

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТИ ТОПОЛЕЙ ПО СОДЕРЖАНИЮ КРАХМАЛА В ТКАНЯХ ПОБЕГОВ

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

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, 603107, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 97

lesfak@mail.ru

Изучена наследственная обусловленность видоспецифичности восьми видов тополей по содержанию крахмала в тканях их побегов. Объектами исследований выступали: тополь белый пирамидальный (*P. alba* L., *f. pyramidalis*); тополь черный (*P. nigra* L.); тополь черный пирамидальный (*P. nigra*, *var. italica* Münchh.); тополь китайский (*P. Simonii* Carr.); тополь бальзамический (*P. balsamifera* L.); тополь лавролистный (*P. laurifolia* Ledeb.); тополь белый (*P. alba* L.); осина (*P. tremula* L.). Концентрацию крахмала в различных тканях годичных побегов устанавливали в ходе микроскопических исследований с гистохимическим окрашиванием препаратов. Статистическая обработка фактического материала выполнена с привлечением однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа. Установлено, что виды тополей различались по наличию крахмала в разных тканях. Тополь белый пирамидальный и его типичная форма проявили сходство между собой по его содержанию. Осина отличалась от них несколько большим количеством этого вещества. Виды, входящие в одну секцию, имели большее сходство между собой при заметном отличии от представителей других секций. Разница в оценках между секциями черных и бальзамических тополей менее заметна, чем между каждой из этих секций и белыми тополями. Влияние генотипа на формирование физиологических различий достигает 72 %. Различия между учетными деревьями одного вида выражены в меньшей мере, чем между сравниваемыми таксономическими группами, и не достигают уровня существенных. Видоспецифичность тополей, произрастающих в Нижегородской области, по физиологическим характеристикам, связанным с содержанием крахмала в тканях их побегов, имеет наследственную обусловленность.

Ключевые слова: тополь, ткани побега, гистохимия, крахмал, двухфакторный дисперсионный анализ, видоспецифичность

Ссылка для цитирования: Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов П.В. Наследственная обусловленность видоспецифичности тополей по содержанию крахмала в тканях побегов // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2021. Т. 25. № 1. С. 22–31. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-1-22-31

Широкое распространение и многообразие форм хозяйственного использования тополей (*Populus* L.) обусловили их продолжительные и разносторонние исследования у нас в стране [1–3] и за ее пределами [4–11]. На современном этапе это такие прогрессивные направления биологической науки как: биорегуляция растительного организма [12, 13], биотехнологии [14–16], геномика [7, 17, 18], геновая модификация древесных пород [19–22]. Сохраняют свои позиции работы по физиологии тополей [9, 23], однако отечественных публикаций на эту тему не много.

Успешность распространения рассматриваемого рода практически на всех континентах [4, 5, 8], высокая эффективность их хозяйственного использования [1, 3, 7, 11, 19, 24–26] во многом детерминированы его биологическими особенностями, полиморфизмом и выраженной экологической пластичностью. Последняя отражается в широком диапазоне многочисленных физиологических реакций, обеспечивая резистентность к лимитирующим факторам и надежную адаптацию к локальным условиям мест обитания [6, 10, 27–30]. Классические представления о систематическом устройстве рода тополь базируются на его многочисленных морфологических признаках [1–5]. Попыток рассмотреть данный вопрос с

позиций физиологической видоспецифичности и степени наследственной обусловленности ее фенотипических проявлений пока еще мало [9, 12, 17, 31].

Цель работы

Цель работы — установление наследственной обусловленности видоспецифичности тополей по содержанию крахмала в тканях их побегов.

Материалы и методы

При проведении исследований были учтены основные требования к организации опыта: его типичность, пригодность, целесообразность и надежность, соблюдение принципа единственного логического различия и рендомизированного выбора объектов. Дифференцирующее влияние хронографических и экологических факторов нивелировалось одновременным отбором и однотипностью биологических проб у всех учетных растений, введением в схему опыта только одновозрастных деревьев, произрастающих в одинаковых почвенно-климатических условиях и находящихся в одинаковом фенологическом состоянии. Нормально развитые однолетние побеги для гистохимического анализа отбирались в периферии хорошо освещенного участка среднего

пояса кроны. Методическая схема обеспечила решение поставленных статистических задач с помощью однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа [32–36].

В качестве объекта исследований выбраны восемь видов из трех секций рода тополь (*Populus* L.). Им присвоены метки: вид 1 — тополь белый пирамидальный (*P. alba* L., *f. pyramidalis*); вид 2 — тополь черный, или осокорь (*P. nigra* L.); вид 3 — тополь черный пирамидальный, или итальянский (*P. nigra*, *var. italica* Münchh.); вид 4 — тополь Симони (*P. Simonii* Carr.); вид 5 — тополь бальзамический (*P. balsamifera* L.); вид 6 — тополь лавролистный (*P. laurifolia* Ledeb.); вид 7 — тополь белый (*P. alba* L.); вид 8 — осина (*P. tremula* L.). Они представляли следующие таксономические подразделения рода: секция черные или дельтовидные тополя (*Aigeiros*): тополь черный (вид 2), тополь итальянский (вид 3); секция настоящие или белые тополя (*Populus*): тополь белый пирамидальный (вид 1), тополь белый типичная форма (вид 7), осина (вид 8); секция бальзамические тополя (*Tacamahaca*): тополь китайский (вид 4), тополь бальзамический (вид 5), тополь лавролистный (вид 6). Каждый вид в опыте представлен 10 учетными деревьями, которые по визуальной оценке их санитарного состояния относились к первой категории (здоровые, без признаков ослабления). Согласно лесорастительному районированию, место их дислокации расположено в зоне хвойно-широколиственных лесов (третья лесорастительная зона) и входит в район хвойно-широколиственных (смешанных) лесов европейской части Российской Федерации.

Гистохимический анализ проведен с учетом существующих представлений о его эффективности в исследованиях древесных видов [37, 38], в том числе тополей [31, 39, 40]. Использованы методические разработки кафедры лесных культур Нижегородской ГСХА [41–45], согласно которым, для приготовления временных препаратов брали поперечные срезы из центральной части побега и анализировали с помощью микроскопа. Крахмал выявляли, применяя раствор Люголя, его содержание оценивали в баллах по предложенной нами 6-бальной (0–5) шкале [41–45].

Результаты и обсуждение

Оценка содержания крахмала в тканях побегов тополей показала значительные различия между исследуемыми видами (табл. 1–5). По наличию крахмала в сердцевине побега отчетливо видно отсутствие сходства между представителями разных секций (см. табл. 1).

