. nigra* genotypes // *Annals of Forest Science*. 2008. Vol. 65, no. 4, Art. no. 404. P. 404p1–404p8. DOI: 10.1051/forest:2008016.

Mofidabadi A.J., Ghmeri-Zareh A., Salari A. Five Years Performance of New Introduced Salt Tolerant Hybrid clones (Mofid and *P. × albaeuphratica*) In Iran (West Azar-Bayjan) // *Silvae Genetica*. 2015. Vol. 64, is. 3. P. 117–120. DOI: 10.1515/sg-2015-0011.

Rehder A. *Manual of Cultivated Trees and Shrubs*. New York: The Macmillan Company, 1949. 996 p.

Schneider C.K. *Populus* // *Plantae Wilsonianae* (Editor – Charles Sprague Sargent). 1916. Vol. 3, no. 1. P. 16–39.

Sixto H., Hernandez M.J., Barrio M., Carrasco J., Cañellas I. *Populus* genus for the biomass production for energy use: a review // *Forest Systems*. 2007. Vol. 16, no. 3. P. 277–294. DOI: 10.5424/srf/2007163-01016.

Slavov G., Zhelev P. Salient Biological Features, Systematics, and Genetic Variation of *Populus* // *Part of the Plant Genetics and Genomics: Crops and Models*, book series (PGG, volume 8). Vol. 8: Series Editors: Stefan Jansson, Rishikesh Bhalerao, Andrew Groover. Springer New York Dordrecht Heidelberg London, 2010. P. 15–38. DOI: 10.1007/978-1-4419-1541-2_2.

Wiese A.H., Zalesny J.A., Donner D.M., Zalesny R.S. Bud Removal Affects Shoot, Root, and Callus Development of Hardwood *Populus* Cuttings // *Silvae Genetica*. 2006. Vol. 55, is. 3. P. 141–148. DOI: 10.1515/sg-2006-0020.

Reference

Besschetnov V.P., Besschetnova N.N. Selection evaluation of plus trees of Scots pine by methods of multidimensional analysis. *Lesnoy Zhurnal*, 2012, no. 2/326, pp. 58–64.

Besschetnov P.V., Besschetnova N.N. Correlation of parameters of poplar leaf apparatus in urban planting conditions. *Bulletin of the Kazan state agrarian University*, 2018, no. 1 (48), pp. 5–10.

Besschetnov P.V., Besschetnova N.N. White poplar (*Populus alba* L.) in landscaping objects of the Nizhny Novgorod region: correlation and regression of leaf apparatus parameters. *Bulletin of the Nizhny Novgorod state agricultural Academy*, 2019, no. 2 (22), pp. 25–31.

Besschetnov P.P. *Poplar (The culture and selection)*. Alma-Ata: Kajnar, 1969. 155 p.

Besschetnov P.P. The role of introgressive hybridization in the formation of new poplar species). *Proceedings of the Institute of plant and animal ecology (Ural scientific center of the USSR Academy of Sciences)*. Is. 91: Regularities of intraspecific variability of deciduous tree species. Sverdlovsk: UNC of the USSR Academy of Sciences, 1975, pp. 3–8.

Besschetnova N.N. Fat content in the cells of shoots of plus trees of Scots pine. *Lesnoy Zhurnal*, 2012, no. 4/328, pp. 48–55.

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Kulkova A.V., Mishukova I.V. Starch content in the tissues of shoots of different types of spruce (*Picea A. Dietr.*) under the introduction conditions. *Lesnoj zhurnal*, 2017, no. 4, pp. 57–68. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57.

Besschetnova N.N., Kulkova A.V. Content of spare nutrients in tissue cells of annual shoots of representatives of the genus spruce (*Picea L.*) in the conditions of the Nizhny Novgorod region. *Lesnoy Zhurnal*, 2019, no. 6, pp. 52–61. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.52.

Kulkova A.V., Besschetnova N. N., Besschetnov V. P. Multiparametric analysis in the assessment of species specificity of representatives of the genus spruce (*Picea*). *Lesnoy Zhurnal*, 2018, no. 6, pp. 23–38. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23.

Mashkina O.S., Shabanova E.A., Varivodina I.N., Gorodetskaya T.A. Field tests of in vitro clones of aspen (*Populus tremula L.*): growth, productivity, wood quality, genetic stability. *Lesnoy Zhurnal*, 2019, no. 6, pp. 25–38. DOI: 10.17238/issn 0536-1036.2019.6.25.

Ozolin G.P. Selection of poplar in Uzbekistan for rapid growth, productivity and resistance to diseases and pests) Tashkent: Central Asian research Institute of forestry, 1962. 198 p.

Begum S., Nakaba S., Oribe Y., Kubo T., Funada R. Induction of Cambial Reactivation by Localized Heating in a Deciduous Hardwood Hybrid Poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*). *Annals of Botany*, 2007, vol. 100, is. 3, pp. 439–447. DOI: 10.1093/aob/mcm130.

