

УДК 630.18+630.165.6  
doi: 10.17223/19988591/39/4

А.В. Климов<sup>1</sup>, Б.В. Прошкин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета,  
г. Новокузнецк, Россия

<sup>2</sup> Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия

**Морфотипическое разнообразие в популяциях  
*Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis*  
Ch. Y. Yang. в зоне естественной гибридизации**

Проведены исследования фенетической дифференциации популяций в зоне гибридизации *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis*. На основе анализа изменчивости качественных признаков побега и листа, отвечающих критериям «фена», в одновидовых и гибридных популяциях тополя в бассейне р. Томи выявлены характерные морфотипы для *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в количестве 2, 3 и 3 соответственно. В изученных популяциях родительских видов и гибридов присутствуют все выделенные морфотипы в разном соотношении, но всегда преобладает один. Выявлен не типичный для *P. nigra* морфотип с опушением черешка и основания листовой пластинки, возникший, вероятно, вследствие интрогрессии. Установлено, что среди гибридов во всех изученных популяциях преобладают особи с промежуточными качественными признаками листа. С учетом дифференциации побегов кроны гибриды уклоняются к *P. laurifolia*. Морфотипы упростят идентификацию чистых видов и гибридов и отбор ценных форм в зоне естественной гибридизации.

**Ключевые слова:** тополь; гибридизация; гибридные зоны; фены; морфотипы.

**Введение**

Природные гибридные зоны древесных растений представляют значительный интерес для исследования эволюционных процессов и служат базой для селекции при отборе хозяйственно ценных форм. В роде *Populus* межвидовая гибридизация широко распространена в настоящее время [1, 2] и, вероятно, сыграла значительную роль в его эволюции [3–5]. Процессы гибридизации и интрогрессии у тополей отличаются при скрещивании видов внутри и между секциями [6]. Скрещивание видов тополя внутри секций протекает симметрично и успешнее в силу их родства. Гибридизация между видами, относящимися к различным секциям, как правило, либо невозможна, либо приводит к образованию маложизнеспособного потомства [7]. Исключения составляют виды секции *Aigeiros* и *Tacamahaca*, которые относительно свободно скрещиваются, несмотря на наличие механизмов репродуктивной изоляции [2, 8, 9].

*Populus nigra* (Aigeiros) и *P. laurifolia* (Tacamahaca) образуют гибридные зоны в поймах рек и притоков Енисея, Абакана и Томи [10], а также в бассейне Черного Иртыша в Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая [11, 12].

*Populus*  $\times$  *jrtyschensis* – естественный гибрид осокоря и тополя лавролистного, распространенный в местах наложения ареалов родительских видов в Алтае-Саянской горной стране. Он отличается большой изменчивостью листьев и является ценным для селекции [13]. В Китае тополь иртышский был введен в культуру и широко выращивается посредством черенков, взятых из диких популяций, из-за его быстрого роста, прямых стволов и других превосходящих признаков по сравнению с родительскими видами [12]. В России изучение и отбор форм этого вида находятся на начальном этапе [14]. Исследования фенетической дифференциации популяций видов *Populus* ранее не проводились. Поскольку полиморфизм природных популяций служит исходной базой для селекции лесных древесных пород, то целью настоящего исследования явилось изучение изменчивости качественных признаков и выделение на их основе морфотипов у *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P.*  $\times$  *jrtyschensis* в бассейне р. Томи.

### Материалы и методики исследования

Томь является правым притоком р. Оби (устье: высота 68 м; 56°50'00" с. ш.; 84°29'20" в. д.). Она берет начало на юге Кузнецкого Алатау в районе его сочленения с Абаканским хребтом (исток: высота 903 м; 53°39'05" с. ш.; 89°45'50" в. д.). Бассейн реки располагается на границе Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны, в умеренных широтах. Для верхнего и среднего течения р. Томи характерна пойменная многорукавность. Река ветвится, образуя острова, занятые топольниками.

В бассейне р. Томи *P.*  $\times$  *jrtyschensis* не образует больших чистых насаждений, гибриды отмечены единично или небольшими клонами в составе смешанных насаждений родительских видов [10]. Однако на отдельных участках они встречаются стабильно и в значительном количестве. В ходе полевых исследований 2015–2016 гг. авторы выявили три такие популяции.

Исследования проведены с использованием сравнительно-морфологического метода. На каждой особи изучен комплекс качественных признаков: форма поверхности удлиненных побегов, типы укороченных побегов кроны, опушение укороченного побега, черешка листа, нижней стороны и края листовой пластинки, на основании которых проводили выделение морфотипов.

Качественные признаки отбирали таким образом, чтобы они отвечали критериям «фена»: 1) выявление дискретных признаков и свойств на основе анализа литературных данных и изучения изменчивости в природных популяциях; 2) дополнительный анализ выявленных качественных при-

знаков на «делимость» для идентификации «элементарных» признаков на большом массиве особей; 3) отбор среди обнаруженных качественных альтернативных элементарных признаков таких, которые не зависят от онтогенетических и экологических факторов; 4) отбраковка среди выявленных высоконаследуемых качественных признаков таких, которые неоднозначно диагностируются разными исследователями [15, 16]. Для этого проведено специальное скрупулезное изучение большой коллекции гербарных образцов листьев 180 особей *P. nigra*, 180 – *P. laurifolia* и 72 – *P. × jrtyschensis*, отобранных в 15 популяциях (табл. 1). В каждой из них и для общего объема выборки была оценена частота встречаемости ( $p$ ) морфотипов по формуле [17]:

$$p = \frac{n}{N} \times 100\%,$$

где  $n$  – количество особей с выраженным морфотипом;  $N$  – объем выборки.

