

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-1-9-23

Б.В. Прошкин¹, А.В. Климов^{2, 3}

¹ Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний,
654066, г. Новокузнецк, Кемеровская обл., Российская Федерация

² ООО «ИнЭКА-консалтинг»,
654027 г. Новокузнецк, Кемеровская обл., Российская Федерация

³ Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева
Сибирского отделения Российской Академии наук –
филиал Федерального исследовательского центра
«Красноярский научный центр Сибирского отделения
Российской академии наук»,
630082 г. Новосибирск, Российская Федерация

Систематическое положение *Populus ciliata* Wall. ex Royle по результатам изучения морфологии побегов и петиолярной анатомии

Populus ciliata (тополь реснитчатый) распространен в Гималаях на высотах от 1300 до 3400 м над уровнем моря, по берегам рек и влажным склонам. Систематическое положение таксона остается неясным, хотя в большинстве современных работ его относят к секции *Tacamahaca*. Цель настоящего исследования – изучение морфологических признаков побегов кроны и анатомического строения черешков листьев *Populus ciliata* для уточнения его систематического положения. Проведенные исследования морфологии *P. ciliata* показали отсутствие у него специализированных укороченных побегов, маркирующих секцию бальзамических тополей – дискобластов. Важнейшими признаками петиолярной анатомии, позволяющими осуществлять идентификацию таксонов тополя на уровне секций, являются: форма поперечного сечения черешка, контуры его адаксиальной и абаксиальной сторон, форма колец закрытых коллатеральных

© Прошкин Б.В., Климов А.В., 2020

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



пучков, форма проводящей системы. Сравнение полученных срезов *P. ciliata* с представителями секции *Tacamahaca* свидетельствуют о том, что исследованные растения не относятся к бальзамическим тополям, поскольку отличаются отсутствием выраженного на адаксиальной стороне желобка. Последний в виде небольшой выемки на срезе фиксируется только в месте его перехода в листовую пластинку. Контуры абаксиальной и адаксиальной сторон округлые, форма проводящей системы черешка не высокоаркообразная, как у бальзамических тополей, а линейная, образованная эллиптическими кольцами закрытых коллатеральных пучков.

Ключевые слова: *Populus*, *Leucoides*, *Tacamahaca*, морфологические признаки, петиолярная анатомия

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Прошкин Б.В., Климов А.В. Систематическое положение *Populus ciliata* Wall. ex Royle по результатам изучения морфологии побегов и петиолярной анатомии // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10. № 1. С. 9–23. DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-1-9-23

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-1-9-23

B.V. Proshkin¹, A.V. Klimov^{2,3}

¹ KI of the FPS of Russia,
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654066, Russian Federation

² InEca-Consulting LLC,
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654027, Russian Federation

³ West Siberian Branch of the Sukachev Institute of Forest SB RAS –
Branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center”,
Novosibirsk, 630082, Russian Federation

Systematic position of *Populus ciliata* Wall. ex Royle on the study of shoot morphology and petiolar anatomy

Populus ciliate – ciliated poplar is distributed in the Himalayas at altitudes from 1300 to 3400 m above sea level, along river banks and wet slopes. The systematic position of the taxon remains unclear, although in most modern works it is attributed

to the *Tacamahaca* section. The purpose of this study is to study the morphological features of crown shoots and the anatomical structure of petioles of *Populus ciliata* leaves to clarify its systematic position. Studies of the morphology of *P. ciliata* showed that it did not have specialized shortened shoots marking a section of balsamic poplars – diskoblasts. The most important signs of petiolar anatomy allowing the identification of poplar taxa at the section level are: the shape of the petiole cross section, the contours of its adaxial and abaxial sides, the shape of the rings of closed collateral bundles, the shape of the vascular system. A comparison of the obtained sections of *P. ciliata* with representatives of the *Tacamahaca* section indicates that the plants studied do not belong to balsamic poplars, since they differ in the absence of a groove pronounced on the adaxial side. The latter in the form of a small recess in the slice is fixed only at the place of its transition into the leaf blade. The contours of the abaxial and adaxial sides are round, the shape of the vascular system of the petiole is not highly arched like that of balsamic poplars, but linear, formed by elliptical rings of closed collateral bundles.

