

*На правах рукописи*

КЛИМОВ Андрей Владимирович

**ТОПОЛЬНИКИ ПОЙМЫ РЕКИ ТОМИ**  
**(таксономический состав, полиморфизм, естественная гибридизация)**

03.00.05 – «Ботаника»



**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2008

Работа выполнена в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН,  
г. Новосибирск

Научный руководитель – доктор биологических наук, с.н.с.  
Бакулин Виктор Тимофеевич.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, проф.  
Куприянов Андрей Николаевич;  
доктор биологических наук, с.н.с.  
Лацинский Николай Николаевич.

Ведущая организация – Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,  
г. Красноярск.

Защита состоится "14" октября 2008 г. в 13<sup>30</sup> часов на заседании совета по  
защите докторских и кандидатских диссертаций Д 003.058.01 при Центральном  
сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, г. Новосибирск-90,  
ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (383) 3301-986.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Центрального сибирского  
ботанического сада СО РАН.

Автореферат разослан 12 сентября 2008 г.

Ученый секретарь совета  
доктор биологических наук



Ершова Э. А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Сибирские виды тополя, обладая быстрым ростом, легкостью вегетативного размножения, высокой зимостойкостью и экологической пластичностью, являются ценными объектами для зеленого строительства, защитного лесоразведения и рекультивации нарушенных ландшафтов. Последнее особенно актуально для индустриального Кузбасса. Приоритет в этой области применения, безусловно, принадлежит местным видам тополей как наиболее адаптированным к условиям данного региона. К их числу относятся *Populus nigra* L. и *Populus laurifolia* Ledeb. (*Salicaceae*), которые являются основными лесообразователями пойменных лесов р. Томи и ее притоков.

Однако внутривидовая их изменчивость в пойме р. Томи оставалась слабо изученной. Сведений о межвидовой гибридизации данных видов в районах совместного произрастания крайне недостаточно.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы – исследовать внутривидовое разнообразие морфологических признаков *P. nigra* и *P. laurifolia* в пойме р. Томи и определить существует ли естественная гибридизация между этими видами.

Были поставлены следующие задачи:

1. Обследовать естественные насаждения тополей в пойме р. Томи и ее притоков и выделить удаленные друг от друга популяции *P. nigra* и *P. laurifolia*, а также определить границы района распространения смешанных по составу насаждений, где возможен процесс межвидовой гибридизации.

2. Изучить степень варьирования морфологических признаков вегетативных и генеративных органов *P. nigra* и *P. laurifolia*.

3. Исследовать процесс спонтанной гибридизации между *P. nigra* и *P. laurifolia*.

**Защищаемые положения:**

1. В пойме р. Томи выделяются районы отдельного распространения *P. nigra*, *P. laurifolia* и район совместного произрастания этих видов.

2. В районе совместного произрастания *P. nigra* и *P. laurifolia* между ними происходит спонтанная гибридизация. Морфометрические и качественные признаки гибридов могут достоверно отличаться от родительских видов либо уклоняться в сторону одного или другого вида.

**Новизна и практическая значимость.** Впервые изучен полиморфизм *P. nigra* и *P. laurifolia* в пойме р. Томи и некоторых крупных ее притоков (Бельсу, Мрассу, Кондома). Исследован процесс естественной гибридизации между этими видами.

**Апробация работы.** Результаты работ доложены на конференциях: «Конференция молодых ученых и студентов» (Новокузнецк, 1998); «Конференция молодых ученых и студентов» (Новокузнецк, 2004); «Биоразнообразие и пространственная организация растительного мира Сибири, методы изучения и охраны» (Новосибирск, 2005); «Алтай: экология и природопользование» (Бийск, 2005).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 5 работ, в том числе 1 работа в журнале, рекомендованном ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, пяти глав и выводов. Она содержит 146 страниц машинописного текста, иллюстрирована 33 таблицами и 30 рисунками. Библиографический список литературы включает 161 наименование, в том числе 37 иностранных источников.

## **ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ПОЙМЫ РЕКИ ТОМИ**

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 верхнего и среднего течения р. Томи характерна пойменная многорукавность. Река ветвится на несколько рукавов, образуя острова, занятые тополевым лесом. Продолжительность весеннего половодья на Томи составляет около 80-90 дней. Окончание ледохода приходится на конец апреля – начало мая. В этот период происходит массовое цветение тополей. Созревание и распространение семян тополей совпадает с окончанием весеннего половодья (30.VI – 5.VII).

## **ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

Объектами исследований служили *P. nigra* и *P. laurifolia*, произрастающие в пойме р. Томи. Изучено фитоценотическое разнообразие и динамика тополевых лесов, при этом использовались методики разных авторов (Сукачев, Зонн, 1961; Полевая геоботаника, 1964; Юркевич и др., 1971; Миркин и др., 2001).

