

УДК 582.623.2:575.222.72(571.17)

doi: 10.17223/19988591/46/4

А.В. Климов¹, Б.В. Прошкин²

¹ ООО ИнЭКА-консалтинг, г. Новокузнецк, Россия

² Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия

Использование морфо-анатомических признаков для выявления гибридных растений в зоне естественной гибридизации *Populus laurifolia* и *P. nigra* в Сибири, Россия

В Алтае-Саянской горной стране происходит наложение ареалов *Populus laurifolia* (секция *Tasatahaca*) и *P. nigra* (секция *Aigeiros*). В зоне совместного произрастания наблюдается процесс их естественного скрещивания с образованием гибридного вида *P. × jrtyschensis*. Представлены результаты изучения морфологических и анатомических признаков, позволяющие идентифицировать гибридные растения. Форма поверхности порослевых побегов позволяет особенно надежно диагностировать особи *P. × jrtyschensis* в молодом возрасте на ранних стадиях развития насаждений. Дифференциация укороченных побегов кроны на лептобласты и дискобласты и расположение генеративных почек становятся важными признаками определения гибридов по достижению растениями 10-летнего возраста. Использование морфологических признаков листовых пластинок требует навыка работы с *P. × jrtyschensis* и для широкого применения не рекомендуется. Морфология черешка позволяет хорошо диагностировать *P. laurifolia* и *P. nigra*, но при определении гибридов должна использоваться только в комплексе с другими признаками. Практическое использование морфологии генеративных органов имеет затруднения, связанные в первую очередь с очень непродолжительным периодом цветения. Применение плодов ограничено строгой двудомностью тополей и преобладанием в популяциях мужских растений. Использование признаков анатомического строения черешков у исследованных видов легкодоступно и является самым надежным качественным признаком для их идентификации.

Ключевые слова: *Populus*; гибридизация; идентификация; морфология; петиолярная анатомия.

Введение

Сохранение и рациональное использование лесных генетических ресурсов Сибири и бореальных лесов в целом является одной из важнейших природоохранных и экономических задач. Эффективность ее решения зависит от степени изученности лесных генетических ресурсов. Видовой состав дендрофлоры Сибири относительно беден, но его изучение осложняется огромной внутривидовой изменчивостью, формирующейся в условиях обширных экологически гетерогенных ареалов лесообразующих видов, что

существенно повышает уровень биоразнообразия лесных экосистем. При этом наибольшее значение имеет наследственная изменчивость древесных растений по адаптивным и хозяйственно ценным признакам, от уровня и особенностей которой, в конечном счете, зависят устойчивость и продуктивность лесов, а также перспективы выведения сортов с хозяйственно полезными свойствами. Наряду с этим в эволюции рода *Populus* L. значительную роль играют процессы гибридизации [1–3], обеспечивающие не только увеличение общей изменчивости, но и, возможно, интрогрессию ценных адаптивных признаков [4], однако эти механизмы еще крайне недостаточно исследованы в Сибирском регионе.

В мировой практике тополь очень широко применяется для рекультивации нарушенных территорий, создании барьеров и консервативных преград для купирования загрязненных территорий, в том числе городских и промышленных свалок, предприятий нефтедобычи и переработки, химического производства, используется в озеленении, сельском хозяйстве и промышленном лесоводстве. Однако в условиях Сибири этот мировой опыт не находит на современном этапе никакой практической реализации. Большинство посадок выполнено с использованием экзотов еще в прошлом столетии и нуждается в замене.

Гибридные зоны тополей являются динамическими центрами экологических и эволюционных процессов, а также концентраторами ценных для селекции гибридных форм, в связи с чем они требуют тщательного изучения. Естественные зоны, возникающие при контакте ареалов видов секции *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill., изучаются с 80-х гг. прошлого века [5–7]. В Северной Америке ареалы черных и бальзамических тополей по большей части симпатрические, с перекрывающимися местообитаниями. Большинство гибридных зон в этом регионе двувидовые, т.е. родители представлены одним видом секции *Aigeiros* и одним из секции *Tacamahaca*, но обнаружены и более сложные зоны. Например, на р. Олдмен (Южная Альберта, Канада) выявлены зоны совместного произрастания и гибридизации *P. deltoides* Bartr. ex Marsh., *P. balsamifera* L. и *P. angustifolia* E. James. В целом на территории Северной Америки известно пять зон гибридизации видов секции черных и бальзамических тополей [8]. Они относительно полно изучены с популяционно-генетической точки зрения, но недостаточно – с популяционно-экологической, селекционно-генетической и морфологической.

Данных о гибридных зонах в Азии весьма мало, что вполне объяснимо, так как секция *Aigeiros* здесь представлена одним *P. nigra* L., ареал которого только на восточной окраине перекрывается с некоторыми бальзамическими тополями. С другой стороны, это связано и с крайне слабой изученностью этих зон. Во всем Азиатском регионе известно только две таких зоны [Там же].

P. × jrtyschensis C.Y. Yang in C. Wang & S.L. – естественный гибрид *P. laurifolia* Ledeb. (секция *Tacamahaca*) и *P. nigra* (секция *Aigeiros*), распространенный в местах наложения их ареалов в Алтае-Саянской горной стране.

Китайскими учеными в долине р. Черный Иртыш проводятся интенсивные популяционно-генетические исследования гибридного комплекса с участием *P. × jrtyschensis*, *P. nigra* и *P. laurifolia* [9]. При этом лучшие генотипы из гибридов *P. × jrtyschensis* введены в культуру. Однако данные по изменчивости морфологических и адаптивных признаков популяций из этой части зоны гибридизации отсутствуют. С другой стороны, тополь иртышский, выявленный на территории России еще в прошлом веке, начал изучаться лишь в последнее время. Он не только не нашел практического применения, но и до сих пор не приводится во флористических сводках и ключах определителей регионов Сибири. Последнее, безусловно, связано с отсутствием четких представлений о морфологических признаках, важных для его выявления.

Цель настоящего исследования – изучить морфо-анатомические признаки *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* для оценки возможностей их применения в идентификации естественных гибридов.

