



УДК 630.18+630.165.6

***Populus* × *jrtyschensis* Chang Y. Yang в Алтае-Саянской горной стране**

Б.В. Прошкин¹, А.В. Климов²

¹Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия;
boris.vladimirovich.93@mail.ru

²Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета,
Новокузнецк, Россия; populus0709@mail.ru

Рассмотрены вопросы гибридизации в роде *Populus* L. и естественного скрещивания *P. laurifolia* Ledeb. (секция *Tacamahaca* Mill.) и *P. nigra* L. (секция *Aigeiros* Lunell) в местах наложения их ареалов. По материалам коллекции Гербария им. П.Н. Крылова (ТК) уточнено распространение *P. × jrtyschensis* Chang Y. Yang в Алтае-Саянской горной стране. Представлены исследования морфологических признаков *P. × jrtyschensis* и родительских видов. Установлено, что важными для идентификации признаками являются характер ребристости удлинённых порослевых побегов, типы укороченных побегов кроны, расположение генеративных почек.

Ключевые слова: *Populus* × *jrtyschensis*, идентификация гибридов, Алтае-Саянская горная страна.

Виды тополя широко распространены в Северном полушарии и являются важными компонентами лиственных лесов. Самые ранние ископаемые остатки листьев рода датируются верхним палеоценом – 58 млн лет назад (Eckenwalder, 1996). Однако достоверно не только по листьям, но и по побегам и генеративным органам они известны со среднего эоцена (Eckenwalder, 2010). Общий предок *Populus* L. и *Salix* L. был, вероятно, больше похож на тополь, чем на ивы, что частично подтверждается недавно описанным эоценовым родом *Pseudosalix* Boucher, Manchester et Judd (Boucher et al., 2003). Это растение морфологически является самым близким известным родственником *Populus* и *Salix* и встречается с обоими родами в ископаемых остатках свиты Грин-Ривер в штатах Юта и Колорадо (Eckenwalder, 2010).

Тополы возникли на территории Северной Америки (Wang et al., 2014; Du et al., 2015; Liu et al., 2017), откуда расселились в Евразию через Североатлантический и Берингов сухопутные мосты. После распада этих межконтинентальных трасс дальнейшее видообразование в Евразии было аллопатрическим, вследствие пространственной репродуктивной изоляции.

Гибридизация, вероятно, сыграла значительную роль в эволюции рода (Wang et al., 2014; Du et al., 2015; Liu et al., 2017). Древность процессов ги-

бридизации в роде *Populus* была подтверждена филогенетическими исследованиями на основе молекулярных маркеров наследуемых по материнской линии хлоропластной и ядерной ДНК. В частности, *P. nigra*, вероятно, имеет гибридное происхождение, поскольку исследования хлоропластной ДНК показали его близкое сходство с видами секции *Populus*. Но анализы ядерной ДНК и морфологические признаки указывают на то, что *P. nigra* относится к секции *Aigeiros* (Eckenwalder, 1996; Wang et al., 2014). Исследования Z.S. Wang et al. (2014) показали, что 3 наиболее эволюционно продвинутые секции – *Populus*, *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill. – имеют гибридное происхождение. При этом виды секции *Aigeiros*, вероятно, возникли позже в результате древней гибридизации предков *Populus* и *Tacamahaca*, что согласуется с палеоботаническими результатами, поскольку ископаемые остатки видов секции *Aigeiros* появляются в отложениях позже (Eckenwalder, 1996). Вероятно, на ранних стадиях эволюции генетическая дивергенция между предками разных секций была слабой, что, в частности, подтверждается фактами древних захватов пластид вследствие гибридизации (Wang et al., 2014; Du et al., 2015; Liu et al., 2017). В настоящее время межсекционная гибридизация успешно протекает только между видами *Aigeiros* и *Tacamahaca* (Vanden Broeck et al., 2005).

