

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 м³ (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

Раздел I. Применение в лесном хозяйстве	04
A. Использование лесовосстановительного материала	04
B. Пересадка географических клонов	05
C. Программы селекции	05
D. Сохранение генетических ресурсов	05
Раздел II. Таксономия и естественное распространение	06
Раздел III. Центры происхождения/разнообразия	08
A. Естественное распространение	08
B. Эволюция и история миграции	09
Раздел IV. Биология размножения.....	10
A. Генеративное развитие	10
B. Способ оплодотворения и передача генов	10
C. Семенная продуктивность.....	10
D. Естественная регенерация	11
E. Вегетативное размножение в природе	11
Раздел V. Генетика.....	11
A. Цитология	11
B. Генетическая изменчивость	12
B.1. Популяционная изменчивость	12
B.2. Индивидуальная изменчивость	12
B.3. Молекулярная генетика	13
C. Инбридинговая депрессия и генетическая нагрузка	13
Раздел VI. Гибридизация	14
Раздел VII. Экология и ассоциированные виды.....	14
A. Местообитание	14
B. Синэкология и ассоциированные виды	15
C. Конкуренция и структура леса	16
D. Динамика экосистемы	18
Раздел VIII. Заключение	18
Раздел IX. Ссылки.....	18

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 Tauert, 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 F₁ 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. *montilifera*), 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	Мексиканские тополя	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.	Туранга 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	Тополя крупнолистные (левкоидные) 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 Тополя бальзамические 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, Тополя и осокори Тополь канадский, тополь дельтовидный (spp <i>deltoides</i>), тополь равнинный (spp. <i>Montilifera</i>), тополь долинный (spp. <i>Wislizenii</i>)	Восточная Евразия Западная Канада и США Восточная Евразия
<i>P. fremontii</i> S. Wats. <i>P. nigra</i> L.	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.	Осины 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 Олигоцена 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. alba</i> x <i>P. adenopoda</i>	<i>P. x roulwauiana</i> Boivin	Тополь китайский белый
<i>P. alba</i> x <i>P. tremula</i>	<i>P. x tomentosa</i> Carr.	Тополь сероватый (серый, сереющий)
<i>P. alba</i> x <i>P. tremuloides</i>	<i>P. x canescens</i> (Ait.) Sm.	
<i>P. angustifolia</i> x <i>P. deltoides</i>	<i>P. x heimbuergeri</i> Boivin	Тополь ланцетолистный, <i>peuplier a feuilles acuminees</i>
	<i>P. x acuminata</i> Rydb.	
<i>P. angustifolia</i> x <i>P. balsamifera</i>	[syn. <i>P. x andrewsii</i> Sarg.]	Тополь Брейшоу, <i>peuplier hybride de Brayshaw</i>
	<i>P. x brayshawii</i> Boivin	
<i>P. angustifolia</i> x <i>P. tremuloides</i>	<i>P. x sennii</i> Boivin	Тополь Джека, <i>peuplier hybride de Jack</i>
	<i>P. x jackii</i> Sarg.	
<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]	Тополь Бернарда
	<i>P. x bernardii</i> Boivin	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.]	Тополь Парри
	<i>P. x parryi</i> Sarg.	
<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 гипокотилия 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 F₁ 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-

ний и изучения комплексного воздействия генов, поскольку репликация клонов может быть легко достигнута (Foster и Shaw, 1988; Mullin и Park, 1992; Bradshaw и Foster, 1992). Поэтому удивительно, что генетическая изменчивость была подробно изучена только в отношении нескольких видов и свойств.

Настоящий потенциал видов тополя можно определить только с помощью генетических исследований, направленных на изучение распределения изменчивости между лесными популяциями и внутри них. К сожалению, межвидовая гибридизация осталась совсем без внимания селекционеров, и детальные исследования крупных природных популяций появились относительно недавно, при этом хорошо описано только несколько видов (Mohrdiek, 1983; Farmer, 1991).

В1. Популяционная изменчивость

Значительная изменчивость клонов среди популяций может быть выражена характером роста и устойчивостью к ржавчине *Melampsora*. В отношении других характеристик географическая дифференциация обычно незначительна. В целом, данные молекулярно-генетических исследований указывают на то, что перенос генов путем миграции является достаточным для предотвращения генетического дрейфа, инбридинга и других процессов, которые могут быть причиной географической изменчивости, не связанной с адаптивной селекцией (Farmer, 1996).

На расстоянии 10° долготы, там, где южные культуры начинают расти позже (Schnekenburger и Farmer, 1989; Farmer, 1993), наблюдалась значительная вариация в фенологии растений (Farmer и др., 1988a), аллометрическом соотношении побег/корни (Schnekenburger и Farmer, 1989) и приросте в высоту у четырех географических клонов *P. balsamifera*. Эти же популяции демонстрируют очень незначительную географическую дифференциацию в отношении изоферментных характеристик (Farmer и др., 1988a), способности к укоренению (Farmer и др., 1989) и начала раскрытия почек (Farmer и Reinholt, 1986). В других контрольных сериях, включающих более ограниченные образцы популяций, расположенных на расстоянии более 3,5°, обнаружены существенные различия популяций, изменчивость которых составляла 12% по двухгодичному приросту в высоту, морфологии листьев, силлептическому ветвлению и устойчивости к вредителям (Riemenschneider и др., 1992), по сравнению с популяциями, выделенными в северо-западном, центральном и юго-восточном кластерах (Riemenschneider и McMahon, 1993).

Аналогично, исследования изоферментов и изменчивости RAPD маркеров у *P. tremuloides* показали слабую дифференциацию среди популяций (Hun и др., 1987; Lund и др., 1992; Yeh и др., 1995), в то время, как значительные изменения зарегистрированы среди популяций по морфологии, приросту и свойствам древесины (Van Vuijtenen и др., 1959; Barnes, 1969; Einspahr и Winton, 1976). Изменчивость между популяциями обычно определяется клинальными тенденциями, при которых плотность древесины снижается с увеличением высоты (Valentine, 1962), а также с юга на север (Einspahr и Benson, 1967). Общий анализ показал, что северные и западные географические клоны начинали цвести и прекращали рост первыми, при выращивании в Мичигане их жизнеспособность была ниже (Brissette и Barnes, 1984). Другой анализ показал то, что клоны с лучшим ростом происходят из нижнего Мичигана (Reighard и Hanover, 1985). Есть доказательство увеличения чувствительности популяций *P. tremuloides* к *Hypoxylydon mammatum* по типу "север-юг" (French и Hart, 1978). Популяции *P. tremuloides* также варьируют по чувствительности к озону, их устойчивость определяется максимальными суточными уровнями озона, годовым уровнем осадков и минимальной температурой (Berrang и др., 1991).

Географическая изменчивость *P. deltoides* также хорошо задокументирована. Крупномасштабные испытания географических клонов были проведены в Небраске, включая источники из Техаса на юге, Миннесоты - на севере и Пенсильвании - на востоке, где была проведена оценка коры, ствола, кроны и морфологии листьев, а также прироста и жизнеспособности (Ying и Bagley, 1976). В отношении большинства свойств отмечалась клинальная изменчивость с севера и запада на юг и восток. Образование корней у черенков из Небраски, Миннесоты, Висконсина было значительно выше, чем из других мест (Ying и Bagley, 1977). Сходная клинальная тенденция была отмечена при исследовании 40 популяций на юге Великих Равнин, где осуществлялось наблюдение за двухгодичным приростом в высоту, диаметром, ветвлением и устойчивостью к ржавчине *Melampsora* по типу север-запад и юг-восток (Nelson и Tauer, 1987). Исследование девяти популяций в Онтарио показало значительную изменчивость по морфологии листьев, которая не была связана с широтой и долготой, не соотносилась с умеренной изменчивостью аллоферментов и предполагала различия между восточными и западными популяциями (Rajoga и др., 1991).

Ряд исследований популяций *P. trichocarpa* в Вашингтоне зафиксировали значительную изменчивость характеристик листьев, ветвей и фенологии (Weber и др., 1985), фотосинтезирующих процессов (Dunlap и др., 1993), жизнеспособности, прироста в высоту и образования биомассы (Heilman и Stettler, 1985), формирования объема, устойчивости к ржавчине *Melampsora* и адаптации на засушливых участках (Dunlap

и др., 1994), морфологии листьев и кроны (Dunlap и др., 1995). Образцы 10 популяций на расстоянии более 4.5° широты продемонстрировали незначительные клинальные тенденции по трехгодичному приросту в высоту и в диаметре (Rogers и др., 1989). Другой образец прибрежных популяций в Вашингтоне показал слабое различие среди популяций по устойчивости к затоплению молодых ростков и укоренившихся черенков (Smit, 1988).

В2. Индивидуальная изменчивость

В то время, как масштаб генетической изменчивости среди популяции сильно варьирует в зависимости от свойства, изменчивость всех свойств внутри популяции может быть от умеренной до высокой. К сожалению, основное внимание в большинстве генетических анализов было направлено на клональные материалы без какой-либо семейной структуры, и эти исследования ограничивались видами и гибридами *Tacamahaca* и *Ageiros*. В целом, имеются только оценки наследуемости в широком смысле (H^2), а генетическая структура редко разделяется на аддитивные и неаддитивные компоненты (Riemenschneider и др., 1996). В некоторых исследованиях популяций ростков оценки по наследуемости в узком смысле (h^2) в отношении прироста сходились с оценками H^2 у *P. deltooides* (Farmer 1970; Ying и Bagley, 1976; Nelson и Tauer, 1987) и были намного ниже у *P. trichocarpa* (Rogers и др., 1989).

