

Публикации ОЭСР по охране окружающей среды, здравоохранению и безопасности  
Серия «Гармонизация регуляторного надзора в области биотехнологии»

**№16**

**Консенсусный документ по биологии тополя**  
*Populus L.*

Директорат по охране окружающей среды  
Организация Экономического Сотрудничества и Развития

Париж 2000

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Рабочая группа ОЭСР по гармонизации регуляторного надзора в биотехнологии занимается разработкой консенсусных (согласованных) документов, приемлемых для стран-членов ОЭСР. Эти консенсусные документы содержат информацию для использования в регуляторной оценке определенного продукта.

Настоящий документ посвящен биологии видов тополя (*Populus* L.). Тополь является значимой составляющей лесов всего Северного полушария и важным сырьем для изготовления древесной пульпы, древесностружечных плит, фанеры, пиломатериалов, древесины, спичек и других изделий из дерева. Его кора содержит таниновую кислоту, которая используется для дубления кожи. В медицинских целях также применяется душистый бальзам, получаемый из почек некоторых видов (Sargent, 1965). Несколько видов тополя имеются в Канаде. Самой крупной из широколиственных деревьев является осина американская (*P. tremuloides* Michx), составляющая 80% товарной древесины, объем которой оценивается в 1, 857 миллионов м<sup>3</sup> (Morley и Balatinecz 1993).

Существует много известных видов тополя. В природе происходит их активная гибридизация, ещё большее количество гибридов было получено при помощи искусственного скрещивания. Все виды являются листовыми, быстрорастущими, имеют сравнительно небольшую продолжительность жизни, влаголюбивы, как правило, не переносят затенения и имеют средний или высокий рост. Легкость размножения, скорость роста и неприхотливость обеспечили им популярность в качестве декоративного и ветрозащитного растения, покрывающего большие территории и имеющего небольшой период воспроизводства. В данном документе приводится характеристика тополя как рода. Наибольшее внимание уделяется канадским видам. Ссылки на отдельные секции, виды и гибриды даются только при необходимости. Представлен обзор таксономических и эволюционных процессов, в результате которых произошла дивергенция на секции, каждая из которых отличается очень большим генетическим разнообразием. Биология размножения описывается с акцентом на вопросы, касающиеся способа оплодотворения, передачи генов, семенной продуктивности, образования естественных лесопосадок и вегетативного размножения. Рассматриваются современные данные о генетической изменчивости внутри рода и отсутствии дифференциации популяций в обширных областях, за исключением важных адаптивных свойств и значительной изменчивости внутри популяций. Обсуждается биологическое разнообразие и сложные экологические взаимосвязи с высшей и низшей флорой и фауной. Для прочтения рекомендуются монографии по видам *Populus*, которые содержатся в издании *Silvics of North America* (Burns и Honkala 1990), а также другие статьи, опубликованные изданием "Биология *Populus*" (Stettler и др., 1996 а).

Данный документ был подготовлен Канадой в качестве лидера проекта и переработан на основе замечаний, полученных от других стран-членов ОЭСР. Этот документ предназначен для регулирующих и других органов, ответственных за оценку безопасности трансгенных растений, предлагаемых для коммерциализации, а также для тех, кто занимается генетическим улучшением и активным обращением этого вида.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Раздел I.</b> Применение в лесном хозяйстве .....	04
<b>A.</b> Использование лесовосстановительного материала .....	
<b>B.</b> Пересадка географических клонов .....	04
<b>C.</b> Программы селекции .....	05
<b>D.</b> Сохранение генетических ресурсов .....	05
	05
<b>Раздел II.</b> Таксономия и естественное распространение .....	06
<b>Раздел III.</b> Центры происхождения/разнообразия .....	48
<b>A.</b> Естественное распространение .....	
<b>B.</b> Эволюция и история миграции .....	48
	49
<b>Раздел IV.</b> Биология размножения.....	50
<b>A.</b> Генеративное развитие .....	
<b>B.</b> Способ оплодотворения и передача генов .....	50
<b>C.</b> Семенная продуктивность.....	50
<b>D.</b> Естественная регенерация .....	51
<b>E.</b> Вегетативное размножение в природе .....	51
	51
<b>Раздел V.</b> Генетика.....	51
<b>A.</b> Цитология .....	
<b>B.</b> Генетическая изменчивость .....	51
<b>B.1.</b> Популяционная изменчивость .....	52
<b>B.2.</b> Индивидуальная изменчивость .....	52
<b>B.3.</b> Молекулярная генетика .....	53
<b>C.</b> Инбридинговая депрессия и генетическая нагрузка .....	53
	53
<b>Раздел VI.</b> Гибридизация .....	54
<b>Раздел VII.</b> Экология и ассоциированные виды.....	54
<b>A.</b> Местообитание .....	
<b>B.</b> Синэкология и ассоциированные виды .....	54
<b>C.</b> Конкуренция и структура леса .....	55
<b>D.</b> Динамика экосистемы .....	56
	58
<b>Раздел VIII.</b> Заключение .....	58
<b>Раздел IX.</b> Ссылки.....	58
	58

## Раздел I. Применение в лесном хозяйстве

По оценкам, более 90% видов тополя, культивируемых во всем мире, представляют виды и гибриды секции *Aigeiros* (Thielges, 1985). Это связано с легкостью их гибридизации с представителями секции *Tacamahaca*, высокой адаптируемости этих видов и гибридов в умеренных и субтропических зонах, а также легкостью вегетативного размножения. Все большую важность приобретает секция *Turanga*, масштаб некоторых программ по посадке представителей этой секции огромен, система третьего северного защитного пояса (Three North Shelterbelt System) представляет собой проект площадью 35.6 миллионов га по границе с пустыней в Северном Китае; 60% этого пояса составляет тополь, преимущественно, *P. euphratica* и гибриды *Populus simonii* x *P. nigra* (Weisberger и др.; 1995, Wang 1996).