Populus × *jrtyschensis* Chang Y. Yang. – естественный гибрид *P. laurifolia* Ledeb. (секция *Tacamahaca*) и *P. nigra* L. (секция *Aigeiros*), распространённый в местах наложения их ареалов в Алтае-Саянской горной стране (Zhen-fu et al., 1999). Согласно литературным данным, он встречается в поймах рек и притоков Енисея, Абакана и Томи (Таран и др., 2016; Климов, Прошкин, 2016), р. Бастеректы в Восточном Казахстане (Байтулин и др., 1991), а также в бассейне Черного Иртыша в Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая (Jiang et al., 2016).

Спонтанная гибридизация между *P. laurifolia* и *P. nigra* происходит не только в природных условиях, но и в дендрологических коллекциях. В культуре давно известно несколько таких гибридов: *P.* × *berolinensis* K. Koch. (*P. laurifolia* × *P. nigra* var. *italica* Du Roi) и *P.* × *rasumowskiana* “Schroed.” ex Dippel (*P. laurifolia* × *P. nigra*) (Царев и др., 2003; Бакулин, 2004). Они представляют собой культивары отобранные из гибридных семей, представлены одним или несколькими клонами и в свое время были описаны как виды (*P. berolinensis* K. Koch. и *Populus rasumowskiana* “Schroed.” ex Dippel). Однако отождествлять их в силу комбинации скрещивания с природными гибридными видами, занимающими определенную экологическую нишу и имеющими географическую локализацию, на наш взгляд, неверно. Поэтому, несмотря на более раннее описание этих культиваров, мы придерживаемся названия *P.* × *jrtyschensis*.

Цель данного исследования состояла в уточнении распространения *P.* × *jrtyschensis* в Алтае-Саянской горной стране и выборе признаков для его идентификации.

Для уточнения распространения *P.* × *jrtyschensis* и времени его документальной фиксации авторами было проведено изучение коллекционных фон-

дов старейшего в Сибири Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (ТК, Томск). Исследования показали, что *P. × jrtyschensis* был отмечен в Кемеровской области (бассейн р. Томи); Республике Алтай: р. Чулышман (бассейн Телецкого озера), в Восточно-Казахстанской и Алматинской областях Республики Казахстан в современном понимании. Сборы приходится на начало XX в., но в Гербарии таксон фигурирует под другими названиями. Обычно коллекторы определяли его как *P. nigra* или *P. laurifolia*. На некоторых листах имеются пометки А.К. Скворцова «*Populus nigra* L. × *P. laurifolia* Ledeb., 1980 г.».

Анализ материалов Гербария им. П.Н. Крылова (ТК) показывает, что самый ранний образец *P. × jrtyschensis* был собран в 1908 г. А. Выдриным в бассейне р. Томи, в районе ныне несуществующего п. Белый Камень на р. Кондома, и определён как *P. laurifolia*. В настоящее время нам не удалось обнаружить насаждения *P. laurifolia* или особи *P. × jrtyschensis* в пойме р. Кондомы. Этот район подвергся наибольшему хозяйственному освоению с конца XIX столетия, проводились активные заготовки древесины, добыча золота и т.д. Возможно, топольники здесь были уничтожены в результате деятельности человека. На территории Республики Алтай *P. × jrtyschensis* был собран М.А. Лисицыным («долина реки Чулышмана, близ урочища Дел-Узы. 28.05.1913») и определён как *P. laurifolia*.