Тополь бальзамический (вид 5) содержал крахмал в сердцевине в большем количестве, чем другие виды. Достаточно большое содержание

Т а б л и ц а 1

Содержание крахмала в сердцевине побега Starch content in the core of the shoot

Вид	Среднее, баллы	Максимум, баллы	Минимум, баллы	Ошибка, ± баллы	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	0,56	1,50	0,00	0,04	60,24	7,20
2	1,27	2,00	0,50	0,05	32,62	3,90
3	0,42	1,00	0,00	0,03	59,36	7,09
4	1,37	2,00	0,50	0,04	25,00	2,99
5	1,84	3,00	1,00	0,05	23,80	2,84
6	0,64	1,00	0,00	0,04	40,33	6,82
7	0,49	1,00	0,00	0,06	68,31	11,55
8	0,91	1,50	0,50	0,04	37,27	4,46
Общее	0,99	3,00	0,00	0,03	60,15	2,72

Т а б л и ц а 2

Содержание крахмала в сердцевинных лучах ксилемы Starch content in xylem wood rays

Вид	Среднее, баллы	Максимум, баллы	Минимум, баллы	Ошибка, ± баллы	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	0,81	2,00	0,00	0,06	59,93	7,16
2	2,16	3,00	1,50	0,04	16,25	1,94
3	1,75	2,50	1,00	0,05	24,20	2,89
4	1,84	3,00	1,00	0,06	25,41	3,04
5	2,02	3,00	1,00	0,05	19,50	2,33
6	1,34	2,00	1,00	0,06	26,75	4,52
7	0,93	1,50	0,50	0,06	39,49	6,67
8	1,22	2,50	0,50	0,05	36,48	4,36
Общее	1,56	3,00	0,00	0,03	40,56	1,83

крахмала определено у тополя Симони (вид 4) из той же секции. Белые тополя (виды 1, 7, 8) в сердцевине содержали крахмала намного меньше. Представитель секции черных тополей (вид 3) показал наименьшее содержание крахмала.

В живых клетках сердцевинных лучей ксилемы у рассматриваемых видов содержание крахмала также неодинаково (см. табл. 2).

Вместе с тем, в сердцевинных лучах ксилемы отчетливо наблюдается сходное с предыдущим соотношение в содержании крахмала у тех же видов.

Содержание крахмала в так называемых внешних тканях побегов столь же видоспецифично, при том, что в срединной зоне флоэмы в целом, крахмал содержался в наибольшем количестве (см. табл. 3).

Т а б л и ц а 3
Содержание крахмала в срединной
зоне флоэмы

Starch content in the middle zone of the phloem

Вид	Среднее, баллы	Максимум, баллы	Минимум, баллы	Ошибка, ± баллы	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	2,57	3,50	2,00	0,05	17,29	2,07
2	2,03	2,50	1,50	0,04	17,24	2,06
3	2,29	3,00	1,50	0,04	13,72	1,64
4	2,04	2,50	1,50	0,03	13,91	1,66
5	1,23	2,00	1,00	0,03	23,69	2,83
6	1,41	2,00	1,00	0,06	26,41	4,46
7	2,43	4,00	2,00	0,09	21,85	3,69
8	2,59	4,00	2,00	0,06	20,11	2,40
Общее	2,09	4,00	1,00	0,03	29,19	1,32

Т а б л и ц а 4
Суммарное содержание крахмала
в тканях побега

Total starch content in shoot tissues

Вид	Среднее, баллы	Максимум, баллы	Минимум, баллы	Ошибка, ± баллы	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	7,37	10,50	4,00	0,13	14,46	1,73
2	11,02	13,50	8,50	0,15	11,30	1,35
3	9,15	11,50	6,50	0,12	11,25	1,35
4	10,42	12,50	7,00	0,13	10,76	1,29
5	11,21	14,00	8,50	0,15	10,89	1,30
6	10,47	13,50	8,50	0,18	10,22	1,73
7	7,79	10,00	5,50	0,17	12,87	2,18
8	9,13	11,50	5,50	0,13	11,84	1,42
Общее	9,63	14,00	4,00	0,08	18,00	0,81

Содержание крахмала в сумме во всех учетных зонах и тканях побега соответствует представленным выше оценкам физиологического состояния исследуемых растений (см. табл. 4).

Виды из секции белых тополей (виды 1, 7), имея близкие по значению показатели общего содержания крахмала, отличались по этому признаку от представителей секций черных и бальзамических тополей. Тополь бальзамический (вид 5) и тополь черный, или осокорь, (вид 2) отличаются максимальным средним его содержанием.

Статистически полученные данные вполне достоверны, в большинстве случаев погрешность не превысила 5-процентный порог. В отдельных вариантах погрешность была несколько выше, что объясняется наличием в массивах исходных

данных нулевых значений, которые соответствуют полному отсутствию крахмала в тестируемой ткани или учетной зоне: они существенно повышают оценки дисперсии.

Дисперсионный анализ, выполненный по однофакторной схеме, уверенно опровергает нулевую гипотезу о том, что все сравниваемые группы растений (в нашем случае все участвующие в опыте деревья тополей) относятся к одной генеральной совокупности, и видовых различий между ними не существует (табл. 5). Расчетные величины F-критерия принципиально больше своих допустимых табличных пределов на принятых в работе уровнях значимости.

Это справедливо в отношении всех учетных зон исследуемых тканей побегов. В частности, по содержанию крахмала в сердцевине однолетних побегов (зона 1) опытное значение критерия Фишера составило 138,36 при его табличных величинах на пяти- и однопроцентном уровнях значимости 2,03 и 2,69. По содержанию этого полисахарида в срединной зоне флоэмы (зона 5) и того больше — 175,43 при тех же критических значениях. В большинстве остальных зон учета эти показатели указанного физиологического параметра были вполне сопоставимы. Данное обстоятельство позволило продолжить дисперсионный анализ и вычислить оценки доли влияния организованных факторов — различий между собственно видами тополей, что рассматривается как эффект влияния наследственно обусловленной дисперсии.

Наибольший эффект влияния генотипов на формирование фенотипических различий между представителями сравниваемых видов тополей при выполнении расчетов по алгоритму Плохинского зафиксирован по содержанию крахмала в прикамбиальной зоне флоэмы (зона 4): $71,81 \pm 0,41$ %. Сопоставимы аналогичные оценки по содержанию крахмала в сердцевине (зона 1): $66,77 \pm 0,48$ % и по его суммарному количеству во всех учетных зонах и тканях (зона 8): $60,44 \pm 0,57$ %. В меньшей степени такое влияние отмечено по содержанию крахмала в неопробковевших клетках живой части грубой коры (зона 7): $28,24 \pm 1,04$ %. Это свидетельствует о том, что в ней различия между видами были минимальными.