### А. Использование лесовосстановительного материала

Трудноукореняющиеся виды секции *Populus* чаще всего размножают саженцами, но для лесовосстановления в Канаде они используются редко (PCC, 1996 b). В основном, их применяют в качестве подвоя для искусственных гибридов. При выращивании в теплице тополь легко размножают семенами с использованием стандартных методик (Burr, 1986; Stanton и Villar, 1996).

Черенки большинства видов секций *Tacamahaca* и *Aigeiros* укореняются легко, тогда как у видов секций *Populus*, *Leucoides* и *Turanga* их укоренение происходит с трудом (Zsuffa, 1975). У *P. deltoides* способность к укоренению варьирует, в то время как у *P. nigra* и *P. balsamifera* она очень высокая. У последних видов эта способность передается гибридам с *P. deltoides* (Zsuffa и др., 1993). Методы вегетативного размножения тополя в питомниках могут быть разделены на две группы: аутовегетативное размножение, включая черенки, отводки и т. д., и гетероветегативное размножение, включая прививку, окулировку и т. д. (Froelich и van der Meien, 1979).

Для выращивания трудноукореняющихся разновидностей черенки зрелого однолетнего прироста обычно берут в период покоя у растений, выращиваемых в питомнике, а также с ветвей более взрослых деревьев, на которых находятся покоящиеся почки. Зачастую неукоренившиеся или предварительно укоренившиеся черенки таких разновидностей непосредственно высаживаются на хорошо подготовленные посадочные участки. Для выращивания более трудноукореняющихся разновидностей, как правило, требуются более интенсивные процедуры укоренения, часто с использованием свежесрезанного материала, гормонов для укоренения и камер с туманом. Тополь секции *Populus*, трудно размножающиеся черенками, чаще размножают корневыми отводками, корневыми черенками и укорененными побегами (Benson и Schwalbach, 1970; Zsuffa, 1971; Dirr и Heuser, 1987; Hall и др.).

Трудноукореняющиеся разновидности можно размножать с помощью прививки и окулировки. Некоторые комбинации видов демонстрируют межсекционную совместимость, например, *P. tremula* с *P. trichocarpa* (Dirr и Heuser, 1987) и *P. alba* или *P. canescens* с *P. lasiocarpa* (Froelich и van der Meiden, 1979). Вероятно, наиболее широко размножение прививкой используется в Китае, где разновидность *P. x tomentosa* (*P. alba* x *P. adenopoda*) с плохо укореняющимися черенками прививается на *P. simonii* или один из его гибридов. Если привитое растение высаживается так, что место прививки оказывается ниже поверхности почвы, то через некоторое время у привоя начинают образовываться собственные корни (Zsuffa и др., 1996).

Тополь также поддается размножению с помощью культуры тканей, и для этого были использованы различные протоколы и типы эксплантов. Трудноукореняющиеся виды секции *Populus* были размножены *in vitro* с помощью усиления пазушного ветвления побегов. Другие сорта *P. x canadensis* (*P. deltoides* i *P. nigra*) и *P. yunnanensis* размножаются *in vitro* с использованием покоящихся почек в качестве эксплантов (Dirr и Heuser, 1987). Методики *in vitro* вполне пригодны для вегетативного размножения видов и гибридов секции *Populus* (Frohlich и Weisgerber, 1985; Ahuja, 1987). Размножение с использованием соматического эмбриогенеза было успешно произведено с *P. alba* x *P. grandidentata* (Michler и Bauer, 1991).

Для увеличения темпа селекции генотипов, у которых очень часто наблюдается недостаточная гибридизация или образование незрелых зародышей в семенах, были разработаны методы культуры зародышей, а также техника эмбрио спасения. (Stanton и Villar, 1996). Помимо возможности культивирования отдельных эмбрионов или целых семяпочек, отобранных через несколько недель после опыления (Kouider и др., 1984; Savka и др., 1987), последующие разработки позволили проводить культивацию полукапсул или отдельных плодолистиков вместе с субкультурой проросших эмбрионов (Raquin и др., 1993).

Тополь используют не только для коммерческих посадок. Они также являются важными видами, используемыми для образования защитных насаждений, особенно в качестве ветрозащитных полос на равнинах Северной Америки, а также в других озеленительных целях. Плантации могут быть использованы в виде моноклональных лесопосадок, мозаики из моноклональных блоков или клональных рядов, а также в соче-

тании с одиночными деревьями близких генотипов (Zsuffa, 1993).

Поскольку на данный момент в Канаде не существует правил проведения контроля и сертификации посадочного материала, Канадским Советом по вопросам посадок тополя (Poplar Council of Canada) была основана служба, которая производит сертификацию: 1) идентичности разновидностей (клонов), 2) качества и типа, и 3) санитарного состояния. Кроме этого, данная служба ведет Канадский реестр клонов и разновидностей, не рекомендуемых для посадки (Zsuffa, 1993; PCC, 1996a). С 1966 г. на Европейском рынке находилось 130 культивируемых разновидностей тополя, зарегистрированных для коммерческого использования в любой стране Европейского Союза. С образованием единого рынка в 1993 г. их обращение стало свободным (Pinion и Valadon, 1997). В Германии репродуктивный материал *Populus* регулируется Законом о лесопосевных и лесопосадочных материалах (FsaatG).