В 1912–1914 гг. гербарные сборы тополя иртышского были сделаны в ходе ботанико-географических экспедиций по Семиречью и определены как *P. nigra* и *P. laurifolia*: «Семиреч. обл. Джарк[кентский] у[езд], Сары-тогай. Ясеньевый лес. 28.06.1912. В.В. Сапожников, Б.К. Шишкин» (Sub nom. *P. laurifolia*); «Семиреч. обл., Пржев. у[езд], ур[очище]. Тогуз-торау, река Кикарим. 08.06.1913. В.В. Сапожников» (Sub nom. *P. nigra*); «Семипал. обл., Зайсанск. у[езд], р. Кара-Иртыш, окр. Бурана. 05.08.1914. В.В. Сапожников» (Sub nom. *P. laurifolia*). В 1929 г. в ходе экспедиции П.Н. Крылова и Л.П. Сергиевской в Северо-Восточный Казахстан был собран один образец, определенный как *P. nigra*: «Семипалат. губ., Зайсанск. Между д.д. Николаевской и Александровской – 48½° с.ш. и 55¾° в.д., на песках Бланды-Кум. 22.07.1929. П.Н. Крылов, Л.П. Сергиевская». Эти материалы показывают наличие зон гибридизации между *P. laurifolia* и *P. nigra* в Восточном Казахстане, что подтверждают ряд авторов (Байтулин и др., 1991).

Таким образом, в Алтае-Саянской горной стране процесс гибридизации между *P. laurifolia* и *P. nigra* впервые зафиксирован более 100 лет назад.

Исследования признаков, важных для идентификации *P. × jrtyschensis*, проводились авторами в 2014–2017 гг. в бассейне р. Томи.

Поскольку *P. × jrtyschensis* является не только межвидовым, но и межсекционным гибридом, он сочетает в своей морфологии признаки родительских видов и исходных секций. Для идентификации *P. × jrtyschensis* в бассейне р. Томи наиболее важными признаками являются характер ребристости удлинённых порослевых побегов, типы укороченных побегов кроны, расположение генеративных почек на побегах. У гибридных форм с пестич-

ными цветками надёжным диагностическим признаком является число створок коробочки.

Характер поверхности удлинённых порослевых побегов не является отличительным признаком секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*. В обеих секциях имеются виды с цилиндрическими и ребристыми побегами. Для *P. nigra* характерны побеги, цилиндрические по всей длине, редко у отдельных особей наблюдается угловатость в верхней их части. У *P. laurifolia* порослевые удлинённые побеги всегда ребристые, рёбра нисходят по 3 от каждого листового рубца. Ребристость выражена по всей длине и хорошо просматривается даже на 2–4-летних побегах. Для большинства исследованных особей *P. × jrtyschensis* характерна промежуточная ребристость, но некоторые деревья имели либо исключительно цилиндрические, либо полностью ребристые побеги.

А.А. Паутов (2002) отмечает, что побеги кроны тополей по степени развития междоузлий делятся на удлинённые (ауксибласты) и укороченные (брахибласты). Удлинённые побеги кроны, в отличие от порослевых, менее информативны для идентификации *P. × jrtyschensis*, поскольку даже у *P. laurifolia* среди них наблюдаются цилиндрические, угловатые и ребристые. Такое же варьирование характерно и для гибридов.

Укороченные побеги кроны подразделяются на лептобласты и розеточные побеги. У видов секции *Tacamahaca* укороченный побег приобретает наиболее специализированную форму – дискобласт. Для него характерна почти полная редукция междоузлий и боковых вегетативных почек. Такой побег очень экономичен с точки зрения расхода пластических веществ и довольно долговечен. Все листья дискобластов закладываются в зимующих почках (Паутов, 2002). Напротив, у видов секции *Aigeiros* дискобластов нет.

Их укороченные побеги – лептобласты – занимают промежуточное положение между ауксибластами и дискобластами, обычно недолговечны, имеют сокращённое число метамеров, междоузлия развиты, хотя и слабо (Паутов, 2002). Дифференциация побегов кроны, на наш взгляд, является наиболее важным признаком для идентификации гибридов: даже при внешнем сходстве листовой пластинки с *P. nigra* у них всегда выражены дискобласты.

Расположение генеративных почек на побеге связано с дифференциацией последних и отличает виды секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*. Для секции *Aigeiros* характерно очередное расположение генеративных почек на лептобластах, для секции *Tacamahaca* – очередное на лептобластах и по 1–2 на верхушке дискобластов в пазухе вегетативной почки. *P. × jrtyschensis* унаследовал этот признак от *P. laurifolia*. У *P. nigra* генеративные почки нередко располагаются в основании ауксибластов.

