

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 630*18+630*165.71(571.17)

ГИБРИДИЗАЦИЯ *Populus nigra* L. И *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) В ПОЙМЕ РЕКИ ТОМИ

Б. В. Прошкин^{1,2}, А. В. Климов¹

¹ Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета
654041, Новокузнецк, ул. Циолковского, 23

² Новосибирский государственный аграрный университет
630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160

E-mail: populus0709@mail.ru, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Поступила в редакцию 01.09.2016 г.

Природные гибридные зоны представляют значительный интерес для генетико-эволюционных исследований. Естественная гибридная зона уже давно признана в качестве механизма переноса генов между видами и имеет важные эволюционные последствия. Межвидовая гибридная зона характерна для рода *Populus* L., хотя, как правило, она ограничивается представителями одной секции. Исключения составляют виды секции *Aigeiros* и *Tacamahaca*, которые относительно свободно скрещиваются, но при этом сохраняют свою целостность и хорошо дифференцируются. Как показывают многочисленные исследования, предзиготические механизмы репродуктивной изоляции не способны ограничить гибридную зону между видами этих секций, но, возможно, определяют ее асимметрию. В гибридных зонах при скрещивании видов разных секций среди гибридного потомства преобладают F_1 . Гибриды последующих поколений и беккроссы выбраковываются отбором до наступления репродуктивной зрелости. Проведенные на основании комплексного анализа морфологических признаков листьев и побегов *P. nigra* (*Aigeiros*), *P. laurifolia* (*Tacamahaca*) и их естественных гибридов в пойме р. Томи (Кемеровская обл. РФ) исследования показали, что наблюдаемая гибридная зона носит односторонний, асимметричный характер, гибриды уклоняются в сторону тополя лавролистного. Несмотря на длительность протекающей гибридной зоны в пойме р. Томи, *P. nigra* и *P. laurifolia* хорошо различаются. Естественные гибриды встречаются преимущественно на участках поймы, где *P. laurifolia* произрастает в равной доле с *P. nigra*. Возможно, частота встречаемости гибридов зависит также от половой структуры локальных популяций чистых видов. Исключения составляют участки со значительной антропогенной нагрузкой, которые можно рассматривать как «гибридные местообитания».

Ключевые слова: тополь, идентификация, асимметричная гибридная зона, гибридные зоны, генотип.

DOI: 10.15372/SJFS20170404

ВВЕДЕНИЕ

Межвидовая гибридная зона известна в различных систематических группах растений и животных (Arnold, 1992; Rieseberg, Wendel, 1993). Она играет важную роль в эволюции биологического разнообразия: может приводить к увеличению генетической изменчивости видов, изменению их адаптаций, возникновению новых экотипов и видов, усилению или, напротив, разрушению репродуктивных барьеров (Anderson, 1948; Грант, 1980, 1991). Поэтому знание зако-

номерностей репродуктивной изоляции видов имеет решающее значение для понимания механизмов, которые контролируют межвидовой обмен генами или естественную гибридную зону (Hamzeh et al., 2007).

Гибридная зона характерна для рода *Populus* L. (Brayshaw, 1965; Boivin, 1966; Ronald et al., 1973; Eckenwalder, 1984a, b, c; Greenaway et al., 1991; Gom, Rood, 1999; Martinsen et al., 2001; Floate, 2004; Бакулин, 2004; Lexer et al., 2005; Vanden Broeck et al., 2005; Hamzeh et al., 2007; Климов, 2008; Roe et al., 2014), хотя, как прави-

ло, она ограничивается представителями одной секции (Zsuffa, 1975). Исключение составляют виды секции *Aigeiros* и *Tacamahaca*, которые относительно свободно скрещиваются, несмотря на наличие механизмов репродуктивной изоляции (Бессчетнов, 1975; Eckenwalder, 1984b, c; Vanden Broeck et al., 2005; Isebrands, Richardson, 2014). Бальзамические тополи (*Tacamahaca*) занимают горные, а черные (*Aigeiros*) – равнинные местообитания. Ареалы видов этих секций в Евразии по большей части аллопатрические, а в Северной Америке симпатрические, с перекрывающимися местообитаниями (Braatne, 1999; Vanden Broeck et al., 2005; Cooke et al., 2007). Одним из немногочисленных примеров совместного произрастания представителей секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* в Азии являются *P. nigra* и *P. laurifolia*, ареалы которых перекрываются в пределах Алтае-Саянской горной страны. Поскольку гибридные зоны, существующие между ними, изучены недостаточно, цель настоящей работы – выявление механизмов естественной гибридизации *P. nigra* и *P. laurifolia* на примере топольников р. Томи. При этом решались следующие задачи: 1) рассмотреть роль репродуктивных барьеров в формировании генетического состава природных гибридных зон в роде *Populus*; 2) выявить особенности межсекционной гибридизации; 3) на основе анализа морфологических признаков определить структуру гибридной зоны в пойме р. Томи; 4) уточнить характер распространения в ней гибридов; 5) определить возраст репродуктивных гибридов поймы р. Томи.

Механизмы репродуктивной изоляции и структура гибридных зон. Стабильные естественные гибридные зоны обычно наблюдаются при контакте ареалов видов этих секций (Eckenwalder, 1984a, b, c; Braatne, 1999; Floate, 2004; Бакулин, 2004; Vanden Broeck et al., 2005; Климов, 2008). В них отмечены два последовательных процесса: гибридизация и последующая интрогрессия. Гибридизация – первоначальное скрещивание между видами с образованием гибридного потомства F_1 , в то время как интрогрессия происходит на следующих этапах, при возвратном скрещивании гибридов с родительскими видами (Hamzeh et al., 2007; Roe et al., 2014). Успех первоначальной гибридизации определяется пред- и постзиготическими барьерами (Rieseberg, Carney, 1998; Tiffin et al., 2001; Coyne, Orr, 2004), которые обусловлены репродуктивной биологией видов.

Тополы двудомные и строго перекрестноопыляемые растения. Пол у них контролирует-

ся генетически, хотя механизм его определения пока не известен. Тем не менее в последнее время полагают, что у тополей есть половые хромосомы (Yin et al., 2004, 2008; Tuskan et al., 2012). Цветут они весной до распускания листьев. При созревании плодов коробочек из них вылетает значительное количество семян, снабженных хохолком. Перекрестное опыление и дальний разнос семян ветром и водой обеспечивают миграцию и генетическое разнообразие в популяциях (Бакулин, 1990; Legionnet, Lefèvre, 1996; Guilloy-Froget, 2002; Karrenberg et al., 2002; Šiler et al., 2014). Следует отметить, что у пойменных видов Salicaceae перенос семян водой играет важную роль в их распространении – от 25 до 50 млн в течение одного сезона со взрослого дерева (Braatne et al., 1996; Johnson, 2000; OECD, 2000; Dixon, Turner, 2006; Corenblit et al., 2014).