Материалы и методики исследования

Основная часть исследований выполнена в бассейне реки Томи. *P. × jrtyschensis* не образует здесь больших чистых насаждений, гибриды отмечены единично или небольшими клонами в составе смешанных лесов родительских видов. Однако на отдельных участках они встречаются стабильно и в значительном количестве. В ходе полевых исследований 2015–2017 гг. выявлено четыре такие популяции. Эти насаждения использовали как ключевые при исследовании морфологии таксона. Часть материалов для анатомических исследований отобрана в насаждениях рек Бия и Катунь (табл. 1).

Морфологические признаки вегетативных органов исследовали с использованием сравнительно-морфологического метода. При этом изучали комплекс качественных признаков: форма поверхности удлинённых порослевых побегов, форма поверхности удлинённых побегов кроны, типы укороченных побегов кроны, морфология листовых пластинок и черешка.

Таблица 1 [Table 1]
Исследованные популяции тополя [Studied poplar populations]

Название популяции [Name of the population]	Координаты [Coordinates]	Количество деревьев / листьев / черешков [Number of trees / leaves / petioles]		
		<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>
Река Томь [Tom River]				
Бельсу [Belsu]	53°41'35"N, 88°22'44"E	–	30/450/0	–
Студеный Плес [Studenyy Ples]	53°39'49"N, 88°20'01"E	–	30/450/0	–
Вороний [Voroniy]	53°66'10"N, 88°29'52"E	–	30/450/0	–

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Название популяции [Name of the population]	Координаты [Coordinates]	Количество деревьев / листьев / черешков [Number of trees / leaves / petioles]		
		<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>
Чистенький [Chistenkiy]	53°66'19"N, 88°28'56"E	30/450/0	—	—
Майзас [Maysas]	53°37'24"N, 88°12'48"E	30/450/9	30/450/9	39/585/9
Кийзак [Kiyzak]	53°72'27"N, 87°94'58"E	30/450/0	—	—
Швейник [Shveytnik]	53°48'34"N, 87°28'42"E	30/450/0	—	—
Карлык [Karlyk]	53°49'21"N, 87°28'03"E	30/450/9	30/450/0	41/615/9
Новокузнецк [Novokuznetsk]	53°49'04"N, 87°07'23"E	30/450/0	—	23/345/9
Казанково [Kazankovo]	53°99'08"N, 87°29'44"E	30/450/0	—	—
Славино [Slavino]	54°02'05"N, 87°22'55"E	30/450/9	—	—
Ерунаково [Yerunakovo]	54°09'32"N, 87°47'45"E	—	30/450/0	—
Верхняя Терсь [Verkhnyaya Ters]	54°13'00"N, 87°39'48"E	—	30/450/9	10/150/9
Средняя Маганакова [Srednyaya Maganakova]	54°19'33"N, 87°58'57"E	—	30/450/0	—
Река Бия [Biya River]				
Бия 1 [Biya 1]	52°36'32"N, 86°28'33"E	3/0/9	3/0/9	—
Артыбаш [Artibash]	51°47'38"N, 87°13'35"E	—	3/0/9	—
Куют [Kuyut]	52°30'66"N, 86°39'66"E	—	—	3/0/9
Река Катунь [Katun River]				
Иконникова [Ikonnikova]	52°25'57"N, 85°05'83"E	3/0/9	3/0/9	3/0/9
Усть-Катунь [Ust-Katun]	52°27'02"N, 85°09'54"E	3/0/9	3/0/9	—
Итого [Total]		249/3600/54	252/3600/54	119/1695/54

Для изучения вариабельности морфологических признаков на каждой пробной площади с 30 репродуктивно зрелых удаленных друг от друга деревьев с южной стороны средней части кроны проводили сбор гербарного материала. С каждой особи отбирали по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев, только со средней части укороченных побегов. Для анализа формы пластинки на каждом листе измеряли его длину (L) и расстояние между самой широкой частью и основанием (A). Определение формы проводили путем вычисления индекса A/L. При этом использовали следующие его диапазоны: < 0,25 – треугольная; 0,25–0,35 – яйцевидно-треугольная; 0,35–0,45 – яйцевидная; 0,45–0,65 – эллиптическая; 0,65 > – обратнойяйцевидная [10]. Измерения основных признаков проводили с помощью программы «Axio Vision 4.8.2».

Для исследования расположения генеративных почек на побегах и морфологии цветков с 10 моделей каждого таксона весной, до начала цветения (в конце марта), проводили заготовку ветвей с генеративными почками. Соцветия получали на срезанных ветвях, поставленных в сосуды с водой (при температуре 20...24°C) и фиксировали в смеси спирта этилового 96% и воды в соотношении 1:1. Выявление морфологических особенностей проведено при увеличении 16,3× («МБС–10», ЛЗОС, Россия). Изучение морфологии плодов проводили на 30 плодущих сережках отобранных с деревьев в период плодоношения.

Известно, что для представителей *Salicaceae* характерна крайне низкая индивидуальная и межпопуляционная изменчивость анатомических структур листа [11, 12]. В ряде популяций в бассейнах рек Томь, Бия и Катунь рандомизированно с трех особей использовали листья для морфо-анатомических исследований черешка (см. табл. 1). Отбор проводили со средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев, с укороченных побегов. Черешки отделяли от пластинок листьев укороченных побегов и фиксировали в смеси спирта этилового 96%, глицерина и воды в соотношении 1:1:1. Поперечные срезы делали в верхней части черешка (у основания листовой пластинки), поскольку именно ее характеристику используют в ключах определителей как важный признак для разграничения видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* [13, 14]. Полученные срезы окрашивали 2%-ным водным раствором сафранина. Анатомические особенности изучали при увеличении 100× («Микромед–1», ООО «Наблюдательные приборы», Россия). С каждой модели анализировали 9 черешков листьев. При анализе ряда мерных признаков рассчитывали: средние арифметические (\bar{x}) и ошибки средних арифметических (m), максимальные и минимальные значения, стандартные отклонения (σ) и коэффициенты вариации (CV , %).

Результаты исследования и обсуждение

Морфология побегов

Для *P. nigra* характерны побеги цилиндрические по всей длине, редко у отдельных особей наблюдается угловатость в верхней их части. У *P. laurifolia* порослевые удлиненные побеги всегда ребристые, ребра нисходят по 3 от каждого листового рубца и хорошо просматриваются даже на 2–4-летних побегах. У большинства исследованных особей *P. × jrtyschensis* среди порослевых побегов преобладают ребристые в верхней и цилиндрические в нижней части. Применение этого признака особенно важно при идентификации гибридов на ранних стадиях развития насаждений – фазы семянцев и молодых деревьев [15]. Удлиненные побеги кроны, в отличие от порослевых, менее информативны для идентификации, поскольку даже у *P. laurifolia* среди них наблюдаются цилиндрические, угловатые и ребристые. Такое же варьирование характерно и для гибридов.