### **В. Пересадка географических клонов**

Несмотря на значительную изменчивость географических клонов по морфологии, росту и свойствам древесины, современные результаты показывают, что возможности достижения положительного результата от интродукции клонов “могут быть в равной степени обнадеживающими, сбивающими с толку или абсолютно безрадостными” (Farmer, 1996). Некоторые исследования различных видов *Populus* показали, что их продуктивность можно повысить при помощи переноса географических клонов (Nelson и Tauer, 1987), но направление усилий на получение гибридов и селекцию клонов исключает серьезное рассмотрение пересадки географических клонов в качестве улучшенной стратегии.

### **С. Программы селекции**

Селекция тополя характеризовалась двумя главными особенностями: межвидовой гибридизацией и селекцией клонов (Bisoffi и Gullberg, 1996). В начале этого века было открыто спонтанное образование естественных гибридов между местными и интродуцированными видами, что послужило логическим началом отсчета для программ селекции. Чаще предполагаемое, чем доказанное преимущество гибридов F<sub>1</sub> основано на признаках отобранных клонов, которые обычно связаны с гетерозисом, хотя недавние исследования подтвердили существование гибридного гетерозиса по жизнеспособности (Stettler и др., 1988; Bradshaw и Stettler, 1995). Включение отбора клонов в программы селекции тополя во многом связано с относительной легкостью его вегетативного размножения по сравнению с половым размножением (Mohr diek, 1983; Thielges, 1985).

Интерес к селекции полиплоидов последовал за открытием быстрорастущих триплоидных осин в 1930-х (Einspahr и др., 1963; Einspahr и Winton, 1976), но резко сократился в 70-х, не считая нескольких молекулярно-генетических исследований (Bradshaw и Stettler, 1993). В основе возобновившегося интереса к селекции осины в западной Канаде и приозерных штатах США находился гетерозис гибридов между *P. tremuloides* и *P. tremula* с последующим отбором клонов и их размножением (Li и Wyckloff, 1991; Li и др., 1993; Li, 1995).

Долгосрочные программы селекции в Европе (Италия, Франция, Бельгия, Нидерланды) существуют уже на протяжении многих лет. Не так давно сотрудничество между университетами и предприятиями бумажной промышленности привело к очень интенсивной деятельности на северо-западе Тихоокеанского побережья Северной Америки, сосредоточенной на гибридах *P. trichocarpa* x *P. deltoides* и, в меньшей степени, – *P. trichocarpa* x *P. maximowiczii*, *P. trichocarpa* x *P. nigra* и *P. deltoides* x *P. nigra* (Stettler и др., 1996b; Zsuffa и др., 1996). В Баварии (Германия) было также проведено скрещивание между *P. maximowiczii* x *P. trichocarpa* и *P. maximowiczii* x *P. nigra*. В рамках этой программы для производства пульпы интенсивно используются 30 000 га плантаций (с небольшим периодом ротации в 5-8 лет). Культивирование тополя осуществляется между Южным Орегоном и Британской Колумбией (Zsuffa и др., 1996).

Учитывая успешное применение современных методов молекулярной биологии в отношении *Populus*, можно предположить, что в эти виды будут интродуцированы такие новые свойства, как устойчивость к гербицидам, насекомым и измененные характеристики древесины.

### **Д. Сохранение генетических ресурсов**

История селекции тополя и его интенсивной культивации насчитывает 70 лет. В 1947 г. была учреждена Международная комиссия по тополю (IPC) в целях содействия 35 странам-членам (IPC, 1996) в направлении и координации действий, сохранения и обмена зародышевой плазмой. В 1992 г. IPC официально обратилась к странам-членам с просьбой “принять соответствующие меры по обеспечению сохранения существующих генетических ресурсов видов тополя и ивы в природных и искусственных древостоях с учетом роли, которую быстрорастущие виды могут играть в снижении воздействия на чувствительную и исчезающую природу во всем мире” (IPC, 1992).

Некоторые виды тополя, например, *P. nigra* в Западной Европе, находятся на грани исчезновения,

в то время как остальные виды, например, *P. deltoides*, продолжают эволюционировать. Таким образом, странами-членами ИРС был получен стимул к разработке стратегии сохранения *in situ*. Эта деятельность началась в Северном Китае с сохранения *ex situ* вида *Populus simonii*, благодаря трем проектам по тополю, координируемым FAO (Weisgerber и др., 1995), а также в Европе - с сохранения *P. nigra* с помощью сети EUFORGEN (Turok и др., 1997; Cagelli и Lefevre, 1996). Для сохранения *in situ* таких широко распространенных видов, как *P. deltoides*, основное внимание должно быть уделено малым изолированным популяциям по краям ареала видов как источнику адаптивной изменчивости. При некогда широком распространении большая часть исходного генетического ресурса *P. nigra* была утрачена в связи с исключением естественной регенерации в результате человеческой деятельности (Steenackers, 1996). Исчезновение *P. nigra* в Центральной Европе также могло произойти по причине обратного скрещивания гибридов, особенно *Populus x canadensis* и *P. nigra*.

Ареалы распространения других видов тополя в природе ограничены и требуют специальной защиты. *P. suaveolens* (син. *P. maximowiczii*) хорошо защищен в природных заповедниках на различных горных высотах Хоккайдо, где он может свободно размножаться семенами. Другим видом, имеющим ограниченное распространение и растущим на почвах, слишком влажных для *P. deltoides*, является *P. heterophylla*. Для его сохранения *in situ* требуется специальная стратегия (Steenackers, 1996).

