

УДК 630

Обзор

Проблемы воспитания и разведения здоровой осины на современном этапе

Оксана В. Чернышенко ^{1*}, Денис Е. Румянцев ² и Елена В. Сарапкина ³

¹ ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет леса», 141005, Московская обл., г. Мытищи-5, ул. 1-я Институтская, д. 1, МГУЛ; E-Mails: tchernychenko@mgul.ac.ru

² ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет леса», 141005, Московская обл., г. Мытищи-5, ул. 1-я Институтская, д. 1, МГУЛ; E-Mails: landgraph@list.ru

³ ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет леса», 141005, Московская обл., г. Мытищи-5, ул. 1-я Институтская, д. 1, МГУЛ; E-Mails: sarapkina.1991@mail.ru

* Автор, с которым следует вести переписку; E-Mail: tchernychenko@mgul.ac.ru;
Tel.: +7(903)2531465.

Получена: 4 Августа 2016 / Принята: 4 Сентября 2016 / Опубликовано: 15 Октября 2016

Аннотация:

Проблема воспитания и разведения осины является одной из широко обсуждаемых в отечественном лесоводстве. Древесина осины характеризуется специфичными свойствами и может быть незаменима в определенных сферах хозяйства. Основной проблемой для широкого использования осины является низкая товарность большинства ее древостоев, связанная с поражением стволов гнилью, вызываемой осиновым трутовиком. Эта проблема впервые широко освещена академиком А.С. Яблоковым (1949), в СССР были проведены обширные исследования по этому вопросу, однако до настоящего времени она остается актуальной для отечественного лесоводства. В статье рассмотрены и проанализированы публикации последних лет, дается оценка состояния вопроса с воспитанием и разведением здоровой осины в России на современном этапе. Это важно, так как в последние два десятилетия наряду с традиционными методами исследовательской работы для ученых стали доступны достижения молекулярной генетики, геной инженерии и биотехнологий. Также расширяются сферы использования традиционных методов исследований, например, дендрохронологического.

Ключевые слова: осина, осиновый трутовик, устойчивость к гнили, отечественное лесоводство

Review

The problem of the growing and breeding of healthy aspen at the present time

Oxana V. Chernishenko ^{1,*}, **Denis E. Rumyantsev** ² and **Elena V. Sarapkina** ²

¹ Moscow State Forest University, 141005, Moscow region, 1-st Instituskaya street, 1, E-Mails: tchernychenko@mgul.ac.ru

² Moscow State Forest University, 141005, Moscow region, 1-st Instituskaya street, 1, E-Mails: dendro@mgul.ac.ru

³ Moscow State Forest University, 141005, Moscow region, 1-st Instituskaya street, 1, E-Mails: : sarapkina.1991@mail.ru

* Author to whom correspondence should be addressed; E-Mail: E-Mail: tchernychenko@mgul.ac.ru; Tel: +7(903)2531465.

Received: 4 August 2016 / Accepted: 4 September 2016 / Published: 15 October 2016

Abstract:

The problem of the growing and breeding of healthy aspen is widely discussed in Russian forestry. Aspen wood is characterized by specific features and may be indispensable in particular parts of economy. The main difficulty for wide exploitation of aspen forests is a low quality of wood in the most part of aspen stands, which explained by lose of aspen polypore. This problem was the first discussed by academician A.S. Yablokov (1949) and in the USSR the great number of investigations were made, but for the present time this problem is relevant for Russian forestry. The publications of recent years are reviewed and discussed at the article. The assessment of the state of the question of growing and breeding of healthy aspen at the present time in Russia are covered in the article. This is important, because last two decades together with traditional research methods the methods of molecular genetics, gene engineering and biotechnologies become available for the scientists. Also, the sphere for using traditional research methods, for example, dendrochronological method become wider.

Keywords: aspen, aspen polypore, rot resistance, Russian forestry

1. Введение

В 1949 году во ВНИИЛМ вышла фундаментальная монография А.С. Яблокова «Проблемы воспитания и разведения здоровой осины». Автор, отмечал, что эта порода пользуется известной долей пренебрежения в современном ему лесном хозяйстве. Однако, как было им убедительно показано, она при этом обладает уникальными экологическими и лесоводственными свойствами. Исторический опыт традиционного природопользования народов СССР свидетельствует о том, что древесина осины является ценным, а зачастую и незаменимым ресурсом. Для нужд целлюлозно-бумажной промышленности и лесохимического производства того времени осина также оказалась поставщиком разнообразного ценного сырья. Однако основной проблемой для использования осины является ее сильная пораженность стволовой гнилью, вызываемой осиновым трутовиком (*Phellinus tremulae* Bond. et. Boriss.). Работы А.С. Яблокова направленные на селекцию осины на устойчивость к гнили хорошо известны и нет нужды их пересказывать. Они были продолжены его многочисленными учениками и последователями, среди которых можно упомянуть М. М. Вересина, С. П. Иванникова, В. Т. Бакулина, Л. Е. Михайлова Р. П. Царёва, В. П. Петрухнова, Б.Н. Владимирова, Н.В. Лаур, Баранова В.Ф. и многих других.

