

Оценка эколого-генетического потенциала миксоплоидов тополя в условиях Воронежской области

О. С. МАШКИНА^{1, 2}, Е. Ю. АМИНЕВА¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт
лесной генетики, селекции и биотехнологии
304087, Воронеж, ул. Ломоносова, 105
E-mail: mashkinaos@mail.ru

²Воронежский государственный университет
304018, Воронеж, Университетская пл., 1

Статья поступила 18.03.2023

После доработки 05.04.2023

Принята к печати 11.04.2023

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты полевых испытаний и хромосомного анализа пяти размноженных *in vitro* клонов триплоидного тополя белого (*Populus alba* L.) и тополя сереющего (*Populus × canescens* Sm.), имеющих миксоплоидную природу, в различных эдафических условиях произрастания для оценки их эколого-генетического потенциала. Установлено, что приживаемость, сохранность, рост и состояние растений одних и тех же клонов (генотипов) в возрастном интервале 2–23 года были выше при их выращивании на черноземе, чем на малопродуктивных сухих кислых супесчаных почвах. В условиях эдафического стресса у клонов наблюдался более высокий (по сравнению с черноземом) цитогенетический полиморфизм, гетерогенность соматических клеток. Генетическая и, предположительно, эпигенетическая изменчивость, проявляющаяся в изменении степени миксоплоидии (соотношения клеток разного уровня плоидности) в зависимости от условий среды, характера экспрессии генов (увеличении доли клеток с остаточными ядрышками в метафазе митоза), по-видимому, может обеспечить наиболее эффективную реализацию функций генов для адаптации клонов в неблагоприятных условиях. Показано, что ответная реакция клонов на неблагоприятные условия произрастания в значительной степени зависела от их генотипических (в том числе, видовых) особенностей. Наиболее высокой экологической пластичностью характеризовался клон тополя сереющего, имеющий широкую генетическую основу (гибридогенный вид, миксоплоид, аллотриплоид), что расширяет возможности для его использования в различных условиях местопроизрастания. Микроразмноженные клоны тополя белого наиболее полно реализуют свой продукционный потенциал (по росту) на черноземе или аллювиальных почвах.

Ключевые слова: виды тополя, микроразмноженные клоны, миксоплоиды, чернозем, кислые супесчаные почвы, рост, хромосомный анализ.

Тополь (*Populus* L.) является одной из быстрорастущих и хозяйственно-ценных древесных пород умеренного климата, удобным модельным объектом для эколого-генетических

и селекционных исследований. Тополевые насаждения способны в короткие сроки (при обороте рубки в 20 лет и менее) давать технически пригодную древесину для лесопере-

рабатывающей промышленности (целлюлозно-бумажной, мебельной, строительства) [Царев и др., 2010]. Тополя используют для озеленения (мужские экземпляры), полезащитного лесоразведения как один из главных компонентов водорегулирующих и почвозащитных насаждений [Бакулин, 2005, 2012; Царев и др., 2019].

Наибольшей продуктивностью и устойчивостью в средней полосе России отличаются тополь белый (*Populus alba* L.) и тополь сереющий (*Populus × canescens* Sm.), для которых созданы ценные гибриды, сорта и полиплоиды [Сиволапов, 2005; Tsarev et al., 2016]. Их внедрение в лесохозяйственную практику сдерживается трудностью размножения черенкованием. Поэтому получение посадочного материала ценных генотипов этих видов тополя часто осуществляют методом клонального микроразмножения [Žiauka, Kuusienė, 2014; Keseru et al., 2015; Эрст и др., 2019].

Для получения лесоводственного и экономического эффекта лесные культуры должны создаваться не только из посадочного материала с улучшенными наследственными признаками, но и закладываться в оптимальных для каждого вида почвенно-климатических условиях. Поэтому важно учитывать реакцию разных ассортиментов на изменение условий местопроизрастания. Хорошо известно, что почвенные условия оказывают существенное влияние на рост и продуктивность древесных пород, в том числе на тополь [Tufekcioglu et al., 2005; Stefanou, Papazafeiriou, 2014; Tsarev, 2020]. На примере лесных плантаций триплоидной осины, созданных посадочным материалом *in vitro*, показано, что лесорастительные условия произрастания могут быть ограничивающим фактором роста молодых культур [Жигунов и др., 2014].

В предыдущие годы нами были заложены испытательные культуры из размноженных *in vitro* триплоидных клонов тополя белого и тополя сереющего, имеющих миксоплоидную (триплоид-диплоидного типа) природу, в различных эдафических условиях (различающихся водным режимом, гранулометрическим, химическим и физико-химическим составом почв) [Korchagin et al., 2019]. Триплоиды представляют значительный практический интерес благодаря своей скорости роста, высокой продуктивности, а также

стерильности (в большинстве случаев не дают семян).

Выращивание одних и тех же клонов тополя (каждый из которых представляет совокупность генетически сходных растений) в контрастных эдафических условиях позволит оценить их норму реакции (экологическую пластичность), выявить условия для максимальной реализации потенциальных возможностей различных видов и генотипов. Применение же хромосомного анализа приблизит к пониманию клеточных и тканевых механизмов ответной реакции разных генотипов на неблагоприятные условия произрастания. Все эти вопросы еще недостаточно хорошо изучены для лесных древесных растений, особенно имеющих миксоплоидную природу.

Цель исследований – изучение состояния, роста и цитогенетической стабильности размноженных *in vitro* клонов тополя белого и тополя сереющего, имеющих миксоплоидную природу, в различных почвенных условиях произрастания для оценки их экологического потенциала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований служили размноженные *in vitro* клоны четырех триплоидных ($2n = 57$) гибридов тополя белого (№ 101/83, 155/83, 11/83, 22/83) [Машкина, 2016] и один клон тополя сереющего (клон Н, сорт Хоперский-1) [Сиволапов, 2005]. Ауто-триплоидные быстрорастущие гибриды тополя белого были получены при использовании в гибридизации нередуцированной диплоидной ($2n$) пыльцы [Машкина, 1992, 2016]. Все они имели миксоплоидную природу с преобладающим содержанием в соматической ткани триплоидных клеток с 57 хромосомами (от 67,3 до 90 %). Остальная часть приходилась на долю диплоидных клеток с 38 хромосомами (10,0–31,0 %) и незначительное количество (от 0 до 11,3 %) – на долю анеуплоидных клеток. Тополь сереющий является спонтанным гибридом между тополем белым и осинкой (*P. tremula* L.). Его аллотриплоидный сорт Хоперский-1 (автор А. И. Сиволапов), рекомендованный для промышленного разведения, отличается гетерозисом по скорости роста, продуктивности и качеству древесины [Сиволапов, 2005]. Является миксоплои-

дом (69,5 % триплоидных клеток, 30,5 % диплоидных и анеуплоидных) [Сиволапов и др., 2014].

Клональное микроразмножение гибридов тополя осуществляли путем прямого органогенеза по разработанной нами методике [Машкина и др., 2016]. В качестве эксплантов использовали стеблевые сегменты с одной пазушной почкой неодревесневших летних побегов материнских деревьев. Индукцию побегов осуществляли на питательной среде Т. Murashige, F. Skoog (MS) [1962], дополненной 6-бензиламинопурином (БАП) в концентрации 0,2 мг/л и гибберелловой кислотой 0,2 мг/л. Для снижения вероятности возникновения соматоклональной изменчивости клональное микроразмножение при получении посадочного материала проводили на питательной среде ½ нормы MS (½ MS) без гормонов, дополненной активированным углем (2 %). Микрорастения переводили в почву теплицы (торф : песок – 1 : 1), где их доращивали в течение одного года.

Однолетние растения одних и тех же клонов в 1997 г. были высажены в контрастных эдафических условиях Воронежской обл. Участок 1 (Семилукский лесопитомник) лежит в пределах высокой части границы водораздела Среднерусской возвышенности в лесостепной зоне. Участок 2 (Ступинский стацио-

нар, Рамонский р-н) расположен над поймой в его террасной части.

