

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.623.2+575.222.72 (571.17)

doi: 10.17223/19988591/66/3

Populus × *moskoviensis* на юге Восточной Сибири

Андрей Владимирович Климов^{1,2}, Борис Владимирович Прошкин^{2,3}

¹ ООО ИнЭКА-консалтинг, Новокузнецк, Россия

² Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиал
Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН»,
Новосибирск, Россия

³ ФКОУ ВО Кузбасский институт ФСИН России, Новокузнецк, Россия

^{1,2} <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>, populus0709@mail.ru

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0003-2351-9879>, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Аннотация. Представлены результаты сравнительно-морфологического анализа качественных признаков и фенотипического состава в популяциях *Populus laurifolia* и *P. suaveolens* на юге Восточной Сибири. Установлено, что на исследованной территории наблюдается зона симпатрической гибридизации широкого типа с «унимодальной» структурой. Широко распространен гибридогенный вид *P. × moskoviensis*, сформировавшийся в результате многочисленных скрещиваний гибридов различных поколений и их возвратных скрещиваний с *P. suaveolens*, при этом не фиксируются *P. laurifolia* и гибриды F₁. Формирование структуры наблюдаемой зоны произошло вследствие длительной асимметричной интрогрессивной гибридизации, спровоцированной экспансией *P. suaveolens* после четвертичного оледенения на территорию, ранее заселенную *P. laurifolia*. На рассматриваемой территории в результате длительного отбора в пойменных условиях фенотипический состав гибридного комплекса стабилизировался, и мы, вероятно, имеем дело с завершающим этапом гибридного видообразования.

Ключевые слова: *Populus*, интрогрессивная гибридизация, гибридные зоны, морфологические признаки, фенотипы, популяции

Для цитирования: Климов А.В., Прошкин Б.В. *Populus* × *moskoviensis* на юге Восточной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 42–62. doi: 10.17223/19988591/66/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/3

Populus × *moskoviensis* in the south of Eastern Siberia

Andrei V. Klimov^{1,2}, Boris V. Proshkin^{2,3}

¹ InEca-Consulting LLC, Novokuznetsk, Russian Federation

² West-Siberian Division, Forest Institute, Siberian Branch of the RAS,
Novosibirsk, Russian Federation

³ Kuzbass Institute of the Federal Penal Service of Russia, Novokuznetsk, Russian Federation

^{1,2} <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>, populus0709@mail.ru

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0003-2351-9879>, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Summary. The results of a comparative morphological analysis of qualitative traits and phenotypic composition in populations confined to the zone of historical overlap

between the ranges of *P. laurifolia* and *P. suaveolens* in the south of Eastern Siberia are presented. As preliminary studies showed, trees similar to *P. suaveolens* grow in the studied area, but their shoots were ribbed like those of *P. laurifolia*. Therefore, the authors of this work put forward the hypothesis that the studied plants currently represent a hybridogenic species (*P. × moskoviensis*), which was formed as a result of frequent crossings with each other and, possibly, *P. suaveolens* might be from both *P. laurifolia* and *P. suaveolens*. This work aims to study the features of the morphological characteristics of poplars and the phenotypic composition of the studied plantings, their comparative analysis with *P. laurifolia* and *P. suaveolens* to identify the nature, type of hybrid zone and its structure.

To achieve this aim, the authors studied two populations of *P. × moskoviensis* located in the valley of the Irkut River (in the vicinity of Shelekhov) in the Irkutsk region. The comparative morphological analysis used materials from the studied populations of *P. laurifolia* from the territory of the Altai-Sayan mountainous country and *P. suaveolens* of the Chukotka Autonomous Okrug, remote from the hybridization zones (See Table 1). In each population, 30 reproductively mature trees were randomly examined. Herbarium material was collected from the southern side of the middle part of the crown. From each individual, 15 fully developed, undamaged leaves from shortened shoots were selected. At the same time, a complex of characteristics, which were considered qualitative by the authors, was studied, namely, the shape of the leaf blade, its apex and base, and the presence of basal glands (glands on top at the junction of the petiole and the leaf blade). For each population, morph frequencies and indicators characterizing phenotypic variability were calculated. The belonging of individuals to a certain phenotype was determined by a combination of morphological qualitative characteristics.