Виды *Populus*, несмотря на гибридизацию, сохраняют свою целостность и хорошо дифференцируются (Eckenwalder, 1984c; Eckenwalder, 1996; Lindtke et al., 2014; Zeng et al., 2016). Это указывает на существование надежной репродуктивной изоляции между ними. Барьеры, которые уменьшают поток генов между популяциями или видами, как правило, классифицируются по времени на пред- и постзиготические. К первым относятся: экологическая изоляция, фенология цветения, гибридная несовместимость – конкуренция пыльцы при опылении, нарушение роста пыльцевой трубки (Vanden Broeck et al., 2005; Ботаника..., 2007). Репродуктивные барьеры, которые действуют в начале жизненного цикла организма, способствуют более строгой изоляции, чем поздние (Kirkpatrick, Ravigne, 2002; Lowry et al., 2008), хотя и не всегда (Coyne, Orr, 1998, 2004; Bomblies, Weigel, 2007). Например, несовместимости, которые препятствуют образованию гибридов или приводят к бесплодию или нежизнеспособности потомков, являются сильными репродуктивными барьерами. Они могут повлиять на непропорциональность скрещиваний, что приводит к асимметрии в гибридизации и интрогрессии (Tiffin et al., 2001). Однако, как показывают проведенные исследования, у тополей они не могут полностью остановить гибридизацию (Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Lindtke et al., 2014; Roe et al., 2014).

Общие постзиготические барьеры включают: стерильность гибридов, снижение их жизнеспособности и гибридный распад. При последнем первые поколения (F_1) гибридов отличаются высокой жизнеспособностью и фертильностью,

но в последующих поколениях происходит снижение этих показателей (Rieseberg, Carney, 1998). Гибриды тополя часто характеризуются снижением фертильности и жизнеспособности пыльцы и семян по сравнению с родительскими видами (Stettler et al., 1996; Климов, 2008). В то же время ряд авторов отмечает неоднородность гибридов по данным признакам (Schweitzer et al., 2002; Lindtke et al., 2014) и их варьирование в разные годы исследований (Roe et al., 2014).

Природные гибридные зоны представляют значительный интерес для генетико-эволюционных исследований. Наличие нескольких поколений гибридов в гибридной зоне указывает на высокую скорость межвидового потока генов, в то время как дефицит гибридного потомства от F_1 и беккроссов свидетельствует о наличии барьеров между родительскими видами (Nagano et al., 2014). Как показывают последние исследования гибридных зон у тополей, в них наблюдается довольно четкое подразделение взрослых деревьев на три группы: две представлены родительскими видами и одна – гибридами (Lindtke et al., 2014; Christie et al., 2016; Jiang et al., 2016; Zeng et al., 2016). При этом среди последних всегда преобладают F_1 , а гибриды последующих поколений и беккроссы немногочисленны. В то же время исследования генотипов проростков и семян от свободного опыления показывают их большое генотипическое разнообразие (Lindtke et al., 2014). Это подтверждает слабость предзиготических механизмов репродуктивной изоляции в поддержании дивергенции видов у тополя и одновременно указывает на большую роль естественного отбора в формировании генетического состава гибридной зоны. Отбор, как правило, приводит к элиминации на ранних этапах жизненного цикла гибридного потомства от F_1 и беккроссов, что объясняется их низкой адаптивностью к среде, вызванной гибридным распадом вследствие цитоплазменно-ядерной несовместимости (Zeng et al., 2016).

Межсекционная гибридизация. Процессы гибридизации и интрогрессии у тополей отличаются при скрещивании видов внутри и между секциями (Keim et al., 1989; Floate, 2004; Hamzeh et al., 2007; Thompson et al., 2010; Leboldus et al., 2013; Roe et al., 2014).

P. Keim et al. (1989) одними из первых установили наличие асимметрии при гибридизации между видами *P. fremontii* S. Watson (*Aigeiros*) и *P. angustifolia* James (*Tacamahaca*) в штате Юта (США). Авторы изучили полиморфизм и гибридизацию указанных видов с помощью ге-

нетических маркеров и выявили наличие беккроссов между гибридами F_1 и *P. angustifolia* и отсутствие возвратных скрещиваний гибридов с *P. fremontii*. Последующие исследования в этом регионе подтвердили направленность интрогрессии в сторону *P. angustifolia* (Rehill et al., 2005).

K. D. Floate (2004) провел комплексный анализ морфологических признаков листьев *P. balsamifera* L., *P. angustifolia* и *P. deltoides* Marshall в гибридных зонах пойменных лесов на юге провинции Альберта (Канада) и установил, что интрогрессия между видами секции *Tacamahaca* (*P. angustifolia* и *P. balsamifera*) имеет двунаправленный характер. Гибридизация между видами *Tacamahaca* и *Aigeiros* асимметрична и протекает в одном направлении, при котором гибриды F_1 , по мнению автора, скрещиваются только с родителями *Tacamahaca*. Эта модель однонаправленной гибридизации подтверждена данными, полученными при исследованиях на реках Ashley Creek и Ogden, штат Юта, где перекрываются ареалы и наблюдается гибридизация между тополем узколистным (*Tacamahaca*) и тополем Фремонта (*Aigeiros*).

M. Hamzeh et al. (2007) изучили полиморфизм однонуклеотидных видоспецифичных маркеров (SNP) в ядерных и хлоропластных геномах *P. deltoides* и *P. balsamifera* для оценки направления естественной гибридизации между ними. Все природные гибридные особи, идентифицированные по морфологическим признакам, имели ядерные аллели обоих родительских видов, в то время как генотипы хлоропластов показали сходство с *P. deltoides*, указывая на асимметричность гибридизации, при которой *P. deltoides* выступает только как материнский организм, а *P. balsamifera* – как отцовский. Контрольные скрещивания, проведенные авторами в нескольких последовательностях, показали высокую жизнеспособность семян и сеянцев в парах ♀ *P. deltoides* × ♂ *P. balsamifera* и низкую или почти полную стерильность при обратной комбинации полов. Тем не менее это не исключает возможности образования гибридов между женскими деревьями тополя дельтовидного и тополя бальзамического. Авторы считают, что асимметричная репродуктивная изоляция, наблюдаемая в комплексе *P. deltoides* и *P. balsamifera*, может быть связана с постзиготическими механизмами.

S. L. Thompson et al. (2010) с помощью генетических маркеров исследовали процесс гибридизации аборигенных *P. balsamifera*, *P. deltoides* и адвентивного *P. nigra* в провинции Квебек

(Канада). Авторы определили, что частота встречаемости гибридов в изученном районе составляет 2,4 %. Были обнаружены все три возможные модели гибридизации. Интрогрессивная гибридизация всегда направлена в сторону *P. balsamifera* вне зависимости от того, были ли вторым родителем *P. deltoides* или *P. nigra*. На обследованной территории около 50 % гибридов относились к F_1 .

Исследования гибридной зоны *P. balsamifera* и *P. deltoides* р. Red Deer (провинция Альберта, Канада), проведенные Leboldus et al. (2013) на основе морфологических признаков листьев и молекулярных маркеров, также выявили асимметрию в F_1 гибридах. Авторы проводили анализы на отобранных в природе и укорененных черенках. У большинства изученных гибридов F_1 женским родителем являлся *P. deltoides* (76 %) и только у 5,5 % – *P. balsamifera*. Наблюдаемую асимметрию в первом поколении гибридов авторы объясняют совместным влиянием пред- и постзиготических механизмов. Из 49 исследованных ими гибридов на F_1 приходится 41 особь. Изучение восьми беккроссов, выявленных молекулярными маркерами, показало, что пять из них возникли в результате возвратного скрещивания с *P. balsamifera* и три – с *P. deltoides*. При этом направление возвратного скрещивания, по их мнению, определяется географическим положением. Беккроссы были обнаружены в непосредственной близости от родительских видов, но в целом роль интрогрессии невелика.