Следует отметить, что объекты исследования расположены в пределах типичной лесостепи в одинаковых природно-климатических условиях. Поэтому основная роль в определении факторов, лимитирующих рост и развитие растений, отводится почвенным свойствам (уровень грунтовых вод, содержание питательных веществ, pH, гранулометрический состав), характеристика которых представлена в работе [Korchagin et al., 2019]. Почва участка 1 – чернозем типичный, суглинистый (далее “чернозем”), подстилаемый легкой глиной (имеющей показатель пластичности от 0,17 до 0,27). Содержание ила и глины в 2-метровом слое – 9,103 т/га. Почва участка 2 – лесная супесь (далее “супесь”), образованная на флювиогляциальных мономинеральных кварцевых песках. Выход глины в двухметровом слое составляет 2,692 т/га. Содержание гумуса в почве на участке 1 среднее и составляет 4,1 %, а на участке 2 – низкое (3,5 % и с глубиной резко снижается) (табл. 1). На участке 2 выявлена повышенная кислотность почвы – сильнокислый pH_{KCl} 3,6–3,9 в верхнем слое (0–35 см), довольно кислый pH_{KCl} 4,1–4,3 на глубине 40–80 см и среднекислый pH_{KCl} на глубине 150–160 см. Тогда как на участке 1 верхние слои почвы имеют слабокислый

Т а б л и ц а 1

Физико-химические и химические свойства почв на опытных участках [Korchagin et al., 2019]

Глубина, см	Гумус, %	Подвижные, мг/кг		pH (KCl)	Обменные основания, мг-экв /100 г почвы		Сумма по- глощенных оснований	Гидроли- тическая кислотность	Степень на- сыщения почв основаниями, %
		P ₂ O ₅	K ₂ O		Ca ²⁺	Mg ²⁺			
Участок 1. Чернозем типичный, суглинистый (Семилукский лесопитомник)									
0–10	4,10	148	226	5,5	22,7	6,5	29,2	3,40	90
20–30	2,30	62	50	5,5	14,8	11,5	26,3	3,56	87
30–40	1,10	59	48	6,2	9,4	4,7	14,1	2,74	85
60–70	0,60	7	50	7,5	–	–	–	–	–
120–130	0,25	8	43	7,6	–	–	–	–	–
160–170	0,01	7	32	7,8	–	–	–	–	–
Участок 2. Лесная супесчаная почва на флювиогляциальных мономинеральных кварцевых песках (Ступинский стационар)									
0–25	3,50	50	39	3,6	4,4	2,0	6,4	3,05	68
25–35	1,54	51	16	3,9	4,0	0,8	4,8	1,53	31
40–50	1,11	24	13	4,1	8,0	4,4	12,4	2,86	81
70–80	0,10	18	15	4,3	9,2	6,0	15,2	2,99	83
150–160	–	20	16	4,7	–	–	–	–	–

П р и м е ч а н и е. Прочерк – анализ не проводился.

pH_{KCl} 5,5 (0–30 см), нейтральный pH_{KCl} 6,2 на глубине 30–40 см и слабощелочной pH_{KCl} 7,5–7,8 на глубине 60–170 см (см. табл. 1). Обеспеченность почвы подвижным фосфором и калием в верхних слоях (на глубине 0–25 см) на участке 1 относительно высокая и составляет соответственно 148 и 226 мг/кг, тогда как на участке 2 – низкая: 50 и 39 мг/кг (см. табл. 1).

Известно, что оптимальными условиями для произрастания тополя являются аллювиальные почвы с близким залеганием грунтовых вод [Сиволапов, 2005; Турчин, Завгородняя, 2013]. Относительно хорошо растет на черноземе [Царев и др., 2019]. Поэтому эдафические условия на участке 1 (чернозем) можно рассматривать как благоприятные, а на участке 2 (супесчаные кислые почвы) – неблагоприятные (стрессовые).

Для посадки отбирали однородные по росту и морфологии (без признаков повреждения и изменчивости), с хорошо развитой корневой системой растения. Хромосомный анализ показал, что микроразмноженные клоны в целом сохранили уровень миксоплоидии (процент клеток с отклоняющимся от модалного триплоидного набора хромосом), характерный для их материнских деревьев [Сиволапов и др., 2014; Машкина и др., 2016]. Для каждого района исследования высажено по 10–20 растений на клон. Анализ сохранности и хода роста (высота, диаметр на высоте груди) клонов проводили в возрастном интервале 2–23 года по данным 7 лет (1999, 2002, 2008, 2011, 2014, 2017 и 2020 гг.). Из них в 2001, 2007, 2010, 2012 и 2014 гг. в Воронежской области наблюдалась различная по типам и степени воздействия на растения засуха [Кузнецова, 2015, 2019].

Среднегодовая температура воздуха в Воронежской области составляет +6,9 °С, среднегодовое количество осадков 531 мм, среднегодовая влажность воздуха 74 %. В засушливые годы среднегодовая температура воздуха достигала +8,6 °С (2007 и 2010 гг.), +9,1 °С (2012 г.). В 2010 г. наблюдалась аномально жаркая летняя засуха (как атмосферная, так и почвенная), когда было побито три температурных рекорда: 28 июня +38,9 °С (что превышает климатическую норму последних десятилетий на +3,9 °С), 29 июля +40,1 °С (превышает ее на +6,7 °С), 2 августа +40,5 °С (превышение ее на +7,1 °С) [[\[www.pogodaiklimat.ru\]\(http://www.pogodaiklimat.ru\)\]. Около двух месяцев не было дождей. Верхний слой песчаных почв \(10–15 см\) значительно пересох, и его температура достигала 60 °С.](http://</p></div><div data-bbox=)

Цитогенетическую стабильность клонов оценивали в контрастных условиях местопроизрастания у 14-летних рамет (растений одних и тех же клонов) по: 1) уровню миксоплоидии соматической ткани в сравнении с их материнскими деревьями; 2) частоте и спектру патологий митоза (ПМ); 3) ядрышковой активности. Для хромосомного анализа молодые листья из распускающихся почек фиксировали в уксусном спирте (3 : 1) с предобработкой (для подсчета числа хромосом) 0,002-молярным раствором 8-оксихинолина при температуре 10–14 °С в течение трех часов. Давленные препараты, окрашенные ацетогематоксилином, изготавливали по методике Л. А. Топильской и др. [1975].

Просмотр препаратов осуществляли на световом микроскопе Микмед-6 при увеличении $40 \times 1,5 \times 10$ и $100 \times 1,5 \times 10$. Микрофото съемку проводили с использованием цифровой камеры окуляра DCM500.

Критерием для отнесения растения к тому или иному уровню плоидности являлось преобладание (свыше 60 %) клеток с определенным числом хромосом. Частоту ПМ вычисляли как отношение числа клеток с нарушениями в мета-, ана- и телофазе митоза к общему числу просмотренных делящихся клеток (на тех же стадиях) в процентах. Спектр ПМ оценивали как процентное отношение каждого вида нарушений к общему числу. Классификацию патологических митозов проводили по И. А. Алову [1965]. Ядрышковую активность определяли как долю интерфазных клеток с тем или иным количеством ядрышек в процентах. Для каждого клона анализировали по три раметы. Число хромосом определяли в 20–30 метафазных пластинках. Количество ядрышек подсчитывалось в 500–600 интерфазных клетках.

Статистическую обработку полученных данных проводили по Г. Ф. Лакину [1990] с использованием статистического пакета программ Stadia. Процедура группировки данных и их обработка изложены в работе А. П. Кулаичева [2006]. Сравнение выборок осуществляли с использованием *t*-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сохранность и рост клонов тополя.

Результаты многолетних полевых испытаний показали, что приживаемость, сохранность, рост и внутриклоновая однородность рамет выше при их выращивании в Семилуках (участок 1, чернозем), чем в Ступино (участок 2, супесь) (рис. 1, табл. 2).