Key words: *Populus*, *Leucoides*, *Tacamahaca*, morphological characters, petiolar anatomy

FOR CITATION: Proshkin B.V., Klimov A.V. Systematic position of *Populus ciliata* Wall. ex Royle on the study of shoot morphology and petiolar anatomy. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2020. Vol. 10. № 1. Pp. 9–23. (In Russ.) DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-1-9-23

Populus ciliata – тополь реснитчатый, или гималайский, таксон, распространённый в Гималаях от восточного Пакистана до провинции Юньнань Китая [Fang et al., 1999]. Дерево 18–20 м высотой и до 80 см в диаметре. Характерной особенностью являются широкояйцевидные листовые пластинки кроны с сердцевидным основанием и постепенно оттянутой заостренной верхушкой, длиной от 7,5 до 17,5 см с ресничками до 0,3 мм длиной по краю [Sheikh, 1993; Orwa et al., 2009] (рис. 1). Произрастает *P. ciliata* на высотах от 1300 до 3400 м над уровнем моря по берегам рек и на влажных горных склонах, образуя иногда небольшие насаждения [Naithani, Nautiyal, 2012]. Он довольно широко культивируется, поскольку хорошо укореняется черенками, и адаптирован к горным условиям [Скворцов, 2008; Isebrands, Richardson, 2014]. В Северной Индии, где тополи стали важным ресурсом для деревообрабатывающей промышленности, *P. ciliata* – один из немногих видов аборигенных тополей, который нашел широкое применение не только в плантационном лесоразведении, но и в программах селекции тополя по улучшению ассортимента применяемых сортов и клонов [Khurana, 2012; Naithani, Nautiyal, 2012].



Рис. 1. Листья кроны (a) и побеги (b) *Populus ciliata*

Fig. 1. Crown leaves (a) and shoots (b) of *Populus ciliata*

Систематическое положение *Populus ciliata* в настоящее время остается спорным [Скворцов, 2008]. Большинство исследователей относят его к секции *Tacamahaca* Mill. – бальзамические тополи [Eckenwalder, 1996; OECD, 2000; Isebrands, Richardson, 2014]. Преимущественно такое положение определяют контрастностью окраски листовой пластинки – зеленой сверху и сероватой на нижней стороне, цилиндрическим черешком со слабо выраженным желобком сверху. К.К. Лха, У. Кумар (2000) в качестве основного довода, обосновывающего отнесение *Populus ciliata* к бальзамическим тополям, считают его способность скрещиваться с *P. deltoides* Bartr. ex Marsh. В то же время, особенно в отечественной литературе, его нередко относят к секции *Leucoides* Sprach – крупнолистные тополи [Камелин, 1973; Паутов, 2002; Скворцов, 2008, 2010]. А.К. Скворцов (2008), отмечает, что «*P. ciliata* стоит как бы посередине между секциями *Leucoides* и *Tacamahaca*» [Скворцов, 2008]. От последней группы он отличается отсутствием розеточных побегов (дискобластов) и малой смолистостью почек [Там же]. Как показали исследования, проведенные авторами [Климов, Прошкин, 2018а; Proshkin, Klimov, 2019], анатомическое строение черешков в роде

Populus позволяет диагностировать принадлежность таксона к секции и выявлять межсекционные гибриды. Важнейшими признаками, позволяющими осуществлять идентификацию на уровне секций, являются: форма поперечного сечения черешка, контуры его адаксиальной и абаксиальной сторон, форма колец закрытых коллатеральных пучков, форма проводящей системы. К сожалению, нам не удалось обнаружить в литературе описания петиолярной анатомии видов, систематическая принадлежность которых к секции *Leucoides* не вызывает сомнений, например *Populus heterophylla* L. или *P. lasiocarpa* Oliver. В то же время авторами выполнены исследования анатомического строения черешков многих представителей секции *Tacamahaca* [Климов, Прошкин, 2018a].

Цель настоящего исследования – изучение морфологических признаков побегов кроны и анатомического строения черешков листьев *P. ciliata* для уточнения его систематического положения.

Материалы, методы и район проведения исследования

Морфологические признаки *Populus ciliata* исследовали у группы деревьев, произрастающих на высоте 2500 м над уровнем моря в окрестностях столицы Бутана г. Тхимпху (27°27'13.795199" с.ш., 89°38'38.165999" в.д.) с помощью сравнительно-морфологического метода. Для анализа были также привлечены материалы электронных ресурсов: цифровой гербарий МГУ (<https://plant.depo.msu.ru/>) и iNaturalist (https://www.inaturalist.org/observations?taxon_id=542553).