В то же время, реалии практики лесного хозяйства в настоящее время те же, что и во времена А.С. Яблокова. Даже, несмотря на то, что действующими «Правилами заготовки древесины» запрещено оставление недорубов, древесина осины часто остается невостребованной заготовителями. Как отмечает сотрудник ВНИИЛМ С. С. Багаев «Лесозаготовители в настоящее время стараются оставлять осину на корню. Это обусловлено тем, что заготовка и вывозка низкокачественной древесины, не имеющей сбыта, приносит большие убытки» (Багаев, 2013). Можно привести много свидетельств подобного рода, такая ситуация типична для регионов Европейской части России. Таким образом, проблема низкой товарности древостоев осины за счет развития в них стволовой гнили к настоящему времени осталась не решенной и над ней еще продолжают работать исследователи.

В данном обзоре мы попытались рассмотреть и проанализировать публикации последних лет, чтобы оценить состояние вопроса с воспитанием и разведением здоровой осины в России на современном этапе. Это важно, так как в последние два десятилетия наряду с традиционными методами исследовательской работы, для ученых стали доступны достижения молекулярной генетики, геной инженерии и биотехнологии.

2. Воспитание и разведение здоровой осины в России

К традиционным методам исследования, прежде всего, относится анализ полиморфизма популяций осины по фенетическим признакам. Фенетика популяций осины в СССР отечественными авторами была подробно исследована (Селекция..., 1982) Однако при этом не были в полной мере достигнуты цели, которые, так или иначе ставили перед собой авторы, исследовавшие морфологическое разнообразие форм осины: так и не удалось выявить удовлетворительных связей между фенотипическими признаками и хозяйственно значимыми свойствами растений.

Например, в литературе приводится ряд морфологических форм осины по окраске коры, которым приписывается разная устойчивость к гнили у растущих деревьев (формы приведены по мере снижения устойчивости к гнилям): зеленокорая, желтокорая, светлосерококорая, белокорая, темносерококорая, темнокорая (Долгошеев, 1969; Данилин, 1989). В последние годы красноярские ученые исследовали влияние этого признака на естественную биостойкость древесины осины в постройках к деревозращающему грибу *Coniophora cerebella* (Елисеев,

Ермолин, 2009). В качестве объектов использовались крайние по устойчивости древесины формы – устойчивая зеленокорая и неустойчивая темнокорая. Исследования показали, что формы не отличаются по биостойкости древесины в постройках, что было подтверждено статистическим анализом с использованием критерия Фишера. Результаты исследования представляют несомненный интерес, однако важно обратить внимание, что разная устойчивость древесины к гнили у форм с разной окраской коры была выявлена для живых деревьев осины, пораженных осиновым трутовиком. В исследовании же авторов рассматривается биостойкость срубленной древесины к домовому пленчатому грибу. Результаты исследования вполне укладываются в классические представления: древесина осины является одной из наиболее сильно поражаемых паразитическими грибами, в то же время к гниению в постройках она устойчива более других, что в частности хорошо отражает исторический опыт использования осины в традиционном деревянном домостроении.

Те же авторы установили, что физико-механические свойства древесины форм осины, отличающихся по окраске коры, существенным образом разнятся (Елисеев, Ермолин, 2009). Наиболее высокие показатели у светлосерококорой формы, наименьшие у зеленокорой. Такой результат биологически не вполне понятен – эти формы в ряду исследованных в наименьшей степени отличаются друг от друга по признакам окраски коры и не имеют между собой дискретной фенотипической границы. В то же время выявлено, что их показатели разнятся в наибольшей степени среди всех исследованных.

Пораженность осиновым трутовиком живых деревьев у разных форм осины, отличающихся по окраске коры, недавно была исследована ульяновскими учеными (Чураков и др., 2013). Авторы выделяли серококорую, серо-зеленую и зеленококорую форму осины. В обследованных ими древостоях сильнее всего заражены ложным осиновым трутовиком деревья серококорой формы (96,0 %), а меньше всего – зеленококорой формы (84,9 %). Такая закономерность характерна для всех типов леса. Определенной зависимости степени зараженности деревьев осиновым трутовиком от лесорастительных условий в обследованных насаждениях не было обнаружено.