Оценку фенотипического разнообразия популяций проводили, используя индекс Животовского [17].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Исследованные популяции тополя**  
**[Studied poplar populations]**

Название популяции [Name of the population]	Условные обозначения [Symbols]	Координаты [Coordinates]	Количество деревьев [Number of trees]		
			<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>
Студеный Плес [Studenyy Ples]	SP	53°66'15"N, 88°33'50"E	–	30	–
Вороний [Voroniy]	Vo	53°66'10"N, 88°29'52"E	–	30	–
Чистенький [Chistenkiy]	Ch	53°66'19"N, 88°28'56"E	–	30	–
Майзас [Maysas]	Ma	53°37'24"N, 88°12'48"E	30	30	39
Кийзак [Kiyzak]	Ki	53°72'27"N, 87°94'58"E	30	–	–
Швейник [Shveynik]	Sh	53°48'34"N, 87°28'42"E	30	–	–
Новокузнецк [Novokuznetsk]	No	53°49'04"N, 87°07'23"E	30	–	23
Казанково [Kazankovo]	Ka	53°99'08"N, 87°29'44"E	30	–	–
Ерунаково [Yerunakovo]	Ye	54°09'32"N, 87°47'45"E	30	–	–
Верхняя Терсь [Verkhnyaya Ters]	VT	54°13'00"N, 87°39'48"E	–	30	10
Средняя Маганакова [Srednyaya Maganakova]	SM	54°19'33"N, 87°58'57"E	–	30	–
Итого [Total]			180	180	72

## Результаты исследования и обсуждение

Поскольку в природных условиях гибриды не могут успешно конкурировать с родительскими видами, возникновение гибридных популяций в бассейне р. Томи, на наш взгляд, приурочено к нарушенным местообитаниям. На этих участках *P. nigra* и *P. laurifolia* не имеют преимуществ перед *P. × jrtyschensis*. В исследованном районе они могут иметь как природное, так и антропогенное происхождение. Первые возникают в пойме как следствие катастрофических нарушений, связанных с динамикой русловых процессов. В отдельные годы снежно-ледовые паводки приводят к значительным разрушениям почвенно-растительного покрова на отдельных участках поймы, что способствует возникновению природных гибридных популяций. Проведенные нами исследования позволили выявить только два таких участка в окр. пос. Майзас (р. Томь) и пос. Осиновое Плесо (р. Верхняя Терсь).

Гибриды в пойме р. Томи часто образуют скопления на участках со значительной антропогенной нагрузкой [10]. К такой «антропогенной» гибридной популяции относится Новокузнецкая.

## Морфотипы

*Форма поверхности удлинённых побегов.* Ранее мы отмечали, что у гибридов, подобно тополи лавролистному, выражена ребристость, которая в их нижней части постепенно исчезает, и они приобретают цилиндрическую форму [10]. Однако в ходе полевых исследований 2016 г. были выявлены особи, у которых, несмотря на «гибридную» форму листовой пластинки, все побеги были либо исключительно цилиндрические, либо исключительно ребристые.

*Типы укороченных побегов кроны.* У всех исследованных особей *P. × jrtyschensis* даже при внешней схожести листовой пластинки с *P. nigra* всегда выражены дискобласты – укороченные розеточные побеги, характерные для *P. laurifolia*.

*Опушение укороченного побега.* *P. nigra* имеет голые лептобласты. У *P. laurifolia* наблюдается три их типа: голые укороченные побеги, редко опушенные длинными волосками и густо опушенные короткими волосками. У *P. × jrtyschensis* также три типа: голые, редко опушенные волосками разной длины и густо опушенные короткими волосками.

*Опушение черешка листа.* У *P. nigra* встречаются два типа опушений: черешок полностью голый и черешок редко опушен длинными отстоящими волосками в верхней части и основании листовой пластинки. У *P. laurifolia* – три типа опушения: редкое короткими волосками, редкое изогнутыми длинными волосками, густое короткими волосками, абсолютно голых черешков нет. У *P. × jrtyschensis* также встречаются три типа опушения: черешок полностью голый, покрыт редко короткими и длинными волосками и густо короткими волосками.

Опушение нижней стороны и края листовой пластинки. У *P. nigra* на листовой пластинке опушение отсутствует. У *P. laurifolia* наблюдается три его типа: голые, редко опушены длинными волосками по жилкам и краю, густо опушены короткими волосками по жилкам и краю. *P. × jrtyschensis* имеет два типа опушения: голые и редко опушенные по жилкам волосками разной длины.

Несмотря на варьирование характера опушения и длины трихом у видов и гибридов, все они являются кроющими, одноклеточными, простыми волосками. Исследованные качественные признаки встречаются только в определенных сочетаниях, которые образуют ряд морфотипов (табл. 2): два у *P. nigra* и по три у *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis*. Для оценки их встречаемости было использовано по шесть популяций чистых видов (выборка деревьев  $n = 360$ ) и три гибридные ( $n = 72$ ). В изученных популяциях присутствуют все выделенные морфотипы, их соотношения отличаются, но, как правило, преобладает какой-то один.