У особей с пестичными цветками для идентификации гибридов информативен признак «число створок плодов». Этот признак имеет систематический ранг в Евразии: для видов секции *Aigeiros* характерна 2-створчатая коробочка, а для видов секции *Tacamahaca* – 2- или 4-створчатая (Комаров, 1936; Меницкий, 1989; Большаков, 1992; Костина, Шанцер, 2014).

У *P. laurifolia* плод – 2–4-створчатая коробочка, обычно на серёжке основную долю составляют 3-створчатые плоды, 2-створчатые коробочки расположены преимущественно в её основании, а 4-створчатые – в верхней части. У *P. nigra* плоды оказались представлены только 2-створчатыми коробочками. У *P. × jrtyschensis* на серёжке преобладают 2-створчатые коробочки. На 3-створчатые приходится 13–22 %, они сосредоточены преимущественно в верхней части серёжки. Коробочки 4-створчатые, встречающиеся у *P. laurifolia*, у гибридов не обнаружены (Климов, Прошкин, 2016).

Отличительным признаком секции *Aigeiros* является довольно длинный, сплюснутый в верхней части черешок без желобка сверху (Eckenwalder, 1996; Костина, Шанцер, 2014; Молганова, Овеснов, 2016). У видов секции *Tacamahaca* черешки цилиндрические, желобчатые. Некоторые авторы отмечают, что для межсекционных гибридов *Aigeiros* и *Tacamahaca* характерны сплюснутые в верхней части желобчатые черешки (Молганова, Овеснов, 2016). Однако проведённые нами исследования показали, что у *P. × jrtyschensis* эти признаки очень сильно варьируют даже в пределах листьев одного побега, а тем более между особями. Изменчивость этих признаков отмечают и другие авторы (Костина и др., 2016). Поэтому они могут рассматриваться только как вспомогательные при идентификации гибридов.

Следует отметить, что для точного определения видов и особенно гибридов тополя первостепенное значение имеет правильный сбор гербарного материала. Гербарий по возможности должен максимально отражать морфологию не только листьев, но и побегов. Молодые, не закончившие рост листья у тополей не в полной мере показывают их видовую специфику, поэтому гербарные сборы в условиях Сибири оптимально проводить в июле-августе. Форма листьев гибридов в большинстве случаев носит промежуточный характер, но нередко встречаются и уклоняющиеся формы. Напротив, форма поверхности порослевых побегов и дифференциация побегов кроны – стабильные признаки, и их отражение в гербарных материалах значительно облегчит идентификацию. Тополи – это крупные деревья, что, безусловно, затрудняет сбор гербария, и часто без применения высотореза получить информативный материал просто невозможно. Листья на нижних ветвях и поросли отличаются от типичных, а укороченные побеги либо отмирают, либо не развиты, поэтому собирать их нецелесообразно. То же относится и к сбору гербария с молодых, репродуктивно незрелых особей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Гербария им. П.Н. Крылова (ТК) за предоставленные материалы и помощь в работе с ними.

ЛИТЕРАТУРА

- Байтулин И.О., Котухов Ю.А., Сеницына В.Г., Иващенко А.А. Флора хребта Азугау (Южный Алтай) // Флора Восточного Казахстана. Алма-Ата: Гылым, 1991. С. 24–135.
- Бакулин В.Т. Тополь лавролистый. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2004. 123 с.

