

УДК 581.8+582.623.2:575.222.72(571.17)

Применение петиолярной анатомии для идентификации *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне естественной гибридизации

The use of petiolar anatomy for identification of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in the zone of natural hybridization

Прошкин Б. В.¹, Климов А. В.²

Proshkin B. V.¹, Klimov A. V.²

¹ Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия.

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

² Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета, г. Новокузнецк, Россия. E-mail: populus0709@mail.ru

¹ Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

² Novokuznetsk branch of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russia

Реферат. В работе рассматриваются особенности петиолярной анатомии *Populus nigra*, *P. laurifolia*, и *P. × jrtyschensis* в зоне естественной гибридизации на юге Западной Сибири. Установлено отсутствие вариаций в анатомо-топографической структуре черешков как в пределах одной особи, так и популяции и групп популяций из разных частей ареала таксонов. Выявлено, что анатомическое строение черешков у исследованных видов является надежным качественным признаком важным для их идентификации.

Summary. Peculiarities of the petiolar anatomy of *Populus nigra*, *P. laurifolia*, and *P. × jrtyschensis* in the zone of natural hybridization in the south of Western Siberia are considered. It was established that there is no variation in the anatomical and topographic structure of the petioles both within the limits of one individual and the population and groups of populations from different parts of the range of taxon. It was revealed that the anatomical structure of the petioles in the examined species is a reliable qualitative feature important for their identification.

Естественная межвидовая гибридизация характерна для рода *Populus* L. хотя, как правило, ограничивается представителями одной секции. Между таксонами разных секций она редко бывает успешной. Исключение составляют виды секции *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill., которые хорошо скрещиваются, несмотря на наличие механизмов репродуктивной изоляции (Прошкин, Климов, 2017б).

Природная гибридизация наблюдается в зонах контакта ареалов. При скрещивании видов одной секции она способствует интрогрессии отдельных генов (Suarez-Gonzalez et al., 2017), хотя и не оказывает значительного влияния на генетическое разнообразие родительских видов в целом (Meirmans et al., 2017). Генетический состав гибридных зон между представителями разных секций определяется жестким действием естественного отбора, приводящего к блокировке интрогрессии и сохранению видовой специфичности родительских таксонов (Прошкин, Климов, 2017а, б).

В настоящее время значительное распространение получила и антропогенная гибридизация, протекающая между культурными и аборигенными видами, при этом процесс интрогрессии отличается от природных условий. Широкое применение в культуре адвентивных видов и многочисленных культиваров гибридного происхождения приводит к их контакту с популяциями аборигенных видов, обеспечивая тем самым возможности генетической инвазии в природные генофонды (Прошкин, Климов, 2017в). Высокая инвазионная активность гибридов может способствовать их внедрению в коренные и не только пойменные растительные сообщества (Костина и др., 2016). Все это требует разработки надежных методов идентификации гибридных растений для организации мониторинга генетических инвазий. Безусловно, самым перспективным является использование молекулярных маркеров, но оно

ограничено высокой стоимостью. Более того, их применение продуктивно при комплексном анализе с привлечением методов фенетики (Удалов, Беньковская, 2011). На начальном этапе исследования популяции такие методы позволяют не только получить исходные данные, но и наметить дальнейшие пути ее изучения.

При этом существующие природные зоны естественной гибридизации видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, в которых хорошо известны родительские виды, могут служить своего рода лабораторией для отработки методов надежной идентификации гибридных растений.

На юге Западной Сибири основными леособразователями пойменных лесов являются *Populus nigra* L. (секция *Aigeiros* Lunell) и *P. laurifolia* Ledeb. (секция *Tacamahaca* Mill.). В местах их совместного произрастания происходит естественная гибридизация с образованием гибридного таксона *Populus* × *jrtyschensis* Chang Y. Yang (Прошкин, Климов, 2017а, в).

Немногочисленные анатомические исследования представителей семейства Salicaceae Mirb. показали перспективность их применения при решении сложных таксономических проблем (Kalouti et al., 2015; Cortan et al., 2017). В частности, петиолярная анатомия имеет большое значение для диагностики растений и решения спорных вопросов систематики. Анатомо-топографическая организация – стойкий признак, не зависящий от экологических условий, гетерофилии, ярусности, возраста и формы листьев (Шабес и др., 2007).

Целью настоящего исследования являлось изучение анатомического строения черешков *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* для оценки возможностей их применения в идентификации таксонов.

Материалы для исследования были собраны авторами в 2016–2017 гг. в популяциях исследуемых видов в бассейнах рек Томи, Бии и Катунь (табл. 1). На каждом полевом участке с трех особей использовали по три листа для морфо-анатомических исследований черешка. Листья отбирались со средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев (Прошкин, Климов, 2017г). Высушенные черешки отделяли от пластинки и фиксировали в смеси спирта этилового 96%-го, глицерина и воды в соотношении 1 : 1 : 1. Материал настаивали в течение трех-четырех суток.