Почти во всех популяциях тополя черного доминировал 1 ТЧ (голые побеги и листья), исключением явились Майзаская и Новокузнецкая (табл. 2; рис. 1). В первой преобладали особи с опушенными черешками, во второй они лишь незначительно уступали 1 ТЧ. В целом частота встречаемости выделенных морфотипов в общей выборке деревьев ( $n = 180$ ): 1 ТЧ – 80,5%, 2 ТЧ – 19,5%.

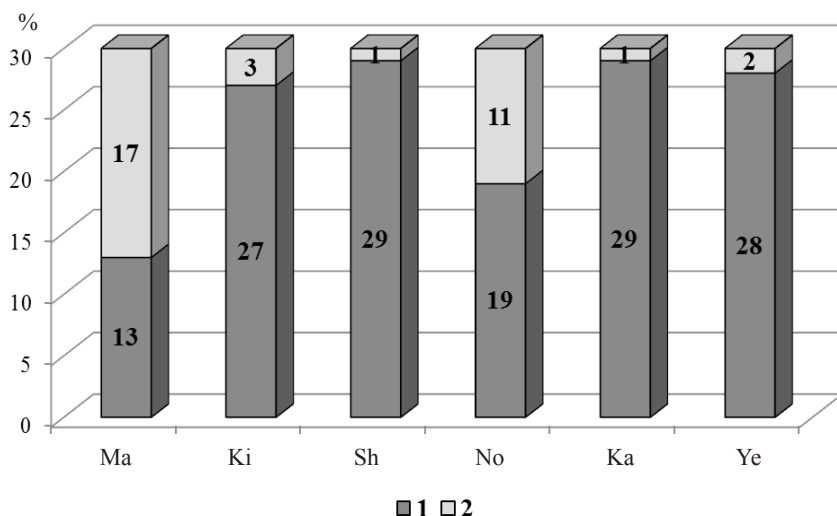


Рис. 1. Распределение морфотипов *P. nigra* в популяциях, шт.  
[Fig. 1. Distribution of *P. nigra* morphotypes in populations, pieces]

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Морфотипы по качественным признакам *Populus nigra*, *P. laurifolia*  
и *P. × jrtyschensis* в бассейне р. Томи**  
[Morphotypes according to qualitative characteristics of *Populus nigra*, *P. laurifolia*  
and *P. × jrtyschensis* in the Tom river basin]

Вид [Species]	Качественные признаки [Qualitative characteristics]					Мор- фо- тип* [Mor- phot- ype]
	Форма по- верхности удлиненных побегов [Surface shape of elongated shoots]	Типы укороченных побегов кроны [Types of short shoots of the crown]	Опушение укороченного побега [Pubescence of the shortened shoot]	Опушение черешка листа [Pubescence of the petiole]	Опушение нижней стороны и края листовой пластинки [Pubescence of the underside and the edge of the leaf blade]	
<i>P. nigra</i>	По всей длине цилиндрические [Along the entire length cylindrical]	Лепто- бласты [Leptoblasts]	Голый [Naked]	Голый [naked]	Голые [Naked]	1Pn
				Редкое длинными отстоящими волосками в верхней части и основании листовой пластинки [Rare with long, spaced hairs in the upper part and the base of the leaf blade]		2Pn
<i>P. laurifolia</i>	По всей длине ребристые [Along the entire length of the shoot ribbed]	Лепто- бласты и диско- бласты [Leptoblasts and brachyblast]	Голый [Naked]	Редкое короткими волосками [Rare with short hairs]	Голые [naked]	1Pl
			Редкое длинными волосками [Rare with long hairs]	Редкое изогнутыми длинными волосками [Rare with curved long hairs]	Редкое длинными волосками по жилкам и краю [Rare with long hairs along the veins and the edge]	2Pl
			Густое короткими волосками [Dense with short hairs]	Густое короткими волосками [Dense with short hairs]	Густое короткими волосками по жилкам и краю [Dense with short hairs along the veins and the edge]	3Pl

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Вид [Species]	Качественные признаки [Qualitative characteristics]					Мор- фо- тип* [Mor- phot- ype]
	Форма по- верхности удлиненных побегов [Surface shape of elongated shoots]	Типы укоро- ченных побегов кроны [Types of short shoots of the crown]	Опушение укороченно- го побега [Pubescence of the shortened shoot]	Опушение черешка листа [Pubescence of the petiole]	Опушение нижней стороны и края листовой пластинки [Pubescence of the underside and the edge of the leaf blade]	
<i>P. × jrtyschensis</i>	По всей длине цилин- дрические [Along the entire length cylindrical]	Лепто- бласты и диско- бласты [Lepto- blasts and brachy- blasts]	Голый [Naked]	Голый [Naked]	Голые [Naked]	1P×j
	На 1/2–1/3 ребристые, в нижней части цилин- дрические [1/2–1/3 ribbed, in the lower part cylindrical]		Редкое короткими и длинными волосками [Rare with short and long hairs]	Редкое коротки- ми и длинными волосками [Rare with short and long hairs]	Редкое по жил- кам короткими и длинными волосками [Rare with short and long hairs along the veins]	2P×j
	По всей дли- не ребристые [Along the entire length of the shoot ribbed]		Густое короткими волосками [Dense with short hairs]	Густое коротки- ми волосками [Dense with short hairs]		3P×j

\* Pn – *Populus nigra*, Pl – *P. laurifolia*, P×j – *P. × jrtyschensis*.