Несмотря на продолжительную историю окультуривания, усилия по сохранению *ex situ* имели ограниченный масштаб с редким использованием семенного материала. Явным исключением является семенной банк *P. trichocarpa*, созданный в Нидерландах в 70-е годы. Содействие деятельности по сохранению *ex situ* было рекомендовано в качестве незамедлительного для ИРС, и в этой связи необходимы директивы по глобальному управлению и сохранению генетических ресурсов тополя (Steenackers, 1996).

## Раздел II. Таксономия и естественное распространение

Виды тополя (*peuplier* во Франции) являются представителями рода *Populus* L., семейства *Salicaceae* (Ивовые) и порядка *Salicales*. Род традиционно подразделяется на таксономические группы. Широко признаются пять секций: *Turanga*, *Leucoides*, *Aigeiros*, *Tacamahaca* и *Populus* (син. *Leuce*) (Zsuffa, 1975). Периодически таксономисты склонялись к выделению шестой секции с включением в него одного вида. Например, Browicz (1966) предложил секцию *Tsavo* для включения в нее восточно-африканского вида *P. ilicifolia*, не признаваемого некоторыми таксономистами или причисляемого другими к секции *Turanga*. В секцию *Ciliata* было предложено включить гималайский вид *P. ciliata* Wall. Ex Royle, который ранее причислялся к *Leucoides* (Khosla и Khurana, 1982), что являлось явной ошибкой, которую рекомендовали исправить, причислив этот вид к *Tacamahaca*. Была предложена еще и другая секция, *Abaso*, для включения в нее *P. mexicana*, слабо связанного с другими видами секции *Aigeiros*, в которую он был предварительно помещен (Eckenwalder, 1996). Спор о классификации секций тополей будет, без сомнения, продолжаться, тем не менее общепринято, что в Канаде представлены три секции: *Populus*, *Aigeiros* и *Tacamahaca* (Kruessmann, 1985; Farrar, 1995).

Разногласия по вопросам классификации видов тополя не прекращаются до сих пор. Широкое распространение многих видов тополя, частая интрогрессивная гибридизация, длительная история культивации и легкость вегетативного размножения привели к большой путанице в номенклатуре тополя из-за многочисленности синонимов, а также того, что видами часто назывались гибриды и культивируемые разновидности (Zsuffa, 1975). Таким образом, в зависимости от источника, число видов, входящих в род, колеблется от 20 до 80. Классификация, предложенная Eckenwalder (1996) в его недавних публикациях, признает 29 видов. Эта классификация приведена в таблице 1 вместе с синонимами, признаваемыми Zsuffa (1975). Эта «условная» классификация дополняется новыми данными по полиморфизму ДНК (Cervera и др., 1997).

### Секция *Turanga* Vge

Три вида этой секции происходят из Северо-восточной Африки и Азии. Наиболее значимым является *P. euphratica*, который, несмотря на отсутствие его широкой культивации в прошлом, способен расти на бедных почвах, переносить жару и соленость почвы. В настоящий момент он является ключевым видом, используемым в борьбе против опустынивания в Северном Китае (Wang, 1996).

### Секция *Leucoides* Spach – Крупнолистные тополя

Несмотря на то, что ни один представитель этой секции не происходит из Канады, тополь разнолиственный (*P. heterophylla*) является вторым наиболее распространенным видом, обитающим на влажных участках в центральных или восточных районах Соединенных Штатов. Другие представители этой секции *L. lasiocarpa* и *P. glauca* происходят из умеренных областей Китая.

### Секция *Tacamahaca* Spach – Тополя бальзамические

Северо-американскими представителями этой секции, как в Канаде, так и в Соединенных Штатах,

являются тополь бальзамический – *peuplier baumier* (*P. balsamifera*), тополь волосистоплодный – *peuplier de l'Ouest* (*P. trichocarpa*) и тополь узколистный – *peuplier a feuilles étroites* (*P. angustifolia*). Эта секция включает в себя наиболее часто используемый для посадок тополь Симона – *peuplier de Simon* (*P. simonii*) из Восточной Азии. К другим значимым представителям из Азии относятся *P. laurifolia* и *P. suaveolens*.

#### Секция *Aigeiros* Duby – Тополя трехгранные и тополя черные

Эта секция включает в себя “настоящие” виды тополя (термин, который также относится и к *Tacamahaca*). В Северной Америке эта секция представлена тополем канадским – *peuplier deltoide* (*P. Deltoides* spp. *deltoides*) и тополем равнинным – *peuplier delto de l'Ouest* (*P. deltoides* ssp. *montifera*), встречающимся как в Канаде, так и в Соединенных Штатах, а также тополем Фремонта (*P. fremontii*) и тополем Rio Grande (*P. deltoides* ssp. *wislizenii*), как второстепенными видами на юго-западе Соединенных Штатов. Важными видами являются осокорь – *peuplier noir* (*P. nigra*), который происходит из Северной Африки, Центральной и Западной Европы, и культивируемая разновидность, известная как тополь Ломбарди – *peuplier noir d'Italie* (*P. nigra* cv *Italica*), часто высаживаемый в Северной Америке.

#### Секция *Populus* L (син. *Leuce Duby*) - Осины

Эта секция подразделяется на две подсекции, *Albidae* и *Trepidae*, в которые входят белый тополь и осина, соответственно. Оба северо-американских представителя этой секции: осина американская – *peuplier faux-tremble* (*P. tremuloides*) и тополь крупнозубчатый – *peuplier grandes dents* (*P. grandidentata*),

Таблица 1.

Предложенная классификация, номенклатура и распространение видов *Populus* (Eckenwalder, 1996) а также синонимы из предыдущей классификации (Zsuffa, 1975), указанные в квадратных скобках.

