

УДК 582.623.2:575.222.72 (571.17)

ГИБРИДИЗАЦИЯ ВИДОВ РОДА *POPULUS* L. СЕКЦИЙ *AIGEIRO*S LUNELL И *TACAMAHACA* MILL. В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

¹А.В. Климов, кандидат биологических наук²Б.В. Прошкин, аспирант³З.В. Андреева, доктор биологических наук¹Новокузнецкий (филиал) институт Кемеровского государственного университета, Новокузнецк, Россия²Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

E-mail: populus0709@mail.ru

Ключевые слова: тополь, гибридизация, классификация, культивары, качественные признаки, чистые виды, распространение

Реферат. Согласно современным представлениям, секция *Aigeiros* представлена тремя, а секция *Tacamahaca* – 12 видами. Естественная гибридизация между ними относительно свободно протекает в местах контакта ареалов, и к настоящему времени выявлено семь природных гибридов. Для территории Северной Америки, где ареалы черных и бальзамических тополей по большей части симпатрические, известно пять межсекционных гибридов. Природные гибридные зоны здесь хорошо изучены. На территории Азии выявлено только два межсекционных гибрида. Ареалы черных и бальзамических тополей в регионе преимущественно аллопатрические. Недостаточность информации о природных гибридных зонах связана со слабой их изученностью и отсутствием ясности в систематике, особенно среднеазиатских тополей. Проведенный анализ качественных морфологических признаков показывает, что виды секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* хорошо различаются по трем из рассмотренных признаков: типам побегов кроны, расположению генеративных почек и форме черешка. При морфологическом анализе растений гибридного происхождения следует уделять особое внимание дифференциации побегов. Дискобласты, характерные для секции *Tacamahaca*, всегда наследуются межсекционными гибридами, сохраняя их и при возвратных скрещиваниях с черными тополями. Вероятно, этот признак контролируется внеядерными генами. Даже при схожести листовой пластинки отдельных растений с черными тополями наличие развитых укороченных розеточных побегов позволяет легко выявить их гибридную природу. Важное значение имеют удлиненные порослевые побеги, особенно если родительские виды отличаются контрастностью по данному признаку. Виды с ребристыми побегами встречаются в обеих секциях, ребра не являются пробковыми выростами, а развиваются в результате деятельности апикальных меристем. Морфология черешка у гибридов может быть подходящим признаком для идентификации культиваров, но в природных гибридных зонах играет лишь вспомогательную роль. Значение остальных исследованных признаков зависит от конкретной комбинации скрещиваний в естественных гибридных зонах. Анализ морфологии *Populus* × *sibirica*, ошибочно отождествляемого с тополем бальзамическим, раскрывает его гибридную природу. Разработанный ключ для определения видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* и гибридов тополя в Западной Сибири может быть использован как для идентификации природных гибридов, культиваров, так и при отборе хозяйственно-ценных форм.

HYBRIDIZATION OF *POPULUS* L. SECTIONS *AIGEIRO*S LUNELL AND *TACAMAHACA* MILL. IN NATURE AND CROP

¹ Klimov A.V., Candidate of Biology² Proshkin B.V., PhD-student³ Andreeva Z.V., Dr. of Biological Sc.¹Novokuznetsk Institute (the branch) of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russia² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

Key words: poplar, hybridization, classification, cultivars species, qualitative features, pure species, dissemination.

Abstract. According to modern views, *Aigeiros* section is represented by 3 species and *Tacamahaca* section by 12 species. Natural hybridization between them occurs relatively free in the areas of contact, and at the present time there are seven natural hybrids identified. The authors observed 5 intersection hybrids on the territory of Northern America where areas of black and balsam poplars are mostly sympatric. Natural hybrid zones are well investigated there. The authors observed 2 intersection hybrids on the territory of Asia. Areas of black and balsam poplars in the region are mostly allopatric. Insufficient data on natural hybrid zones relates to their insufficient investigation and not clear systematics, especially systematics of middle Asian poplars. The analysis of qualitative morphological features shows that sections *Aigeiros* and *Tacamahaca* differ on 3 explored features: types of crown shoots, location of generative buds and the shape of the petiole. When carrying out morphological analysis of hybrid, it is necessary to pay attention to differentiation of shoots. Discoblasters, which are typical for *Tacamahaca* section, are always inherited by intersectional hybrids; these hybrids keep discoblasters in recurrent crosses with black poplars. This feature is probably controlled by extranuclear genes. The authors highlight that developed shortened rosette shoots contribute to identify easily the hybrid nature even when similarity of the leaf blade of individual plants with black poplars occurs. Elongated shoots are important, especially if the parent species differ in contrast on this feature. Species with ribbed shoots occur in both sections, the ribs are not cork growths, and develop as a result of the activities of apical meristem. The morphology of the petiole in hybrids can be a suitable feature for identification of cultivars, but in natural hybrid zones, it plays only supplementary role. The significance of other investigated features depends on the specific combination of crosses in natural hybrid zones. The developed key for determining the types of sections *Aigeiros* and *Tacamahaca* and poplar hybrids in Western Siberia can be used to identify natural hybrids and cultivars, and in selecting economically valuable forms.

Естественная межвидовая гибридизация довольно широко распространена в роде *Populus* [1, 2]. При этом она отличается при скрещивании видов внутри и между секциями [3]. Внутри секций гибридизация протекает симметрично и успешнее в силу их родства. Между видами, относящимися к различным секциям, она, как правило, либо невозможна, либо приводит к образованию маложизнеспособного потомства [4]. Только виды секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* относительно свободно скрещиваются в местах перекрывания их ареалов, несмотря на наличие механизмов репродуктивной изоляции [2, 3, 5, 6]. Исследования их гибридизации, как правило, затрагивают отдельные участки контакта ареалов на ограниченной территории. Природные гибридные зоны хорошо изучены в Северной Америке [1] и, напротив, очень слабо – на огромной территории Азии. В результате остается непонятной общая картина процессов гибридизации видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*.

Морфологические признаки гибридов и их отличия от родительских видов не анализировались на уровне рода, хотя именно они являются первостепенными при идентификации процессов гибридизации. В настоящее время потребность в данном исследовании значительно возрастает в связи с широким распространением тополя в культуре и довольно массовой антропогенной гибридизацией [2, 7, 8].

Цель данной работы – рассмотреть известные природные гибриды и некоторые культивары для уточнения признаков их морфологии и выявления закономерностей наследования признаков от родительских видов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализ изменчивости морфологических признаков, несмотря на бурное развитие методов молекулярной и биохимической генетики, остается по-прежнему актуальным [9]. Изучение морфологии естественных гибридов невозможно без знания внутривидовой изменчивости родительских видов [10–12]. Исследования полиморфизма, как правило, включают в себя анализ признаков, применяемых в систематике таксонов [13–15], поскольку они наиболее доступны для анализа и косвенно отражают генетическую структуру вида [16]. Поэтому использованные в настоящей работе признаки были отобраны на основе сведений различных авторов о классификации рода *Populus* и секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* [1, 6, 17–39]. Объем и трактовка видов указанных секций приводятся в соответствии с работами J.E. Eckenwalder [1, 27] и J.G. Isebrands, J. Richardson [6].

Для уточнения исследованных признаков авторами было проведено изучение фондов Гербария им. П. Н. Крылова (г. Томск) и коллекции дендрария Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск), Учебного ботанического сада Новокузнецкого института (филиала) Кемеровского государственного университета (г. Новокузнецк). Были обследованы зеленые насаждения городов Новокузнецка, Новосибирска, Бердска, Томска и топольники бассейна р. Томи. Исследования проводились с использованием сравнительно-морфологического метода. В пределах каждого таксона изучался комплекс качественных признаков, которые отбирались таким образом, чтобы они соответствовали критериям фена [9]. Из количественных признаков использовали только число створок плодов, поскольку это важный показатель идентификации видов и гибридов [12].

Для анализа *P. × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov в пределах отмечен-

ных выше городов было обследовано по 30 особей разного пола.

В настоящей работе не использовались параметры формы листовой пластинки (за исключением *P. × sibirica*), так как они наиболее полно отражаются морфометрическими показателями, последние, однако, исследованы недостаточно и не у всех видов.

К сожалению, мы не смогли уделить должного внимания признакам генеративных органов видов и гибридов, поскольку данные о таких параметрах, как количество тычинок, морфология пестичных цветков, приводимые в различных литературных источниках, часто неполные и нередко противоречивые, что, безусловно, в значительной степени связано с кратким периодом возможного их изучения.

Напротив, детально были рассмотрены морфология и дифференциация побегов, расположение генеративных почек, особенности черешка, плодов и опушение органов (табл. 1).

Таблица 1

Качественные признаки, применяемые в систематике рода *Populus* L.
Qualitative features that are applied in systematics of *Populus* L.

Признаки	Качественные признаки и фены
Габитуальные	Форма кроны
Морфология побегов	Форма поверхности удлинённых (порослевых) побегов, типы побегов кроны, форма поверхности удлинённых побегов кроны, опушение побегов
Морфология листа	Разнолистность удлинённых и укороченных побегов, железки в основании листовой пластинки, форма и опушение черешка
Генеративные	Расположение генеративных почек, опушение коробочек

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*. Секция *Aigeiros*, согласно современным представлениям, включает в себя три вида [1] (табл. 2): *P. nigra*, широко распространенный в Евразии от атлантического побережья Европы до Западного Китая, *P. deltoides* и *P. fremontii* – североамериканские представители секции.