A. D. Roe et al. (2014) исследовали динамику гибридизации и постзиготической жизнеспособности гибридов в смешанном насаждении тополя бальзамического и тополя дельтовидного в Квебек-Сити, Канада. Авторы, рассмотрев большое количество морфологических признаков и генетических маркеров, установили, что в изученной зоне среди гибридов преобладали F_1 и все они имели большее сходство с женским родителем *P. deltoides*. Также они отметили асимметричную гибридизацию с последующей интрогрессией в сторону *P. balsamifera*. В исследованном насаждении женские особи *P. balsamifera* не образуют гибридов F_1 , но мужские деревья были основным донором пыльцы для возникновения беккроссов. *P. deltoides*, наоборот, способен образовывать гибриды F_1 , но редко является донором пыльцы для образования беккроссов.

Тем не менее изучение генотипов семян показало наличие гибридизации по типу ♀

P. balsamifera × ♂ *P. deltoides*, протекающей в незначительных масштабах. Поэтому A. D. Roe et al. (2014) приходят к выводу, что важнейшим фактором возникновения асимметрии в F_1 является генетическая несовместимость. Но и постзиготические факторы тоже вносят свой вклад. В частности, это можно объяснить конфликтом темпов развития материнских тканей и зародыша семени (Stettler et al., 1996).

Как видно из рассмотренных работ, в Северной Америке при естественной гибридизации между представителями секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* в большинстве случаев материнским видом выступает *P. deltoides*, что подтверждается данными хлДНК. Обратные варианты скрещивания, хотя и обнаружены, но считаются менее удачными в силу более жестких механизмов как пред-, так и постзиготической изоляции.

Однако, как показывает исследование S. L. Thompson et al. (2010), гибридизация между местным тополем бальзамическим и адвентивным *P. nigra* протекает вполне успешно, хотя последний представлен только мужскими особями. При данном варианте скрещивания гибриды F_1 и беккроссы всегда содержат хлоропласты тополя бальзамического. Следовательно, можно полагать, что при спонтанной гибридизации между видами секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* в качестве материнских растений могут выступать и представители последней. При этом асимметрия в F_1 и, вероятно, в последующей интрогрессии направлена в сторону *Tacamahaca*.

К сожалению, данных о природной гибридизации между видами *Aigeiros* и *Tacamahaca* в Азии крайне мало. К симпатрическим видам здесь, в частности, относятся *P. nigra* и *P. laurifolia*, ареалы которых перекрываются на юге Западной Сибири и в низкогорьях Алтае-Саянской области. Осокорь – равнинный вид, высоко в горы не поднимается, предпочитая влажные песчаные, супесчаные и иловатые почвы. В Сибирском регионе распространен по рекам Западной Сибири, Алтае-Саянской области и юго-западной части Средней Сибири (Бакулин, 2007). Ареал тополя лавролистного в указанном регионе охватывает Алтае-Саянскую горную страну и юг Средней Сибири. Это горно-долинный вид, предпочитающий гравийно-валунные аллювиальные отложения.

P. nigra и *P. laurifolia* образуют гибридные зоны в поймах рек и притоков Енисея, Абакана и Томи (Лиховид, 1984, 1994; Ястребова, 1991, 1996; Климов, 2008; Климов и др., 2015), а также в бассейне Черного Иртыша в Синьцзян-Уй-

гурском автономном районе Китая (Yang et al., 1992; Flora of China, 1999; Jiang et al., 2016). В Китае гибрид между указанными видами описан как *Populus × jrtyschensis* Ch. Y. Yang, Bull. Распространен по Черному Иртышу и его притокам, часто доминирует, образуя крупные насаждения, или встречается единично. Отличается большой изменчивостью листьев и является ценным для селекции (Yang et al., 1992). Тополь иртышский введен в культуру и широко выращивается вдоль сельскохозяйственных дренажных каналов посредством черенков, взятых из диких популяций, из-за его быстрого роста, прямых стволов и других превосходящих признаков по сравнению с родительскими видами (Jiang et al., 2016).

Проведенное D. Jiang et al. (2016) комплексное исследование молекулярно-генетических маркеров хлДНК и ядерных генов *P. × jrtyschensis* доказало его гибридное происхождение от скрещивания *P. laurifolia* и *P. nigra*. При этом в Синьцзяне гибридизация также носит асимметричный характер и материнским растением является преимущественно *P. laurifolia*. Изучение хлДНК показало, что приблизительно 94 % обследованных особей *P. × jrtyschensis* имело гаплотипы *P. laurifolia* и только 6 % – гаплотипы *P. nigra*. Большая часть отобранных деревьев гибридов (87 %) оказалась F_1 , 9 % – беккроссами, генетический статус остальных выяснить не удалось. Поток генов выше в направлении от *P. laurifolia* к *P. nigra* (0.5952), нежели в противоположном (0.2218). Миграция генов происходит чаще между *P. × jrtyschensis* и двумя родительскими видами. Особенностью распространения *P. × jrtyschensis* в Синьцзяне является то, что он встречается только в пойменных условиях и часто образует крупные чистые насаждения, без примеси родительских видов. Преобладание F_1 и крайне небольшая доля беккроссов объясняется действием естественного отбора (Jiang et al., 2016).

Таким образом, на основании рассмотренных литературных данных можно сделать следующие заключения. Во-первых, предзиготические барьеры репродуктивной изоляции не исключают гибридизацию между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, но, вероятно, определяют ее асимметрию. В различных зонах гибридизации материнскими растениями могут выступать как черные, так и бальзамические тополи. Во-вторых, генетический состав гибридных зон определяется постзиготическими факторами, а именно естественным отбором. В гибридных

зонах при скрещивании видов разных секций среди гибридного потомства преобладают F_1 . Гибриды последующих поколений и беккроссы выбраковываются отбором до наступления репродуктивной зрелости. Поэтому, несмотря на наблюдаемую гибридизацию, в гибридных зонах виды сохраняют свою идентичность.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Томь является правым притоком р. Оби. Она берет начало на юге Кузнецкого Алатау в районе его сочленения с Абаканским хребтом. Климат бассейна реки континентальный. Для Томи характерна пойменная многорукавность. Река ветвится на несколько рукавов, образуя острова, занятые тополевым лесом.

Материал для исследований собран в верхнем и среднем течении реки, в зоне совместного произрастания тополя черного и лавролистного. Изучено по 30 модельных деревьев чистых видов из шести субпопуляций *P. nigra*, *P. laurifolia* и 30 модельных гибридов (рис. 1, табл. 1).

Для удобства обозначения гибридов мы используем название *P. × jrtyschensis*, понимая его как устойчивый гибридный комплекс, сформировавшийся в результате естественной межвидовой гибридизации (Милютин, 2014).