- Большаков Н.М. Salicaceae – Ивовые // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1992. Т.5. С. 8–11.
- Комаров В.Л. Род тополь – *Populus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 216–242.
- Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме р. Томи // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 55–62.
- 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.
- Костина М.В., Шанцер И.А. К систематике рода *Populus* L. 1. Значение признаков генеративной сферы для разграничения секций, видов и гибридов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2014. Т. 119, № 2. С. 51–63.
- Меницкий Ю.Л. Семейство *Salicaceae* Mirb. // Растения Центральной Азии. Л.: Наука, 1989. Вып. 9. С. 14–54.
- Молганова Н.А., Овеснов С.А. Виды рода тополь (*Populus* L., *Salicaceae*) в г. Перми // Вестник Пермского университета. Сер.: Биология. 2016. Вып. 1. С. 12–21.
- Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Сер. 3. 2002. Т. 78. 164 с.
- Таран Г.С., Климов А.В., Прошкин Б.В. О тополёвых лесах верхнего течения реки Томи (Кемеровская область, Россия) // Вестник КрасГАУ. 2016. № 11. С. 152–157.
- Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. М.: Логос, 2003. 504 с.
- Boucher L.D., Manchester S.R., Judd W.S. An extinct genus of Salicaceae based on twigs with attached flowers fruits, and foliage from the Eocene Green River Formation of Utah and Colorado, USA // *Am. J. Bot.* 2003. Vol. 90. P. 1389–1399. DOI: 10.3732/ajb.90.9.1389.
- 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 // *Mol. Ecol.* 2015. Vol. 24. P. 4994–5005. DOI: 10.1111/mec.13368.
- Eckenwalder J.E. Systematics and evolution in *Populus* // R. Stettler, H. Bradshaw Jr, P. Heilman and T. Hinckley (eds.) *Biology of Populus* and its implications for management and conservation. Ottawa: NRC Res. Press., 1996. P. 1, ch. 1. P. 7–32.
- Eckenwalder J.E. *Populus* // *Flora of North America North of Mexico*. New York: Oxford University Press, 2010. Vol. 7. P. 5–22.
- 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 // *Plant Biol.* 2016. Vol. 16, № 1. P. 88–99.
- 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. Vol. 7. P. 2022. DOI: 10.3389/fpls.2016.02022.
- 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 // *Ann. For. Sci.* 2005. Vol. 62, Iss. 7. P. 601–613.
- 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.

Zhenfu F., Shidong Z., Skvortsov A. *Salicaceae*. In: Flora of China. 1999. № 4. P. 139–274.

Поступила 05.04.2017; принята 08.06.2017



Systematic notes..., 2017, 115: 28–35
DOI: 10.17223/20764103.115.5

***Populus* × *jrtyschensis* Chang Y. Yang in the Altai-Sayan mountain country**

B.V. Proshkin¹, A.V. Klimov²

¹Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia; boris.vladimirovich.93@mail.ru

²Novokuznetsk Institute (the Branch) of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russia; populus0709@mail.ru

Abstract

The problem of hybridization in the genus *Populus* L. and the natural crossing of *P. laurifolia* (sect. *Tacamahaca*) and *P. nigra* (sect. *Aigeiros*) in the places of overlapping of their range are considered. Based on the collection of P.N. Krylov Herbarium (TK), the geography of the distribution of *P. × jrtyschensis* in the Altai-Sayan mountainous country was specified. Study of morphological features of *P. × jrtyschensis* and parental species are presented. It has been established that the character of the ribbing of elongated shoots of offspring, the types of shortened shoots in the crown, the location of generative buds are the important features for identification of hybrid.

Key words: *Populus × jrtyschensis*, identification of hybrids, Altai-Sayan mountain country.