The investigation of the morphological characters of *P. × moskoviensis* individuals in the studied populations showed that they, like all representatives of the *Tacamahaca* section, including parental taxa, are characterized by differentiation of shortened crown shoots into discoblasts and leptoblasts (See Fig. 1). The elongated shoots of the crown are cylindrical, while the shoots of the coppice shoots are ribbed to the very base (See Fig. 2), ribs descend in threes from each leaf scar; in young individuals, ribbing is often visible on the shoots of the second year, which is generally characteristic of *P. laurifolia*, and according to this trait, *P. × moskoviensis* completely deviates from this parent species (See Fig. 3). The morphological characteristics of the leaf are intermediate in nature - the leaf blades on short shoots are ovoid or elliptical, with a rounded wedge-shaped base and a gradually pointed apex (See Table 2). Hybrids, like *P. suaveolens*, are characterized by the presence of a finely wrinkled, "shagreen" upper side of the leaf plastic, a feature not noted by *P. laurifolia*. The ovate-triangular plates typical of *P. laurifolia* and the obovate plates typical of *P. suaveolens* were not observed, as is the short pointed apex characteristic of the latter. *P. laurifolia* is not characterized by the development of basal glands. On the contrary, in *P. suaveolens* stands, individuals with a pronounced trait predominated, although at the endogenous level it varies greatly from complete absence to 1-4 glands at the base of the plate. In *P. × moskoviensis* plantations, glands were found in only 10 individuals of one of the studied populations. Pairwise comparison of the phenotypic composition of all samples using the chi-square test and Zhivotovsky's I-test of identity showed that the observed differences between the studied populations are reliable. At the same time, in terms of the phenotypic similarity of populations (r), the studied stands within the same species are 67.0-93.7% similar, and the populations of *P. × moskoviensis* are closer to *P. laurifolia* (See Table 3). Based on the combination of the studied qualitative morphological characters, 9 phenotypes were identified in the studied populations of *P. laurifolia*, 12 of *P. suaveolens*, and only 6 of *P. × moskoviensis* (See Table 4). The territory of the historical overlap of the ranges of *P. laurifolia* and *P. suaveolens* in the south of Eastern Siberia from the river. Kan in the northwest and eastern edge of the the Selenga River basin. The Selenga in the south is a zone of wide-type sympatric hybridization. The crossing zone between *P. laurifolia*

and *P. suaveolens* identified in this study is an evolutionarily new hybrid zone. This type of hybrid zone is not typical for *Populus* in Siberia. Throughout the entire area of overlapping habitats, the hybrid species *P. × moskoviensis* is widespread, resulting from numerous crosses between hybrids of different generations and their backcrossings with *P. suaveolens*, while *P. laurifolia* and, as a consequence, F₁ hybrids are not recorded. In common hybrid individuals, while externally similar to *P. suaveolens* (primarily the “shagreen” upper side of the leaf blade), a set of qualitative morphological characteristics of the leaf, different from the parent species, is observed. A sign that indicates the parental participation of *P. laurifolia* is the ribbing of the surface of the shoots. It shows high heritability across different hybridization patterns in *Populus* species. The observed structure of the hybrid zone in the Baikal region might have been formed as a result of long-term asymmetric introgressive hybridization provoked by the expansion of *P. suaveolens* after glaciation into the territory previously inhabited by *P. laurifolia*.

The article contains 3 Figures, 4 Tables and 38 References.

Keywords: *Populus*, introgressive hybridization, hybrid zones, morphological characters, phenotypes, populations

For citation: Klimov AV, Proshkin BV. *Populus × moskoviensis* in the south of Eastern Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:42-62. doi: 10.17223/19988591/66/3