Для исключения онтогенетической изменчивости листьев сбор гербарного материала проводили только с репродуктивно зрелых деревьев. С южной стороны средней части кроны отбирали по 15 полностью развитых неповрежденных листьев с 30 особей (со второй половины июля по сентябрь). Использовали листья только со средней части укороченных побегов, поскольку они развиваются из зимующих вегетативных

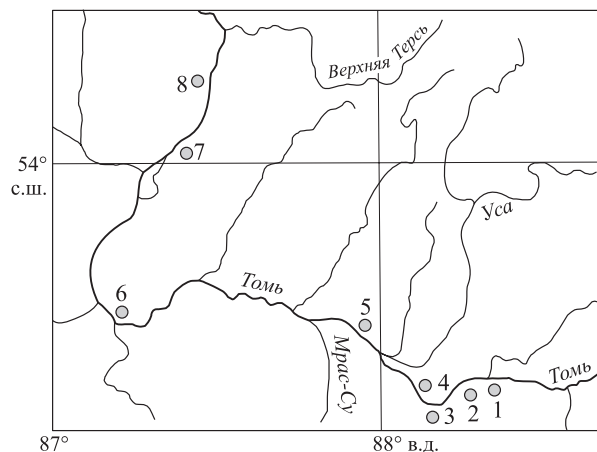


Рис. 1. Расположение изученных насаждений. 1–8 – номера участков.

Таблица 1. Участки сбора полевого материала

№ участка	Географическое положение	Количество моделей		
		<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>
1	Междуреченский район: устье р. Бельсу	–	5	–
2	окр. пос. Студеный Плес	–	5	–
3	окр. пос. Камешки	5	5	2
4	окр. пос. Майзас	5	5	3
5	окр. пос. Кийзак	5	5	4
6	Новокузнецкий район: г. Новокузнецк	5	–	18
7	окр. сл. Славино	5	–	1
8	окр. пос. Ерунаково	5	5	2
Итого		30	30	30

почек, отличаются меньшей изменчивостью и, следовательно, более надежны при морфологической идентификации видовой принадлежности (Krstinic et al., 1998; Alba et al., 2002; Kajba et al., 2004, 2015; Maksimović, Šijačić-Nikolić, 2013).

При идентификации видов и гибридов применяли данные об их изменчивости в популяциях поймы Томи и ее притоков (Климов, 2008, 2009; Климов, Романов, 2014; Климов, Прошкин, 2016). Для надежной визуальной диагностики гибридов использовали следующие признаки: «промежуточная» форма листовой пластинки и частичная выраженность ребристости удлиненных побегов.

Поскольку в природных условиях исследуемые виды часто образуют клоны, то для исключения попадания в выборку идентичных генотипов отбирали деревья на удалении друг от друга не менее чем на 15–20 м.

На каждом листе тополя лавролистного, осокоря и их гибридов обследовали следующие морфометрические признаки:

основные (рис. 2), мм: L – длина листовой пластинки; D – максимальная ширина листовой пластинки; P – длина черешка; A – расстояние

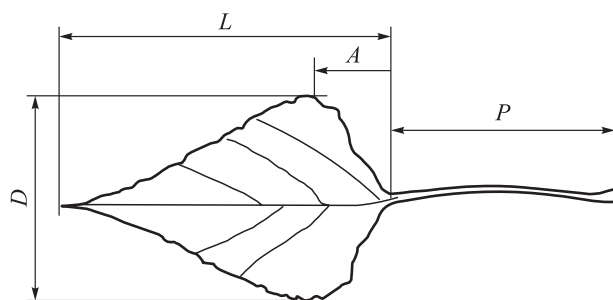


Рис. 2. Измеренные признаки листа.

между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием;

производные: P/L – длина черешка / длина листовой пластинки; D/L – максимальная ширина листовой пластинки / длина листовой пластинки; A/L – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием / длина листовой пластинки.

На первом этапе для всей выборки моделей определили средние показатели по каждому признаку листа. Для проверки различий в морфологии листьев видов и гибридов на следующем этапе использовали однофакторный дисперсионный анализ ANOVA, приняв за критический уровень значимость $p < 0.001$. Результаты ANOVA показали, что все отобранные признаки значимы в дифференциации видов и гибридов. На третьем этапе использовали факторный анализ методом главных компонент для исследования структуры гибридной зоны. Особи с листьями сходной морфологии и сходного генотипа должны располагаться в непосредственной близости, в то время как деревья с листьями из разнородных морфотипов размещаются дальше друг от друга (Floate, 2004).

При проведении факторного анализа наряду с морфометрическими признаками листа использовали особенности морфологии побегов кроны. У тополя черного укороченные побеги представлены только лептобластами. У тополя лавролистного и гибридов наряду с ними имеются дискобласты (Климов, 2008). По этому признаку все изученные деревья разделили на два морфотипа – *nigra*-тип и *laurifolia*-тип. К первому соответственно были отнесены все модели осокоря, ко второму – тополя лавролистного и гибридов. Оси факторов, на которые

приходилось менее 10 % изменчивости, не рассматривали.

Для уточнения возраста гибридов с 20 моделей с помощью возрастного бура отобрали и изучили керны древесины. Отбор и исследование кернов проводили согласно рекомендациям С. Г. Шиятова и др. (2000).

Графическое представление и статистическую обработку всех полученных данных проводили с помощью программ Excel и SPSS 23.0. Оценку уровней изменчивости признаков осуществляли по эмпирической шкале С. А. Мамаева (1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По четырем из семи изученных морфометрических признаков листа (A , P/L , A/L и D/L) гибриды занимают промежуточное положение (табл. 2).

При этом по длине листовой пластинки (L) наблюдается заметный сдвиг (доминирования) в сторону *P. laurifolia*. По двум признакам – максимальной ширине листовой пластинки (D) и длине черешка (P) – гибриды превосходят родительские виды, что, вероятно, можно рассматривать как проявление гетерозиса, но оно изменчиво: у двух исследованных гибридных особей по последнему признаку показатели оказались

меньше, чем у родительских видов. Диапазоны изменчивости признаков видов и гибридов в значительной степени перекрываются. Преимущественно промежуточный характер средних показателей гибридов обусловлен тем, что эти особи, вероятно, являются гибридами F_1 .

Уровень изменчивости большинства признаков у осокоря средний, по длине черешка (P) повышенный, по отношению максимальной ширины листовой пластинки к ее длине (D/L) низкий. Напротив, у *P. laurifolia* низкой вариабельностью отличается только отношение D/L , средней – A/L , по остальным признакам вариабельность повышенная или высокая. У гибридов низкие уровни изменчивости наблюдаются у A/L и D/L , средний – по P/L , по остальным признакам изменчивость повышенная. Таким образом, только по признаку D/L наблюдается низкий уровень изменчивости как у чистых видов, так и у гибридов. По коэффициенту вариации L , P , A , D исследуемые виды и гибриды располагаются в следующем порядке (по нарастанию исходных признаков): $P. nigra \leq P. \times jrtyschensis = P. laurifolia$.

Несмотря на промежуточное значение средних большинства морфометрических признаков листа у гибридов, по характеру дифференциации побегов кроны они все относятся к *laurifolia*-типу.