Секция, научное название и синонимы	Тривиальное название	Распространение
<i>Abaso</i> Ecken. <i>P. mexicana</i> Wesmael	<b>Мексиканские тополя</b>	Мексика
<i>Turanga</i> Bge. <i>P. euphratica</i> Oliv. <i>P. ilicifolia</i> (Engler) Rouleau <i>P. pruinosa</i> Schrenk <i>Leucooides</i> Spach.	<b>Туранга</b> Тополь ефратский Тополь падуболистный Тополь сизолистный	Испания, Сев.-вост. Африка, Азия Восточная Африка Восточная Евразия
<i>P. lasiocarpa</i> Oliv. <i>P. glauca</i> Haines [ <i>P. wilsonii</i> Schneid.] <i>P. heterophylla</i> L. <i>Tacamahaca</i> Spach . <i>P. angustifolia</i> James	<b>Тополя крупнолистные (левкоидные)</b> Китайский тополь	Китай Китай
<i>P. balsamifera</i> L. <i>P. ciliata</i> Royle <i>P. laurifolia</i> Ledeb. <i>P. simonii</i> Carr.	Тополь разнолистный <b>Тополя бальзамические</b> Тополь узколистный, тополь узколистный бальзамический Тополь бальзамический	США Южный Саскачеван и Альберта до юго-запада США Северная Америка Гималаи Восточная Азия Восточная Азия
<i>P. suaveolens</i> Fish. [ <i>P. cathayana</i> Rehd. <i>P. koreana</i> Rehd <i>P. maximowiczii</i> A. Henry] <i>P. szechuanica</i> Schneid. <i>P. trichocarpa</i> Torr. & A. Gray <i>P. yunnanensis</i> Dode	Тополь лавролистный Тополь Симона, тополь китайский Дороноки, тополь японский. Тополь душистый [тополь корейский, тополь Максимовича]	Северо-восточный Китай, Япония
<i>Aigeiros</i> Duby <i>P. deltoides</i> Marsh. [ <i>P. sargentii</i> Dode, <i>P. wislizenii</i> Sarg.]	Тополь волосистоплодный,	Восточная Евразия Западная Канада и США Восточная Евразия
<i>P. fremontii</i> S. Wats. <i>P. nigra</i> L.	<b>Тополя и осокори</b> Тополь канадский, тополь дельтовидный (spp <i>deltoides</i> ), тополь равнинный (spp. <i>Montifera</i> ), тополь долинный (spp. <i>Wislizenii</i> ) Тополь Фремонта Осокорь, тополь черный	Квебек, Онтарио Провинции Прерий до Техаса, Юго-запад США Юго-запад США Европа, Западная Азия

Секция, научное название и синонимы	Тривиальное название	Распространение
<i>Populus</i> L. [ <i>Leuce</i> Duby] <i>P. adenopoda</i> Maxim. <i>P. alba</i> L.  <i>P. gamblei</i> Haines <i>P. grandidentata</i> Michx. <i>P. guzmanantlensis</i> Vasq.&Cue. <i>P. monticola</i> Brand <i>P. sieboldi</i> Miq. <i>P. simaroa</i> Rzed. <i>P. tremula</i> L. [ <i>P. davidiana</i> (Dode) Schneid.]  <i>P. tremuloides</i> Michx.	<b>Осины</b>  Белый тополь, серебристый тополь  Тополь крупнозубчатый  Осина Зибольда, осина японская  Осина европейская, осина евро-сибирская, осина обыкновенная, тополь дрожащий Осина американская, тополь осинообразный	Центральная и Южная Европа до Северной Африки, Центральной Азии Восточная Евразия Восток Северной Америки Мексика Мексика Япония Мексика Европа, Северная Африка, Северо-восточная Азия

относятся к подсекции *Trepidae*. *P. tremula* является важным и сильно изменчивым европейским видом, в то время как *P. sieboldi* признается видом из Японии. Тем не менее, в настоящее время осины по всей Евразии считаются расами одного, высокополиморфного вида *viz. P. tremula* (Barnes и Хан, 1993). Ни один вид тополя не является коренным для Северной Америки. Белый тополь - *peuplier blanc* (*P. Alba*) был одним из первых видов, завезенных из Европы.

Имеются сообщения о естественной гибридизации почти между всеми симпатрическими, интродуцированными и коренными видами тополя, как в Северной Америке, так и в Европе (Schreiner, 1974; Demeritt, 1990). Естественная гибридизация обычно имеет место между видами одной секции в ограниченной степени, поэтому происходит наложение родительских видов (Brayshaw, 1965; Eckenwalder, 1977), хотя встречаются и межсекционные гибриды. Виды различных секций, хотя и в значительной степени симпатрических, экологически изолированы друг от друга, так что гибридизация происходит в больших географических областях, но в пределах относительно узкого экологического ареала скрещивания (Eckenwalder, 1984 a, c). Сложные гибридные популяции могут также образовываться там, где симпатрическими являются три или более вида (Rood и др., 1986).

Тополь канадский был завезен во Францию из Юго-Восточной Канады в конце 1700 г. С начала 1970 г., гибридизация *P. x canadensis* в Южной Германии была заменена *P. trichocarpa* x *P. deltoides* или *P. trichocarpa*. Последующая естественная гибридизация с коренным осококом образовала естественный гибрид, который в 1789 г. был назван *P. x canadensis* (Mohle Larsen, 1960; Wright, 1976). Посадка клонов этого гибрида в настоящее время широко осуществляется по всей Европе. Этот гибрид был также первым гибридом тополя, полученным путем искусственного опыления англичанином А. Henry (Larsen, 1956). Начиная с 20-х и 30-х годов, искусственная гибридизация использовалась в Северной Америке (Stout и Schreiner, 1933; Neimburger, 1936). Некоторые из наиболее значимых гибридов, встречающихся в Северной Америке, представлены в Таблице 2 вместе с синонимами и обычными названиями.