Морфологические методы позволяют достаточно надежно идентифицировать гибриды, возникающие между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* по характеру дифференцировки укороченных побегов кроны. У видов секции *Tacamahaca* имеются специализированные укороченные побеги – дискобласты, у таксонов секции *Aigeiros* их нет, и укороченные побеги кроны представлены только лептобластами. Следует отметить, что дискобласты всегда наследуются как естественными, так и культурными гибридами и сохраняются даже при возвратных скрещиваниях [16]. Наличие дискобластов позволяет надежно идентифицировать *P. × jrtyschensis* по достижению растениями 10-летнего возраста, даже при внешнем сходстве листовой пластинки с *P. nigra* (рис. 1).

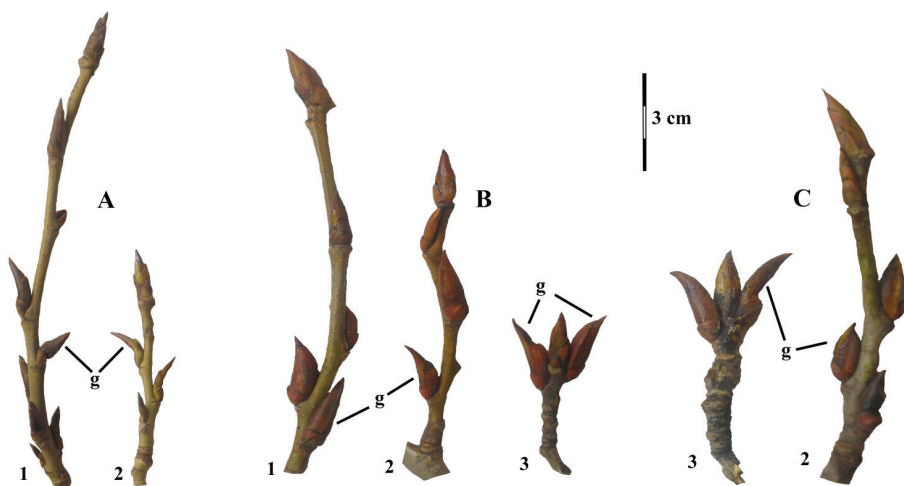


Рис. 1. Расположение генеративных почек
[Fig. 1. Location of generative buds]:

A – *Populus nigra*, *B* – *P. × jrtyschensis*, *C* – *P. laurifolia*.

Типы побегов [Types of shoots]: 1 – ауксибласт [auxiblast]; 2 – лептобласт [leptoblast];

3 – дискобласт [discoblast]; g – генеративные почки [generative buds]

Морфология листовых пластинок

У изученных таксонов наблюдаются четыре формы листовой пластинки: треугольная, яйцевидно-треугольная, яйцевидная и эллиптическая. На эндогенном уровне в пределах одного дерева можно наблюдать сразу несколько форм, но резко преобладает одна из них.

Для *P. nigra* характерны треугольные и яйцевидно-треугольные листья, последние преобладали во всех популяциях (78,0–96,0%). У *P. laurifolia* три типа листовых пластинок: яйцевидно-треугольная, яйцевидная и эллиптическая. В большинстве изученных насаждений наиболее распространены яйцевидные листья (50,0–70,0%). *P. × jrtyschensis* характеризуется наличием всех форм, отмеченных у родительских видов. В популяциях гибридов

преобладают яйцевидно-треугольные листья (55,0–82,0%), треугольные и эллиптические отличаются крайне низкой частотой встречаемости. На укороченных побегах в средней части кроны у всех листьев одного дерева всегда выражена только одна форма верхушки и основания листовой пластинки. Листья *P. nigra* во всех изученных популяциях имели исключительно удлиненно-остроконечную верхушку и клиновидное основание. У *P. laurifolia* по форме верхушка всех листьев заостренная. Варьирование основания листовой пластинки у данного вида в пределах изученной территории связано с наличием форм, отличных не только по рассматриваемому признаку, но и по окрасу коры [10]. Наиболее распространенная серокорая форма имеет округленно-клиновидное, а приуроченная к популяциям среднего течения белокорая – сердцевидное основание [17]. Для листовых пластинок *P. × jrtyschensis* характерны промежуточные признаки: удлиненно-остроконечная верхушка и округленно-клиновидное основание.

Для многих видов тополя характерна гетерофиллия на удлиненных и укороченных побегах. Ранее мы уже отмечали, что применение в исследованиях листьев брахибластов более надежно при морфологической идентификации видовой принадлежности. Укороченные побеги довольно рано в возрасте 3–4 лет развиваются на молодых особях, хотя при этом их полноценная дифференциация происходит к 10 годам. Использование при этом индекса формы листовых пластинок путем вычисления соотношения A/L , на наш взгляд, является крайне перспективным направлением, поскольку не только снимает преувеличенность представлений об их чрезвычайно высокой вариабельности [18–20], но и позволяет избегать субъективности в их оценке. Морфологические признаки листовых пластинок важны при изучении изменчивости исследованных таксонов, но применение их для идентификации *P. × jrtyschensis*, на наш взгляд, требует больших навыков.

Морфология черешка листа

Черешок листа у *P. nigra* плоский на большей части длины без желобка на адаксиальной стороне, у *P. laurifolia* – цилиндрический с желобком. Черешок у *P. × jrtyschensis* плоский только в верхней части, желобок хорошо выражен в основании черешка, но постепенно уменьшается и в верхней части просматривается небольшая выемка. М.В. Костина и др. [21] указывают на значительное варьирование выраженности желобка у гибридных растений тополя. Исследования *P. × jrtyschensis* в популяциях юга Сибири подтвердили последние представления. В целом морфология черешка позволяет хорошо диагностировать *P. nigra* и *P. laurifolia*, но при определении гибридов, его признаки должны использоваться в комплексе с другими.