Таблица 2. Изменчивость морфометрических признаков листа *P. nigra* ($n = 450$), *P. laurifolia* ($n = 450$) и *P. \times jrtyschensis* ($n = 450$)

Признак	Виды и гибриды	$\bar{x} \pm m$	$min-max$	$\pm\sigma$	$CV, \%$
L	<i>P. nigra</i>	67.2 ± 0.53	40–100	11.3	16.8
	<i>P. \times jrtyschensis</i>	92.1 ± 1.02	58–155	21.8	23.6
	<i>P. laurifolia</i>	99.9 ± 1.06	50–170	22.5	22.5
D	<i>P. nigra</i>	54.4 ± 0.41	37–83	8.64	15.8
	<i>P. \times jrtyschensis</i>	60.5 ± 0.75	28–100	16.1	26.6
	<i>P. laurifolia</i>	57.1 ± 0.67	25–101	14.3	24.8
P	<i>P. nigra</i>	41.5 ± 0.47	16–71	10.0	24.1
	<i>P. \times jrtyschensis</i>	44.4 ± 0.78	20–111	16.5	37.1
	<i>P. laurifolia</i>	38.1 ± 0.65	9–101	13.8	36.2
A	<i>P. nigra</i>	21.0 ± 0.19	10–31	4.1	19.5
	<i>P. \times jrtyschensis</i>	30.3 ± 0.36	16–50	7.7	25.4
	<i>P. laurifolia</i>	37.2 ± 0.47	20–80	10.0	26.8
P/L	<i>P. nigra</i>	0.62 ± 0.005	0.37–1.13	0.11	17.7
	<i>P. \times jrtyschensis</i>	0.47 ± 0.004	0.23–0.94	0.09	19.1
	<i>P. laurifolia</i>	0.37 ± 0.004	0.14–0.75	0.08	21.6
A/L	<i>P. nigra</i>	0.31 ± 0.002	0.30–0.45	0.05	16.1
	<i>P. \times jrtyschensis</i>	0.33 ± 0.002	0.21–0.54	0.04	12.1
	<i>P. laurifolia</i>	0.37 ± 0.002	0.24–0.68	0.06	16.2
D/L	<i>P. nigra</i>	0.81 ± 0.004	0.60–1.31	0.1	12.3
	<i>P. \times jrtyschensis</i>	0.66 ± 0.004	0.29–0.86	0.08	12.2
	<i>P. laurifolia</i>	0.53 ± 0.002	0.34–0.76	0.06	11.3

Таблица 3. Корреляция между морфологическими признаками и главными компонентами

Признак	1-я компонента	2-я компонента
<i>L</i>	0.952	0.249
<i>D</i>	0.577	0.760
<i>P</i>	0.573	0.787
<i>A</i>	0.972	-0.004
<i>P/L</i>	-0.515	0.722
<i>A/L</i>	0.432	-0.568
<i>D/L</i>	-0.763	0.456
Морфотип побега	0.888	-0.177
Доля влияния компонент	54.1 %	29.2 %

Для оценки направленности гибридизации мы использовали факторный анализ методом главных компонент. Это позволило оценить дифференциацию исследованных видов и гибридов по всему комплексу изученных признаков. Факторный анализ широко применяется при изучении процессов естественной гибридизации между симпатрическими видами секций *Tacamahaca* с *Aigeiros* (Rood et al., 1986; Floate, 2004).

На первую главную компоненту приходится 54.1 % всей изменчивости, на вторую – 29.2 % (табл. 3).

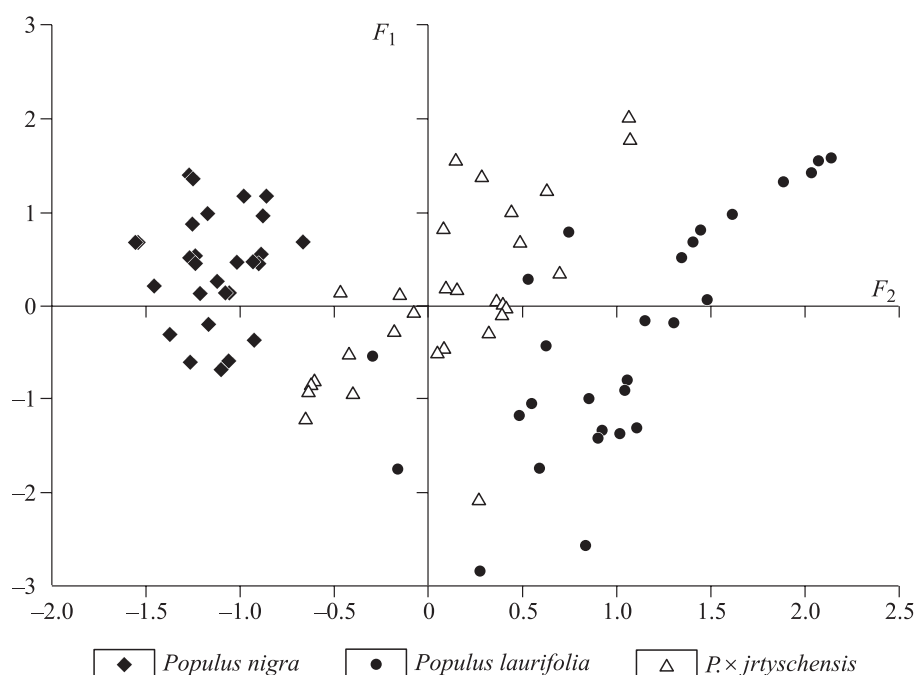
С первым фактором коррелируют следующие признаки: длина листовой пластинки (*L*), расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием (*A*) и морфотип по-

бега. Со вторым фактором тесную связь показывают *D*, *P*, *P/L*. Фактор 3 описывает менее 10 % общей изменчивости. Комбинированный анализ морфологических признаков листьев и побегов модельных деревьев *P. nigra* и *P. laurifolia* в пойме Томи показал, что указанные виды хорошо различаются и сгруппированы в соответствии с морфологией. Гибридные особи за некоторым исключением занимают промежуточное положение, но с большим уклоном к *P. laurifolia*, чем к *P. nigra* (рис. 3). Следовательно, наблюдаемая в районе исследования гибридизация носит односторонний характер с уклоном в сторону *Tacamahaca*.

Поскольку хлДНК в роде *Populus* наследуется по материнской линии (Mejnartowicz, 1991; Heinze, 2008), опираясь на данные по гибридизации между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* в Северной Америке, мы полагали, что в качестве материнских растений выступает черный тополь. Однако современные данные по *P. × jrtyschensis*, полученные в Синьцзяне (Jiang et al., 2016), свидетельствуют об обратном.

Поэтому только молекулярно-генетические исследования позволят окончательно ответить на данный вопрос для гибридной зоны Томи.

Исследование полученных ядер древесины модельных репродуктивных гибридных деревьев показало, что их возраст колебался от 10 до 50 лет. Морфологически гибриды легко определяются в насаждениях Томи, поскольку име-

**Рис. 3.** Распределение модельных деревьев по морфологическим признакам в факторном пространстве.

ют промежуточные между родительскими видами значения ряда морфологических признаков. Особенно легко их выявить по форме поверхности удлиненных годичных побегов. Ребристость побегов, характерная для них, выражена только в верхней части на 1/3–1/2 их длины, в нижней части она постепенно исчезает и побег становится цилиндрическим. У осокоря побеги цилиндрические по всей длине.

Как показал комплексный анализ изученных признаков, взрослые деревья гибридной зоны Томи в основном сгруппированы отдельно в соответствии с морфологией, гибридные особи сгруппировались между родительскими видами с уклоном к *P. laurifolia* (см. рис. 3). Это подтверждает данные, полученные ранее при изучении гибридных зон, в которых происходит скрещивание видов *Populus*, относящихся к разным секциям (Lindtke et al., 2014; Christe et al., 2016; Jiang et al., 2016; Прошкин, Климов, 2016; Zeng et al., 2016).

