

УДК 582.623.2:575.222.72(571.17)

Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область)

Б. В. Прошкин¹, А. В. Климов²

¹Новосибирский государственный аграрный университет, ул. Добролюбова, 160, Новосибирск, 630039, Россия.
E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

²Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета, ул. Циолковского, 23,
Новокузнецк, 654041, Россия. E-mail: populus0709@mail.ru

Ключевые слова: антропогенная гибридизация, генетическое загрязнение, культивар, популяция, тополь.

Аннотация. Широкое распространение в культуре адвентивных видов рода *Populus* и многочисленных культиваров гибридного происхождения, особенно в городских районах, приводит к их контакту с популяциями местных видов, обеспечивая тем самым возможности проникновения экзотических генов в природные генофонды. В Сибири наиболее распространенным экзотом является *P. × sibirica*. Культивар широко и давно используется в озеленении и защитном лесоразведении и его насаждения нередко контактируют с популяциями аборигенных видов. Происхождение *P. × sibirica* остается неясным, что связано с отсутствием молекулярно-генетических исследований и недостаточной полнотой знаний о его морфологическом полиморфизме. Вероятно, он является спонтанным полигибридом возникшим при скрещивании видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*. Представлены результаты изучения зафиксированной антропогенной гибридизации *P. × sibirica* и аборигенного *P. nigra* в городе Новокузнецке. Проведен морфологический анализ тополя сибирского, черного и их гибридного потомства. Установлено, что наиболее важным признаком для идентификации гибридов является дифференциация побегов кроны, и даже при внешней схожести листовой пластинки с *P. nigra* у них всегда выражены дискобласты. Последнее подтверждает, что у гибридов тополей, возникающих при скрещивании между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, дифференциация побегов кроны наследуется от бальзамических тополей. Вероятно, этот признак контролируется внеядерными генами. Обсуждаются проблемы антропогенной гибридизации у видов рода и ее последствия для популяций местных видов. Ситуация с прогнозированием интрогрессии экзотических генов в популяции местных видов тополя в пойме реки Томи осложняется наличием здесь своей природной зоны гибридизации между *P. nigra* и *P. laurifolia*.

Spontaneous hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in the city of Novokuznetsk (Kemerovo region)

B. V. Proshkin¹, A. V. Klimov²

¹Novosibirsk State Agrarian University Dobrolubov str., 160, Novosibirsk, 630039, Russia

²Novokuznetsk branch of Kemerovo State University, Tsiolkovsky str., 23, Novokuznetsk, 654041, Russia

Key words: anthropogenic hybridization, cultivar, genetic pollution, poplar, population.

Summary. The wide distribution in the culture of adventitious species of the genus *Populus* and numerous cultivars of hybrid origin, especially in urban areas, leads to their contact with populations of native species, thus providing opportunities for the penetration of exotic genes into natural gene pools. In Siberia, the most common exotic species is *P. × sibirica*. Cultivar has been widely used for a long time in gardening and protective reforestation and

its plantations often contact populations of native species. The origin of *P. × sibirica* remains unclear, which is due to the lack of molecular genetic studies and insufficient knowledge of its morphological polymorphism. Probably, it is a spontaneous polyhybrid that has arisen in the crossing of species of sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. The results of studying the recorded anthropogenic hybridization of *P. × sibirica* and natural *P. nigra* in Novokuznetsk are presented. Morphological analysis of Siberian, black poplars and their hybrid progeny is carried out. It has been established that the most important feature for the identification of hybrids is the differentiation of crown shoots, and even with the external similarity of the leaf blade with *P. nigra*, they always display discoblasts. Last confirms that in hybrids of poplars arising when crossing between species of *Aigeiros* and *Tacamahaca* sections, differentiation of crown shoots are inherited from balsamic poplars. Probably, this feature is controlled by extranuclear genes. The problems of anthropogenic hybridization in species of the genus and its consequences for populations of native species are discussed. The situation with the prediction of introgression of exotic genes in the population of local poplar species in the floodplain of the river Tom' is complicated by the presence here of its natural hybridization zone between *P. nigra* and *P. laurifolia*.

Введение

Род тополь (*Populus* L.) насчитывает около 30 видов, распространенных в умеренных и субтропических широтах Северного полушария (Eckenwalder, 1996). В связи с быстрым ростом, легкостью вегетативного размножения и декоративными качествами различные виды тополя широко используются для озеленения, защитного лесоразведения, плантационного лесоводства, рекультивации нарушенных ландшафтов. При этом наряду с местными видами, а часто и более широко, используются адвентивные экзотические тополя и многочисленные культивары гибридного происхождения. В Сибири из аборигенных видов обычно применяют *P. nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb., *P. suaveolens* Fisch., а наиболее распространенным экзотом является *P. × sibirica* G. V. Krylov et G. V. Grig. ex A. K. Skvortsov.

P. × sibirica (тополь сибирский) широко применяется в позахитных насаждениях, посадках вдоль автострад, железных дорог, озеленении населенных пунктов, что приводит к его контакту с популяциями местных видов, обеспечивая тем самым возможности проникновения экзотических генов в природные генофонды. Факты этой гибридизации зафиксированы в регионе (Kostina et al., 2016). Проблема осложняется тем, что точное происхождение *P. × sibirica* неизвестно. Однако данный культивар, безусловно, представляет собой межсекционный гибрид, возникший от скрещивания видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* (Skvortsov, 2007; Maiorov et al., 2012).

В г. Новокузнецке *P. × sibirica* активно использовался при создании скверов, парков, озеленении жилых кварталов и заводских территорий в 40–70-х гг. XX столетия. По половой структуре эти насаждения неоднородны, встречаются как женские, так и мужские особи, но последние преобладают. В настоящее время боль-

шинство посадок *P. × sibirica* находится в репродуктивном возрасте и ослабленном или сильно ослабленном состоянии в силу истечения срока их эксплуатации (Bakulin, 2005).

При создании ряда искусственных зеленых насаждений в г. Новокузнецке посадка *P. × sibirica* осуществлялась в пойме реки Томи, что привело к его проникновению в естественные экосистемы (путем разноса семян) и контакту с популяциями аборигенных видов тополя. В районе города наиболее распространенным является *P. nigra*, единично отмечены *P. laurifolia*, *P. alba* L., *P. × canescens* (Aiton) Sm., а на нарушенных участках встречается *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang – естественный гибрид *P. nigra* и *P. laurifolia*. В настоящее время *P. × sibirica* был отмечен нами не только на нарушенных местобитаниях и в пойме в пределах городской территории, но и на островах, расположенных ниже г. Новокузнецка на 20–30 км.

В ходе полевых исследований 2015–2016 гг. на антропогенно нарушенных участках в г. Новокузнецке и его окрестностях мы обнаружили восемь спонтанных гибридов, возникших, по нашему мнению, от скрещивания *P. × sibirica* и *P. nigra*.