Таблица 1

Исследованные популяции *Populus*

Места сбора	Координаты	Количество деревьев/черешков		
		<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>
Река Томь				
Майзас	53°37'24"N, 88°12'48"E	3/9	3/9	3/9
Карлык	53°49'21"N, 87°28'03"E	3/9	—	3/9
Славино	54°02'05"N, 87°22'55"E	3/9	—	—
Новокузнецк	53°49'04"N, 87°07'23"E	—	—	3/9
Верхняя Терсь	54°13'00"N, 87°39'48"E	—	3/9	3/9
Река Бия				
Бия 1	52°36'32"N, 86°28'33"E	3/9	3/9	—
Артыбаш	51°47'38"N, 87°13'35"E	—	3/9	—
Куют	52°30'66"N, 86°39'66"E	—	—	3/9
Река Катунь				
Иконникова	52°25'57"N, 85°05'83"E	3/9	3/9	3/9
Усть-Катунь	52°27'02"N, 85°09'54"E	3/9	3/9	—
Итого:		18/54	18/54	18/54

Подготовку микропрепаратов выполняли согласно принятым в ботанической микротехнике методам (Барыкина и др., 2004). Поперечные срезы делали в верхней части черешка (у основания листовой пластинки), поскольку именно ее характеристика используется в ключах определителей как важный признак для идентификации *P. nigra* и *P. laurifolia*. Полученные срезы окрашивали 2%-м водным раствором сафранина. Для выявления анатомических особенностей использовали микроскоп «Микромед–1» (Россия) при увеличении × 10, × 20.

Проведенные исследования черешков *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* показали, что все исследованные особи в рамках таксонов имели одинаковое анатомическое строение вне зависимости от их географического происхождения, популяционной, индивидуальной принадлежности и листовой пластинки. Анатомо-топографическое строение черешков позволяет надежно идентифицировать изученные виды по ряду диагностических признаков (табл. 2).

Таблица 2

Диагностические признаки черешков листьев *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis*

Признаки	Особенности проявления признаков		
	<i>P. nigra</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>	<i>P. laurifolia</i>
Форма поперечного сечения черешка в верхней части	продолговато-яйцевидная	продолговато-яйцевидная	округлая
Контур адаксиальной стороны	округлый	усеченный, редко выемчатый	сердцевидный
Форма проводящей системы	линейная	высокоаркообразная переходящая в линейную	высокоаркообразная

Черешки *P. nigra* и *P. laurifolia* хорошо различаются по форме поперечного сечения и особенно по контуру адаксиальной стороны (рис.). 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.

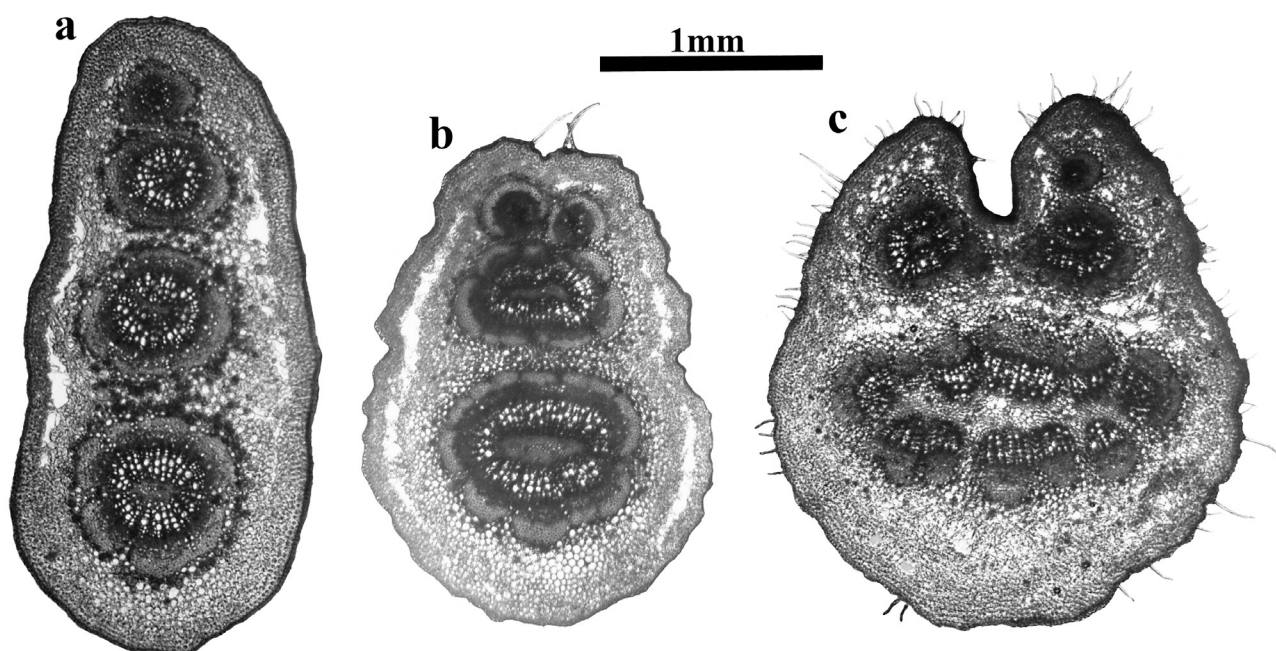


Рис. Поперечное сечение черешка: а – *Populus nigra*; б – *P. × jrtyschensis*; в – *P. laurifolia*.