Расположение генеративных почек на побегах кроны. Для секции *Aigeiros* характерно очередное положение генеративных почек на лептобластах и основании ауксибластов, для секции *Tacamahaca* – очередное на лептобластах и по 1–2 на верхушке дискобластов в пазухе вегетативной почки. У *P. × jr-*

tyschensis размещение генеративных почек совмещает особенности секций. Признак полезен для идентификации репродуктивно зрелых гибридных растений в зимне-весенний период при совместном использовании с морфологией побегов (см. рис. 1).

Морфология цветков и плодов

В изученных популяциях как родительских видов, так и *P. × jrtyschensis* резко преобладают мужские особи. Тычиночные цветки изученных таксонов имеют блюдцевидные диски диаметром 2,5–3 мм у *P. nigra*; 3–4 мм – у *P. laurifolia* и 2,5–4 мм – у *P. × jrtyschensis*. У *P. nigra* они по краю плоские, у тополя лавролистного и тополя иртышского – волнистые. У *P. × jrtyschensis* в пределах одной сережки встречаются как цельные, так и лопастные, голые и опушенные диски, у родительских таксонов они всегда цельные и голые (рис. 2).

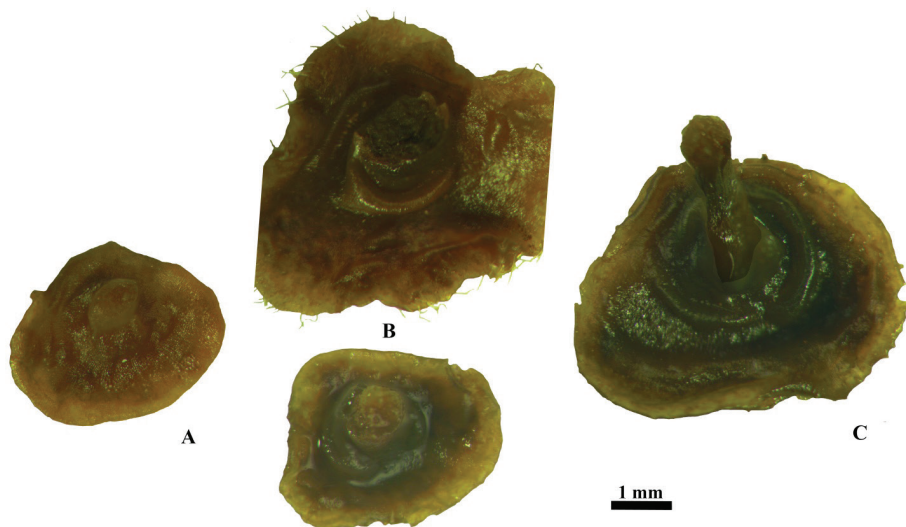


Рис. 2. Диски тычиночных цветков [Fig. 2. Discs of staminate flowers]:
A – *Populus nigra*, B – *P. × jrtyschensis*, C – *P. laurifolia*

У *P. nigra* на эндогенном уровне количество тычинок варьирует от 20–30 шт., *CV* – 8,60%; у *P. laurifolia* – 55–65 шт., *CV* – 5,16%. Интересно, что у *P. × jrtyschensis* исследованные особи распались на три группы, образующие переход от родительских таксонов. В первой группе количество тычинок у особей варьировало от 32 до 36 шт., *CV* – 4,90%, во второй 42–46 шт., *CV* – 3,18%, в третьей – 50–54 шт., *CV* – 3,07%. В среднем по выборкам количество тычинок составило у *P. nigra* – $30,0 \pm 0,816$ (25–35 шт., *CV* – 8,82%); у *P. laurifolia* – $60,0 \pm 0,557$ (55–65 шт., *CV* – 6,05%); у *P. × jrtyschensis* – $42,0 \pm 1,430$ (32–54 шт., *CV* – 18,46%).

Пестичные цветки у *P. nigra*: цветоножка 0,5–2 мм, диски воронковидные сплюснутые с боков, цельнокрайние, голые. Края дисков до середины охватывают яйцевидную, гладкую, голую завязь. Рыльце крупное двулопастное, на коротком столбике. Лопасты плотно сомкнуты и прижаты к завязи, не срстаются, по форме V-образные, отогнуты вверх, поверхность бугорчатая (рис. 3, А). У *P. laurifolia*: цветоножка 0,5–1 мм, диски блюдцевидные, по краю волнистые, опушенные. Завязь яйцевидная, складчато-бугорчатая, опушенная. Рыльце крупное трехлопастное (реже двух- и четырехлопастное), лопасти копьевидные плоские, свободные, поверхность бугорчатая (рис. 3, С). *P. × jrtytschensis*: цветоножка 0,5–3 мм, диски воронковидные сплюснутые с боков, цельнокрайние, рыхло опушенные с округлыми сосочками на поверхности. Завязь яйцевидная, бугорчатая, с сосочками, голая. Рыльце крупное двулопастное, у некоторых цветков трехлопастное, на коротком столбике. Лопасты плотно сомкнуты и прижаты к завязи, не срстаются, лировидные, отогнуты вверх, поверхность складчато-бугорчатая (рис. 3, В).

Плод *P. laurifolia* 2–4-створчатая коробочка, обычно на сережке основную долю составляют 3-створчатые плоды, 2-створчатые коробочки расположены преимущественно в ее основании, а 4-створчатые – в верхней части. У *P. nigra* плоды представлены только 2-створчатыми коробочками. У *P. × jrtytschensis* на сережке преобладают 2-створчатые коробочки, на 3-створчатые приходится 13,0–22,0%, они сосредоточены преимущественно в верхней части сережки. Коробочки 4-створчатые, встречающиеся у *P. laurifolia*, у гибридов не обнаружены.