Calfapietra C., Gielen B., Sabatti M., De Angelis P., Scarascia-Mugnozza G., Ceulemans R. Growth performance of *Populus* exposed to «Free Air Carbon dioxide Enrichment» during the first growing season in the POPFACE experiment. *Annals of Forest Science*, 2001, vol. 58, no. 8, pp. 819–828. DOI: 10.1051/forest:2001165.

Cooke J.E.K., Rood S.B. Trees of the people: the growing science of poplars in Canada and worldwide. *Canadian Journal of Botany*, 2007, vol. 85, pp. 1103–1110. DOI: 10.1139/B07-125.

Corcuera L., Maestro C., Notivol E. Ecophysiology as a tool for selecting more adapted and productive clones, in a clonal silvicultural frame of poplars. *Forest Systems*, 2005, vol. 14, no. 3 [S.I.], pp. 394–407. DOI: 10.5424/srf/2005143-00933.

Grenke J.S.J., Macdonald S.E., Thomas B.R., Moore C.A., Bork E.W. Relationships between understory vegetation and hybrid poplar growth and size in an operational plantation. *The Forestry Chronicle*, 2016, vol. 92, no. 04, pp. 469–476. DOI: 10.5558/tfc2016-083.

Guo X-Y., Huang Zh-Y., Xu A-Ch., Zhang X.-Sh. A comparison of physiological, morphological and growth responses of 13 hybrid poplar clones to flooding. *Forestry (London)*, 2011, vol. 84, is. 1, pp. 1–12. DOI: 10.1093/forestry/cpq037.

Low A.J. Tree planting in the Falkland Islands. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 1986, vol. 59, is. 1, pp. 59–84. DOI: 10.1093/forestry/59.1.59.

Marron N., Brignolas F., Delmottel F.M., Dreyer E. Modulation of leaf physiology by age and in response to abiotic constraints in young cuttings of two *Populus deltoides* × *P. nigra* genotypes. *Annals of Forest Science*, 2008, vol. 65, no. 4, Art. no. 404, pp. 404p1–404p8. DOI: 10.1051/forest:2008016.

Mofidabadi A.J., Ghmeri-Zareh A., Salari A. Five Years Performance of New Introduced Salt Tolerant Hybrid clones (Mofid and *P.* × *albaeuphratica*) In Iran (West Azar-Bayjan). *Silvae Genetica*, 2015, vol. 64, is. 3, pp. 117–120. DOI: 10.1515/sg-2015-0011.

Rehder A. Manual of Cultivated Trees and Shrubs. New York: The Macmillan Company, 1949. 996 p.

Schneider C.K. *Populus. Plantae Wilsonianae* (Editor – Charles Sprague Sargent), 1916, vol. 3, no. 1, pp. 16–39.

Sixto H., Hernandez M.J., Barrio M., Carrasco J., Cañellas I. *Populus* genus for the biomass production for energy use: a review. *Forest Systems*, 2007, vol. 16, no. 3, pp. 277–294. DOI: 10.5424/srf/2007163-01016.

Slavov G., Zhelev P. Salient Biological Features, Systematics, and Genetic Variation of *Populus*. *Part of the Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, book series* (PGG, vol. 8), vol. 8: Series Editors: Stefan Jansson, Rishikesh Bhalerao, Andrew Groover. Springer New York Dordrecht Heidelberg London, 2010. Pp. 15–38. DOI: 10.1007/978-1-4419-1541-2_2.

Wiese A.H., Zalesny J.A., Donner D.M., Zalesny R.S. Bud Removal Affects Shoot, Root, and Callus Development of Hardwood *Populus* Cuttings. *Silvae Genetica*, 2006, vol. 55, is. 3, pp. 141–148. DOI: 10.1515/sg-2006-0020.

Материал поступил в редакцию 17.09.2020

Бессчетнова Н. Н., Бессчетнов В. П., Бессчетнов П. В. Содержание и баланс запасных веществ в тканях побегов тополей в Нижегородском Поволжье // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2020. Вып. 232. С. 92–104. DOI: 10.21266/2079-4304.2020.232.92-104

В формировании состава искусственных насаждений немаловажную роль играют основные физиологические характеристики деревьев. Цель исследования – установить видоспецифичность тополей (*Populus* L.) по содержанию и балансу запасных веществ. Объект исследования – 8 видов тополей: т. белый пирамидальный (*P. alba* L., *f. pyramidalis*); т. черный (*P. nigra* L.); т. черный пирамидальный (*P. nigra*, *var. italica* Münchh.); т. китайский (*P. Simonii* Carr.); т. бальзамический (*P. balsamifera* L.); т. лавролистный (*P. laurifolia* Ledeb.); т. белый (*P. alba* L.); осина (*P. tremula* L.). Выполнены микроскопические исследования тканей для выявления крахмала и жиров. Применен дисперсионный и кластерный анализ. Виды из разных секций