Большое число исследований роста и урожайности у *P. deltooides* вывели оценку H^2 , составляющую от 0.20 до 0.50, связанную с взаимодействиями генотип - окружающая среда, на половину меньшую по сравнению с основными генетическими эффектами (Wilcox, Farmer, 1967; Farmer, Wilcox, 1968; Mohn и Randall, 1971, 1973; Randall и Cooper, 1973; Foster, 1986). Несколько испытаний реплицированных клонов указывают на то, что большая часть генетической изменчивости по урожайности является неаддитивной (Foster, 1985; Foster и Shaw, 1988). Наследуемость по росту ствола у *P. balsamifera* составляла около $H^2=0,50$ (Farmer и др., 1988b). В течение первого года С-эффект у *P. deltooides* и *P. balsamifera* (Lerner, 1958) был таким же значительным, как и эффект, обусловленный клонами (Wilcox и Farmer, 1968; Farmer и др., 1989), но он оказался менее значимым в полевых условиях (Farmer и др., 1988b). Подробный анализ листьев, ветвей и фенологических характеристик, влияющих на продуктивность дерева, был проведен для описания идиотипов (Dickman и Keathley, 1996), которые могут быть полезны при отборе урожая *P. balsamifera* (Riemenschneider и др., 1992), *P. trichocarpa* (Riemenschneider и др., 1994) и гибридов между *P. deltooides*, *P. nigra* и *P. simonii* (Wu, 1994 a, b). Указание на использование концепции идиотипа при отборе урожая оказалось неприемлемым.

Наследуемость по укоренению и характеристикам корней обычно очень высокая. Ее оценка H^2 у *P. deltooides* составляет 0.85 – 0.91 (Wilcox и Farmer, 1968; Ying и Bagley, 1977). Недавние исследования также указывают на высокую наследуемость по укоренению у *P. trichocarpa* (Riemenschneider и др., 1996).

Большое внимание было уделено наследуемости устойчивости к ржавчине *Melampsora* вследствие ее воздействия на культуры тополя. Предыдущие исследования этой устойчивости у *P. deltooides* дали оценки h^2 между 0.38 и 0.66, а H^2 – между 0.66 и 0.88 (Jokela, 1966). Такие же высокие оценки устойчивости к ржавчине или к суровости климата были получены и в отношении *P. deltooides* (Farmer и Wilcox, 1968; Thielges и Adams, 1975), *P. tremula* и *P. tremuloides* (Gallo и др., 1985), *P. balsamifera* (Riemenschneider и др., 1992), *P. trichocarpa* и его гибридов (Hsiang и др., 1993; Riemenschneider и др., 1994) и гибридов между *P. deltooides*, *P. nigra* и *P. maximowiczii* (Rajora и др., 1994).

В3. Молекулярная генетика

В последнее время значительная часть исследований была направлена на выяснение взаимосвязи важных свойств с молекулярными маркерами и создание соответствующих генетических карт (Bradshaw и др., 1994; Cervera и др., 1997). Основное внимание было направлено на адаптивные свойства (Bradshaw и Stettler, 1995), устойчивость к болезням (Villar и др., 1996) и выявление роли некоторых локусов, определяющих количественные признаки (QTLs).

С. Инбридинговая депрессия и генетическая нагрузка

При высоком уровне обмена генами у тополя следует ожидать низкий уровень инбридинга. Исследование 200 клонов *P. tremuloides* в Онтарио показало недостаток гетерозигот и средний индекс фиксации 0.462 (Nyun и др., 1987). Однако, эти результаты могут быть следствием явления, подобного эффекту Валунда, а не инбридинга. В противоположность этим наблюдениям у популяций *P. tremuloides* в Альберте, где размножение клонами является обычным, отмечался избыток гетерозигот (Cheliak и Dancik, 1982; Jelinski и Cheliak, 1992). Несмотря на то, что уровень инбридинга в природных популяциях может быть низким, генетическая нагрузка в лучших сортах гибридного материала может выражаться в виде инбредной депрессии, что искажает ожидаемые коэффициенты Менделевского расщепления (Bradshaw и Stetter, 1994).

Раздел VI. Гибридизация

Обширные исследования гибридизации были проведены среди видов секций *Populus*, *Tacamahaca* и

Aigeiros в то время, как для *Turanga* и *Leucoides* имеется мало данных (Zuffa, 1975). Результаты межвидовой гибридизации представлены на рис.1.

Образование гибридов между представителями одной секции происходит легко, и обычно они более жизнеспособны, чем их родительские растения. Наиболее удачными примерами являются гибриды между *P. tremuloides* и *P. tremula* (Ilstedt и Gullberg, 1993). Успех гибридизации между секциями носит переменный характер. Несмотря на легкость образования гибридов между *Aigeiros* и *Tacamahaca*, этот процесс между секциями *Populus* и *Aigeiros* и секциями *Populus* и *Tacamahaca* протекает с трудом, в результате чего образуются нежизнеспособные семена и малорослые побеги (Zuffa, 1975). Образование межсекционных гибридов иногда происходит легче при использовании межвидовых гибридов, чем чистых видов в качестве родительских деревьев.

Несовместимость некоторых видов определяется остановкой роста пыльцевой трубки и неспособностью проникновения пыльцы внутрь рыльца (Melchior и Setz, 1968; Guries и Stettler, 1976; Stettler и др., 1980; Knox, 1984; Villar и др., 1987b; Rougier и др., 1992; Villar и др., 1993). В некоторых случаях это можно исправить смешиванием несовместимой и совместимой пыльцы, нейтрализованной посредством гамма-облучения (Stettler, Ager, 1984; Knox и др., 1987; Villar; Gaget-Faurobert, 1996), и обработкой пыльцы и рылец растворами и экстрактами из совместимой пыльцы (Whitecross, Willing, 1975; Willing, Pryor, 1976). Этот метод позволил проводить скрещивание представителей секций *Populus* с *Aigeiros* и *Tacamahaca*, что трудно получить другим путем (Stettler, 1968; Zuffa, 1971; Knox и др., 1972; Willing, Pryor, 1976).

Раздел VII. Экология и ассоциированные виды

А. Местообитание

Тополь встречается в разнообразных лесных экосистемах, от бореальных до субтропических и от горных до прибрежных. В некоторых местообитаниях, таких как бореальные леса и большие речные долины, он образует крупные лесные массивы. В других условиях он растет в виде небольших рощ или групп деревьев. Хотя существует вариация видов, но практически все виды тополя не выносят тени. Тополя являются видами-первопроходцами и одними из первых заселяют области, освободившиеся в результате очистки земли, пожаров и после сбора урожая. Способность адаптации к климату у видов *Populus* и их гибридов значительно варьирует, хотя всем требуются питательные вещества, и их наилучшее развитие происходит при высокой постоянной влажности (Neilman и др., 1996).

Представители секции *Populus* имеют очень широкое распространение и встречаются в самых разнообразных климатических условиях. Южная граница *P. tremuloides*, приблизительно, определяется изотермой в 24 °C средней температуры июля, а северная граница соответствует среднегодовому суммарному значению дневных температур 700 °C, где пороговая температура составляет 5.6 °C (Fowells, 1965). В пределах этого ареала виды встречаются на участках, где годовое количество осадков превышает суммарное испарение. *P. tremuloides* произрастает на разнообразных почвах, от каменистых поверхностных до глубоких известковых и тяжелых глинистых почв. Их проницаемость и плодородность также оказывает сильное влияние на рост

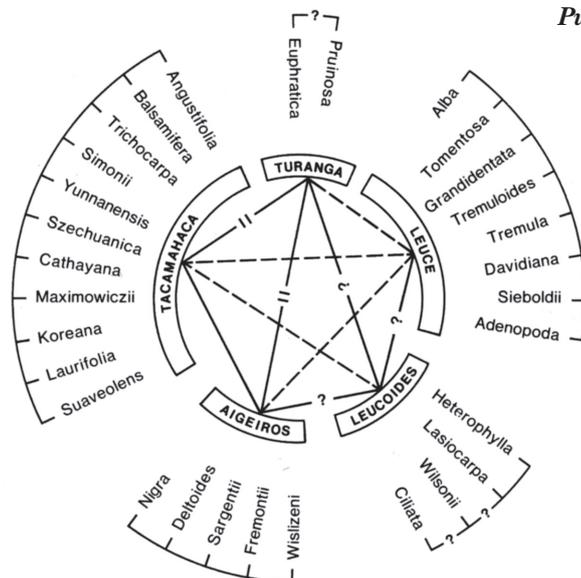


Рисунок 1. Гибридизация внутри вида *Populus* (Zuffa, 1975).

тополя (Perala, 1990). В более ограниченном ареале *P. grandidentata* наличие влаги адекватно во все сезоны там, где выпадает меньше всего осадков (всего 510 мм): на северо-западном пределе, на границе прерии в Манитобе. Его способность к адаптации гораздо меньше, чем у *P. tremuloides*, и лучше всего он развивается на влажных плодородных песчаных нагорьях (Laidly, 1990) с хорошим проветриванием.

Представители секций *Tacamahaca* и *Aigeiros* также называются прибрежными тополями. Как правило, виды секции *Tacamahaca* встречаются на возвышенностях и в высоких широтах (высокие речные долины) (Braatne и др., 1996). Наиболее распространенным в этой секции является *P. balsamifera*, который, как и *P. tremuloides*, способен выдерживать климатические экстремумы. Обычно он растет во влажных низинах и является одним из нескольких бореальных видов, которые образуют сообщества на плохо проницаемых глинистых почвах с pH более 7.2 (Dix и Swan, 1971; Zasada и Phipps, 1990). *P. trichocarpa* чаще всего встречается во влажных береговых лесах на северо-западном побережье Тихого океана и лучше всего растет на глубоких аллювиальных почвах, изобилующих влагой, минеральными веществами, кислородом, их pH составляет от 6.0 до 7.0 (Smith, 1957; DeBell, 1990). Ареал распространения *P. angustifolia* в качестве вида-первопроходца очень ограничен. Места его поселения представляют собой гравийные и песчаные насыпи вдоль быстротекущих рек (Brayshaw, 1965).

Обитание представителей секции *Aigeiros* ограничено небольшими высотами и низкими широтами (в низинных речных долинах и на затопляемых равнинах) (Braatne и др., 1996). Естественный ареал распространения *P. deltoides* охватывает широкую южную область, где число безморозных дней составляет от 100 до 200, а уровень осадков - от 380 мм на северо-западе и до 1.400 мм на юге. Эти виды лучше всего развиваются на влажном, хорошо проницаемом мелком или песчаном наносном суглинке и на участках не выше 6 м от среднего уровня соседних рек (Cooper и Van Haverbeke, 1990).

Единственный представитель секции *Leucoides* в Северной Америке, *P. heterophylla*, растет в теплых, влажных областях с большим количеством осадков. Лучше всего он развивается на глубоких влажных почвах мелких болот и низинных областей рядом с водой и занимает участки, слишком влажные для *P. deltoides* (Jonhson, 1990).