Не ставя под сомнение результаты исследований авторов, можно усомниться в правильности их интерпретации. Молодые экземпляры осины имеют зеленую окраску коры, а с возрастом она меняется. Этот вопрос хорошо известен и был исследован авторами. Они отмечают, что по их данным в исследованных древостоях в наибольшем количестве представлен клон серококорой осины (43,4 %), минимальное представительство имеет клон зеленококорой осины (17,8 %). По мере улучшения лесорастительных условий увеличивается представительство зеленококорой формы осины. При этом авторы полагают, что возраст не оказывает достоверного влияния на распределение форм осины в древостоях. Однако данный вывод базируется лишь на анализе класса возраста исследованных насаждений, который вероятнее всего был взят из материалов лесоустройства, в которые он попал вероятнее всего в результате глазомерной таксации древостоя. Специальных исследований с отбором образцов древесины и определением возраста авторами выполнено не было, поэтому отсутствие связи между цветом коры форм осины и их возрастом в данном исследовании на наш взгляд не доказана. Большая устойчивость зеленококорой формы еще раз подтверждена на уровне тенденции, но уровень хозяйственной значимости такой связи все еще не ясен.

Традиционные методы селекции осины обыкновенной выполненные в СССР к настоящему времени показали ряд хороших результатов. Прежде всего, это относится к изучению природного клонового разнообразия, отбору, испытанию и выявлению ценных клонов.

Так в Шарьинском районе Костромской области профессором Московского лесотехнического института, академиком А.С. Яблоковым (1962) были выявлены триплоидные формы осины, характеризующиеся высокой устойчивостью к стволовым гнилям. В 1961 году

под Костромой была заложена плантация наиболее ценных клонов. На этой плантации в последние годы проводились исследования фенотипических признаков триплоидных форм осины (Зонтиков и др., 2013). Авторы в целом разделяют взгляд на то, что триплоидные формы осины устойчивы к гнили. Однако проблему для разведения триплоидной формы осины они видят в том, что она не размножается семенами, а стеблевые черенки осины плохо укореняются. Выход для создания ее плантаций видится авторам в развитии технологий микроклонального размножения.

С этим выводом можно полностью согласиться. Безусловно, осина хорошо размножается вегетативно корневыми отпрысками, но для плантационного разведения осины данный способ мало подходит. Возможны разработки технологий посадок корневыми черенками, технологий естественного вегетативного возобновления плантаций после рубки, но их предпочтительность перед технологией микроклонального размножения определяется экономическими параметрами и может различаться для разных объектов. В настоящее время имеются многочисленные примеры микроклонального размножения осины отечественными учеными с использованием несколько отличающихся в деталях технологий (Петрова, Калашникова, 2008; Королева и др. 2012; Лебедев и др., 2012; Шабунин, 2014; Гарипов, 2014).

Исследования А.С. Яблокова по отбору ценных форм осины были продолжены его учениками. Обратим внимание на исследование, посвященное скорости зарастания сучьев у рамет одного клона осины (Владимиров, Романовский, Щекалев, 2007). Вслед за отечественными классиками, изучавшими устойчивость осины к гнили (Яблоков, 1962; Смигла, 1964; Михайлов, 1968) авторы интерпретировали устойчивость разных клонов осины как функцию от скорости образования сухих сучьев на стволе и скорости их зарастания. Методами анализа годичных колец на спилах и сколах в районе сучьев ими был исследован один из клонов. Было установлено, что по мере роста дерева увеличивается время функционирования ветвей. Если на первом метре высоты ветви первого порядка живут в среднем два с половиной года, то под кроной 25-летних деревьев возраст ветвей достигает 7 лет. Возраст первых живых ветвей в начале кроны – 14–15 лет. Чем старше рамета, тем дольше живут на ее приростах ветви I порядка и тем больших диаметров они в среднем достигают, хотя увеличение параметров ветвей происходит с подъемами и спадами. Средний возраст живых ветвей кроны за счет постоянного появления молодых побегов и отмирания старых примерно вдвое ниже, чем предельный возраст ветви первого порядка. Сумма площадей сечения мертвых сучьев после 6–10 лет нарастает почти линейно. К 16–22 годам она достигает максимума и стабилизируется на плато около 2 дм² на 1 дерево. Если учесть боковые поверхности зарастающих сучьев около 3 дм² (средняя длина открытой части незаросших торчков около 2,0 см, их число около 44, средний диаметр около 1,1 см) и добавить их к площади, пригодной для поселения грибов и бактерий, то после 20 лет получим около 5 дм² на 1 рамету при среднем времени экспозиции около 4,5 года. После 20 лет площадь реципиентной поверхности рамет перестает расти: ее пополнение новыми отмершими ветвями уравновешено зарастанием старых сучьев. На наш взгляд, примененная авторами оригинальная методика заслуживает широкого применения в исследовательской работе. Она позволяет ретроспективно получить данные, ценные с точки зрения оценки уровня устойчивости разных форм осины к гнилям.