Поскольку для тополя характерно отсутствие изменчивости петиолярных признаков на эндогенном уровне [Прошкин, 2019], листья *P. ciliata* для изучения анатомии черешка были отобраны с укороченных побегов трех деревьев. Черешки отделялись от пластинок и фиксировались в смеси 96-процентного спирта этилового, глицерина и воды в соотношении 1 : 1 : 1. Поперечные срезы делали в верхней части черешка. Препараты окрашивали 2-процентным водным раствором сафранина. Для выявления анатомических особенностей использовали микроскоп «Микромед-1» (ООО «Наблюдательные приборы», Россия) при увеличении 40× и 100×.

При анализе срезов определяли: форму поперечного сечения черешка, контуры его адаксиальной и абаксиальной сторон, форму колец закрытых коллатеральных пучков, форму проводящей системы. На каждом срезе с помощью программы «AxioVision 4.8.2»¹ измеряли: Н – длина

¹ ZEISS AxioVision – Microscope software for materials microscopy & industrial applications. Carl Zeiss Microscopy, Jena, Germany, 2018. URL: <https://www.zeiss.com/microscopy/int/products/microscope-software/axiovision.html>

поперечного среза (мкм) и B – расстояние между самой широкой частью среза и его основанием (мкм). Для определения формы поперечного сечения и колец использовали диапазоны B/H : $< 0,25$ – треугольная; $0,25–0,35$ – яйцевидно-треугольная; $0,35–0,45$ – яйцевидная; $0,45–0,65$ – эллиптическая; $> 0,65$ – обратнойяйцевидная [Климов, Прошкин, 2018б].

Результаты

Изучение морфологии побегов обследованных деревьев, гербария и материалов iNaturalist показало, что у *Populus ciliata* в кроне имеются удлиненные побеги – ауксибласты, а укороченные представлены только лептобластами.

Форма поперечного среза черешка *P. ciliata* яйцевидная, адаксиальная и абаксиальная, стороны округлые (рис. 2, *a–c*). Небольшой желобок на верхней стороне выражен только непосредственно в месте перехода листовой пластинки в черешок, в этом месте черешок повернут (рис. 2, *d*).

Обычно у покрытосеменных древесных растений в верхней части черешка происходит интеграция проводящих пучков [Киндякова, Шамров, 1976]. У *P. ciliata* листовые пластинки укороченных побегов с сердцевидным основанием, и в месте перехода черешка в пластинку у них наблюдается отхождение нижних боковых жилок (рис. 3, *a*). Интеграция проводящих пучков наблюдается на расстоянии 2–3 мм от основания пластинки (рис. 3, *b*). У листьев укороченных побегов с округлым или округло-клиновидным основанием боковые жилки отходят уже в листовой пластинке.

Снаружи черешок покрыт эпидермой, состоящей из очень мелких плотно расположенных клеток, покрытых слоем кутикулы толщиной 10–15 мкм. Трихомы могут быть развиты только в небольшом желобке. Под эпидермой по всему периметру залегает слой уголково-пластинчатой колленхимы из 4–6 клеток (см. рис. 2, *a, b*).

На адаксиальной стороне уголково-пластинчатая колленхима переходит в хлоренхиму с крупными межклетниками. Последние пронизывают ее до верхнего кольца проводящих пучков (см. рис. 2, *b*). Около проводящих пучков хлоренхима переходит в основную паренхиму. По бокам уголково-пластинчатая колленхима переходит в слой уголковой, под которой развита рыхлая колленхима, межклетники последней достигают верхней стороны нижнего кольца проводящих пучков. На абаксиальной стороне хлоренхима выражена слабо, и мощный слой уголковой колленхимы переходит в паренхиму обкладку проводящих пучков (см. рис. 2, *c*).