В. Синэкология и ассоциированные виды

Тополь встречается на первых этапах сукцессии в самых различных лесных экосистемах, поэтому нет ничего удивительного в том, что образуемые им экологические сообщества настолько разнообразны. Особенно это относится к видам секции *Populus*, так как место их обитания не ограничивается прибрежными участками. В Европе *P. tremula* также является деревом-первопроходцем. *P. nigra* растет вдоль рек и близ пастбищ, вместе с *Salix alba*. *P. tremuloides* встречается в чистых лесопосадках, а также в смешанных лесах, где, как правило, образует сообщества с сизой елью (*Picea glauca*), черной пихтой (*Picea mariana*), пихтой бальзамической (*Abies balsamea*), березой бумажной (*Betula papyrifera*), *P. balsamifera* и сосной Банкса (*Pinus banksiana*). Сообщества с кустарниками и травянистыми растениями еще более многочисленны и разнообразны (Perala, 1990; Farrar, 1995). *P. gradientata* встречается в небольших чистых лесах, но чаще всего - среди *P. tremuloides* и *P. balsamifera*. Он является второстепенным компонентом во многих других типах леса и образует сообщества с различными кустарниками и наземной флорой (Laidly, 1990; Farrar, 1995).

P. balsamifera из секции *Tacamahaca* достигает наилучшего развития на речных равнинах, где он растет в виде чистых лесов и ассоциирован с разнообразными ивами и ольхой (Viereck и др., 1983). Однако, он также встречается среди бореальных хвойных и некоторых лиственных деревьев и в сообществах с многочисленными кустарниками и травянистыми растениями (Zasada, Phipps, 1990). *P. trichocarpa*, как правило, растет вместе с более крупными ивами и, в меньшей степени, с хвойными деревьями (DeBell, 1990). Травянистые и кустарниковые ассоциации многочисленны, но лучшие места характеризуются лещиной рогатой (*Corylus cornuta*), бузиной (*Sambucus* spp.), малиной великолепной (*Rubus spectabilis*), чистецом (*Stachys* spp.), папоротником (*Polystichium minutum*) и кочедыжником женским (*Athyrium filix-femina*) (Smith, 1957).

На прибрежных участках *P. deltoides* растет, в основном, в виде чистых лесов или открытых лесов в сочетании с другими прибрежными видами. В местах его наилучшего развития кизил (*Cornus drummondii*) и бирючина болотная (*Forestiera acuminata*) (Cooper, Van Haverbeke 1990) являются основными кустарниковыми ассоциациями.

С. Конкуренция и структура леса

Как отмечалось ранее, все тополя не выносят тени и являются первопроходцами на ранних этапах сукцессии. Для поддержания многих экосистем, в которых произрастает тополь, часто необходимо их нару-

шение. Наличие участков для колонизации, особенно образовавшихся после пожаров, играет основную роль в образовании молодой поросли (DeByle и Winokur, 1985; Jelinski и Cheliak, 1992; Kay, 1993). Пожар также может устранять теневыносливые конкурентные растения, позволяя *P. tremuloides* образовывать корневые отпрыски (Bailey и др., 1990), плотность которых составляет более 1 миллиона на гектар (Schier и др., 1985). При отсутствии нарушений тополь является переходным видом, а характер сукцессии определяется водным режимом почвы (Roberts и Richardson, 1985). Обычно тополь вытесняют неустойчивые сообщества. Вследствие своей способности регенерировать в тени доминирующее положение занимают выносливые лиственные и хвойные деревья.

Прибрежные тополя обладают высокой стойкостью к затоплению, поэтому их образованию и росту способствуют повреждения, характерные для аллювиальных участков. За пределами неаллювиальных участков они могут селиться на влажных сельскохозяйственных полях, лесных просеках и по краям заболоченных мест, но, как правило, над ними доминируют лесные вторичные виды (Braatne и др., 1996). Ива и ольха могут предшествовать образованию поселений *P. balsamifera*, которые обычно сменяются сизой елью (Walker и Chapin, 1986; Walker и др., 1986). *P. deltoides* - слабый конкурент, так как он не выносит тени. Он хорошо конкурирует только с ивами, благодаря более быстрому росту на очень влажных участках (Cooper и Van Naverbeke, 1990).

При организации плантаций тополя и их гибриды, как правило, образуют чистые древостои. Помимо отсутствия теневыносливости, молодые тополя не выдерживают конкуренции со стороны трав, сорняков или кустарников. Поэтому крайне важен контроль за вегетацией тополя в течение первых несколько лет. Тополя очень чувствительны к большинству гербицидов.

Д. Динамика экосистем

Тополя сосуществуют с большим количеством видов насекомых, многие из которых представляют серьезную угрозу только для искусственных популяций выращиваемых видов и их гибридов. В Северной Америке наиболее опасным насекомым-вредителем, особенно в посадках гибридов, является листоед тополя трехгранного (*Crysmela scripta*). К другим вредителям относятся коконопряд кольчатый (*Malassoma disstria*), бабочка ихтиура (*Ichthyura inclusa*), личинки траурницы (*Nymphalis antiopa*), бабочка-листовертка (*Chorisonera conflictana*), жук-листоед (*Zeugophora scutellaris*), моль (*Phyllocnistis populiella*). Самый большой вред наносит точильщик (*Gypsonoma haimbachiana*) и некоторые другие родственные виды. Тополь поражают *Prodidiplosis morrisii* и многие виды тли (Dickmann, Stuart, 1983; Demerritt, 1990). Согласно имеющимся данным, в результате поражения вирусом *Anoplophora glabripennis* в Китае, в автономном регионе Ниндзя, было уничтожено 24 миллиона деревьев (Chinese National Report, IPC, 1996). Как полагают, действуют несколько механизмов обеспечения большей или меньшей устойчивости гибридов тополя относительно их родительских видов, но, как правило, гибридные популяции являются местами обитания самых разнообразных насекомых (Whitham и др., 1996).

К другим насекомым относятся:

- *Stilpnoia salicis*
- *Gluphisia septentrionis*
- *Basilarchia archippus*
- *Lymantria dispar* (европейская и азиатская разновидность)
- *Nymphalis antiopa*
- *Pandemis pyrusana*
- *Christoneura conflictana*
- *Malacosma dissitria*
- *Chryptorhyuchus laphi*
- *Panthrene robinae*
- *Saperda calcerata*
- *Agrilus grandulatus lirogus*
- *Nematus salicis odoratus*
- *Phratora californica*
- *Altica sp.*
- *Corythucha salicata*
- *Gypsonoma haimbachiana*
- Тля

Более подробную информацию по насекомым-вредителям можно найти в публикациях Petersen

и др., 1996; Hiratsuka, 1987; Furniss, Carolin, 1977; Hepting, 1971 и USDA Forest Service, 1979 или на интернет-сайте

<http://www.cas.psu.edu/docs/CASDEPT/PLANText/poplar.html>

Грибы, входящие в сообщества с *Populus*, - самые разнообразные. Известно, что гниение одного лишь *P. tremuloides* вызывается более, чем 250 видами (Lindsey, Gilbertson, 1978). Подробно изучены грибы, образующие сообщества с секциями *Populus*, *Aigeiros* и *Tacamahaca*, в то время как “практически ничего не известно” о видах, входящих в сообщества с другими секциями (Newcombe, 1996).

Для *Aigeiros* и *Tacamahaca* наиболее или потенциально опасными являются следующие пять болезней:

- Листовая ржавчина (*Melampsora spp.*) вызывает снижение роста до 65% (Widin, Schipper, 1981). Из-за изменчивости *Melampsora larici-populina* ситуация в Европе становится все более серьезной, так как абсолютно устойчивые межвидовые гибриды поражаются новыми расами вредителя (Pinon, 1992a, b; Pinon, 1995; Pinon, Frey, 1997);

- *Marssonina anthracnose* или *Marssonina spp.* (листовая пятнистость), поражающая виды *Aigeiros* и некоторые межсекционные гибриды, вызывает 16% потерь среди коммерческих посадок в Италии (Thielges, 1985);

- Бактерия *Xantomonus populi* Ride (бактериальный рак) наносит серьезные повреждения посадкам некоренных видов *Aigeiros* и *Tacamahaca* в Европе (Thielges, 1985);

- Вред, причиняемый *Discosporium populeum* (рак) в Северной Америке, невелик, в отличие от ущерба, который он наносит клонам *P. * canadensis* в Европе (Waterman, 1957; Thielges, 1985);

- *Septoria musiva* Peck (септориозная листовая пятнистость и рак), вызывающая нектрию в коренных лесопосадках, особенно губительна для гибридов, в результате чего использование большинства клонов *P. canadensis* в Канаде, Соединенных Штатах и Аргентине было отменено (Thielges, 1985).

Представители секции *Populus* часто подвергаются воздействию следующих паразитов:

- *Hypoxylon mammatum* (Whal.) Miller паразитирует на видах секции *Populus*, но представляет проблему только в определенных областях (Manion, Griffin, 1986; Newcombe, 1996). Он иногда поражает *P. trichocarpa* в Европе (Terrasson и др., 1988) и различные гибридные клоны - в Северной Америке (Ostry и McNabb, 1986).

- Белый грибок (*Phellinus tremulae* (Bond.) Bond. & Borisov.) вызывает появление гнили у осины (Thomas и др., 1960). Механизм устойчивости к этой гнили у представителей *Aigeiros* и *Tacamahaca* неизвестен (Newcombe, 1996).

Различные виды тополя и их гибриды хорошо адаптируются к воздействию окружающей среды, в частности, к засухе, затоплению, солености, холоду и атмосферному озону (Blake и др. 1996, Neuman и др. 1996). Также отмечено, что *P. canescens* устойчив к сильным ветрам.

Кора, листья и корни *Populus* служат пищей для многих животных, в основном, для зайцев (*Lepus americanus*), бобров (*Castor canadensis*), дикообразов (*Erethizon dorsatum*), сусликов (*Thomomys bottae*) и опоссумов (*Trichosurus vulpecula*) (Edwards, 1978; Bryant, 1981; Cantor и Whitham, 1989; Basey и др., 1990). Олени и лоси питаются отпрысками и молодыми побегами (*Cervus elaphus*) и могут повреждать кору своими рогами (Romme и др., 1995). Крупный рогатый скот и овцы поедают молодые ростки, что приводит к гибели корней живых деревьев (Cooper и Van Haverbeke, 1990; Perala, 1990). Сведения о реакциях животных на гибриды *Populus* многочисленны, в отношении предпочтения поедания гибридов и отдельных клонов отмечается значительный разброс данных. Скорее всего, это связано с изменением концентрации фенольных гликозидов, которые, как известно, отпугивают животных (Whitham и др., 1996).