Для типичного *P. nigra* нехарактерно опушение листьев и побегов на большей части ареала [18], только на Балканском полуострове встречается описанный как подвид *P. nigra* subsp. *caudina* [19, 20], который характеризуется отчетливо опушенными побегами, листьями и соцветиями. В настоящее время его считают ксероморфным экотипом, приуроченным к средиземноморскому типу климата [21]. Однако обнаруженные нами формы в бассейне Томи, безусловно, не являются экотипами и сильно отличаются характером опушения от *P. nigra* subsp. *caudina*. Они преобладают или встречаются в значительном количестве в смешанных насаждениях с большим количеством гибридов. Возникновение этого морфотипа, на наш взгляд, является следствием интрогрессии. Это подтверждается исследованиями *P. × jrtyschensis*, проведенными Jiang et al. [12] в бассейне Черного Иртыша, где большая часть изученных гибридов (87%) оказалась F<sub>1</sub>, 9% – беккроссами. Оценка миграции генов показала преобладание в направлении от *P. laurifolia* к *P. nigra*.

Популяции *P. laurifolia* четко распались на две группы (см. табл. 2; рис. 2): в первой преобладает морфотип 2 ТЛ с опушением из редких длинных волосков, во второй – 1 ТЛ с голыми укороченными побегами и листьями и редким опушением черешка короткими волосками. Морфотип 3 ТЛ в значительном количестве отмечен только в популяции Средняя Маганакова. Частота встречаемости морфотипов в общей выборке деревьев ( $n = 180$ ): 1 ТЛ – 43,4%, 2 ТЛ – 41,6% и 3 ТЛ – 15,0%.

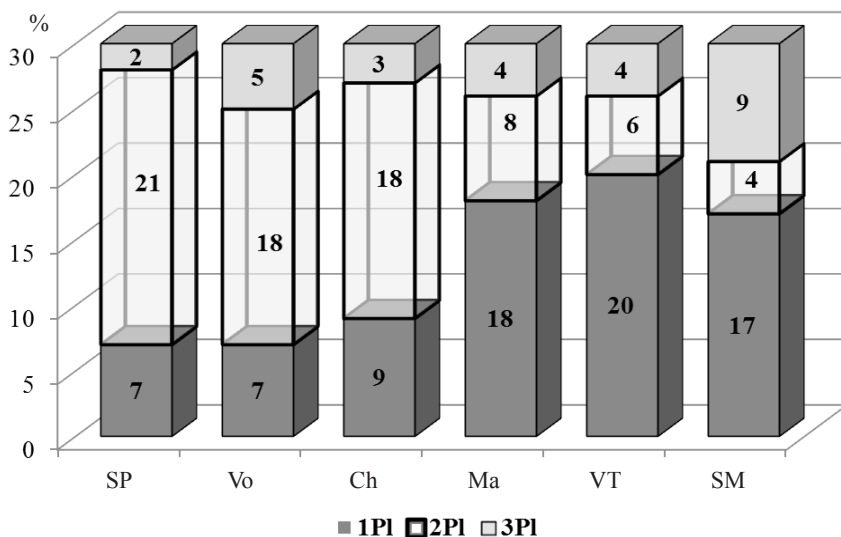


Рис. 2. Распределение морфотипов *P. laurifolia* в популяциях, шт.  
[Fig. 2. Distribution of *P. laurifolia* morphotypes in populations, pieces]

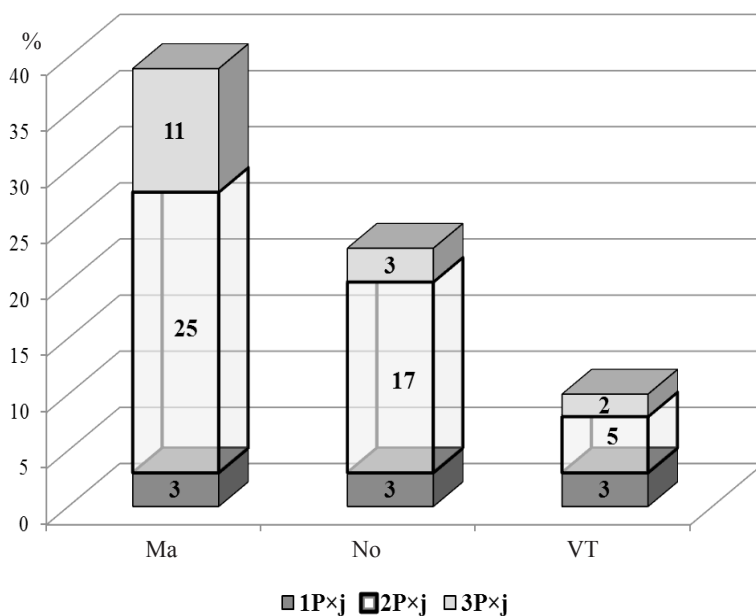
В изученных популяциях гибридов преобладал морфотип 2 ТИ с промежуточными качественными признаками (см. табл. 2; рис. 3). Частота встречаемости в общей выборке ( $n = 72$ ): 1 ТИ – 12,5%, 2 ТИ – 65,3% и 3 ТИ – 22,2%.

В процентном соотношении распределение особей в общих выборках по такому признаку, как опушение, явно демонстрирует уклонение гибридов в сторону *P. laurifolia* (рис. 4).