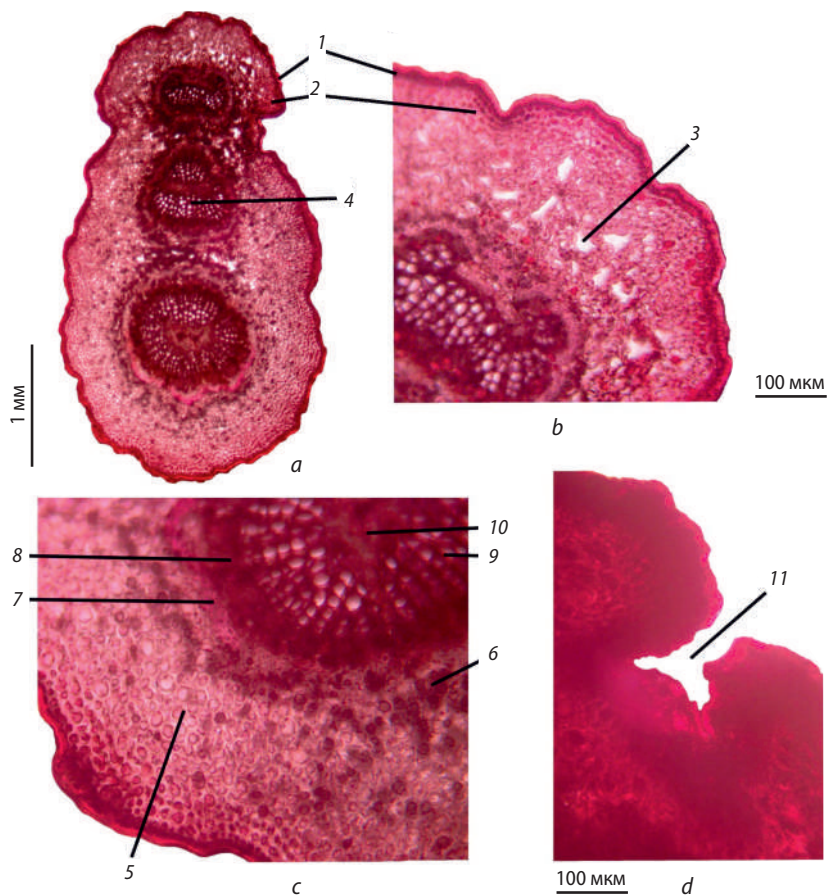


Рис. 2. Фрагменты поперечных срезов верхней части черешка *Populus ciliata*:

a – общий вид; *b* – типичная адаксиальная часть; *c* – абаксиальная сторона;

d – участок перехода черешка в листовую пластинку

1 – эпидерма; 2 – угловко-пластинчатая колленхима; 3 – хлоренхима;

4 – кольца проводящих пучков; 5 – угловая колленхима; 6 – друзы оксалата

кальция; 7 – склеренхима; 8 – флоэма; 9 – ксилема; 10 – сердцевидная паренхима;

11 – желобок

Fig. 2. Fragments of transverse sections of the upper part of the petiole *Populus ciliata*:

a – general view; *b* – adaxial side; *c* – abaxial side; *d* – leaf petiole transition portion

1 – epidermis; 2 – angular-lamellar collenchyma; 3 – chlorenchyma; 4 – vascular ring;

5 – angular collenchyma; 6 – druses of calcium oxalate; 7 – sclerenchyma; 8 – phloem;

9 – xylem; 10 – intercellular spaces; 11 – groove

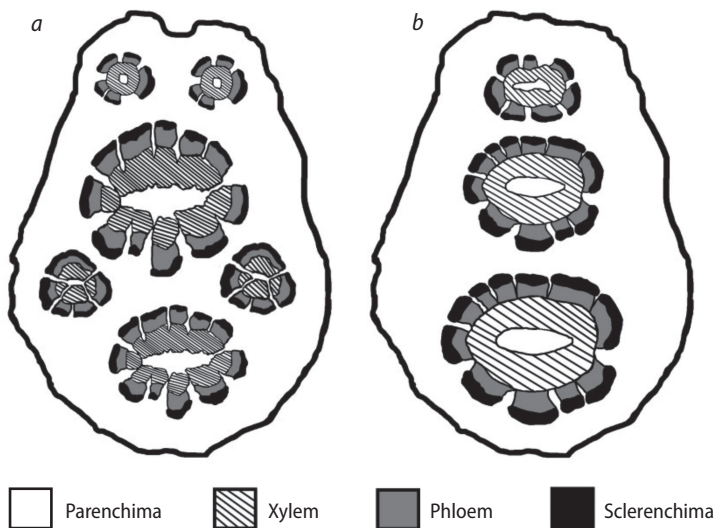


Рис. 3. Поперечный срез черешка *Populus ciliata*:

a – в основании листовой пластинки; *b* – на расстоянии 2–3 мм от основания листовой пластинки

Fig. 3. Cross section of petiole *Populus ciliata*:

a – at the base of the leaf blade; *b* – at a distance of 2–3 mm from the base of the leaf blade

Проводящая система 3-ярусная, вертикально-линейная, представлена расположенными друг над другом кольцами закрытых коллатеральных пучков (см. рис. 2, *a*). На абаксиальной стороне располагается крупное эллиптическое кольцо шириной 700–800 мкм, высотой 600–700 мкм. В центре абаксиального кольца хорошо просматривается сердцевидная паренхима. На адаксиальной стороне располагается одно эллиптическое кольцо шириной 300–400 мкм, высотой 450–500 мкм.