Значительный ущерб молодым посадкам могут причинять мыши и кроты (DeBell, 1990). В лесопосадках тополя обитают многие виды птиц, но некоторые из них вследствие особенностей своего питания могут наносить им ущерб. Так, например, почками осины питаются воротничковый рябчик и степной тетерев. В летние месяцы воротничковый рябчик также питается ее листьями. Дятлы-сокоеды продавливают кору в поисках насекомых (Fowells, 1965). Тополя являются одними из наиболее продуктивных и чувствительных компонентов прибрежных экосистем на западе Северной Америки. Количество видов позво-

ночных, входящих в эти сообщества, в четыре раза больше, чем в сообществах с елью, пихтой, сосной скрученной. Каждый год в результате деятельности человека утрачивается более 100 000 га прибрежных экосистем (Finch и Ruggiero, 1993). Несмотря на то, что прибрежные экосистемы составляют менее 1% территории на западе Северной Америки, в них обитает гораздо больше видов птиц, чем во всех вместе взятых типах растительности (Knopf и др., 1988). Зоны гибридизации, предположительно, являются центрами биоразнообразия (Whitham и др., 1996) - наилучшим местом обитания насекомоядных птиц (Martinsen и Whitham, 1994; Dickson и Whitham, 1996).

Раздел VIII. Заключение

Широкое распространение *Populus* по всему северному полушарию важно для большинства лесных экосистем и открывает большие возможности для окультуривания. В ходе эволюции род разделился на различные секции, в результате чего появились еще большие возможности получения новых генетических комбинаций путем гибридизации. Передача генов внутри ареала распространения отдельных видов обычно очень высока, а различие популяций состоит только в их адаптивной реакции на окружающую среду.

Несмотря на то, что размножение происходит, главным образом, с помощью семян, которые могут переноситься на большие расстояния, поддержание популяций часто осуществляется за счет способности тополя к вегетативному размножению. Это свойство используется при создании посадочных культур тополя, в то время как в большинстве селекционных программ применяются отобранные клоны. Изменчивость клонов в отношении урожайности, а также устойчивости к болезням и качеству древесины высока.

Наиболее широко распространенным видом и важным компонентом многих лесов в Северной Америке является *P. tremuloides*. Прибрежные тополя из секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* играют значительную роль в поддержании комплексных прибрежных сообществ, не говоря уже об их важности в качестве посадочной культуры. Несмотря на по-прежнему нетронутое состояние сообществ тополя в Северной Америке, для его малых популяций по краям ареала распространения требуется защита. Вследствие человеческой деятельности в Европе наиболее серьезную проблему представляет эрозия генетических ресурсов, особенно у *P. nigra*.

Тополь идеально подходит в качестве модельного организма для изучения процесса роста лесных деревьев. Он является и, несомненно, будет оставаться объектом окультуривания и лесоустройства во многих частях света.

Раздел IX. Ссылки

- Ahuja, M.R. 1987. *In vitro* propagation of poplar and aspen. In Cell and tissue culture in forestry. Vol. 3. Edited by J.M. Bonga and D.J. Durzan. Nijhoff, The Hague. pp. 207-223.
- Bailey, A.W., Irving, B.D., and Fitzgerald, R.D. 1990. Regeneration of woody species following burning and grazing in Aspen Parkland. *Journal of Range Management* 43: 212-215.
- Barnes, B.V. 1966. The clonal growth habit of American aspens. *Ecology*, 47: 439-447.
- Barnes, B.V. 1969. Natural variation and delineation of clones of *Populus tremuloides* and *P. grandidentata* in northern Lower Michigan. *Silvae Genet.* 18: 130-142.
- Barnes, B.V. 1975. Phenotypic variation of trembling aspen in western North America. *For. Sci.* 21: 319-328.
- Barnes, B.V., and Han, F.Q. 1993. Phenotypic variation of Chinese aspens and their relationship to similar taxa in Europe and North America. *Can. J. Bot.* 71: 799-815.
- Basey, J.M., Jenkins, S.H., and Miller, G.C. 1990. Food selection by beavers in relation to inducible defenses of *Populus tremuloides*. *Oikos* 59: 57-62.
- Benson, M.K., and Schwalbach, D.E. 1970. Techniques for rooting aspen root sprouts. *Tree Plant. Notes*, 21: 12-14.
- Berrang, P., Karnosky, D.E., and Bennett, J.P. 1991. Natural selection for ozone tolerance in *Populus tremuloides*: an evaluation of nationwide trends. *Can. J. For. Res.* 21: 1091-1097.
- Bisoffi, S., and Gullberg, U. 1996. Poplar breeding and selection strategies. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council Canada, Ottawa, ON. pp. 139-158.
- Blackburn, K.B., and Harrison, J.W.H. 1924. A preliminary account of the chromosomes and chromosome behaviour in the Salicaceae. *Ann. Bot.* 38: 361-378.
- Blake, T.J., Sperry, J.S., Tschapinski, T.J., and Wang, S.S. 1996. Water relations. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON. pp. 401-422.
- Braatne, J.H., Rood, S.B., and Heilman, P.E. 1996. Life history, ecology and conservation of riparian cottonwoods in North America. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council Canada, Ottawa, ON. pp. 57-85.
- Bradshaw, H.D. and Foster, G.S. 1992. Marker-aided selection and propagation systems in trees: advantages of cloning for studying quanti-

tative inheritance. *Can. J. For. Res.* 22: 1044-1049.

Bradshaw, H.D., Jr., and Stettler, R.F. 1993. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. I. Triploidy in hybrid poplars. *Theor. Appl. Genet.* 86: 301-307.

Bradshaw, H.D., Jr., and Stettler, R.F. 1994. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. II. Segregation distortion due to genetic load. *Theor. Appl. Genet.* 89: 551-558.

Bradshaw, H.D., Villar, M., Watson, B., Otto, K., Stewart, S., and Stettler, R. F. 1994. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. III. A genetic linkage map of a hybrid poplar composed of RFLP, STS and RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* 89: 167-178.

Bradshaw, H.D., Jr., and Stettler, R.F. 1995. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. IV. Mapping QTLs with large effects on growth, form, and phenology traits in a forest tree. *Genetics* 139: 963-973.

Brayshaw, T.C. 1965. Native poplars of southern Alberta and their hybrids. Publ. No. 1109, Department of Forestry, Ottawa. 40 pp.

Brissette, J.C., and Barnes, B.V. 1984. Comparisons of phenology and growth of Michigan and western North American sources of *Populus tremuloides*. *Can. J. For. Res.* 14: 789-793.

Browicz, K. 1966. *Populus ilicifolia* (Engler) Rouleau and its taxonomic position. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 35: 325-335.

Bryant, J.P. 1981. Phytochemical deterrence of snowshoe hare browsing by adventitious shoots of four Alaskan trees. *Science*, 313: 889-890.

Burns, R.M., and Honkala, B.H. 1990. *Silvics of North America. Agriculture Handbook 654*, Forest Service, USDA, Washington, DC. 877 pp.

Burr, K.E. 1986. Greenhouse production of quaking aspen seedlings. *In Gen. Tech. Rep. RM-125*. Rocky Mtn. For. Range Exp. Sta., USDA For. Serv. pp. 31-37.

Cagelli, L., and LeffIvre, F. 1996. The conservation of *Populus nigra* L. and gene flow with cultivated poplars in Europe. *Forest Genetics*, 2:135-144

Cantor, L.F., and Whitham, T.G. 1989. Importance of belowground herbivory: pocket gophers may limit aspen to rock outcrop refugia. *Ecology*, 70: 962-970.

Cervera, M. T., Villar, M. Faivre-Rampant, P., GouO, M. C., Van Montagu, M. and Boerjan, W. 1997, Applications of molecular marker technologies in *Populus* breeding. *In Microporopagation, Genetic Engineering, and Molecular Biology of Populus*. Gen. tech. Rep. RM-GTR-297, Fort Collins, CO:USDA, Forest Service, : Klopfenstein, N. B. Chun, Y. W., Kim, M. S. and Ahuja, M. R. *Edited by*, Dillon, M. C., Carman, R. C. and Eskew, L. G. (tech. eds.) pp 101-116.

Cheliak, W.M., and Dancik, B.P. 1982. Genic diversity of natural populations of a clone-forming tree *Populus tremuloides*. *Can. J. Genet. Cytol.* 24: 611-616.

Collinson, M.E. 1992. The early fossil history of the Salicaceae. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sect. B (Biol. Sci.)*, 98: 155-177.

Cooper, D.T., and Van Haverbeke, D.F. 1990. *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh. Eastern cottonwood. *In Silvics of North America. Vol. 2, Hardwoods. Edited by* R.M. Burns and B.H. Honkala. Agriculture Handbook 654, Forest Service, USDA, Washington, DC. pp. 530-543.

Cwynar, L.C. 1988. Late Quaternary vegetation history of Kettlehole Pond, southwestern Yukon. *Can. J. For. Res.* 18: 1270-1279.

Darlington, C.D., and Wylie, A.P. 1956. *Chromosome atlas of flowering plants*. MacMillan Co., New York.

DeBell, D.S. 1990. *Populus trichocarpa* Torr. & Gray. Black cottonwood. *In Silvics of North America. Vol. 2, Hardwoods. Edited by* R.M. Burns and B.H. Honkala. Agriculture Handbook 654, Forest Service, USDA, Washington, DC. pp. 570-576.

DeByle, N.V., and Winokur, R.P. 1985. *Aspen: ecology and management in the western United States*. Gen. Tech. Rep. RM-119, USDA Forest Service, Fort Collins, CO. 283 pp.

Demeritt, M.E., Jr. 1990. *Populus* L. Poplar hybrids. *In Silvics of North America. Vol. 2, Hardwoods. Edited by* R.M. Burns and B.H. Honkala. Agriculture Handbook 654, Forest Service, USDA, Washington, DC. pp. 577-582.