При вычислении доли влияния фактора по алгоритму Снедекора в целом был получен аналогичный результат, хотя оценки оказались несколько выше, чем показатели, рассчитанные по первому алгоритму — Плохинского. Так, по содержанию крахмала в прикамбиальной зоне флоэмы (зона 4) достигнуто максимальное значение: $74,18 \pm 0,37$ %. Аналогично, по содержанию этого полисахарида в срединной зоне флоэмы (зона 5) установлено $62,37 \pm 0,55$ %.

Т а б л и ц а 5

**Существенность различий между представителями рода тополь
по содержанию крахмала в тканях побегов**

Significance of differences between representatives of the genus poplar in starch content in shoot tissues

Зоны учета	Критерий Фишера ($F_{оп}$)	Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_h^2$)						Критерии различий	
		по Плохинскому			по Снедекору				
		h^2	$\pm s_h^2$	F_h^2	h^2	$\pm s_h^2$	F_h^2	НСР	D
1	138,36	0,6677	0,0048	138,36	0,6935	0,0045	155,79	0,123	0,213
2	90,10	0,5668	0,0063	90,10	0,5947	0,0059	101,05	0,149	0,259
3	88,05	0,5612	0,0064	88,05	0,5891	0,0060	98,73	0,112	0,193
4	175,43	0,7181	0,0041	175,43	0,7418	0,0037	197,82	0,106	0,183
5	101,65	0,5962	0,0059	101,65	0,6237	0,0055	114,15	0,139	0,241
6	41,84	0,3779	0,0090	41,84	0,4021	0,0087	46,31	0,144	0,250
7	27,04	0,2824	0,0104	27,04	0,3006	0,0102	29,53	0,176	0,304
8	105,21	0,6044	0,0057	105,21	0,6319	0,0053	118,19	0,391	0,676

Примечание. Зоны учета: 1 — сердцевина; 2 — сердцевинные лучи ксилемы; 3 — перимедулярная зона ксилемы; 4 — прикамбиальная зона флоэмы; 5 — срединная зона флоэмы; 6 — феллоген и прифеллогенная зона флоэмы; 7 — живые клетки грубой коры; 8 — суммарное содержание крахмала; $F_{оп}$ — опытное значение критерия Фишера; h^2 — доля влияния организованного фактора; $\pm s_h^2$ — ошибка доли влияния организованного фактора; НСР — наименьшая существенная разность; D — критерий Тьюки.

Т а б л и ц а 6

**Двухфакторный иерархический дисперсионный анализ содержания крахмала
в тканях побегов различных видов тополей**

Two-factor hierarchical analysis of variance for starch content in shoot tissues of various poplar species

Зоны учета	Источник дисперсии (фактор)	Критерий Фишера ($F_{оп}$)	Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_h^2$)			
			по Плохинскому		по Снедекору	
			h^2	$\pm s_h^2$	h^2	$\pm s_h^2$
1	Виды (A)	341,63	0,6677	0,0055	0,6752	0,0054
	Деревья (B)	0,37	0,0173	0,1451	—	—
	Остаток (Z)	—	0,3150	0,6850	0,3248	0,6752
2	Виды (A)	209,73	0,5668	0,0072	0,5749	0,0071
	Деревья (B)	0,40	0,0239	0,1441	—	—
	Остаток (Z)	—	0,4093	0,5907	0,4251	0,5749
3	Виды (A)	260,62	0,5612	0,0073	0,5661	0,0072
	Деревья (B)	0,31	0,0191	0,1448	—	—
	Остаток (Z)	—	0,4198	0,5802	0,4339	0,5661
4	Виды (A)	583,99	0,7181	0,0047	0,7224	0,0046
	Деревья (B)	0,27	0,0109	0,1460	—	—
	Остаток (Z)	—	0,2710	0,7290	0,2776	0,7224
5	Виды (A)	242,66	0,5962	0,0067	0,6040	0,0066
	Деревья (B)	0,39	0,0218	0,1444	—	—
	Остаток (Z)	—	0,3821	0,6179	0,3960	0,6040
6	Виды (A)	70,44	0,3779	0,0104	0,3879	0,0102
	Деревья (B)	0,56	0,0475	0,1406	—	—
	Остаток (Z)	—	0,5745	0,4255	0,6121	0,3879
7	Виды (A)	95,94	0,2824	0,0120	0,2790	0,0120
	Деревья (B)	0,25	0,0261	0,1441	—	—
	Остаток (Z)	—	0,6915	0,3085	0,7210	0,2790
8	Виды (A)	314,11	0,6044	0,0066	0,6096	0,0065
	Деревья (B)	0,30	0,0170	0,1451	—	—
	Остаток (Z)	—	0,3785	0,6215	0,3904	0,6096

Полученные данные соответствуют представлениям о выраженной наследственной обусловленности видоспецифичности тополей в физиологическом отношении.

Критерии существенности различий (НСР и D) определили: различия между какими именно видами тополей и, по какой из анализируемых зон учета могут быть отнесены к категории существенных (см. табл. 1–4). По всем исследованным признакам (зонам учета) физиологического состояния представителей разных секций и видов тополей, связанным с наличием в клетках тканей их побегов крахмала, попарное сопоставление значений показало различия, превышающие величину НСР на 5%-м уровне значимости. Как правило, эти различия были выше и порогового значения D -критерия Тьюки. Например, тополь черный, или осокорь, (вид 2) не имел существенных различий по содержанию крахмала в сердцевине побегов только с тополем черным пирамидальным (вид 3), что обнаружилось и по НСР, и по D -критерию Тьюки.

Проведение дисперсионного анализа по двухфакторной иерархической схеме позволило детально рассмотреть характер влияния организованных факторов на видимые различия между сравниваемыми видами тополей (табл. 6).

По данным табл. 6, видно наличие существенных различий между собственно видами тополей, включенными в схему опыта. На это указывают величины расчетных критериев Фишера по фактору A , во много раз превосходящие соответствующие табличные значения для установленного числа степеней свободы на 5%-м и на 1%-м уровне значимости ($F_{05/01} = 2,14/2,91$). Это дает основание признать достаточно высокую наследственную обусловленность отмеченных фенотипических различий.