Не менее ценные результаты, чем отбор генетических форм осины в природных древостоях может дать гибридизация клонов и видов осины. Так известными отечественными лесными генетиками были проанализированы результаты испытания гибридного потомства осины и получены впечатляющие результаты (Царев, Лаур, Царев, 2012). Наблюдения за ростом гибридов осины, полученных В. П. Петрухновым, были проведены на территории

Семилуцкого селекционного питомника Воронежской области. Возраст насаждений составлял 29 лет.

Наибольший запас древесины (508 м³/га) и самая высокая сохранность (80 %) в 29-летнем возрасте выявлены у гибридного потомства при скрещивании местных осин (Осина Х2 × Осина ВГЛТА) – ранг 1. На втором и третьем месте по запасу древесины (ранг 2 и 3) находились семьи Осина американская × Тополь Болле и Осина американская × Осина ВГЛТА, то есть потомства гибридов, полученные при отдаленной гибридизации (331 и 267 м³/га). Запас контрольного варианта в этом возрасте составил 171 м³/га. Таким образом, при использовании гибридной осины можно получать высокопродуктивные здоровые насаждения, превышающие контроль в 1,5–3 раза.

Но самое главное, как подчеркивают авторы исследования, что при достаточно больших, а в ряде случаев даже рекордных запасах древесины осины в данном возрасте оставалась здоровой. Полученный ими вывод об устойчивости гибридных форм осины заслуживает пристального внимания, однако в силу возраста обследованных культур говорить об установлении хозяйственно значимой закономерности преждевременно. Немаловажен в этом вопросе и учет относительно сухого климата Воронежской области, не столь благоприятного для развития столовых гнилей как, например, климат Карелии. Еще одним немаловажным фактором является элементарно разная доступность спор дереворазрушающих грибов для экземпляров растений, развивающихся в условиях питомника и в условиях естественного насаждения. Следовательно, хотя превышение по продуктивности в ходе эксперимента было достоверно выявлено, то вопрос о хозяйственной значимости полученных форм гибридов с точки зрения устойчивости к стволовым гнилям остается открытым. В свете упоминавшихся выше механизмов взаимосвязи продуктивности и устойчивости осинников (Владимиров, Романовский, Щекалев, 2007) предположение о повышенной устойчивости рассматриваемых гибридов кажется вероятным, но до достижения ими возраста главной рубки говорить о доказанности этого положения преждевременно.

Высокий радиальный прирост как фактор устойчивости к стволовой гнили может быть достигнут в осинниках за счет искусственной стимуляции. Примером такого рода исследований являются работы В.Н. Фокина (2001). Его работы показали, что проведение рубок ухода способствует увеличению устойчивости осинников к поражению стволовыми гнилями. Автор связывает это с увеличением освещенности и радиального прироста (более быстрого зарастания мест отпада мертвых сучьев), с изменением протяженности живой кроны с одновременным сокращением зоны ствола с мертвыми сучьями.

Стимуляция радиального прироста может быть достигнута разными методами, один из широко известных – внесение удобрений (Румянцев, 2010). К другим методам относится формирование агротехнических схем ухода, меняющих микроклимат насаждения в благоприятном для роста деревьев направлении. Предварительным этапом для разработки подобного рода технологических схем ухода может являться дендроклиматическая диагностика. В настоящее время исследованию закономерностей влияния климатических факторов на радиальный рост осины в России посвящена, пожалуй, только одна серьезная работа коллектива красноярских авторов (Скомарокова, Ваганов и др., 2009). В условиях средней тайги Центральной Сибири для роста осины оказалась наиболее значимы колебания температуры июня, высокие температуры оказывают положительное влияние. Таким образом, в древостоях этого типа желательно изменение микроклимата в сторону повышения температур воздуха в июне, что может быть достигнуто снижением полноты древостоев при проведении рубок ухода.