Погодные условия 1997 г. (год высадки) были вполне благоприятными и соответствовали региональной норме. Тем не менее приживаемость однолетних и сохранность двухлетних рамет в Семилуках была в 1,2 раза выше, чем в Ступино: для тополя сереющего – 95,5 и 78,9 % соответственно, для тополя белого – 83,2 % (с варьированием от 71,4 до 92,3 % в зависимости от генотипических особенностей клона) и 67,9 % (57,1–84,6 %) (см. рис. 1). К 17-летнему возрасту сохранность рамет в Ступино была в 3–4,6 раза ниже, чем в Семилуках, и составила соот-

ветственно у тополя белого 23,2 % (от 0 до 40 %) и 70,1 % (от 57,1 до 76,9 %), у тополя сереющего – 15,8 и 72,7 % (см. рис. 1). Наибольшее количество погибших деревьев зарегистрировано после аномальной летней засухи 2010 г., которую относят к уровню экологической катастрофы [Кузнецова, 2019]. К 14-летнему возрасту (2011 г.) в Ступино полностью выпали раметы клона 155/83 тополя белого, а у клона 101/83 сохранилось только одно растение. Не отмечено прямой зависимости сохранности рамет на супесчаной почве (после засухи 2010 г.) от содержания триплоидных клеток у их материнских деревьев (табл. 3).

Аналогичная тенденция между опытными участками наблюдалась и по росту растений (как по высоте, так и диаметру). Разница особенно разительна для клонов тополя белого. В возрасте 17 лет раметы клонов 11/83 и 22/83, произрастающие в Семилуках (чернозем), были примерно в 5 раз выше по

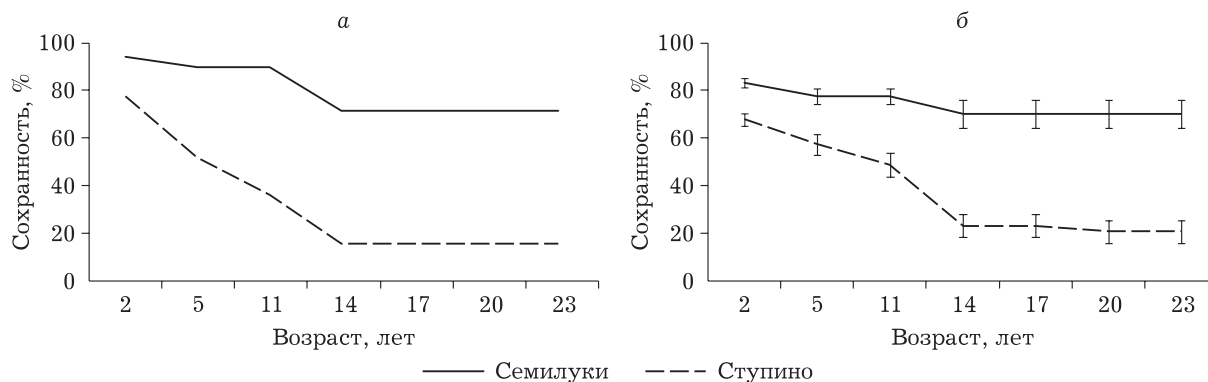


Рис. 1. Динамика сохранности микроразмноженных клонов тополя сереющего (а) и тополя белого (б) (среднее для четырех клонов) в различных условиях произрастания

Т а б л и ц а 2

Показатели роста микроразмноженных клонов тополя белого и тополя сереющего в возрасте 17 лет в различных условиях произрастания

Вид, клон	Условия произ- растания	Высота		Диаметр на высоте 1,3 м, см	
		$\bar{X} \pm Sx$, м	C_V , %	$\bar{X} \pm Sx$, м	C_V , %
<i>P. × canescens</i>					
<i>H</i>	Чернозем	15,8 ± 0,3	11,7	21,1 ± 0,6	17,4
	Супесь	14,9 ± 0,4	11,9	17,6 ± 0,8*	18,9
<i>P. alba</i>	Чернозем	14,8 ± 0,1	5,1	20,6 ± 0,7	24,9
	11/83	2,9 ± 0,7***	45,1	2,7 ± 1,1***	58,5
	22/83	15,6 ± 0,2	4,6	22,4 ± 0,9	27,5
	Супесь	2,7 ± 0,6***	31,2	2,0 ± 0,6***	31,4

П р и м е ч а н и е. C_v – коэффициент вариации, %; различия между клонами, произрастающими на черноземе и супесчаных почвах достоверны при * $P < 0,05$; *** $P < 0,001$.

Содержание триплоидных клеток, уровень миксоплоидии в листовой меристеме материнских деревьев и сохранность размноженных *in vitro* клонов тополя в возрасте 14 лет (2011 г.) в различных условиях произрастания

Вид, гибрид	Материнское дерево		Сохранность <i>in vitro</i> клонов, %	
	Доля триплоидных клеток ($2n = 57$), %	Уровень миксоплоидии, %	Чернозем	Супесь
<i>P. × canescens</i> Н	69,5	30,5	72,7	15,8
<i>P. alba</i> 11/83	85,7	14,3	76,9	38,5
22/83	67,3	32,7	71,4	40,0
101/83	90,0	10,0	57,1	14,3
155/83	67,9	32,1	75,0	0,0

росту, чем в Ступино (супесчаные почвы). Их средняя высота составляла соответственно 14,8 и 15,6 м против 2,9 и 2,7 м. В Ступино отмечена и более высокая внутриклоновая неоднородность рамет по росту, о чем свидетельствуют более высокие значения коэффициента вариации (см. табл. 2).

Для тополя сереющего различия по росту не были столь значительны. Высота растений в возрасте 17 лет в среднем составила 15,8 см, диаметр 21,1 см на черноземе и соответственно 14,9 м и 17,6 см – на супеси (см. табл. 1). На супесчаных почвах у тополя сереющего отмечено хорошее состояние деревьев, тогда как у клонов тополя белого растения имели явные признаки повреждения, проявляющиеся в периодическом отмирании главного побега (особенно после аномальной летней засухи 2010 г.) и образовании новых побегов из прикорневой (или средней) части стебля (рис. 2).

Полученные данные показывают, что менее всего для выращивания размноженных *in vitro* клонов подходят низкоплодородные сухие супесчаные кислые почвы (Ступино). Однако ответная реакция клонов тополя на неблагоприятные условия выращивания в значительной степени зависела от их генотипических (в частности, видовых) особенностей.

Цитогенетическая стабильность миксоплоидных клонов тополя. Анализировали 14-летние размноженные *in vitro* клоны тополя сереющего (клон Н) и тополя белого (клон 22/83) со сходным уровнем миксоплоидии (соответственно 30,5 и 32,7 %) их материнских деревьев (табл. 3 и 4).

Из полученных данных следует, что на кислой супесчаной почве оба миксоплоидных клона (Н и 22/83) демонстрируют более высокий (по сравнению с выращиванием на черноземе) цитогенетический полиморфизм. Это проявлялось в существенном (в 1,6–1,8 раза) повышении уровня миксоплоидии, увеличении частоты (в 4–5 раз) и расширении спектра патологий митоза, усилении ядрышковой активности (см. табл. 4).

Повышение уровня миксоплоидии происходило за счет значительного (в 2–9,7 раза) увеличения содержания анеуплоидных клеток (34–36 % против 3,7 % у клона Н и 15,8 % у клона 22/83 на черноземе) в основном с гипердиплоидным и гипотриплоидным набором хромосом. Напротив, у рамет, произрастающих на черноземе, в целом сохранялся уровень миксоплоидии (33,2 и 29,0 %), свойственный материнским деревьям (соответственно 30,5 и 32,7 %) (см. табл. 3 и 4). Причем в неблагоприятных условиях произрастания шире и спектр анеуплоидных клеток: от гиподиплоидных ($2n = 34$) до гипертриплоидных ($2n = 62$), против $2n = 46$, $2n = 48$, $2n = 50$, $2n = 52$ – на черноземе (рис. 3).