В насаждениях бассейна Томи *P. × jrtyschensis* не образует больших чистых насаждений, как это наблюдается в бассейне р. Черный Иртыш (Jiang et al., 2016). Гибриды встречаются единично или небольшими клонами в составе смешанных насаждений родительских видов. При этом их распространение носит очаговый характер. Причем молодые гибридные особи и сеянцы встречаются чаще в тех районах, где *P. laurifolia* либо преобладает, либо, хотя и уступает осокорю по занимаемым площадям, встречается часто. Возможно, частота встречаемости гибридов зависит от половой структуры локальных популяций чистых видов.

Как отмечают J. A. Schweitzer et al. (2002), гибриды по характеру адаптации к условиям поймы носят промежуточный характер, поэтому, на наш взгляд, они не могут успешно конкурировать с «чистыми» видами в природных местообитаниях. Более низкая адаптация гибридов к природным условиям обитания выражается и в характере их встречаемости на разных возрастных этапах развития топольников Томи: больше всего их наблюдается в беспокровных топольниках (1–15 лет) и жердняках (20–35 лет); в зрелых насаждениях (свыше 40 лет) отмечены только единичные особи.

Гибриды часто приурочены к участкам поймы со значительной антропогенной нагрузкой, которые можно рассматривать как «гибридные местообитания». В частности, в районе г. Новокузнецка тополь черный доминирует в топольниках и *P. laurifolia* встречается единично.

Однако здесь мы нашли два очага произрастания *P. × jrtyschensis*, приуроченных к нарушенным участкам поймы. Гибриды, обнаруженные здесь, встречаются как в виде отдельных особей, так и образуют клоны, отличные по полу и возрасту. Одна из обследованных женских особей в возрасте 50 лет имела диаметр 65 см, высоту 38.3 м. Следовательно, антропогенное воздействие приводит к возникновению участков, на которых *P. nigra* и *P. laurifolia* не имеют преимуществ перед *P. × jrtyschensis*.

В. Т. Бакулин (2004, 2007) отмечал, что *P. nigra* и *P. laurifolia* в Сибири начинают цвести и плодоносить с 10–20 лет. Как показали наши исследования, отдельные особи *P. × jrtyschensis* на Томи вступают в репродуктивную стадию с 10 лет. Максимальный возраст исследованных гибридных особей составил 50 лет. Это позволяет сделать вывод о длительности процесса гибридизации в исследованной зоне. Следовательно, преобладание гибридов F_1 связано с их лучшей адаптацией к определенным условиям произрастания по сравнению с чистыми видами.

Мы разделяем точку зрения Y-F. Zeng et al. (2016) о том, что отбор приводит к элиминации на ранних этапах жизненного цикла большинства гибридов F_1 и беккроссов, что объясняется их низкой приспособленностью к пойменным условиям, вызванной гибридным распадом вследствие цитоплазмально-ядерной несовместимости. Возможно, часть из них сохраняется и может развиваться на участках со значительной антропогенной трансформацией. Следовательно, в гибридной зоне Томи преобладает гибридизация, а интрогрессия, скорее всего, ограничена отбором. Для проверки последнего предположения необходимы дополнительные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предзиготические барьеры репродуктивной изоляции не способны ограничить гибридизацию между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, но, вероятно, определяют ее односторонний характер. Генетический состав природных гибридных зон формируется в результате естественного отбора, и среди гибридного потомства преобладают F_1 . Морфологические признаки листьев и побегов тополя черного, тополя лавролистного и их гибридов обеспечивают их хорошую идентификацию в пойме Томи. Гибридизация между *P. nigra* и *P. laurifolia* в исследованном районе носит асимметричный характер с уклоном в сторону тополя лавролистного. Гибриды встре-

чаются преимущественно на участках поймы, где *P. laurifolia* либо преобладает, либо, хотя и уступает осокору по занимаемым площадям, встречается часто. Гибриды преимущественно приурочены к участкам поймы со значительной антропогенной нагрузкой, которые можно рассматривать как «гибридные местообитания».

Авторы выражают благодарность сотрудникам Западно-Сибирского филиала Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН В. В. Тараканову и Г. В. Тарану, принявшим участие в полевых исследованиях и обсуждении результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакулин В. Т. Интродукция и селекция тополя в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 174 с.
- Бакулин В. Т. Тополь лавролистный. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2004. 123 с.
- Бакулин В. Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2007. 121 с.
- Бессчетнов П. П. Роль интрогрессивной гибридизации в образовании новых видов тополей // Тр. Ин-та экол. раст. и животных Уральск. науч. центра АН СССР. 1975. Вып. 91. С. 3–9.
- Ботаника. Учебн. для вузов: в 4 т. / Э. В. Зитте, Й. В. Вайлер, А. Кадерайт, К. К. Брезински; на основе учебника Э. Страсбургера и др. Т. 3. Эволюция и систематика. М.: Изд. центр «Академия», 2007. С. 80–81.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Климов А. В. Топольники поймы р. Томи (таксономический состав, полиморфизм, естественная гибридизация): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2008. 16 с.
- Климов А. В. Изменчивость морфологических признаков листьев в субпопуляции *Populus laurifolia* поймы р. Средняя Маганакова // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: мат-лы II Рос. науч. конф. с междунар. участ. Кемерово, 2009. С. 99–103.
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме р. Томи // Сиб. лесн. журн. 2016. № 5. С. 55–62.
- Климов А. В., Прошкин Б. В., Тараканов В. В. Гибриды сибирских тополей: перспективы исследований // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы IV Междунар. совещ., 24–29 августа 2015. Барнаул, 2015. С. 85–86.
- Климов А. В., Романов В. Ю. Формовое разнообразие в субпопуляции *Populus laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) поймы р. Средняя Маганакова, заповедник «Кузнецкий Алатау» // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по сохранению биологического разнообразия (секция заповедного дела). М., 2014. Вып. 16. С. 64–68.
- Лиховид Н. И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Красноярск: Красноярск. кн. изд-во. Хакас. отд-ние, 1984. С. 19–20.
- Лиховид Н. И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Новосибирск: РАСХН. Сиб. отд-ние, 1994. 338 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- Милютин Л. И. Краткий словарь терминов по лесной генетике, селекции и семеноводству / Отв. ред. Е. Н. Муратова. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2014. С. 22–23.
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Односторонняя естественная гибридизация между *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. в пойме р. Томи // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: мат-лы Междунар. конф., посвящ. 70-летию Центр. сиб. бот. сада, 1–8 августа. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2016. С. 242–244.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазена В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учебно-методич. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
- Ястребова Н. А. Спонтанные межвидовые гибриды тополя в Красноярском крае // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: тез. докл. конф. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1991. С. 59–60.
- Ястребова Н. А. Полиморфизм плода тополя в Средней Сибири // Ботан. исслед. в Сибири. 1996. № 5. С. 90–93.
- Alba N., Maestro C., Aguñdez D., Notivol E. Advances in the preservation of genetic resources in *Populus nigra* L. in Spain // В. C. van Dam, S. Bordács (Eds.). Genetic diversity in river populations of European black poplar implications for riparian eco-system management. Proc. Int.