Dickmann, D.I., and Keathley, D.E. 1996. Linking physiology, molecular genetics, and the *Populus* ideotype. *In Biology of Populus and its implications for management and conservation. Edited by* R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON. pp. 491-514.

Dickmann, D.I., and Stuart, K.W. 1983. *Culture of hybrid poplars in northeastern North America*. Michigan State University, Department of Forestry, East Lansing, MI. 168 pp.

Dickson, L.L., and Whitham, T.G. 1996. Genetically-based plant resistance traits affect arthropods, fungi, and birds. *Oecologia*, 106: 400-406.

Dirr, M.A., and Heuser, C.W., Jr. 1987. *The reference manual of woody plant propagation: from seed to tissue culture*. Varsity Press, Athens, GA. 239 pp.

Dix, R.L., and Swan, H.M.A. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *Can. J. Bot.* 49: 657-676.

Dunlap, J.M., Braatne, J.H., Hinckley, T.M., and Stettler, R.F. 1993. Intraspecific variation in photosynthetic traits of *Populus trichocarpa*. *Can. J. Bot.* 71: 1304-1311.

Dunlap, J.M., Heilman, P.E., and Stettler, R.F. 1994. Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. VII. Two-year survival and growth of native black cottonwood clones from four river valleys in Washington. *Can. J. For. Res.* 24: 1539-1549.

Dunlap, J.M., Heilman, P.E., and Stettler, R.F. 1995. Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. VIII. Leaf and crown morphology of native *P. trichocarpa* clones from four river valleys in Washington. *Can. J. For. Res.* 25: 1710-1724.

Eckenwalder, J.E. 1977. North American cottonwoods (*Populus*, Salicaceae) of sections *Abaso* and *Aigeiros*. *J. Arnold Arboretum* 58: 193-208.

Eckenwalder, J.E. 1984a. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. I. Population studies of *P. X parryi*. *Can. J. Bot.* 62: 317-324.

Eckenwalder, J.E. 1984b. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution. *Can. J. Bot.* 62: 336-342.

- Eckenwalder, J.E. 1984c. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigerios* and *Tacamahaca*. II. Taxonomy. *Can. J. Bot.* 62: 325-335.
- Eckenwalder, J.E. 1996. Systematics and evolution of *Populus*. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council Canada, Ottawa, ON. pp. 7-32.
- Edwards, W.R.N. 1978. Effect of salicin content on palatability of *Populus* foliage to opossum (*Trichosurus vulpecula*). *N. Z. J. Sci.* 21: 103-106.
- Einspahr, D.W., and Benson, M.K. 1967. Geographic variation of quaking aspen in Wisconsin and Upper Michigan. *Silvae Genet.* 16: 106-112.
- Einspahr, D.W., and Winton, L.L. 1976. Genetics of quaking aspen. Res. Pap. WO-25, USDA For. Serv. 23 pp.
- Einspahr, D.W., van Buijtenen, J.P., and Peckham, J.R. 1963. Natural variation and heritability in triploid aspen. *Silvae Genet.* 12: 51-58.
- Farmer, R.E., Jr. 1964a. Cottonwood flowering as related to cold requirements of flower buds. *For. Sci.* 10: 296-299.
- Farmer, R.E., Jr. 1964b. Sex ratio and sex-related characteristics in eastern cottonwood. *Silvae Genet.* 13: 116-118.
- Farmer, R.E., Jr. 1966. Variation in time of flowering and seed dispersal of eastern cottonwood in the lower Mississippi Valley. *For. Sci.* 12: 343-347.
- Farmer, R.E., Jr. 1970. Genetic variation among open-pollinated progeny of eastern cottonwood. *Silvae Genet.* 19: 149-151.
- Farmer, R.E., Jr. 1976. Sexual reproduction of eastern cottonwood. In *Proceedings of Symposium on Eastern Cottonwood and Related Species*, Greenville, Mississippi. Louisiana State Univ., Baton Rouge, LA. pp. 89-98.
- Farmer, R.E., Jr. 1991. Genetic improvement of poplar in western Canada: alternatives, opportunities, and pitfalls. In *Aspen management for the 21st century*. Edited by S. Navratil and P.B. Chapman. pp. 129-134.
- Farmer, R.E., Jr. 1993. Latitudinal variation in height and phenology of balsam poplar. *Silvae Genet.* 42: 148-153.
- Farmer, R.E., Jr. 1996. Genecology of *Populus*. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council Canada, Ottawa, ON. pp. 33-55.
- Farmer, R.E., Jr., and Pitcher, J.A. 1981. Pollen handling for Southern hardwoods. In *Pollen management handbook*. Edited by E.C. Franklin. Agriculture Handbook 587, USDA For. Serv., Washington, DC. pp. 77-83.
- Farmer, R.E., Jr., and Reinhold, R.W. 1986. Genetic variation in dormancy relations of balsam poplar along a latitudinal transect in northwestern Ontario. *Silvae Genet.* 35: 38-42.
- Farmer, R.E., Jr., and Wilcox, J.R. 1968. Preliminary testing of eastern cottonwood clones. *Theor. Appl. Genet.* 38: 197-201.
- Farmer, R.E., Jr., Cheliak, W.M., Perry, D.J., Knowles, P., Barrett, J., and Pitel, J.A. 1988a. Isozyme variation in balsam poplar along a latitudinal transect in northwestern Ontario. *Can. J. For. Res.* 18: 1078-1081.
- Farmer, R.E., Jr., Garlick, K., and Watson, S. 1988b. Heritability and C effects in a 3-year-old balsam poplar clonal test. *Can. J. For. Res.* 18: 1059-1062.
- Farmer, R.E., Jr., Freitag, M., and Garlick, K. 1989. Genetic variance and 'C' effects in balsam poplar rooting. *Silvae Genet.* 38: 62-65.
- Farrar, J.L. 1995. *Trees in Canada*. Fitzhenry & Whiteside/Canadian Forest Service, Markham and Ottawa.
- Fechner, G.H., Burr, K.E., and Myers, J.F. 1981. Effects of storage, temperature, and moisture stress on seed germination and early seedlings development of trembling aspen. *Can. J. For. Res.* 11: 718-722.
- Finch, D.M., and Ruggiero, L.F. 1993. Wildlife habitats and biological diversity in the Rocky Mountains and the northern Great Plains. *Natural Areas Journal* 13: 191-203.
- Foster, G.S. 1985. Genetic parameters for two eastern cottonwood populations in the lower Mississippi Valley. In *Proceedings of the 18th Southern Forest Tree Improvement Conference, 21-23 May 1985, Long Beach, MS*. Edited by R.C. Schmidting and M.M. Griggs. pp. 258-266.
- Foster, G.S. 1986. Provenance variation of eastern cottonwood in the lower Mississippi Valley. *Silvae Genet.* 35: 32-38.
- Foster, G.S., and Shaw, D.V. 1988. Using clonal replicates to explore genetic variation in a perennial plant species. *Theor. Appl. Genet.* 76: 788-794.
- Fowells, H.A. 1965. *Silvics of forest trees of the United States*. Agricultural Handbook No. 271, Forest Service, USDA, Washington, DC. 762 pp.
- French, J.R., and Hart, J.H. 1978. Variation in resistance of trembling aspen to *Hypoxylon mammatum* identified by inoculating naturally occurring clones. *Phytopathology*, 68: 485-489.
- Fr hlich, H., and van der Meiden, H.A. 1979. Propagation of poplars: nursery techniques. In *Poplars and willows in wood production and land use*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. pp. 88-106.
- Fr hlich, H.J., and Weisgerber, H. 1985. Research on *in vitro* techniques within the framework of poplar breeding - results and future trends. *Silvae Genet.* 34: 132-137.
- Furniss, R. L. and Carolin, V. M. 1977. *Western Forest Insects*. USDA Forest Service Miscellaneous Publication No. 1339.
- Gallo, L.A., Stephan, B.R., and Krusche, D. 1985. Genetic variation of *Melampsora* leaf rust resistance in progenies of crossings between and within *Populus tremula* and *P. tremuloides* clones. *Silvae Genet.* 34: 208-214.
- Grant, M.C., and Mitton, J.B. 1979. Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. *Evolution*, 33: 914-918.
- Grant, M.C., Mitton, J.B., and Linhart, Y.B. 1992. Even larger organisms. *Nature*, 360: 216.
- Guries, R.P., and Stettler, R.F. 1976. Prefertilization barriers to hybridization in the poplars. *Silvae Genet.* 25: 37-43.
- Hall, R.B., Colletti, J.P., Schultz, R.C., Faltonson, R.R., Kolison, S.H., Jr., Hanna, R.D., Hillson, T.D., and Morrison, J.W. 1989. Commercial-scale vegetative propagation of aspens. In *Proceedings of Aspen Symposium, 25-27 July 1989, Duluth, MN*. Gen. Tech. Rep. NC-140, USDA

Forest Service, Duluth, MN. pp. 211-219.

Heilman, P.E., and Stettler, R.F. 1985. Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. II. Biomass production in a 4-year plantation. *Can. J. For. Res.* 15: 384-388.

Heilman, P.E., Hinkley, T.M., Roberts, D.A., and Ceulemans, R. 1996. *Production physiology*. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON. pp. 459-489.

Heimbürger, C. 1936. Report on poplar hybridization. *For. Chron.* 12: 285-290.

Heimbürger, C. 1968. Poplar breeding in Canada. In *Growth and utilization of poplars in Canada*. Publ. No. 1205, Can. For. Bra. pp. 88-100.

Hellum, A.K. 1973. Seed storage and germination of balsam poplar. *Can. J. Plant Sci.* 53: 227-228.

Hepting, G. H. 1971. Diseases of Forest Shade Trees of the United States. USDA Forest Service Agricultural Handbook No. 386.

Hiratsuka, Y. 1987. Forest Tree Diseases of the Prairie Provinces. *Can. For. Serv., North For. Cent., Edmonton, Alberta. Inf. Rep. NOR-X-286*. ISBN 0-662-15281-6, ISSN 0704-7673.

Hsiang, T., Chastagner, G.A., Dunlap, J.M., and Stettler, R.F. 1993. Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. VI. Field susceptibility of seedlings to *Melampsora occidentalis* leaf rust. *Can. J. For. Res.* 23: 436-441.