Медиальная проводящая структура преимущественно представлена на эллиптическим кольцом шириной 400–500 мкм, высотой 500–600 мкм. Расположение проводящих элементов ксилемы радиальное (см. рис. 2, *c*), диаметр сосудов варьирует от 20 до 30 мкм. Клетки флоэмы 10–15 мкм. Снаружи от флоэмы располагается слой лубяных волокон, большинство которых одревесневают. Кольца окружены обкладкой из паренхимных клеток, в которых в большом количестве встречаются друзы оксалата кальция. Последние располагаются и в угловой колленхиме, и в хлоренхиме.

Обсуждение результатов

Проведенные исследования морфологии *Populus ciliata* показали, что у этого таксона отсутствуют характерные для представителей секции *Tacamahaca* специализированные укороченные побеги – дискобласты [Паутов, 2002; Климов и др., 2018]. Дискобласты не только маркируют секцию бальзамических тополей, но и наследуются при их гибридизации с видами секции *Aigeiros* [Прошкин, Климов, 2017; Климов и др., 2018]. Отсутствие дискобластов у *Populus ciliata* и их появление у его гибридов с *P. maximowiczii* A. Henry, чья принадлежность к *Tacamahaca* не вызывает сомнений, подтверждается и работами индийских исследователей [Khurana, 2012; Naithani, Nautiyal, 2012].

Как мы уже отмечали, данных о петиолярной анатомии представителей секции *Leucoides* обнаружить в литературе не удалось. Однако сравнение полученных срезов *Populus ciliata* с представителями секции *Tacamahaca* свидетельствуют о том, что исследованные растения не относятся к бальзамическим тополям. Форма поперечного сечения черешка у представителей последней группы варьирует от округлой до эллиптической. Контур адаксиальной стороны на большей части длины черешка сердцевидный (желобчатый) благодаря хорошо выраженному желобку (рис. 4, а), наличие которого является важнейшим признаком, маркирующим представителей секции *Tacamahaca* [Майоров и др., 2012; Молганова, Овеснов, 2016; Костина и др., 2016].

У исследованных растений *Populus ciliata* форма поперечного сечения черешка исключительно яйцевидная, желобок в виде небольшой выемки на срезе фиксируется только в месте его перехода в листовую пластинку. Ниже черешок повернут, и абаксиальная сторона округлая (рис. 4, б). Желобок слабо в виде небольшой складки, выраженной на срезе только в угловато-пластинчатой колленхиме, спирально опускается от основания листовой пластинки к основанию черешка.

Важнейшим признаком петиолярной анатомии, маркирующим секции, является форма проводящей системы черешка [Proshkin, Klimov, 2019]. У видов секции *Tacamahaca* она представлена кольцами закрытых коллатеральных пучков, расположенных высокоаркообразно (рис. 4, а). При этом одно эллиптическое кольцо располагается на абаксиальной стороне и 2–6 параллельно расположенных округлых колец – на адаксиальной стороне. Проводящая система изученных особей *Populus ciliata* 3-ярусная (рис. 4, б), вертикально-линейная, образованная эллиптическими кольцами проводящих пучков. Линейная форма характерна также для представителей секции *Aigeiros*, но у последних она состоит из исключительно округлых колец проводящих пучков (рис. 4, с).

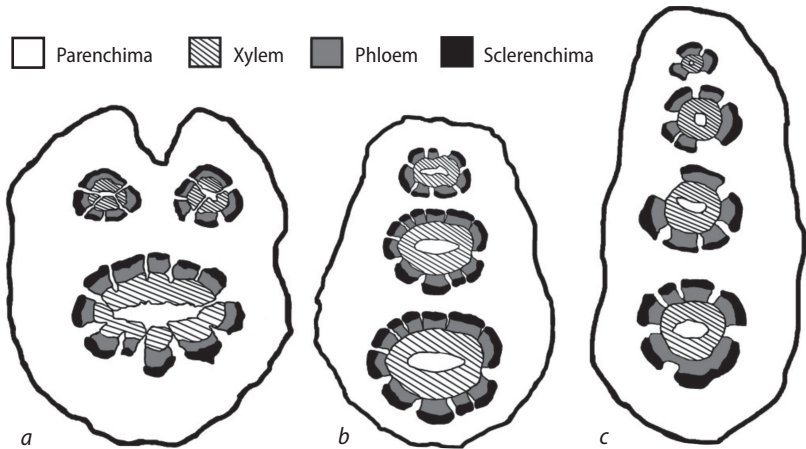


Рис. 4. Типы проводящих систем:

a – таксоны секции *Tacamahaca* (высокоаркообразная); *b* – *Populus ciliata* (линейная); *c* – таксоны секции *Aigeiros* (линейная)

Fig. 4. The types of vascular systems:

a – *Tacamahaca* section taxa (high-arched type); *b* – *Populus ciliata* (linear type); *c* – *Aigeiros* section taxa (linear type)

Естественная гибридизация между видами различных секций обычна в роде *Populus*. Наиболее широко распространено скрещивание видов секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* [Климов и др., 2018]. Однако и представители секции *Leucoides* способны скрещиваться с черными и бальзамическими тополями. В частности, в Северной Америке наблюдается спонтанная гибридизация *Populus deltoides* (секция *Aigeiros*) и *P. heterophylla* (секция *Leucoides*) [Eckenwalder, 2010]. Искусственно были получены гибриды между *P. nigra* var. *Italica* Du Roi, *P. deltoides* и *P. lasiocarpa* [Скворцов, 2010]. Поэтому способность *Populus ciliata* скрещиваться с *P. deltoides* не стоит рассматривать как показатель определения его систематической принадлежности к секции *Tacamahaca*. Тем более что *P. deltoides*, происходящий из Северной Америки, в Индии получил распространение в культуре. И все наблюдаемые его скрещивания с *P. ciliata* получены преимущественно в лабораторных условиях [Khurana, 2012]. Филогенетическая близость таксонов секций *Leucoides*, *Aigeiros* и *Tacamahaca* подтверждают и современные молекулярно-генетические исследования [Wang et al., 2019].

Как показали проведенные авторами исследования, форма проводящей системы черешка на поперечном срезе является надежным

качественным признаком выявления и дифференцировки гибридов и беккроссов при скрещивании видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* [Proshkin, Klimov, 2019]. В частности, линейная система с эллиптическими кольцами, характерная для *Populus ciliata*, наблюдается и у рекомбинантных гибридов в зонах естественного скрещивания *P. laurifolia* Ledeb. с *P. nigra* L. [Прошкин, 2019]. Как уже отмечалось, *P. ciliata* относительно легко скрещивается с видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* [Khurana, 2012]. В частности, А.К. Скворцовым (2008) описан из Кашмира *Populus* × *kashmirica* А.К. Skvortsov – вероятный естественный гибрид *P. ciliata* и *P. nigra*. В Индии *P. ciliata* широко используется в программах селекции тополя, где с его участием получены перспективные гибриды в результате скрещиваний с *P. deltoides* и *P. maximowiczii* [Jha, Kumar, 2000; Khurana, 2012; Naithani, Nautiyal, 2012]. Полученные гибриды выращиваются на плантациях ниже пояса распространения *P. ciliata* [Khurana, 2012]. Однако данных о применении гибридов *P. ciliata* в районе настоящих исследований, в лесном хозяйстве Бутана нам обнаружить не удалось, как и тополей секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* вблизи исследованных растений. Поэтому наблюдаемые у них особенности петиолярной анатомии нельзя связать с процессами гибридизации.

Заключение

Проведенные исследования *Populus ciliata* свидетельствуют о том, что его принадлежность к секции *Tacamahaca* является сомнительной. Изучение морфологии побегов показало отсутствие у него специализированных укороченных побегов – дискобластов, характерных для бальзамических тополей. Он также отличается отсутствием четко выраженного желобка на адаксиальной стороне черешка и линейной формой его проводящей системы. Полагаем, что следует согласиться с мнением А.К. Скворцова (2008, 2010) и перенести *Populus ciliata* в секцию *Leucoides*.

Выводы

1. Для *Populus ciliata* характерно отсутствие специализированных укороченных побегов дискобластов, маркирующих таксоны секции *Tacamahaca*.
2. Форма поперечного сечения черешка *Populus ciliata* яйцевидная, контуры абаксиальной и адаксиальной сторон округлые, форма проводящей системы черешка линейная, образована эллиптическими кольцами закрытых коллатеральных пучков. Желобок в виде небольшой

выемки на срезе фиксируется только в месте его перехода в листовую пластинку.

3. Проведенные исследования морфологии побегов и петиолярной анатомии *Populus ciliata* не соответствуют признакам, характерным для таксонов секции *Tacamahaca*;

4. Факторы свободного скрещивания *Populus ciliate* с видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* нельзя рассматривать как определяющие его положение в секции бальзамических тополей. Тем более, что и таксоны секции *Leucoides* скрещиваются с черными и бальзамическими тополями.

5. Особенности петиолярной анатомии исследованных особей *Populus ciliata* не связаны с процессами гибридизации.

Библиографический список / References

Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербачев А.В. М., 2012. [Mayorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti [Adventive flora of Moscow and the Moscow region]. Moscow, 2012.]

Камелин Р.В. Флористический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Ленинград, 1973. [Kamelin R.V. Floristicheskiy analiz yestestvennoy flory Gornoj Sredney Azii [Floristic analysis of the natural flora of Mountainous Central Asia]. Leningrad, 1973.]

Киндякова М.Д., Шамров И.И. Формирование проводящей системы в листьях некоторых деревьев и кустарников // Морфогенез деревьев и кустарников. Горький, 1976. С. 21–31. [Kindyakova M.D., Shamrov I.I. Formirovaniye provodyashchey sistemy Formation of a conductive system in the leaves of some trees and shrubs. *Morfogenez derevov i kustarnikov*. Gorky, 1976. Pp. 21–31. (In Russ.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Использование анатомо-топографической структуры листовых черешков и расположения устьиц для идентификации видов секции *Tacamahaca* рода *Populus* // Растительный мир Азиатской России. 2018а. Т. 32. № 4. С. 30–36. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Using the anatomical and topographical structure of leaf stalks and stomata for identifying species of the *Tacamahaca* section of the genus *Populus*. *Bulletin of Central Siberian Botanical Garden*. 2018. Vol. 32. No. 4. Pp. 30–36. (In Russ.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавилонский журнал генетики и селекции. 2018б. Т. 22. № 4. С. 468–475. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in natural hybridization zone. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018. Vol. 22. No. 4. Pp. 468–475. (In Russ.)]

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 НГАУ. 2018. Т. 46. № 1. С. 16–34. [Klimov A.V., Proshkin B.V., Andreeva Z.V. Hybridization of species of the genus *Populus* L. sections *Aigeiros* Lunell and *Tacamahaca* Mill. *Bulletin of the NSAU*. 2018. Vol. 46. No. 1. Pp. 16–34. (In Russ.)]

Костина М.В., Чиндяева Л.Н., Васильева Н.В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *P. nigra* L. в Новосибирске // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 20–31. [Kostina M.V., Chindyaeva L.N., Vasileva N.V. Hybridization between *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *P. nigra* L. in Novosibirsk. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2016. No. 4. Pp. 20–31. (In Russ.)]

Молганова Н.А., Овеснов С.А. Виды рода тополь (*Populus* L., Salicaceae) в г. Перми // Вестник Пермского университета. 2016. № 1. С. 12–21. [Molganova N.A., Ovesnov S.A. Species of the genus poplar (*Populus* L., Salicaceae) in the city of Perm. *Bulletin of Perm State University*. 2016. No. 1. Pp. 12–21. (In Russ.)]

Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей. СПб., 2002. [Pautov A.A. *Struktura lista v evolyutsii topoley* [Leaf structure in the evolution of poplars]. St. Petersburg, 2002. (In Russ.)]

Прошкин Б.В. Морфологические и анатомические особенности *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang в бассейне реки Томи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2019. [Proshkin B.V. *Morfologicheskiye i anatomicheskiye osobennosti Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang v basseyne reki Tomi [Morphological and anatomical features of *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang in the Tom river basin]. PhD theses. Novosibirsk, 2019.]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // *Turczanowia*. 2017. Т. 20. № 4. С. 206–218. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Spontaneous hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in the city of Novokuznetsk (Kemerovo region). *Turczanowia*. 2017a. Vol. 20. No. 4. Pp. 206–218. (In Russ.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Использование признаков петиолярной анатомии для идентификации гибридов и видов секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* рода *Populus* // *Turczanowia*. 2019. Т. 22. № 3. С. 80–90. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Using petiole anatomy to identify hybrids between and species of *Populus* sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. *Turczanowia*. 2019. Vol. 22. No. 3. Pp. 80–90. (In Russ.)]