- Symp., Szekszárd, Hungary, May 16–20. 2002. P. 125–136.
- Anderson E. Hybridization of the habitat // *Evolution*. 1948. N. 1. P. 1–9.
- Arnold M. L. Natural hybridization as an evolutionary process // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1992. V. 23. P. 237–261.
- Boivin B. Enumeration des plantes du Canada. II. Lignidees // *Nat. Can.* 1966. N. 93. P. 371–437.
- Bomblies K., Weigel D. Hybrid necrosis: autoimmunity as a potential gene-flow barrier in plant species // *Nat. Rev. Genet.* 2007. V. 8. P. 382–393.
- Braatne J. Biological aspects of hybrid poplar cultivation on floodplains in Western North America: a review. EPA Document No 910-R-99-02. US Environ. Protect. Agency, Washington, DC. 1999. P. 1–4.
- Braatne J. H., Rood S. B., Heilman P. E. Life-history, ecology, and conservation of riparian cottonwoods in North America // *Biology of Populus and its implications for management and conservation* / R. F. Stettler, H. D. Bradshaw, P. E. Heilman, T. M. Hinckley (Eds.). Ottawa, Ontario, Canada: NRC Res. Press, 1996. P. 57–86.
- Brayshaw T. C. Native poplars of southern Alberta and their hybrids // *Can. Dep. For. Publ.* 1965. N. 1109. 40 p.
- 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 // *Mol. Ecol.* 2016. V. 25. N. 11. P. 2482–2498.
- Cooke J. E., Stewart B. K., Rood S. B. Trees of the people: the growing science of poplars in Canada and worldwide // *Can. J. Bot.* 2007. N. 85. P. 1103–1110.
- 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*. 2014. V. 39. P. 546–563.
- Coyne J. A., Orr H. A. The evolutionary genetics of speciation // *Philosophical Transactions of the Royal Soc. Ser. B. Biol. Sci.* London, 1998. V. 353. P. 287–305.
- Coyne J. A., Orr H. A. *Speciation* Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts U. S. A.: Inc. Publishers, 2004. 545 p.
- Dixon M. D., Turner M. G. Simulated recruitment of riparian trees and shrubs under natural and regulated flow regimes on the Wisconsin River, USA // *River Res. Applications*. 2006. V. 22. P. 1057–1083.
- Eckenwalder J. E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. I. Population studies of *P. × parryi* // *Can. J. Bot.* 1984a. N. 62. P. 317–324.
- Eckenwalder J. E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. II. Taxonomy // *Can. J. Bot.* 1984b. N. 62. P. 325–335.
- Eckenwalder J. E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution // *Can. J. Bot.* 1984c. N. 62. P. 336–342.
- 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*. Pt. 1, Ch. 1. Ottawa, ON, Canada: NRC Res. Press, Nat. Res. Council of Canada, 1996. P. 7–32.
- Floate K. D. Extent and patterns of hybridization among the three species of *Populus* that constitute the riparian forest of southern Alberta, Canada // *Can. J. Bot.* 2004. N. 82. P. 253–264.
- Gom L. A., Rood S. B. Patterns of clonal occurrence in a mature cottonwood grove the Oldman River, Alberta // *Can. J. Bot.* 1999. N. 77. P. 1095–1105.
- Greenaway W., English S., Whatley F. R., Rood S. B. Interrelationships of poplars in a hybrid swarm as studied by gas chromatography-mass spectrometry // *Can. J. Bot.* 1991. N. 69. P. 203–208.
- Guilloy-Froget H. Evaluation des conditions favorables à l'établissement de *Populus nigra* et *Salix alba* en milieu riverain. Thèse de doctorat de l'Université Paul Sabatier. Toulouse, 2002. 146 p.
- Hamzeh M., Sawchyn Ch., Perinet P., Dayanandan S. Asymmetrical natural hybridization between *Populus deltoides* and *P. balsamifera* (Salicaceae) // *Can. J. Bot.* 2007. N. 85. P. 1227–1232.
- Heinze B. Genetic traces of cultivated hybrid poplars in the offspring of native *Populus nigra* // *Preslia*. 2008. N. 80. P. 365–374.
- Isebrands J. G., Richardson J. Poplars and willows: trees for society and the environment / J. G. Isebrands, J. Richardson (Eds.). Published jointly by CAB Int. and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) Viale delle Terme di Caracalla, 00153 Rome, Italy. 2014. P. 30–39.
- Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu Jianquan. Genetic origin and composition of

- a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species // *Plant Biol.* 2016. V. 16. N. 1. P. 88–99.
- Johnson W. C. Tree recruitment and survival in rivers: influence of hydrological process // *Hydrol. Processes.* 2000. N. 14. P. 3051–3074.
- Kajba D., Ballian D., Idžojić M., Bogdan S. The differences among hairy and typical European black poplars and the possible role of the hairy type in relation to climatic changes // *For. Ecol. Manag.* 2004. N. 197. P. 279–284.
- 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. N. 6. P. 39–51.
- Karrenberg S., Edwards P. J., Kollmann J. The life-history of Salicaceae living in the active zone of floodplains // *Freshwater Biol.* 2002. N. 47. P. 733–748.
- Keim P., Paige K. N., Whitham T. G., Lark K. G. Genetic analysis of an interspecific hybrid swarm of *Populus*: occurrence of unidirectional introgression // *Genetics.* 1989. N. 123. P. 557–565.
- Kirkpatrick M., Ravigne V. Speciation by natural and sexual selection: models and experiments // *Amer. Naturalist.* 2002. N. 159. P. 22–35.
- Krstinic A., Trinajstić I., Kajba D., Samardžić J. Morphological variability of the leaves of black poplar (*Populus nigra* L.) in natural stands along the Sava river (Croatia) // *Populus nigra* Network. Rep. of the fourth meeting 3–5 Oct., 1997, Belgium. Rome (Italy): IPGRI, 1998. P. 71–77.
- Leboldus J. M., Isabel N., Floate K. D., Blenis P., Thomas B. R. Testing the ‘hybrid susceptibility’ and ‘phenological sink’ hypotheses using the *P. balsamifera*, *P. deltoides* hybrid zone and Septoria leaf spot (*Septoria musiva*) // *PLoS ONE.* 2013. 8(12): Article e84437. doi: 10.1371/journal.pone.00844373745 p.
- Legionnet A., Lefèvre F. Genetic variation of the riparian pioneer tree species *Populus nigra* L. 1. Study of population structure based on isozymes // *Heredity.* 1996. V. 77. P. 629–637.
- Lexer C., Fay M. F., Joseph J. A., Nica M. S., Heinze B. Barrier to gene flow between two ecologically divergent *Populus* species, *P. alba* (white poplar) and *P. tremula* (European aspen): the role of ecology and life history in gene introgression // *Mol. Ecol.* 2005. N. 14. P. 1045–1057.
- 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 // *Mol. Ecol.* 2014. N. 23. P. 4316–4330.
- Lowry D. B., Modliszewski J. L., Wright K. M., Wu C. A., Willis J. H. The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants // *Philosoph. Transact. Royal Soc. Biol. Sci.* 2008. N. 363. P. 3009–3021.
- Maksimović Z., Šijačić-Nikolić M. Morphometric characteristics of black poplar (*Populus nigra* L.) leaves in the area of Great War Island // *Bull. Faculty For.* 2013. V. 108. P. 93–108.
- Martinsen G. D., Whitham T. G., Turek R. J., Keim P. Hybrid populations selectively filter gene introgression between species // *Evolution.* 2001. V. 55. N. 7. P. 1325–1335.
- Meirmans P. G., Lamothe M., Gros-Louis M. C., Khalsa D., Perinet P., Bousquet J. Complex patterns of hybridization between exotic and native North American poplar species // *Am. J. Bot.* 2010. N. 97. P. 1688–1697.
- Mejnartowicz M. Inheritance of chloroplast DNA in *Populus* // *Theor. Appl. Genet.* 1991. N. 82. P. 477–480.
- Nagano Y., Hirao A. S., Itino T. Genetic structure of a hybrid zone between two violets, *Viola rossii* Hemsl. and *V. bissetii* Maxim.: dominance of F_1 individuals in a narrow contact range // *Plant Spec. Biol.* 2014. N. 30. P. 237–243.
- OECD. Consensus document on the biology of *Populus* L. (poplars), Organisation for Economic Co-operation and Development, Series on Harmonization of Regulatory Oversight in Biotechnology Paris. 2000. N. 16. 337 p.
- Rehill B., Class A., Wiczorek L., Whitham T. G., Lindroth R. L. Foliar phenolic glycosides from *Populus fremontii*, *Populus angustifolia*, and their hybrids // *Biochem. Systematics and Ecol.* 2005. N. 33. P. 125–131.
- Rieseberg L. H., Wendel J. F. Introgression and its consequences in plants // *Hybrid zones and the evolutionary process* / R. G. Haijrisson (Ed.). New York: Oxford Univ. Press, 1993. P. 70–109.
- Rieseberg L. H., Carney S. E. *Plant Hybridization* // *New Phytol.* 1998. N. 140. P. 599–624.
- Roe A. D., MacQuarrie C. J., Gros-Louis M. C., Simpson J. D., Lamarche J., Beardmore T., Thompson S. L., Tanguay P., Isabel N. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand // *Ecol. Evol.* 2014. N. 4 (9). P. 1629–47.
- Ronald W. G., Lenz M., Cumming W. A. *Biosystematics of the genus Populus*. Distribution and morphology of native Manitoba species and variants // *Can. J. Bot.* 1973. V. 51. P. 2431–2442.