## Раздел III. Центры происхождения/разнообразия

### А. Естественное распространение

Род *Populus* широко распространен по всему Северному полушарию, как в умеренных, так и субтропических зонах. Представители видов встречаются от Аляски и юга Лабрадора до Северной Мексики, а также в Европе, Северной Африке, Гималаях, Китае и Японии (Schreiner, 1974). Распространение некоторых видов очень широко. Например, в Северной Америке наиболее распространен *T. tremuloides*, ареал которого доходит до 110° западной долготы и 47° северной широты, он также является вторым наиболее распространенным видом в мире (Jones, 1985; Barnes и Хан, 1993).

### В. Эволюция и история миграции

Имеется давнее предположение о том, что *Populus* являются одними из наиболее древних покрытосеменных растений, которые появились в Китае и Японии во время триасового периода. Однако, по данным анализа древних окаменелостей в настоящее время они причисляются к другим таксономическим группам. В то время, как их ближайший родственник из сем. *Flacourtiaceae* произрастает в тропической Азии, анализ окаменелостей указывает на то, что род *Populus* сформировался в тропиках Северной Америки в позднем Палеоцене, около 58 миллионов лет назад (Collinson, 1992). Первобытные окаменевшие листья сильно

напоминают современную *P. mexicana* из секции *Abaso* (Eckenwalder, 1996). В позднем Эоцене появились первые евро-азиатские родственники из других секций, где представители *Turanga* были распространены в Старом Свете, а прародители секции *Leucoides* - в умеренной зоне. Во время Оligоцена появились предки *Tacamahaca* и *Aigeiros*, которые не образовывали четких секций до наступления Миоцена, в период которого также появились представители секции *Populus* (Collinson, 1992; Eckenwalder, 1996).

**Таблица 2. Номенклатура естественных гибридов *Populus***

Эволюция более развитых секций *Populus* характеризовалась быстрым образованием видов в течение аллопатрических циклов, была подвержена влиянию интрогрессии, как внутри, так и между секциями (Eckenwalder, 1984b, 1996; Smith и Symata, 1990; Kaul 1995). Быстрая смена событий, много противоречивых сведений и путаница в идентификации видов усложнили возможность прослеживания недавней

Происхождение	Научное название гибрида	Тривиальное название
<i>P. alba</i> x <i>P. grandidentata</i>	<i>P. x roulwauiana</i> Boivin	Тополь китайский белый
<i>P. alba</i> x <i>P. adenopoda</i>	<i>P. x tomentosa</i> Carr.	Тополь сероватый (серый, сереющий)
<i>P. alba</i> x <i>P. tremula</i>	<i>P. x canescens</i> (Ait.) Sm.	
<i>P. alba</i> x <i>P. tremuloides</i>	<i>P. x heimbuergeri</i> Boivin	Тополь ланцетолистный, <i>peuplier a feuilles acuminees</i>
<i>P. angustifolia</i> x <i>P. deltoides</i>	<i>P. x acuminata</i> Rydb. [syn. <i>P. x andrewsii</i> Sarg.]	Тополь Брейшоу, <i>peuplier hybride de Brayshaw</i>
<i>P. angustifolia</i> x <i>P. balsamifera</i>	<i>P. x brayshawii</i> Boivin	
<i>P. angustifolia</i> x <i>P. tremuloides</i>	<i>P. x sennii</i> Boivin <i>P. x jackii</i> Sarg.	Тополь Джека, <i>peuplier hybride de Jack</i>
<i>P. balsamifera</i> x <i>P. deltoides</i>	<i>P. x dutillyi</i> Lepage	Тополь каролинский, <i>peuplier de Caroline</i>
<i>P. balsamifera</i> x <i>P. tremuloides</i>	<i>P. x canadensis</i> Moench cv. Eugenei	[син. тополь канадский, тополь евро-американский]
<i>P. deltoides</i> x <i>P. nigra</i>	[syn. <i>P. x euramericana</i> (Dode) Guinier] <i>P. x bernardii</i> Boivin	Тополь Бернарда Тополь американский
<i>P. deltoides</i> x <i>P. tremuloides</i>	<i>P. x generosa</i> Henry	
<i>P. deltoides</i> x <i>P. trichocarpa</i>	[syn. <i>P. x interamericana</i> Brockh.] <i>P. x parryi</i> Sarg.	Тополь Парри
<i>P. fremontii</i> x <i>P. trichocarpa</i>	<i>P. x smithii</i> Boivin	Тополь берлинский, тополь русский
<i>P. grandidentata</i> x <i>P. tremuloides</i>	<i>P. x berlinensis</i> Dippel	
<i>P. laurifolia</i> x <i>P. nigra</i>	[syn. <i>P. x rasumowskyana</i> Schr. and <i>P. x petrowskyana</i> Schr.]	Названия нет
<i>P. deltoides</i> x <i>P. balsamifera</i> x	Названия нет	

эволюции тополя более развитых секций (Eckenwalder, 1996). Несмотря на очевидность эволюционного расхождения, секции очень широко распространены. Виды внутри секций являются в значительной степени родственными, из которых многие представляют собой наиболее широко распространенные древесные виды.