Известно, что частота и спектр патологий митоза могут отражать интенсивность мутационного процесса в клеточных популяциях организма, а также степень повреждения генетического материала [Буторина и др., 2002; Муратова, Седельникова, 2004]. В условиях эдафического стресса (Ступино) у изученных клонов тополя существенно повысилась частота (в 4–5 раз), а также расширился спектр

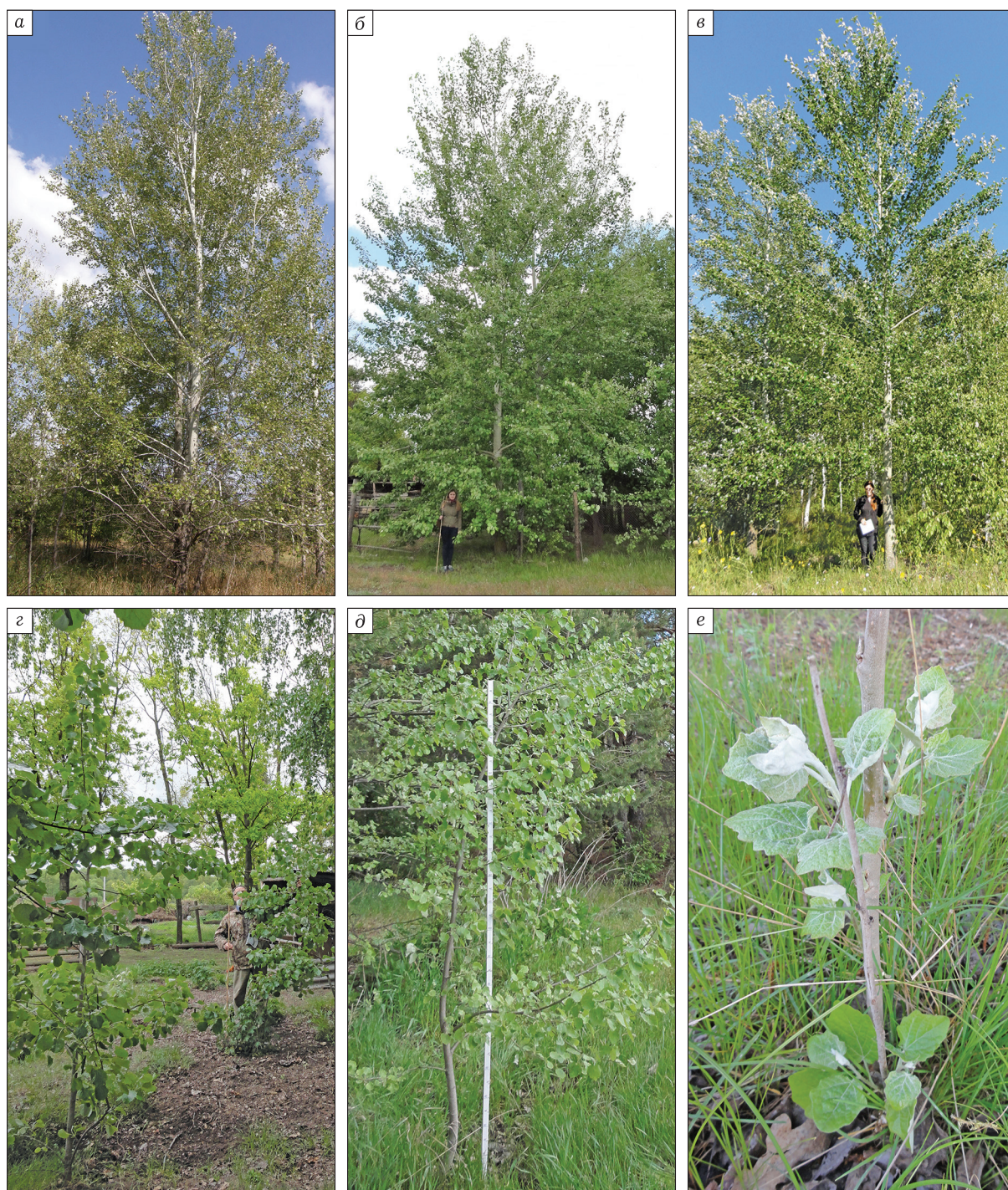


Рис. 2. Общий вид растений одних и тех же клонов тополя сереющего (а, б) и тополя белого (в-е) в возрасте 20 лет в различных условиях произрастания.

а, в – Семилюкский лесопитомник (чернозем); б, г-е – Ступинский стационар (супесчаные почвы); д – линейка 2 м; е – отмирание главного побега после засухи 2010 г. и образование новых

ПМ (см. табл. 4). Всего выявлено 7 типов хромосомных нарушений. Среди них: 1) отставание хромосом в метакинезе; 2) обособление отдельных хромосом и их групп в метафазе;

3) отставание хромосом в анафазе; 4) мосты в анафазе и телофазе; 5) неравномерное расхождение хромосом в анафазе (асимметричный митоз), многополюсность; 6) множествен-

Цитогенетическая характеристика рамет клонов миксоплоидного тополя сереющего и тополя белого в различных условиях произрастания в возрасте 14 лет (2011 г.)

Анализируемый показатель	<i>P. × canescens</i> , клон Н		<i>P. alba</i> , клон 22/83	
	Чернозем	Супесь	Чернозем	Супесь
Число изученных растений	3	3	3	3
Число делящихся клеток	1076	1120	1430	1369
Уровень патологий митоза, %	$1,7 \pm 0,5$	$9,2 \pm 0,9^{***}$	$2,2 \pm 0,1$	$8,7 \pm 0,4^{***}$
Пределы варьирования ПМ, min-max, %	0,0–6,7	0,7–14,4	0,0–8,9	1,4–18,2
Число клеток с типами (группой) нарушений, %:				
структурные	$18,9 \pm 1,2$	$40,5 \pm 1,5$	$15,8 \pm 0,9$	$44,0 \pm 1,3$
геномные	$81,1 \pm 1,2$	$59,5 \pm 1,5$	$83,6 \pm 1,0$	$46,7 \pm 1,4$
множественные	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	$0,6 \pm 0,07$	$9,3 \pm 0,8$
Доля клеток с числом хромосом, %:				
триплоидных ($2n = 57$)	$66,8 \pm 3,3$	$47,4 \pm 5,3^{**}$	$71,0 \pm 0,4$	$48,9 \pm 2,1^{***}$
диплоидных ($2n = 38$)	$29,5 \pm 3,1$	$16,8 \pm 1,0^*$	$13,2 \pm 1,0$	$17,0 \pm 2,3$
анеуплоидных ($2n = 34-62$)	$3,7 \pm 0,3$	$35,8 \pm 5,4^{**}$	$15,8 \pm 1,2$	$34,1 \pm 0,2^{***}$
Уровень миксоплоидии, %	$33,2 \pm 3,3$	$52,6 \pm 5,3^*$	$29,0 \pm 0,4$	$51,1 \pm 2,1^{***}$
Число клеток с 3–8 ядрышками в ядре, %	$5,4 \pm 0,5$	$9,8 \pm 0,3^*$	$0,6 \pm 0,03$	$1,4 \pm 0,07^*$
Число клеток с остаточными ядрышками, %	$0,6 \pm 0,08$	$2,6 \pm 0,4^{***}$	$0,1 \pm 0,04$	$4,2 \pm 0,7^{***}$

П р и м е ч а н и е. Различия между средними значениями (чернозем – супесь) достоверны при $*P < 0,05$; $**P < 0,01$; $***P < 0,001$.