Обследование естественных насаждений позволило определить границы распространения *P. nigra* (нижнее течение р. Кондомы), *P. laurifolia* (пойма р. Томи от устья р. Балыксу до устья р. Бельсу), а также район совместного произрастания этих видов, где возможен процесс межвидовой гибридизации (пойма р. Томи от ущелья «Геологическое» до устья р. Верхняя Терсь и нижнее течение р. Мрассу).

Морфологические признаки, использованные при изучении полиморфизма *P. nigra* и *P. laurifolia*, были отобраны после предварительного анализа многочисленных литературных источников.

Были использованы качественные признаки – форма поверхности удлиненных побегов, типы укороченных побегов кроны, расположение генеративных почек на побеге. Количественные признаки изучались на почках, листьях и плодах.

При изучении морфометрических признаков видов и гибридов использовались методические рекомендации разных отечественных авторов (Ирошников и др., 1973; Мамаев, 1972, 1975; Коропачинский, Милютин, 2006), а также зарубежных исследователей, изучавших изменчивость и естественную гибридизацию видов рода *Populus* L. (Ronald и др., 1973; Eckenwalder, 1984 a,b,c; Krstinic и др., 1997; Gom and Rood, 1999). Описание морфологии листьев проводилось по Ал. А. Федорову и др. (1956). Оценку достоверности различий средних арифметических количественных признаков определяли критерием Стьюдента ( $t$ ).

Материал для исследований листьев был собран в 15 популяциях: восьми – *P. laurifolia* и семи – *P. nigra*. В каждой популяции с 30 особей отбиралось по 5 листьев с укороченных побегов, расположенных на южной стороне кроны. Сбор гербарного материала проводился только в зрелых насаждениях (40-50 лет). Было исследовано 9 морфометрических признаков листьев. Всего привлечено для исследования 2250 листьев, в том числе 1200 листьев для *P. laurifolia* и 1050 – *P. nigra*, на которых было выполнено 20 250 измерений. Для изучения полиморфизма плодов использовано шесть модельных деревьев *P. laurifolia* и три – *P. nigra*, с которых собрано по 30 плодущих сережек. Измерению подвергнуты: завязываемость плодов (коробочек), количество плодов на сережку, длина створок, ширина створок, количество семязачатков на плодолистик и плод. Всего промерено 6319 плодов.

Полученные данные о пределах изменчивости исследованных признаков *P. nigra* и *P. laurifolia* послужили основой для идентификации естественных гибридов, встречающихся в смешанных насаждениях этих видов.

Для сравнения спонтанных гибридов с исходными видами было использовано в качестве модельных деревьев 10 гибридов. На них проведены измерения тех же качественных и количественных признаков, что и на родительских видах, но с каждого гибридного дерева собиралось по 50 листьев. С особой женского пола взято по 30 плодущих сережек (всего 1200 плодов).

Многие авторы отмечают, что в большинстве случаев пыльца межвидовых гибридов различных таксономических групп растений в той или иной степени

стерильна (Peto, 1938; Архангельский, 1962; Мюнтцинг, 1967; Милютин, 1970; и др.). В связи с этим была исследована фертильность и жизнеспособность пыльцы *P. laurifolia* и *P. nigra* и их гибридов. Материал для исследования пыльцы был собран с 14 особей: 6 – *P. nigra*, 5 – *P. laurifolia*, и 3 гибридов. Фертильность пыльцы определяли путем окрашивания ее ацетокармином и раствором йода по Граму, жизнеспособность по методу В.С. Шардакова (1940) путем выявления фермента пероксидазы. Все исследования пыльцы проводили только на свежесобранном материале с использованием рекомендаций А. Мюнтцинга (A. Müntzing, 1936 a,b). С каждого дерева исследовалось не менее 1900 пыльцевых зерен.

Графическое представление и статистическую обработку всех полученных данных проводили с помощью программ Excel и SPSS 13.0. Оценку уровней изменчивости признаков осуществляли по эмпирической шкале С.А. Мамаева (1972).

### **ГЛАВА 3. ДИНАМИКА ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗНООБРАЗИЕ ТОПОЛЬНИКОВ ПОЙМЫ РЕКИ ТОМИ**

Топольники в обследованном районе занимают пойменную и первую надпойменную террасы. В верхнем течении р. Томи они не образуют крупных массивов, а представлены небольшими насаждениями и отдельными группами деревьев. Причем до устья р. Бельсу древостой образует только *P. laurifolia*, ниже по течению распространены смешанные леса, состоящие из *P. nigra* и *P. laurifolia*. В среднем течении формируются более крупные насаждения с преобладанием *P. nigra*, а *P. laurifolia* встречается редко. Почти всегда в древостое имеется небольшая примесь ив – *Salix rorida* Laksch. – в верхнем и *S. alba* L. – в среднем течении реки. Топольники поймы р. Томи часто представляют собой сложные образования, состоящие из смеси особей семенного и клонового происхождения.