По форме поперечного сечения *P. × jrtyschensis* близок к *P. nigra*, что связано с уплощенностью его черешка в верхней части. Также у него наблюдаются щелевидные межклетники на адаксиальной и боковых сторонах.

Характерной особенностью является усеченный или выемчатый контур адаксиальной стороны черешка, что отражает степень выраженности желобка на верхней стороне черешка. Наличие или отсутствие желобка ряд авторов рассматривают как один из основных признаков, по которому различаются виды секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* (Паутов, 2002). Многие авторы отмечают, что в верхней части черешка у гибридов он выражен слабо (Майоров и др., 2012; Костина и др., 2016; Молганова, Овеснов, 2016), что подтверждают наши исследования, у *P. × jrtyschensis* в верхней части черешка на адаксиальной стороне наблюдается только выемка.

Форма проводящей системы *P. × jrtyschensis*, пожалуй, наиболее наглядный качественный признак для его идентификации. Проводящая система представлена кольцами закрытых коллатеральных пучков, расположенных высокоаркообразно в верхней части среза и линейно в нижней. На абаксиальной стороне и в центре располагаются крупные эллиптические кольца, на адаксиальной 2–4 округлых кольца из 3–6 коллатеральных пучков.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В.** Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004 – 312 с.
- 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-эколог. техн., 2016. – № 4. – С. 20–31.
- Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В.** Адвентивная флора Москвы и Московской области. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. – С. 79–109.
- Молганова Н. А., Овеснов С. А.** Виды рода тополь (*Populus* L., Salicaceae) в г. Перми // Вестник Пермского университета, 2016. – Вып. 1. – С. 12–21.
- Паутов А. А.** Структура листа в эволюции тополей. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, Труды С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей, 2002. – Т. 78, сер. 3. – 164 с.
- Прошкин Б. В., Климов А. В.** Возникновение, структура и динамика популяций *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang в зоне естественной гибридизации // Вестник НГАУ, 2017а. – № 4. – С. 23–31.
- Прошкин Б. В., Климов А. В.** Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал, 2017б. – № 4. – С. 38–51. DOI: 10.15372/SJFS20170404.
- Прошкин Б. В., Климов А. В.** Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // *Turczaninowia*, 2017в. – Т. 20, № 4. – С. 206–218. DOI: 10.14258/turczaninowia.20.4.19.
- Прошкин Б. В., Климов А. В.** *Populus × jrtyschensis* Chang Y. в Алтае-Саянской горной стране // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, 2017г. – № 115. – С. 28–35. DOI: 10.17223/20764103.115.5.
- Удалов М. Б., Беньковская Г. В.** Популяционная генетика колорадского жука: от генотипа до фенотипа // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2011. – Т. 15, № 1. – С. 156–172.
- Шабес Л. К., Клейменова Л. М., Бредихина Н. Р.** Летняя полевая практика по морфологии растений. – СПб.: Изд-во РГПУ им А. И. Герцена, 2007. – 172 с.
- Čortan D., Vilotić D., Šijačić-Nikolić M., Miljković D.** Leaf stomatal traits variation within and among black poplar native populations in Serbia // BOSQUE, 2017. – Vol. 38, № 2. – P. 337–345. DOI: 10.4067/S0717-92002017000200011.
- Kalouti S., Keshavarzi M., Nazem Bokaei Z., Saifali M.** Leaf Anatomical study of *Populus* L. (*Populus nigra*, *P. alba*, *P. euphratica* & *P. caspica*) (Salicaceae) in Iran // Scientia Agriculturae, 2015. – Vol. 11, № 3. – P. 124–131. DOI: 10.15192/PSCP.SA.2015.11.3.124131.
- Meirmans P. G., Godbout J., Lamothe M., Thompson S. L., Isabel N.** History rather than hybridization determines population structure and adaptation in *Populus balsamifera* // Journal of Evolutionary Biology, 2017. – Vol. 30, № 11. – P. 2044–2058.
- Suarez-Gonzalez A., Hefer Ch. A., Lexer Ch., Douglas C. J., Cronk Q. C. B.** Introgression from *Populus balsamifera* underlies adaptively significant variation and range boundaries in *P. trichocarpa* // New Phytologist, 2017. – С. 1–12.