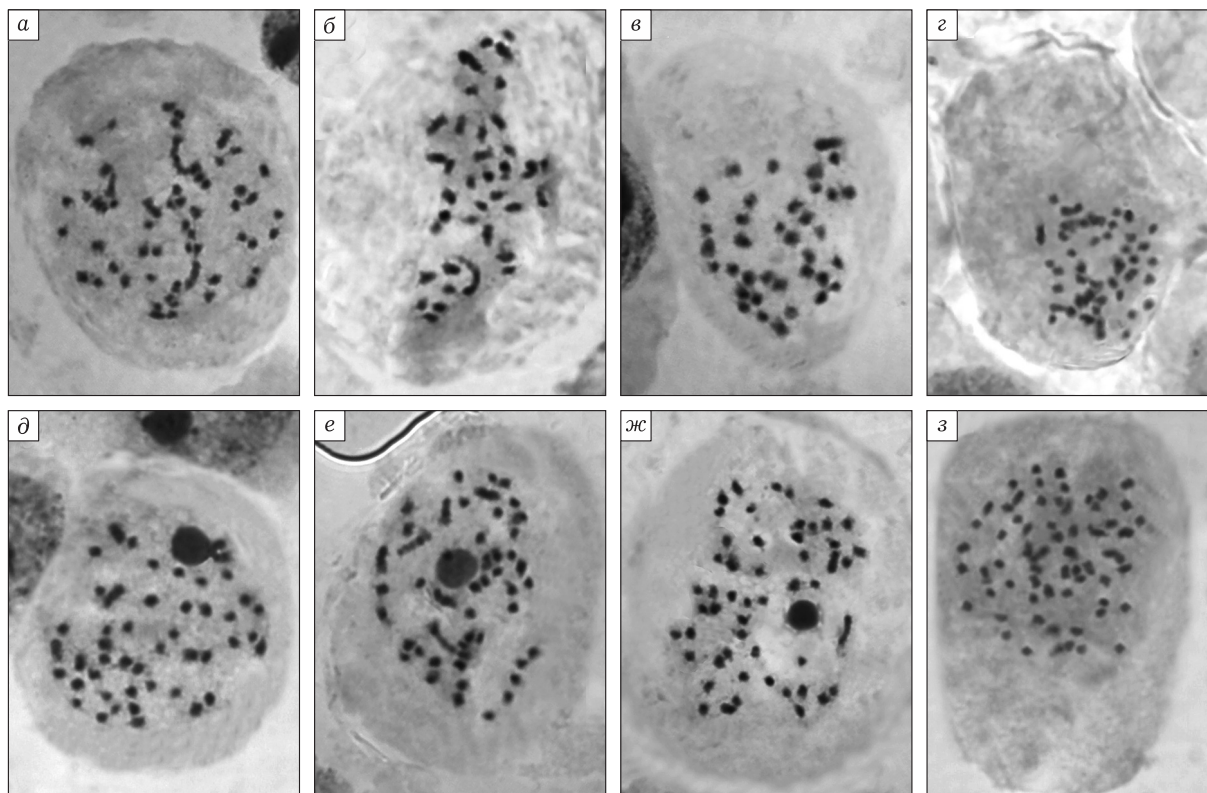


Рис. 3. Метафазные пластинки клеток листовой меристемы растений клона миксоплоидного тополя белого с триплоидным (а), диплоидным (б) и анеуплоидным (в–з) числом хромосом.

а – $2n = 57$; б – $2n = 38$; в – $2n = 34$; г – $2n = 42$; д – $2n = 46$; е – $2n = 48$; ж – $2n = 52$; з – $2n = 62$

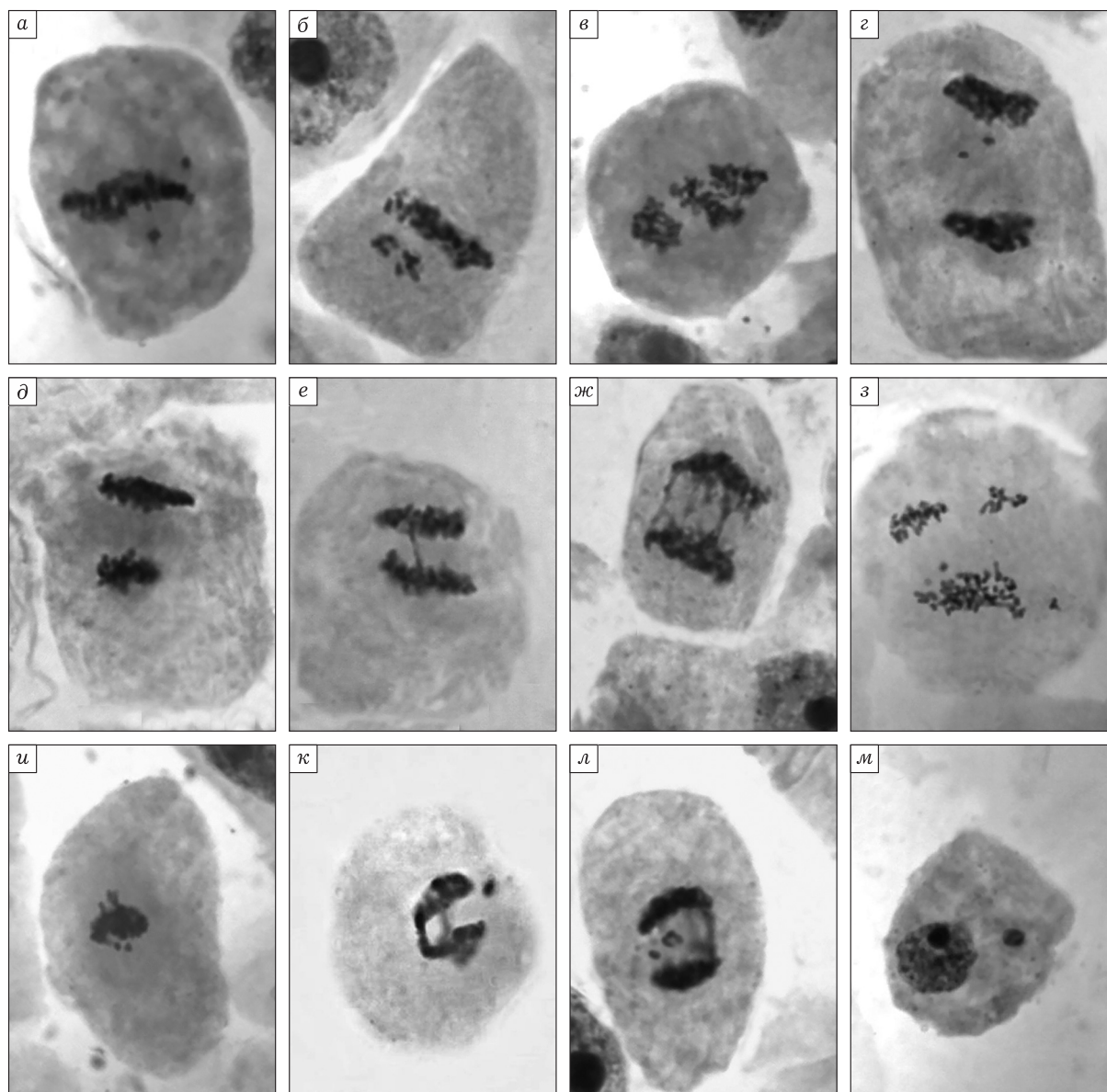


Рис. 4. Патологии митоза, встречающиеся у миксоплоидов тополя в разных условиях произрастания.

а – отставание хромосом в метакинезе; *б*, *в* – обособление группы хромосом в метафазе; *г* – отставание хромосом в анафазе; *д* – неравноценное расхождение хромосом в анафазе; *е*, *жс* – мосты в анафазе; *з* – трехполосный митоз; *и* – агглютинация хромосом; *к*, *л* – множественные нарушения: агглютинация + обособление хромосом + мосты в анафазе (*к*); мосты + отставание хромосом в анафазе (*л*); *м* – микроядро в интерфазной клетке

ные нарушения; 7) агглютинация в метафазе и анафазе (рис. 4).

Все патологии митоза были условно разделены нами на три группы: структурные (хромосомные перестройки) – 4-й и 7-й тип; геномные (1-, 2-, 3- и 5-й типы), приводящие к изменению числа хромосом (в том числе к анеуплоидии); множественные (6-й тип). Увеличение частоты структурных перестроек хромосом может свидетельствовать о повы-

шении уровня мутационного процесса в клеточных популяциях организма [Муратова, 1991; Муратова, Седельникова, 2004; Калашник, 2008; Седельникова, 2015].

В обоих районах исследования преобладали геномные нарушения, составляющие более 80 % на черноземе и 47–60 % на супесчаной почве (см. табл. 4) и способные привести к анеуплоидии (за счет неравномерного распределения хромосом между дочерними клетками)

и нарастанию генетической гетерогенности клеточных популяций, а также к формированию микроядер. По-видимому, значительная часть выявленных на черноземе хромосомных нарушений репарируется, так как микроядра не были обнаружены, но выявлялись на другом участке (супесь) (см. рис. 4, *м*).