Гены могут легко мигрировать к другим представителям по очень большой части Северной Умеренной Зоны. Тополь является видом-первопроходцем и мигрирует быстро. Исследования пыльцы показали, что после ледникового периода виды *Populus* часто доминировали в первичных лесных сообществах (Свунгар, 1988; Keenan и Свунгар, 1992). В Европе пионерским видом является *P. tremula*. *P. nigra* встречается вдоль рек и на пастбищах вместе с *Salix alba*. Предположительно, крупные лесные массивы *P. tremuloides* в Северной Америке образовались в Плейстоцене вскоре после отступления ледника, поддерживались с помощью вегетативного размножения корневой порослью, они являются самыми крупными и древними организмами на земле (Barnes, 1975; Kemperman и Barnes, 1976; Mitton и Grant 1980; Cheliak и Dancik, 1982).

#### Раздел IV. Биология размножения

##### А. Генеративное размножение

Тополь обычно бывает двудомным и размножается с помощью ауткроссинга. Тем не менее, имеются сообщения об образовании однодомных соцветий и обоеполых цветков (Lester, 1963 a, b; Melchior, 1967). В результате развития генеративных почек у *P. tremuloides* образуются пестичные, тычиночные или обоеполые цветки (Lester, 1963a). *P. lasiocarpa* представляет собой заметное исключение, так как он является однодомным и самоопыляющимся (Schreiner, 1974). Общее соотношение полов 1:1 было подтверждено в отношении *P. tremuloides* (Einspahr и Winton, 1976; Grant и Mitton, 1979) и *P. deltoides* (Farmer, 1964b). Его увеличение у

*P. tremuloides* наблюдалось в Скалистых горах, где женские деревья чаще встречались на небольших высотах, а более 90% мужских - на высоте более 3 200 м (Grant и Mitton, 1979).

Строение генеративных почек простое (Jackson и Sweet, 1972). Их образование и начальное развитие описано на примере *P. tremuloides* и *P. deltoides* (Nagaraj, 1952; Seitz 1958; Lester, 1963a). Цветки образуются из почек, располагающихся в пазухе листа побега текущего года. Эти почки представляют собой маленькие пазухи, каждая из которых при наступлении периода зимнего покоя имеет одну почечную чешуйку (Owens и Blake, 1985; Kaul, 1995). Терминальные почки распускаются в мае, в период быстрого удлинения побега в пазушных зачатках образуются несколько почечных чешуек. Генеративные почки образуются, примерно, в середине июня (Lester, 1963a). Образование цветковых органов приходится на конец июня, первыми появляются пестики, после чего происходит образование тычинок в начале июля. К середине лета тычиночные цветковые почки *P. deltoides* легко отличаются от генеративных почек. Для определения пестичных цветков необходимо их разрезание (Farmer, 1976). Развитие цветков в почках продолжается в течение всего сентября, и к наступлению периода зимнего покоя пыльники и семяпочки уже сформированы (Owens и Blake, 1985; Kaul, 1995). Для некоторых видов *Populus* необходимым условием дальнейшего развития является холод (Farmer, 1964a). Дифференциация материнских клеток-мегаспор происходит весной. Раскрытию пыльников предшествует образование микроспор (Farmer и Pitcher, 1981).

Цветки в виде сережек образуются в начале весны перед распусканием вегетативных почек. Длина полностью сформировавшихся мужских и женских сережек составляет 10-15 см. Женские цветки имеют от двух до четырех шляпообразных или у-образных пестиков, а мужские – 30-80 тычинок (Demeritt, 1990). Каждая сережка имеет несколько десятков одноклеточных капсул, в которых содержится от 10 до 30 семян.

За несколько дней до раскрытия женских цветков происходит созревание и выброс пыльцы мужскими цветками, что обеспечивает ее наличие в воздухе к моменту, когда женские цветки становятся восприимчивыми к ней (Farmer и Pitcher, 1981). Такое взаимодействие пыльцы и пестиков было детально изучено у *Populus nigra* (Villar и др., 1987a; Villar и др., 1993). Изменчивость по началу цветения обусловлена генетическими различиями между деревьями и для *P. deltoides* является хорошо наследуемой (Farmer, 1976). В результате этой изменчивости период опыления увеличивается с 2 до 3 недель. Другое исследование, проведенное на 111 участках во Франции, показало высокий уровень естественной изменчивости у *P. nigra* и низкую общую дифференциацию, что обусловлено географической генетической изменчивостью (Legionnet и др., 1997).

Пыльца прорастает в течение первых нескольких часов после опыления. Оплодотворение происходит через несколько дней и, как правило, завершается в течение двух недель (Farmer и Pitcher, 1981). Развитие семян происходит быстро, и к середине лета до полного развития листьев у большинства видов происходит их рассеивание (Schreiner, 1974). Период созревания семян в секциях *Populus* и *Tacamahaca* в Северной Америке определяется суммарным значением температуры и происходит почти одновременно по всем экотипическим зонам (Pauley, 1950). С другой стороны, рассеивание семян у *Aigeiros* может продолжаться все лето и в начале осени (Farmer, 1966).

#### **В. Способ оплодотворения и передача генов**

Передача генов и значительное генетическое разнообразие тополя определяется двумя факторами. Во-первых, большинство видов являются двудомными, и по этой причине всегда происходит их перекрестное опыление. Во-вторых, длинные белые волоски, покрывающие семена, способствуют их переносу ветром на большие расстояния (Schreiner, 1974), что приводит к высокому уровню миграции.

Электрофоретические исследования *P. tremuloides* выявили интенсивный дрейф генов, что приводит к недостатку дифференцирующих нейтральных аллоферментных локусов между популяциями. Однако, в этих исследованиях доля неслучайного оплодотворения варьировала, сохраняя то же равновесие Харди-Вайнберга, которое наблюдалось у популяций, отобранных в Миннесоте (Lund и др., 1992). В то же время у популяций в Альберте был обнаружен избыток гетерозигот (Cheliak и Dancik, 1982), а у популяций в Онтарио наблюдался их недостаток (Huyn и др., 1987).