Влияние фактора высшей иерархии (фактор A или различия между видами) по всем тестируемым признакам оказалось весьма весомым при его расчете как по алгоритму Плохинского, так и по алгоритму Снедекора (см. табл. 6), что вполне соответствует результатам однофакторного дисперсионного анализа (см. табл. 5). В расчетах по алгоритму Плохинского наибольшие значения доли влияния организованных факторов зафиксированы по содержанию крахмала: в прикамбиальной зоне флоэмы (зона 4): $71,81 \pm 0,47$ %; в сердцевине (зона 1): $66,77 \pm 0,55$ %; в срединной зоне флоэмы (зона 5): $59,62 \pm 0,67$ %; по сумме оценок по всем учетным зонам и тканям (зона 8): $60,44 \pm 0,66$ %. В этом варианте расчетов наименьшее значение доли влияния организованных факторов зафиксировано по содержанию крахмала в корковой зоне (зона 7): $28,24 \pm 1,20$ %. Результаты расчета величин силы влияния межвидовых различий (организованного фактора A) по алгоритму Снедекора оказались вполне сопоставимы.

Различия между учетными деревьями одного вида (фактор B) не достигли уровня существенных, что обнаружено с помощью F -критерия Фишера (см. табл. 6): ни в одном из случаев он не превысил минимально допустимое табличное значение как на 5%-м, так и тем более на 1%-м уровне значимости ($F_{05/01} = 1,37/1,57$). Если использование алгоритма Плохинского дает возможность вычислить значение таких недостоверных различий, то алгоритм Снедекора не позволяет этого сделать. В соответствии с последним обстоятельством в табл. 6 в ячейках, предназначенных для записи таких значений, приведены прочерки.

Так называемые случайные различия или остаточная дисперсия (фактор Z), которые в нашем случае рассматриваются как различия, вызванные влиянием комплекса не учитываемых в опыте, или неорганизованных, факторов (в частности, факторов среды), не связанных со спецификой биологии вида и не относящихся к различиям между учетными деревьями, принимают значения от 27,10 % в сердцевине (зона 1) до 69,15% в живых клетках грубой коры (зона 7). Их можно рассматривать как различия в пределах одной особи и связывать с индивидуальной паратипической изменчивостью.

Установлена видоспецифичность представителей секций белых, черных и бальзамических тополей, произрастающих на территории Нижегородской обл., по содержанию крахмала в разных тканях их побегов. Его количество в них неодинаково. Более насыщены им ткани, в которых сосредоточено максимальное количество живых клеток, в частности флоэма. Притом что изменчивость признаков тополей, имеющих хозяйственное, адаптационное и идентификационное значение, традиционно рассматривается в контексте их многочисленных морфологических признаков [1–5, 24–26], нами получены новые сведения по данному вопросу в контексте физиологических характеристик рассматриваемых видов.

По данным однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа установлено, что различия между представителями исследуемых секций и видов тополей носят преимущественно наследственный характер по всем вышеуказанным зонам учета их физиологического состояния. При этом степень проявлений зафиксированных различий неодинакова: по одним признакам (зонам учета) между конкретной парой сравниваемых видов различия могли быть признаны существенными, а по другим — нет.

Выводы

1. Видоспецифичность тополей, произрастающих в Нижегородской области, по широкому спектру физиологических характеристик, связан-

ных с содержанием крахмала в тканях их побегов, имеет наследственную обусловленность. Эти признаки во многом определяют соответствие биологии представителей наиболее распространенных на территории России секций тополей почвенно-климатическим условиям мест произрастания. Влияние генотипа на формирование фенотипических различий между представителями сравниваемых видов по разным признакам (зонам учета) неодинаково, и по содержанию крахмала в прикамбиальной зоне флоэмы его доля достигала $71,81 \pm 0,41 \%$.

2. Физиологический статус видов из одной секции характеризуется большим сходством, чем проявления тех же показателей у представителей различных секций тополей.