Hyun, J.O., Rajora, O.P., and Zsuffa, L. 1987. Genetic variation in trembling aspen in Ontario based on isozyme studies. *Can. J. For. Res.* 17: 1134-1138.

Istedt, B., and Gullberg, U. 1993. Genetic variation in a 26-year-old hybrid aspen trial in southern Sweden. *Scand. J. For. Res.* 8: 185-192.

[IPC] International Poplar Commission. 1992. Proceedings Working Party on Breeding and Selection of Poplars and Willows, 19th Session IPC, Zaragoza, Spain, 22-25 September 1992. International Poplar Commission.

[IPC] International Poplar Commission. 1996. Synthesis of national reports on activities related to poplar and willow areas, production, consumption and the functioning of the National Poplar Commissions. Secretariat Note, 20th Session, Budapest, Hungary, 2-4 October 1996, International Poplar Commission. 10 pp.

Jackson, D.I., and Sweet, G.B. 1972. Flower initiation in temperate wood plants: a review based largely on the literature of conifers and deciduous fruit trees. *Horticult. Abstr.* 42: 9-24.

Jelinski, D.E., and Cheliak, W.M. 1992. Genetic diversity and spatial subdivision of *Populus tremuloides* (Salicaceae) in a heterogeneous landscape. *Amer. J. Bot.* 79: 728-736.

Johnson, R.L. 1990. *Populus heterophylla* L. Swamp cottonwood. In *Silvics of North America*. Vol. 2, Hardwoods. Edited by R.M. Burns and B. H. Honkala. Agriculture Handbook 654, Forest Service, USDA, Washington, DC. pp. 551-554.

Jokela, J.J. 1966. Incidence and heritability of *Melampsora* rust in a seedling plantation of hybrid poplar. In *Breeding pest resistant trees*. Edited by H.D. Gerhold, E.J. Schriener, R.E. McDermott and J.A. Winieski. Pergamon Press, Oxford, UK. pp. 111-117.

Jones, J.R. 1985. Distribution. In *Aspen: ecology and management in the western United States*. Edited by N.V. DeByle and R.P. Winokur. Gen. Tech. Rep. RM-119, USDA Forest Service, Fort Collins, CO. pp. 9-10.

Kaul, R.B. 1995. Reproductive structure and organogenesis in a cottonwood, *Populus deltoides* (Salicaceae). *Int. J. Plant Sci.* 156: 172-180.

Kay, C.E. 1993. Aspen seedlings in recently burned areas of Grand Teton and Yellowstone National Parks. *Northwest Sci.* 67: 94-104.

Keenan, T.J., and Cwynar, L.C. 1992. Late Quaternary history of black spruce and grasslands in southwest Yukon Territory. *Can. J. Bot.* 70: 1336-1345.

Kemperman, J.A., and Barnes, B.V. 1976. Clone size in American aspens. *Can. J. Bot.* 54: 2603-2607.

Khosla, P.K., and Khurana, K.D. 1982. Evolution of genus *Populus* L. and systematic placement of *P. ciliata* Wall. ex Royle. *J. Tree Sci.* 1: 81-87.

Knopf, E.L., Johnson, R.R., Rich, T., Samson, F.B., and Szaro, R.C. 1988. Conservation of riparian ecosystems in the United States. *Wilson Bull.* 100: 272-284.

Knox, R.B. 1984. Pollen-pistil interactions. In *Cellular interactions*. Edited by H.F. Linskens and J. Heslop-Harrison. Springer Verlag, Berlin. pp. 508-608.

Knox, R.B., Willing, R.R., and Pryor, L.D. 1972. Interspecific hybridization in poplars using recognition pollen. *Silvae Genet.* 21: 65-69.

Knox, R.B., Gaget, M., and Dumas, C. 1987. Mentor pollen techniques. *Int. Rev. Cytol.* 107: 315-332.

Kouider, M., Skirvin, R.M., Saladin, K.P., Dawson, J.O., and Jokela, J.J. 1984. A method to culture immature embryos of *Populus deltoides* in vitro. *Can. J. For. Res.* 14: 956-958.

Krřssmann, G. 1985. Manual of cultivated broad-leaved trees and shrubs. Vol. II, E-PRO. Timber Press, Portland, OR. 445 pp. [Translated by M.E. Epp from the 1977 German edition]

Laidly, P.R. 1990. *Populus grandidentata* Michx. Bigtooth aspen. In *Silvics of North America*. Vol. 2, Hardwoods. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala. Agriculture Handbook 654, Forest Service, USDA, Washington, DC. pp. 544-550.

Legionnet, A., Faivre-Rampant, P. Villar, M. and LeffIvre, F. 1997. Sexual and asexual reproduction in natural stands of *Populus nigra*. *Bot. Acta* 110: 257-263.

Larsen, C.S. 1956. Genetics in silviculture. Oliver and Boyd, Edinburgh. [Translated by M.L. Anderson]

Lerner, I.M. 1958. The genetic basis of selection. John Wiley & Sons, New York. 298 pp.

Lester, D.T. 1963a. Floral initiation and development in quaking aspen. *For. Sci.* 9: 323-329.

Lester, D.T. 1963b. Variation in sex expression in *Populus tremuloides* Michx. *Silvae Genet.* 12: 141-151.

Li, B. 1995. Aspen improvement strategies for western Canada - Alberta and Saskatchewan. *For. Chron.* 71: 720-724.

Li, B., and Wyckoff, G.W. 1991. A breeding strategy to improve aspen hybrids for the University of Minnesota Aspen/Larch Genetics Cooperative. In *Proceedings of the International Energy Agency 1991 Joint Meeting of the Task V Activity Groups on Exchange of Genetic*

Material, Disease/Management, and Joint Trials of *Alnus*, *Populus*, and *Salix*, 22-27 August, 1991. Iowa State University, Ames, Iowa. pp. 33-41.

- Li, B., Wyckoff, G.W., and Einspahr, D.W. 1993. Hybrid aspen performance and genetic gains. *North. J. Appl. For.* 10: 117-122.
- Lindsey, J.P., and Gilbertson, R.L. 1978. Basidiomycetes that decay aspen in North America. *Bibl. Mycol.* 63: 1-406.
- Lund, S.T., Furnier, G.R., and Mohn, C.A. 1992. Isozyme variation in quaking aspen in Minnesota. *Can. J. For. Res.* 22: 521-524.
- Manion, P.D., and Griffin, D.H. 1986. Sixty-five years of research on *Hypoxylon canker* of aspen. *Plant Disease*, 70: 803-808.
- Martinsen, G.D., and Whitham, T.G. 1994. More birds nest in hybrid cottonwoods. *Wilson Bull.* 106: 474-481.
- McDonough, W.T. 1979. Quaking aspen - seed germination and early seedling growth. *Res. Pap. INT-234*, USDA For. Serv., Ogden, UT. 13 pp.
- McDonough, W.T. 1985. Sexual reproduction, seeds and seedlings. *In Aspen: ecology and management in the western United States*. Edited by N.V. DeByle and R.P. Winokur. *Gen. Tech. Rep. RM-119*, USDA Forest Service, Fort Collins, CO.
- McLetchie, D.N., Tuskan, G.A., and Dietrichson, J. 1994. Gender determination in *Populus*. *Norwegian J. Agric. Sci.* 18: 57-66.
- Melchior, G.H. 1967. Zwei Funde von Zwitterigkeit an Pappeln der Sektion *Aigeiros*. *Silvae Genet.* 16: 77-80.
- Melchior, G.H., and Seitz, F.W. 1968. Interspezifische Kreuzungssterilität innerhalb der Pappelsektion *Aigeiros*. *Silvae Genet.* 17: 88-93.
- Michler, C. H. and Bauer, E.O. 1991. High frequency comatic embryogenesis from leaf tissue of *Populus* spp. *Plant Science* 77: 111-118.
- Mitton, J.B., and Grant, M.C. 1980. Observations on the ecology and evolution of quaking aspen *Populus tremuloides*, in the Colorado front range. *Amer. J. Bot.* 67: 202-209.
- Mitton, J.B., and Grant, M.C. 1996. Genetic variation and the natural history of quaking aspen. *BioScience*, 46: 25-31.
- Mohn, C.A., and Randall, W.K. 1971. Inheritance and correlation of growth characters in *Populus deltoides*. *Silvae Genet.* 20: 182-184.
- Mohn, C.A., and Randall, W.K. 1973. Interaction of cottonwood clones with site and planting year. *Can. J. For. Res.* 3: 329-332.
- Mohrdiek, O. 1983. Discussion: future possibilities for poplar breeding. *Can. J. For. Res.* 13: 465-471.
- Morley, P.M., and Balatinecz, J.J. 1993. Poplar utilization in Canada: past, present and future. *For. Chron.* 69: 46-52.
- Mzhle Larsen, C. 1960. L'Amélioration du peuplier par voie génétique. Extrait de bulletin de la Société Royale Forestière de Belgique, Mars-Avril: 48 pp.
- Müntzing, A. 1936. The chromosomes of a giant *Populus tremula*. *Hereditas*, 21: 383-393.
- Muller, C., and Tessier du Cros, E. 1982. Storage of *Populus nigra* seed for five years. *Ann. Sci. For.* 39: 179-185.
- Mullin, T.J., and Park, Y.S. 1992. Estimating genetic gains from alternative breeding strategies for clonal forestry. *Can. J. For. Res.* 22: 14-23.
- Nagaraj, M. 1952. Floral morphology of *Populus deltoides* and *P. tremuloides*. *Bot. Gaz.* 114: 222-243.
- Nelson, C.D., and Tauer, C.G. 1987. Genetic variation in juvenile characters of *Populus deltoides* Bartr. from the southern Great Plains. *Silvae Genet.* 36: 216-221.
- Neuman, D.S., Wagner, M., Braatne, J.H., and Howe, J. 1996. Stress physiology – abiotic. *In Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON. pp. 423-458.
- Newcombe, G. 1996. The specificity of fungal pathogens of *Populus*. *In Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON. pp. 223-246.
- Ostry, M.E., and McNabb, H.S., Jr. 1986. *Populus* species and hybrid clones resistant to *Melampsora*, *Marssonina*, and *Septoria*. *Res. Pap. NC-272*, North Central Forest Experiment Station, USDA Forest Service. 6 pp.
- Owens, J.N., and Blake, M.D. 1985. Forest tree seed production. *Inform. Rep. PI-X-53*, Petawawa National Forestry Institute, Can. For. Serv., Chalk River, ON. 161 pp.
- Pauley, S.S. 1950. Flowering habits in *Populus*. *Genetics*, 35: 684. [abstract]
- Perala, D.A. 1990. *Populus tremuloides* Michx. Quaking aspen. *In Silvics of North America. Vol. 2, Hardwoods*. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala. Agriculture Handbook 654, Forest Service, USDA, Washington, DC. pp. 555-569.
- Peterson, E.B., Peterson, N. M., and McLennan, D. S. 1996 (March). Black Cottonwood and Balsam Poplar Manger's Handbook for British Columbia. FRDA Report #250. ISSN 0-7726-2952-8.
- Peto, F.H. 1938. Cytology of poplar species and natural hybrids. *Can. J. Res. (Sec. C)* 16: 445-455.
- [PCC] Poplar Council of Canada. 1996a. Activities related to poplar and willow cultivation, exploitation and utilization. Canadian report to the 20th session of the International Poplar Commission, Canadian Forest Service, Poplar Council of Canada, Ottawa, ON. 12 pp.
- [PCC] Poplar Council of Canada. 1996b. Environmental and social issues in poplar and willow growing and utilization. Canadian report on the theme of the 20th session of the International Poplar Commission, Canadian Forest Service, Poplar Council of Canada, Ottawa, ON. 12 pp.
- Pinon, J. 1992a. Variability in the genus *Populus* in sensitivity to rusts. *Silvae Genet.* 41: 25-34.
- Pinon, J. 1992b. Frequency and evolution of *Melampsora larici-populina* Klebahn races in North-Western France. *Ann. Sci. For.* 49: 1-15.
- Pinon, J. 1995. Présence en France d'une nouvelle race de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille foliaire des peupliers cultivés. *Rev. For. Fr.* 47: 230-234.
- Pinon, J. and Frey, P. 1997. Structure of *Melampsora larici-populina* populations on wild and cultivated poplar. *Eur. J. Plant. Pathol.* 103: 159-173.
- Pinon, J. and Valadon, A. 1997. Comportement des cultivars de peupliers commercialisables dans l'union Européenne vis-à-vis de quelques parasites majeurs. *Ann. Sci. For.* 54: 19-38.
- Rajora, O.P., Zsuffa, L., and Dancik, B.P. 1991. Allozyme and leaf morphological variation of eastern cottonwood at the northern limits of its range in Ontario. *For. Sci.* 37: 688-702.
- Rajora, O.P., Zsuffa, L., and Yeh, F.C. 1994. Variation, inheritance and correlations of growth characters and *Melampsora* leaf rust resis-