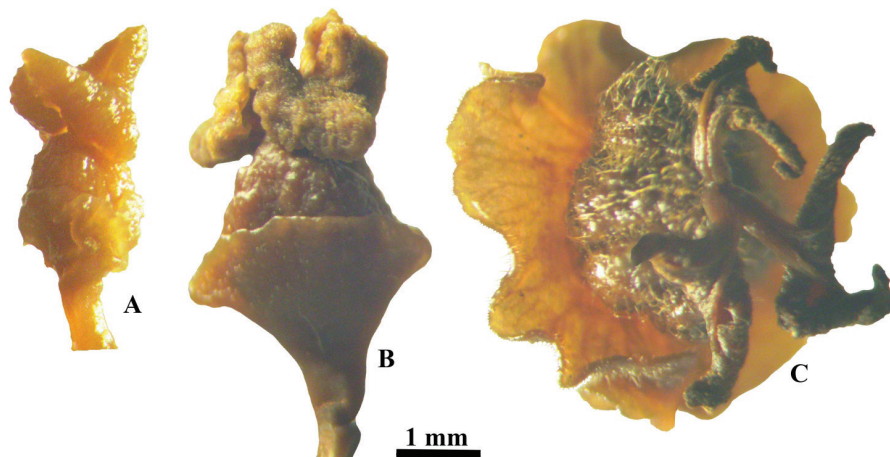


Рис. 3. Цветки [Fig. 3. Flowers]:
А – *Populus nigra*, В – *P. × jrtytschensis*, С – *P. laurifolia*

Общеизвестно, что признаки генеративных органов отличаются низкой изменчивостью, это подтвердили и настоящие исследования. И на первый

взгляд, их применение ограничено только временем достижения репродуктивной стадии в онтогенезе. Тем более что тычиночные и пестичные цветки *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* различаются по строению диска, рыльца и опушению. Диапазоны количества тычинок у исследованных таксонов не перекрываются, и эти признаки можно рассматривать как надежные при диагностике. Однако практическое применение морфологии генеративных органов имеет ограничения, которые необходимо учитывать при планировании исследований: 1) не позволяют идентифицировать растения, не достигшие репродуктивного возраста; 2) тополи – двудомные растения; 3) имеют непродолжительный период цветения и плодоношения; 4) цветковые и плодущие сережки недолго сохраняются в подстилке.

Анатомическая структура листовых черешков

Черешки *P. nigra* и *P. laurifolia* хорошо различаются по форме поперечного сечения и особенно по контуру адаксиальной стороны (табл. 2). У *P. nigra* верхняя сторона всегда округлая, у *P. laurifolia* – сердцевидная вследствие хорошо выраженного желобка. Проводящая система *P. nigra* линейная, у *P. laurifolia* – высокоаркообразная, образованная отличными по форме кольцами закрытых коллатеральных проводящих пучков. *P. × jrtyschensis*, как и следовало ожидать, в той или иной мере наследуют черты родительских видов, но хорошо идентифицируются по форме поперечного сечения черешка, контуру адаксиальной стороны и форме проводящей системы (рис. 4).

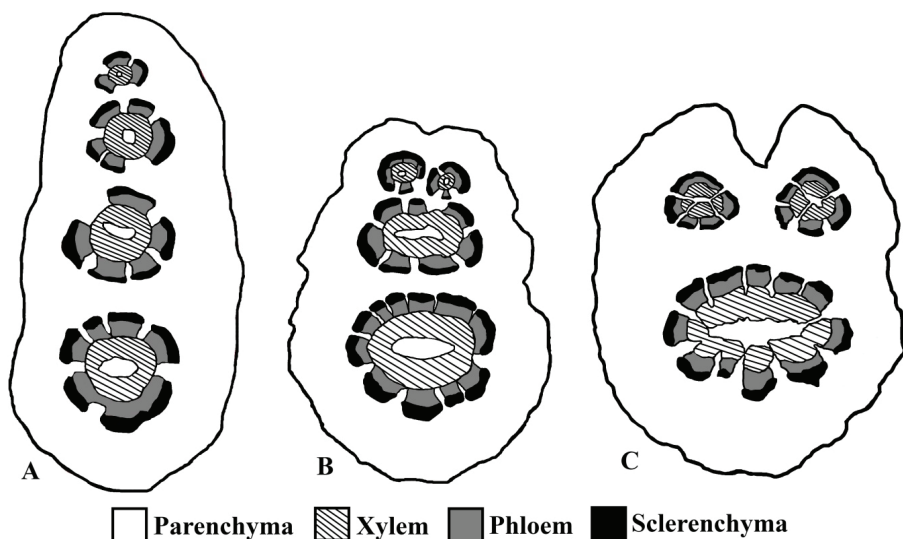


Рис. 4. Схема анатомии черешка [Fig. 4. Diagram of petiole anatomy]:
A – *Populus nigra*, B – *P. × jrtyschensis*, C – *P. laurifolia*

Поскольку анатомические исследования черешков листьев легкодоступны, а укороченные побеги довольно рано развиваются на молодых особях, использование признаков петиолярной анатомии, на наш взгляд, самый надежный метод идентификации гибридов. Однако, как показывают наши последние исследования, в анатомии черешков *P. nigra* могут наблюдаться проявления интрогрессии. Поэтому петиолярная анатомия указанных таксонов требует дополнительных исследований на популяционном уровне.

Анализ морфологических и анатомических признаков *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне естественной гибридизации показал, что родительские таксоны и гибриды хорошо идентифицируются по характеру дифференциации побегов кроны, расположению генеративных почек, морфологии цветков и анатомическому строению черешка листа. Полученные нами данные подтверждают результаты молекулярно-генетических исследований гибридных зон видов *Aigeiros* и *Tacamahaca* [5–10, 22–24], согласно которым их генетический состав определяется действием естественного отбора, приводящего к частичной блокировке интрогрессии, преобладанию гибридов F_1 и сохранению видовой специфичности родительских таксонов.

Таблица 2 [Table 2]

**Диагностические признаки анатомии черешков листьев *Populus nigra*,
P. laurifolia и *P. × jrtyschensis***
[Diagnostic characteristics of petiole anatomy of *Populus nigra*, *P. laurifolia*
and *P. × jrtyschensis* leaves]

Признак [Characteristics]	Особенности проявления признаков [Peculiarities of the characteristics in species and hybrids]		
	<i>P. nigra</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>	<i>P. laurifolia</i>
Форма поперечного сечения черешка в верхней части [Form of the cross-section of the petiole in the upper part]	Эллиптическая [Elliptical]	Эллиптическая [Elliptical]	Яйцевидная [Ovoid]
Контур адаксиальной стороны [Adaxial surface contour]	Округлый [Rounded]	Усеченный, выемчатый [Truncated, emarginate]	Сердцевидный [Heart-shaped]
Форма колец закрытых коллатеральных пучков и их размещение [Form of rings of closed collateral vascular bundles and their placement]	3–5 округлых линейно расположенных кольца [3-5 rounded linear rings]	2 эллиптических линейно расположенных на абаксиальной стороне и 2 параллельно расположенных округлых на адаксиальной стороне [2 linearly arranged elliptical and 2 parallelly arranged rounded at the adaxial side]	1 эллиптическое на абаксиальной стороне и 2–4 параллельно расположенных на адаксиальной стороне [1 elliptical on the abaxial side and 2-4 parallelly arranged at the adaxial side]
Форма проводящей системы [Form of the vascular system]	Линейная [Linear]	Аркообразная переходящая в линейную [Arch-shaped transforming into linear]	Высокоаркообразная [Arched]

