

УДК 630.18+630.165.6

## ВОЗНИКНОВЕНИЕ, СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ *POPULUS* × *JRTYSCHENSIS* CH. Y. YANG. В ЗОНЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

<sup>1</sup>Б.В. Прошкин, аспирант<sup>2</sup>А.В. Климов, кандидат биологических наук<sup>1</sup>Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия<sup>2</sup>Новокузнецкий (филиал) институт Кемеровского государственного университета, Новокузнецк, Россия

**Ключевые слова:** тополь, гибридизация, гибридные популяции, возрастная структура, динамика, морфометрия

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

Реферат. *P. × jrtyschensis* – широко распространенный естественный гибрид в местах наложения ареалов *P. laurifolia* Ledeb. и *P. nigra* L. в Алтае-Саянской горной стране. В бассейне р. Томи он обычно встречается спорадично в смешанных насаждениях родительских видов, но иногда образует популяции, приуроченные к «гибридным местообитаниям», возникновение которых связано с природными и антропогенными факторами. Первые возникают в пойме как следствие катастрофических нарушений, связанных с динамикой русловых процессов. В отдельные годы снежно-ледовые наводки приводят к значительным разрушениям почвенно-растительного покрова на участках поймы, что способствует образованию природных гибридных популяций. Их возникновение носит циклический характер и связано с гидрологическим режимом рек. Антропогенные популяции возникают как в пойме, так и за ее пределами вследствие хозяйственной деятельности человека, приводящей к разрушению почвенно-растительного покрова. Возрастной состав популяций, определенный по годичным кольцам стволов деревьев, не позволяет точно датировать время поселения особой тополя на прирусловых отложениях, а маркирует время перехода его роста от кустовидного к дереву. Он также показывает, что несмотря на обильное ежегодное плодоношение тополя условия для успешной массовой колонизации прирусловых отмелей возникают в бассейне Томи периодически, примерно один раз в 10 лет. Возраст гибридов в природных популяциях редко превышает 30 лет, и их количество резко снижается. Это отражает действие естественного отбора в природных условиях, приводящее к элиминации гибридов, так как они не могут успешно конкурировать с родительскими видами. Уровни изменчивости морфометрических признаков листьев особой *P. × jrtyschensis* в природных популяциях невысокие, морфологически, несмотря на преобладание промежуточных форм, они всегда ближе к одному из родительских видов. В антропогенных популяциях давление отбора низкое, уровни изменчивости выше, особи разновозрастные и разнокачественные по морфологии листовой пластинки. Поэтому антропогенные «гибридные местообитания» представляют значительный интерес для отбора ценных форм спонтанных гибридов. В целом и в природных, и в антропогенных популяциях с учетом дифференциации побегов кроны гибриды уклоняются в сторону *P. laurifolia*.

## ORIGIN, STRUCTURE AND DYNAMICS OF ПОПУЛЯЦИЙ *POPULUS* × *JRTYSCHENSIS* CH. Y. YANG POPULATIONS IN THE AREA OF NATURAL HYBRIDIZATION

<sup>1</sup>Proshkin B.V., PhD-student<sup>2</sup>Klimov A.V., Candidate of Biology<sup>1</sup>Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia<sup>2</sup>Novokuznetsk Institute (branch) of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russia

Key words: poplar, hybridization, hybrid populations, age structure, dynamics, morphometry.

Abstract. *P. × jrtyschensis* is widely-spread natural hybrid in geographic ranges *P. laurifolia* Ledeb. and *P. nigra* L. in Altai-Sayany highlands. In the basin of Tom it is observed sporadically in mixed timber stands of

parental generations. Sometimes, it makes populations of hybrid habitual area appeared due to natural and anthropogenic factors. The first ones appear in the bottomland as a result of catastrophes caused by river-bed evolution. In some years, snow and icy floods result in destruction of vegetative ground cover and therefore natural hybrid populations. Their origin is cyclic and relates to hydrological water regimes. Anthropogenic populations appear within and outside the bottomland due to human economic activity that results in destruction of vegetative ground cover. Population age that is defined by means of the number of rings on tree trunks, doesn't allow to date poplar planting on the sediments situated near a river channel. It defines the time when its growth is getting from bushy to tree one. It also shows that in spite of annual poplar bearing, the conditions for successful mass colonization of the sediments situated near a river channel appear approximately once every 10 years in the basin of Tom. The age of hybrids in natural populations exceeds 30 years whereas their number is reducing. This reflects the effect of natural selection in natural conditions that results in elimination of hybrids as they cannot compete with parental varieties. Variation of morphometric parameters of *P. × jrtyshensis* leaves in natural conditions is not high in spite of dominance of intermediary forms as they are closer to one of the parents. In anthropogenic populations selection impact is low, variation is higher, forms are of different age and quality according to morphology of leaves. Therefore anthropogenic hybrid areas are significant for selecting valuable forms of spontaneous hybrids. In natural and anthropogenic populations, hybrids turn to the *P. laurifolia* side.

Естественные гибриды, возникшие в результате спонтанного скрещивания в природных условиях, представляют важный исходный материал для отбора и селекции ценных форм древесных растений. Гибридизация между отдельными видами рода *Populus* широко распространена в природе, что приводит к возникновению многочисленных естественных гибридных зон [1–5]. *P. nigra* (секция Aigeiros), имеет обширный евросибирский ареал. Это равнинный вид, предпочитающий влажные песчаные, супесчаные и иловатые почвы [6]. *P. laurifolia* (секция Tasmahaca) произрастает главным образом в Алтае-Саянской горной стране и на юге Средней Сибири [7, 8]. Это горно-долинный вид, предпочитающий гравийно-валунные аллювиальные отложения. В бассейне р. Томи они часто образуют смешанные насаждения, цветут и плодоносят почти одновременно с мая по июнь. Морфологически они хорошо отличаются друг от друга по многочисленным признакам листьев, побегов, почек и плодов [9]. В зоне совместного произрастания происходит процесс их естественной гибридизации с образованием гибридного вида *P. × jrtyshensis* [10].

Тополь иртышский распространен в местах наложения ареалов родительских видов в Алтае-Саянской горной стране [3, 9]. В бассейне Черного Иртыша *P. × jrtyshensis* часто образует крупные насаждения, в которых отсутствуют родительские виды [3]. В пойме Томи он распространен в основном единично в составе смешанных насаждений *P. nigra* и *P. laurifolia* и хорошо идентифицируется по ряду морфологических признаков [9].

На отдельных участках бассейна реки *P. × jrtyshensis* встречается стабильно и в значитель-

ном количестве. В ходе полевых исследований 2015–2016 гг. авторы выявили три таких местонахождения. Поскольку данных о популяциях этого вида в Сибири нет, то целью настоящего исследования явилось изучение гибридных популяций и изменчивости морфометрических признаков, важных при идентификации *P. × jrtyshensis*.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для сравнения популяционной изменчивости морфометрических признаков гибридов с *P. nigra* и *P. laurifolia* использовались их одновидовые популяции.

Сбор гербарного материала проводился только с репродуктивно зрелых деревьев. С южной стороны средней части кроны отбирали по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев для исследования индивидуальной изменчивости и 50 для оценки варьирования в пределах кроны модельного дерева. Объем выборки определен при исследовании изменчивости признаков у *P. laurifolia* [8]. Использовались листья только со средней части укороченных побегов. Поскольку тополи часто образуют клоны, то для исключения попадания в выборку идентичных генотипов отбирали деревья на удалении друг от друга не менее чем на 15–20 м (табл. 1).

На каждом листе были обследованы морфометрические признаки, представленные на рис. 1.

Измерения основных морфометрических признаков проводились с помощью программы Axio Vision 4.8.2. Всего было выполнено около 8 тыс. измерений.

Участки сбора полевого материала  
The plots of collecting the field material

Популяции	Координаты	Вид	Количество исследованных особей
Майзас	53°37'N 88°12'E	<i>P. × jrtyschensis</i>	39
Новокузнецк	53°49'N 87°07'E	<i>P. × jrtyschensis</i>	23
Верхняя Терсь	54°13'N 87°39'E	<i>P. × jrtyschensis</i>	10
Швейник	53°48'N 87°28'E	<i>P. nigra</i>	30
Средняя Маганакова	54°19'N 87°58'E	<i>P. laurifolia</i>	30

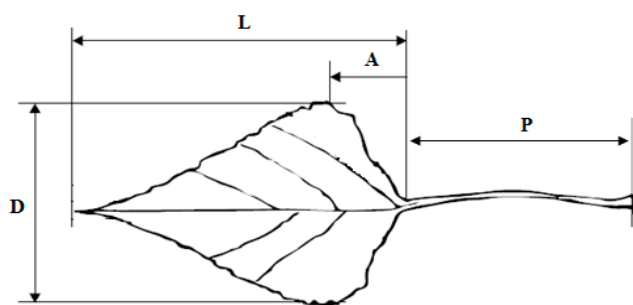


Рис. 1. Измеренные признаки листа:

основные: L – длина листовой 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

Measured parameters of a leaf

maik: L – length of the leaf (mm); D – maximum width of the leaf (mm); P – length of footstalk (mm); A – space between the widest part of the leaf and the leaf base (mm); derivatives: P/L – length of footstalk / length of the leaf; D/L – maximum width of the leaf / length of the leaf; A/L – space between the widest part of the leaf and the leaf base / length of the leaf

Для оценки изменчивости морфометрических признаков листа с каждого изученного дерева рассчитывали основные параметры описательной статистики: среднюю арифметическую ( $\bar{x}$ ), ее ошибку (m), максимальное и минимальное значение, стандартное отклонение ( $\sigma$ ) и коэффициент вариации ( $C_v, \%$ ). При статистической обработке данных использовали двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) и метод главных компонент. Графическое представление и статистическую обработку всех полученных данных проводили с помощью программ Microsoft Office Excel и SPSS 23,0. Оценку уровней изменчивости признаков осуществляли по эмпирической шкале С. А. Мамаева [11].

Для выявления возрастной структуры гибридных популяций со всех особей *P. × jrtyschensis* с помощью возрастного бура были отобраны

и изучены керны древесины. Отбор и исследование кернов проводили согласно рекомендациям С. Г. Шиятова и др. [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Особенности гибридных популяций.** Как мы уже отмечали, в естественных насаждениях бассейна р. Томи гибриды обычно встречаются спорадично, больше их наблюдается в беспокровных топольниках (1–15 лет) и жердняках (20–35 лет), в зрелых (свыше 40 лет) отмечены только единичные особи. Последнее свидетельствует о меньшей устойчивости *P. × jrtyschensis* к действию естественного отбора в условиях природной среды [9]. Гибриды не могут успешно конкурировать с *P. nigra* и *P. laurifolia*, поэтому возникновение популяций *P. × jrtyschensis* в бассейне р. Томи, на наш взгляд, обусловлено появлением «гибридных местообитаний». Последние в изученном районе могут возникать как вследствие природных процессов, так и антропогенных нарушений [13]. Проведенные исследования позволили выявить два таких природных местонахождения: в окрестностях пос. Майзас (р. Томь) и пос. Осинное Плесо (р. Верхняя Терсь). К антропогенной гибридной популяции относится новокузнецкая.

Исследованные природные популяции находятся в зоне совместного произрастания родительских видов. Наиболее крупная гибридная майзасская популяция (n=39) располагается на острове, который представляет собой останец обтекания на месте спрямления меандра в устье р. Майзас. Его поверхность пересечена многочисленными переливными ложбинами, на бровках которых произрастают гибриды и родительские виды тополя, а большая часть острова занята пойменными лугами. Последние обычно сменяют топольники в пойме р. Томи в ходе сукцессии. Особи *P. nigra* и *P. laurifolia* на этом острове

встречаются примерно в равном количестве. Они образуют разновозрастные смешанные насаждения либо одновидовые клоны. Последние особенно характерны для тополя лавролистного. Возраст особей *P. × jrtyschensis* не превышает 30 лет и они приурочены преимущественно к жерднякам.

От коренного берега остров отделен протокой. В устье р. Майзас располагается несколько мелких островов – осередков. В период весенних паводков протока часто забивается льдом и благодаря эффекту подпруживания за ледяной плотиной уровень воды возрастает настолько, что она вынуждена течь по пойме. На площадке пойменной террасы паводковые потоки формируют переливные ложбины стока. В результате разрушения сложившегося почвенно-растительного покрова формируются участки оголенного субстрата, пригодные для заселения тополем. Но экологически они не являются аналогами прирусловой отмели и служат «гибридными местообитаниями», т.е. участками, где особи *P. nigra* и *P. laurifolia* не имеют конкурентных преимуществ перед *P. × jrtyschensis*, поскольку они выше и суше по сравнению с отмелями и отличаются по составу аллювия. Почти равное соотношение особей родительских видов и их одновременное цветение способствуют довольно массовой гибридизации в этом районе.

Гибридная популяция Верхней Терси самая маленькая из исследованных ( $n=10$ ) и также приурочена к острову-осередку, прорезанному многочисленными переливными ложбинами. Разновозрастные топольники образованы преимущественно *P. laurifolia*, а *P. nigra* встречается единично. Особи *P. × jrtyschensis* произрастают на бровках ложбин одиночно либо образуют небольшие клоны в жердняках.

Антропогенные «гибридные местообитания» возникают как в пойме, так и за ее пределами вследствие хозяйственной деятельности человека, приводящей к разрушению почвенно-растительного покрова. Новокузнецкая популяция располагается на коренных берегах Томи, территория которых подвергалась значительной антропогенной трансформации: прокладка дорог, снятие грунта и т.д. В насаждениях преобладает *P. nigra*, *P. laurifolia* был отмечен единично, в виде отдельного клона. Возраст гибридов варьирует от 18 до 50 лет. Они встречаются чаще всего в виде довольно крупных клонов (рис. 2).

Возрастной состав популяций, определенный по годичным кольцам стволов деревьев, не позволяет точно датировать время поселения особей

тополя на прирусловых отложениях. Молодые насаждения ежегодно и сильно повреждаются в период половодья. Особи наклонены по направлению движения воды и льда. У многих из них нижняя часть стволика вместе с частью боковых побегов в течение ряда лет засыпается аллювием. Это приводит к образованию небольших естественных клонов. На этом этапе развития тополи приобретают кустовидную форму. Высота их в 5-летнем возрасте составляет 0,5–1,5, в 10-летнем – 3–3,5 м. Глубина погружения в аллювий достигает 0,7 м. По мере его накопления воздействие половодья снижается, и часть стволиков превращаются в деревья. Поэтому возраст, определенный по годичным кольцам, маркирует именно этот момент.

Тем не менее возрастной состав изученных популяций отражает динамику их формирования.

Несмотря на ежегодное и обильное плодоношение видов *Populus*, условия для надежного закрепления семян на прирусловых отмелях возникают не каждый год. Это в значительной степени зависит от климатических условий и динамики русловых процессов. Оптимальные сочетания факторов среды для массового успешного заселения возникают раз 10–20 лет [14]. Появление природных «гибридных местообитаний» является следствием катастрофических нарушений почвенно-растительного покрова из-за заторов, вызванных снежно-ледовыми паводками. Ледовые заторы на р. Томи наблюдаются в среднем 1 раз в 5–10 лет [15]. Эта цикличность хорошо прослеживается в майзасской популяции *P. × jrtyschensis*, где все особи разделились на две возрастные группы: 18–21 и 29–31 год. На рис. 2 видно также сокращение количества особей гибридов с возрастом. Отсутствие более старых деревьев можно объяснить, с одной стороны, элиминацией гибридов под действием естественного отбора, а с другой – отсутствием здесь ранее «гибридных местообитаний».

В популяции Верхней Терси все гибриды оказались в одной возрастной группе (18–19 лет). В ходе полевых исследований, мы не обнаружили более молодых гибридных растений. Река Верхняя Терсь типично горная и отличается очень высокой динамикой русловых процессов. Преобладание гравийно-валунного аллювия создает оптимальные условия для *P. laurifolia*. Поэтому естественный отбор здесь приводит к выпадению не только семян гибридов, но и *P. nigra*. Условия для успешного поселения единичных особей *P. × jrtyschensis* возникают очень редко, и живут они недолго.

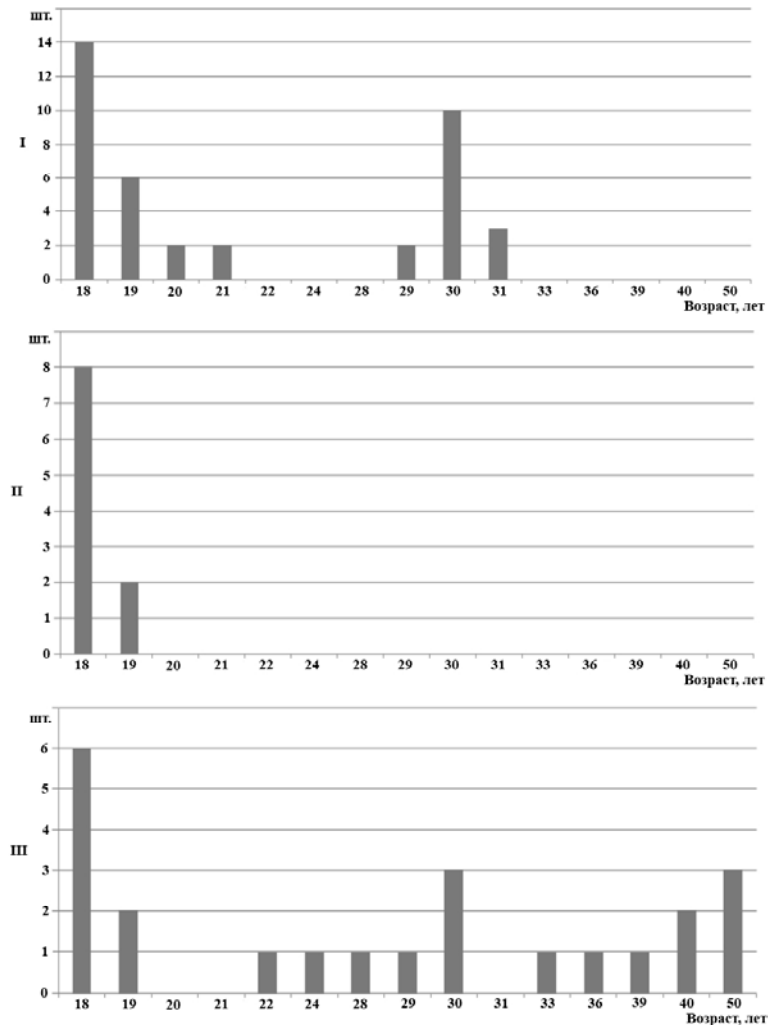


Рис. 2. Возрастная структура популяций *P. × jrtyschensis*:

I – Майзас; II –Верхняя Терсь; III – Новокузнецк

Age structure of populations *P. × jrtyschensis*:

I – Maizas; II –Verhnyaya Ters; III – Novokuznetsk

Возрастной состав антропогенной новокузнецкой популяции отражает относительно низкое давление отбора на гибриды. Они представлены деревьями разных возрастов и наблюдается лишь частичное снижение их количества с возрастом.

**Количественные признаки.** Мемерную (внутрикронную) изменчивость оценивали на выборках трех деревьев из каждой популяции по 50 листьев на особь. Изменчивость морфометрических признаков листа в кроне модельных деревьев на укороченных побегах была небольшой (табл. 2).

Таблица 2

Изменчивость показателей листьев укороченных побегов в кроне модельных деревьев (MD)  
Variation of leaf parameters of shortened shoots in the crown of experimental trees (MD)

Показатель	MD	L, мм	D, мм	P, мм	A, мм	P/L	D/L	A/L
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus nigra</i> (одновидовая популяция Швейник)								
$\bar{x} \pm m$	3	92,10 ± 1,44	62,10 ± 1,52	41,20 ± 0,72	23,60 ± 0,51	0,44 ± 0,01	0,67 ± 0,01	0,25 ± 0,01
	7	78,60 ± 0,87	52,40 ± 0,82	43,60 ± 0,92	21,20 ± 0,32	0,55 ± 0,01	0,66 ± 0,01	0,26 ± 0,01
	30	88,20 ± 1,68	65,50 ± 1,29	48,50 ± 1,31	25,20 ± 0,41	0,55 ± 0,01	0,74 ± 0,01	0,28 ± 0,01
lim	3	83-100	53-77	35-40	20-26	0,38-0,51	0,63-0,77	0,23-0,31
	7	75-86	48-62	39-50	20-24	0,51-0,66	0,61-0,72	0,25-0,28
	30	80-102	57-76	40-55	22-28	0,44-0,65	0,68-0,81	0,24-0,31

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cv, %	3	6,11	9,51	6,74	8,38	6,81	4,47	4,01
	7	4,31	6,12	8,18	5,94	7,27	3,03	3,84
	30	7,41	7,64	10,43	6,23	10,91	6,75	3,57
<i>P. x jrtyschensis</i> (гибридная популяция Майзас)								
$\bar{x} \pm m$	40	81,70 ± 1,64	56,90 ± 1,56	43,60 ± 1,29	27,20 ± 0,61	0,53 ± 0,01	0,69 ± 0,01	0,33 ± 0,01
	50	106,30 ± 1,80	65,20 ± 1,32	41,50 ± 1,17	34,80 ± 0,77	0,39 ± 0,01	0,61 ± 0,01	0,32 ± 0,01
	72	103,80 ± 2,20	64,40 ± 1,09	44,20 ± 1,21	35,10 ± 0,86	0,42 ± 0,01	0,62 ± 0,01	0,33 ± 0,01
lim	40	74-94	46-66	35-52	24-32	0,37-0,62	0,57-0,76	0,29-0,38
	50	97-125	56-72	30-48	29-40	0,31-0,49	0,54-0,72	0,29-0,35
	72	89-116	60-72	36-56	30-44	0,36-0,48	0,57-0,67	0,31-0,37
Cv, %	40	7,77	10,63	11,51	8,71	11,32	7,24	6,06
	50	6,82	7,88	10,98	8,64	10,25	6,55	3,12
	72	8,41	6,56	10,54	9,51	7,14	6,06	6,06
<i>P. x jrtyschensis</i> (гибридная популяция Новокузнецк)								
$\bar{x} \pm m$	1	124,40 ± 1,82	84,30 ± 1,68	70,80 ± 2,03	41,50 ± 0,55	0,57 ± 0,01	0,68 ± 0,01	0,33 ± 0,01
	4	76,90 ± 1,13	55,10 ± 1,06	33,60 ± 1,15	20,80 ± 0,77	0,43 ± 0,01	0,71 ± 0,01	0,27 ± 0,01
	14	108,60 ± 1,65	70,90 ± 1,16	50,10 ± 1,28	30,80 ± 0,47	0,46 ± 0,01	0,65 ± 0,01	0,28 ± 0,01
lim	1	115-136	75-96	58-87	38-45	0,46-0,66	0,57-0,72	0,29-0,37
	4	70-84	48-62	28-42	16-24	0,34-0,58	0,66-0,76	0,21-0,33
	14	96-118	66-80	42-58	28-34	0,42-0,53	0,61-0,71	0,25-0,33
Cv, %	1	5,71	7,74	11,14	5,21	8,77	5,88	6,06
	4	5,71	7,49	13,33	14,47	13,95	11,11	4,22
	14	5,93	6,37	9,94	5,91	6,52	3,07	3,57
<i>P. laurifolia</i> (однови́дная популяция Средняя Маганакова)								
$\bar{x} \pm m$	2	103,60 ± 1,00	54,30 ± 0,77	34,30 ± 0,91	41,50 ± 0,43	0,33 ± 0,01	0,52 ± 0,01	0,40 ± 0,01
	3	111,00 ± 1,50	63,00 ± 0,84	47,00 ± 1,36	38,00 ± 0,71	0,42 ± 0,01	0,57 ± 0,01	0,34 ± 0,01
	5	96,70 ± 1,28	51,90 ± 0,77	35,20 ± 0,78	33,90 ± 0,41	0,36 ± 0,01	0,53 ± 0,01	0,35 ± 0,01
lim	2	84-118	42-67	21-50	33-49	0,20-0,44	0,44-0,59	0,34-0,46
	3	90-135	52-76	28-70	25-48	0,31-0,61	0,49-0,68	0,28-0,40
	5	77-119	43-68	25-48	29-42	0,27-0,44	0,45-0,60	0,30-0,42
Cv, %	2	7,21	10,11	18,72	7,41	15,12	5,73	5,01
	3	9,62	9,52	20,51	13,22	14,31	7,01	5,81
	5	9,41	10,51	15,72	8,41	11,12	5,61	5,72

У *P. x jrtyschensis* в природных популяциях она оказалась сходной с *P. nigra*, и большинство признаков варьировало на очень низком и низком уровнях. В антропогенной новокузнецкой популяции у отдельных моделей наблюдается средний уровень изменчивости по ряду признаков (табл. 3).

В целом по коэффициенту вариации исследованных признаков модели расположились в следующем порядке: *P. nigra* < *P. x jrtyschensis* < *P. laurifolia*.

Оценка отличий особей *P. x jrtyschensis* от родительских видов показала, что во всех популяциях гибриды достоверно отличаются от них по большинству признаков, кроме длины черешка (P), и для популяции Новокузнецка – максимальной ширины листовой пластинки (D). В популяциях Новокузнецк и Верхняя Терсь гибриды не отличаются от *P. nigra* по длине листовой пластинки (L). По максимальной ширине листо-

Таблица 3

**Отличия *P. x jrtyschensis* в гибридных популяциях от родительских видов по результатам дисперсионного анализа**  
**The results of dispersive analysis and differences of *P. x jrtyschensis* in hybrid populations from the parental ones**

Признак	Популяция Майзас				Популяция Новокузнецк				Популяция Верхняя Терсь			
	с <i>P. nigra</i>		с <i>P. laurifolia</i>		с <i>P. nigra</i>		с <i>P. laurifolia</i>		с <i>P. nigra</i>		с <i>P. laurifolia</i>	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
L	35,330**	0,000	48,880**	0,000	2,810**	0,100	29,880**	0,000	0,060	0,804	81,160**	0,000
D	8,680**	0,004	0,860	0,357	0,270	0,605	0,340	0,562	2,530	0,120	9,130**	0,004
P	0,300	0,581	0,990	0,321	0,010	0,931	0,030	0,862	1,380	0,246	2,040	0,161
A	199,760**	0,000	54,000**	0,000	17,660**	0,000	61,360**	0,000	15,880**	0,000	99,550**	0,000
P/L	36,410**	0,000	16,820**	0,000	5,850**	0,019	27,730**	0,000	3,050*	0,089	31,660**	0,000
D/L	16,500**	0,000	112,920**	0,000	3,310**	0,074	39,530**	0,000	11,340**	0,002	5,040**	0,031
A/L	125,050**	0,000	8,250**	0,005	30,370**	0,000	63,870**	0,000	14,510**	0,000	41,070**	0,000

\* P < 0,05; \*\* P < 0,01.

вой пластинки (D) не наблюдается достоверных отличий гибридов от *P. laurifolia* в популяции Майзас и *P. nigra* – в популяции Верхняя Терсь (см. табл. 3).

Внутрипопуляционную изменчивость оценивали на выборках по 30 деревьев на популяцию, 15 листьев на особь. Почти по всем морфометрическим признакам гибриды занимают промежуточное положение (табл. 4).

Минимальные показатели в новокузнецкой популяции гибридов по признаку D/L оказались более низкими по сравнению с *P. nigra* и *P. laurifolia*.

В популяции *P. nigra* наблюдался низкий и средний уровень изменчивости (9,72–17,13%), у *P. laurifolia* по большинству признаков – средний. Уровни изменчивости в природных популяциях *P. × jrtyschensis* сходны с *P. nigra*, в новокузнецкой популяции они оказались значительно выше.

Таблица 4

Изменчивость морфометрических признаков по популяциям  
Variation of morphometric parameters in populations

Признак	<i>P. × jrtyschensis</i>						<i>P. nigra</i>		<i>P. laurifolia</i>	
	Популяция Майзас (n=585)		Популяция Новокузнецк (n=345)		Популяция Верхняя Терсь (n=150)		Популяция Швейник (n=450)		Популяция Средняя Маганаква (n=450)	
	$\bar{x} \pm m$ min–max $\pm \sigma$	Cv,%	$\bar{x} \pm m$ min–max $\pm \sigma$	Cv,%	$\bar{x} \pm m$ min–max $\pm \sigma$	Cv,%	$\bar{x} \pm m$ min–max $\pm \sigma$	Cv,%	$\bar{x} \pm m$ min–max $\pm \sigma$	Cv,%
L	92,70 ± 0,51 65–125 12,26	13,22	86,90 ± 1,11 52–142 20,68	23,79	80,30 ± 0,63 65–101 7,77	9,67	79,70 ± 0,44 56–106 9,48	11,89	108,90 ± 0,60 73–152 13,90	12,80
D	62,50 ± 0,35 42–90 8,48	13,56	59,10 ± 0,83 28–98 15,42	26,09	53,80 ± 0,51 42–72 6,17	11,46	57,50 ± 0,39 38–80 8,41	14,62	62,40 ± 0,40 41–102 10,20	16,40
P	40,10 ± 0,31 24–70 7,44	18,55	41,10 ± 0,71 20–87 13,12	31,92	38,60 ± 0,52 24–54 6,45	16,71	40,90 ± 0,33 25–64 7,01	17,13	41,50 ± 0,50 20–70 9,60	23,20
A	31,80 ± 0,18 23–48 4,47	14,05	27,10 ± 0,37 16–34 6,88	25,38	24,80 ± 0,26 16–34 3,26	13,14	21,70 ± 0,13 15–30 2,92	13,45	38,90 ± 0,30 22–61 6,40	16,50
P/L	0,43 ± 0,002 0,29–0,68 0,06	13,95	0,47 ± 0,004 0,25–0,75 0,08	17,02	0,48 ± 0,005 0,29–0,75 0,06	12,50	0,51 ± 0,003 0,34–0,86 0,08	15,68	0,38 ± 0,003 0,20–0,70 0,07	18,40
D/L	0,67 ± 0,002 0,52–0,89 0,06	8,95	0,68 ± 0,005 0,28–0,94 0,10	14,71	0,67 ± 0,005 0,53–0,81 0,06	8,95	0,72 ± 0,003 0,54–0,95 0,07	9,72	0,57 ± 0,003 0,36–0,77 0,07	12,30
A/L	0,34 ± 0,001 0,25–0,45 0,03	8,82	0,31 ± 0,001 0,21–0,41 0,03	9,67	0,31 ± 0,002 0,22–0,39 0,03	9,67	0,27 ± 0,001 0,16–0,38 0,03	11,11	0,35 ± 0,001 0,23–0,46 0,03	8,50

Анализ изученных гибридных популяций методом главных компонент показал, что во всех случаях наблюдается подразделение на три группы: две представлены родительскими видами и одна *P. × jrtyschensis* (рис. 3).

При этом основная масса гибридов занимает промежуточное положение по сравнению с *P. nigra* и *P. laurifolia*. В майзасской популяции наблюдается явная асимметрия в сторону последнего вида. Эта тенденция просматривается при анализе всего гибридного комплекса бассейна р. Томи.

В каждой из исследованных популяций *P. × jrtyschensis* имеются свои морфологические особенности (рис. 4).

Так, в популяции Верхней Терси листья гибридов морфологически схожи с *P. nigra*, у них часто

наблюдается удлинненно остроконечная верхушка и округленно-клиновидное основание листовой пластинки. В майзасской популяции морфология листа *P. × jrtyschensis* ближе к *P. laurifolia*. Верхушка пластинки часто заостренная, основание округлое либо округленно-клиновидное. В популяции Новокузнецка наблюдается широкий спектр форм листовой пластинки. Тем не менее в целом по сочетанию качественных и количественных признаков гибриды уклоняются к *P. laurifolia*.

Большая изменчивость гибридов в антропогенной новокузнецкой популяции, на наш взгляд, подтверждает более низкое давление естественного отбора по сравнению с природными популяциями. В последних значительная часть гибридов выбраковывается под жестким действием абиоген-

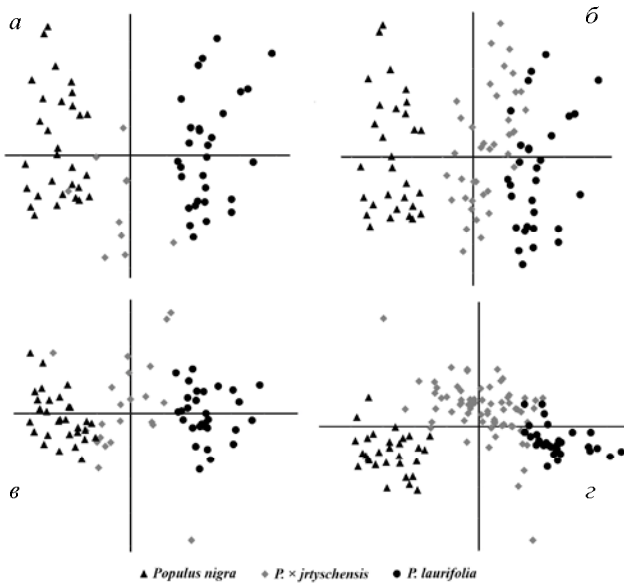


Рис. 3. Распределение гибридов по морфологическим признакам в факторном пространстве популяций: а – Верхняя Терсь; б – Майзас; в – Новокузнецк; г – гибридный комплекс бассейна р. Томи

Distribution of hybrids on morphological parameters in the factor space of populations: a – Verkhnyaya Ters; b – Maizas, c – Novokuznetsk; d – hybrid complex of the Tom basin

ных факторов – гидрологического режима и эрозионно-аккумулятивной деятельности реки, а также в результате конкуренции с особями родительских видов. На антропогенно нарушенных участках возможности для выживания разновозрастных и «разнокачественных» гибридов выше. Поэтому антропогенные «гибридные местообитания» представляют значительный интерес для отбора в культуру ценных форм спонтанных гибридов.

### ВЫВОДЫ

1. *P. x jrtyschensis* в бассейне р. Томи встречается единично, но иногда образует популяции, приуроченные к «гибридным местообитаниям», возникновение которых связано с природными и антропогенными факторами.

2. Возрастной состав популяций отражает периодичность возникновения условий для массового поселения тополя и степень давления естественного отбора.

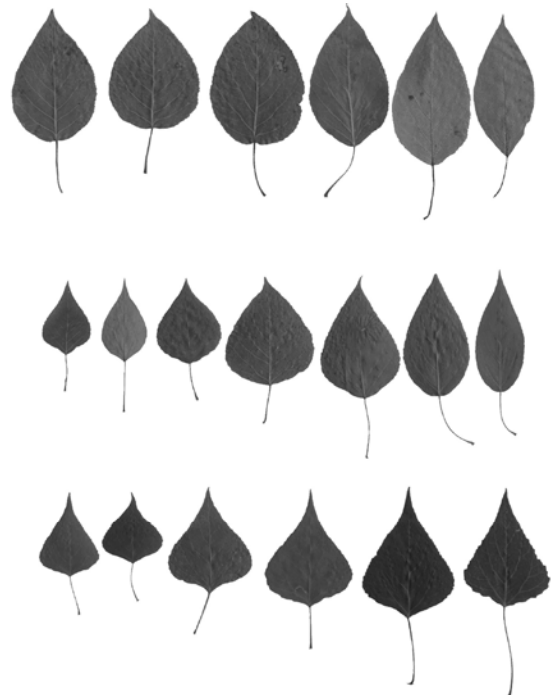


Рис. 4. Листья *P. laurifolia* (верхний ряд), *P. x jrtyschensis* (средний ряд) и *P. nigra* (нижний ряд)  
Leaves *P. laurifolia* (upper line), *P. x jrtyschensis* (middle line) and *P. nigra* (low line)

3. Уровни изменчивости морфометрических признаков листа *P. x jrtyschensis* в природных популяциях ниже, чем в антропогенных, и последние представляют значительный интерес для отбора в культуру ценных форм спонтанных гибридов.

4. Комплексный анализ морфологических признаков листьев и побегов *P. nigra*, *P. laurifolia* и их естественных гибридов в пойме р. Томи показал, что наблюдаемая гибридизация носит односторонний, асимметричный характер, гибриды уклоняются в сторону тополя лавролистного. Несмотря на длительность протекающей гибридизации в пойме р. Томи *P. nigra* и *P. laurifolia* хорошо различаются.

**Благодарность.** Авторы благодарны сотрудникам Западно-Сибирского филиала Института леса СО РАН В.В. Тарakanову и Г.С. Тарану, принявшим участие в полевых исследованиях и обсуждении результатов.

### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Floate K.D. Extent and patterns of hybridization among the three species of *Populus* that constitute the riparian forest of southern Alberta, Canada // *Can. J. Bot.* – 2004. – N. 82. – P. 253–264.
2. Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars / S.L. Thompson, M. Lamothe, P.G. Meirmans [et al.] // *Mol. Ecol.* – 2010. – N. 19. – P. 132–145.



3. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species / D. Jiang, J. Feng, M. Dong [et al.] // *Plant Biol.* – 2016. – N. 16(1). – P. 88–99.
4. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility / Y.F. Zeng, J.G. Zhang, A.G. Duan, B. Abuduhamiti // *Sci. Rep.* – 2016. – N. 6. – P. 377–389.
5. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand / A.D. Roe, C.J. MacQuarrie, M.C. Gros-Louis [et al.] // *Ecol. Evol.* – 2014. – N. 4(9). – P. 1629–47.
6. Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. – Новосибирск: Гео, 2007. – 121 с.
7. Бакулин В.Т. Тополь лавролистный. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, фил. Гео, 2004. – 123 с.
8. Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окрасу коры, в бассейне реки Томи // *Вест. НГАУ.* – 2017. – № 1. – С. 93–106.
9. Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме реки Томи // *Сиб. лесн. журн.* – 2016. – № 5. – С. 55–62.
10. Таран Г.С., Климов А.В., Прошкин Б.В. О тополевых лесах верхнего течения реки Томи (Кемеровская область, Россия) // *Вестн. КрасГАУ.* – 2016. – № 11. – С. 152–157.
11. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). – М.: Наука, 1972. – 284 с.
12. Методы дендрохронологии. Ч. I: Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учеб.-метод. пособие / С.Г. Шиятов, Е.А. Ваганов, А.В. Кирдянов [и др.]. – Красноярск: КрасГУ, 2000. – 80 с.
13. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L. / D. Corenblit, J. Steiger, E. González [et al.] // *Earth Surface Processes and Landforms.* – 2014. – P. 546–563.
14. Braatne J.H., Rood S.B., Heilman P.E. Life history, ecology, and conservation of riparian cottonwoods in North America // *Biology of Populus.* – Ottawa: NRC Research Press, 1996. – P. 57–58.
15. Чалов Р.С., Плескевич Е.М., Баула В.А. Русловые процессы и водные пути на реках Обского бассейна. – Новосибирск: РИПЭЛ плюс, 2001. – С. 300.

#### REFERENCES

1. Floate K. D., *Can. J. Bot.*, 2004, No. 82, pp. 253–264.
2. Thompson S. L., Lamothe M., Meirans P. G., *Mol. Ecol.*, 2010, No. 19, pp. 132–145.
3. Jiang D., Feng J., Dong M., *Plant Biol.*, 2016, No. 16 (1), pp. 88–99.
4. Zeng Y. F., Zhang J. G., Duan A. G., *Sci. Rep.*, 2016, No. 6, pp. 377–389.
5. Roe A. D., MacQuarrie C. J., Gros-Louis M. C., *Ecol. Evol.*, 2014, No. 4 (9), pp. 1629–47.
6. Bakulin V. T. *Topol chernyj v Zapadnoj Sibiri* (Poplar sweet in Siberia), *Novosibirsk, Geo*, 2007, 121 p. (In Russ.)
7. Bakulin V. T., *Topol lavrolistnyj* (Poplar laurifolia in Siberia) *Novosibirsk: Geo*, 2004, 123 p. (In Russ.)
8. Proshkin B. V., Klimov A. V., *Vest. NGAU*, 2017, No. 1, pp. 93–106. (In Russ.)
9. Klimov A. V., Proshkin B. V., *Sibirskij lesnoj zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science), 2016, No. 5, pp. 55–62. (In Russ.)
10. Taran G. S., Klimov A. V., Proshkin B. V. *Vest. KrasGAU*, 2016, No. 11, pp. 152–157. (In Russ.)
11. Mamaev S. A. *Formy vnutrividovoj izmenchivosti drevesnyh rastenij*, 1972, Moscow, Nauka, 284 p. (In Russ.)
12. Shiyatov S. G., Vaganov E. A., Kirdyanov A. V., *Metody dendrokronologii*, Krasnoyarsk, KrasGU, 2000, 80 p. (In Russ.)
13. Corenblit D., Steiger J., González E., *Earth Surface Processes and Landforms*, 2014, pp. 546–563.
14. Braatne J. H., Rood S. B., Heilman P. E., Stettler R. F., Bradshaw H. D. Jr., Heilman P. E., Hinckley T. M., (Eds.). *Biology of Populus*, Ottawa, NRC Research Press, 1996, pp. 57–58.
15. Chalov R. S., Pleskevich E. M., Baula V. A. *Ruslovyje protsessy i vodnye puti na rekakh Obskogo basseyna*, Novosibirsk, RIPEL plus. 2001, 300 p. (In Russ.)