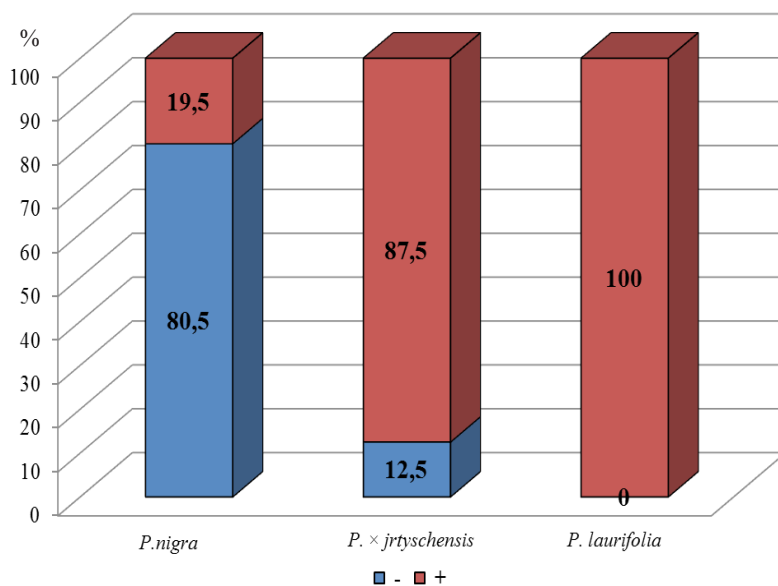
По значению индекса Животовского все изученные популяции чистых видов характеризуются средним уровнем изменчивости ( $1 < \mu < 3$ ) (рис. 5).

Следует отметить, что морфотипы, выделенные по качественным признакам, не отличаются по морфометрическим признакам листа. В каждом из них встречаются, например, как крупнолистные, так и мелколистные формы.





**Рис. 3.** Распределение морфотипов *P. × jrtyschensis* в популяциях, шт.  
 [Fig. 3. Distribution of *P. × jrtyschensis* morphotypes in populations, pieces]



**Рис. 4.** Распределение признака «опушение» в общих выборках: – нет, + да  
 [Fig. 4. Distribution of the characteristic "pubescence" in general samples: - no, + yes]

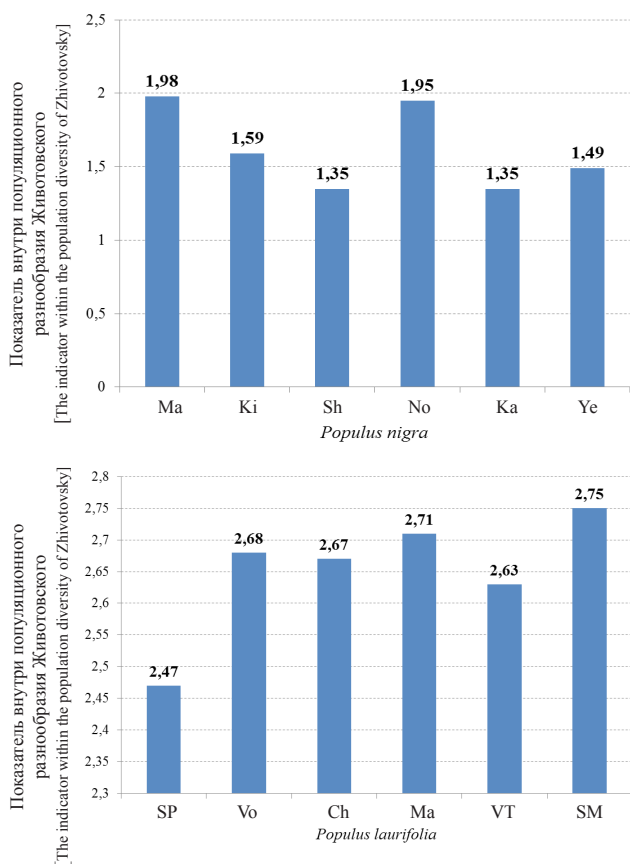


Рис. 5. Фенотипическое разнообразие популяций по морфотипам  
[Fig. 5. Phenotypic diversity of populations according to morphotypes]

### Заключение

На основе анализа изменчивости качественных признаков удлинённых и укороченных побегов и листа, отвечающих критериям «фена», в одновидовых и гибридных популяциях тополя в бассейне р. Томи выявлены характерные морфотипы для *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в количестве 2, 3 и 3 соответственно. Установлено, что во всех изученных популяциях присутствуют все выделенные морфотипы, их соотношения отличаются, но, как правило, преобладает какой-то один. Выдвинуто предположение, что выявленный нетипичный для *P. nigra* морфотип с опушённым черешком и основанием листовой пластинки возник вследствие интрогрессии. *P. × jrtyschensis* на исследованной территории образует популяции, приуроченные к нарушенным местообитаниям, возникновение которых связано с природными и антропогенными факторами. В целом при анализе всего гибридного комплекса прослеживается асимметрия в сторону тополя лавролистной.

Авторы благодарят сотрудников Западно-Сибирского отделения Института леса СО РАН (филиал ФИЦ КНЦ СО РАН), д-ру с.-х. наук В.В. Тарakanову и канд. биол. наук Г.С. Тарану, принявших участие в полевых исследованиях и обсуждении результатов.