Одной из важнейших проблем интродукции культурных видов является опасность генетического загрязнения природных популяций их родственных видов через спонтанную гибридизацию и последующую интрогрессию (Vanden Broeck et al., 2005; Chapman, Burke, 2006). Возможности распространения экзотических генов (Roe et al., 2014b) будут зависеть от частоты спонтанных скрещиваний, плодовитости гибридов F_1 , возникновения и жизнеспособности беккроссов и уровня их приспособленности к условиям среды по сравнению с родительскими видами (Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Roe et al., 2014b). Межвидовая ги-

бридизация, протекающая между культурными и аборигенными видами, характерна для рода *Populus* (Eckenwalder, 1996; Bakulin, 2004; Lexer et al., 2005; Vanden Broeck et al., 2005, Hamzeh et al., 2007; Eckenwalder, 2010; Roe et al., 2014a, b) и рассматривается как антропогенная (Vanden Broeck et al., 2005). И хотя ее исследования начаты относительно недавно, они позволили выявить ряд фактов: 1 – при контакте местных и экзотических видов и гибридов между ними происходят гибридизация с образованием не только гибридов F_1 , но и беккроссы (Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Talbot et al., 2012; Vanden Broeck et al., 2012; Roe et al., 2014b; Hu et al., 2017); 2 – уровень антропогенной гибридизации очень переменный (от 0,5 до 72 %) и зависит от численности популяций местных видов и, возможно, клоновой структуры насаждений (Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Talbot et al., 2012; Roe et al., 2014b).

Процессы гибридизации и интрогрессии у тополей отличаются при скрещивании видов внутри и между секциями (Keim et al., 1989; Floate, 2004; Hamzeh et al., 2007; Thompson et al., 2010; Leboldus et al., 2013; Roe et al., 2014b; Proshkin, Klimov, 2017a). Скрещивание видов тополя внутри секций протекает симметрично и успешнее в силу их родства и, следовательно, представляет большую угрозу генетического загрязнения при скрещивании культурных и диких видов.

Гибридизация между видами, относящимися к различным секциям, как правило, либо невозможна, либо приводит к образованию маложизнеспособного потомства (Zsuffa, 1975). Исключения составляют виды секции *Aigeiros* и *Tacamahaca*, которые относительно свободно скрещиваются, несмотря на наличие механизмов репродуктивной изоляции (Besschetnov, 1975; Eckenwalder, 1984a, b; Vanden Broeck et al., 2005; Isebrands, Richardson, 2014). Рассматривая гибридизацию между видами разных секций, следует учитывать отличия между природной и антропогенной гибридизацией. В природных гибридных зонах тополей генетический состав определяется постзиготическими факторами, а именно естественным отбором и среди гибридного потомства преобладают F_1 . Гибриды последующих поколений и беккроссы выбраковываются до наступления репродуктивной зрелости, что практически полностью блокирует возможность интрогрессии. Поэтому в природных гибридных зонах чистые виды сохраняют свою идентичность (Lindtke et al., 2014; Christe et al., 2016; Jiang et al., 2016; Zeng et al., 2016).

Антропогенная гибридизация между представителями секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* – более сложный процесс, поскольку она зачастую протекает не только с участием чистых видов, но чаще со сложными гибридными культиварами. Одним из наиболее ограничивающих шагов в процессе интрогрессии является обратное скрещивание гибридов F_1 с родительскими видами, шаг, который является более сложным, чем последующее образование беккроссов (Meirmans et al., 2010). Однако многие гибридные культивары часто уже являются беккроссами первого поколения, так как селекционеры нередко используют повторное скрещивание с одним из родительских видов для усиления хозяйственно ценных признаков. Кроме того, и гибриды F_1 , и беккроссы, используемые в культуре, не подвергаются действию тех факторов естественного отбора, которые могли бы привести к их элиминации в природных условиях при конкуренции с родительскими видами. Известные к настоящему времени факты антропогенной гибридизации тополя в большинстве случаев наблюдались на нарушенных территориях (Thompson et al., 2010; Roe et al., 2014b), на которых действие отбора неидентично естественным сообществам. Эти «гибридные местообитания» могут служить не только площадкой возникновения гибридов, но и последующей интрогрессии. В силу высокой урбанизации пойм они нередко располагаются в непосредственной близости от популяций аборигенных видов тополя и представляют угрозу для местных популяционных генофондов.

Безусловно, лучшим методом идентификации гибридов является использование молекулярных маркеров (Vanden Broeck et al., 2005). Однако многие авторы, изучавшие гибридизацию тополя между представителями секции *Aigeiros* и *Tacamahaca*, отмечают, что гибриды в пределах гибридных зон надежно идентифицируются морфологическими методами и только выявление беккроссов требует молекулярных исследований (Martinsen et al., 2001; Floate, 2004; Hamzeh et al., 2007; Šiler et al., 2014). Следовательно, использование морфологических признаков хотя и не заменит молекулярного анализа, но вполне достаточно для изучения процессов гибридизации у тополя (Floate, 2004).

Виды секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* хорошо различаются по трем морфологическим признакам: типам побегов кроны, расположению генеративных почек и форме черешка. У видов секции *Tacamahaca* имеются специализированные

укороченные побеги – дискобласты. Напротив, у видов секции *Aigeiros* дискобластов нет, и укороченные побеги представлены только лептобластами. Генеративные почки у бальзамических тополей располагаются только на укороченных побегах кроны, у осокорей они развиты и в основании удлиненных побегов. Отличительным признаком секции *Aigeiros* является довольно длинный сплюснутый с боков в верхней части черешок, без желобка сверху. У видов секции *Tacamahaca* черешки цилиндрические, нередко сплюснутые сверху и снизу в основании пластинки, желобчатые. Межсекционные естественные гибриды идентифицируются по двум признакам: типам побегов кроны и расположению генеративных почек. В их морфологии четко просле-

живается асимметрия в сторону *Tacamahaca*. Степень значимости остальных признаков зависит от конкретной комбинации скрещиваний в природных гибридных зонах. Цель работы заключалась в выявлении морфологических признаков, по которым можно дифференцировать спонтанные гибриды от *P. × sibirica* и *P. nigra*.

Материалы и методы

Для изучения морфологии *P. × sibirica* в пределах г. Новокузнецка и его окрестностях было отобрано 30 модельных деревьев; те же исследования были выполнены на всех восьми выявленных гибридах и 30 модельных особях *P. nigra* из шести популяций верхнего и среднего течения реки Томи (рис. 1).