Отличительной особенностью спектра ПМ обоих клонов, произрастающих в условиях эдафического стресса, является существенное увеличение доли (в 2–2,7 раза) структурных нарушений хромосом – 40–44 % (против 19–16 % на черноземе), среди которых преобладали (31–34 %) мосты в анафазе и телофазе митоза (см. рис. 4, *е, ж*), что может свидетельствовать о более высоком в этом районе уровне мутационного процесса. В этом же районе появились нежизнеспособные нарушения (агглютинация хромосом в метафазе и анафазе), отсутствующие на черноземе, а у клона тополя белого – множественные нарушения митоза (в 15 раз выше, чем на черноземе): обособление хромосом + мосты в анафазе, отставание хромосом в анафазе + мосты и др. (см. рис. 4, *и–л*). Чаще всего они летальны и приводят к гибели клеток [Муратова, Седельникова, 2004].

В условиях эдафического стресса усилилась метаболическая активность (функциональная активность) клеток миксоплоидных клонов, что проявилось в увеличении ядрышковой активности. В норме у диплоидного тополя формируется одно-два ядрышка в ядре, а у триплоидного – до шести. Характер распределения ядрышек у миксоплоидов тополя в разных условиях произрастания был неодинаков. Доля интерфазных клеток с суммар-

ным числом ядрышек $3 + 8$ штук у растений, произрастающих на супесчаной почве, в среднем увеличилась в 2 раза по сравнению с черноземом (см. табл. 4).

Кроме того, в неблагоприятных условиях произрастания отмечено существенное увеличение (в 4 раза у клона Н и в 42 раза у клона 22/83) доли клеток с остаточными ядрышками в метафазе митоза (рис. 5). Их присутствие рассматривают как проявление эпигенетической изменчивости и связано с активностью генов рРНК, обычно ингибированных на этих стадиях, что может привести к дополнительному синтезу рРНК и белков в условиях воздействия негативных факторов окружающей среды [Буторина, Тиен, 2008].

ОБСУЖДЕНИЕ

Миксоплоидия (наличие в ткани организма клеток с различным уровнем пloidности) – весьма распространенное у растений явление [Буторина, 1989; Кунах, 2011]. Чаще она встречается у полиплоидов и гибридов (особенно, отдаленных). Миксоплоидию относят к эпигенетическим феноменам [Юданова, 2010]. Ее рассматривают в качестве одного из механизмов адаптации к экстремальным условиям произрастания среды. Это связывают с гетерогенностью клеточной популяции (с разными эпигенетическими программами), в которой может быть обеспечено оптимальное сочетание клеток разного уровня пloidности, эффективное для реализации функций генов в неблагоприятных условиях произрастания [Буторина, 1989; Кунах, 2011; Седельникова, 2015; Сиволапов, 2019; Машкина и др., 2019].

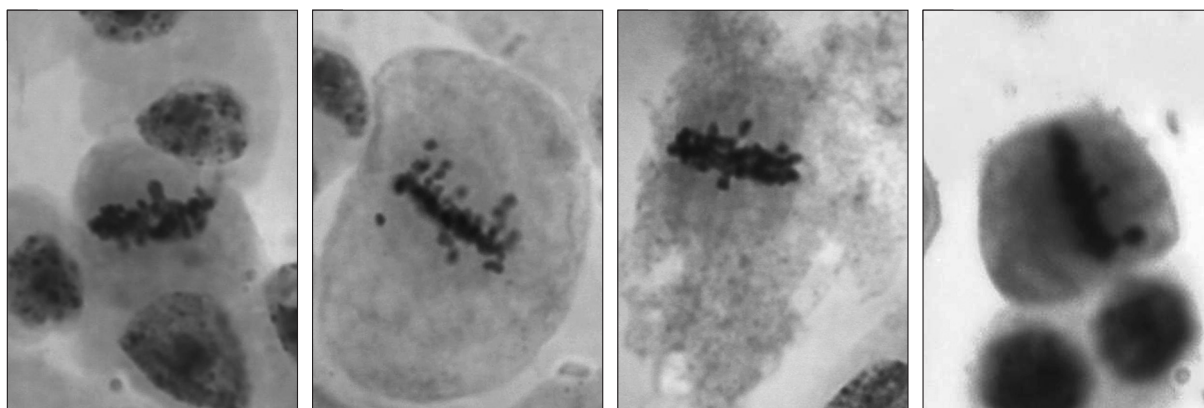


Рис. 5. Остаточные ядрышки в метафазе митоза у миксоплоидов тополя, произрастающих в Ступинском стационаре (супесчаная почва)

Наши исследования выявили значительные различия по росту, состоянию и цитогенетической стабильности растений одних и тех же клонов тополя белого и тополя сереющего, имеющих миксоплоидную природу, в контррастных почвенных условиях произрастания. Оптимальными условиями для произрастания тополя являются аллювиальные почвы с близким залеганием грунтовых вод [Сиволапов, 2005; Турчин, 2013]. Бурение грунта на обоих пробных участках на глубину 175 и 250 см не выявило высокого уровня грунтовых вод [Korchagin et al., 2019]. Этот факт свидетельствует о том, что предшествующие засухливые годы (2001, 2007, 2010 (особенно сильная засуха), 2012 и 2014 гг.) оказали существенное влияние на водный режим и атмосферные осадки, поступающие в почву, которые обычно идут на пополнение более глубоких слоев грунтовых вод [Korchagin et al., 2019]. На супесчаной почве (с высоким содержанием кварцевого песка и низким – гумуса (которое с глубиной резко снижается)) возрастает роль увлажнения почвы. Поэтому в периоды засухи и недостатка влаги растения (особенно в молодом возрасте) не получают необходимого количества питательных веществ, что негативно сказывается на их росте и развитии.

Негативное влияние оказывает и высокая кислотность супесчаной почвы. В Семи-лукском лесопитомнике (чернозем) клоны тополя произрастают в пределах известкового типа геохимического ландшафта (pH_{KCl} – 5,5; 6,2; 7,5; 7,6; 7,8), а в Ступинском стационаре – в сильнокислых и кислых условиях (pH_{KCl} – 3,6; 3,9; 4,1; 4,3; 4,7) (см. табл. 1). Известно, что тополь сереющий вполне устойчив к колебаниям уровня грунтовых вод, а также способен к росту на кислых, тяжелых глинистых почвах с повышенным увлажнением [Коропачинский, Милютин, 2006; Kaňuchová, Ďurkovič, 2013; Банаев и др., 2017], что подтверждают и наши данные. Это, однако, не относится к тополи белому. Наши исследования показали, что почвенные условия играют решающую роль в росте микроразмноженных клонов тополя белого, которые наиболее полно реализуют свой продукционный потенциал на черноземах. В возрасте 17 лет средняя высота растений составляла 14,8–15,6 м, диаметр на высоте груди 20,6–22,4 см. На малоплодородных сухих кислых супесчаных по-

чвах соответствующие показатели составили в среднем 3 м и 2–3 см соответственно. Их существенное снижение связано с неоднократным отмиранием главного побега в засушливые годы (особенно после летней засухи 2010 г.). Для тополя сереющего различия по росту не были столь значительны (см. табл. 2). Тем не менее сохранность рамет двух миксоплоидных клонов 11/83 и 22/83 тополя белого на супесчаной почве после засухи 2010 г. была выше (38,5 и 40,0 %), чем у тополя сереющего (15,8 %) (см. табл. 3).

Известно, что избыток или дефицит химических элементов и питательных веществ в почве может приводить к нарушению роста и развития растений, различным фенотипическим изменениям [Kelly, Ericsson, 2003; Tufekcioglu et al., 2005; Сысо и др., 2021]. Существенное влияние на рост, а также изученные цитогенетические показатели (большинство из которых чувствительны к стресс-воздействиям) растений тополя могла оказать сильная кислотность (pH_{KCl} – 3,6; 3,9; 4,1; 4,3; 4,7) супесчаной почвы. В целом ряде работ [Kidd, Proctor, 2000; Сысо и др., 2021; Kabata-Pendias, 2011; и др.] показано, что в сильнокислотных почвах ($pH_{KCl} < 4,5$) увеличивается концентрация элементов Al, Fe и Mn до фитотоксичного уровня, которые накапливаются в различных органах, вызывая угнетение роста и гибель растений. Причем к основным факторам, ограничивающим рост растений на кислых почвах, относят токсичность Al [Rahman, Upadhyaya, 2021]. Имеются сведения о выраженном цитотоксическом (генотоксичном) эффекте повышенных концентраций Al (выше 10^{-5} М), который, связываясь с ДНК хромосом, вызывает различные хромосомные аномалии у растений (мосты, разрывы хромосом, изменение их числа, слипание хромосом и др.) [Campos, Viccini, 2003].