### Литература

1. Eckenwalder J.E. Systematics and evolution in *Populus* // Biology of *Populus* and its implications for management and conservation / eds. by R. Stettler, H. Bradshaw Jr, P. Heilman and T. Hinckley. NRC Research Press, National Research Council of Canada. 1996. Ch. 1. PP. 7–32.
2. Vanden Broeck A., Villar M., Van Bockstaele E., Van Slycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations // *Annals of Forest Science*. 2005. № 62. PP. 601–613.
3. Wang Z.S., Du S.H., Dayanandan S., Wang D.S., Zeng Y.F., Zhang J.G. Phylogeny reconstruction and hybrid analysis of *Populus* (Salicaceae) based on nucleotide sequences of multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9: e103645. doi: 10.1371/journal.pone.0103645
4. Du S.H., Wang Z.S., Ingvarsson P.K., Wang D.S., Wang J.H., Wu Z.Q. Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in three closely related *Populus* (Salicaceae) species // *Molecular Ecology*. 2015. № 24. PP. 4994–5005.
5. Liu X., Wang Z., Shao W., Ye Z., Zhang J. Phylogenetic and Taxonomic Status Analyses of the Abaso Section from Multiple Nuclear Genes and Plastid Fragments Reveal New Insights into the North America Origin of *Populus* (Salicaceae) // *Frontier Plant Science*. 2017. doi: 10.3389/fpls.2016.02022
6. Floate K.D. Extent and patterns of hybridization among the three species of *Populus* that constitute the riparian forest of southern Alberta, Canada // *Canadian Journal of Botany*. 2004. Vol. 82. PP. 253–264.
7. Zsuffa L. Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario // *The Forestry Chronicle*. 1975. № 51. PP. 240–242.
8. Бессчетнов П.П. Роль интрогрессивной гибридизации в образовании новых видов тополей // Труды института экологии растений и животных (УНЦ АН СССР). 1975. Вып. 91. С. 3–9.
9. Isebrands J.G., Richardson J. Poplars and willows: trees for society and the environment / ed. by J.G. Isebrands and J. Richardson. Published jointly by CAB International and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) Viale delle Terme di Caracalla, 2014. PP. 30–39.
10. Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме реки Томи // *Сибирский лесной журнал*. 2016. № 5. С. 55–62.
11. Cheng-fu F., Shi-dong Z., Skvortsov A. Salicaceae // *Flora of China*. 1999. № 4. P. 139–274.
12. Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species // *BMC Plant Biology*. 2016. 16:89. doi: 10.1186/s12870-016-0776-6
13. Yang C.Y., Shen K.M., Mao Z.M. *Populus* L. *Flora Xinjiangensis* Tomus 1, vol. 2. Urumqi : Technology & Hygiene Publishing House, 1992. PP. 122–158.
14. Климов А.В., Прошкин Б.В., Тараканов В.В. Гибриды сибирских тополей: перспективы исследований // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири : материалы 4-го Международного совещания, 24–29 августа. Барнаул, 2015. С. 85–86.

15. Видякин А.И. Методические основы выделения фенотипов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.) // Новые научные методики и информационные технологии. Сыктывкар : Коми научный центр УрО РАН, 2010. Вып. 65. 28 с.
16. Тараканов В.В., Кальченко Л.И. Фенетический анализ клоновых и естественных популяций сосны в Алтайском крае. Новосибирск : Гео, 2015. 107 с.
17. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 271 с.
18. Šiler B., Skorić M., Mišić D., Kovačević B., Jelić M., Patenković A., Kurbalija Novičić Z. Variability of European Black Poplar (*Populus nigra*) in the Danube Basin. Novi Sad : Vojvodinašume, 2014. 128 p.
19. Janjić N. Prilog poznavanju svojti crne topole (*P. nigra* L.) u Bosni i Hercegovini // Glasnik Zemaljskog muzeja BiH u Sarajevu. 1984. PP. 255–278.
20. Ballian D., Kajba D., Idžojić M. Morphological diversity of hairy European black poplar (*Populus nigra* subsp. *caudina*) // Bulletin Faculty of Forestry. 2006. № 5. PP. 13–22.
21. Kajba D., Ballian D., Idžojić M. Leaf Morphology Variation of *Populus nigra* L. in Natural Populations along the Rivers in Croatia and Bosnia and Herzegovina // South-east European Forestry. 2015. № 6. PP. 39–51.

Поступила в редакцию 21.04.2017 г.; повторно 24.07.2017 г.;

Принята 11.08.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.

**Авторский коллектив:**

**Климов Андрей Владимирович** – канд. биол. наук, директор научно-образовательного центра «Учебный ботанический сад» Новокузнецкого института (филиала) Кемеровского государственного университета (Россия, 654041, г. Новокузнецк, ул. Циолковского, 23).

E-mail: [populus0709@mail.ru](mailto:populus0709@mail.ru)

**Прошкин Борис Владимирович** – аспирант Новосибирского государственного аграрного университета (Россия, 630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160).