Интенсивное развитие молекулярно-генетических методов исследования в конце XX начале XXI века породило значительный кластер работ по исследованию изменчивости

лесообразующих пород с использованием ДНК-анализа. Как отмечают сотрудники Института леса НАН Беларуси, спектр задач, решаемых подобными методами в лесной науке и практике весьма широк: типировка и паспортизация хозяйственно ценных генов, генотипов, индивидов, включая трансгенные растения; коммерческая сертификация; анализ генетического родства и происхождения особей, сортов, форм, насаждений; исследование генетической структуры популяций и ее динамики; изучение уровня генетического разнообразия видов. Благодаря таким маркерам можно установить филогенетические взаимоотношения видов, решать спорные вопросы таксономии, осуществлять диагностику вирусных, бактериальных и грибных инфекций, построить генетические карты и др. (Ковалевич, Падутов, Баранов, 2015).

Исследования коллектива молекулярных генетиков (Конов и др., 2010) показали, что состав и величина клонов осины в условиях Башкирии сильно варьируют от насаждения к насаждению, а уровень генетического разнообразия высок при доминировании в популяциях особей семенного происхождения. Такой результат исследования вполне предсказуем и подтверждает классические представления о популяционной изменчивости осины.

Исследование изменчивости является базой для развития технологий генетической инженерии, которые в XXI веке получили интенсивное развитие. Примером такого рода работ служит исследование коллектива московских ученых (Баринова и др., 2015) посвященное экспрессии гена 4-кумарат-КоА-Лигазы в растениях осины и ее влиянию на устойчивость к фитопатогенным бактериям. Исследовалась устойчивость трансгенных растений осины с повышенным содержанием лигнина к действию фитопатогенных бактерий рода *Xantomonas* и *Erwinia*. Растения со сниженным содержанием лигнина в древесине ценны для некоторых отраслей лесоперерабатывающей промышленности. Было установлено, что снижение содержания лигнина в древесине трансгенных растений с пониженной экспрессией гена 4CL не приводило к снижению устойчивости к фитопатогенным бактериям *X. arboricola* и *E. amylovora*. Анализируя результаты исследования можно отметить, что, несмотря на его общебиологическую ценность, его практическая значимость является несколько надуманной, так как основную проблему при выращивании трансгенных форм осины представляют не фитопатогенные бактерии, а дереворазрушающие грибы. Известно, что для развития осинового трутовика наличие лигнифицированных волокон древесины (либриформа) определяет устойчивость растений к развитию стволовой гнили (Смигла, 1964). Поэтому с точки зрения увеличения устойчивости древостоев в природных лесах наоборот имеет смысл вести селекцию на увеличение содержания лигнина в древесине.

Исследования А.В. Чепинога (2003) позволили трансформировать в геном осины гены *ugt* из кукурузы и *асb* из арабидопсиса. Данные гены интегрировались геном и экспрессировались в полученных растениях. Обнаружено, что трансгенные растения характеризовались увеличением содержания свободной ИУК, что обусловило отличия их. Ростовых параметров от нетрансформированных растений. Трансгенные растения, полученные путем введения генетической конструкции с геном *ugt*, имели наиболее высокую скорость роста по сравнению с контрольными растениями в условиях *in vitro*. Таким образом, на начальных этапах развития трансгенные растения действительно характеризовались повышенной скоростью роста, и это может служить основой для создания продуктивных и устойчивых осинников, что требует многолетних стационарных исследований в экспериментальных лесных культурах.

Анализируя механизмы устойчивости осины к ядровой гнили нельзя не принимать во внимание и изменчивость в популяциях возбудителя данного заболевания. Например, Н.Н. Гаврицковой (1998) были выделены две формы мицелия *Phellinus tremulae* с зеленокорых и серокорых форм осины, отличающихся культурально-морфологическими особенностями и скоростью линейного роста. На зеленокорых формах осины распространен «тип-В» мицелия

Phellinus tremulae, характеризующийся быстрым ростом, на серокорых формах - «тип-S» с медленным ростом.

Согласно исследованиям Н.И. Федорова (1970) сердцевинная гниль в стволах осины вызывает нарушение водного режима больных деревьев. В местах образования гнили появляются местные очаги увлажнения, возникающие в результате притока воды из смежных участков ствола под действием осмотических сил развивающейся грибницы ложного осинового трутовика. Эта вода используется грибом для ферментативного расщепления древесины и осуществления различных процессов обмена грибного паразита.