Заключение

В зоне наложения ареалов *P. nigra* и *P. laurifolia* в Алтае-Саянской горной стране распространен их естественный гибрид *P. × jrtyschensis*. Анализ морфологических и анатомических признаков таксонов в исследованной зоне естественной гибридизации показал, что родительские таксоны хорошо идентифицируются по морфологии побегов, листовых пластинок, черешка, расположению генеративных почек, морфологии генеративных органов и анатомическому строению черешка листа. Рассмотренные признаки гибридов преимущественно промежуточные, хотя по дифференциации побегов кроны прослеживается асимметрия в сторону *P. laurifolia*. В изученной гибридной зоне по морфо-анатомическим признакам наблюдается четкое подразделение взрослых деревьев на три группы – две представлены родительскими видами и одна гибридами.

Литература

1. 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 multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments // PLoS ONE. 2014. Vol. 9. e103645. doi: [org/10.1371/journal.pone.0103645](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103645)
2. 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. doi: [org/10.1111/mec.13368](https://doi.org/10.1111/mec.13368)
3. 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. e28101098. doi: [org/10.3389/fpls.2016.02022](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02022)
4. Suarez-Gonzalez A., Hefer C.A., Lexer C., Cronk Q.C.B., Douglas C.J. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*) // Molecular ecology. 2018. Vol. 27(7). PP. 1667–1680. doi: [org/10.1111/mec.14561](https://doi.org/10.1111/mec.14561)
5. Vanden Broeck V.A., Villar M., Bockstaele V.E., Slycken V.J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations // Annals of Forest Science. 2005. Vol. 62. PP. 601–613. doi: [10.1051/forest:2005072](https://doi.org/10.1051/forest:2005072)
6. Eckenwalder J.E. *Populus* // Flora of North America Editorial Committee. 2010. № 7. PP. 5–14.
7. Прошкин Б.В., Климов А.В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (*Salicaceae*) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2017. № 4. С. 38–51. doi: [10.15372/SJFS20170404](https://doi.org/10.15372/SJFS20170404)
8. Климов А.В., Прошкин Б.В., Андреева З.В. Гибридизация видов рода *Populus* L. секций *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill. в природе и культуре // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. 2018. № 1. С. 16–36.
9. 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(1). PP. 1–12. doi: [org/10.1186/s12870-016-0776-6](https://doi.org/10.1186/s12870-016-0776-6)

10. Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 22(4). С. 468–475. doi: [10.18699/VJ18.384](https://doi.org/10.18699/VJ18.384)
11. Скворцов А.К., Голышева М.Д. О некоторых особенностях строения листа, важных для таксономии и филогении рода *Salix* L. // Биологические науки. 1967. № 41. С. 91–97.
12. Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей // Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей. 2002. Сер. 3. Т. 78. 164 с.
13. 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. 699 p. URL: <http://www.fao.org/3/a-i2670e.pdf>
14. Молганова Н.А., Овеснов С.А. Виды рода тополь (*Populus* L., *Salicaceae*) в г. Перми // Вестник Пермского университета. 2016. Вып. 1. С. 12–21.
15. Corenblit D., Steiger J., González E., Gurnell A.M., Charrier G., Darrozes J., Dousseau J., Julien F., Lambs L., Larrue S., Roussel E., Vautier F., Voldoire O. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L // Earth Surface Processes and Landforms. 2013. № 39. PP. 546–563. doi: [10.1002/esp.3515](https://doi.org/10.1002/esp.3515)
16. Прошкин Б.В., Климов А.В. Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // Turczaninowia. 2017. Т. 20, № 4. С. 206–218. doi: [10.14258/turczaninowia.20.4.19](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.19)
17. Климов А.В., Прошкин Б.В. Популяционно-фенетическая структура тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. в бассейне реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2018. № 5. С. 62–75. doi: [10.15372/SJFS20180506](https://doi.org/10.15372/SJFS20180506)
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. Available at: http://www.danubeparks.org/files/1903_BlackPoplarMonography.pdf
19. Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск : Гео, 2007. 121 с.
20. Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 79–109.
21. Костина М.В., Чиндяева Л.Н., Васильева Н.В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *Populus nigra* L. в Новосибирске // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 20–31.
22. Lindtke D., Gompert Z., Lexer C., Buerkle C.A. Unexpected ancestry of *Populus* seedlings from a hybrid zone implies a large role for postzygotic selection in the maintenance of species // Molecular Ecology. 2014. № 23. PP. 4316–4330. doi: [10.1111/mec.12759](https://doi.org/10.1111/mec.12759)
23. Christe C., Stölting K.N., Bresadola L., Fussi B., Heinze B., Wegmann D., Lexer C. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F₁ fertility and recurrent gene flow // Molecular Ecology. 2016. № 25(11). PP. 2482–2498. doi: [10.1111/mec.13587](https://doi.org/10.1111/mec.13587)
24. Zeng Y.F., Zhang J.G., Duan A.G., Abuduhumiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility // Scientific Reports. 2016. № 6. e27306416. doi: [10.1038/srep28043](https://doi.org/10.1038/srep28043)

Поступила в редакцию 05.04.2018 г.; повторно 07.09.2018 г. и 14.01.2019 г.;
принята 15.02.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.

Авторский коллектив:

Климов Андрей Владимирович – канд. биол. наук, зам. директора по научной работе ООО ИнЭКА-консалтинг (Россия, 654027, г. Новокузнецк, ул. Лазо, 4).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>

E-mail: populus0709@mail.ru

Прошкин Борис Владимирович – аспирант кафедры селекции, генетики и лесоводства, Агрономический факультет, Новосибирский государственный аграрный университет (Россия, 630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160).