E-mail: [boris.vladimirovich.93@mail.ru](mailto:boris.vladimirovich.93@mail.ru)

**For citation:** Klimov AVI, Proshkin BVI. Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang. in the zone of natural hybridization. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;39:58-72. doi: 10.17223/19988591/39/4 In Russian, English Summary

**Klimov Andrey VI<sup>1</sup>, Proshkin Boris VI<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Novokuznetsk Branch of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russian Federation

<sup>2</sup> Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russian Federation

**Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang. in the zone of natural hybridization**

Natural interspecific hybridization provides extensive opportunities for the selection of valuable forms and serves as a base for the selection of forest tree species. The purpose of this study was to investigate the polymorphism of qualitative characteristics and the isolation, on their basis, of morphotypes in *P. nigra*, *P. laurifolia* and their spontaneous hybrid *P. × jrtyschensis*. The knowledge of morphotypes will simplify identification of pure species and hybrids and selection of valuable forms in the zone of natural hybridization of the Tom River basin.

The Tom is the right tributary of the Ob river (estuary: height 68 m, coordinates: 56°50'00"N; 84°29'20"E). It originates in the south of the Kuznetsk Alatau in the area of

its articulation with the Abakan ridge (source: height 903 m, 53°39'05"N; 89°45'50"E). The river basin is located on the border of the West Siberian Plain and the Altai-Sayan mountainous country, in temperate latitudes. For the upper and middle reaches of the Tom River, the flood plain multi-face is typical. The river branches, forming islands occupied by poplar forests.

Morphotypic diversity was studied in 432 individuals from 15 populations of *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis*. Populations of *P. × jrtyschensis* in the Tom River basin are confined to disturbed habitats, whose occurrence is associated with the dynamics of channel processes, or with human economic activity in the floodplain. We carried out these studies using a comparative morphological method. Each complex studied the set of qualitative characteristics: the shape of the surface of elongated shoots, the types of truncated shoots of the crown, the pubescence of the shortened shoot, the leaf petiole, the underside and the edge of the leaf blade, on the basis of which the morphotypes were isolated. Qualitative characteristics were selected in such a way that they met the criteria of "fen": 1) discreteness - alternative; 2) genetic conditioning.

Study of the shape of the surface of elongated shoots of the examined species showed that in *P. nigra* they are always cylindrical, and *P. laurifolia* is ribbed. In hybrids, there are shoots typical of parent species, but the intermediate ones with ribbing in the upper part predominate, which disappears down to the base. All the *P. × jrtyschensis* specimens studied, even with the external similarity of *P. nigra* leaf blade, always show shortened rosette shoots characteristic of *P. laurifolia*. In parent species and hybrids, the nature of pubescence and trichome length varies, although the latter are always hiding, unicellular, simple hairs. In general, the pubescence is not typical of *P. nigra*. However, in populations of the Tom River in the foci of hybridization, individuals with developed pubescence are found. In *P. laurifolia* shoots and leaves are of different pubescence degree. Among the individuals of *P. × jrtyschensis*, plants with developed pubescence also predominate. The studied qualitative characteristics of shoots and leaves are only found in certain combinations, which form a series of morphotypes. Morphotypes for *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in 2, 3 and 3, respectively, were detected in single-species and hybrid populations. They are found in all studied populations, in different ratios, but one morphotype always prevails. In *P. × jrtyschensis* populations, most individuals have intermediate qualitative characteristics of the leaf. Given the differentiation of shoots, an asymmetry towards *P. laurifolia* is observed for the crowns of hybrids. The presence of a morphotype not typical of *P. nigra* with pubescent petiole and the base of the leaf blade is explained by introgression.

*The article contains 5 Figures, 2 Tables, 21 References.*

**Key words:** poplar; hybridization; hybrid zones; fens, morphotypes.

**Acknowledgments:** The authors are grateful to the staff of the West Siberian Branch of Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Branch of the Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center", Russia) VV Tarakanova, Dr. Sci. (Biol.), and GS Taran, Cand. Sci. (Biol.), who participated in field research and discussion of the results.

## References

1. Eckenwalder JE. Systematics and evolution in *Populus*. In: *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Stettler R, Bradshaw HJr, Heilman P and T Hinckley, editors. Canada, Ontario, Ottawa: NRC Research Press; 1996. pp. 7-32.
2. Vanden Broeck A, Villar M, Van Bockstaele E, Van Slycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. *Annals of Forest Science*. 2005;62:601-613. doi: [10.1051/forest:2005072](https://doi.org/10.1051/forest:2005072)