tance in full-sib families of *Populus*. *Silvae Genet.* 43: 219-226.

Randall, W.K., and Cooper, D.T. 1973. Predicted genotypic gain from cottonwood clonal tests. *Silvae Genet.* 22: 165-167.

Raquin, C., Troussard, L., and Villar, M. 1993. In-ovary embryo culture as a tool for poplar hybridization. *Can. J. Bot.* 71: 1271-1275.

Reighard, G.W., and Hanover, W. 1985. Progeny testing of native aspens and their hybrids for biomass production in Michigan. In *Proceedings 29th Northeastern Forest Tree Improvement Conference*, Morgantown, WV, 1984. pp. 5-22.

Riemenschneider, D.E., and McMahon, B.G. 1993. Genetic variation among Lake States balsam poplar populations is associated with geographic origin. *For. Sci.* 39: 130-136.

Riemenschneider, D.E., McMahon, B.G., and Ostry, M.E. 1992. Use of selection indices to increase tree height and to control damaging agents in 2-year-old balsam poplar. *Can. J. For. Res.* 22: 561-567.

Riemenschneider, D.E., McMahon, B.G., and Ostry, M.E. 1994. Population-dependent selection strategies needed for 2-year-old black cottonwood clones. *Can. J. For. Res.* 24: 1704-1710.

Riemenschneider, D.E., Stelzer, H.E., and Foster, G.S. 1996. Quantitative genetics of poplars and poplar hybrids. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council Canada, Ottawa, ON. pp. 159-181.

Roberts, M.R., and Richardson, C.J. 1985. Forty-one years of population change and community succession in aspen forests on four soil types, northern lower Michigan, USA. *Can. J. Bot.* 63: 1641-1651.

Rogers, D.L., Stettler, R.F., and Heilmann, P.E. 1989. Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. III. Structure and pattern of variation in a 3-year field test. *Can. J. For. Res.* 19: 372-377.

Romme, W.H., Turner, M.G., Wallace, L.L., and Walker, J.S. 1995. Aspen, elk, and fire in northern Yellowstone National Park. *Ecology*, 76: 2097-2106.

Rood, S.B., Campbell, J.S., and Despina, T. 1986. Natural poplar hybrids from southern Alberta. I. Continuous variation for foliar characteristics. *Can. J. Bot.* 64: 1382-1388.

Rougier, M., Jnoud, N., Said, C., Russell, S., and Dumas, C. 1992. Interspecific incompatibility in *Populus*: inhibition of tube growth and behaviour of the male germ unit in *P. deltoides* X *P. alba*. *Protoplasma*, 168: 107-112.

Sargent, C.S. 1965. *Manual of the trees of North America (exclusive of Mexico)*. Dover, New York. 934 pp.

Savka, M.A., Dawson, J.O., Jokela, J.J., and Skirvin, R.M. 1987. A liquid culture method for rescuing immature embryos of eastern cottonwood. *Plant Cell Tissue Org. Cult.* 10: 221-226.

Schier, G.A. 1973. Origin and development of aspen root suckers. *Can. J. For. Res.* 3: 45-53.

Schier, G.A., Jones, J.R., and Winokur, R.P. 1985. Vegetative regeneration. In *Aspen: ecology and management in the western United States*. Edited by N.V. DeByle and R.P. Winokur. Gen. Tech. Rep. RM-119, USDA Forest Service, Fort Collins, CO.

Schnekenburger, F., and Farmer, R.E., Jr. 1989. Genetic variance in growth of balsam poplar under 16- and 8-hour photosynthetic periods. *For. Sci.* 35: 903-919.

Schreiner, E.J. 1974. *Populus L. - Poplar*. In *Seeds of woody plants in the United States*. Edited by C.S. Schopmeyer. Agricultural Handbook No. 450, Forest Service, USDA, Washington, DC. pp. 645-655.

Seitz, F.W. 1958. Fr hthreibernversuche mit Bl hreisern der Aspe. *Silvae Genet.* 7: 102-105.

Smit, B.A. 1988. Selection of flood-resistant and susceptible seedlings of *Populus trichocarpa* Torr. & Gray. *Can. J. For. Res.* 18: 271-275.

Smith, E.C. 1943. A study of the cytology and speciation in the genus *Populus*. *J. Arnold Arboretum* 24: 275-304.

Smith, J.H.G. 1957. Some factors indicative of site quality for black cottonwood (*Populus trichocarpa* Torr. and Gray). *J. For.* 55: 578-580.

Smith, R.L., and Symata, K.J. 1990. Evolution of *Populus nigra* (sect. *Aigeiros*): introgressive hybridization and the chloroplast contribution of *Populus alba* (sect. *Populus*). *Amer. J. Bot.* 77: 1176-1187.

Stanton, B.J., and Villar, M. 1996. Controlled reproduction of *Populus*. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council Canada, Ottawa, ON. pp. 113-138.

Steenackers, V. 1996. Towards a global management of poplar genetic resources. Presentation at 20th Session of the International Poplar Commission, Budapest, Hungary, 1-4 October 1996, International Poplar Commission. 11 pp.

Stettler, R.F. 1968. Irradiated mentor pollen: its use in remote hybridization of black cottonwood. *Nature*, 219: 746-747.

Stettler, R.F., and Ager, A.A. 1984. Mentor effects in pollen interactions. In *Cellular interactions*. Edited by H.F. Linskens and J. Heslop-Harrison. Springer Verlag, Berlin. pp. 609-623.

Stettler, R.F., Koster, R., and Steenackers, V. 1980. Interspecific crossability studies in poplars. *Theor. Appl. Genet.* 58: 273-282.

Stettler, R.F., Fenn, R.C., Heilman, P.E., and Stanton, B.J. 1988. *Populus trichocarpa* X *Populus deltoides* hybrids for short rotation culture: variation patterns and 4-year field performance. *Can. J. For. Res.* 18: 745-753.

Stettler, R.F., Bradshaw, H.D., Jr., Heilman, P.E., and Hinkley, T.M. 1996a. *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. NRC Research Press, National Research Council Canada, Ottawa, ON. 539 pp.

Stettler, R.F., Zsuffa, L., and Wu, R.L. 1996b. The role of hybridization in the genetic manipulation of *Populus*. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council Canada, Ottawa, ON. pp. 87-112.

Stout, A.B., and Schreiner, E.J. 1933. Results of a project in hybridizing poplars. *J. Hered.* 24: 217-227.

Tauer, C.G. 1979. Seed tree, vacuum, and temperature effects on eastern cottonwood seed viability during extended storage. *For. Sci.* 25: 112-114.

Terrasson, D., Picon, J., and RidO, M. 1988. L'infection naturelle de *Populus trichocarpa* par *Hypoxylon mammatum*. *Rev. For. Fr.* 40: 126-130.

Thielges, B.A. 1985. Breeding poplars for disease resistance. *Forestry Paper 56*, FAO, Rome. 66 pp.