При классификации топольников долины р. Томи в ее основу были положены принципы, разработанные В.Н. Сукачевым (1951, 1961) с учетом предложений И.Д. Юркевича и др. (1971). Всего в зрелых и перестойных насаждениях выделено 4 наиболее распространенных ассоциации: осокорник кустарниково-разнотравный, осокорник злаково-разнотравный, осокорник страусниково-высокотравный, лавролистный топольник страусниково-высокотравный (Климов, 2007).

При изучении динамики топольников были учтены следующие факторы:

возраст насаждения, местоположение в пойме, продолжительность затопления в период половодья. В результате было выделено четыре этапа развития исследованных лесов: беспокровные топольники (от 1 до 15 лет), жердняки (20-35 лет), зрелые (40-80 лет) и перестойные (90 лет и более). Распад насаждений *P. nigra* и *P. laurifolia* протекает различно. Осокорники – недолговечная формация, существующая в течение жизни одного поколения. По мере распада они сменяются луговой растительностью, редко березовыми или березово-осиновыми лесами. Леса из тополя лавролистного распадаются на отдельные разновозрастные группы, разделенные лесной или луговой растительностью (Климов, 2006).

#### **ГЛАВА 4. ПОЛИМОРФИЗМ *POPULUS NIGRA* L. И *P. LAURIFOLIA* LEDEB. В ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ПОЙМЫ РЕКИ ТОМИ**

В пойме р. Томи главными лесообразователями являются *P. nigra* и *P. laurifolia*.

##### **Изменчивость качественных признаков**

**Форма поверхности удлиненных побегов.** Важнейшим систематическим признаком *P. laurifolia* является ребристость молодых удлиненных побегов от пробковых выростов, нисходящих по три от каждого листового рубца. Ребристость выражена по всей длине и хорошо просматривается даже на 2-4-летних побегах. Удлиненные побеги *P. nigra* по всей длине цилиндрические.

**Типы укороченных побегов кроны** четко различаются у изученных видов – у *P. nigra*, в отличие от *P. laurifolia*, отсутствуют дискобласты.

**Расположение на побеге генеративных почек.** Почки *P. laurifolia* расположены очередно на лептобластах и по 1-2 – на верхушке дискобластов. Генеративные почки *P. nigra* всегда располагаются очередно на лептобластах.

##### **Изменчивость количественных признаков**

###### ***Морфометрические признаки почек***

Терминальные вегетативные почки изученных видов отличаются друг от друга в первую очередь по величине и в меньшей степени по количеству наружных почечных чешуй. Так, у *P. laurifolia* длина почки – 12-18 мм, ширина – 5-7 мм, количество почечных чешуй – 6-7. Почки *P. nigra* мельче – длиной 9-14 мм, шириной 3-5, почечных чешуй 7. Более четко виды различаются по морфологическим признакам генеративных почек. У *P. laurifolia* генеративные почки всегда

несут две наружные почечные чешуи, а у *P. nigra* – три. Этот признак можно считать одним из важнейших для идентификации указанных видов.

### **Морфометрические признаки листа (табл. 1)**

**Длина листовой пластинки (L).** По данному признаку виды различаются достоверно. Средний показатель для *P. laurifolia* составляет 104 мм, у *P. nigra* – 72 мм. Диапазоны изменчивости признака сильно перекрываются, и для идентификации видов его следует использовать в комплексе с другими.

**Максимальная ширина листовой пластинки (D)** в значительной степени скоррелирована с ее длиной у обоих изученных видов. По данному признаку виды различаются достоверно. Средний показатель ширины листовой пластинки *P. laurifolia* – 57 мм, *P. nigra* – 55 мм. Признак полезен для идентификации видов в комплексе с другими.

**Отношение максимальной ширины листовой пластинки к ее длине (D/L).** По данному признаку виды различаются достоверно. Ширина листовой пластинки у *P. laurifolia* никогда не превышает ее длины. Средний показатель D/L для этого вида составляет 0,50, минимальный – 0,26, максимальный – 0,60. У *P. nigra* средний показатель равен 0,73, минимальный – 0,60, максимальный – 1,10. Диапазоны изменчивости признака у видов практически не совпадают. Это свидетельствует о том, что данный признак очень полезен для идентификации видов.

**Длина черешка (P).** Черешок листа у изученных видов всегда короче листовой пластинки. Виды достоверно различаются по данному признаку. У обоих видов длина черешка в некоторой степени скоррелирована с показателями длины и максимальной ширины листовой пластинки. Средний показатель длины черешка у *P. laurifolia* – 38 мм, у *P. nigra* – 41 мм. В силу высокой изменчивости этот признак можно применять только в комплексе с другими.

**Отношение длины черешка к длине листовой пластинки (P/L).** *P. nigra* и *P. laurifolia* достоверно различаются по данному признаку, поэтому его можно использовать для идентификации видов в комплексе с другими признаками.

**Расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием (A).** Различия между видами по данному признаку достоверны. Средний показатель по A для *P. laurifolia* составляет 38 мм, а для *P. nigra* – 22 мм. Признак можно рассматривать как полезный в комплексе с другими.

**Отношение расстояния от основания листовой пластинки до самой широкой ее части к длине листовой пластинки (A/L).** Различия по данному признаку между видами достоверны. Средний показатель для *P. laurifolia* равен 0,37, а для *P. nigra* – 0,28. Предельные показатели у обоих видов в значительной степени перекрываются. Следовательно, данный признак пригоден для идентификации видов только в комплексе с другими.

Показатели метрических признаков листьев *P. nigra* и *P. laurifolia* в пойме р. Томи

Признаки*	<i>P. nigra</i>		<i>P. laurifolia</i>		Оценка достоверности различий средних арифметических критерием Стьюдента (t)**
	$\bar{x} \pm m$ min – max $\sigma$	CV (%)	$\bar{x} \pm m$ min – max $\sigma$	CV (%)	
<b>L</b>	$72 \pm 0,36$ 40 – 103 11,9	16,6	$104 \pm 0,69$ 45 – 170 24	23,1	+
<b>D</b>	$55 \pm 0,26$ 32 – 83 8,5	15,2	$57 \pm 0,46$ 20 – 102 16,1	28,2	+
<b>D/L</b>	$0,73 \pm 0,004$ 0,60 – 1,10 0,15	20,5	$0,5 \pm 0,004$ 0,26 – 0,60 0,14	28,0	+
<b>P</b>	$41 \pm 0,30$ 16 – 71 9,8	24,0	$38 \pm 0,44$ 12 – 101 15,4	40,5	+
<b>P/L</b>	$0,57 \pm 0,003$ 0,30 – 0,99 0,12	21,0	$0,36 \pm 0,003$ 0,14 – 0,75 0,1	27,7	+
<b>A</b>	$22 \pm 0,12$ 10 – 65 4,1	18,4	$38 \pm 0,28$ 18 – 80 9,9	26,0	+
<b>A/L</b>	$0,28 \pm 0,002$ 0,20 – 0,76 0,09	31,3	$0,37 \pm 0,002$ 0,22 – 0,68 0,06	16,2	+
<b>H</b>	$40 \pm 0,29$ 15 – 68 9,43	23,6	$40 \pm 0,22$ 18 – 60 7,8	19,5	-
<b>K</b>	$23 \pm 0,14$ 9 – 36 4,7	20,4	$93 \pm 1,06$ 30 – 190 36,9	39,7	+

\* **L** – длина листовой пластинки; **D** – максимальная ширина листовой пластинки; **P** – длина черешка; **A** – расстояние от основания листовой пластинки до максимальной ширины; **H** – угол между главной жилкой и нижней базальной; **K** – количество зубчиков на правой стороне пластинки.

\*\* «+» – различия достоверны, «-» – различия недостоверны.

**Угол между главной жилкой и нижней базальной (H).** По данному признаку виды достоверно не различаются.

**Количество зубчиков на правой стороне пластинки (K).** *P. nigra* и *P. laurifolia* достоверно различаются по данному признаку. У *P. laurifolia* наблюдается многообразие вариантов зубчатости края листовой пластинки. Наряду с типичным железисто-пильчатыми и железисто-мелкопильчатым краем встречаются особи с железисто-крупнопильчатым краем. Обычно в пределах популяции преобладает один тип зубчатости. Средний показатель количества

зубчиков у *P. nigra* составляет 23 шт. Зубчатость края листовой пластинки у этого вида обычно неравномерная, что во многом обусловлено генетическими различиями между особями. У разных особей зубцы могут занимать от 40 до 80 % периметра листовой пластинки.

Проведенный кластерный анализ показал, что все изученные популяции четко разделились на две группы по видовой принадлежности (рис. 1).

Внутри группы *P. laurifolia* существует два кластера: в первом обособились популяции, в которых преобладает железисто-пильчатый тип края листовой пластинки и средний показатель по этому признаку превышает 100 зубчиков. Во втором кластере – популяции с преобладанием железисто-крупнопильчатого типа края листовой пластики.

В группе *P. nigra* просматривается только один кластер, объединяющий популяции с наиболее сходным средним показателем по длине черешка.

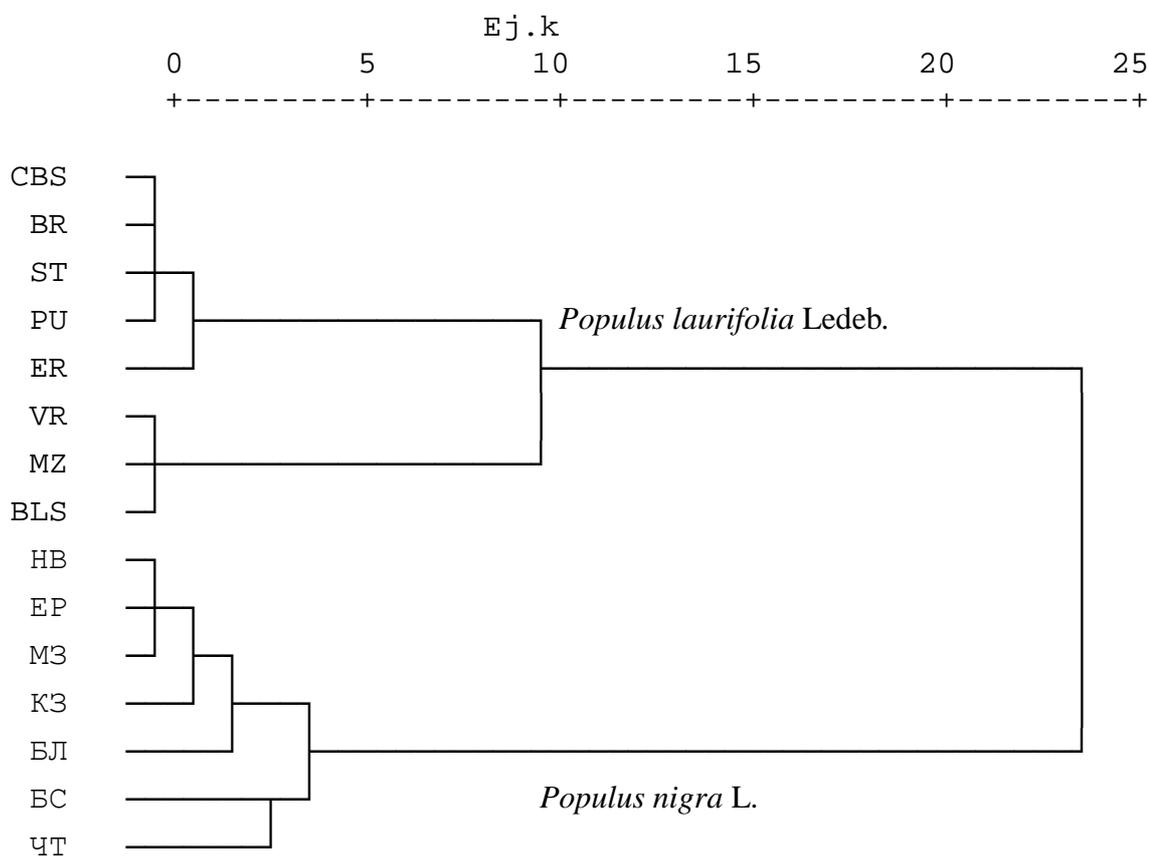


Рис. 1. Дендрограмма различий популяций *P. laurifolia* и *P. nigra* по морфометрическим признакам листьев

### ***Морфометрические признаки плодов***

**Число створок плодов** – важный систематический признак, отличающий евроазиатские виды черных от бальзамических тополей. Для видов секции *Aigeiros* характерна двухстворчатая коробочка, а секции *Tacamahaca* – трех-

или четырехстворчатая (Комаров, 1936; Меницкий, 1989). Согласно литературным данным у *P. laurifolia* плод трехстворчатая (иногда двухстворчатая) коробочка. Однако, как показали исследования, проведенные в пойме р. Томи и ряде ее притоков, наряду с двух- и трехстворчатыми коробочками, у *P. laurifolia* иногда встречаются и четырехстворчатые. Обычно на сережке основную долю составляют трехстворчатые плоды, занимающие большую часть ее длины. Двухстворчатые коробочки расположены преимущественно в ее основании, а четырехстворчатые – в верхней части. У *P. nigra* также изучены особенности плодов, но везде они оказались представлены двухстворчатыми коробочками.

**Длина створки плода.** Диапазоны изменчивости этого признака на общих для видов двухстворчатых коробочках практически не перекрываются, и они достоверно различаются. Поэтому данный признак можно считать полезным для идентификации видов. Немного больше варьирует длина створки трехстворчатых коробочек *P. laurifolia* – 6-10 мм, на четырехстворчатых максимальный показатель не превышает 9 мм.

**Ширина створки плодов.** По данному признаку виды достоверно не различаются (табл. 2).

Таблица 2

Оценка достоверности различий средних признаков двухстворчатых плодов видов тополя критерием Стьюдента (*t*)

Признаки	<i>Populus nigra</i> L.		<i>Populus laurifolia</i> Ledeb.		Достоверность различий*
	$\bar{x} \pm m$ min – max $\sigma$	CV (%)	$\bar{x} \pm m$ min – max $\sigma$	CV (%)	
Длина створки	$6 \pm 0,05$ 5 – 7 0,68	11,3	$8,6 \pm 0,05$ 7 – 10 0,73	8,5	+
Ширина створки	$5 \pm 0,03$ 4 – 6 0,48	9,6	$6 \pm 0,03$ 4 – 7 0,44	7,3	-
Среднее кол-во семязачтков на плодолистик	$8 \pm 0,16$ 3 – 12 1,58	19,7	$20 \pm 0,17$ 14 – 26 2,38	11,6	+
Среднее кол-во семязачтков на плод	$16 \pm 0,38$ 8 – 24 1,6	10,0	$41 \pm 0,38$ 26 – 50 3,65	9,0	+

\*«+» – различия достоверны, «-» – различия недостоверны.

**Количество семязачтков на плодолистик.** Средние показатели у видов на двухстворчатых коробочках достоверно различаются (табл. 2). Диапазоны изменчивости не перекрываются. Признак является одним из важнейших для идентификации видов.

**Количество семязачатков на плод.** Диапазоны изменчивости данного признака на двухстворчатых плодах видов не перекрываются, и они достоверно различаются. Это свидетельствует о его пригодности для идентификации видов в качестве одного из важнейших.

В заключение отметим, что наиболее ценными признаками при диагностике *P. nigra* и *P. laurifolia* оказались:

- форма поверхности удлиненных побегов;
- типы укороченных побегов кроны;
- расположение генеративных почек;
- количество наружных почечных чешуй генеративных почек;
- отношение максимальной ширины листовой пластинки к ее длине;
- длина створки плода;
- количество семязачатков на плодолистик и плод.

## **ГЛАВА 5. ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ *P. NIGRA* L. И *P. LAURIFOLIA* LEDEB. В ПОЙМЕ РЕКИ ТОМИ**

Приводится обзор работ, посвященных спонтанной межвидовой гибридизации в природе.

Исследования показали, что в пойме р. Томи гибриды не образуют отдельных популяций. Они встречаются в виде единичных деревьев или небольших клонов в составе смешанных насаждений родительских видов, количество особей последних всегда абсолютно превосходит число гибридов. Для сравнения спонтанных гибридов с исходными видами было использовано в качестве модельных деревьев 10 гибридов. На них проведены измерения тех же качественных и количественных признаков, что и на родительских видах.

### **Качественные признаки гибридов**

**Форма поверхности удлиненных побегов.** Ребристость удлиненных побегов у гибридов выражена на 1/2 или 1/3 их длины. Пробковые выросты так же, как у *P. laurifolia*, нисходят по три от каждого листового рубца. Однако у гибридов в нижней части побега ребристость постепенно исчезает, и он приобретает цилиндрическую форму. На 2-4-летних побегах ребристость не просматривается.

**Типы укороченных побегов кроны.** Гибридные формы по дифференциации побегов кроны обычно близки к *P. laurifolia*, у них хорошо выражены как лептобласты, так и дискобласты.

**Расположение на побеге генеративных почек.** По данному признаку все изученные гибридные формы уклоняются в сторону *P. laurifolia*. Почки расположены очередно на лептобластах и по 1-2 на верхушке дискобластов.

### **Количественные признаки гибридов**

#### ***Морфометрические признаки почек***

Вегетативные терминальные почки гибридов по величине имеют промежуточные показатели по сравнению с родительскими видами.

Важнейшим признаком для идентификации гибридов следует считать количество наружных почечных чешуй у генеративных почек. У всех исследованных гибридов на побегах наблюдается сочетание почек с двумя и тремя чешуями, однако родительские виды четко отличаются по этому признаку – у *P. nigra* почки с тремя чешуями, а у *P. laurifolia* – с двумя.

#### ***Морфометрические признаки листа***

Гибриды, как и родительские виды, отличаются большим морфологическим разнообразием листьев. Даже в пределах одного побега наблюдаются листья, схожие с листьями «чистых» видов, а также и промежуточные формы.

Для выявления наиболее весомых признаков, пригодных для идентификации гибридов по листьям, использован метод главных компонент. Первоначально проведен анализ популяций родительских видов. Полученные данные показали, что на первую компоненту приходится 58 % всей изменчивости, а на вторую – 24 %. Тесная связь первой компоненты прослеживается по следующим признакам: отношение максимальной ширины листовой пластинки к ее длине ( $D/L$ ), расстоянию между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием ( $A$ ). Определенный «вес» имеют признаки  $A/L$ ,  $P/L$ ,  $K$ ,  $L$ , которые могут быть использованы как дополнительные для идентификации изучаемых видов, так как лимиты их изменчивости частично перекрываются. Со второй компонентой связаны максимальная ширина листовой пластинки ( $D$ ) и длина черешка ( $P$ ).

Анализ гибридов методом главных компонент показал тесную связь первой компоненты с такими признаками, как отношение максимальной ширины листовой пластинки к ее длине ( $D/L$ ) и длина черешка ( $P$ ). Со второй компонентой прослеживается связь по расстоянию между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием ( $A$ ).

Оценка разности средних показателей морфометрических признаков листьев видов и модельных гибридов критерием Стьюдента показала, что по большинству признаков гибриды достоверно отличаются от *P. nigra* и *P. laurifolia*, причем сочетания этих различий у каждой модели индивидуальное. У гибридов

средние показатели морфометрических признаков листа не всегда носят промежуточный характер. Так, по максимальной ширине листовой пластинки и по длине черешка средние показатели некоторых гибридов оказались выше, чем у родительских видов.

### ***Морфология плодов***

Изученные виды хорошо различаются по морфологии плодов. Для *P. laurifolia* характерны крупные трехстворчатые, реже двух- и четырехстворчатые коробочки, у *P. nigra* они мельче и всегда двухстворчатые. Виды хорошо идентифицируются и по длине створки коробочки, количеству семязачатков на плодолистик и плод (табл. 1, 2). Ниже приводится характеристика плодов у гибридных форм.

**Число створок плода.** У всех изученных гибридов на сережке преобладают двухстворчатые коробочки. На трехстворчатые приходится 13-22 %, они сосредоточены преимущественно в верхней части сережки. Четырехстворчатые коробочки, встречающиеся у *P. laurifolia*, у гибридов не обнаружены. Гибриды отличаются от видов несколько пониженными показателями завязываемости плодов.

**Длина створки плода.** Средние показатели длины створки гибридов достоверно отличаются от родительских видов на двухстворчатых плодах и от *P. laurifolia* на трехстворчатых.

**Ширина створки плода.** По данному признаку гибриды достоверно не отличаются от родительских видов.

**Количество семязачатков на плодолистик.** Средние показатели числа семязачатков на плодолистик гибридов достоверно отличаются от родительских видов.

**Количество семязачатков на плод.** Средние показатели количества семязачатков на плод у гибридов достоверно отличаются от видов. Следовательно, этот признак можно рассматривать как важный для их диагностики.

### ***Морфометрические признаки пыльцевых зерен, фертильность и жизнеспособность пыльцы***

**Диаметр пыльцевых зерен.** Средний диаметр окрашенных пыльцевых зерен у особей *P. laurifolia* колеблется в разных популяциях от 34,5 до 36,7 мкм, а у *P. nigra* от 27,8 до 32,1 мкм. У гибридов наблюдается высокая изменчивость размеров пыльцевых зерен: наряду с нормально развитыми присутствуют зерна гигантского размера, вместе с ними – мелкие, деформированные и абортивные зерна (рис. 2).

**Фертильность и жизнеспособность пыльцы.** У *P. laurifolia* и *P. nigra* доля окрашенных зерен составляет 91-98 %. Фертильность пыльцы гибридов невысокая, доля абортивных и деформированных зерен достигает 35 %. Жизнеспособность пыльцы *P. laurifolia* и *P. nigra* составила 84-91 %, у гибридов она оказалась значительно ниже – 62-68 %.

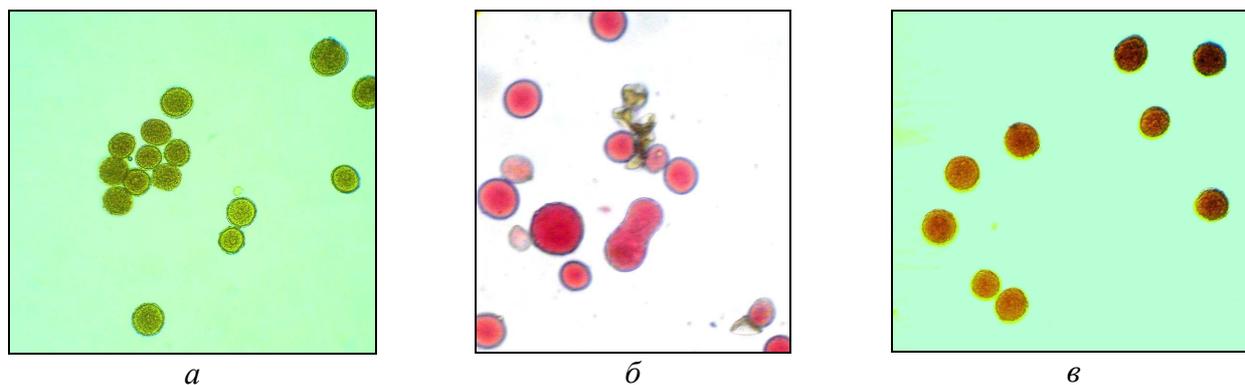


Рис. 2. Пыльцевые зерна: а – *P. laurifolia*, б – гибридов, в – *P. nigra*

### Оценка видов и гибридов методом гибридных индексов

Одним из наиболее распространенных приемов изучения гибридов является метод гибридных индексов, разработанный Э. Андерсоном (Anderson, 1949). Для оценки отдельных особей *P. laurifolia*, *P. nigra* и их гибридов нами были отобраны 8 морфологических признаков, характерных для мужских и женских деревьев. Индекс каждого признака *P. nigra* определили числом 0, а *P. laurifolia* – числами 2 или 4 в зависимости от надежности и степени изменчивости. Гибридные особи характеризовались промежуточными числовыми индексами. Сумма индексов для *P. nigra* теоретически должна равняться 0, *P. laurifolia* – 22, а гибридов – 8.