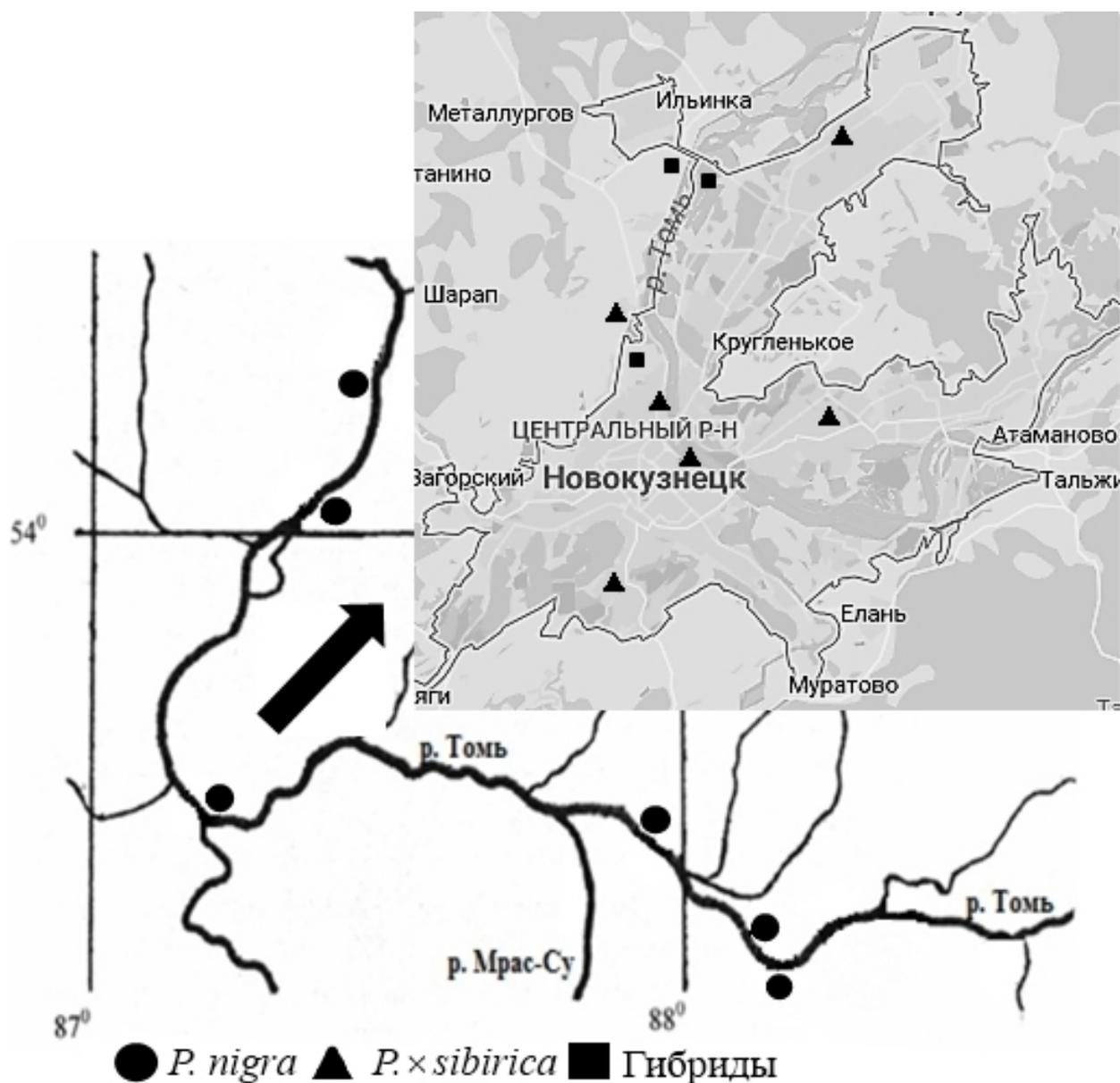


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала.

На каждой модели изучался комплекс признаков: качественные, как наиболее наглядные для идентификации спонтанных гибридов – форма поверхности удлинённых побегов, типы укороченных побегов кроны. Количественные признаки исследовались на листьях.

Для исключения онтогенетической изменчивости сбор гербарного материала проводился только с репродуктивно зрелых деревьев, с южной стороны средней части кроны отбиралось по 15 полностью развитых, неповреждённых листьев (со второй половины июля по сентябрь). Последние использовались только со средней части укороченных побегов, поскольку они развиваются из зимующих вегетативных почек, отличаются меньшей изменчивостью и, следовательно, более надёжны при морфологической идентификации видовой принадлежности (Grossheim, 1945; Krstinić et al., 1997; Alba et al., 2002; Kajba et al., 2004, 2015; Maksimović, Šijačić-Nikolić, 2013; Proshkin, Klimov, 2017b).

Тополя часто образуют клоны, и для исключения попадания в выборку идентичных генотипов отбирались деревья, удалённые друг от друга не менее чем на 15–20 метров.

На каждом листе были обследованы следующие морфометрические признаки:

Основные (рис. 2): L – длина листовая пластинки (мм); D – максимальная ширина листовой пластинки (мм); P – длина черешка (мм); A – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием (мм);

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

Описание морфологии листа проводилось по А. А. Федорову и др. (Fedorov et al., 1956).

На первом этапе для всей выборки моделей были определены средние показатели по каждому признаку листа. Для проверки различий в морфологии листьев видов и гибридов на следующем этапе использовали однофакторный дисперсионный анализ ANOVA, приняв за критический уровень значимости $p < 0,001$. Результаты ANOVA показали, что все отобранные признаки значимы в дифференциации видов и гибридов. На третьем этапе был использован факторный анализ методом главных компонент для исследования направления гибридизации. Особи с листьями сходной морфологии и сходного генотипа должны располагаться в непосредственной близости, в то время как деревья с листьями из разнородных морфотипов размещаются дальше друг от друга (Floate, 2004).

Графическое представление и статистическую обработку всех полученных данных проводили с помощью программ Excel и SPSS 23,0. Достоверность различий между средними арифметическими значениями количественных признаков оценивали по критерию Стьюдента. Оценку уровней изменчивости признаков осуществляли