- Rood S. B., Campbell J. S., Despins T. Natural poplar hybrids from southern Alberta. I. Continuous variation for foliar characteristics // *Can. J. Bot.* 1986. N. 64. P. 1382–1388.
- Schweitzer J. A., Martinsen G. D., Whitham T. G. Cottonwood hybrids gain fitness traits of both parents: a mechanism for their long-term persistence // *Am. J. Bot.* 2002. N. 89. P. 981–990.
- 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. Vojvodinašume, Novi Sad, 2014. 128. p.
- Stettler R. F., Zsuffa L., Wu R. The role of hybridization in the genetic manipulation of *Populus* // R. F. Stettler, H. D. Bradshaw Jr, P. E. Heilman, T. M. Hinckley (Eds.). *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Pt. I, Ch. 4. Ottawa, ON, Canada: NRC Res. Press, Nat. Res. Council of Canada, 1996. P. 87–112.
- Thompson S. L., Lamothe M., Meirmans P. G., Perinet P., Isabel N. Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars // *Mol. Ecol.* 2010. N. 19. P. 132–145.
- Tiffin P., Olson M. S., Moyle L. C. Asymmetrical crossing barriers in angiosperms // *Proc. Biol. Sci.* 2001. N. 268. P. 861–867.
- Tuskan G. A., DiFazio S. P., Faivre-Rampant P., Gaudet M., Harfouche A., Jorge V. The obscure events contributing to the evolution of an incipient sex chromosome in *Populus*: a retrospective working hypothesis // *Tree Genet. Genomes*. 2012. N. 8. P. 559–571.
- 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. P. 601–613.
- Yang C. Y., Shen K. M., Mao Z. M. *Populus L. // Flora Xinjiangensis* / C. Y. Yang (Ed.). T. 1. V. 2. Urumqi: Technol. & Hygiene Publ. House, 1992. P. 122–158.
- Yin T. M., DiFazio S. P., Gunter L. E., Riemenschneider D., Tuskan G. A. Large-scale heterospecific segregation distortion in *Populus* revealed by a dense genetic map // *Theor. Appl. Genet.* 2004. N. 109. P. 451–463.
- Yin T. M., DiFazio S. P., Gunter L. E., Zhang X., Sewell M. M., Woolbright S. A., Allan G. J., Kelleher C. T., Douglas C. J., Wang M., Tuskan G. A. Genome structure and emerging evidence of an incipient sex chromosome in *Populus* // *Genome Res.* 2008. N. 18. P. 422–430.
- Zeng Y-F., Zhang J-G., Duan A-G., Abuduhamiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility // *Sci. Rep.* 2016. N. 6. P. 377–389.
- Zhenfu F., Shidong Z., Skvortsov A. *Salicaceae // Flora of China*. 1999. N. 4. P. 139–274.
- Zsuffa L. Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario // *For. Chron.* 1975. V. 51. P. 240–242.

HYBRIDIZATION OF *Populus nigra* L. AND *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) IN THE FLOODPLAIN OF THE TOM RIVER

B. V. Proshkin^{1,2}, A. V. Klimov¹

¹ Novokuznetsk Institute (Branch) of Kemerovo State University
Tsiolkovskii Str., 23, Novokuznetsk, 654041 Russian Federation

² Novosibirsk State Agrarian University
Dobrolyubov Str., 160, Novosibirsk, 630039 Russian Federation

E-mail: populus0709@mail.ru, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Natural hybrid zones are of the considerable interest to genetic-evolutionary researches. Natural hybridization is recognized as the mechanism of transfer of genes between types for a long time and has important evolutionary consequences. Trans-species hybridization is characteristic of the sort *Populus* L., though, as a rule, it is restricted to representatives of one section. The exception is made by types of the section *Aigeiros* and *Tacamahaca*, which are rather freely crossed, but at the same time save the integrity and are well differentiated. As show numerous researches, prezygotic mechanisms of reproductive insulation aren't capable to restrict hybridization between types of these sections, but perhaps define its asymmetry. In hybrid zones in case of transposition of types of different sections among hybrid descendants F1 prevail. Hybrids of the subsequent generations and a bekkrossa are discarded by selection before a reproductive maturity. Carried out based on the complex analysis of morphological features of leaves and escapes of *P. nigra* (*Aigeiros*), *P. laurifolia* (*Tacamahaca*) and their natural hybrids in a flood plain of the Tom River (The Kemerovo region of the Russian Federation) of a research also showed that observed hybridization has one-sided, asymmetrical character, hybrids turn aside lavrolistny poplar. Despite duration of the proceeding hybridization in a flood plain of the Tom River *P. nigra* and *P. laurifolia* well differ. Natural hybrids meet preferentially on flood plain sections where *P. laurifolia* grows in an equal share with *P. nigra*. Perhaps, the frequency of occurrence of hybrids depends also on sexual structure of local populations of pure types. The exception is made by sections with the considerable anthropogenous impact, which can be considered as «hybrid habitats».

Keywords: *Poplar, identification, asymmetric hybridization, hybrid zones, genotype.*

How to cite: Proshkin B. V., Klimov A. V. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) in the floodplain of the Tom river // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2017. N. 4: 38–51 (in Russian with English abstract).