Наши исследования показали, что миксоплоидные клоны тополя сереющего и тополя белого в условиях эдафического стресса характеризовались более высоким цитогенетическим полиморфизмом по сравнению с растениями тех же клонов, произрастающими на черноземе. Это проявилось, прежде всего, в существенном изменении степени миксоплоидии соматической ткани (соотношения клеток разного уровня пloidности) в результате различного рода нарушений в митозе.

Уровень миксоплоидии повысился 2–9,7 раза за счет увеличения содержания анеуплоидных клеток (см. табл. 4). Нарастание же гетерогенности (полиморфизма) клеточных популяций по числу хромосом (что, по-видимому, является проявлением широкой генетической нормы реакции миксоплоидов) могло способствовать адаптации клонов в неблагоприятных условиях среды. Причем адаптивная ценность миксоплоидов, по-видимому, определяется не только генотипическими особенностями клонов, но и количественным (сбалансированным) соотношением у каждого из них триплоидных, диплоидных и анеуплоидных клеток в соматической ткани. Различный уровень миксоплоидии может обусловить различную степень генетической гетерогенности клеток соматической ткани, их гормональный статус и характер экспрессии генов. По-видимому, миксоплоидные растения в конкретных условиях произрастания используют одновременно разные уровни генетической гетерогенности – хромосомную и генную. Нарушение оптимального для данного генотипа сочетания и соотношения клеток разного уровня пloidности может привести к гормональному дисбалансу и различным морфофункциональным нарушениям (в том числе, к изменению роста и развития растений). Возможно, именно с этим связана низкая сохранность рамет клона 155/83 тополя белого в условиях эдафического стресса по сравнению с клоном 22/83 со сходным уровнем миксоплоидии (32 %) их материнских деревьев (см. табл. 3).

Ответная реакция миксоплоидов тополя на эдафический стресс проявилась и в увеличении доли интерфазных клеток с повышенным (до 8) количеством ядрышек в ядре, а также доли клеток с остаточными ядрышками в метафазе митоза. Это может служить косвенным показателем изменения характера экспрессии генов (в частности, генов рРНК), повышения метаболической активности клеток меристемы (см. табл. 4).

Дополнительные эксперименты по моделированию солевого стресса в культуре *in vitro* показали, что защитно-приспособительная реакция миксоплоидных клонов тополя на воздействие 1 % NaCl проявилась в снижении сохранности и угнетении роста культур, а также в изменении (снижении или увеличении) экспрессии генов *DREB*, задейство-

ванных в ответе на абиотические стрессовые факторы [Кондратьева и др., 2022]. В целом сохранялись межклоновые различия, выявленные в контрастных почвенных условиях местопроизрастания (*ex vitro*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эдафические условия оказывают значительное влияние на рост, состояние и цитогенетическую стабильность одних и тех же размноженных *in vitro* клонов тополя белого и тополя сереющего, имеющих миксоплоидную природу. Полученные данные показывают, что при выращивании растений на низкоплодородных сухих кислых супесчаных почвах снижается (по сравнению с выращиванием на черноземе) их сохранность и рост, изменяется (в сторону повышения) уровень миксоплоидии (соотношение триплоидных, диплоидных и анеуплоидных клеток) в результате различного рода нарушений митоза. Повышается ядрышковая активность (доля интерфазных клеток с 3–8 ядрышками в ядре, с остаточными ядрышками в метафазе митоза), что может служить косвенным показателем изменения характера экспрессии генов, повышения метаболической активности клеток меристемы. По-видимому, в неблагоприятных условиях произрастания миксоплоиды тополя реализуют свой экологический потенциал за счет повышения уровня миксоплоидии (увеличения гетерогенности клеточных популяций), что может быть проявлением их широкой генетической нормы реакции. Однако ответная реакция клонов на эдафический стресс в значительной степени зависела от их генотипических (в том числе видовых) особенностей. Клон тополя сереющего, имеющий широкую генетическую основу (гибридогенный вид, аллотриплоид, миксоплоид) проявил более высокую экологическую пластичность по сравнению с аулотриплоидными миксоплоидными клонами тополя белого, что расширяет возможность для его практического использования в различных эдафических условиях. Микроразмноженные клоны тополя белого наиболее полно реализуют свой продукционный потенциал (по росту) на черноземах или аллювиальных почвах.

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 114040740046, № AAAA-A17-

117041810337-8 и № AAA-A-A20-120012890092-6
Федерального агентства лесного хозяйства.

При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ВНИИЛГИСБиотех “Коллекция *in vitro* клонов ценных генотипов лиственных древесных растений”. УНУ № 569228.

ЛИТЕРАТУРА

- Алов И. А. Патология митоза // Вестн. АН СССР. 1965. № 11. С. 58–66.
- Бакулин В. Т. Использование тополя в озеленении промышленных городов Сибири: краткий анализ проблем // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12, № 4. С. 563–571.
- Бакулин В. Т. Тополь белый в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2012. 117 с.
- Банаев Е. В., Шишкин С. В., Воронкова М. С., Беланова А. П., Томошевич М. А. Морфологические и биохимические особенности *Populus × canescens* в природных популяциях Алтайского края // Вестн. Алтайск. гос. агр. ун-та. 2017. № 8 (154). С. 90–97.
- Буторина А. К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биологии. 1989. Т. 108, № 3 (6). С. 342–357.
- Буторина А. К., Тиен Д. Н. Ритмы суточной митотической активности у золотистой фасоли *Vigna radiate* (L.) R. Wilczek // Цитология. 2008. Т. 50, № 8. С. 729–733.
- Буторина А. К., Калаев В. Н., Карпова С. С. Особенности протекания митоза и ядрышковые характеристики семенного потомства березы повислой в условиях антропогенного загрязнения // Цитология. 2002. Т. 44, № 4. С. 392–399.
- Жигунов А. В., Шабунин Д. А., Бутенко О. Ю. Лесные плантации триплоидной осины, созданные посадочным материалом *in vitro* // Вестн. ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 4 (24). С. 21–30.
- Калашник Н. А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология. 2008. № 4. С. 276–286 [Kalashnik N. A. Chromosome aberrations as indicator of technogenic impact on conifer stands // Rus. J. Ecol. 2008. Vol. 39, N 4. P. 261–271].
- Кондратьева А. М., Аминев Е. Ю., Табацкая Т. М., Машкина О. С., Федулова Т. П. Динамика экспрессии генов факторов транскрипции DREB клонов тополя и березы *in vitro* // Бюл. Гос. Никитск. ботан. сада. 2022. № 144. С. 88–94. doi: 10.36305/0513-1634-2022-144-88-94
- Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2006. 223 с.
- Кузнецова Н. Ф. Развитие неспецифической и специфической реакций у *Pinus sylvestris* L. на популяционном уровне в стрессовом градиенте засушливых лет // Экология. 2015. № 5. С. 332–338 [Kuznetsova N. F. Development of Specific and Nonspecific Responses to Stress in *Pinus sylvestris* L. at Population Level in a Gradient of Drought Years. Ekologiya // Rus. J. Ecol. 2015. N 5. P. 332–338]. doi: 10.1134/S1067413615050136
- Кузнецова Н. Ф. Засухи в лесостепной зоне Центрально-Черноземного региона и критерии оценки их интенсивности // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Серия Науки о Земле. 2019. Т. 19, № 3. С. 142–148. doi: https://doi.org/10.18500/1819-7663-2019-19-3-142-148
- Кулаичев А. П. Методы и средства комплексного анализа данных. М.: Форум, 2006. 512 с.
- Кунах В. А. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений // Молекулярная и прикладная генетика: сб. науч. тр. Минск: Право и экономика, 2011. № 12. С. 7–14.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 362 с.
- Машкина О. С. Формирование диплоидной пыльцы у тополя под действием повышенной температуры // Изв. АН СССР. 1992. № 1. С. 66–78.
- Машкина О. С. Испытание триплоидных гибридов тополя в условиях Воронежской области // Сиб. лесн. журн. 2016. № 5. С. 72–81.
- Машкина О. С., Табацкая Т. М., Морковина С. С., Панявина Е. А. Выращивание посадочного материала тополя белого (*Populus alba* L.) на основе коллекции *in vitro* и оценка его себестоимости // Лесотехнич. журн. 2016. № 1. С. 28–44.
- Машкина 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 // Изв. вузов. Лесн. журн. 2019. № 6. С. 25–38.
- Муратова Е. Н. Хромосомные мутации у сосны обыкновенной в Южном Забайкалье // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 5. С. 689–699.
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Геномные и хромосомные мутации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в экстремальных условиях произрастания // Хвойные бореальные зоны. 2004. № 2. С. 128–140.
- Седельникова Т. С. Изменчивость размера генома хвойных в экстремальных условиях произрастания // Успехи соврем. биологии. 2015. Т. 135, № 5. С. 514–528.
- Сиволапов А. И. Тополь сереющий. Генетика, селекция, размножение. Воронеж: ВГУ, 2005. 157 с.
- Сиволапов А. И. Устойчивость миксоплоидных (аллотриплоидных) тополей к абиотическим факторам среды // Постгеномные технологии: от теории к практике. Воронеж, 2019. С. 121–124.
- 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 // Сиб. лесн. журн. 2014. № 4. С. 50–58.
- Сысо А. И., Боярских И. Г., Хуо Юнвейиз, Сиромля Т. И. Влияние почвенных условий на проявление хлороза и партенокарпии у растений *Lonicera caerulea* L. // Сиб. экол. журн. 2021. Т. 28, № 5. С. 653–668. [Syso A. I., Boyarskikh I. G., Huo Junwei, Syromlya T. I. Influence of soil conditions on the manifestation of chlorosis and parthenocarp in *Lonicera caerulea* L. // Contemporary Problems of Ecology. 2021. Vol. 14, N 5. P. 525–537]. doi: 10.15372/SEJ20210513
- Топильская Л. А., Лучникова С. А., Чувашина Н. П. Изучение соматических и мейотических хромосом соматодиплоидов на ацетогематоксилиновых давленных препаратах // Бюл. науч. информ. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина. 1975. № 22. С. 58–61.
- Турчин Т. Я., Завгородняя А. С. Ход роста чистых и смешанных насаждений тополя белого в пойме Дона // Лесоведение. 2013. № 1. С. 23–29.