3. Wang ZS, Du SH, Dayanandan S, Wang DS, Zeng YF, Zhang JG. Phylogeny reconstruction and hybrid analysis of *Populus* (Salicaceae) based on nucleotide sequences of multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments. *PLoS ONE* 9:e103645. 2014. doi: [10.1371/journal.pone.0103645](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103645)
4. Du SH, Wang ZS, Ingvarsson PK, Wang DS, Wang JH, Wu ZQ. Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in three closely related *Populus* (Salicaceae) species. *Molecular Ecology*. 2015;24:4994-5005. doi: [10.1111/mec.13368](https://doi.org/10.1111/mec.13368)
5. Liu X, Wang Z, Shao W, Ye Z, Zhang J. Phylogenetic and taxonomic status analyses of the *Abaso* section from multiple nuclear genes and plastid fragments reveal new insights into the North America origin of *Populus* (Salicaceae). *Front. Plant Sci.* 2017;7:2022. doi: [10.3389/fpls.2016.02022](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02022)
6. Floate KD. Extent and patterns of hybridization among the three species of *Populus* that constitute the riparian forest of southern Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany*. 2004;82:253-264. doi: [org/10.1139/b03-135](https://doi.org/10.1139/b03-135)
7. Zsuffa L. Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario. *The Forestry Chronicle*. 1975;51:240-242. doi: [org/10.5558/tfc51240-6](https://doi.org/10.5558/tfc51240-6)
8. Besschetnov PP. Rol' introgressivnoy gibrizatsii v obrazovanii novykh vidov topoley [The role of introgressive hybridization in the formation of new species of poplars]. *Trudy instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh* (UNTs AN SSSR) [*Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology of the USSR Academy of Sciences*]. 1975;91:3-9. In Russian
9. Isebrands JG, Richardson J. In: *Poplars and willows: trees for society and the environment*. Isebrands JG and Richardson J, editors. Rome, Italy: Published jointly by CAB International and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Viale delle Terme di Caracalla; 2014. 699 p. Available at: <http://www.fao.org/3/a-i2670e.pdf>
10. Klimov AV, Proshkin BV. Morphological identification of *Populus nigra* × *P. laurifolia* natural hybrids in the flood-plain of Tom river. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* = *Siberian Journal of Forest Science*. 2016;5:55-62. In Russian, English Summary. doi: [10.15372/SJFS20160506](https://doi.org/10.15372/SJFS20160506)
11. Cheng-fu F, Shi-dong Z, Skvortsov A. Salicaceae. *Flora of China*. 1999;4:139-274.
12. Jiang D, Feng J, Dong M, Wu G, Mao K, Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jiryschensis* from two distantly related species. *BMC Plant Biology*. 2016;16:89. doi: [10.1186/s12870-016-0776-6](https://doi.org/10.1186/s12870-016-0776-6)
13. Yang CY, Shen KM, Mao ZM. *Populus* L. In: *Flora Xinjiangensis* Tomus 1, vol. 2. Yang CY, editor. Urumqi: Technology & Hygiene Publ. House; 1992:122-158.
14. Klimov AV, Proshkin BV, Tarakanov VV. Gibridy sibirskikh topoley: perspektivy issledovaniy [Hybrids of Siberian poplars: Research prospects]. In: *Conservation of Forest Genetic Resources in Siberia*. Proc. of the 4th Int. Conf. (Barnaul, Russia, 24-29 August 2015). Barnaul: IP Dvoryadkin BV "Boris i K" Publ.; 2015. pp. 85-86. In Russian
15. Vidyakin AI. Metodicheskie osnovy vydeleniya fenov lesnykh drevesnykh rasteniy (na primere sosny obyknovennoy *Pinus sylvestris* L.) [Methodological bases for the isolation of forest tree fens (*Pinus sylvestris* L.)]. In: *Novye nauchnye metodiki i informatsionnye tekhnologii* [New scientific methods and information technologies]. Syktyvkar: Komi Science Centre of the UD RAS; 2010;65:1-28. In Russian
16. Tarakanov VV, Kal'chenko LI. Feneticheskii analiz klonovykh i estestvennykh populyatsiy sosny v Altayskom krae. [Phenetic analysis of planned and natural pine populations in Altai Krai]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2015. 107 p. In Russian
17. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population Biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 271 p. In Russian
18. Šiler B, Skorić M, Mišić D, Kovačević B, Jelić M, Patenković A, Kurbalija Novičić Z. Variability of European Black Poplar (*Populus nigra*) in the Danube Basin. Tomović Z and Vasić I, editors. Petrovaradin: Vojvodina šume; 2014 128. p. Available at: [http://www.danubeparks.org/files/1903\\_BlackPoplarMonography.pdf](http://www.danubeparks.org/files/1903_BlackPoplarMonography.pdf)

19. Janjić N. Prilog poznavanju svojti crne topole (*P. nigra* L.) u Bosni i Hercegovini. *Glasnik Zemaljskog muzeja BiH u Sarajevu* = *The Herald of the National Museum of Bosnia and Herzegovina*. 1984:255-278. In Bosnian
20. Ballian D, Kajba D, Idžojtić M. Morphological diversity of hairy European black poplar (*Populus nigra* subsp. *caudina*). *Bulletin Faculty of Forestry, University of Banja Luka*. 2006;5:13-22. URL: [http://glasnik-sfbl.rs.ba/glasnik\\_pdf/Glasnik\\_5/Glasnik\\_5\\_2\\_13-22.pdf](http://glasnik-sfbl.rs.ba/glasnik_pdf/Glasnik_5/Glasnik_5_2_13-22.pdf)
21. Kajba D, Ballian D, Idžojtić M. Leaf morphology variation of *Populus nigra* L. in natural populations along the rivers in Croatia and Bosnia and Herzegovina. *South-east European Forestry*. 2015;6(1):39-51. doi: <http://dx.doi.org/10.15177/see-for.15-06>

*Received 21 April 2017; Revised 24 July 2017;  
Accepted 11 August 2017; Published 22 September 2017*

**Author info:**

**Klimov Andrey VI**, Cand. Sci. (Biol.), Director of Education Center "Botanical Garden", Novokuznetsk Branch of Kemerovo State University, 23 Tsiolkovsky Ave., 654041 Novokuznetsk, Russian Federation.

E-mail: [populus0709@mail.ru](mailto:populus0709@mail.ru)

**Proshkin Boris VI**, PhD Student, Novosibirsk State Agrarian University, 160 Dobrolubov Ave., 630039 Novosibirsk, Russian Federation.

E-mail: [boris.vladimirovich.93@mail.ru](mailto:boris.vladimirovich.93@mail.ru)