- Thielges, B.A., and Adams, J.C. 1975. Genetic variation and heritability of *Melampsora* leaf rust resistance in eastern cottonwood. *For. Sci.* 21: 278-282.
- Thomas, G.P., Etheridge, D.E., and Paul, G. 1960. Fungi and decay in aspen and balsam poplar in the boreal forest region, Alberta. *Can. J. Bot.* 38: 459-466.
- Turok, J., LefIvre, F., de Vries, S. and Toth, B. 1997 *Populus nigra* network. Report of the third meeting, 5-7 October 1996, Saver, Hungary, IPGRI, Rome, Italy. 27p.
- USDA Forest Service, 1979. A Guide to Common Insects and Diseases of Forest Trees in the Northeastern United States. USDA Forest Service, Northeast. Area State Priv. For. Publ. NA-FR-4 (Address: Northeastern Area, State and Private Forestry, 370 Reed Road, Broomal, PA 19008).
- Valentine, F.A. 1962. Natural variation in specific gravity in *Populus tremuloides* in northern New York. In Proceedings 9th Northeastern Forest Tree Improvement Conference, 1961. pp. 17-24.
- van Buijtenen, J.P., and Einspahr, D.W. 1959. Note on the presence of sex chromosomes in *Populus tremuloides*. *Bot. Gaz.* 121: 60-61.
- van Buijtenen, J.P., Einspahr, D.W., and Joranson, P.N. 1959. Natural variation in *Populus tremuloides* Michx. *Tappi* 42: 819-823.
- Viereck, L.A., Dyrness, C.T., van Cleve, K., and Foote, M.J. 1983. Vegetation, soils, and forest productivity in selected forest types in interior Alaska. *Can. J. For. Res.* 13: 703-720.
- Villar, M., Gaget, M. and Dumas, C. 1987a The route of pollen tube from stigma to ovule in *Populus nigra*: a new look. *Ann. Sci. For.* 44:259-264.
- Villar, M. Gaget, M. Said, C., Knox, R. B., and Dumas, C. 1987b Incompatibility in *Populus* : structura and cytochemical characteristics of the receptive stigmas of *Populus alba* and *Populus nigra*. *J. Cell. Sci.* 87:483-490.
- Villar, M., Gaget, M., Rougier, M., and Dumas, C. 1993. Pollen-pistil interactions in *Populus* : beta galactosidase activity associated with pollen tube growth in the crosses *P. nigra* x *P. nigra* and *P. nigra* .x *Palba*. *Sex. Plant Reprod.* 65:249-256.
- Villar, M., LefIvre, F., Bradshaw, H. D., Teissier du Cros, E. 1996. Molecular genetics of rust resistance in poplars (*Melaampsora larici-populina* Kleb/*Populus* sp.) by bulked segregant analysis in a 2 x 2 factorial mating design. *Genetics* 143: 531-536.
- Villar, M., Gaget-Faurobert, M. 1996. Mentor Effects in pistil-mediated pollen-pollen interactions. In "Pollen biotechnology for Crop Production and Improvement." K. R. Shivanna and W. K. Sawhney Edited by Cambridge University Press, new York, pp. 315-322.
- Walker, L.R., and Chapin, F.S., III. 1986. Physiological controls over seedling growth in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology*, 67: 1508-1523.
- Walker, L.R., Zasada, J.C., and Chapin, F.S., III. 1986. The role of life history processes in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology*, 67: 1243-1253.
- Wang, S. 1996. Approaching poplar's functions in the improvement of environment in China's Tree North Shelterbelt System. In Environmental and social issues in poplar and willow cultivation and utilization. Proceedings 20th Session of the International Poplar Commission, Budapest, 1-4 October 1996. Vol. 1. Edited by I. Bach. International Poplar Commission, FAO, Budapest. pp. 500-503.
- Waterman, A.M. 1957. Canker and dieback of poplars caused by *Dothichiza populea*. *For. Sci.* 3: 175-183.
- Weber, J.C., Stettler, R.F., and Heilman, P.E. 1985. Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. I. Morphology and phenology of 50 native clones. *Can. J. For. Res.* 15: 376-383.
- Weisgerber, H., Kowanatzki, D., and Mussong, M. 1995. Natural poplar resources in China and their significance for breeding and afforestation. *Silvae Genetica*, 44:298-303.
- Whitecross, M.I., and Willing, R.R. 1975. Hybridization of incompatible poplars following solvent treatment of stigmas. *Experimentia*, 31: 651-653.
- Whitham, T.G. 1989. Plant hybrid zones as sinks for pests. *Science*, 244: 1490-1493.
- Whitham, T.G., Floate, K.D., Martinsen, G.D., Driebe, E.M., and Keim, P. 1996. Ecological and evolutionary implications of hybridization: *Populus*-herbivore interactions. In *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON. pp. 247-275.
- Widin, K.D., and Schipper, A.L., Jr. 1981. Epidemiology and impact of *Melampsora medusae* leaf rust infection on yield of hybrid poplars in the north-central United States. *Eur. J. For. Path.* 11: 438-448.
- Wilcox, J.R., and Farmer, R.E., Jr. 1967. Variation and inheritance of juvenile characters of eastern cottonwood. *Silvae Genet.* 16: 162-165.
- Wilcox, J.R., and Farmer, R.E., Jr. 1968. Heritability and C effects in early root growth of eastern cottonwood cuttings. *Heredity*, 23: 239-245.
- Willing, R.R., and Pryor, L.D. 1976. Interspecific hybridization in poplar. *Theor. Appl. Genet.* 47: 141-151.
- Wright, J.W. 1976. Introduction to forest genetics. Academic Press, New York. 463 pp.
- Wu, R.-L. 1994a. Quantitative genetics of yield breeding for *Populus* short-rotation culture. II. Genetic determination and expected selection response of tree geometry. *Can. J. For. Res.* 24: 155-165.
- Wu, R.-L. 1994b. Quantitative genetics of yield breeding for *Populus* short rotation culture. III. Efficiency of indirect selection on tree geometry. *Theor. Appl. Genet.* 88: 803-811.
- Yeh, F.C., Chong, D.K.X., and Yang, R.C. 1995. RAPD variation within and among natural populations of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) from Alberta. *J. Hered.* 86: 454-460.
- Ying, C.C., and Bagley, W.T. 1976. Genetic variation in eastern cottonwood in an eastern Nebraska provenance study. *Silvae Genet.* 25: 67-73.
- Ying, C.C., and Bagley, W.T. 1977. Variation in rooting capacity of *Populus deltoides*. *Silvae Genet.* 26: 204-207.
- Zasada, J.C., and Phipps, H.M. 1990. *Populus balsamifera* L. Balsam poplar. In *Silvics of North America*. Vol. 2, Hardwoods. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala. Agriculture Handbook 654, Forest Service, USDA, Washington, DC. pp. 518-529.
- Zsuffa, L. 1971. A rapid method for vegetative propagation of aspens and their hybrids. *For. Chron.* 47: 36-39.

- Zsuffa, L. 1975. A summary review of interspecific breeding in the genus *Populus* L. In Proceedings 14th meeting of the Canadian Tree Improvement Association, part 2. Dept. Environment, Canadian Forestry Service, Ottawa. pp. 107-123.
- Zsuffa, L. 1993. Proposal for establishment and implementation of a certification service for poplar and willow planting stool. Poplar Council of Canada Newsletter 4: 4-6.
- Zsuffa, L., Sennerby-Forsse, L., Weisgerber, H., and Hall, R.B. 1993. Strategies for clonal forestry with poplars, aspens and willows. In Clonal forestry II: Conservation and application. Edited by M.R. Ahuja and W.J. Libby. Springer-Verlag, Berlin. pp. 91-119.
- Zsuffa, L., Giordano, E., Pryor, L.D., and Stettler, R.F. 1996. Trends in poplar culture: some global and regional perspectives. In Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw Jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON. pp. 515-539.
- Zsuffa, L. 1971. Summary report on poplar and pine breeding in 1968 and 1969. In Proc. 12th Meet. Comm. Forest Tree Breed. Can., Part 2. pp. 53-63.
- Baucher, M., Chabbert, B., Pilate, G., Van Doorselaere, J., Trollier, M-T., Petit-Conil, M. Cornu, D., Monties, B., Van Montagu, M., InzO, D., Jouanin, L., and Boerjan, W. 1996. Red xylem and higher lignin extractability by down-regulating a cinnamyl alcohol dehydrogenase in poplar. *Plant Physiol.* 112: 1479-1490
- Brasiliero, A. C. M., Tourneur, C., LepIO, J. C. Combes, V. and Jouanin, L. 1992. Expression of the mutant *Arabidopsis thaliana* acetolactate synthase gene confers chlorosulfuron resistant to transgenic poplar plants. *Transgenic Res.* 1: 133-141.
- Fillatti, J. J., Sellmer, J., McCown, B., Haissig, B. and Comai, L. 1987. *Agrobacterium*-mediated transformation and regeneration of *Populus*. *Mol. Gen. genet.* 206:192-199.
- Jouanin, L., Brasiliero, A. C. M., LepIO, J. C., Pilate, G. and Cornu, D. 1993. Genetic transformation. A short review of methods and their applications, results and perspectives for forest trees. *Ann. Sci. For.* 50: 325-336.
- LepIO, J. C., Brasiliero, A. C. M., Michel, M. F., Delmotte, F. and Jouanin, L. 1992. Transgenic poplars: expression of chimeric genes using four different constructs. *Plant Cell Rep.* 11: 137-141.
- LepIO, J. C., Bonade-Bottino, M., Augustin, S., Pilate, G., Letan, V. D., Delplanque, A. Cornu, D. and Jouanin, L. 1995. Toxicity to *Chrysomela tremulae* (coleoptera: chrysomelidae) of transgenic poplars expressing a cysteine proteinase inhibitor. *Mol. Breeding* 1: 319-328.
- LepIO, J. C., Pilate, G. and Jouanin, L. 1998. Genetic transformation of poplar. In *Biotechnology in Agriculture and Forestry*, vol. 44, Edited by Bajaj, Springer Verlag, Berlin, New-York (in press).
- Pilate, G., Ellis, D. and Hawkins, S. 1997. Transgene expression in field-grown poplar. In Klopfenstein, N. B. Chun, Y. W., Kim, M. S. and Ahuja, M. R. Edited by Microporopation, Genetic Engineering, and Molecular Biology of *Populus*. USDA Forest Service - in press.
- Robinson, D. J., McCown, B. H. and Raffa, K. F. 1994. responses of gypsy moth (*Lepidoptera* Lymantriidae) and forest tent caterpillar (*Lepidoptera*: Lasiocampidae) to transgenic poplar, *Populus* spp., containing a *Bacillus thuringiensis* delta-endotoxin gene. *Env. Entomol.* 23: 1030-1041
- Strohm, M. Jouanin, L. Kunert, K. J., Pruvost, C. Polle, A., Foyer, C. H. and Rennenberg, H. 1995. Regulation of glutathione synthesis in