Список литературы

- [1] Бессчетнов П.П. Тополь (Культура и селекция). Алма-Ата: Кайнар, 1969. 155 с.
- [2] Бессчетнов П.П. Роль интрогрессивной гибридизации в образовании новых видов тополей // Труды Института экологии растений и животных (Уральский научный центр АН СССР). Вып. 91: Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. С. 3–8.
- [3] Царев А.П. Сортоведение тополя. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1985. 152 с.
- [4] Schneider C.K. *Populus* // *Plantae Wilsonianae* (Editor – Charles Sprague Sargent), 1916, v. 3, no. 1, pp. 16–39.
- [5] Rehder A. *Manual of Cultivated Trees and Shrubs*. New York: The Macmillan Company, 1949, 996 p.
- [6] Wiese A.H., Zalesny J.A., Donner D.M., Zalesny R.S. Bud Removal Affects Shoot, Root, and Callus Development of Hardwood *Populus* Cuttings // *Silvae Genetica*, 2006, v. 55, iss. 3, pp. 141–148. DOI: 10.1515/sg-2006-0020
- [7] Cooke J.E.K., Rood S.B. Trees of the people: the growing science of poplars in Canada and worldwide // *Canadian J. of Botany*, 2007, v. 85, pp. 1103–1110. DOI: 10.1139/B07-125
- [8] Slavov G., Zhelev P. Salient Biological Features, Systematics, and Genetic Variation of *Populus* // Part of the Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, book series. Vol. 8: Series Editors: Stefan Jansson, Rishikesh Bhalerao, Andrew Groover. Springer New York Dordrecht Heidelberg London, 2010, pp. 15–38. DOI: 10.1007/978-1-4419-1541-2_2
- [9] Guo X-Y., Huang Zh-Y., Xu A-Ch., Zhang X.-Sh. A comparison of physiological, morphological and growth responses of 13 hybrid poplar clones to flooding // *Forestry* (London), 2011, v. 84, iss. 1, pp. 1–12. DOI: 10.1093/forestry/cpq037
- [10] Mofidabadi A.J., Ghmeri-Zareh A., Salari A. Five Years Performance of New Introduced Salt Tolerant Hybrid clones (Mofid and P. × *albaeuphratica*) In Iran (West Azar-Bayjan) // *Silvae Genetica*, 2015, v. 64, iss. 3, pp. 117–120. DOI: 10.1515/sg-2015-0011
- [11] Grenke J.S.J., Macdonald S.E. Thomas B.R., Moore C.A., Bork E.W. Relationships between understory vegetation and hybrid poplar growth and size in an operational plantation // *The Forestry Chronicle*, 2016, v. 92, no. 04, pp. 469–476. DOI: 10.5558/tfc2016-083
- [12] Cline M.G., K. Dong-II. A Preliminary Investigation of the Role of Auxin and Cytokinin in Syllaptic Branching of Three Hybrid Poplar Clones Exhibiting Contrasting Degrees of Syllaptic Branching // *Annals of Botany*, 2002, v. 90, iss. 3, pp. 417–421 DOI: 10.1093/aob/mcf1
- [13] Milla-Moreno E.A., McKown A.D., Guy R.D., Soolanayakanahally R.Y. Leaf mass per area predicts palisade structural properties linked to mesophyll conductance in balsam poplar (*Populus balsamifera* L.) // *Botany*, 2016, v. 94, iss. 3, pp. 225–239. DOI: 10.1139/cjb-2015-0219
- [14] Машкина О.С., Шабанова Е.А., Вариводина И.Н., Гродецкая Т.А. Полевые испытания размноженных in vitro клонов осины (*Populus tremula* L.): рост, продуктивность, качество древесины, генетическая стабильность // ИВУЗ. Лесной журнал, 2019. № 6. С. 25–38. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.25
- [15] Bueno M.A., Astorga R., Manzanera J.A. Plant regeneration of *Populus alba* «Siberia extremeña» from ament // *Forest Systems*, 1992, v. 1, iss. 2, pp. 163–171. DOI: 10.5424/491
- [16] Kellison R. Forest biotechnology: more than wood production // *Forests and Genetically Modified Trees*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010, I1699E/1/08.10, pp. 217–226. Available at: <http://www.fao.org/docrep/013/i1699e/i1699e.pdf> (accessed 12.08.2020).
- [17] Brundu G., Lupi R., Zapelli I., Fossati T., Patrignani G., Camarda I., Sala F., Castiglione S. The Origin of Clonal Diversity and Structure of *Populus alba* in Sardinia: Evidence from Nuclear and Plastid Microsatellite Markers // *Annals of Botany*, 2008, v. 102, iss. 6, pp. 997–1006. DOI: 10.1093/AOB/MCN107
- [18] Jansson S., Bhalerao R., Groover A. Genetics and Genomics of *Populus* // Part of the Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, book series. Vol. 8: Series Editor Richard A. Jorgensen. Springer: New York, Dordrecht, Heidelberg, London, 2010, 388 p. DOI: 10.1007/978-1-4419-1541-2_1
- [19] Sixto H., Hernandez M.J., Barrio M., Carrasco J., Cañellas I. *Populus* genus for the biomass production for energy use: a review // *Forest Systems*, 2007, v. 16, no. 3, pp. 277–294. DOI: 10.5424/srf/2007163-01016
- [20] Yao W., Wang S., Zhou B., Jiang T. Transgenic poplar overexpressing the endogenous transcription factor ERF76 gene improves salinity tolerance // *Tree Physiology*, 2016, v. 36, iss. 7, pp. 896–908. DOI: 10.1093/treephys/tpw004
- [21] McDonnell L.M., Coleman H.D., French D.G., Meilan R., Mansfield S.D. Engineering trees with target traits // *Forests and genetically modified trees*. – Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010, I1699E/1/08.10, pp. 77–122. Available at: <http://www.fao.org/docrep/013/i1699e/i1699e.pdf> (accessed 12.08.2020).
- [22] Fladung M., Pasonen H.-L., Walter C. Genetically modified trees and associated environmental concerns // *Forests and genetically modified trees*. – Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010, I1699E/1/08.10, pp. 177–201. Available at: <http://www.fao.org/docrep/013/i1699e/i1699e.pdf> (accessed 12.08.2020).
- [23] Gornall J.L., Guy R.D. Geographic variation in ecophysiological traits of black cottonwood (*Populus trichocarpa*) // *Canadian J. of Botany*, 2007, v. 85, no. 12, pp. 1202–1213. DOI: 10.1139/B07-079
- [24] Бессчетнов П.В. Морфометрические характеристики листьев тополей в условиях городских посадок Нижнего Новгорода // *Вестник Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии*, 2018. № 4 (20). С. 17–27.
- [25] Бессчетнов П.В., Бессчетнова Н.Н. Корреляция параметров листового аппарата тополей в условиях городских посадок // *Вестник Казанского государственного аграрного университета*, 2018. № 1 (48). С. 5–10.

- [26] Бессчетнов П.В., Бессчетнова Н.Н. Тополь белый (*Populus alba* L.) в объектах озеленения Нижегородской области: корреляция и регрессия параметров листового аппарата // Вестник Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, 2019. № 2 (22). С. 25–31.
- [27] Турчин Т.Я., Ермолова А.С. Биологическая устойчивость насаждений тополя белого в степном Придонье // Вестник Алтайского государственного аграрного университета, 2014. № 8 (118). С. 59–64.
- [28] Ермолова А.С. Рост, состояние и устойчивость насаждений тополя белого в поймах рек степного Придонья // Лесохозяйственная информация, 2015. № 4. С. 6–16.
- [29] Cheliak W.M., Dancik B.P. Genic diversity of natural populations of a clone-forming tree *Populus tremuloides* // Canadian J. of Genetics and Cytology, 1982, v. 24, iss. 5, pp. 611–616. DOI: 10.1139/g82-065
- [30] Ingvarson P.K. Nucleotide Polymorphism, Linkage Disequilibrium and Complex Trait Dissection in *Populus* // Part of the Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, book series. Vol. 8: Series Editors: Stefan Jansson, Rishikesh Bhalerao, Andrew Groover. Springer New York Dordrecht Heidelberg London, 2010, pp. 91–111. DOI: 10.1007/978-1-4419-1541-2_5
- [31] Corcuera L., Maestro C., Notivol E. Ecophysiology as a tool for selecting more adapted and productive clones, in a clonal silvicultural frame of poplars // Forest Systems, 2005, v. 14, no. 3, pp. 394–407. DOI: 10.5424/srf/2005143-00933
- [32] Hinkelmann K., Kempthorne O. Design and Analysis of Experiments, Volume 1: Introduction to Experimental. 2nd edition. Hoboken, New Jersey (Printed in the USA): Wiley-Interscience, Wiley Series in Probability and Statistics, 2008, 631 p.
- [33] Mason R.L., Gunst R.F., Hess J.L. Statistical Design and Analysis of Experiments: With Applications to Engineering and Science. 2nd. edition. Hoboken, New Jersey (Printed in the USA): Wiley-Interscience, Wiley Series in Probability and Statistics, 2003, 752 p.
- [34] Mead R., Curnow N., Hasted A.M. Statistical Methods in Agriculture and Experimental Biology. 3rd ed. New York: Chapman and Hall/CRC, 2003, 488 p.
- [35] Srinagesh K. The Principles of Experimental Research. Waltham, Massachusetts (United States): Butterworth-Heinemann, 2005, 432 p.
- [36] Zar J.H. Biostatistical Analysis: Fifth Edition. Edinburg Gate: Pearson New International edition — Pearson Education Limited, 2014, 756 p.
- [37] Kramer P.J. The role of physiology in forestry // The Forestry Chronicle, 1956, v. 32, iss. 3, pp. 297–308. DOI: <http://dx.doi.org/10.5558/tfc32297-3>
- [38] Kshatriya K., Whitehill J., Madilao L., Henderson H., Kermod A., Kolotelo D., Bohlmann J. Histology of resin vesicles and oleoresin terpene composition of conifer seeds // Canadian J. of Forest Research, 2018, v. 48, no. 9, pp. 1073–1084. DOI: 10.1139/cjfr-2018-0164
- [39] Бессчетнов П.В., Бессчетнова Н.Н. Специфика содержания крахмала в тканях побегов разных видов тополей // Вестник Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, 2020. № 2 (26). С. 23–34.
- [40] Marron N., Brignolas F., Delmotte F.M., Dreyer E. Modulation of leaf physiology by age and in response to abiotic constraints in young cuttings of two *Populus deltoides* × *P. nigra* genotypes // Annals of Forest Science, 2008, v. 65, no. 4, art. no. 404, 8 p. DOI: 10.1051/forest:2008016
- [41] Бессчетнова Н.Н. Сравнительная оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной по содержанию крахмала в побегах // Вестник Марийского государственного технического университета. Сер. Лес. Экология. Природопользование, 2010. № 2 (9). С. 49–55.
- [42] Бессчетнова Н.Н. Генотипическая неидентичность плюсовых деревьев сосны обыкновенной по содержанию крахмала // Известия Оренбургского аграрного университета, 2013. № 4 (42). С. 20–23.
- [43] Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Кулькова А.В., Мишукова И.В. Содержание крахмала в тканях побегов разных видов ели (*Picea A. Dietr.*) в условиях интродукции // ИВУЗ. Лесной журнал, 2017. № 4. С. 57–68. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57
- [44] Бессчетнова Н.Н., Кулькова А.В. Содержание запасных питательных веществ в клетках тканей годичных побегов представителей рода ель (*Picea* L.) в условиях Нижегородской области // ИВУЗ. Лесной журнал, 2019. № 6. С. 52–61. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.52
- [45] Кулькова А.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Многопараметрический анализ в оценке видоспецифичности представителей рода ель (*Picea*) // ИВУЗ. Лесной журнал, 2018. № 6. С. 23–38. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23