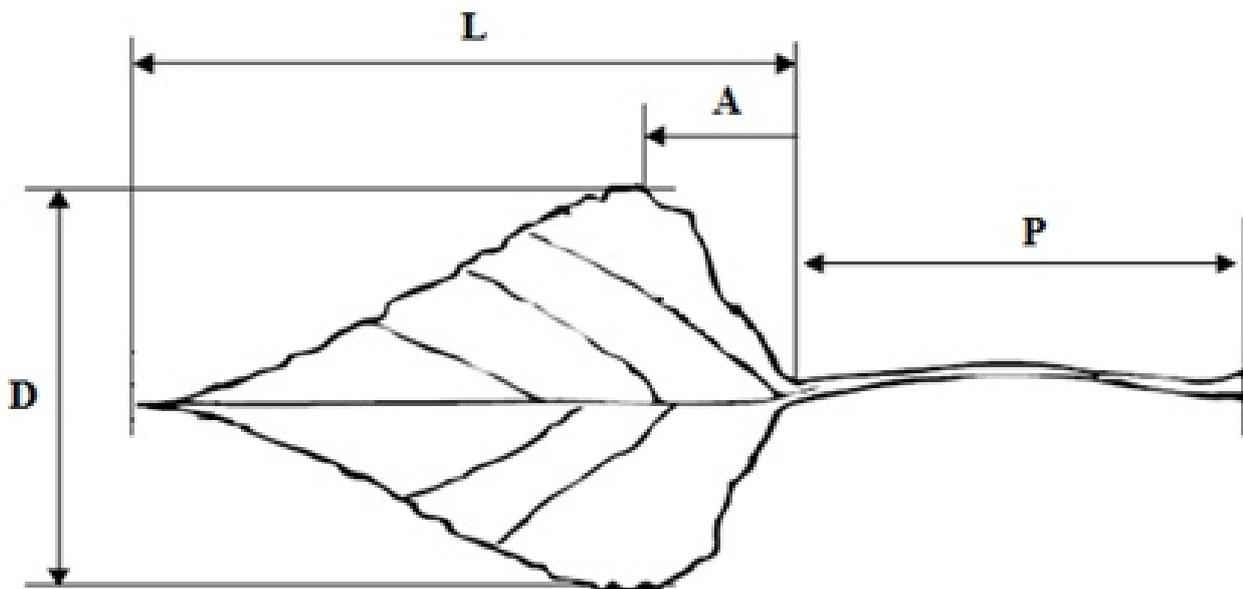


Рис. 2. Измеренные признаки листа исследованных видов.

по эмпирической шкале С. А. Мамаева (Мамаев, 1972).

Результаты и обсуждение

Все изученные в ходе исследования спонтанные гибриды между *P. × sibirica* и *P. nigra* были обнаружены на антропогенно нарушенных участках в пределах городской территории Новокузнецка или на ее окраинах. Это подтверждает, что именно деятельность человека, приводит к контакту экзотов с популяциями местных видов тополя (Thompson et al., 2010; Roe et al., 2014b). За пределами города в естественных насаждениях на островах реки Томи, где мы находили особи *P. × sibirica* в репродуктивном возрасте, гибриды выявлены не были. Отсутствие их в естественных топольниках вероятно обусловлено выбраковкой естественным отбором на ранних стадиях развития.

Анализ морфологических признаков показывает, что изученные гибриды уклоняются в сторону *P. × sibirica* по дифференциации побегов кроны, с черным тополем они схожи по форме листовой пластинки и ее верхушки, последняя часто удлинненно остроконечная (табл. 1, рис. 3).

Гибриды также отличаются большим разнообразием формы основания листовой пластинки.

При этом наиболее важным признаком для идентификации гибридов на наш взгляд является дифференциация побегов кроны, т. е. при внешней схожести листовой пластинки с *P. nigra* у них всегда выражены дискобласты (рис. 4). Такая же картина наблюдалась нами и при изучении *P. × jrtyschensis* – естественных гибридов между *P. nigra* и *P. laurifolia* (Klimov, Proshkin, 2016; Klimov, Proshkin, 2017; Proshkin, Klimov, 2017c). Как отмечалось ранее, наличие у тополей секции *Tacamahaca* укороченных розеточных побегов в кроне наследуется гибридами. Для подтверждения данного предположения мы исследовали Гибрид 21, полученный в 1971 г. В. Т. Бакулиным (Bakulin, 1990) от скрещивания *P. × sibirica × P. nigra* var. *italica* (*Aigeiros*). Было использовано 12-летнее модельное дерево, произрастающее на коллекционном участке Учебного ботанического сада НИФ КемГУ (г. Новокузнецк). Проведенное исследование морфологии побегов кроны показало наличие хорошо развитых дискобластов у исследованной особи. Следовательно, это подтверждает, что у гибридов, возникающих при скрещивании между видами

Таблица 1

Морфологические признаки тополя черного (*Populus nigra*) и тополя сибирского (*P. × sibirica*) и их гибридов

Признаки	Особенности проявления признаков у видов и гибридов		
	<i>P. nigra</i>	Гибриды	<i>P. × sibirica</i>
Форма поверхности порослевых побегов	По всей длине цилиндрические	По всей длине цилиндрические, реже угловатые в верхней части	Ребристые в верхней и цилиндрические в нижней части
Укороченные побеги кроны	Только лептобласты	Дискобласты и лептобласты	Дискобласты и лептобласты
Листья укороченных побегов			
Окраска листовой пластинки	Темно-зеленая, зеленая, снизу светлее	Зеленая, снизу беловатая, часто с оранжевыми пятнами смолы	Зеленая, снизу беловатая, часто с оранжевыми пятнами смолы
Форма листовой пластинки	Яйцевидно-треугольная и реже треугольная	Яйцевидно-треугольная и реже яйцевидная	Яйцевидная
Форма верхушки листовой пластинки	Удлинненно остроконечная	Удлинненно остроконечная, редко заостренная	Заостренная
Форма основания листовой пластинки	Клиновидное, в месте соединения с черешком железок нет	Широко клиновидное, округлое, реже выемчатое до сердцевидного, в месте соединения с черешком иногда 1–2 округлые железки	Округлое, редко широко клиновидное, в месте соединения с черешком часто 1–2 округлые железки
Черешок	В верхней части сплюснутый с боков, без желобка на верхней стороне	Слабо сплюснутый с боков в верхней части, сверху иногда желобчатый	Слабо сплюснутый с боков в верхней части, реже цилиндрический сверху часто желобчатый

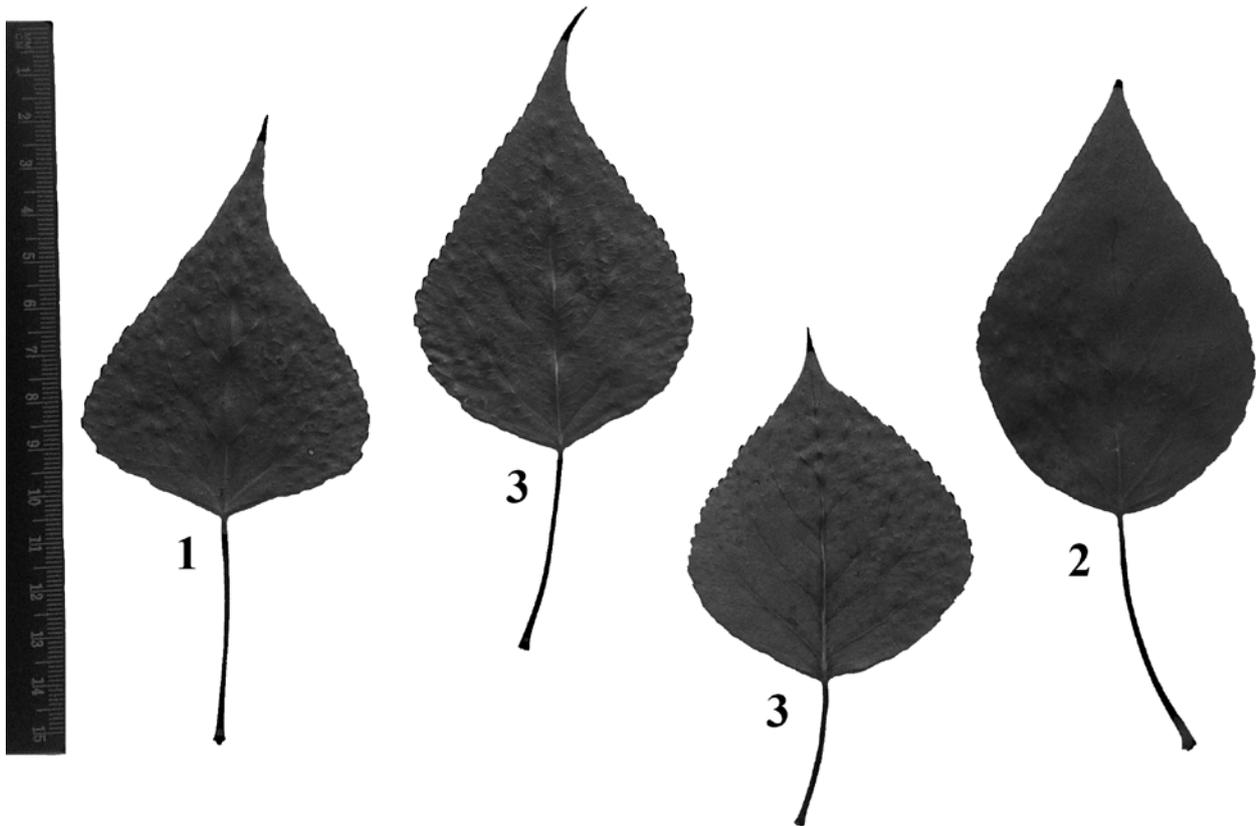


Рис. 3. Формы листьев: 1 – *Populus nigra*; 2 – *P. × sibirica*; 3 – гибриды.



Рис. 4. Побеги кроны: 1 – дискобласты *Populus laurifolia*; 2 – *P. × sibirica*; 3 – *P. nigra*; 4 – *P. nigra* L. var. *italica*; 5 – *P. × jrtyschensis*; 6 – *P. × sibirica* × *P. nigra*; 7 – гибрид 21 (*P. × sibirica* × *P. nigra* L. var. *italica*).

секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, дифференциация побегов кроны наследуется от бальзамических тополей. Вероятно, этот признак контролируется внеядерными генами.

Морфологические признаки порослевых побегов оказались менее информативными для выявления гибридов *P. × sibirica* и *P. nigra*.

У большинства изученных гибридов, как и у *P. × sibirica*, в месте соединения листовой пластинки с черешком наблюдались одна или две округлые железки, на верхней части черешка выражен желобок; эти признаки также можно рассматривать как ценные при выявлении гибридов.

Оценка разности средних показателей количественных признаков листа *P. × sibirica* и *P. nigra* критерием Стьюдента показала, что все они достоверно различаются у указанных видов (табл. 2). По трем из исследованных признаков у гибридов (D, P и P/L) средние оказались ниже, чем у родительских видов. Соотношение между максимальной шириной листовой пластинки и ее длиной у гибридов близко к *P. × sibirica*. По остальным они занимают промежуточное положение. Диапазоны изменчивости количественных признаков видов и гибридов в значительной степени перекрываются.

Таблица 2

Изменчивость морфометрических признаков листа *Populus nigra* ($n = 450$), *P. × sibirica* ($n = 450$), гибриды ($n = 120$)

Признак	Виды и гибриды	$\bar{x} \pm m$	min–max	$\pm \sigma$	CV, %	$t_{\text{экср.}}$ при сравнении чистых видов*
L	<i>P. nigra</i>	67,2 ± 0,53	40–100	11,3	16,8	29,8
	Гибриды	77,1 ± 1,29	46–102	14,2	18,5	
	<i>P. × sibirica</i>	87,2 ± 0,42	58–116	8,9	10,3	
D	<i>P. nigra</i>	54,4 ± 0,41	37–83	8,6	15,8	3,12
	Гибриды	53,6 ± 1,08	26–74	11,9	22,2	
	<i>P. × sibirica</i>	55,9 ± 0,26	38–72	5,7	10,2	
P	<i>P. nigra</i>	41,5 ± 0,47	16–71	10,0	24,1	5,35
	Гибриды	35,7 ± 0,77	18–58	8,5	23,8	
	<i>P. × sibirica</i>	44,5 ± 0,31	28–68	6,7	15,1	
A	<i>P. nigra</i>	21,0 ± 0,19	10–31	4,1	19,5	41,7
	Гибриды	24,2 ± 0,31	16–32	3,3	13,5	
	<i>P. × sibirica</i>	30,6 ± 0,14	20–42	3,1	10,3	
P/L	<i>P. nigra</i>	0,62 ± 0,005	0,37–1,13	0,11	17,7	20,7
	Гибриды	0,46 ± 0,007	0,33–0,63	0,07	15,2	
	<i>P. × sibirica</i>	0,51 ± 0,002	0,32–0,69	0,05	9,8	
A/L	<i>P. nigra</i>	0,31 ± 0,002	0,30–0,45	0,05	16,1	18,2
	Гибриды	0,32 ± 0,005	0,19–0,44	0,05	15,6	
	<i>P. × sibirica</i>	0,35 ± 0,001	0,28–0,42	0,02	5,7	
D/L	<i>P. nigra</i>	0,81 ± 0,004	0,60–1,31	0,1	12,3	38,6
	Гибриды	0,69 ± 0,006	0,48–0,87	0,07	10,1	
	<i>P. × sibirica</i>	0,64 ± 0,002	0,48–0,75	0,04	6,3	

Примеч.: * – $P < 0,01$

Уровень изменчивости большинства признаков у осокоря средний, по длине черешка (P) – повышенный, по отношению максимальной ширины листовой пластинки к ее длине (D/L) – низкий.

Несмотря на то, что отбор моделей *P. × sibirica* мы проводили в разных частях города и его окрестностях, при этом были исследованы как мужские, так и женские деревья, средний уровень изменчивости наблюдается только по длине черешка (P), остальные признаки варьировали

на низком и очень низком (A/L, D/L) уровнях. Это можно объяснить «эффектом основателя» (Kaidanow, 1996; Hedrik, 2003; Altukhov et al., 2004). То есть в озеленении Новокузнецка изначально использовалось крайне ограниченное количество клонов данного культивара.

У гибридов низкий уровень изменчивости наблюдается только по D/L, повышенный по отношению между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием (A) и (P), по остальным признакам он был средним. По коэффици-

енту вариации (L, P, A, D) исследуемые виды и гибриды располагаются в следующем порядке (по нарастанию исходных признаков): *P. × sibirica* < *P. nigra* = Гибриды.

Для оценки направленности гибридизации мы использовали факторный анализ методом главных компонент (Floate, 2004). Это позволило оценить дифференциацию исследованных видов и гибридов по всему комплексу изученных признаков.

На первую главную компоненту приходится 47,7 % всей изменчивости, на вторую – 24,9 % (табл. 3). С первым фактором коррелируют следующие признаки – длина листовой пластинки (L), расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием (A) и морфотип побега. Со вторым фактором тесную связь показывает ширина листовой пластинки (D), фактор 3 описывает менее 10 % от общей изменчивости.

Таблица 3

Корреляция между морфологическими признаками и главными компонентами у *Populus nigra*, *P. × sibirica* и гибридов

Признак	1-я компонента	2-я компонента
L	0,904	0,277
D	0,381	0,806
P	0,647	0,633
A	0,955	– 0,082
P/L	– 0,007	0,453
A/L	0,594	– 0,570
D/L	– 0,678	0,426
Морфотип побега	0,841	– 0,329
Доля влияния компонент	47,7 %	24,9 %

Комбинированный анализ морфологических признаков листьев и побегов модельных деревьев *P. nigra* и *P. × sibirica* подтвердил, что они хорошо различаются и сгруппированы в соответствии с морфологией. Гибридные особи за некоторым исключением занимают промежуточное положение с уклонением к *P. × sibirica* (рис. 5). Это совпадает с данными, полученными ранее при изучении гибридных зон (Lindtke et al., 2014; Christie et al., 2016; Jiang et al., 2016; Zeng et al., 2016).

Роль антропогенной гибридизации и интродукции оценивается неоднозначно (подробно у Roe et al., 2014b). Все обнаруженные гибриды находились в репродуктивном возрасте и потенциально представляют опасность в качестве источника распространения экзотических генов. Реальный риск интродукции зависит от возможности возвратного скрещивания, всхожести семян, энергии роста и адаптивности гибридов (Wilkinson et al., 2003). Поэтому мы не можем в настоящее время количественно оценить опасность наблюдаемой в окрестностях г. Новокузнецка гибридизации между *P. × sibirica* и *P. nigra* для генофонда природных популяций. Так как это требует изучения всех деревьев в местах скрещивания с помощью молекулярных

маркеров, а также исследования их пыльцы и семенной продуктивности.

Проблема осложняется тем, что представления о происхождении *P. × sibirica* довольно противоречивы; это в первую очередь связано с отсутствием молекулярно-генетических исследований и недостаточной полнотой знаний о морфологическом полиморфизме этого культивара. Учитывая, что *P. × sibirica*, по данным ряда авторов, представляет собой спонтанный полигибрид, в образовании которого возможно участвовали *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. balsamifera* (Skvortsov, 2007; Maiorov et al., 2012), можно полагать, что он несет потенциально высокую опасность генетического загрязнения природных популяций. Трудно предсказать, ограничится ли наблюдаемая гибридизация нарушенными территориями. Ситуация с прогнозированием интродукции экзотических генов в популяции местных видов тополя в пойме реки Томи осложняется наличием здесь своей природной зоны гибридизации между *P. nigra* и *P. laurifolia*. *P. × jrtyschensis* также часто встречается на нарушенных участках, в том числе и тех, где были обнаружены гибриды *P. × sibirica × P. nigra*. Необходимо учитывать, что пред- и постзиготические репродуктивные барьеры у видов тополя, а

тем более гибридов изучены недостаточно (Roe et al., 2014b). Сложность вопросов, связанных с последствиями выявленной антропогенной гибридизации требует дополнительных исследований.

Благодарности

Авторы благодарны профессору кафедры биологии и биотехнологии МПГУ, д. б. н. М. В. Костиной, принявшей участие в полевых исследованиях и обсуждении результатов.

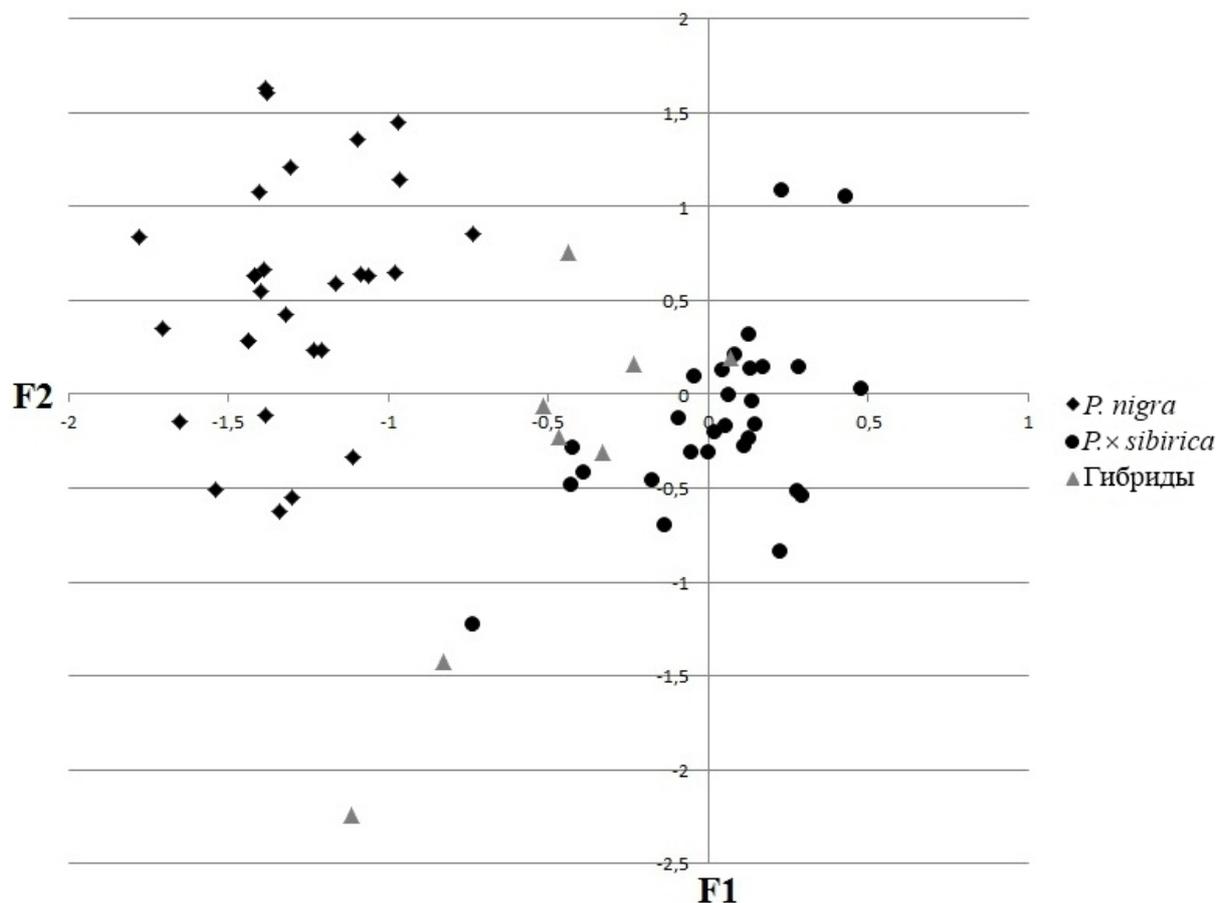


Рис. 5. Распределение модельных деревьев по морфологическим признакам в факторном пространстве.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

Alba N., Maestro C., Agundez D., Notivol E. 2002. Advances in the preservation of genetic resources in *Populus nigra* L. in Spain. In: *Genetic diversity in river populations of European black poplar implications for riparian eco-system management*. Eds. B. C. van Dam, S. Borda'cs. Proceedings of the International Symposium Held in Szekszárd, Hungary, 125–136 pp.

Altukhov Y. P., Salmenkova E. A., Kurbatov O. L., Pobedonostsev E. J. Politov D. V., Onkar A. N., Zhukova O. V., Zakharov I. A., Moses I. G., Stolpovsky Y. A., Pukhalskii V. A., Pomortsev A. A., Upelniak V. P., Kalabushkin B. A. 2004. *Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeystviyakh [The dynamics of population gene pools under anthropogenic influences]*. Nauka, Moscow, 313 pp. [In Russian]. (Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Курбатова О. Л., Победоносцева Е. Ю., Политов Д. В., Евсюков А. Н., Жукова О. В., Захаров И. А. Мусеева И. Г. Столповский Ю. А., Пухальский В. А., Поморцев А. А., Упельник В. П., Калабушкин Б. А. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука, 2004. 313 с.)

Bakulin V. T. 1990. *Introduktsiya i selektsiya topolya v Sibiri [Introduction and selection of poplars in Siberia]*. Nauka, Novosibirsk, 174 pp. [In Russian]. (Бакулин В. Т. Интродукция и селекция тополя в Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. 174 с.)

Bakulin V. T. 2004. *Topol lavrolistnyy [Populus laurifolia]*. Geo, Novosibirsk, 123 pp. [In Russian]. (Бакулин В. Т. Тополь лавролистный. Новосибирск: «Гео», 2004. 123 с.)

- Bakulin V. T.** 2005. The use of poplar planting in the industrial cities of Siberia: a brief analysis of the problems. *Contemporary Problems of Ecology* 4: 563–571 [In Russian]. (**Бакулин В. Т.** Использование тополя в озеленении промышленных городов Сибири: краткий анализ проблем // Сибирский экологический журнал, 2005. № 4. С. 563–571).
- Chapman M. A., Burke J. M.** 2006. Letting the gene out of the bottle: the population genetics of genetically modified crops. *New Phytologist* 170: 429–443.
- Christe C. S., Bresadola K. N., Fussi L., Heinze B., Wegmann B., Lexer D. C.** 2016. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F_1 fertility and recurrent gene flow. *Molecular Ecology* 11: 2482–2498.
- Eckenwalder J. E.** 1984a. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. II. Taxonomy. *Canadian Journal of Botany* 62: 325–335.
- Eckenwalder J. E.** 1984b. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution. *Canadian Journal of Botany* 62: 336–342.
- Eckenwalder J. E.** 1996. Systematics and evolution in *Populus*. In: *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Part I, Chapter 1. Ed. by R. F. Stettler, H. D. Bradshaw, Jr., P. E. Heilman and T. M. Hinckley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, Canada, 7–32 pp.
- Eckenwalder J. E.** 2010. *Populus*. In: *Flora of North America Editorial Committee*, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. 20+ vols. New York and Oxford. Vol. 7. 5–14 pp.
- Fedorov A. A., Kirpichnikov M. E., Artyushenko Z. T.** 1956. *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshikh rastenii*. List [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Leaf]. Publishing House of the USSR Academy of Sciences, Moscow, 304 pp. [In Russian]. (**Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 304 с.).
- Floate K. D.** 2004. Extent and patterns of hybridization among the three species of *Populus* that constitute the riparian forest of southern Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany* 82: 253–264.
- Grossheim A. A.** 1945. *Flora Kavkaza [Flora of the Caucasus]*. Vol. 3. Ed. 2. Publishing house of the Academy of Sciences of Azerbaijan SSR, Baku, 321 pp. [In Russian]. (**Гроссгейм А. А.** Флора Кавказа. 2-е изд. Баку: Изд-во АН Азербайджанской ССР, 1945. Т. 3. 321 с.).
- Hamzeh M., Sawchyn Ch., Perinet P., Dayanandan S.** 2007. Asymmetrical natural hybridization between *Populus deltoides* and *P. balsamifera* (Salicaceae). *Canadian Journal of Botany* 85: 1227–1232.
- Hedrick F.** 2003. *Genetika populiatsiy [Genetics of populations]*. Technosphere, Moscow, 592 pp. [In Russian]. (**Хендрик Ф.** Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.).
- Hu J., Zhang J., Chen X., Lv J., Jia H., Zhao S., Lu M.** 2017. An Empirical Assessment of Transgene Flow from Transgenic Poplar Plantation. *PLoS ONE* 12(1): e0170201. DOI: 10.1371/journal.pone.0170201.
- Isebrands J. G., Richardson J.** 2014. *Poplars and willows: trees for society and the environment*. Ed. by J. G. Isebrands and J. Richardson. Published jointly by CAB International and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) Viale delle Terme di Caracalla, Rome, 634 pp.
- Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J.** 2016. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species. *Plant Biology* 16: 89–97.
- Kaidanov L. Z.** 1996. *Genetika populiatsiy [Genetics of populations: Proc. for biol., med. and agricultural specialist. universities]*. Higher school, Moscow, 103 pp. [In Russian]. (**Кайданов Л. З.** Генетика популяций: Учеб. для биол., мед. и с.-х. спец. вузов. М.: Высшая школа, 1996. 103 с.).
- Kajba D., Ballian D., Idžojtić M., Bogdan S.** 2004. The differences among hairy and typical European black poplars and the possible role of the hairy type in relation to climatic changes. *Forest Ecology Manage* 197(1–3): 279–284.
- Kajba D., Ballian D., Idžojtić M., Poljak I.** 2015. Leaf Morphology Variation of *Populus nigra* L. in Natural Populations along the Rivers in Croatia and Bosnia and Herzegovina. *South-east European Forestry* 6(1): 39–51.
- Keim P., Paige K. N., Whitham T. G., Lark K. G.** 1989. Genetic analysis of an interspecific hybrid swarm of *Populus*: occurrence of unidirectional introgression. *Genetics* 123: 557–565.
- Klimov A. V., Proshkin B. V.** 2016. Morphological identification of natural hybrids *P. nigra* × *P. laurifolia* in the floodplain of the river Tom'. *Siberian Journal of Forestry* 5: 34–47 [In Russian]. (**Климов А. В., Прошкин Б. В.** Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал, 2016. № 5. С. 34–47).
- Klimov A. V., Proshkin B. V.** 2017. Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang. in the zone of natural hybridization. *Tomsk State University Journal of Biology* 39: 58–72 [In Russian]. (**Климов А. В., Прошкин Б. В.** Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2017. № 39. С. 58–72).
- Kostina M. V., Chindyaeva L. N., Vasilieva N. V.** 2016. Hybridization of *Populus* × *sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *Populus nigra* L. in Novosibirsk. *Socio-ecological technologies* 4: 20–31 [In Russian]. (**Костина**

М. В., Чиндяева Л. Н., Васильева Н. В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *Populus nigra* L. в Новосибирске // Социально-экологические технологии, 2016. № 4. С. 20–31.

Krstinic A., Trinajstić I., Kajba D., Samardžić J. 1997. Morphological variability of the leaves of black poplar (*Populus nigra* L.) in natural stands along the Sava river (Croatia). *Populus nigra* Network. IPGRI, 71–77 pp.

LeBoldus J. M., Isabel N., Floate K. D., Blenis P., Thomas B. R. 2013. Testing the ‘hybrid susceptibility’ and ‘phenological sink’ hypotheses using the *P. balsamifera* – *P. deltoides* hybrid zone and Septoria leaf spot (*Septoria musiva*). *PLoS ONE* 8(12): e84437. DOI: 10.1371/journal.pone.0084437

Lexer C., Fay M. F., Joseph J. A., Nica M. S., Heinze B. 2005. Barrier to gene flow between two ecologically divergent *Populus* species, *P. alba* (white poplar) and *P. tremula* (European aspen): the role of ecology and life history in gene introgression. *Molecular Ecology*, 14: 1045–1057.

Lindtke D., Gompert Z., Lexer C., Buerkle C. A. 2014. Unexpected ancestry of *Populus* seedlings from a hybrid zone implies a large role for postzygotic selection in the maintenance of species. *Molecular Ecology* 23: 4316–4330.

Maksimović Z., Šijačić-Nikolić M. 2013. Morphometric characteristics of black poplar (*Populus nigra* L.) leaves in the area of Great War Island. *Bulletin of the Faculty of Forestry* 108: 93–108.

Mamaev S. A. 1972. *Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale)* [Forms of intraspecific variation of woody plants (on example of family Pinaceae in the Urals)]. Nauka, Moscow, 284 pp. [In Russian]. (Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.).

Martinsen G. D., Whitham T. G., Turek R. J., Keim P. 2001. Hybrid populations selectively filter gene introgression between species. *Evolution* 55(7): 1325–1335.

Mayorov S. R., Bochkin V. D., Nasimovich Yu. A., Shcherbakov A. V. 2012. *Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti* [Adventive flora of Moscow and the Moscow region]. КМК, Moscow, 79–109 pp. [In Russian]. (Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: КМК, 2012. С. 79–109).

Meirmans P. G., Lamothe M., Gros-Louis M. C., Khasa D., Perinet P., Bousquet J. 2010. Complex patterns of hybridization between exotic and native North American poplar species. *American Journal Botany* 97: 1688–1697.

Proshkin B. V., Klimov A. V. 2017a. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) in the floodplain of the Tom' river. *Siberian Journal of Forest Science* 4: 38–51 [in Russian]. (Прошкин Б. В., Климов А. В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал, 2017а. № 4. С. 38–51).

Proshkin B. V., Klimov A. V. 2017b. Variability of leaf features in the forms of *Populus laurifolia* Ledeb., differing in the color of the cortex in the Tom river basin. *Bulletin of Novosibirsk State Agrarian University* 1: 93–106 [In Russian]. (Прошкин Б. В., Климов А. В. Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окрасу коры, в бассейне реки Томи // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета, 2017б. № 1. С. 93–106).

Proshkin B. V., Klimov A. V. 2017c. *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang in the Altai-Sayan mountain country. *Sistematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University* 115: 28–35 [In Russian]. (Прошкин Б. В., Климов А. В. *Populus × jrtyschensis* Chang Y. в Алтае-Саянской горной стране // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета. 2017с. № 115. С. 28–35).

Roe A. D., MacQuarrie C. J., Gros-Louis M. C., Simpson J. D., Lamarche J., Beardmore T., Thompson S. L., Tanguay P., Isabel N. 2014a. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand. *Ecology Evolution* 4(9): 1629–47.

Roe A. D., MacQuarrie C. J., Gros-Louis M. C., Simpson J. D., Lamarche J., Beardmore T., Thompson S. L., Tanguay P., Isabel N. 2014b. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: II. Impact of exotic sex on native poplars in an urban jungle. *Ecology Evolution* 4(9): 1876–1889.

Šiler B., Skorić M., Mišić D., Kovačević B., Jelić M., Patenković A., Kurbalija N. Z. 2014. *Variability of European Black Poplar (Populus nigra) in the Danube Basin*. Vojvodinašume, Novi Sad, 128 pp.

Skvortsov A. K. 2007. About Siberian "balsamic" poplar. *Bulletin of the Main Botanical Garden* 193: 41–45 [In Russian]. (Скворцов А. К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюллетень Главного ботанического сада, 2007. Вып. 193. С. 41–45).

Talbot P., Schroeder W. R., Bousquet J., Isabel N. 2012. When exotic poplars and native *Populus balsamifera* L. Meet on the Canadian Prairies: spontaneous hybridization and establishment of interspecific hybrids. *Forest Ecology Manage* 285: 142–152.

Thompson S. L., Lamothe M., Meirmans P. G., Perinet P., Isabel N. 2010. Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars. *Molecular Ecology* 19: 132–145.

Vanden Broeck A., Cox K., Villar M. 2012. Natural hybridization and potential seed set of sympatric *Populus nigra* and *Populus × canadensis* along the river IJzer in Flanders (Belgium). *Plant Ecology Evolution* 145: 341–349.

Vanden Broeck A., Villar M., Van Bockstaele E., Van Slycken J. 2005. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. *Annals of Forest Science* 62: 601–613.

Wilkinson M. J., Sweet J., Poppy G. M. 2003. Risk assessment of GM plants: avoiding gridlock? *Trends Plant Science* 8: 208–212.

Zeng Y. F., Zhang J. G., Duan A. G., Abuduhaiti B. 2016. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility. *Scientific Reports* 6: 377–389.

Zsuffa L. 1975. Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario. *Forest Chronis* 51: 240–242.