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

For citation: Klimov AVI, Proshkin BVI. Using morphological and anatomical characteristics to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia* and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:64-81. doi: 10.17223/19988591/46/4 In Russian, English Summary

Andrey VI. Klimov¹, Boris VI. Proshkin²

¹ InEca-Consulting LLC, Novokuznetsk, Russian Federation

² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russian Federation

**Using morphological and anatomical characteristics
to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia*
and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia**

In this research, we revealed the overlapping of the areas of *P. laurifolia* (*Tacamahaca* section) and *P. nigra* (*Aigeiros* section) in the Altai-Sayan mountain country. There is a process of natural crossing with the formation of a hybrid species *P. × jrtyshensis* in their common habitat. Hybrid zones of poplars are interesting for selection; therefore, careful study is required. There is no practical using of *P. × jrtyshensis* and they are not yet included in floristic lists and identification guides of Siberian regions. The last is related to the lack of clear morphological characteristics important for its identification. The aim of this study was to examine morphological and anatomical characteristics of *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyshensis* to assess the possibilities of their using in natural hybrids identification.

We conducted the main part of the studies in the populations of *P. nigra*, *P. laurifolia*, and *P. × jrtyshensis* of the Tom River Basin. A part of the samples for anatomical studies was taken in the populations of the Biya and Katun river basins (See Table 1). The morphological characteristics of the vegetative organs were examined by the comparative morphological method. We studied such qualitative characteristics as surface shape of elongated coppice shoots, surface shape of elongated canopy shoots, types of shortened canopy shoots, morphology of leaf blades and petioles. We collected herbarium material from each sample plot, from 30 reproductively mature trees distant from each other, at the southern side of the middle part of the canopy with the aim of researching the variability of morphological characteristics. 15 fully developed intact leaves from each individual from the middle part of shortened shoots were collected. The length of the leaf blade (L), the distance between the widest and basic parts (A) were measured for analyzing the shape of each leaf blade. Form determination was performed by calculating the A / L index. We used the following ranges: < 0.25 - triangular; 0.25-0.35 - egg-shaped triangular; 0.35-0.45 - egg-shaped; 0.45-0.65 - elliptical; 0.65 > - reversed egg-shaped. Branches with generative buds were collected from 10 models of each taxon in the spring before the beginning of flowering (at the end of March) for studying the location of generative buds on shoots and flower morphology. We detected

morphological features at a magnification of 16.3×. Inflorescences were taken from cutting branches placed in vessels with water (at a temperature of 20...24°C) and fixed in a mixture of 96% ethyl alcohol and water in a 1: 1 ratio. The study of the fruit morphology was performed on 30 fruitful catkins selected from trees during the fruiting period. The leaves for morpho-anatomical studies of the petiole were collected randomly from three individuals from populations in the Tom, Biya and Katun river basins. The selection was carried out from the middle part of the crown of reproductively mature trees, with shortened shoots. The petioles were separated from the leaf blades of shortened shoots and fixed in a mixture of 96% ethyl alcohol, glycerol and water at the ratio of 1: 1: 1. Cutting sections were made in the upper part of the stem (fan). The cutting samples were stained with 2% safranin aqueous solution. Anatomical features were studied at a magnification of 100×. The reliability of the results was achieved by studying the petioles of 9 leaves from each model.

Coppice shoots of *P. nigra* have acylindrical form along the entire length, rarely angulated in the upper part. Elongated coppice shoots of *P. laurifolia* are always ribbed. The majority of examined coppice shoots of *P. jrtyschensis* are mostly ribbed on top and cylindrical on bottom shoots. This feature is important for identifying hybrids at the early stages of the population development. Elongated canopy shoots, in contrast to coppice shoots, are less informative, because even *P. laurifolia* has cylindrical, angular and ribbed shoots. The same variation is typical of hybrids. The reliable hybrid identification between the species of *Aigeiros* and *Tacamahaca* sections according to the nature of the shortened canopy shoots differentiation is possible due to morphological methods application. Species of *Tacamahaca* section have special shortened shoots, discoblasts, species of *Aigeiros* section do not have them, and shortened shoots of the canopy are represented only by leptoblasts. It should be noted that discoblasts are always inherited by hybrids and are preserved even with return crosses (See Fig. 1). The studied species have four lamina forms: triangular, ovate-triangular, ovate and elliptical. At the endogenous level, several lamina forms can be observed at one tree, but one of them sharply prevails. *P. nigra* is characterized by triangular and ovate-triangular leaves, the last prevails in all populations (78.0-96.0%). *P. laurifolia* has three types of leaf blades: ovate-triangular, ovate and elliptical. Ovoid leaves are most common (50.0-70.0%) form for the studied populations. *P. × jrtyschensis* is characterized by the presence of all forms noted in the parent species. In populations of hybrids, ovate-triangular leaves (55.0-82.0%) are predominant, triangular and elliptical leaves are distinguished by an extremely low frequency of occurrence. Only one form of the leaf top and fan on shortened shoots in the middle part of the canopy for all the leaves of one tree is always expressed. The leaves of *P. nigra* in all studied populations have an exceptionally elongated pointed tip and a wedge-shaped fan. The shape of *P. laurifolia* leaf top is pointed. The intermediate characteristics are typical of *P. × jrtyschensis* leaf blades: the pointed elongated tip and the rounded wedge-shaped fan. Staminate and pistil late flowers of *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* differ in the structure of the disc, flowers and pubescence (See Fig. 2-3). The ranges of the stamens number of the studied species do not overlap, and these characteristics can be considered as reliable in their identification. The fruit of *P. laurifolia* is a 2-4-fold capsule, usually a 3-fold capsule; 2-fold capsules are located mainly at its base, and 4-fold are in the upper part. Fruits of *P. nigra* are represented only by 2-fold capsules. 2-fold capsules predominate for *P. × jrtyschensis*, 3-fold capsules account for 13.0-22.0%, concentrating mainly in the upper part of the catkins. The petioles of *P. nigra* and *P. laurifolia* differ in the shape of the cross section and, especially, in the contour of the adaxial side (See Table 2). The upper side of *P. nigra* is always round, that of *P. laurifolia* is heart-shaped due to a well-defined groove. The conductive system of

P. nigra is linear, that of *P. laurifolia* is arciform, formed by different rings of closed collateral conductive beams. *P. × jrtyschensis* inherits the characteristics of the parent species, but is well identified by the cross section of the stem, the contour of the adaxial side, and the form of the conducting system (See Fig. 4). Due to the availability of anatomical studies of the petiole and a quite early development of shortened shoots in young individuals, the use of petiole anatomical characteristics is, in our opinion, the most reliable method for hybrid identifying. The analysis of the morphological and anatomical characteristics of species in the natural hybridization zone showed that the parent species are well identified by morphology and petiole anatomy. The considered characteristics of hybrids are predominantly intermediate, although asymmetry of *P. laurifolia* is traced by the differentiation of canopy shoots. There is a clear division of adult trees into three groups - two are represented by parental species and one by hybrids - in the studied hybrid zone according to the morpho-anatomical characteristics.