#### **С. Семенная продуктивность**

Большинство тополей начинают цвести в возрасте 10 - 15 лет (Schreiner, 1974), хотя *P. deltoides* может цвести уже в возрасте четырех лет (Farmer и Pitcher, 1981). *Tacamahaca* и *Aigeiros* ежегодно дают большие урожаи семян. Представители секции *Populus* приносят семена каждый год, но большие урожаи бывают один раз в три-пять лет. Тополь является плодовитым растением. По оценкам, обычный экземпляр *P. deltoides* высотой 12 м приносит за сезон почти 28 миллионов семян, а *P. tremula* – до 54 миллионов семян. Семена тополя очень мелкие. Виды секции *Populus* могут приносить по 6000-8000 семян на грамм, а северо-амери-

канские *Leucoides* и *Aigeiros* – от 300 до 450 семян на грамм (Schreiner, 1974).

Как правило, жизнеспособность семян тополя в природных условиях довольно низкая, от двух до четырех недель. При поддержании низкой температуры (от -18°C до 5°C) и постоянной влажности (5-8%) время их хранения было продлено до 140 дней для *P. balsamifera* (Hellum, 1973), до двух лет - для *P. tremuloides* (Fechner и др., 1981) и до пяти-шести лет - для *Aigeiros* (Tauer, 1979; Muller и Tessuer du Cross, 1982).

#### **Д. Естественная регенерация**

Семена тополя прорастают или погибают в течение нескольких дней. Прорастание - надземное. У основания гипокотила образуется бахрома из волосков, которая поддерживает росток в вертикальном положении и способствует прорастанию корня в почву.

Для прорастания требуется благоприятная среда, а именно, мягкая минеральная почва, свет и постоянная влажность (McDonough, 1979; Farrar, 1995). Эти редкие условия требуют нарушенных минеральных почв, какие встречаются вдоль берегов, на песчаных насыпях и старых карьерах из гравия. В Северной Америке семенное размножение секции *Populus* происходит на площадях с недавно поврежденным травяным покровом, внутри лесопосадок первичным способом размножения является вегетативное (Barnes, 1966; Schier, 1973; Einspahr и Winton, 1976).

#### **Е. Вегетативное размножение в природе**

Все тополя активно образуют прикорневые и корневые побеги, за исключением секции *Populus*. Периодически образуется молодой осиновый лес (Zuffa, 1975). Многие виды размножаются корневыми отпрысками, хотя у представителей секции *Aigeiros* и *Leucoides* это встречается реже.

На востоке Северной Америки часто можно встретить группы клонов *P. tremuloides*, как правило, занимающие не более 0.1 га, в то время как на Юге встречаются группы, которые занимают до 80 га (Kemperman и Barnes, 1976). Некоторые считают, что на полупустынном западе Соединенных Штатов тополь не размножался отростками со времени последнего оледенения, которое было около 10 000 лет назад (Einspahr и Winton, 1976; McDonough, 1985). Действительно, некоторые биологи полагают, что возраст западных клонов может достигать 1 миллиона лет (Barnes, 1966, 1975). Были утверждения о том, что клон под названием Pando (от латинского “я распространяюсь”) занимает 43 гектара, количество его стволов составляет более 47 000 экземпляров, а вес - более 6 миллионов кг, т.е. он является самым большим известным организмом (Grant и др., 1992; Mitton и Grant, 1996).

В результате исследований было также показано, что в природе тополь размножается как с помощью семян, так и вегетативным путем, например *P. nigra* (Legionnet, 1997).

### **Раздел V. Генетика**

#### **А. Цитология**

Как правило, тополь является двудомным растением, число хромосом которого составляет  $2n=38$  (Blackburn, Harrison, 1924; Smith, 1943). Полиплоидные особи встречаются редко, и сообщения об этом имеются только в отношении полудесятка видов (Darlington, Wylie, 1956). Первым обнаруженным триплоидным деревом был клон *P. tremula* (Muentzig, 1936). С того времени были найдены еще несколько природных триплоидных клонов *P. tremula* и *P. tremuloides*, которые имели более крупные листья и исключительный рост (Einspahr и др., 1963; Heimburger, 1968; Einspahr, Winton, 1976).

Есть сообщения о том, что пол тополя определяется половыми хромосомами (Peto, 1938; Smith, 1943; van Vuijtenen, Einspahr, 1959), однако, эта теория остается спорной. В то время, как большинство авторов склонны к генетическому определению пола, анализ сцепления между генными локусами почти 2 500 RAPD маркеров в расщепляющемся поколении гибрида F<sub>1</sub> между *P. trichocarpa* и *P. deltoides* не выявил никаких маркеров, которые имели бы значимую связь с полом растения (McLetchie и др., 1994). Авторы предположили, что пол может определяться генетически участками генома, не представленными известными маркерами комплекса локусов с аддитивным пороговым или эпистатическим взаимодействием, или что в начале развития зиготы пол определяют условия окружающей среды.

#### **В. Генетическая изменчивость**

Как уже отмечалось, род *Populus* очень разнообразен. Его виды распространены по всему Северному полушарию, и возможности создания новых генотипов с помощью гибридизации огромны. Программы селекции не использовали эту генетическую изменчивость, хотя количественная оценка наследственности в узком и широком смысле, а также сопряженная изменчивость среди отбираемых параметров, несомненно, помогла бы обеспечить большую эффективность стратегии размножения и селекции (Riemenschneider и др., 1996). Тополь идеально подходит для количественных генетических исследова-



