Секция *Tacamahaca* насчитывает 12 видов, распространенных в Азии и Северной Америке (см. табл. 2) [1, 6]. Наибольшее количество таксонов приурочено к Восточноазиатскому региону, что связано, с одной стороны, с пестротой природных условий, а с другой – с извечной проблемой систематики – понятием и трактовкой объема вида [40]. Многие из них являются близкородственными и морфологически слабо отличаются,

почему и не признаются некоторыми авторами как самостоятельные таксоны [30].

Формовое разнообразие по типам кроны у видов *Aigeiros* и *Tacamahaca* изучено неодинаково. Наиболее полно оно обследовано у видов, давно используемых в культуре – *P. nigra* и *P. simonii*. Применение этого признака как основного привело к описанию многих видов внутри *P. nigra*, которые в настоящее время рассматриваются как их формы [19–21, 28, 30, 41].

Для большинства видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* характерны цилиндрические порослевые побеги (табл. 3). Исключительно ребристые встречаются у некоторых бальзамических тополей (*P. laurifolia*, *P. szechuanica* и *P. yunnanensis*), ребристые и угловатые – у *P. simonii* и *P. trichocarpa*, ребристые и цилиндрические – у *P. angustifolia*. Среди черных тополей ребристость обычно хорошо выражена на порослевых побегах *P. deltoides*. Ребра у всех указанных видов нисходят по три от каждого

Таблица 2

Систематический состав и географическая локализация видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*
Systematic combination and geographical location of *Aigeiros* and *Tacamahaca* sections

Вид	Регион	Распространение
Секция <i>Aigeiros</i>		
<i>P. nigra</i> L.	Евразия	Европа, Сибирь (до Енисея), Средняя и Малая Азия, Восточный Казахстан, Западный Китай, Иран, Северная Африка
<i>P. deltoides</i> Bartr. ex Marsh.	Северная Америка	От восточного побережья США до Скалистых гор, Южная Канада
<i>P. fremontii</i> S. Watson	Северная Америка	Юго-запад США, Северная Мексика
Секция <i>Tacamahaca</i>		
<i>P. angustifolia</i> E. James	Северная Америка	С юга Канады до северной Мексики, горный запад
<i>P. balsamifera</i> L.	Северная Америка	Канада, Северные штаты США
<i>P. trichocarpa</i> Torrey & A. Gray	Северная Америка	Тихоокеанское побережье от Калифорнии до Аляски и смежные северо-западные территории
<i>P. laurifolia</i> Ledeb.	Северная Азия	Алтае-Саянская горная страна и юг Средней Сибири
<i>P. suaveolens</i> Fisch.	Северная Азия	Средняя и Восточная Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Северный Китай
<i>P. koreana</i> Rehd. in Journ.	Восточная Азия	Корейский полуостров, Северо-Восток Китая
<i>P. maximowiczii</i> A. Henry in Gard.	Восточная Азия	Японский архипелаг
<i>P. simonii</i> Carriere	Восточная Азия	Центральный и Восточный Китай, Корейский полуостров, Монголия
<i>P. cathayana</i> Rehder	Восточная Азия	Средняя Азия, Центральный и Восточный Китай
<i>P. szechuanica</i> C. K. Schneider in Sargent	Восточная Азия	Центральный и Южный Китай
<i>P. yunnanensis</i> Dode	Восточная Азия	Горные регионы Юга Китая
<i>P. ciliata</i> Wallich ex Royle	Южная Азия	Пакистан, Гималаи

листового рубца. Некоторые авторы отмечают, что они представляют собой пробковые выросты [34] и являются результатом работы феллогена. Однако, как показали проведенные авторами исследования, у *P. laurifolia*, *P. simonii*, *P. × jrtyschensis* и *P. × sibirica* ребра проявляются на побеге на ранних стадиях его внепочечного развития и формируются в результате работы апикальных меристем.

У видов секции *Tacamahaca* имеются специализированные укороченные побеги – дискобласты. Для них характерна практически полная редукция междоузлий и боковых вегетативных почек. Такой побег очень экономичен с точки зрения расхода пластических веществ и довольно долговечен. Все листья дискобластов закладываются в зимующих почках. Напротив, у видов секции *Aigeiros* дискобластов нет, и укороченные побеги представлены только лептобластами, которые занимают промежуточное положение между ауксибластами и дискобластами. У них сокращено число метамеров, но междоузлия, хотя и слабо развиты, обычно недолговечны [42].

Удлиненные побеги кроны, в отличие от порослевых, менее информативны для выявления видов, поскольку даже у видов с исключительно

ребристыми порослевыми побегами, например *P. laurifolia*, в кроне наблюдаются различные по форме ауксибласты.

Расположение генеративных почек на побеге обусловлено дифференциацией последних и также хорошо отличает виды секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* (табл. 3). У гибридов, как и у черных тополей, генеративные почки часто располагаются в нижней части ауксибластов кроны.

Железки в основании листовой пластинки отмечены только у трех североамериканских видов: *P. deltoides* (2–6), *P. trichocarpa* (1–2) и *P. balsamifera* (2–5).

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 [1, 39, 43].

У большинства видов указанных секций наблюдается в той или иной степени выраженности опушение побегов, черешков и коробочек (см. табл. 1). Резко выраженная разнолистность порослевых и укороченных побегов кроны также встречается и в той, и в другой секциях.

Таблица 3

Общая схема изменчивости видов *Populus* секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*
 General scheme of variation of *Populus* sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*

Показатели	Aigeiros			Tacamahaca											
	<i>P. nigra</i>	<i>P. deltoides</i>	<i>P. fremontii</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. suaveolens</i>	<i>P. cathayana</i>	<i>P. koreana</i>	<i>P. maximowiczii</i>	<i>P. ciliata</i>	<i>P. simonii</i>	<i>P. szechuanica</i>	<i>P. yunnanensis</i>	<i>P. angustifolia</i>	<i>P. balsamifera</i>	<i>P. trichocarpa</i>
Форма кроны															
раскидистая	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
колоновидная	+	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+
пирамидальная	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
зонтичная	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
плакучая	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Форма поверхности удлинённых (порослевых) побегов															
цилиндрическая	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-
угловатая	+	+	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+
ребристая	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+
Типы побегов кроны															
ауксибласты	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
лептобласты	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
дискобласты	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Форма поверхности удлинённых побегов кроны															
цилиндрическая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
угловатая	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-
ребристая	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-
Расположение генеративных почек															
в основании ауксибластов	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
на лептобластах	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
на дискобластах	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Опушение побегов															
голые	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
слабое	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	+
густое	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+
Разнолистность удлинённых и укорочённых побегов															
слабая	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-
умеренная	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+
резкая	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+
Железки в основании листовой пластинки															
нет	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
есть (2–6)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Форма черешка															
сплюснутый с боков, без желобка сверху	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
цилиндрический, с желобком сверху	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Опушение черешка															
голый	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+
опушенный	+	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	+
Количество створок коробочек															
2	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	-
3	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
4	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+
Опушение коробочек															
голые	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
опушенные	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+

Как отмечают М.В. Костина, И.А. Шанцер [39], в секциях *Aigeiros* и *Tacamahaca* могут быть виды с коробочками, вскрывающимися как двумя, так и тремя (реже четырьмя) створками. Исключительно двустворчатая коробочка характерна для *P. nigra* (*Aigeiros*), *P. angustifolia* и *P. balsamifera* (*Tacamahaca*). Наибольший полиморфизм по данному признаку наблюдается у ряда бальзамических тополей – *P. laurifolia*, *P. cathayana* и *P. koreana*.

Морфология естественных гибридов.

Естественные гибридные зоны обычно наблюдаются при контакте ареалов видов секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* [2, 25, 26, 34, 44–46]. Данных о них весьма мало для азиатского региона (табл. 4), что вполне объяснимо, так как секция *Aigeiros* здесь представлена одним *P. nigra*, ареал которого только на восточной окраине перекрывается с некоторыми бальзамическими тополями. С другой стороны, это связано и с крайне слабой изученностью этих зон.

В районах контакта ареалов *P. laurifolia* и *P. nigra* в пределах Алтае-Саянской горной страны довольно широко распространён их естественный гибрид *P. × jrtyschensis*. Обычно он встречается в смешанных насаждениях родительских видов в пойменных условиях и на антропогенно нарушенных участках вне поймы [12]. В Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая он встречается только в пойменных условиях и часто образует крупные чистые насаждения без примеси родительских видов [47].

P. × gansuensis считается естественным гибридом *P. simonii* и *P. nigra*, согласно данным F. Zhenfu et al. [32], он встречается в центральных районах провинции Ганьсу. Однако ареал тополя черного в Китае ограничен Синьцзянем, *P. simonii* в последнем встречается только в культуре. Поэтому вопрос о природном происхождении этого гибрида остается открытым.

Полностью отсутствуют данные о гибридизации *P. cathayana* и *P. nigra*, хотя их ареалы в Средней Азии перекрываются. Следует отметить, что вообще в систематике среднеазиатских тополей нет ясности. Их многочисленные описания в различных работах и региональных флорах [19, 30, 48–52] нередко противоречивы, объем и трактовка видов вызывают много вопросов. Например, совершенно неясно, на основании каких признаков А.К. Скворцов [30] «возродил» в секции черных тополей *P. usbekistanica* Kom. Анализ описаний последнего, как и *P. tadshikistanica* Kom., позволяет предположить, что они являются гибридами от скрещивания видов секции *Aigeiros* и *Tacamahaca*. В целом систематический состав *Populus*, приводимый для данного региона, требует обстоятельной ревизии.

В Северной Америке, напротив, ареалы черных и бальзамических тополей по большей части симпатрические, с перекрывающимися местобитаниями. При этом если известные в Азии гибридные зоны двувидовые, т.е. родители представлены *P. nigra* (*Aigeiros*) и одним из видов секции *Tacamahaca*, то в Северной Америке обнаружены и более сложные зоны. Например, на р. Олдмен (Южная Альберта, Канада) выявлены зоны совместного произрастания и гибридизации *P. deltoides*, *P. balsamifera* и *P. angustifolia* [46], хотя большинство изученных зон Северной Америки двувидовые [25, 26, 46] и в литературе не описаны сложные природные гибридные виды.

Наиболее широко распространенным гибридом в Северной Америке является *P. × jackii*, что связано с обширностью ареалов его родительских видов, которые перекрываются на значительных площадях (табл. 4). Некоторые клоны его используются в культуре, в том числе и в Евразии.

Таблица 4

Естественные гибриды видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*
Natural hybrids of *Aigeiros* and *Tacamahaca* sections

Вид	Родительские виды	Регион	Распространение
<i>P. × jrtyschensis</i> C. Y. Yang in C. Wang & S. L.	<i>P. laurifolia</i> × <i>P. nigra</i>	Северная Азия	Алтае-Саянская горная страна
<i>P. × gansuensis</i> C. Wang & H. L. Yang in C. Wang & S. L.	<i>P. simonii</i> × <i>P. nigra</i>	Восточная Азия	Китай, Ганьсу
<i>P. × parryi</i> Sargent	<i>P. fremontii</i> × <i>P. trichocarpa</i>	Северная Америка	Юго-запад США
<i>P. × hinckleyana</i> Correll	<i>P. fremontii</i> × <i>P. angustifolia</i>	Северная Америка	Юг и юго-запад США, северная Мексика
<i>P. × generosa</i> A. Henry	<i>P. deltoides</i> × <i>P. trichocarpa</i>	Северная Америка	Штаты Айдахо и Монтана
<i>P. × acuminata</i> Rydberg	<i>P. deltoides</i> × <i>P. angustifolia</i>	Северная Америка	Южные и центральные районы Северной Америки
<i>P. × jackii</i> Sargent	<i>P. deltoides</i> × <i>P. balsamifera</i>	Северная Америка	Восточные и северные штаты США, южная Канада

Гибриды в этих зонах встречаются как в естественных пойменных условиях, так и на антропогенно нарушенных участках вне поймы [53].

В целом проведенный нами анализ гибридных зон Северной Америки и Азии позволил выявить ряд закономерностей:

1) предзиготические барьеры репродуктивной изоляции не могут полностью блокировать гибридизацию между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*;

2) гибридизация между ними протекает асимметрично с отклонением гибридов в сторону *Tacamahaca*;

3) в различных зонах гибридизации материнскими растениями могут выступать как черные, так и бальзамические тополи. Захват хлоропластов при их гибридизации не связан с систематическим положением видов, а носит, вероятно, адаптивный характер к конкретным географическим условиям;

4) генетический состав гибридных зон определяется постзиготическими факторами, а именно естественным отбором;

5) в гибридных зонах тополей наблюдается довольно четкое подразделение взрослых деревьев на три группы – две представлены родительскими видами и одна гибридами;

6) среди гибридного потомства преобладают F_1 . Гибриды последующих поколений и беккроссы выбраковываются отбором до наступления репродуктивной зрелости;

7) в гибридных зонах виды сохраняют свою идентичность.

Явная асимметрия естественных гибридов в сторону бальзамических тополей прослеживается по двум морфологическим признакам: типам побегов кроны и расположению генеративных почек (табл. 5).

Эти признаки позволяют надежно идентифицировать гибридные растения, даже если форма их листовых пластинок ближе к видам секции *Aigeiros* [12]. В частности, у всех азиатских и северо-американских естественных гибридов всегда четко выражены дискобласты.

Некоторые авторы отмечают, что для межсекционных гибридов *Aigeiros* и *Tacamahaca* характерны сплюснутые в верхней части, желобчатые черешки [43]. Однако проведенные нами исследования у *P. × jrtyschensis* показали, что эти признаки очень сильно варьируют даже в пределах листьев одного побега, а тем более между особями. Изменчивость их отмечают и другие авторы

[7], и она характерна для таких гибридов, как *P. × gansuensis* и *P. × generosa* (см. табл. 5). Безусловно, варьирование выраженности желобка на черешке у культиваров, представленных одним, редко 2–3 клонами, можно рассматривать как признак их выявления. Однако в случае с естественными гибридами морфология черешка может быть лишь вспомогательной.

Для большинства известных естественных гибридов характерна компактная, часто колonoвидная крона. Только у *P. × parryi* и *P. × jackii* отмечена исключительно раскидистая крона.

Если в комбинации скрещивания один из родительских видов имеет ребристые порослевые побеги, то этот признак обязательно проявляется у гибридов. При этом ребристость у них хорошо выражена в верхней части побега и исчезает к его основанию. Реже среди порослевых побегов гибридов наряду с ребристыми встречаются полностью цилиндрические или с различной степенью угловатости. Данный признак можно считать полезным для морфологической идентификации гибридов в комбинации скрещивания одного родителя с цилиндрическими и второго с ребристыми побегами. Из рассмотренных в табл. 5 гибридов он важен для всех, кроме *P. × generosa* и *P. × acuminata*, поскольку родительские виды последних в равной мере характеризуются ребристостью порослевых побегов.

Железки в основании листовой пластинки выражены только у *P. deltoides*, *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*, поэтому их можно использовать для идентификации родительской природы гибридов.

Количество створок коробочек полезно для выявления гибридов с *P. nigra*, поскольку у них наблюдается резкое преобладание двустворчатых плодов [12].

Такие признаки, как опушение побегов, черешка листа, коробочек и разнолистность порослевых и укороченных побегов кроны, могут оказаться полезными при исследовании отдельных конкретных гибридных зон, в которых наблюдается контрастность родителей по ним.

Морфология культиваров. Многие авторы отмечают, что гибридизация осложняет идентификацию тополя в условиях культуры в городах [7, 30, 43, 54]. Причин тому несколько.

Во-первых, отсутствие или утрата данных озеленителями о применяемом ассортименте. Во-вторых, часто нет точных сведений о вариантах скрещиваний, использованных селекционерами при получении тех или иных культиваров, и от-

Таблица 5

Наличие/отсутствие признаков у естественных гибридов между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*
 Availability/ lack of features between sections *Aigeiros* and *Tacamahaca* in natural hybrids

Показатели	<i>P. × jiryschensis</i>	<i>P. × gansuensis</i>	<i>P. × parryi</i>	<i>P. × hinckleyana</i>	<i>P. × generosa</i>	<i>P. × acuminata</i>	<i>P. × jackii</i>
Форма кроны							
раскидистая	+	+	+	–	–	+	+
колоновидная	+	+	–	+	+	+	–
пирамидальная	–	–	–	–	–	–	–
зонтичная	–	–	–	–	–	–	–
плакучая	–	–	–	–	–	–	–
Форма поверхности удлинённых (порослевых) побегов по всей длине							
цилиндрическая	–	–	+	+	–	+	–
ребристая в верхней части, цилиндрическая в нижней	+	+	+	+	+	+	+
угловатая в верхней части, цилиндрическая в нижней	+	–	+	–	–	–	+
Типы побегов кроны							
ауксибласты	+	+	+	+	+	+	+
лептобласты	+	+	+	+	+	+	+
дискобласты	+	+	+	+	+	+	+
Форма поверхности удлинённых побегов кроны							
цилиндрическая	+	+	+	+	+	+	+
угловатая	+	+	–	–	–	–	+
ребристая	+	+	–	–	–	–	–
Расположение генеративных почек							
в основании ауксибластов	+	+	+	+	+	+	+
на лептобластах	+	+	+	+	+	+	+
на дискобластах	+	+	+	+	+	+	+
Опушение побегов							
голые	+	+	+	–	+	+	+
слабое	+	–	+	–	+	–	+
густое	+	–	+	+	+	–	–
Разнолистность удлинённых и укороченных побегов							
слабая	–	–	–	–	–	–	+
умеренная	+	+	+	+	+	+	–
резкая	+	+	–	–	+	+	–
Железки в основании листовой пластинки							
нет	+	+	+	+	–	–	–
есть (1–4)	–	–	–	–	+	+	+
Форма черешка							
сплюснутый с боков, без желобка сверху	+	+	–	–	–	–	–
сплюснутый с боков со слабо развитым желобком или его нет	+	+	+	+	+	+	+
цилиндрический, с желобком сверху	+	–	–	–	+	–	–
Опушение черешка							
голый	+	+	+	+	+	+	+
опушенный	+	–	+	–	–	–	–
Количество створок коробочек							
2	+	+	–	+	–	+	+
3	+	–	+	+	+	+	+
4	–	–	+	–	+	–	–
Опушение коробочек							
голые	+	+	–	+	+	+	+
опушенные	+	–	+	–	–	–	–

Гибриды видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* в культуре
Hybrids of *Aigeiros* and *Tacamahaca* sections in the crop

Название	Родительские виды	Происхождение
Простые искусственные		
№ 14	<i>P. laurifolia</i> × <i>P. nigra</i> var. <i>Italica</i>	Селекция В. Т. Бакулина
ЭС-38	<i>P. deltoides</i> × <i>P. balsamifera</i>	Селекция М. М. Вересина
Простые спонтанные		
<i>P. × berolinensis</i>	<i>P. laurifolia</i> × <i>P. nigra</i> var. <i>Italica</i>	Германия
<i>P. × petrovskoe</i>	<i>P. deltoides</i> × <i>P. suaveolens</i>	Россия
<i>P. × xiaohei</i>	<i>P. simonii</i> × <i>P. nigra</i>	Китай
Искусственные полигибриды		
№ 21	<i>P. × sibirica</i> × <i>P. nigra</i> var. <i>Italica</i>	Селекция В. Т. Бакулина
<i>P. × leningradensis</i>	<i>P. × canadensis</i> × <i>P. suaveolens</i>	Селекция П. Л. Богданова
<i>P. × newesis</i>	<i>P. × canadensis</i> × <i>P. balsamifera</i>	Селекция П. Л. Богданова
Спонтанные полигибриды		
<i>P. × sibirica</i>	(<i>P. laurifolia</i> × <i>P. nigra</i>) × <i>P. balsamifera</i>	Сибирь

сутствуют подробные описания последних. Эта проблема осложняется широким применением в прошлом практики опыления смесью пыльцы. Часто использовали пыльцу несовместимых видов. Например, А. В. Альбенский в обзоре гибридизации тополей в СССР отмечает получение здоровых сеянцев от скрещивания бальзамического тополя с осинкой, белым тополем. Эти приемы селекции были широко распространены во всем мире [55]. Нам, исследователям XXI в., кажутся недопустимыми подобные эксперименты, ведь ясно, что при этих скрещиваниях реальными родителями были явно не виды секции *Populus*. Однако представления о биологии опыления тополей оформились лишь к концу 70-х годов прошлого столетия, и прежде было описано несколько невероятных гибридных комбинаций [6, с. 33].

Ряд сложностей вызван использованием для определения природы культиваров только признаков листа, морфология побегов часто либо не учитывается, либо рассматривается крайне поверхностно. Существуют, конечно, и субъективные проблемы, связанные в первую очередь с «увлечением гибридами» некоторыми авторами и, как результат, утрата понимания видовых границ. Поэтому для подтверждения выявленных в природных гибридных зонах признаков, маркирующих межсекционные гибриды, мы исследовали некоторые варианты искусственно полученных и спонтанно возникших в культуре гибридов. При этом рассматривались как простые варианты скрещиваний, так и полигибридные (табл. 6).

В целом изменчивость признаков культиваров ниже, чем у природных гибридных видов,

особенно габитуальных (табл. 7), и это вполне объяснимо: все они – плоды селекции, направленной на отбор по некоторым хозяйственно-ценным признакам. Тем не менее и при анализе их морфологии четко прослеживается асимметрия в сторону бальзамических тополей по двум признакам: типам побегов кроны и расположению генеративных почек, причем дискобласты хорошо выражены и у полигибридов.

Следует отдельно остановиться на широко распространенном в культуре *P. × sibirica*. В Сибири, да и за ее пределами данный культивар обычно отождествлялся с *P. balsamifera* [56–58]. *P. × sibirica* был впервые описан Г. В. Крыловым в 1957 г. в Новосибирске как местный вид, распространенный в культуре в городах Сибири и в природе по долинам рек в предгорьях Алтая и Саян. Последнее утверждение было, безусловно, ошибочным, ни в одной сводке по аборигенной дендрофлоре Сибири он не приводится [31, 37].

А. К. Скворцов [59] впервые указал, что *P. × sibirica* – культивар гибридного происхождения, который возник спонтанно от скрещивания *P. nigra* и *P. balsamifera*. Он отмечает, что гибридная природа *P. × sibirica* подтверждается следующими признаками: отсутствием розеточных побегов (брахибластов), неясно выраженным желобком сверху черешка, наличием недоразвитых плодов. Гибрид представлен 2–3 женскими и одним мужским клоном [30].

Другую точку зрения на происхождение *P. × sibirica* приводит Ю. А. Насимович, он полагает, что в его образовании участвовали *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. suaveolens* [7, 54].

Таблица 7

Наличие/отсутствие признаков у искусственных гибридов между видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*
Availability/ lack of features between sections *Aigeiros* and *Tacamahaca* in artificial hybrids

Показатели	№ 14	ЭС - 38	<i>P. × berolinensis</i>	<i>P. × petrovskoe</i>	<i>P. × xiaohei</i>	№ 21	<i>P. × leningradensis</i>	<i>P. × newesis</i>	<i>P. × sibirica</i>
Форма кроны									
раскидистая	-	-	-	-	-	-	-	+	+
колоновидная	+	+	+	+	+	-	+	-	+
пирамидальная	-	-	+	-	-	+	-	-	-
зонтичная	-	-	-	-	-	-	-	-	-
плакучая	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Форма поверхности удлинённых (порослевых) побегов по всей длине									
цилиндрическая	-	+	-	+	-	+	+	-	+
ребристая в верхней части, цилиндрическая в нижней	+	+	+	+	+	-	+	+	+
угловатая в верхней части, цилиндрическая в нижней	-	-	-	+	-	-	-	-	+
Типы побегов кроны									
ауксибласты	+	+	+	+	+	+	+	+	+
лептобласты	+	+	+	+	+	+	+	+	+
дискобласты	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Форма поверхности удлинённых побегов кроны									
цилиндрическая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
угловатая	+	-	+	-	+	-	-	-	+
ребристая	+	-	+	-	+	-	-	-	-
Расположение генеративных почек									
в основании ауксибластов	+	+	+	+	+	+	+	+	+
на лептобластах	+	+	+	+	+	+	+	+	+
на дискобластах	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Опушение побегов									
голые	-	+	-	+	+	+	+	-	+
слабое	+	-	+	-	-	-	-	+	+
густое	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Разнолистность удлинённых и укороченных побегов									
слабая	+	-	+	+	-	+	+	-	+
умеренная	+	+	+	-	+	-	-	+	+
резкая	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Железки в основании листовой пластинки									
нет	+	-	+	-	+	+	-	+	+
есть (1–4)	-	+	-	+	-	-	+	+	+
Форма черешка									
сплюснутый с боков, без желобка сверху	-	-	-	-	+	+	-	-	-
сплюснутый с боков со слабо развитым желобком или его нет	+	+	+	+	-	-	+	+	+
цилиндрический, с желобком сверху	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Опушение черешка									
голый	-	-	-	-	+	+	-	-	+
опушенный	+	+	+	+	-	-	+	+	+
Количество створок коробочек									
2	-	-	+	-	+	-	-	-	+
3	-	-	-	-	-	-	-	-	+
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Опушение коробочек									
голые	-	-	+	-	+	-	-	-	+
опушенные	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Изучение авторами материалов фондов Гербария им. П.Н. Крылова (ТК), где хранятся образцы тополя сибирского, определенные Г.В. Крыловым [60], и насаждений *P. × sibirica* на юге Кемеровской области, в городах Новосибирске, Бердске, и Томске, показали, что это действительно гибридный культивар, возникший от скрещивания видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*. Однако признаки, приведенные ранее для описания этого вида, требуют уточнения.

В условиях юга Сибири отдельные особи *P. × sibirica* достигают высоты 35 м, что можно наблюдать в плотных насаждениях лесополос. Обычно в городах высота составляет 20–25 м при диаметре до 100 см у деревьев в возрасте 50–60 лет. Крона раскидистая, ветви толстые. Кора серая, продольно-трещиноватая у старых деревьев до середины кроны, выше и на стволах молодых деревьев гладкая, желтоватая.

Среди порослевых побегов преобладают ребристые в верхней и цилиндрические в нижней части. Угловатые и цилиндрические в меньшем количестве присутствуют на тех же особях. Окраска их серовато-желтая.

У всех изученных образцов *P. × sibirica* хорошо выражены дискобласты, дифференциация побегов кроны и расположение генеративных почек соответствуют межсекционным гибридам. Форма удлиненных побегов кроны обычно цилиндрическая или угловатая.

На укороченных побегах листовые пластинки всегда яйцевидные, длиной около 8,7 см (от 5,8 до 11,6 см), шириной 5,6 см (3,8–7,2 см), с округлым, редко ширококлиновидным основанием и острой, реже удлиненно-остроконечной верхушкой. На порослевых побегах листья обычно широкояйцевидные, крупные, с округлым или сердцевидным основанием и острой верхушкой, сверху зеленые, снизу беловатые, часто с желто-оранжевыми пятнами смолы, по краю железисто-пильчатые.

Железок в месте соединения пластинки с черешком 1–2, они выражены не на всех листьях, но встречаются на каждом дереве.

Черешок длиной 4,4 см (2,8–6,8 см). По форме у *P. × sibirica* преобладают листья со слабо сплюснутым в верхней части черешком, реже встречаются с цилиндрическим. Выраженность желобка на верхней стороне черешка варьирует, у листьев укороченных побегов он наблюдается в нижней части, иногда отсутствует, на порослевых побегах часто по всей длине. Опушение побегов и черешка варьирует от голых до густоопушенных.

Плоды обычно двустворчатые яйцевидные голые коробочки, крайне редко трехстворчатые. Плодоношение обильное.

Почему же данный таксон не стоит, как и прежде, рассматривать как *P. balsamifera*? Дело в том, что от последнего он хорошо отличается по ряду морфологических признаков:

1) порослевые побеги тополя бальзамического, как и ауксибласты кроны, исключительно цилиндрические, темно-коричневые;

2) форма листовой пластинки на дискобластах у *P. balsamifera* варьирует от широкояйцевидной до эллиптической, ее основание часто бывает сердцевидным или выемчатым, что совершенно не характерно для *P. × sibirica*;

3) длина черешка у *P. balsamifera* не превышает 5 см, и соотношение его к длине листовой пластинки составляет 1/3–1/2 [27], тогда как у *P. × sibirica* черешок заметно длиннее, в среднем соотношение обычно больше 1/2;

4) железки в основании листовой пластинки *P. × sibirica* отмечаются не на всех побегах в количестве 1–2;

5) у *P. balsamifera* генеративные почки расположены только на укороченных побегах, а у *P. × sibirica* нередко в нижней части удлиненных побегов кроны;

6) для *P. balsamifera* характерны исключительно двустворчатые коробочки.

Место происхождения *P. × sibirica* вряд ли удастся выяснить, но то что он был искусственно отобран, не вызывает сомнения, поскольку его признаки очень мало изменчивы.

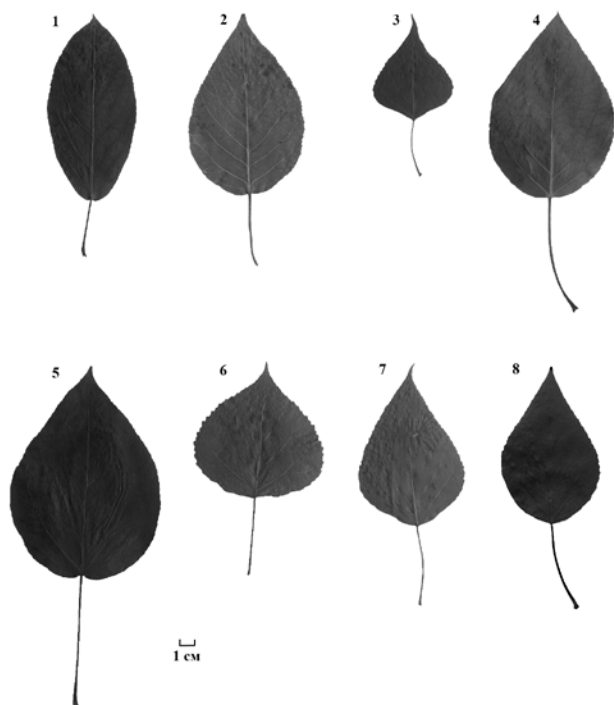
Мы согласны с мнением Ю.А. Насимовича, что данный гибрид возник с участием трех видов. Безусловно, в его образовании участвовал *P. nigra*, поскольку у *P. × sibirica* наблюдается резкое преобладание двустворчатых плодов и сплюснутый черешок. В качестве второго родителя, вероятно, использовался *P. laurifolia*, о чем свидетельствует ребристость порослевых побегов. Участие других ребристых бальзамических тополей следует исключить, так как они редки в культуре в России [8].

О присутствии американских видов свидетельствует наличие железок в основании листовой пластинки, и наиболее вероятным родителем был *P. balsamifera*, поскольку участие *P. deltoides* дало бы значительную долю трехстворчатых плодов, широкосердцевидное основание пластинки и наличие полупрозрачной каймы по краю листовой пластинки [61, 62]. Последние признаки, например, хорошо просматриваются у ЭС-38 и *P. × petrovskoe*, в обра-

зовании которых участвовал тополь дельтовидный. Эти культивары сохранили от *P. deltoides* и выраженную ребристость порослевых побегов.

Изучение культурных и спонтанных гибридов, в образовании которых участвовал *P. × sibirica*, позволяет полагать, что наличие у тополей секции *Tacamahaca* укороченных розеточных побегов в кроне всегда наследуется гибридами, даже при возвратных скрещиваниях с черными тополями. Вероятно, этот признак контролируется внеядерными генами.

Поскольку в большинстве определителей регионов Западной Сибири не приводятся гибридные растения тополя, авторы составили собственный ключ, который может быть полезен для идентификации видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* и их гибридов, распространенных в озеленении и защитном лесоразведении (рисунок).



Листья тополя: 1 – *P. suaveolens*; 2 – *P. laurifolia*; 3 – *P. nigra*; 4 – *P. × leningradensis*; 5 – *P. × moscowiensis*; 6 – *P. × petrovskoe*; 7 – *P. × jrtyschensis*; 8 – *P. × sibirica*

Poplar leaves: 1 – *P. suaveolens*; 2 – *P. laurifolia*; 3 – *P. nigra*; 4 – *P. × leningradensis*; 5 – *P. × moscowiensis*; 6 – *P. × petrovskoe*; 7 – *P. × jrtyschensis*; 8 – *P. × sibirica*

Ключ для определения видов и гибридов тополя в Западной Сибири

1. В кроне деревьев хорошо выражены укороченные побеги дискобласты. Узлы на них предельно сближены (напоминают стопку монет), листья располагаются на верхушке пучком. Черешки цилиндрические.....2

+ Дискобластов в кроне нет, укороченные побеги всегда с развитыми междоузлиями, листья располагаются очередно. Черешок длиной 4–7 см, сплюснут с боков в верхней части, без желобка сверху, голый, редко опушен длинными волосками в основании листовой пластинки. Листовые пластинки на укороченных побегах длиной 4–10 см, шириной 3–8 см, яйцевидно-треугольные, реже треугольные или ромбовидные с клиновидным или усеченным основанием и удлинено острой-конечной, редко коротко заостренной верхушкой. Листья сверху зеленые, снизу светло-зеленые. Порослевые побеги цилиндрические, редко угловатые в верхней части, желтовато-зеленые, красноватые. Коробочки 2-створчатые, голые.....

.....*P. nigra* – Т. черный, осокорь.

Широко распространенный местный вид, растет одиночно, группами или небольшими рощами в поймах крупных рек Оби, Томи, Бии, Катунь и др. Крона обычно широкораскидистая или колоновидная. Достигает высоты 30–35 м при диаметре до 2 м. В озеленении используется редко, так как почти не размножается одревесневшими черенками. В исследованных городах встречаются также пирамидальные формы, которые представляют собой внутривидовые гибриды местного сибирского *P. nigra* с южной пирамидальной формой *P. nigra* var. *italica* Duroi. Они характеризуются темно-серой гладкой корой и более мелкими листьями с усеченным основанием.

2. Порослевые побеги цилиндрические, реже угловатые в верхней части.....3

+ Порослевые побеги ребристые по всей длине, или в верхней части.....4

3. Крона раскидистая. Удлиненные побеги коричневатые, желтоватые, блестящие. Листья на дискобластах эллиптические, обратнояйцевидные, наибольшая ширина обычно по середине пластинки или немного выше, основание округло-выемчатое, верхушка резко стянутая, коротко заостренная, часто усыхает. Листья сверху темно-зеленые, мелкоморщинистые («шагреновая кожа»), снизу светло-зеленые, беловатые. Черешок листьев дискобластов в 2–3,5 раза короче пластинки, опушенный, на верхней стороне с хорошо выраженным по всей длине желобком. Коробочки 3–4-створчатые, голые..... *P. suaveolens* – Т. душистый.

Восточно-сибирский вид. Встречается в озеленении г. Кемерово, и очень редко г. Новосибирска. Хорошо размножается одревесневшими черенками, декоративен, зимостоек.

+ Крона пирамидальная. Ветви тонкие, серовато-коричневые, в нижней части зеленоватые, блестящие. Листья на дискобластах яйцевидно-треугольные, до треугольных, основание округлое, верхушка коротко заостренная, темно-зеленые. Черешок сплюснут с боков, 3–4 см, желобок выражен только в основании.....
Гибрид 21.

Получен в ЦСБС В. Т. Бакулиным от скрещивания *P. × sibirica × P. nigra* var. *italica*. Используется в озеленении Новосибирска и Кемеровской области [63]. Пол мужской.

4. Порослевые побеги ребристые по всей длине, сероватые, с ланцетными или продолговато-яйцевидными листьями, резко отличающимися от листьев кроны. Листья на дискобластах яйцевидные, широкояйцевидные, яйцевидно-треугольные с ширококлиновидным, округлым, редко слабо-сердцевидным основанием и заостренной, реже удлинненно-остроконечной верхушкой. Черешок 6–10 см длиной, цилиндрический, сверху желобчатый, опушенный, реже голый. Коробочки 3-створчатые, редко 2- и 4-створчатые, голые или опушенные.....***P. laurifolia* – Т. лавролистной.**

Местный вид, произрастает в поймах рек Томи, Бии и Катунь. Крона обычно широкораскидистая или колоновидная. Достигает высоты 32–35 м при диаметре до 1,2 м. В озеленении используется редко – г. Томск [64] и единично г. Новокузнецк. Хорошо размножается одревесневшими черенками, декоративен, зимостоек. Имеет ряд форм [65].

+ Порослевые побеги обычно ребристые в верхней части и цилиндрические в нижней, реже наряду с ними встречаются цилиндрические или угловатые.....5

5. Листья яйцевидные, округло-яйцевидные, железок в основании пластинки нет либо редко одна две.....6

+ Листья широкояйцевидные, широкояйцевидно-треугольные, с двумя железками в основании пластинки.....8

6. Железок в основании пластинки нет.....7

+ Железки 1–2, они выражены не на всех листьях, но встречаются на каждом дереве. Удлиненные побеги кроны светло-коричневые, блестящие. Листья на дискобластах яйцевидные, с округлым, редко ширококлиновидным основанием и острой, реже удлинненно-остроконечной верхушкой. Черешок слабо сплюснут в верхней части, ниже цилиндрический, желобок выражен

только в основании. Коробочки 2-створчатые, редко 3-створчатые, голые.....
.....***P. × sibirica* – Т. сибирский.**

Самый распространенный в озеленении Сибири культивар. В насаждениях большинства городов его санитарное состояние неудовлетворительное, что связано с неправильной посадкой, истечением срока эксплуатации и сильным повреждением энтомофагами. Почти повсеместно требует замены.

7. Листья крупные округло-яйцевидные, кожистые, основание округло-выемчатое, верхушка постепенно-заостренная или коротко заостренная. Листья сверху темно-зеленые, мелкоморщинистые, снизу беловатые. Черешки цилиндрические, слабо опушенные, с выраженным желобком..... ***P. × moscowiensis* R. I. Schroed. – Т. московский.**

Внутрисекционный гибрид между *P. laurifolia* и *P. suaveolens*. Невысокое дерево высотой 10–15 м, с серовато-белой продольно-трещиноватой коркой. Крона раскидистая. Листья похожи на *P. suaveolens*, но отличаются округло-яйцевидной формой и постепенно-заостренной верхушкой. Обнаружен только в зеленых насаждениях г. Новосибирска, небольшая группа на ул. Петухова. Деревья мужского пола.

+ Форма листовой пластинки варьирует от яйцевидно-треугольной до яйцевидной, основание округленно-клиновидное или округлое, верхушка удлинненно-остроконечная, реже заостренная. Листья сверху темно-зеленые, снизу светло-зеленые. Черешок сплюснут с боков в верхней части, желобок выражен только в основании не на всех листьях. Коробочки 2-створчатые, реже 3-створчатые, слабоопушенные.....
.....***P. × jrtyschensis* – Т. иртышский.**

Естественный гибрид между *P. laurifolia* и *P. nigra*, встречается в зоне контакта их ареалов. Хорошо размножается одревесневшими черенками, декоративен, зимостоек. Несколько форм под названием «горноалтайский» были отобраны в культуру. В исследованных городах в озеленении не обнаружен. Близким к нему является *P. × berolinensis*, широко распространенный в Европе.

8. Листовые пластинки широкояйцевидные, с заостренной верхушкой, с сердцевидным или выемчатым основанием. Листья сверху светло-зеленые, мелкоморщинистые, снизу беловатые. Черешок сплюснут с боков в верхней части, желобок выражен только в основании.....***P. × leningradensis* – Т. ленинградский.**

Гибрид П. Л. Богданова. Стройное дерево с колоновидной кроной, кора ствола светло-зеленая. Без трещин почти до поверхности почвы. Используется в озеленении г. Томска [64].

+ Листья округло яйцевидно-треугольные, широкояйцевидно-треугольные, с плоским основанием и суженной коротко заостренной верхушкой. Листья сверху темно-зеленые, снизу светлее. Черешок сплюснут с боков в верхней части, желобок выражен только в основании.....
.....***P. × petrovskoe* – Т. петровский.**

Дерева 20–25 м, крона колоновидная, кора светло-серая продольно-трещиноватая. Пол мужской. Хорошо размножается одревесневшими черенками, декоративен, зимостоек. Довольно широко распространен в озеленении г. Новосибирска и г. Бердска, имеется в коллекции ЦСБС, очень редко в зеленых насаждениях г. Новокузнецка.

ВЫВОДЫ

1. Согласно современным представлениям, секция *Aigeiros* представлена тремя, а секция *Tacamahaca* – 12 видами. Естественная гибридизация между ними относительно свободно протекает в местах контакта ареалов, и к настоящему времени выявлено семь природных гибридов: пять в Северной Америке и два в Азии.

2. Проведенный анализ морфологических признаков показывает, что виды секций *Aigeiros*

и *Tacamahaca* хорошо различаются по трем из рассмотренных признаков: типам побегов кроны, расположению генеративных почек и форме черешка.

3. Межсекционные естественные гибриды идентифицируются по двум признакам: типам побегов кроны и расположению генеративных почек. В их морфологии четко прослеживается асимметрия в сторону *Tacamahaca*. Степень значимости остальных признаков зависит от конкретной комбинации скрещиваний в природных гибридных зонах.

4. Дискобласты всегда наследуются как естественными, так и культурными гибридами и сохраняются даже при возвратных скрещиваниях. Вероятно, этот признак контролируется внеядерными генами.

5. В городах Сибири широко распространен гибридный таксон *P. × sibirica*, ошибочно отождествляемый с *P. balsamifera*.

6. Разработан ключ для идентификации видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* и их гибридов, распространенных в озеленении и защитном лесоразведении Западной Сибири.

Благодарность. Авторы благодарны сотрудникам Гербария им. П. Н. Крылова (ТК) и Центрального Сибирского ботанического сада за предоставленные материалы и помощь в работе с ними.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Eckenwalder J. E. Systematics and evolution in *Populus* // R. Stettler, H. Bradshaw Jr, P. Heilman and T. Hinckley (Eds.). Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. Part 1, Chapter 1. – NRC Res. Press, Nat. Res. Council of Canada, Ottawa, ON, Canada. – 1996. – P. 7–32.
2. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations / V. A. Broeck, M. Villar, V. E. Bockstaele, V. J. Slycken // Ann. For. Sci. – 2005. – P. 601–613.
3. Прошкин Б. В., Климов А. В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи // Сиб. лесн. журн. – 2017. – № 4. – С. 38–51.
4. Zsuffa L. Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario, For. Chron. – 1975. – P. 240–242.
5. Бессчетнов П. П. Роль интрогрессивной гибридизации в образовании новых видов тополей // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. науч. центра АН СССР. – 1975. – Вып. 91. – С. 3–9.
6. Poplars and willows: trees for society and the environment / J. G. Isebrands, J. Richardson (FAO). – 2014. – P. 30–39.
7. Костина М. В., Чиндяева Л. Н., Васильева Н. В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *Populus nigra* L. в Новосибирске // Социал.-эколог. технологии. – 2016. – № 4. – С. 20–31.
8. Representatives of the sections *Aigeiros* Duby and *Tacamahaca* Spach (genus *Populus* L., Salicaceae) and their hybrids in cities of central and eastern European Russia / M. V. Kostina, A. N. Puzyryov, J. A. Nasimovich, M. S. Parshevnikova // Skvortsovia. – 2017. – N. 3. – P. 97–119.

9. Тараканов В. В., Кальченко Л. И. Фенетический анализ клоновых и естественных популяций сосны в Алтайском крае. – Новосибирск: Гео, 2015. – 107 с.
10. Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфофизиологические и биохимические аспекты). – М.: Наука, 2004. – 183 с.
11. Коропачинский И. Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сиб. экол. журн. – 2013. – № 4. – С. 459–479.
12. Климов А. В., Прошкин Б. В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* x *P. laurifolia* в пойме р. Томи // Сиб. лесн. журн. – 2016. – № 5. – С. 55–62.
13. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. – М.: Наука, 1975. – 177 с.
14. Шемберг М. А. Береза каменная. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1986. – 175 с.
15. Банаев Е. В., Шемберг М. А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России (изменчивость, таксономия, гибридизация). – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. – 99 с.
16. Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). – М.: Наука, 1986. – 140 с.
17. Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. – Томск: Рус. ботан. о-во. Том. отд-ние, 1930. – Вып. IV. – 980 с.
18. Городецкий В. Д. Пособие для дендрологии по Средней Азии. – М.; Ташкент, 1934. – С. 84–95.
19. Комаров В. Л. Род тополь – *Populus* L. // Флора СССР. – М.; Л., 1936. – Т. 5. – С. 216–242.
20. Гроссгейм А. А. К систематике древесных пород Кавказа. 3. О некоторых кавказских тополях // Изв. Азерб. фил. АН СССР. – 1940. – № 6. – С. 65–67.
21. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. – Изд. 2 е. Баку, 1945. – Т. 3. – 321 с.
22. Соколов С. Я. Деревья и кустарники СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – Т. 2. – С. 174–217.
23. Щепотьев Ф. Л., Павленко Ф. А. Быстрорастущие древесные породы. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 373 с.
24. Меницкий Ю. Л. Семейство *Salicaceae* Mirb. // Растения Центральной Азии по материалам Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова. – Л., 1989. – Вып. 9. – С. 14–54.
25. Eckenwalder J. E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (*Salicaceae*) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. I. Population studies of *P. x parryi* // Can. J. Bot. – 1984. – No. 62. – P. 317–324.
26. Eckenwalder J. E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (*Salicaceae*) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. II. Taxonomy // Can. J. Bot. – 1984. – N 62. – P. 325–335.
27. Eckenwalder J. E. *Populus* // Flora of North America Editorial Committee, editor. Flora of North America North of Mexico. – New York: Oxford University Press, 2010. – Vol. 7. – P. 5–22.
28. Скворцов А. К. *Salicaceae* – Ивовые // Флора Армении. – Ереван: Изд-во АН Армян. ССР, 1966. – Т. 5. – С. 339–341.
29. Скворцов А. К. Систематический обзор тополей (*Populus* L., *Salicaceae*) Кавказа // Новости систематики высших растений. – М.; СПб., 2007. – Т. 39. – С. 200–209.
30. Скворцов А. К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюл. ГБС. – 2010. – Вып. 196. – С. 62–73.
31. Большаков Н. М. *Salicaceae* – Ивовые // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1992. – Т. 5. – С. 8–11.
32. Zhenfu F., Shidong Z., Skvortsov A. *Salicaceae*. // Flora of China. – 1999. – N 4. – P. 139–274.
33. Ali S. L. *Salicaceae* // Flora of Pakistan Missouri Botanical Garden Press and the University. – 2001. – N. 203 (5). – 63 p.
34. Бакулин В. Т. Тополь лавролистный. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, фил. Гео, 2004. – 123 с.
35. Бакулин В. Т. Тополь черный в Западной Сибири. – Новосибирск: Гео, 2007. – 121 с.
36. Бакулин В. Т. Тополь душистый в Сибири. – Новосибирск: Гео, 2010. – 110 с.
37. Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, фил. Гео, 2012. – 708 с.
38. *Variability of European Black Poplar (Populus nigra) in the Danube Basin* / B. Šiler, M. Skorić, D. Mišić [et al.] – Vojvodinašume, Novi Sad, 2014. – 128 p.
39. Костина М. В., Шанцер И. А. К систематике рода *Populus* L. I. Значение признаков генеративной сферы для разграничения секций, видов и гибридов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 2014. – Т. 119, № 2. – С. 51–63.

40. *Phylogenetic and Taxonomic Status Analyses of the Abaso Section from Multiple Nuclear Genes and Plastid Fragments Reveal New Insights into the North America Origin of Populus (Salicaceae)* / X. Liu, Z. Wang, W. Shao [et al.] // *Front. Plant Sci.* – 2017. – Vol. 77. – DOI: 10.3389/fpls.2016.02022.
41. *Dode L. A. Genre Populus.* – Paris, 1905. – P. 12–73.
42. *Паутов А. А.* Структура листа в эволюции тополей // *Тр. С. - Петерб. о-ва естествоиспытателей.* – 2002. – Сер. 3, т. 78. – 164 с.
43. *Молганова Н. А., Овеснов С. А.* Виды рода тополь (*Populus* L., Salicaceae) в г. Перми // *Вестн. Перм. ун-та.* – 2016. – Вып. 1. – С. 12–21.
44. *Eckenwalder J. E.* Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution // *Can. J. Bot.* – 1984. – 62. – P. 336–342.
45. *Braatne J.* Biological aspects of hybrid poplar cultivation on floodplains in Western North America: a review. EPA Document No 910-R-99-02. – US Environ. Protect. Agency, Washington, DC, 1999. – P. 1–4.
46. *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. – 82. – P. 253–264.
47. *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. – 16 (1). – P. 88–99.
48. *Комаров В. Л.* Тополя СССР // *Бот. журн.* – 1934. – Т. 19, № 5. – С. 495–511.
49. *Дробов В. П.* Salicaceae // *Флора Узбекистана.* – Ташкент: Изд-во АН УзССР. – 1953. – Т. 2. – С. 53–63.
50. *Поляков П. П.* Salicaceae // *Флора Казахстана.* – Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР. – 1960. – Т. 3. – С. 40–52.
51. *Скворцов А. К., Поляков П. П., Камелин Р. В.* Salicaceae // *Флора Таджикской ССР.* – Л.: Наука, 1968. – Т. 3. – С. 96–114.
52. *Камелин Р. В.* Флористический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. – Л., 1973. – 355 с.
53. *Fitness dynamics within a poplarhybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplarhybrid stand* / A. D. Roe, C. J. MacQuarrie, M. C. Gros-Louis [et al.] // *Ecol. Evol.* – 2014. – 4 (9). – P. 1629–47.
54. *Адвентивная флора Москвы и Московской области* / С. Р. Майоров, В. Д. Бочкин, Ю. А. Насимович, А. В. Щербаков – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. – С. 79–109.
55. *Альбенский А. В.* Гибридизация тополей в СССР. Обзор // *Ботан. журн.* – 1944. – Т. 29, № 2–3. – С. 86–90.
56. *Бакулин В. Т.* Интродукция и селекция тополя в Сибири. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. – 174 с.
57. *Бакулин В. Т.* Использование тополя в озеленении промышленных городов Сибири: краткий анализ проблемы // *Сиб. экол. журн.* – 2005. – Т. 12, № 4. – С. 563–571.
58. *Встовская Т. Н., Коропачинский И. Ю.* Определитель местных и экзотических древесных растений Сибири. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, фил. Гео, 2003. – 702 с.
59. *Скворцов А. К.* О сибирском бальзамическом тополе // *Бюл. Гл. бот. сада.* – 2007. – Вып. 193. – С. 41–45.
60. *Гуреева И. И., Климов А. В., Балашова В. Ф.* Лектотипификация названия *Populus × sibirica* G. V. Krylov et G. V. Grig. ex A. K. Skvortsov // *Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета.* – 2016. – № 114. – С. 8–10. – DOI: 10.17223/20764103.114.2
61. *Braatne J. H., Rood S. B., Heilman P. E.* Life history, ecology, and conservation of riparian cottonwoods in North America // *Stettler R. F., Bradshaw H. D. Jr., Heilman P. E., Hinckley T. M. (Eds.). Biology of Populus.* – Ottawa: NRC Research Press. – 1996. – P. 57–58.
62. *Complex patterns of hybridization between exotic and native North American poplar species* / P. G. Meir-mans, M. Lamothe, M. C. Gros-Louis [et al.] // *American Journal of Botany.* – 2010. – 97. – P. 1688–1697.
63. *Древесные растения для озеленения Новосибирска* / В. Т. Бакулин, Е. В. Банаев, Т. Н. Встовская [и др.]. – Новосибирск: Гео, 2008. – С. 147–158.
64. *Кукулина Т. Э., Мерзлякова И. Е.* Ассортимент древесных растений, используемых в озеленении г. Томска // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология.* – 2013. – № 4 (24). – С. 47–66.

65. Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окрасу коры, в бассейне реки Томи // Вестн. НГАУ. – 2017. – № 1. – С. 93–106.

REFERENCES

1. Eckenwalder J.E. Systematics and evolution in *Populus* In R. Stettler, H. Bradshaw Jr, P. Heilman and T. Hinckley (Eds.) *Biology of Populus and its implications for management and conservation. Part 1, Chapter 1. NRC Res. Press, Nat. Res. Council of Canada, Ottawa, ON, Canada, 1996, pp. 7–32.*
2. Vanden Broeck A., Villar M., Van Bockstaele E., Van Slycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations, *Ann. For. Sci.*, 2005, pp. 601–613.
3. Proshkin B. V., Klimov A. V., *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 4, pp. 38–51. (In Russ.)
4. Zsuffa L. Some problems of hybrid poplar selection and management in Ontario, *For. Chron.* 1975, pp. 240–242.
5. Besschetnov P.P. *Tr. in-ta ekol. rast. i zhivotnykh Ural'sk. nauch. Tsentra, AN SSSR*, 1975, No. 91, pp. 3–9. (In Russ.)
6. Isebrands J. G., Richardson J. Poplars and willows: trees for society and the environment / J. G. Isebrands and J. Richardson (Eds.). Published jointly by CAB Int. and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) Viale delle Terme di Caracalla, 00153 Rome, Italy, 2014, P. 30–39.
7. Kostina M. V., Chindyaeva L. N., Vasil'eva N. V. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*, 2016, No. 4, pp. 20–31. (In Russ.)
8. Kostina M. V., Puzyryov A. N., Nasimovich J. A., Parshevnikova M. S. Representatives of the sections Aigeiros Duby and Tacamahaca Spach (genus *Populus* L., Salicaceae) and their hybrids in cities of central and eastern European Russia, *Skvortsovia*, 2017, No. 3, pp. 97–119.
9. Tarakanov V. V., Kal'chenko L. I. *Feneticheskii analiz klonovykh i estestvennykh populyatsii sosny v Altaiskom krae*, Novosibirsk: Akad. izd-vo «Geo», 2015, 107 p.
10. Vetchinnikova L. V. *Bereza: voprosy izmenchivosti (morfofiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty)*, M.: Nauka, 2004, 183 p.
11. Koropachinskii I. Yu. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2013, No. 4, pp. 459–479. (In Russ.)
12. Klimov A. V., Proshkin B. V. *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2016, No. 5, pp. 55–62. (In Russ.)
13. Pravdin L. F. *El» evropeiskaya i el» sibirskaya v SSSR*, M.: Nauka, 1975, 177 p.
14. Shemberg M. A. *Bereza kamennaya*, Novosibirsk: Nauka, 1986, 175 p.
15. Banaev E. V., Shemberg M. A. *Ol'kha v Sibiri i na Dal'nem Vostoke Rossii (izmenchivost», taksonomiya, gibridizatsiya)*, Novosibirsk: SO RAN, 2000, 99 p.
16. Semerikov L. F. *Populyatsionnaya struktura drevesnykh rastenii (na primere vidov duba evropeiskoi chasti SSSR i Kavkaza)*, M.: Nauka, 1986, 140 p.
17. Krylov P. N. *Flora Zapadnoi Sibiri. Vyp. IV*, Tomsk, 1930, 980 p. (In Russ.)
18. Gorodetskii V. D. *Posobie dlya dendrologii po srednei Azii. Ob"edinenie gosudarstvennykh izdatel'stv Sredneaziatskoe otdelenie*: Moskva-Tashkent, 1934, pp. 84–95.
19. Komarov V. L. *Flora SSSR*, 1936, No. 5, pp. 216–242.
20. Grossgeim A. A. *Izv. Azerb. fil. AN SSSR*, 1940, No. 6, pp. 65–67.
21. Grossgeim A. A. *Flora Kavkaza. Izd. 2*. Baku, 1945, No. 3, 321 p.
22. Sokolov S. Ya. *Derev'ya i kustarniki SSSR*. M. – L.: AN SSSR, 1951, No. 2, pp. 174–217. (In Russ.)
23. Shchepot'ev F. L., Pavlenko F. A. *Bystrorastushchie drevesnye porody*. M.: Sel'khozizdat, 1962, 373 p.
24. Menitskii Yu. L. *Rasteniya Tsentral'noi Azii po materialam Botanicheskogo in-ta im. V. L. Komarova*. Leningrad, 1989, No. 9, pp. 14–54. (In Russ.)
25. Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections Aigeiros and Tacamahaca. I. Population studies of *P. x parryi*, *Can. J. Bot.*, 1984a, No. 62, pp. 317–324.
26. Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections Aigeiros and Tacamahaca. II. Taxonomy, *Can. J. Bot.*, 1984b, No. 62, pp. 325–335.

27. Eckenwalder J. E. *Populus*. In: Flora of North America Editorial Committee, editor. Flora of North America North of Mexico, 12+ vols. Volume 7. New York: Oxford University Press; 2010, pp. 5–22.
28. Skvortsov A. K. *Flora Armenii. Izd-vo AN Armyanskoi SSR, Erevan*, 1966, No. 5, pp. 339–341. (In Russ.)
29. Skvortsov A. K. *Novosti sistematiki vyssh. Rastenii*, M.; Spb., 2007, No. 39, pp. 200–209. (In Russ.)
30. Skvortsov A. K. *Byul. GBS*, 2010, No. 196, pp. 62–73. (In Russ.)
31. Bol'shakov N. M. *Flora Sibiri. Novosibirsk*, 1992, No. 5, pp. 8–11. (In Russ.)
32. Zhenfu F., Shidong Z., Skvortsov A. *Salicaceae. In: Flora of China*, 1999, No. 4, P. 139–274.
33. Ali S. L. *Salicaceae, Flora of Pakistan. Missouri Botanical Garden Press and the University*, 2001, No. 203 (5), 63 p.
34. Bakulin V. T. *Topol» lavrolistnyi. Novosibirsk: «Geo»*, 2004. 123 p.
35. Bakulin V. T. *Topol» chernyi v Zapadnoi Sibiri. Novosibirsk: «Geo»*, 2007, 121 p.
36. Bakulin V. T. *Topol» dushisty v Sibiri, Novosibirsk: «Geo»*, 2010, 110 p.
37. Koropachinskii I. Yu. *Vstovskaya T. N. Drevesnye rasteniya Aziatskoi Rossii, Novosibirsk: «Geo»*, 2012, 708 p.
38. 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. *Vojvodinašume, Novi Sad*, 2014, 128. p.
39. Kostina M. V., Shantser I. A. *Byulleten» Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2014, No. 119 (2), pp. 51–63. (In Russ.)
40. Liu X., Wang Z., Shao W., Ye Z., Zhang J. Phylogenetic and Taxonomic Status Analyses of the Abaso Section from Multiple Nuclear Genes and Plastid Fragments Reveal New Insights into the North America Origin of *Populus* (Salicaceae). *Front. Plant Sci.* 7:2022. 2017. doi: 10.3389/fpls.2016.02022.
41. Dode L. A. *Genre Populus, Paris*, 1905, pp. 12–73.
42. Pautov A. A. *Struktura lista v evolyutsii topolei, SPb, Trudy S. – Peterb. ob-va estestvoispytatelei*, 2002, No. 78 (3), 164 p. (In Russ.).
43. Molganova N. A., Ovesnov S. A. *Vestnik Permskogo universiteta*, 2016, No. 1, pp. 12–21. (In Russ.)
44. Eckenwalder J. E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections Aigeiros and Tacamahaca. III. Paleobotany and evolution, *Can. J. Bot.*, 1984c, No. 62, pp. 336–342.
45. Braatne J. Biological aspects of hybrid poplar cultivation on floodplains in Western North America: a review. EPA Document No 910-R-99-02. US *Environ. Protect. Agency, Washington, DC*, 1999, pp. 1–4.
46. 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, No. 82, pp. 253–264.
47. Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu Jianquan. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species, *Plant Biol*, 2016, No. 16 (1), pp. 88–99.
48. Komarov V. L. *Bot. zhurn*, 1934, No. 19 (5), pp. 495–511. (In Russ.)
49. Drobov V. P. *Flora Uzbekistana, Tashkent: UzSSR*, 1953, No. 2, pp. 53–63.
50. Polyakov P. P. *Flora Kazakhstana, Alma-Ata: SSR*, 1960, No. 3, pp. 40–52.
51. Skvortsov A. K., Polyakov P. P., Kamelin R. V. *Flora Tadzhikskoi SSR. Leningrad: Nauk*, 1968, No. 3, pp. 96–114. (In Russ.)
52. Kamelin R. V. *Floristicheskii analiz estestvennoi flory Gornoj Srednei Azii*, 1973. 355 p.
53. Roe A. D., MacQuarrie C. J., Gros-Louis M. C., Simpson J. D., Lamarche J., Beardmore T., Thompson S. L., Tanguay P., Isabel N. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand, *Ecol. Evol*, 2014, No. 4 (9), pp. 1629–47.
54. Maiorov S. R., Bochkina V. D., Nasimovich Yu. A., Shcherbakov A. V. *Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoi oblasti. M.: KMK*, 2012, pp. 79–109. (In Russ.)
55. Al'benskii A. V. *Botanicheskii zhurnal*, 1944, No. 29 (2–3), pp. 86–90. (In Russ.)
56. Bakulin V. T. *Introduktsiya i selektsiya topolya v Sibiri. Novosibirsk: Nauka.*, 1990, 174 p.
57. Bakulin V. T. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 2005. No. 12 (4), pp. 563–571. (In Russ.)
58. Vstovskaya T. N., Koropachinskii I. Yu. *Opredelitel» mestnykh i ekzoticheskikh drevesnykh rastenii Sibiri. Novosibirsk: «Geo»*, 2003, 702 p.
59. Skvortsov A. K. *Byulleten» Glavnogo botanicheskogo sada*, 2007, No. 193, pp. 41–45. (In Russ.)

-
-
60. Gureeva I. I., Klimov A. V., Balashova V. F. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P. N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2016, No. 114, pp. 8–10 DOI: 10.17223/20764103.114.2
 61. Braatne J. H., Rood S. B., Heilman P. E. Life history, ecology, and conservation of riparian cottonwoods in North America. 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.
 62. 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. *American Journal of Botany*, 2010, No. 97, pp. 1688–1697.
 63. Bakulin V. T., Banaev E. V., Vstovskaya T. N., *Drevesnye rasteniya dlya ozeleneniya Novosibirska*, Novosibirsk: «Geo», 2008, pp. 147–158. (In Russ.)
 64. Kuklina T. E., Merzlyakova I. E. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2013, No. 4 (24), pp. 47–66. (In Russ.)
 65. Proshkin B. V., Klimov A. V. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, No. 1, pp. 93–106. (In Russ.)