Сведения об авторах

Бессчетнов Владимир Петрович — д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, lesfak@mail.ru

Бессчетнова Наталья Николаевна — д-р с.-х. наук, доцент, декан факультета лесного хозяйства Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, besschetnova1966@mail.ru

Бессчетнов Петр Владимирович — аспирант кафедры лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, selhoz nauka@mail.ru

Поступила в редакцию 24.08.2020.

Принята к публикации 30.11.2020.

GENETIC DEPENDENCE OF POPLAR SPECIES SPECIFICITY ON STARCH CONTENT IN SHOOTS TISSUES

V.P. Besschetnov, N.N. Besschetnova, P.V. Besschetnov

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, 97, Gagarin av., 603107, Nizhny Novgorod, Russia

lesfak@mail.ru

We studied the hereditary conditionality of species specificity of 8 poplar species by the starch content in the tissues of their shoots. The objects of research were: white pyramidal poplar: (*P. alba* L., f. *pyramidalis*); black poplar (*P. nigra* L.); Italic poplar (*P. nigra*, var. *italica* Münchh.); Chinese poplar (*P. Simonii* Carr.); balsamic poplar (*P. balsamifera* L.); poplar larry (*P. laurifolia* Ledeb.); white poplar (*P. alba* L.); aspen (*P. tremula* L.). Starch concentration in various tissues of annual shoots were established during microscopic studies with histochemical staining of preparations. Statistical processing of the actual material was performed using one-way and two-way anova. It was found that the types of poplars differed in the presence of starch in different tissues. The white pyramidal poplar and its typical shape showed similarities in its content. Aspen differed from them in a somewhat large amount of this substance. The species included in one section were more similar to each other, with a noticeable difference from the representatives of other sections. The difference in ratings between sections of black and balsamic poplars is less noticeable than between each of these sections and white poplars. The influence of the genotype on the formation of physiological differences reaches 72 %. Differences between accounting trees of the same species are less pronounced than between the taxonomic groups compared, and do not reach the level of significant ones. The species specificity of poplars growing in the Nizhny Novgorod region, according to the physiological characteristics associated with the starch content in the tissues of their shoots, is hereditary.

Keywords: poplar, shoot tissues, histochemistry, starch, two-way dispersion analysis, species specificity

Suggested citation: Besschetnov V.P., Besschetnova N.N., Besschetnov P.V. *Nasledstvennaya obuslovlennost' vidospetsifichnosti topoley po sodержaniyu krakhmala v tkanyakh pobegov* [Genetic dependence of poplar species specificity on starch content in shoots tissues]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2021, vol. 25, no. 1, pp. 22–31.

DOI: 10.18698/2542-1468-2021-1-22-31

References

- [1] Besschetnov P.P. *Topol' (Kul'tura i selektsiya)* [Poplar (The culture and selection)]. Alma-Ata: Kainar, 1969, 155 p.
- [2] Besschetnov P.P. *Rol' introgressivnoy gibrizatsii v obrazovanii novykh vidov topoley* [The role of introgressive hybridization in the formation of new poplar species]. *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh (Ural'skiy nauchnyy tsentr AN SSSR)*. Vyp. 91: Zakonomernosti vnutrividovoy izmenchivosti listvennykh drevesnykh porod [Proceedings of the Institute of plant and animal ecology (Ural scientific center of the USSR Academy of Sciences)]. Is. 91: Regularities of intraspecific variability of deciduous tree species]. Sverdlovsk: UNC AN SSSR, 1975, pp. 3–8.
- [3] Tsarev A.P. *Sortovedenie topolya* [The varieties of poplars]. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo universiteta [Voronezh University Publishing House], 1985, 152 p.
- [4] Schneider C.K. *Populus*. *Plantae Wilsonianae* (Editor – Charles Sprague Sargent), 1916, v. 3, no. 1, pp. 16–39.
- [5] Rehder A. *Manual of Cultivated Trees and Shrubs*. New York: The Macmillan Company, 1949, 996 p.
- [6] Wiese A.H., Zalesny J.A., Donner D.M., Zalesny R.S. Bud Removal Affects Shoot, Root, and Callus Development of Hardwood *Populus* Cuttings. *Silvae Genetica*, 2006, v. 55, iss. 3, pp. 141–148. DOI: 10.1515/sg-2006-0020
- [7] Cooke J.E.K., Rood S.B. Trees of the people: the growing science of poplars in Canada and worldwide. *Canadian J. of Botany*, 2007, v. 85, pp. 1103–1110. DOI: 10.1139/B07-125
- [8] Slavov G., Zhelev P. Salient Biological Features, Systematics, and Genetic Variation of *Populus*. Part of the Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, book series. Vol. 8: Series Editors: Stefan Jansson, Rishikesh Bhalariao, Andrew Groover. Springer New York Dordrecht Heidelberg London, 2010, pp. 15–38. DOI: 10.1007/978-1-4419-1541-2_2
- [9] Guo X-Y., Huang Zh-Y., Xu A-Ch., Zhang X.-Sh. A comparison of physiological, morphological and growth responses of 13 hybrid poplar clones to flooding. *Forestry (London)*, 2011, v. 84, iss. 1, pp. 1–12. DOI: 10.1093/forestry/cpq037
- [10] Mofidabadi A.J., Ghmeri-Zareh A., Salari A. Five Years Performance of New Introduced Salt Tolerant Hybrid clones (Mofid and P. × albaeuphratica) In Iran (West Azar-Bayjan). *Silvae Genetica*, 2015, v. 64, iss. 3, pp. 117–120. DOI: 10.1515/sg-2015-0011
- [11] Grenke J.S.J., Macdonald S.E., Thomas B.R., Moore C.A., Bork E.W. Relationships between understory vegetation and hybrid poplar growth and size in an operational plantation. *The Forestry Chronicle*, 2016, v. 92, no. 04, pp. 469–476. DOI: 10.5558/tfc2016-083
- [12] Cline M.G., K. Dong-II. A Preliminary Investigation of the Role of Auxin and Cytokinin in Sylleptic Branching of Three Hybrid Poplar Clones Exhibiting Contrasting Degrees of Sylleptic Branching. *Annals of Botany*, 2002, v. 90, iss. 3, pp. 417–421. DOI: 10.1093/aob/mcf1
- [13] Milla-Moreno E.A., McKown A.D., Guy R.D., Soolanayakanahally R.Y. Leaf mass per area predicts palisade structural properties linked to mesophyll conductance in balsam poplar (*Populus balsamifera* L.). *Botany*, 2016, v. 94, iss. 3, pp. 225–239. DOI: 10.1139/cjb-2015-0219
- [14] Mashkina O.S., Shabanova E.A., Varivodina I.N., Grodetzkaya T.A. *Polevye ispytaniya razmnozhenykh in vitro klonov osiny (Populus tremula L.): rost, produktivnost', kachestvo drevesiny, geneticheskaya stabil'nost'* [Field tests of in vitro clones of aspen (*Populus tremula* L.): growth, productivity, wood quality, genetic stability]. *Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal)*, 2019, no. 6, pp. 25–38. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.25
- [15] Bueno M.A., Astorga R., Manzanera J.A. Plant regeneration of *Populus alba* «Siberia extremeña» from ament. *Forest Systems*, 1992, v. 1, iss. 2, pp. 163–171. DOI: 10.5424/491
- [16] Kellison R. *Forest biotechnology: more than wood production. Forests and genetically modified trees*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010, I1699E/1/08.10, pp. 217–226. Available at: <http://www.fao.org/docrep/013/i1699e/i1699e.pdf> (accessed 12.08.2020).

- [17] Brundu G., Lupi R., Zapelli I., Fossati T., Patrignani G., Camarda I., Sala F., Castiglione S. The Origin of Clonal Diversity and Structure of *Populus alba* in Sardinia: Evidence from Nuclear and Plastid Microsatellite Markers. *Annals of Botany*, 2008, v. 102, iss. 6, pp. 997–1006. DOI: 10.1093/AOB/MCN107
- [18] Jansson S., Bhalerao R., Groover A. Genetics and Genomics of *Populus*. Part of the Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, book series. Vol. 8: Series Editor Richard A. Jorgensen. Springer: New York, Dordrecht, Heidelberg, London, 2010, 388 p. DOI: 10.1007/978-1-4419-1541-2_1
- [19] Sixto H., Hernandez M.J., Barrio M., Carrasco J., Cañellas I. *Populus* genus for the biomass production for energy use: a review. *Forest Systems*, 2007, v. 16, no. 3, pp. 277–294. DOI: 10.5424/srf/2007163-01016
- [20] Yao W., Wang S., Zhou B., Jiang T. Transgenic poplar overexpressing the endogenous transcription factor ERF76 gene improves salinity tolerance. *Tree Physiology*, 2016, v. 36, iss. 7, pp. 896–908. DOI: 10.1093/treephys/tpw004
- [21] McDonnell L.M., Coleman H.D., French D.G., Meilan R., Mansfield S.D. Engineering trees with target traits. *Forests and genetically modified trees*. – Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010, I1699E/1/08.10, pp. 77–122. Available at: <http://www.fao.org/docrep/013/i1699e/i1699e.pdf> (accessed 12.08.2020).
- [22] Fladung M., Pasonen H.-L., Walter C. Genetically modified trees and associated environmental concerns. *Forests and genetically modified trees*. – Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010, I1699E/1/08.10, pp. 177–201. Available at: <http://www.fao.org/docrep/013/i1699e/i1699e.pdf> (accessed 12.08.2020).
- [23] Gornall J.L., Guy R.D. Geographic variation in ecophysiological traits of black cottonwood (*Populus trichocarpa*). *Canadian J. of Botany*, 2007, v. 85, no. 12, pp. 1202–1213. DOI: 10.1139/B07-079
- [24] Besschetnov P.V. *Morfometricheskie kharakteristiki list'ev topoley v usloviyakh gorodskikh posadok Nizhnego Novgoroda* [Morphometric characteristics of poplar leaves in conditions of urban planting in Nizhny Novgorod]. *Vestnik Nizhegorodskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* [Bulletin of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy], 2018, no. 4 (20), pp. 17–27.
- [25] Besschetnov P.V., Besschetnova N.N. *Korrelyatsiya parametrov listovogo apparata topoley v usloviyakh gorodskikh posadok* [Correlation of parameters of poplar leaf apparatus in urban planting conditions]. *Vestnik Kazanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of Kazan State Agrarian University], 2018, no. 1 (48), pp. 5–10.
- [26] Besschetnov P.V., Besschetnova N.N. *Topol' belyy (Populus alba L.) v ob'ektakh ozeleneniya Nizhegorodskoy oblasti: korrelyatsiya i regressiya parametrov listovogo apparata* [White poplar (*Populus alba* L.) in landscaping objects of the Nizhny Novgorod region: correlation and regression of leaf apparatus parameters]. *Vestnik Nizhegorodskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* [Bulletin of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy], 2019, no. 2 (22), pp. 25–31.
- [27] Turchin T.Ya., Ermolova A.S. *Biologicheskaya ustoychivost' nasazhdeniy topolya belogo v stepnom Pridon'e* [Biological stability of white poplar stands in the steppe Pridonye]. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Altai State Agrarian University], 2014, no. 8 (118), pp. 59–64.
- [28] Ermolova A.S. *Rost, sostoyanie i ustoychivost' nasazhdeniy topolya belogo v poymakh rek stepnogo Pridon'ya* [Growth, condition and stability of white poplar stands in floodplains of rivers of the steppe Pridnestrovie]. *Forestry information* [Forestry information], 2015, no. 4, pp. 6–16.
- [29] Cheliak W.M., Dancik B.P. Genic diversity of natural populations of a clone-forming tree *Populus tremuloides*. *Canadian J. of Genetics and Cytology*, 1982, v. 24, iss. 5, pp. 611–616. DOI: 10.1139/g82-065
- [30] Ingvarson P.K. Nucleotide Polymorphism, Linkage Disequilibrium and Complex Trait Dissection in *Populus*. Part of the Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, book series. Vol. 8: Series Editors: Stefan Jansson, Rishikesh Bhalerao, Andrew Groover. Springer New York Dordrecht Heidelberg London, 2010, pp. 91–111. DOI: 10.1007/978-1-4419-1541-2_5
- [31] Corcuera L., Maestro C., Notivol E. Ecophysiology as a tool for selecting more adapted and productive clones, in a clonal silvicultural frame of poplars. *Forest Systems*, 2005, v. 14, no. 3, pp. 394–407. DOI: 10.5424/srf/2005143-00933
- [32] Hinkelmann K., Kempthorne O. *Design and Analysis of Experiments, Volume 1: Introduction to Experimental*. 2nd edition. Hoboken, New Jersey (Printed in the USA): Wiley-Interscience, Wiley Series in Probability and Statistics, 2008, 631 p.
- [33] Mason R.L., Gunst R.F., Hess J.L. *Statistical Design and Analysis of Experiments: With Applications to Engineering and Science*. 2nd. edition. Hoboken, New Jersey (Printed in the USA): Wiley-Interscience, Wiley Series in Probability and Statistics, 2003, 752 p.
- [34] Mead R., Curnow N., Hasted A.M. *Statistical Methods in Agriculture and Experimental Biology*. 3rd ed. New York: Chapman and Hall/CRC, 2003, 488 p.
- [35] Srinagesh K. *The Principles of Experimental Research*. Waltham, Massachusetts (United States): Butterworth-Heinemann, 2005, 432 p.
- [36] Zar J.H. *Biostatistical Analysis: Fifth Edition*. Edinburg Gate: Pearson New International edition – Pearson Education Limited, 2014, 756 p.
- [37] Kramer P.J. The role of physiology in forestry. *The Forestry Chronicle*, 1956, v. 32, iss. 3, pp. 297–308. DOI: <http://dx.doi.org/10.5558/tfc32297-3>
- [38] Kshatriya K., Whitehill J., Madilao L., Henderson H., Kermod A., Kolotelo D., Bohlmann J. Histology of resin vesicles and oleoresin terpene composition of conifer seeds. *Canadian J. of Forest Research*, 2018, v. 48, no. 9, pp. 1073–1084. DOI: 10.1139/cjfr-2018-0164
- [39] Besschetnov P.V., Besschetnova N.N. *Spetsifika sodержaniya krakhmala v tkanyakh pobegov raznykh vidov topoley* [Specifics of starch content in the tissues of shoots of different types of poplars]. *Vestnik Nizhegorodskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* [Bulletin of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy], 2020, no. 2 (26), pp. 23–34.
- [40] Marron N., Brignolas F., Delmotte F.M., Dreyer E. Modulation of leaf physiology by age and in response to abiotic constraints in young cuttings of two *Populus deltoides* × *P. nigra* genotypes. *Annals of Forest Science*, 2008, v. 65, no. 4, art. no. 404, 8 p. DOI: 10.1051/forest:2008016
- [41] Besschetnova N.N. *Sravnitel'naya otsenka plyusovykh derev'ev sosny obyknovennoy po sodержaniyu krakhmala v pobegakh* [Comparative evaluation of plus trees of Scots pine on the content of starch in the shoots]. *Vestnik Mariyskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie* [Bulletin of the Mari State Technical University. Series: Forest. Ecology. Nature management], 2010, no. 2 (9), pp. 49–55.

- [42] Besschetnova N.N. *Genotipicheskaya neidentichnost' plyusovykh derev'ev sosny obyknovennoy po sodержaniyu krakhmala* [Genotypic non-identity of plus trees of common pine in terms of starch content]. *Izvestiya Orenburgskogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Orenburg Agrarian University], 2013, no. 4 (42), pp. 20–23.
- [43] Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Kul'kova A.V., Mishukova I.V. *Soderzhanie krakhmala v tkanyakh pobegov raznykh vidov eli (Picea A. Dietr.) v usloviyakh introduktsii* [Starch content in the tissues of shoots of different types of spruce (*Picea A. Dietr.*) under the introduction conditions]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2017, no. 4, pp. 57–68. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57
- [44] Besschetnova N.N., Kul'kova A.V. *Soderzhanie zapasnykh pitatel'nykh veshchestv v kletkakh tkaney godichnykh pobegov predstaviteley roda el' (Picea L.) v usloviyakh Nizhegorodskoy oblasti* [Content of spare nutrients in tissue cells of annual shoots of representatives of the genus spruce (*Picea L.*) in the conditions of the Nizhny Novgorod region]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2019, no. 6, pp. 52–61. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.52
- [45] Kul'kova A.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. *Mnogoparametricheskyy analiz v otsenke vidospetsifichnosti predstaviteley roda el' (Picea)* [Multiparametric analysis in the assessment of species specificity of representatives of the genus spruce (*Picea*)]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2018, no. 6, pp. 23–38. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23

Authors' information

Besschetnov Vladimir Petrovich — Dr. Sci. (Biology), Professor, Head of the Department of Forest crops of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, lesfak@mail.ru

Besschetnova Natal'ya Nikolaevna — Dr. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Dean of the Faculty of Forestry of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, besschetnova1966@mail.ru

Besschetnov Petr Vladimirovich — Post-graduate student of the Department of forest crops of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, selhoznauka@mail.ru

Received 24.08.2020.

Accepted for publication 30.11.2020.