REFERENCES

- Bakulin V.T. 2004. Topol lavrolistnyy [*Populus laurifolia*]. Novosibirsk: Geo. 123 p. [In Russian].
- Baytulín I.O., Kotukhov Yu.A., Sinitsyna V.G., Ivashchenko A.A. 1991. Flora of the Azutau ridge (South Altai). In: Flora Vostochnogo Kazakhstana [Flora of Eastern Kazakhstan]. Alma-Ata: Gylm Publ. P. 24–135. [In Russian].
- Bolshakov N.M. 1992. *Salicaceae*. In: Flora Sibiri [Flora Sibiria]. Novosibirsk: Nauka Publ. 5: 8–11. [In Russian].
- Boucher L.D., Manchester S.R., Judd W.S. 2003. An extinct genus of *Salicaceae* based on twigs with attached flowers fruits, and foliage from the Eocene Green River Formation of Utah and Colorado, USA. *Am. J. Bot.* 90: 1389–1399. DOI: 10.3732/ajb.90.9.1389/.
- Du S.H., Wang Z.S., Ingvarsson P.K., Wang D.S., Wang J.H., Wu Z.Q. 2015. Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in three closely related *Populus* (*Salicaceae*) species. *Mol. Ecol.* 24: 4994–5005. DOI: 10.1111/mec.13368.
- Eckenwalder J.E. 1996. Systematics and evolution in *Populus*. In: R. Stettler, H. Bradshaw Jr, P. Heilman and T. Hinckley (Eds.) *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Ottawa: NRC Res. Press. 1: 7–32.

- Eckenwalder J.E. 2010. *Populus*. In: Flora of North America North of Mexico. New York: Oxford University Press. 7: 5–22.
- Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. 2016. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species. *Plant Biol.* 16 (1): 88–99.
- Klimov A.V., Proshkin B.V. 2016. Morphological identification of *Populus nigra* × *P. laurifolia* natural hybrids in the flood-plain of Tom River. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal [Siberian Journal of Forest Science]*. 5: 55–62. [In Russian with English summary].
- Komarov V.L. 1936. *Populus* L. In: *Flora SSSR [Flora URSS]*. Moscow; Leningrad: AS USSR Publ. 5: 216–242. [In Russian].
- Kostina M.V., Chindjaeva L.N., Vasilieva N.V. 2016. Hybridization between *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *Populus nigra* L. in Novosibirsk. *Sotsialno-ekologicheskie tekhnologii [Socio-ecological technologies]* 4: 20–31. [In Russian with English summary].
- Kostina M.V., Schanzer I.A. 2014. Notes on the taxonomy of the genus *Populus* L. I. The use of generative characters in delimitation of sections, species and hybrids. *Bulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otd. boil. [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]* 119 (2): 51–63. [In Russian with English summary].
- Liu X., Wang Z., Shao W., Ye Z., Zhang J. 2017. 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.* 7: 2022. DOI: 10.3389/fpls.2016.02022.
- Menitskiy Yu.L. 1989. Salicaceae Mirb. In: *Rasteniya Tsentralnoy Azii [Plantae Asiae Centralis]*. Leningrad: Nauka Publ. 9: 14–54. [In Russian].
- Molganova N.A., Ovesnov S.A. 2016. Species of the genus *Populus* L. (Salicaceae) in Perm. *Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya Biologiya [Bulletin of Perm University. Series Biology]* 1: 12–21. [In Russian with English summary].
- Pautov A.A. 2002. Leaf structure in the evolution of poplars. *Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytatelei. Series 3 [Proceeding of St. Petersburg Society of Naturalists. Series 3]*. Vol. 78. 164 p. [In Russian].
- Taran G.S., Klimov A.V., Proshkin B.V. 2016. About poplar forests of the tom river upper course, kemerovo region, Russia. *Vestnik KrasGAU [Bulletin of Krasnoyarsk Agrarian University]* 11: 152–157. [In Russian with English summary].
- Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V. 2003. Seleksiya i reproduksiya lesnykh drevesnykh porod [Selection and reproduction of poplars]. Moscow: Logos Publ. 504 p. [In Russian].
- Vanden Broeck A., Villar M., Van Bockstaele E., Van Slycken J. 2005. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. *Ann. For. Sci.* 62(7): 601–613.
- Wang Z.S., Du S.H., Dayanandan S., Wang D.S., Zeng Y.F., Zhang J.G. 2014. 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. DOI: 10.1371/journal.pone.0103645.
- Zhenfu F., Shidong Z., Skvortsov A. 1999. *Salicaceae*. In: *Flora of China* 4: 139–274.