The paper contains 4 Figures, 2 Tables and 24 References.

Key words: *Populus*; hybridization; identification; morphology; petiolar anatomy.

References

1. 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. 2014;9:e103645. doi: [10.1371/journal.pone.0103645](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103645)
2. 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)
3. 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](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02022)
4. Suarez-Gonzalez A, Hefer CA, Lexer C, Cronk QCB, Douglas CJ. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*). *Molecular Ecology*. 2018;27(7):1667-1680. doi: [10.1111/mec.14561](https://doi.org/10.1111/mec.14561)
5. 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)
6. Eckenwalder JE. *Populus*. In: *Flora of North America Editorial Committee, eds.* 1993+. Flora of North America North of Mexico. 20+ vols. New York and Oxford. 2010. Vol. 3, pp. 5-14.
7. Proshkin BV, Klimov AV. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (*Salicaceae*) in the floodplain of the Tom river. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal = Sib. J. For. Sci.* 2017;4:38-51. doi: [10.15372/SJFS20170404](https://doi.org/10.15372/SJFS20170404) In Russian, English Summary
8. Klimov AV, Proshkin BV, Andreeva ZV. Gibrizatsiya vidov roda *Populus* L. sektiys Aigeiros Lunell i Tacamahaca Mill. v prirode i kul'ture [Hybridization of *Populus* L. sections *Aigeiros* Lunell and *Tacamahaca* Mill. in nature and crop]. *Vestnik Novosibirskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2018;1(46):16-36. In Russian
9. 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](https://doi.org/10.1186/s12870-016-0776-6)
10. Klimov AV, Proshkin BV. Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in the hybridization zone. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(4):468-475. doi: [10.18699/VJ18.384](https://doi.org/10.18699/VJ18.384) In Russian, English Summary

11. Skvortsov AK, Golysheva MD. On some features of the structure of the leaf, important for taxonomy and phylogeny of the genus *Salix* L. *Biological Sciences*. 1967;41(5):91-97. In Russian
12. Pautov AA. Leaf structure in the evolution of poplars. *Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytateley. Seriya 3. = Proceeding of St. Petersburg University Society of Naturalists. Series 3*. 2002;3(78):164 In Russian
13. 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> (access 20.08.2018)
14. Molganova NA, Ovesnov SA. Species of the genus *Populus* L. (Salicaceae) in Perm. *Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya Biologiya = Bulletin of Perm State University*. 2016;1:12-21. In Russian
15. Corenblit D, Steiger J, Gonzalez E, Gurnell AM, Charrier G, Darrozes J, Dousseau J, Julien F, Lambs L, Larrue S, Roussel E, Vautier F, Voldoire O. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: A special focus on *Populus nigra* L. *Earth Surface Processes and Landforms*. 2013;39:546-563. doi: [10.1002/esp.3515](https://doi.org/10.1002/esp.3515)
16. Proshkin BV, Klimov AV. Spontaneous hybridization of *Populus* × *sibirica* and *Populus nigra* in the city of Novokuznetsk (Kemerovo region). *Turczaninowia*. 2017;20(4):206-218. doi: [10.14258/turczaninowia.20.4.19](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.19) In Russian, English Summary
17. Klimov AV, Proshkin BV. Population and phenetic structure of laurel poplar *Populus laurifolia* Ledeb. in the Tom river basin. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2018;5:62-75. doi: [10.15372/SJFS20180506](https://doi.org/10.15372/SJFS20180506)
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 Publ.; 2014 128. p. Available at: http://www.danubeparks.org/files/1903_BlackPoplarMonography.pdf (access 20.08.2018)
19. Bakulin VT. Topol' chernyy v Zapadnoy Sibiri [Black poplar in Western Siberia]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2007. 121 p. In Russian
20. Mayorov SR, Bochkin VD, Nasimovich YuA, Shcherbakov AV. Adventive flora of Moscow and Moscow region. Moscow: KMK Publ.; 2012:79-109. In Russian
21. Kostina MV, Chindyaeva LN, Vasilieva NV. Hybridization of *Populus* × *sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *Populus nigra* L. in Novosibirsk. *Sotsialno-ecologicheskieologii = Environment and Human: Environmental Studies*. 2016;4:20-31. In Russian
22. Lindtke D, Gompert Z, Lexer C, Buerkle CA. Unexpected ancestry of *Populus* seedlings from a hybrid zone implies a large role for postzygotic selection in the maintenance of species. *Molecular Ecology*. 2014;23:4316-4330. doi: [10.1111/mec.12759](https://doi.org/10.1111/mec.12759)
23. Christe C, Stölting KN, Bresadola L, Fussi B, Heinze B, Wegmann D, Lexer C. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F₁ fertility and recurrent gene flow. *Molecular Ecology*. 2016;25(11):2482-2498. doi: [10.1111/mec.13587](https://doi.org/10.1111/mec.13587)
24. Zeng YF, Zhang JG, Duan AG, Abuduhamiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility. *Scientific Reports*. 2016;6:28043. doi: [10.1038/srep28043](https://doi.org/10.1038/srep28043)

Received 05 April 2018; Revised 07 September 2018 and 14 January 2019;

Accepted 15 February 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Klimov Andrey VI, Cand. Sci. (Biol.), Deputy Director for Research InEca-Consulting LLC, 4 Lazo Pr., Novokuznetsk 654027, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>

E-mail: populus0709@mail.ru

Proshkin Boris VI, PhD Student, Department of Selection, Genetics and Forestry, Faculty of Agronomy, Novosibirsk State Agrarian University, 160 Dobrolubov Pr., Novosibirsk 630039, Russian Federation.

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru