

# Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации

А.В. Климов<sup>1</sup>, Б.В. Прошкин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета, Новокузнецк, Россия

<sup>2</sup> Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

Широкое распространение гибридизации в роде *Populus*, в том числе спонтанной, вызванной использованием культиваров, требует изучения изменчивости и наследования морфологических признаков гибридами для первичного отслеживания этих процессов. Анализ эндогенной, внутри- и межпопуляционной изменчивости выполнен на 533 особях в семи популяциях *P. nigra*, семи – *P. laurifolia* и четырех – *P. × jrtyschensis* бассейна реки Томи. На каждой особи на 15 листьях с укороченных побегов в средней части кроны исследовались: форма листовой пластинки, форма ее верхушки, основания и морфотип побегов. Предложен вариант использования биометрических показателей для геометрической оценки формы листовой пластинки видов тополя. Проведенный анализ показывает, что из исследованных признаков критерию фена не соответствует только форма пластинки, поскольку обычно представлена несколькими типами в кроне одного дерева. У всех изученных видов уровень их внутривидовой изменчивости значительно выше межвидовой. По нарастанию внутривидовой изменчивости по качественным признакам таксоны располагаются в следующем порядке *P. nigra* < *P. laurifolia* < *P. × jrtyschensis*. Доля межвидовой изменчивости отличается у исследованных видов: *P. laurifolia* – 21.5 %, *P. nigra* – 13.8 %, *P. × jrtyschensis* – 8.0 %. Популяции *P. laurifolia* отличаются наибольшей межвидовой дифференцировкой, что, вероятно, связано с дизъюнктивным распространением вида в силу узкой специализации к условиям горных рек. Меньшая дифференциация у *P. nigra* обусловлена тем, что этот вид доминирует в топольниках бассейна р. Томи, его популяции не фрагментированы и связаны между собой обширным потоком генов. У *P. nigra* наблюдается увеличение разнообразия качественных признаков и фенотипов в популяциях, приуроченных к очагам гибридизации. Фактором, определяющим межвидовую дифференцировку у *P. × jrtyschensis*, является действие отбора, приводящего к преобладанию в популяциях гибридов F<sub>1</sub>, что ведет к резкому снижению межвидовой изменчивости.

Ключевые слова: *Populus*; гибриды; качественные признаки; морфологические маркеры; морфометрия; фенотипическое разнообразие.

## КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(4):468-475. DOI 10.18699/VJ18.384

## HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Klimov A.V., Proshkin B.V. Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in the hybridization zone. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(4):468-475. DOI 10.18699/VJ18.384

УДК 633.878.32:575.222.7

Поступила в редакцию 27.10.2017

Принята к публикации 27.03.2018

© АВТОРЫ, 2018

## Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in the hybridization zone

A.V. Klimov<sup>1</sup>, B.V. Proshkin<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Novokuznetsk Branch of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russia

<sup>2</sup> Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

A wide spread of hybridization in the genus *Populus*, including spontaneous, caused by the use of cultivars requires studying the variability and inheritance of morphological features by hybrids for the primary tracking of these processes. An analysis of endogenous, intra- and interpopulation variability was performed on 533 individuals in seven *P. nigra*, seven *P. laurifolia* and four *P. × jrtyschensis* populations of the Tom river basin. On each specimen on 15 leaves from short shoots in the middle part of the crown, the shape of the leaf blade, the shape of its apex, the base and the morphotype of the shoots were examined. The use of biometric indicators for geometric evaluation of the shape of a leaf blade of poplar species was proposed. The analysis shows that only the shape of the plate does not correspond to the criterion of a hair dryer, since it is usually represented by several types in the crown of one tree. In all species studied, the level of their intrapopulation diversity is much higher than the interpopulation diversity. Based on increase in intrapopulation variability by qualitative characteristics, the taxa are arranged in the following order: *P. nigra* < *P. laurifolia* < *P. × jrtyschensis*. The share of interpopulation diversity differs among the species studied as follows: 21.5 % in *P. laurifolia*, 13.8 % in *P. nigra*, and 8.0 % in *P. × jrtyschensis*. Populations of *P. laurifolia* are noted for the greatest interpopulation differentiation, which is probably due to a disjunctive distribution of the species due to narrow specialization to the conditions of mountain rivers. A lower differentiation in *P. nigra* is probably because this species dominates in the poplar tree forests of the Tom river basin, its populations are not fragmented and are linked by extensive gene flow. In *P. nigra*, an increase in the diversity of qualitative characteristics and phenotypes is observed in populations confined to foci of hybridization. The factor determining interpopulation differentiation in *P. × jrtyschensis* is the selection action leading to the predominance of F<sub>1</sub> hybrids in populations, which leads to a sharp decrease in interpopulation variability.

Key words: *Populus*; hybrids; qualitative features; morphological markers; morphometry; phenotypic diversity.

**Ш**ирокое распространение гибридизации в роде *Populus* увеличивает морфологическое разнообразие и нередко затрудняет идентификацию таксонов. Последнее особенно актуально, поскольку использование адвентивных видов и культиваров в озеленении привело к массовому распространению спонтанной гибридизации (Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Talbot et al., 2012; Vanden-Broeck et al., 2012; Roe et al., 2014; Hu et al., 2017). Опасность генетического загрязнения природных популяций аборигенных видов через неконтролируемое скрещивание и возможную последующую интрогрессию требует тщательного изучения изменчивости и наследования морфологических признаков при гибридизации у тополя. Лучшим методом идентификации гибридов является использование молекулярных маркеров, однако первичное отслеживание этих процессов в популяциях должно базироваться на данных фенетики, что позволит наметить дальнейшие пути их изучения.

В Сибири в зоне совместного произрастания *P. laurifolia* Ledeb. (секция *Tacamahaca* Mill.) и *P. nigra* L. (секция *Aigeiros* Lunell) происходит их естественная гибридизация с образованием гибридного таксона *P. ×jrtyschensis* Ch. Y. Yang. В ряде более ранних работ нами были изучены количественные и отдельные качественные признаки данных видов, а также асимметрия гибридизации в бассейне р. Томи (Климов, Прошкин, 2016, 2017; Прошкин, Климов, 2017а).

Цель настоящего исследования – выполнить анализ разнообразия качественных признаков по критериям «фена» у *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. ×jrtyschensis* в зоне естественной гибридизации.

## Материалы и методы

Анализ изменчивости морфологических признаков выполнен в популяциях верхнего и среднего течения р. Томи (табл. 1). Томь – правый приток р. Оби (устье: высота 68 м, координаты: 56°50'00" N, 84°29'20" E). Берет начало на юге Кузнецкого Алатау в районе его сочленения с Абаканским хребтом (исток: высота 903 м, 53°39'05" N, 89°45'50" E). Бассейн реки располагается на границе Западно-Сибирской низменности и Алтае-Саянской горной страны. Долина верхнего течения р. Томи узкая (ширина не более 1 км), глубоко врезанная, с V-образным профилем. Склоны высокие, крутые. Средняя высота водосбора около 900 м. Амплитуды высот превышают 600 м. В окрестностях г. Междуреченска, при слиянии с р. Усой долина Томи расширяется до 3–4 км. В среднем течении, ниже г. Новокузнецка, Томь – типичная равнинная река, хотя отличается повышенными уклонами и скоростями течения. С западного склона Кузнецкого Алатау в нее впадают такие многоводные притоки, как реки Бельсу (длина 83 км), Уса (179 км), Верхняя, Средняя и Нижняя Терсь (95, 114 и 110 км соответственно), Тайдон (110 км) и др. Все они имеют горный характер, узкие долины, порожистые русла и быстрое течение (Жуков, 2012).

Распространенный в бассейне р. Томи тополь черный, или осокорь (*P. nigra*), приурочен преимущественно к равнинным и, в меньшей степени, к низкогорным районам, тогда как тополь лавролистной (*P. laurifolia*) тяготеет к горным участкам. В зоне совместного произрастания на-

блюдается их естественная гибридизация с образованием тополя иртышского – *P. ×jrtyschensis*. Гибридизация не носит массового характера и охватывает только отдельные участки, которые можно рассматривать как ее очаги. Изученные в бассейне Томи популяции тополя иртышского имеют как природное, так и антропогенное происхождение (Климов, Прошкин, 2017).

В качестве морфологических маркеров изучения внутривидовой структуры выбраны признаки, важные при идентификации рассматриваемых видов. Для каждой особи определили морфотип побегов и на 15 листьях, отобранных со средней части укороченных побегов, исследовали форму листовой пластинки, ее основание и верхушку. Листья отбирали со средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев (Прошкин, Климов, 2017б).

На каждом листе обследованы следующие признаки (мм): L – длина листовой пластинки; D – максимальная ширина пластинки; P – длина черешка; A – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием. Измерения основных морфометрических признаков проводили с помощью программы Axio Vision 4.8.2. В разных работах терминология, используемая для характеристики листа, нередко сильно различается, поэтому для описания и определения форм листовой пластинки руководствовались шаблонами Ал.А. Федорова и др. (1956) и полученными биометрическими показателями.

Анализ гербарных образцов и ряда литературных источников (Большаков, 1992; Коропачинский, Встовская, 2012) показал, что листья изученных видов тополя часто характеризуются как яйцевидно-треугольные. Поскольку подобная форма отсутствует в вышеуказанных шаблонах, то за точку ее выделения принята R1/2. Здесь следует пояснить, что привычная слуху биолога яйцевидная форма в начертательной геометрии рассматривается как фигура «овоид» – замкнутая коробовая кривая, имеющая одну ось симметрии и состоящая из двух опорных окружностей разного диаметра (Талалай, 2011). При этом R1 – радиус большей окружности. Точку R1/2 легко определить на листовой пластинке из отношения A/L (Правдин, 1964). Однако в практике изучения морфологии мы имеем дело не со строгими геометрическими фигурами, а с живыми переменными объектами, поэтому, опираясь на шаблоны Ал.А. Федорова и др. (1956), мы использовали для анализа формы листьев следующие диапазоны: <0.25 – треугольная; 0.25–0.35 – яйцевидно-треугольная; 0.35–0.45 – яйцевидная; 0.45–0.65 – эллиптическая; >0.65 – обратнойяйцевидная.

Морфотипы побегов определяли путем изучения степени опушения побегов и листьев (табл. 2). Степень развития трихом исследовали с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10. Принадлежность особей к определенному фенотипу устанавливали по сочетанию морфологических качественных признаков.

Для проверки различий между видами и их гибридами по качественным признакам использовали однофакторный дисперсионный анализ ANOVA, приняв за критичный уровень значимости  $p < 0.001$ , и метод главных компонент. Оценку внутривидовой и межвидовой изменчивости осуществляли, используя обобщенные

**Таблица 1.** Исследованные популяции тополя

Название популяции	Геогр. координаты	Кол-во деревьев/листьев		
		<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. × jrtyshensis</i>
Верхнее течение р. Томи				
Бельсу	53°41'35" N, 88°22'44" E	–	30/450	–
Студеный Плес	53°39'49" N, 88°20'01" E	–	30/450	–
Вороний	53°66'10" N, 88°29'52" E	–	30/450	–
Чистенький	53°66'19" N, 88°28'56" E	30/450	–	–
Майзас	53°37'24" N, 88°12'48" E	30/450	30/450	39/585
Кийзак	53°72'27" N, 87°94'58" E	30/450	–	–
Швейник	53°48'34" N, 87°28'42" E	30/450	–	–
Карлык	53°49'21" N, 87°28'03" E	–	–	41/615
Среднее течение р. Томи				
Новокузнецк	53°49'04" N, 87°07'23" E	30/450	–	23/345
Казанково	53°99'08" N, 87°29'44" E	30/450	–	–
Славино	54°02'05" N, 87°22'55" E	30/450	–	–
Ерунаково	54°09'32" N, 87°47'45" E	–	30/450	–
Верхняя Терсь	54°13'00" N, 87°39'48" E	–	30/450	10/150
Средняя Маганакова	54°19'33" N, 87°58'57" E	–	30/450	–
Итого		210/3150	210/3150	113/1695

**Таблица 2.** Общая характеристика морфотипов побегов

Морфотип	Описание
<i>P. nigra</i>	
1Pn	Порослевые побеги по всей длине цилиндрические, укороченные побеги – лептобласты. Побеги и листья голые
2Pn	Так же, черешок листа у основания листовой пластинки опушен длинными отстоящими волосками
<i>P. laurifolia</i>	
1PI	Порослевые побеги по всей длине ребристые, укороченные побеги – лептобласты и дискобласты. Побеги голые, черешок опушен редкими короткими волосками, листовая пластинка голая
2PI	Так же, побеги и листья редко опушены длинными волосками
3PI	Так же, побеги и листья густо опушены короткими волосками
<i>P. × jrtyshensis</i>	
1P×j	Порослевые побеги по всей длине цилиндрические, укороченные побеги – лептобласты и дискобласты. Побеги и листья голые
2P×j	Порослевые побеги на 1/2–1/3 длины ребристые, ниже цилиндрические, укороченные побеги – лептобласты и дискобласты. Побеги голые или редко опушенные, листья по жилкам редко опушены
3P×j	Порослевые побеги по всей длине ребристые, укороченные побеги – лептобласты и дискобласты. Побеги густо опушены, листья по жилкам густо опушены

показатели, предложенные Л.А. Животовским (1991), В.П. Путенихиным и др. (2004), С.В. Боронниковой и др. (2009). Анализ разнообразия качественных признаков, удовлетворяющих критериям «фена», проводили согласно методическим рекомендациям А.И. Видякина (2004). Статистическую обработку выполняли с помощью программ Excel и SPSS 23.0.

## Результаты

Выполненный однофакторный анализ показал, что исследованные виды достоверно различаются по изучаемым качественным признакам, что подтвердил анализ главных компонент. При этом на первую компоненту приходится 57.6 % всей изменчивости, на вторую – 22.0 %, на третью – 17.0 % и на четвертую – 3.4 %. С первым фактором тесно коррелируют форма верхушки листовой пластинки ( $r = 0.94$ ,  $p << 0.00001$ ) и морфотип побега ( $r = 0.73$ ,  $p << 0.00001$ ), со вторым связана форма листовой пластинки ( $r = 0.85$ ,  $p << 0.00001$ ), с третьим – форма основания ( $r = 0.57$ ,  $p << 0.00001$ ). У изученных таксонов различаются четыре формы листовой пластинки: треугольная, яйцевидно-треугольная, яйцевидная и эллиптическая. На эндогенном уровне можно наблюдать сразу несколько форм, но преобладает одна.

Для *P. nigra* характерны треугольные и яйцевидно-треугольные листья, последние преобладали во всех популяциях (78–96 %). Следует отметить, что у 70 % особей

осоко́ря с морфотипом 2Pn, отличающихся наличием опушения, встречаются пластинки неправильно ромбовидной формы. Они составляют от 7 до 20 % выборки, показатель A/L у них колеблется от 0.35 до 0.47, что соответствует листьям с яйцевидной формой пластинки, не характерной для *P. nigra*. Возникновение морфотипа 2Pn, вероятно, является следствием интрогрессии (Климов, Прошкин, 2017), и наблюдаемая разбалансировка формы листовой пластинки может служить ее морфометрическим маркером.

У *P. laurifolia* также обнаружено три формы листа: яйцевидно-треугольная, яйцевидная и эллиптическая. В большинстве изученных насаждений наиболее распространены яйцевидные листья (50–70 %). *P. ×jrtyschensis* характеризуется наличием всех форм, отмеченных у родительских видов. В популяциях гибридов преобладают яйцевидно-треугольные листья (55–82 %), треугольные и эллиптические отличаются крайне низкой частотой встречаемости.

Самые низкие уровни изменчивости формы листовой пластинки на индивидуальном уровне наблюдаются у *P. nigra*, а наиболее высокие – у *P. laurifolia*. Популяции *P. ×jrtyschensis* характеризуются промежуточными значениями (табл. 3 и 4).

На укороченных побегах в средней части кроны у всех листьев одного дерева всегда выражена только одна форма верхушки и основания листовой пластинки. Листья

**Таблица 3.** Изменчивость формы листовой пластинки и морфотипов побега в популяциях тополя, оцененная по индексу Животовского ( $\mu \pm s_{\mu}$ )

Популяция	Форма листовой пластинки	Форма основания пластинки	Форма верхушки пластинки	Морфотип побега
<i>P. nigra</i>				
Чистенький	1.347 ± 0.044	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	1.359 ± 0.170
Майзас	1.713 ± 0.033	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	1.988 ± 0.028
Кийзак	1.708 ± 0.033	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	1.597 ± 0.146
Швейник	1.844 ± 0.025	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	1.359 ± 0.170
Новокузнецк	1.776 ± 0.029	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	1.960 ± 0.051
Казанково	1.390 ± 0.043	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	1.359 ± 0.170
Славино	1.617 ± 0.037	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	1.495 ± 0.158
<i>P. laurifolia</i>				
Бельсу	2.374 ± 0.057	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	2.496 ± 0.204
Студеный Плес	2.289 ± 0.060	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	2.483 ± 0.206
Вороний	2.528 ± 0.051	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	2.768 ± 0.146
Майзас	2.772 ± 0.037	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	2.735 ± 0.155
Ерунаково	2.377 ± 0.057	1.000 ± 0.000	1.000 ± 0.000	2.732 ± 0.156
Верхняя Терсь	2.368 ± 0.057	1.960 ± 0.013	1.000 ± 0.000	2.647 ± 0.176
Средняя Маганакова	2.310 ± 0.059	1.798 ± 0.028	1.000 ± 0.000	2.765 ± 0.147
<i>P. ×jrtyschensis</i>				
Майзас	1.990 ± 0.005	1.435 ± 0.037	1.594 ± 0.033	2.579 ± 0.166
Карлык	2.062 ± 0.056	1.890 ± 0.058	1.425 ± 0.036	2.380 ± 0.189
Новокузнецк	2.152 ± 0.074	2.262 ± 0.071	1.990 ± 0.007	2.390 ± 0.251
Верхняя Терсь	1.943 ± 0.117	1.597 ± 0.065	1.597 ± 0.065	2.893 ± 0.175

Примечание.  $\mu$  – показатель внутривидового разнообразия Животовского;  $s_{\mu}$  – ошибка показателя Животовского.

**Таблица 4.** Фенотипическое разнообразие внутри и между популяциями, по индексу Шеннона

Признак	$H_{см}$	$H_n$	$F_n$	$F_{мп}$
<i>P. nigra</i>				
ФЛП	0.544	0.513	0.943	0.056
ФОП	0.000	0.000	0.000	0.000
ФВП	0.000	0.000	0.000	0.000
Мт	0.671	0.535	0.796	0.203
Среднее	0.304	0.262	0.862	0.138
<i>P. laurifolia</i>				
ФЛП	1.223	1.114	0.910	0.090
ФОП	0.836	0.404	0.483	0.517
ФВП	0.000	0.000	0.000	0.000
Мт	1.467	1.253	0.854	0.146
Среднее	0.881	0.692	0.785	0.215
<i>P. × jrtyschensis</i>				
ФЛП	0.962	0.864	0.898	0.102
ФОП	0.549	0.539	0.981	0.019
ФВП	0.821	0.671	0.817	0.183
Мт	1.185	1.170	0.987	0.013
Среднее	0.879	0.811	0.920	0.080

Примечание. ФЛП – форма листовой пластинки; ФОП – форма основания пластинки; ФВП – форма верхушки пластинки; Мт – морфотип побега;  $H_{см}$  – индекс разнообразия для суммарной выборки;  $H_n$  – среднее значение индекса разнообразия выборки для популяций;  $F_n$  – индекс разнообразия выборки внутри популяций;  $F_{мп}$  – индекс межпопуляционного разнообразия.

*P. nigra* во всех изученных популяциях имели исключительно удлиненно-остроконечную верхушку и клиновидное основание.

У *P. laurifolia* форма верхушки всех листьев заостренная. Варьирование формы основания листовой пластинки у данного вида в пределах изученной территории связано с наличием форм, отличных не только по рассматриваемому признаку, но и по окрасу коры (Прошкин, Климов, 2017в). Наиболее распространенная серокожая форма имеет округленно-клиновидное основание листовой пластинки, а приуроченная к популяциям среднего течения белокорая – сердцевидное.

Для *P. × jrtyschensis* характерна удлиненно-остроконечная верхушка и округленно-клиновидное основание, но отмечены также единичные особи с округлым и выемчатым основанием листьев. Наибольшие уровни изменчивости данных признаков наблюдаются в Новокузнецкой популяции (см. табл. 3).

Морфотип побега не варьирует на эндогенном уровне. Для большинства популяций *P. nigra* характерно доминирование морфотипа 1Pn, исключение составляют выборки Майзасская и Новокузнецкая, отобранные в смешанных насаждениях с *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis*. Доли морфотипа 2Pn в них составили 56.7 и 36.7 %.

**Таблица 5.** Внутрипопуляционное разнообразие качественных признаков и фенотипов тополя, по индексу Животовского

Популяция	$\mu_1$	$S_{\mu_1}$	$\mu_2$	$S_{\mu_2}$
<i>P. nigra</i>				
Чистенький	18.721	1.162	1.763	0.211
Майзас	22.230	1.368	2.238	0.303
Кийзак	20.891	1.288	2.588	0.370
Швейник	20.462	1.263	2.039	0.265
Новокузнецк	22.520	1.375	3.471	0.535
Казанково	18.880	1.171	1.763	0.211
Славино	20.201	1.248	1.923	0.243
<i>P. laurifolia</i>				
Бельсу	26.152	3.977	4.490	0.276
Студеный Плес	25.897	3.930	4.862	0.429
Вороний	27.604	4.247	3.383	0.146
Майзас	28.291	4.374	5.326	0.345
Ерунаково	30.415	4.659	5.745	0.220
Верхняя Терсь	30.980	4.764	6.786	0.220
Средняя Маганакова	30.514	4.677	5.683	0.245
<i>P. × jrtyschensis</i>				
Майзас	31.505	1.001	11.614	0.842
Карлык	30.780	1.101	7.447	0.645
Новокузнецк	35.141	1.568	6.563	0.410
Верхняя Терсь	31.618	2.134	4.721	0.131

Примечание.  $\mu_1$  – показатель внутрипопуляционного разнообразия Животовского качественных признаков;  $S_{\mu_1}$  – ошибка  $\mu_1$ ;  $\mu_2$  – показатель внутрипопуляционного разнообразия Животовского по фенотипам;  $S_{\mu_2}$  – ошибка  $\mu_2$ .

У *P. laurifolia* тоже прослеживается тенденция изменения соотношения морфотипов в очагах гибридизации. Так, в Майзасской и Верхне-Терсинской популяциях наблюдается резкое увеличение особей морфотипа 1P1 (до 60 и 66.7 % соответственно). В большинстве насаждений, расположенных вне очагов гибридизации, преобладают особи с редко опушенными длинными волосками побегами и листьями.

На всех пробных площадях у *P. × jrtyschensis* преобладает морфотип 2P×j. Наиболее низкая вариабельность по данному признаку у *P. nigra*. *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* отличаются сходными уровнями изменчивости (см. табл. 3). Уровень внутрипопуляционного разнообразия по качественным признакам у изученных видов значительно выше межпопуляционного. Доля последнего составила у *P. laurifolia* – 21.5 %, *P. nigra* – 13.8 %, *P. × jrtyschensis* – 8.0 % (см. табл. 4).

Оценка внутрипопуляционной изменчивости по индексу Животовского показала, что *P. laurifolia* отличается более высоким полиморфизмом по числу фенотипов по сравнению с *P. nigra*. Наибольшее разнообразие характерно для популяций *P. × jrtyschensis* (табл. 5).

В Майзасской и Новокузнецкой популяциях *P. nigra*, приуроченных к очагам гибридизации, наблюдается

повышение разнообразия качественных признаков и фенотипов, что связано с увеличением доли особей с опушенными листьями (см. табл. 5). У *P. laurifolia* полиморфизм возрастает в популяциях среднего течения. Как уже отмечено ранее, это связано с появлением белокорых форм.

## Обсуждение

Анализ изученных морфологических признаков на соответствие их критерию «фена» показывает, что к фенам можно отнести форму верхушки, форму основания листовой пластинки и морфотип побега, поскольку для них характерно отсутствие эндогенной изменчивости. Хотя форма листовой пластинки как признак не отвечает всем критериям выделения фенотипов, в частности альтернативности, при достаточной выборке она является важным показателем специфики изменчивости качественных признаков видов рода *Populus*. В целом форма основания и верхушки листа у *P. × jrtyschensis* представляют собой сочетание признаков родительских таксонов. Гибриды всегда наследуют характерные для видов секции *Tacamahaca* укороченные побеги – дискобласты. Вероятно, этот признак контролируется внеядерными генами (Прошкин, Климов, 2017г).

Высокая доля внутривидовой изменчивости отмечена рядом авторов у *P. nigra* (Šiler et al., 2014; Ćortan et al., 2015; Jiang et al., 2015) и в целом у видов *Populus* (Joshi et al., 2011). Снижению межвидовой дифференциации у ветроопыляемых растений способствует большая дистанция потока генов (Зитте и др., 2007). У пойменных видов тополя также наблюдается значительный перенос семян водными потоками (Hidalgo et al., 2010). По нарастанию уровня внутривидовой изменчивости изученные виды располагаются в следующем порядке: *P. nigra* < *P. laurifolia* < *P. × jrtyschensis*.

Относительно небольшая доля межвидовой дифференциации у *P. nigra*, вероятно, связана также с тем, что этот вид доминирует в топольниках бассейна р. Томи, его популяции не фрагментированы и связаны между собой обширным потоком генов. У *P. nigra* наблюдается увеличение разнообразия качественных признаков и фенотипов в популяциях, приуроченных к очагам гибридизации.

*P. laurifolia*, напротив, как показали исследования этого вида, проведенные авторами на реках Томь, Бия и Катунь, имеет преимущественно дизъюнктивное распространение в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны, что увеличивает долю межвидовых различий. Приуроченность к хорошо аэрируемому гравийно-валунному аллювию приводит к тому, что *P. laurifolia* отличается более узкой экологической амплитудой и встречается на многорукавных участках горных рек. Его распространение на равнины ограничено, на наш взгляд, низким содержанием кислорода в плотных песчано-илистых отложениях.

Тополь лавролистной распространен как в верхнем, так и в среднем течении р. Томи. На первом отрезке он довольно многочислен и часто образует насаждения, в среднем течении, где преобладает мелкий аллювий, *P. laurifolia* встречается очень редко, в виде единичных клонов. Его численность резко возрастает в поймах крупных горных

притоков (реки Верхняя и Средняя Терсь). Группа популяций *P. laurifolia* среднего течения Томи относительно изолирована от популяций верхнего, поскольку они не только удалены друг от друга (около 50 км), но и простираются на этих отрезках различно. В верхнем течении Томь течет с востока на запад, в среднем – с юга на север. С учетом господствующих направлений воздушных масс последнее обстоятельство исключает перенос пыльцы и оставляет лишь один вариант генетического потока, связывающий эти группы популяций, – транспорт семян водой, т. е. поток генов однонаправленный. Однако фрагментированные популяции *P. laurifolia* приурочены к поймам правых горных притоков р. Томи, и вопрос об эффективности этого потока генов требует отдельного исследования.

Наблюдаемое формовое разнообразие *P. laurifolia*, в частности распространение в популяциях горных притоков среднего течения р. Томи наряду с широко распространенной серокорой формой еще и белокорой, приводит к росту в них полиморфизма как качественных признаков, так и фенотипов. Работы различных авторов показывают, что пространственная дифференциация популяций у видов рода *Populus* определяется историческими процессами и, главным образом, событиями в плейстоцене и голоцене (Keller et al., 2010; Macaya-Sanz et al., 2012; Dewoody et al., 2015; Meirmans et al., 2017; Fan et al., 2018). Поэтому изменчивость популяционной структуры *P. laurifolia* в бассейне Томи – тема для отдельного исследования.

Теоретически наибольшим уровнем межвидовой различий должен характеризоваться *P. × jrtyschensis*, поскольку: 1) это наименее распространенный вид; 2) встречается только фрагментарно; 3) популяции удалены друг от друга на расстояние 20–100 км, что сильно ограничивает поток генов между ними. Однако фенотипическая структура популяций *P. × jrtyschensis* определяется крайне жестким действием естественного отбора, приводящего к преобладанию гибридов  $F_1$ , с выбраковкой гибридов последующих поколений и беккроссов на ранних стадиях онтогенеза, до наступления репродуктивной зрелости (Jiang et al., 2016; Прошкин, Климов, 2017а). Все это приводит к резкому снижению межвидовой изменчивости.

Существенные различия по разнообразию фенотипов в исследованных популяциях *P. × jrtyschensis* определяются, на наш взгляд, их происхождением. Они возникают в местах нарушений растительного покрова, и в каждом конкретном месте факторы отбора и степень их давления индивидуальные. Популяция Майзасская и Карлык находятся в пойменных условиях, но первая возникла вследствие разрушения растительного покрова в результате эрозионно-аккумулятивной деятельности речного русла, вторая – в результате антропогенного воздействия. Популяция Верхняя Терсь находится под сильным воздействием факторов, связанных с динамикой русловых процессов. Река Верхняя Терсь – типично горная, отличается преобладанием гравийно-валунного аллювия. Условия здесь оптимальны для *P. laurifolia*, но неблагоприятны для *P. × jrtyschensis* и *P. nigra*, поэтому данная популяция гибридов самая малочисленная. Новокузнецкая популяция

имеет антропогенное происхождение, она расположена на надпойменной террасе, и если в природных популяциях основные абиотические факторы отбора связаны с динамикой русловых процессов, то здесь спектр неблагоприятных факторов, вероятно, шире.

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Список литературы / References

- Большаков Н.М. Salicaceae – Ивовые. Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1992;5:8-11. [Bol'shakov N.M. Salicaceae – Willow. In: Flora of Siberia. Novosibirsk: Nauka Publ., 1992;5:8-11. (in Russian)]
- Боронникова С.В., Тихомирова Н.Н., Кравченко О.А. Характеристика генофондов редкого лекарственного вида *Adonis vernalis* L. с использованием ISSR-маркеров. Аграр. вестн. Урала. 2009;5(59):67-70. [Boronnikova S.V., Tikhomirova N.N., Kravchenko O.A. Characterization of the gene pool of the rare medicinal species *Adonis vernalis* L. using ISSR markers. Agrarnyy Vestnik Urala = Agricultural Bulletin of the Urals. 2009;5(59):67-70. (in Russian)]
- Видякин А.И. Методические рекомендации по выделению фенотипов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)). Воронеж, 2004. [Vidyakin A.I. Methodical Recommendations on the Recognition of Phenotypes in Forest Woody Plants by the Example of *Pinus sylvestris* L. Voronezh, 2004. (in Russian)]
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. [Zhitovskiy L.A. Population Biometrics. Moscow: Nauka Publ., 1991. (in Russian)]
- Жуков И.А. Реки Кемеровской области. Новокузнецк, 2012. [Zhuikov I.A. Rivers of the Kemerovo Region. Novokuznetsk, 2012. (in Russian)]
- Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезенски А., Кернер К. Ботаника. Эволюция, систематика и филогения растений. М.: Изд. центр «Академия», 2007;3:58-67. [Sitte P., Weiler E.W., Kadereit Y.W., Bresinsky A., Körner C. Botany. In: Evolution, Systematics and Phylogeny of Plants. Moscow: Akademiya Publ., 2007; 3:58-67. (in Russian)]
- Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме р. Томи. Сиб. лесн. журн. 2016;5:55-62. DOI 10.15372/SJFS20160506. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphological identification of *Populus nigra* × *P. laurifolia* natural hybrids in the flood-plain of the Tom river. Sibirskiy Lesnoy Zhurnal = Siberian Journal of Forest Science. 2016;5:55-62. DOI 10.15372/SJFS20160506. (in Russian)]
- Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyshensis* Ch.Y. Yang в зоне естественной гибридизации. Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017;39:58-72. DOI 10.17223/19988591/39/4. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb., and *P. × jrtyshensis* Ch.Y. Yang in the zone of natural hybridization. Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology. 2017;39:58-72. DOI 10.17223/19988591/39/4. (in Russian)]
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012. [Koropachinskiy I.Yu., Vstovskaya T.N. Woody Plants of Asian Russia. Novosibirsk: Geo Publ., 2012. (in Russian)]
- Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. [Pravdin L.F. Scotch Pine. Moscow: Nauka Publ., 1964. (in Russian)]
- Прошкин Б.В., Климов А.В. *Populus × jrtyshensis* Chang Y. Yang в Алтае-Саянской горной стране. Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Том. гос. ун-та. 2017a;115:28-35. DOI 10.17223/20764103.115.5. [Proshkin B.V., Klimov A.V. *Populus × jrtyshensis* Chang Y. Yang in the Altai-Sayan mountain country. Sistematische Zаметki po Materialam Gerbariya Imeni P.N. Krylova Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta = Systematic Notes on the Materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University. 2017a;115:28-35. DOI 10.17223/20764103.115.5. (in Russian)]
- Прошкин Б.В., Климов А.В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи. Сиб. лесн. журн. 2017b;4:38-51. DOI 10.15372/SJFS20170404. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) in the floodplain of the Tom river. Sibirskiy Lesnoy Zhurnal = Siberian Journal of Forest Science. 2017b;4:38-51. DOI 10.15372/SJFS20170404. (in Russian)]
- Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окраске коры, в бассейне реки Томи. Вестн. Новосиб. гос. аграр. ун-та. 2017b; 1:93-106. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Variability of leaf shapes in *Populus laurifolia* Ledeb. varieties differing in bark color in the drainage area of the Tom River. Vestnik Novosibirskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of the Novosibirsk State Agrarian University. 2017c;1:93-106. (in Russian)]
- Прошкин Б.В., Климов А.В. Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область). Turczaninowia. 2017g;20(4):206-218. DOI 10.14258/turczaninowia.20.4.19. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Spontaneous hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in the city of Novokuznetsk (Kemerovo region). Turczaninowia. 2017d;20(4): 206-218. DOI 10.14258/turczaninowia.20.4.19. (in Russian)]
- Путенихин В.П., Фарушкина Г.Г., Шиганов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. [Putenikhin V.P., Farukshina G.G., Shiganov Z.Kh. Sukachev Larch in the Urals: Variability and Population-Genetic Structure. Moscow: Nauka Publ., 2004. (in Russian)]
- Талалай П.Г. Начертательная геометрия на примерах. СПб.: БХВ-Петербург, 2011. [Talalay P.G. Descriptive Geometry through Examples. St. Petersburg: BKhV-Petersburg Publ., 2011. (in Russian)]
- Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.: Изд-во АН СССР, 1956. [Fedorov A.A., Kirpichnikov M.E., Artyushenko Z.T. Atlas on Descriptive Morphology of Higher Plants. Leaf. Moscow: AN SSSR Publ., 1956. (in Russian)]
- Čortan D., Tubić B., Šijačić-Nikolić M., Borota D. Variability of black poplar (*Populus nigra* L.) leaf morphology in vojvodina. Serbia Izvorni znanstveni članci = Original Scientific Papers Šumarski List. 2015;5(6):245-252.
- Dewoody J., Trewin H., Taylor G. Genetic and morphological differentiation in *Populus nigra* L.: isolation by colonization or isolation by adaptation? Mol. Ecol. 2015;24(11):2641-2655. DOI 10.1111/mec.13192.
- Fan L., Zheng H., Milne R.I., Zhang L., Mao K. Strong population bottleneck and repeated demographic expansions of *Populus adenopoda* (Salicaceae) in subtropical China. Ann. Bot. 2018;121(4):665-679. DOI 10.1093/aob/mcx198.
- Hidalgo E., Gonzalez-Martinez S.C., Lexer C., Heinze B. Conservation Genomics. In: Jansson S., Bhalerao R.P., Groover A.T. (Eds.). Genetics and Genomics of *Populus*. Ser. Plant Genetics and Genomics: Crops and Models. Vol. 8. Springer, 2010;349-368. DOI 10.1007/978-1-4419-1541-2\_15.
- Hu J., Zhang J., Chen X., Lv J., Jia H., Zhao S., Lu M. An empirical assessment of transgene flow from a *Bt* transgenic poplar plantation. PLoS One. 2017;12(1):e0170201. DOI 10.1371/journal.pone.0170201.
- Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyshensis* from two distantly related species. Plant Biol. 2016;16(1):88-99. DOI 10.1186/s12870-016-0776-6.
- Jiang D., Wu G., Mao K., Feng J. Structure of genetic diversity in marginal populations of black poplar (*Populus nigra* L.). Biochem. Syst. Ecol. 2015;61:297-302. DOI 10.1016/j.bse.2015.06.014.
- Joshi C.P., DiFazio S.P., Kole Ch. (Eds.). Genetics, Genomics and Breeding of Poplar. CRC Press, 2011.

- Keller S.R., Olson M.S., Silim S., Schroeder W., Tiffin P. Genomic diversity, population structure, and migration following rapid range expansion in the Balsam Poplar, *Populus balsamifera*. *Mol. Ecol.* 2010;19(6):1212-1226. DOI 10.1111/j.1365-294X.2010.04546.x.
- Macaya-Sanz D., Heuertz M., Lopez-De-Heredia U., De-Lucas A.I., Hidalgo E., Maestro C., Prada A., Alia R., Gonzalez-Martinez S.C. The Atlantic–Mediterranean watershed, river basins and glacial history shape the genetic structure of Iberian poplars. *Mol. Ecol.* 2012;21(14):3593-3609. DOI 10.1111/j.1365-294X.2012.05619.x.
- Meirmans P.G., Godbout J., Lamothe M., Thompson S.L., Isabel N. History rather than hybridization determines population structure and adaptation in *Populus balsamifera*. *J. Evol. Biol.* 2017;30(11):2044-2058. DOI 10.1111/jeb.13174.
- Meirmans P.G., Lamothe M., Gros-Louis M.C., Khasa D., Perinet P., Bousquet J. Complex patterns of hybridization between exotic and native North American poplar species. *Am. J. Bot.* 2010;97(10):1688-1697. DOI 10.3732/ajb.0900271.
- Roe A.D., MacQuarrie C.J., Gros-Louis M.C., Simpson J.D., Larmarche J., Beardmore T., Thompson S.L., Tanguay P., Isabel N. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: II. Impact of exotic sex on native poplars in an urban jungle. *Ecol. Evol.* 2014;4(10):1876-1889. DOI 10.1002/ece3.1028.
- 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. Tomović Z., Vasić I. (Eds.). Petrovaradin: Vojvodinašume, 2014.
- Talbot P., Schroeder W.R., Bousquet J., Isabel N. When exotic poplars and native *Populus balsamifera* L. meet on the Canadian Prairies: Spontaneous hybridization and establishment of interspecific hybrids. *For. Ecol. Manage.* 2012;285:142-152. DOI 10.1016/j.foreco.2012.07.036.
- 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;19(1):132-145. DOI 10.1111/j.1365-294X.2009.04442.x.
- Vanden-Broeck A., Cox K., Villar M. Natural hybridization and potential seed set of sympatric *Populus nigra* and *Populus × canadensis* along the river IJzer in Flanders (Belgium). *Plant Ecol. Evol.* 2012;145:341-349. DOI 10.5091/plecevo.2012.677.