Скворцов А.К. Тополы (*Populus* L., Salicaceae) индийских Гималаев // *Новости систематики высших растений*. 2008. Т. 40. С. 52–67. [Skvortsov A.K. Poplars (*Populus* L., Salicaceae) of the Indian Himalayas. *News of the Systematics of Higher Plants*. 2008. Vol. 40. Pp. 52–67. (In Russ.)]

Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюллетень Главного ботанического сада. 2010. № 196. С. 62–73. [Skvortsov A.K. *Sistematicheskiy konspekt roda Populus v Vostochnoy Yevrope, Severnoy i Sredney Azii* [A systematic compendium of the genus *Populus* in Eastern Europe, North and Central Asia]. *Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2010. No. 196. Pp. 62–73. (In Russ.)]

Eckenwalder J.E. *Populus*. *Flora of North America North of Mexico*. 2010. No. 7. Pp. 5–22.

Eckenwalder J.E. Systematics and evolution in *Populus*. *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. R. Stettler, H.Jr. Bradshaw, P. Heilman, T. Hincley (eds.). Ontario, Ottawa, 1996. No. 1. Pp. 7–32.

Fang Z.F., Zhao S.D., Skvortsov A.K. *Flora of China* (English Version). Beijing, 1999. Vol. 4. Pp. 139–274.

Poplars and willows: Trees for society and the environment. J.G. Isebrands, J. Richardson (eds.). Published by CAB International and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2014. Pp. 30–39.

Jha K.K., Kumar Y. Interspecific hybridization in Poplars and initial performance of hybrids in tara of uttarpradesh. *Indian Journal of Forestry*. 2000. Vol. 23. No. 1. Pp. 1–11.

Khurana D.K. Status of Poplar breeding in India with special reference to Work Done at Dr. Y.S. Parmar University of Horticulture and Forestry. *Forestry Bulletin*. 2012. Vol. 12. No. 1. Pp. 33–39.

Naithani H.B., Nautiyal S. Indian poplars with special reference to indigenous species. *Forestry Bulletin*. 2012. Vol. 12. No. 1. Pp. 1–8.

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. № 16.337 p.

Orwa C., Mutua A., Kindt R. et al. Agroforest tree Database: A tree reference and selection guide version 4.0. 2009. URL: <http://www.worldagroforestry.org> (date of access: 06.07.2019)

Wang M., Zhang L., Zhang Z. et al. Phylogenomics of the genus *Populus* reveals extensive interspecific gene flow and balancing selection. *New Phytologist*. 2019. DOI: 10.1111/nph.16215.

Статья поступила в редакцию 10.11.2019, принята к публикации 15.01.2019

The article was received on 10.11.2019, accepted for publication 15.01.2019

Сведения об авторах / About the authors

Прошкин Борис Владимирович – старший научный сотрудник организационно-научного и редакционно-издательского отделения, Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний, г. Новокузнецк, Кемеровская обл.

Boris V. Proshkin – Senior Researcher at the Organizational, Scientific and Publishing Department, KI of the FPS of Russia, Novokuznetsk, Kemerovo region

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2351-9879>

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

Климов Андрей Владимирович – кандидат биологических наук; заместитель директора по научной работе, ООО ИнЭКА-консалтинг, г. Новокузнецк, Кемеровская обл.; научный сотрудник межведомственной лаборатории плантационного лесоводства, Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения РАН – филиал Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН», г. Новосибирск

Andrey V. Klimov – PhD in Biology; deputy director for scientific work, InEca-Consulting LLC, Novokuznetsk, Kemerovo region; Researcher at the Interdepartmental Laboratory for Plantation Forestry, West Siberian Branch of the Sukachev Institute of Forest SB RAS Branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center”, Novosibirsk

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

E-mail: populus0709@mail.ru

Заявленный вклад авторов

Б.В. Прошкин – анализ и интерпретация результатов обработки данных, подготовка текста статьи.

А.В. Климов – общее руководство направлением исследования, обработка данных, участие в подготовке текста статьи.

Contribution of the authors

B.V. Proshkin – development of principles for classifying plant life forms for processing, analysis and interpretation of the results, preparation of the text of the article.

A.V. Klimov – general direction of research, processing, participation in the preparation of the text of the article.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи
All authors have read and approved the final manuscript