С учетом данных Н.И. Федорова (1970) может быть предложен потенциально эффективный метод борьбы – создание конкурентных преимуществ слабрезистентным (с пониженным осмотическим потенциалом) штаммам осинового трутовика в природных популяциях. Этого можно достигнуть путем генетической модификации штаммов генами, ценными по каким-либо параметрам для выживания и в то же время же генами, обеспечивающими пониженный синтез осмотически активных веществ в грибнице. Аналогичные методы нередко применяются в биологической защите растений от насекомых вредителей.

3. Обсуждение и заключение

Подводя итог исследованию, следует отметить, что многие попытки повышения продуктивности устойчивости осиновых лесов в России за долгие годы исследований не дали практически значимого результата. Не было выявлено фенотипических форм осины устойчивых к гнили на хозяйственно значимом уровне. Методы генетической инженерии безусловно, могут решить эту проблему в будущем, но достоверные данные об устойчивости потомства могут быть получены через шестьдесят лет – когда трансгенные растения осины достигнут возраста рубки главного пользования.

В то же время, уже известны природные клоны и искусственно полученные гибриды, от которых есть обоснованные надежды получить устойчивое к гнилям потомство. Это требует разработки дешевых и эффективных технологий микроклонального размножения генетических форм осины, чему есть уже многочисленные примеры.

С другой стороны, учитывая определяющую роль продуктивности для устойчивости осины к гнили (через изменения скорости зарастания сухих сучьев) необходимы подробные исследования факторов, определяющих скорость роста осины по диаметру в древостоях, находящихся в критичном для заражения осиновым трутовиком возрасте. Достигнуть этого можно используя методы дендрохронологического анализа.

Работа была поддержана грантом MaRussia-project Федерального Министерства продовольствия и сельского хозяйства Германии.

Литература

1. Багаев С.С. Об оставлении на корню фаутной осины при рубках смешанных лесных насаждений. // Труды СПбНИИЛХ, №1, 2013, С-Пб.: СПбНИИЛХ – с. 11-18.
2. Баранова Е.Д., Виноградова С.В., Ковалицкая Ю.А., Шестибратов К.А., Камионская А.М. Влияние экспрессии гена 4-кумарат-КоА-лигазы в растениях осины (*Populus tremula* L.) на ее устойчивость к фитопатогенным бактериям. // Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии. Пущино, 2015 – с.116.
3. Владимиров Б.Н., Романовский М.Г., Щекалев Р.В. Отмирание ветвей первого порядка в процессе роста и дифференциации деревьев в клоне осины естественного происхождения // Вестник Московского Государственного Университета Леса – Лесной вестник, 2007, № 5 (54) – с.24-29.

4. Гаврицкова Н.Н. Болезни осины в Волжско-Камском регионе и их хозяйственная оценка. Автореф... дисс. канд. сельхоз. наук. Йошкар-Ола, 1998 – 20с.
5. Гарипов Н. Р. Отбор и выращивание триплоидной осины (*Populus tremula* L.) с применением методов молекулярной генетики и биотехнологии в республике Татарстан. Автореф... дисс. канд. сельхоз. наук. Пушкино, 2014 – 25с.
6. Данилин М.А. Осиновые леса Сибири – Красноярск: Красноярский университет, 1989. – 184 с.
7. Долгошеев В.М. Научное обоснование рубок ухода в осинниках Приуралья с использованием селекции: автореф. дисс. ... к.с.-х.н. Свердловск, 1969. – 30 с.
8. Елисеев С.Г., Ермолин В.Н. Влияние морфологических форм дерева на технологические и эксплуатационные свойства древесины// Хвойные бореальной зоны, XXVI, №2, 2009 – С. 284-288.
9. Елисеев С.Г., Ермолин В.Н. Влияние морфологических форм осины на естественную биостойкость древесины// Актуальные проблемы лесного комплекса, 2009, №22 – с. 19-20.
10. Зонтиков Д.Н., Зонтикова С.А., Новиков П.С., Сергеев Р.В., Шургин А.И. Морфолого-анатомическое исследование ценных форм триплоидной осины // Научный журнал КубГАУ, №90 (06), 2013 <http://ej.kubagro.ru/2013/06/pdf/54.pdf>.
11. Ковалевич А., Падутов В., Баранов О. 2015. Полигеномное секвенирование – новый этап генетических исследований.//Наука и инновации, № 5 (147), 2015 – с.56-58.
12. Коновалов В.Ф., Янбаев Ю.А., Галлеев Э.И., Сайтова Р.М., Габитова А.А. Состояние и перспективы развития селекции древесных растений в республике Башкортостан// Аграрный вестник Урала, №3 (69), 2010 – с.98-99.
13. Королева Ю.А., Смолин А.М., Бобошина И.В., Светлакова Т.Н., Боронникова С.В. Микрклональное размножение видов рода *Populus* // Вестник Удмуртского университета. Вып.3., 2012 – с.50-54.
14. Лебедев В.Г., Азарова А.Б., Шестибратов К.А., Деменко В.И. Проявление соматоклональной изменчивости у микроразмноженных и трансгенных растений // Известия ТСХА, вып.1, 2012 – с. 153-163.
15. Михайлов Л.Е. Осинники Московской области и пути их улучшения. Автореф... дисс. канд. сельхоз. наук. М., 1968 – 17с.
16. Петрова Г.А., Калашникова Е.А. Применение методов клеточной биотехнологии для сохранения биоразнообразия осины (*Populus tremula* L.)// Вестник Казанского государственного аграрного университета, . 2008, Т3, №1(7) – с.147-150.
17. Румянцев Д.Е. История и методология лесоводственной дендрохронологии. М.: МГУлеса, 2010 – 109с.
18. Селекция лесных пород. М.: Лесная промышленность, 1982 – 223с.
19. Скомарокова М.В., Ваганов Е.А., Вирт К., Кирдянов А.В. Климатическая обусловленность радиального прироста хвойных и лиственных пород деревьев в подзоне средней тайги Центральной Сибири//География и природные ресурсы, 2009, 32 – с.80-85.
20. Смигла Я.Я. Формы осины (*Populus tremula* L.) в Латвийской ССР и их лесохозяйственное значение. Автореф... дисс. канд. сельхоз. наук. Елгава, 1964 – 28с.
21. Федотов Н.И. Биология *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. и *Phellinus tremulae* Bond. et. Boriss. и патологическая физиология сосны обыкновенной и осины. Автореф... дисс. докт. биол. наук. Минск, 1970 – 44с.
22. Фокин В.Н. Пути формирования высокопродуктивных хозяйственно-ценных древостоев осины.// Вестник Московского Государственного Университета Леса – Лесной вестник, 2001, № 2 – с.61-63.

23. Царев А.П., Лаур Н.В., Царев В.А. Экономическая эффективность лесной селекции// Ученые записки Петрозаводского государственного университета, №8, Т2, 2012 – с.35-39.
24. Чепинога А.В. Трансформация растений (*Populus tremula* L.) ugt и acb и изучение некоторых физиологических и биохимических параметров трансгенных растений. Автореф... дисс. канд. биол. наук. Иркутск, 2003 – 26с.
25. Чураков Б.П., Замалдинов И.Т., Митрофанов Н.А., Пузырев Д.В. Продуктивность внутривидовых форм осины в связи с поражением их сердцевинной гнилью// Ульяновский медико-биологический журнал, №3, 2010, - с.97-107.
26. Шабунин Д.А. исследования по микроклональному размножению лесных пород в Санкт-Петербургском научно-исследовательском институте лесного хозяйства//Труды СПБНИИЛХ, 32, 2014 – с. 32-36.
27. Яблоков А.С. Воспитание и разведение здоровой осины. М._Л.: Гослесбумиздат, 1949 – 276 с.
28. Яблоков А.С. Селекция лесных пород. М.: Сельхозиздат, 1962 – 487 с.

References

1. Bagaev S.S. 2013 About leaving on the root the fault aspen trees at time of cutting the mixed forest stands. Scientific works of Sankt-Petersbergs Scientific-Investigation Institute of Forestry. 1: 11-18.
2. Baranova E.D., Vinogradova S.V., Kovalitskaya U.A., Shestibratov K.A., Kamyonskaya A.M. 2015 Influence gene expression 4-kumar-CoA-ligase at aspen plants (*Populus tremula* L.) for it resistance to phytopathogenic bacteria. Perspective directions of physico-chemical biology and biotechnology . Puschino: p.16
3. Vladimirov B.N., Romanovsky M.G., Schekalev R.V. 2002 The withering away of the first order in the process of growth and differentiation of trees in aspen clone of natural origin. Moscow State Forest University bulletin – Lesnoy vestnik. 5(54): 24-29
4. Gavritskova N.N. 1998. Aspen disease in Volga-Kama region and its forestry rating. Abstract of the dissertation for candidate of agricultural sciences. Yoschkar-Ola: 20pp.
5. Garipov N.P. 2014. Choice and growing of the triploid aspen (*Populus tremula* L.) with the using of the methods of molecular genetics and byotechnology at the Tatarstan republic. Abstract of the dissertation for candidate of agricultural sciences. Pushkino: 25 pp.
6. Danilin M.A. 1989. Aspen forests of Siberia. Krasnoyarsk.Krasnoyarsk University:184 pp.
7. Dolgosheev V.M. 1969. Scientific justification for thinning in aspen forest of Preduralie with the use selection . Abstract of the dissertation for candidate of agricultural sciences. Sverdlovsk: 30 pp.
8. Eliseev S.G., Ermolin V.N. 2009. The influence of trees morphological forms on technological and operating properties of wood. Coniferous of the boreal zone. XXVI (2): 284-288.
9. Eliseev S.G., Ermolin V.N. 2009. The influence of trees morphological forms on the natural biostability of wood. Actual problems of forest complex. 22: 19-20
10. Zontikov D.N., Zontikova S.A., Novikov P.S., Sergeev R.V., Shurgin A.I. 2013. Morphological and anatomical investigation of valuable forms of triploid aspen . Scientific Journal of Kuban State Agricultural University. №90 (06): <http://ej.kubagro.ru/2013/06/pdf/54.pdf>.
11. Kovalevich A., Padutov V., Baranov O. 2015. Polygene sequencing – a new stage of genetic investigations . Scientific and innovations. 5 (147):56-58.
12. Konovalov V.F., Yanbayev U.A., Galleev A.I., Saitova R.M., Gabitova A.A. 2010. The state and prospects of development of forest trees selection in Bashkortostan Republic. Agrarian Bulletin of Ural. 3 (69): 98-99.