- Царев А. П., Плугатарь Ю. В., Царева Р. П. Селекция и сортоиспытание тополей. Симферополь: МИ "АРИАЛ", 2019. 252 с.
- Царев А. П., Царева Р. П., Царев В. А. Динамика сохранности и продуктивности настоящих тополей при испытании в условиях умеренного климата // Информ. вестн. ВОГиС. 2010. Т. 14, № 2. С. 659–668.
- Эрст А. А., Шишкин С. В., Воронкова М. С. Получение межвидовых гибридов (*Populus alba* × *P. bolleana*) × *P. × canescens* с использованием культуры *in vitro* // Сиб. лесн. журн. 2019. № 2. С. 45–52. doi: 10.15372/SJFS20190204
- Юданова С. С. Миксоплоидия клеточных популяций сахарной свеклы // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: Сова, 2010. С. 63–86.
- Campos J. M. S. D., Viccini L. F. Cytotoxicity of aluminum on meristematic cells of *Zea mays* and *Allium cepa* // Caryologia. 2003. Vol. 56, N 1. P. 65–73. doi: 10.1080/00087114.2003.10589309
- Kabata-Pendias A. Trace Elements in Soils and Plants. Fourth Editions. CRC Taylor and Francis Group, 2011. 505 p.
- Kaňuchová A., Ďurkovič J. Wood ontogeny during *ex vitro* acclimatization in micropropagated hybrid poplar clones // Biol. Plant. 2013. N 57. P. 144–148. https://doi.org/10.1007/s10535-012-0122-2
- Kelly J. M., Ericsson T. Assessing the nutrition of juvenile hybrid poplar using steady state technique and a mechanistic model // Forest Ecol. Manag. 2003. Vol. 180, N 1–3. P. 249–260.
- Keseru Z., Balla I., Antal B., Redei K. Micropropagation of Leuce-poplars and evaluation of their development under sandy site conditions in Hungary // Acta Silv. Lign. Hung. 2015. Vol. 11, N 2. P. 139–152. doi: 10.1515/aslh-2015-0011
- Kidd P. S., Proctor J. Effects of aluminium on the growth and mineral composition of *Betula pendula* Roth // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 1057–1066. https://doi.org/10.1093/jexbot/51.347.1057
- Korchagin O. M., Mashkina O. S., Tregubov O. V. Field trials of micropropagated clones of triploid white and grey poplars // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2019. Vol. 226. 012007. doi:10.1088/1755-1315/226/1/012007
- Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bio assays with Tobacco tissue cultures // Phisiol. Plant. 1962. Vol. 15, N 13. P. 473–497.
- Rahman R., Upadhyaya H. Aluminium toxicity and its tolerance in plant: A review // J. Plant Biol. 2021. N 64. P. 101–121. https://doi.org/10.1007/s12374-020-09280-4
- Stefanou S., Papazafeiriou A. Z. The effect of soil physical properties of an Entisol on the growth of young poplar trees (*Populus* sp.) // Bulg. J. Agric. Sci. 2014. Vol. 20, N 4. P. 807–812.
- Tsarev A. P., Tsarev V. A., Tsareva R. P., Laur N. V. Evaluation of Ecological Plasticity and Stability of Some Promising Varieties of Poplars // Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 2020. N 5. P. 119–130. doi: 10.37482/0536-1036-2020-5-119-130
- Tsarev A. P., Wühlisch G., Tsareva R. P. Hybridization of poplars in the Central Chernozem region of Russia // Silvae Genetica. 2016. Vol. 65, N 2. P. 1–10. doi: 10.1515/sg-2016-0011
- Tufekcioglu A., Kalay H. Z., Yilmaz M. Effects of some soil properties on the growth of hybrid poplar in the Terme-Golardi region of Turkey // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. 2005. Vol. 29, N 3. P. 221–226.
- Žiauka J., Kuusienė S. Multiplication and growth of hybrid poplar (*Populus alba* Ч *P. tremula*) shoots on a hormone-free medium // Acta Biologica Hungarica. 2014. Vol. 65, N 3. P. 346–354. doi: 10.1556/ABiol.65.2014.3.10

The assessment of the ecological and genetic potential of poplar mixoploids in the Voronezh region

O. S. MASHKINA^{1, 2}, E. Yu. AMINEVA¹

¹*All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology
304087, Voronezh, Lomonosova str., 105
E-mail: mashkinaos@mail.ru*

² *Voronezh State University
304018, Voronezh, Universitetskaya sq., 1*

The paper presents the results of field tests and chromosome analysis for five micropropagated clones of triploid white poplar (*Populus alba* L.) and grey poplar (*Populus* × *canescens* Sm.), which are of a mixoploid nature. In order to assess ecological and genetic potential of the plants they were tested in different edaphic conditions. It was found that the clones (genotypes) in the age of 2–23 years grown on black soil (chernozem) had better survival index, preservation rate, growth and health state than the same clones grown on poor dry acidic sandy loams. Under conditions of edaphic stress, clones had a higher cytogenetic polymorphism and heterogeneity of somatic cells (compared to chernozem). Apparently, the genetic and presumably epigenetic variability, manifested in a change in the degree of mixoploidy (the ratio of cells of different levels of ploidy) depending on environmental conditions and the nature of gene expression (an increase in the proportion of cells with residual nucleoli in the metaphase of mitosis), can provide the most effective implementation of the functions of genes for the adaptation of clones in adverse conditions. The study demonstrated that the response of clones to adverse growing conditions largely depended on their genotypic characteristics (including characteristics of the species). The clone of the grey poplar had the highest ecological plasticity. This clone has a broad genetic basis (it is a hybridogenic species, mixoploid, allotriploid), which expands the possibilities for its use in various growing conditions. Micropropagated clones of the white poplar execute their production potential (growth) on chernozem or alluvial soils.

Key words: poplar species, micropropagated clones, mixoploids, chernozem, acidic sandy loams, growth, chromosomal analysis.