Была проведена оценка 30 особей каждого вида, произвольно отобранных в изученных популяциях, в результате сумма индексов *P. nigra* колебалась от 0 до 3, *P. laurifolia* от 17 до 22. У гибридов сумма индексов имела промежуточные значения – от 5 до 9 (рис. 3).

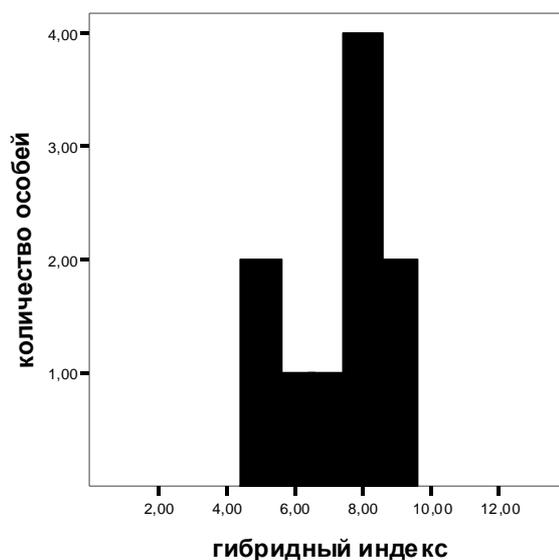


Рис. 3. Результаты оценки гибридных индексов у гибридных особей Н1-Н10

## ВЫВОДЫ

1. В пойме р. Томи выделяются: район распространения *P. nigra*, район распространения *P. laurifolia* и район смешанных насаждений. Первые два района удалены друг от друга на 75-80 км.

2. Морфометрические признаки листьев *P. nigra* и *P. laurifolia* имеют более высокие уровни изменчивости по сравнению с генеративными органами – плодами. Ряд количественных признаков листьев *P. nigra* и *P. laurifolia* в значительной степени скоррелированы друг с другом, в частности длина и ширина листовой пластинки, а также длина листовой пластинки с длиной черешка.

3. В пойме р. Томи, в зоне совместного произрастания *Populus nigra* и *P. laurifolia*, происходит процесс естественной гибридизации. Однако гибриды не образуют отдельных популяций. Они встречаются единично или небольшими клонами в составе смешанных насаждений родительских видов.

4. У гибридов ребристость удлиненных побегов четко выражена только в верхней части и исчезает к их основанию. Однако по дифференциации побегов кроны и расположению генеративных почек на побеге гибриды близки к тополю лавролиственному.

5. Гибриды отличаются большим морфологическим разнообразием листьев. Причем средние показатели отдельно взятых признаков могут достоверно отличаться от родительских видов, носить промежуточный характер либо уклоняться в сторону одного или другого вида.

6. Изученные виды хорошо различаются по морфологии плодов. Для тополя лавролиственного характерны трехстворчатые, реже двух- и четырехстворчатые коробочки, у осокоря они всегда двухстворчатые. У всех изученных гибридов на сережке присутствовали как двухстворчатые (преимущественно) так и трехстворчатые коробочки (13-22 %). Гибриды достоверно отличаются от видов по длине створки плодов, количеству семязачатков на плодолистик и плод. Они также характеризуются пониженными показателями завязываемости плодов.

7. Гибриды мужского пола отличаются от видов высокими уровнями изменчивости размеров пыльцевых зерен: наряду с нормально развитыми присутствуют зерна гигантского размера, а также мелкие, деформированные и абортивные зерна. Фертильность и жизнеспособность пыльцы гибридов значительно ниже, чем у родительских видов.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Климов А.В. К характеристике осокорников поймы р. Томи окрестностей города Новокузнецка // Проблемы охраны растительного мира Сибири / Тез. докл. междунар. совещ. (Новосибирск, 21-24 августа 2001 г.). Новосибирск, 2001. С. 52.
2. Климов А.В. Роль антропогенного воздействия в динамике тополевых насаждений города Новокузнецка // Проблемы охраны растительного мира Сибири / Тез. докл. междунар. совещ. (Новосибирск, 21-24 августа 2001 г.). Новосибирск, 2001. С. 53.
3. Климов А.В. Конспект флоры высших сосудистых растений топольников верхнего и среднего течения реки Томи // Флора и растительность антропогенно нарушенных территорий / Сб. научных трудов Кемеровского отделения РБО. Кемерово, 2006. Вып. 2. С. 19-30.
4. Климов А.В. Динамика топольников верхнего и среднего течения р. Томи // Алтай: экология и природопользование / Тр. V Российско-монгольской научной конференции молодых ученых и студентов. Бийск: БПГУ им. В.М. Шукшина, 2006. С. 127-132.
5. Климов А.В. Разнообразие пойменных топольников верхнего и среднего течения реки Томи // Проблемы региональной экологии, 2007. № 4. С. 110-112. (Реценз.)