дифференцированы по наличию и балансу запасных веществ. Тополь белый пирамидальный и его типичная форма проявили сходство между собой по общему количеству крахмала: $7,37 \pm 0,13$ и $7,79 \pm 0,17$ балла. Осина имела большее количество: $9,13 \pm 0,13$ балла. Наибольшие оценки содержания жиров характерны для представителей секции черных тополей: тополя черного ($7,67 \pm 0,13$ балла) и тополя итальянского ($9,59 \pm 0,12$ балла). Дисперсионный анализ подтвердил существенность различий между сравниваемыми группами тополей. Влияние генотипа на их формирование по разным признакам неодинаково и достигало $71,81 \pm 0,41\%$. Кластерный анализ установил соответствие группировки представителей секций белых, черных и бальзамических тополей таксономическому устройству рода тополь в отношении широкого спектра физиологических параметров. Представители секции белых тополей продемонстрировали комплексное сходство между собой при заметном отличии от других секций.

Ключевые слова: тополя, ткани побега, гистохимия, крахмал, жиры, кластерный анализ, физиологический статус, видоспецифичность.

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Besschetnov P.V. Content and balance of spare substances in the tissues of poplar shoots in the Nizhny Novgorod Volga region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*, 2020, is. 232, pp. 92–104 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2020.232.92-104

The main physiological characteristics of trees play an important role in the formation of the composition of artificial plantings. The purpose of the research is to establish the species specificity of poplars (*Populus* L.) by the content and balance of spare substances. The object of research were 8 species of poplar (*P. alba* L., *f. pyramidalis*); black poplar (*P. nigra* L.); *Populus italica* (*P. nigra*, var. *italica* Münchh.); Chinese poplar (*P. Simonii* Carr.); balsamic poplar (*P. balsamifera* L.); poplar larity (*P. laurifolia* Ledeb.); white poplar (*P. alba* L.); aspen (*P. tremula* L.). Performed microscopic examination of tissues for the detection of starch and fats. Applied ANOVA and cluster analysis. Species from different sections are differentiated by the presence and balance of spare substances. The white pyramidal poplar and its typical shape showed similarities in the total amount of starch: 7.37 ± 0.13 and 7.79 ± 0.17 points. Aspen had a higher number: 9.13 ± 0.13 points. The highest estimates of fat content are typical for representatives of the black poplar section: black poplar (7.67 ± 0.13 points) and Italian poplar (9.59 ± 0.12 points). The ANOVA confirmed the significant differences between poplars. The influence of the genotype on their formation by different characteristics is not the same and reached $71.81 \pm 0.41\%$. Cluster analysis has established that the grouping of representatives of sections of white, black and balsam poplars corresponds to the taxonomic structure of the genus poplar in relation to a wide range of physiological parameters. Representatives of the white poplar section demonstrated a complex similarity with each other, while noticeably different from other sections.

Key words: poplar, shoot tissues, histochemistry, starch, fat, cluster analysis, physiological status, species specificity.

БЕССЧЕТНОВА Наталья Николаевна – декан факультета лесного хозяйства Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, доктор сельскохозяйственных наук, доцент, ResearcherID (WoS): H-1343-2019, ORCID 0000-0002-7140-8797; SPIN-код: 6214-7263.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: besschetnova1966@mail.ru

BESSCHETNOVA Natalia N. – DSc (Agriculture), Associate Professor, Dean of the Forestry Department of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, ResearcherID (WoS): H-1343-2019, ORCID 0000-0002-7140-8797; SPIN code: 6214-7263.

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia. E-mail: besschetnova1966@mail.ru

БЕССЧЕТНОВ Владимир Петрович – заведующий кафедрой лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, доктор биологических наук, профессор. ResearcherID (WoS): S-5889-2016, ORCID: 0000-0001-5024-7464, SPIN-код: 2031-5241.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: lesfak@mail.ru

BESSCHETNOV Vladimir P. – DSc (Biological), Professor. Chair of Forest Cultures Department of Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, Researcher ID (WoS): S-5889-2016, ORCID: 0000-0001-5024-7464, SPIN code: 2031-5241.

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia. E-mail: lesfak@mail.ru

БЕССЧЕТНОВ Петр Владимирович – аспирант кафедры лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии. ResearcherID (WoS) AAV-5411-2020, ORCID 0000-0002-0673-0616, SPIN-код: 7424-7004.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: selhoznauka@mail.ru

BESSCHETNOV Pyotr V. – Postgraduate student of the Department of Forest Cultures of Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, ResearcherID (WoS) AAV-5411-2020, ORCID 0000-0002-0673-0616, SPIN code: 7424-7004.

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia. E-mail: selhoznauka@mail.ru