13. Koroleva U.A., Smolin A.M., Boboshina I.V., Svetlakova T.N., Boronnicova S.V. 2012. Microclonal reproduction of genus *Populus* species . Bulletin of Udmurt University. 3: 50-54.
14. Lebedev V.G., Azarova A.B., Shestibratov K.A., Demenco V.I. 2012. The manifestation of somatoclonal variability for transgenic plants and the plants from microclonal propagation . News of Timiriazev Agricultural Academy. 1: 153-163.
15. Mihailov L.E. 1968. Aspen forests of Moscow region and the ways for it's. Abstract of the dissertation for candidate of agricultural sciences. Moscow:17 pp.
16. Petrova G.A., Kalashnikova E.A. 2008. Application of methods of cell biotechnologies for solve aspen (*Populus tremula* L.) biodiversity. Bulletin of Kazan State Agricultural University. 1(7): 147-150
17. Rumyantsev D.E. 2010 History and methodology of forest dendrochronology. Moscow. Moscow State University of Forest.: 109 p.
18. Forest tree species selection. 1982. Forest industry. Moscow: 223 pp.
19. Scomarokova M.V., Vaganov E.A., Virt K., Kirdianov A.V. 2009. Climate conditionality of radial growth of coniferous and deciduous forest tree species at the middle taiga subzone in Central Siberia. Geography and natural resources . 32: 80-85.
20. Smigla Ya. Ya. 1964. Aspen forms (*Populus tremula* L.) in Latvian Soviet Socialist Republic. Abstract of the dissertation for candidate of agricultural sciences . Elgava: 28 pp.
21. Fedotov N.I. 1970. Biology of *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. and *Phellinus tremulae* Bond.et. Boriss and pathophysiology of Scots pine and aspen. Abstract of the dissertation for doctorate of biology sciences. Minsk: 44 pp.
22. Fokin V.N. 2001. Ways of formation highly productive and economically valuable aspen stands. Moscow State Forest University bulletin – Lesnoy vestnik. 2:61-63.
23. Tzarev A.P., Laur N.V., Tzarev V.A. 2012. Economic efficiency of forest selection . Scientific notes of Petrazovodsky state university. 2 (8): 35-39.
24. Chepinoga A.V. 2003. Transformation of plants (*Populus tremula* L.) ugt and acb and investigation of some physiological and biochemical aspects of transgene plants. Abstract of the dissertation for candidate of biology sciences. Irkutsk: 26 pp.
25. Churakov B.P., Zamaldinov I.T., Mitrofanov N.A., Puzirev D.V. 2010. Aspen intraspecific aspen forms productivity in connection with there lose of wood rot. Ulyanovsky biomedical journal. 3: 97-107.
26. Shabunin D.A. 2014. Microclonal propagation investigations for forest tree species in Sankt-Petersbergs Scientific-Investigation Institute of Forestry. Scientific works of Sankt-Petersbergs Scientific-Investigation Institute of Forestry. 32: 32-36
27. Yablocov A.S. 1949. Growing and propagation of health aspen. Moscow, Leningrad.Goslesbumizdat:276 pp.
28. Yablocov A.S. 1962. Forest tree species selection. Moscow. Selkhozidat.: 487 pp.