Введение

Территория юга Восточной Сибири от р. Кан (правый приток Енисея), включая Прибайкалье до Ангары на севере и восточной окраины бассейна Селенги на юге, является зоной существовавшего в историческое время наложения ареалов *P. laurifolia* Ledeb. и *P. suaveolens* Fish. (секция *Tasatahaca*). М.В. Костина с соавт. [1] отмечают, что на данной территории произрастают деревья, которые соответствуют *P. suaveolens*, однако их удлиненные порослевые побеги ребристые по всей длине, что характерно для *P. laurifolia*. При этом здесь не выявлено взрослых особей, которые соответствуют описанию тополя лавролистного. В гербарных коллекциях, собранных на данной территории, видовая принадлежность определяется характером сбора материала: ветки кроны с укороченными цилиндрическими побегами – *P. suaveolens*, порослевые побеги с ребрами и угловатые укороченные побеги кроны – *P. laurifolia*. М.В. Костина с соавт. [1] приходят к выводу, что на изученной территории *P. laurifolia* не произрастает. С востока на запад наблюдается клинальная изменчивость признаков *P. suaveolens* в сторону *P. laurifolia*. По данным Ю.А. Насимовича с соавт. [2], восточная граница *P. laurifolia* в Сибири проходит в пойме р. Кан, где распространен именно тополь лавролистный и полностью отсутствует *P. suaveolens*. Однако еще В.Я. Поляков [3] отмечал, что в пойме верхнего и среднего течения р. Кан встречаются «формы тополей, похожие, с одной стороны, на тополь лавролистный, с другой стороны, на тополь душистый». Н.А. Ястребова [4] также указывает на наличие здесь в среднем течении в окрестностях села Бражное форм тополя, определяемого разными авторами то как *P. suaveolens*, то как *P. laurifolia*, но отличных от последнего, произрастающего в Минусинской котловине. Следовательно, учитывая приведенные факты, можно полагать, что от р. Кан и на восток наблюдается зона естественной гибридизации *P. laurifolia* и *P. suaveolens*, сведений о которой

в литературе нет. Однако спонтанный гибрид указанных видов описан в культуре еще в XIX в. как тополь московский – *Populus × moskoviensis* R.I. Schrod.

В 2021 г. авторы исследовали виды рода тополь, произрастающие в пойме р. Вихоревка (в окрестностях г. Братска) и в долине р. Иркут (в окрестностях г. Шелехов) Иркутской области. В окрестностях Братска удалось обнаружить только один клон тополя, который по форме большей части листовых пластинок укороченных побегов, морщинистости верхней поверхности листьев и цилиндрическим удлинённым побегам кроны соответствовал *P. suaveolens*. Однако взрослые деревья были окружены многочисленными молодыми особями порослевого происхождения с хорошо выраженной ребристостью удлинённых побегов по всей их длине, выраженной даже у двулетних побегов. В окрестностях г. Шелехова также преобладали особи, морфологически близкие к тополю душистому, но их порослевые побеги были ребристыми. Листовые пластинки у всех исследованных растений имели только заостренную форму верхушки как на укороченных, так и удлинённых побегах, типичную для *P. laurifolia*, характерная для *P. suaveolens* коротко-заостренная форма отсутствовала.

Как отмечали М.В. Костина с соавт. [1], 1/3 гербарных сборов из Западного Прибайкалья имеет хотя бы по одному листу с базальными желёзками (желёзки в основании листовой пластинки на участке соединения с черешком). Наши исследования также показали наличие особей с желёзками на листе. На исследованной территории также не удалось обнаружить взрослых особей тополя, соответствующих *P. laurifolia*. Поэтому авторы данной работы выдвинули гипотезу о том, что изученные растения представляют собой гибридогенный вид (*P. × moskoviensis*), сложившийся в результате частых скрещиваний между собой, и, возможно, *P. suaveolens*, отличный и от *P. laurifolia*, и от *P. suaveolens*. Исследуемая территория отличается от других гибридных зон *Populus* в Сибири. Поэтому цель настоящей работы – изучить особенности морфологических признаков тополей и фенотипического состава исследованных насаждений, дать их сравнительный анализ с *P. laurifolia* и *P. suaveolens* для выявления природы, типа гибридной зоны и ее структуры.

Материалы и методы

Для достижения поставленной цели авторы изучили две популяции *P. × moskoviensis*, расположенные в долине р. Иркут (в окрестностях г. Шелехова) Иркутской области. Исследованные участки в значительной степени подверглись антропогенной трансформации в ходе их хозяйственного освоения. Первое насаждение приурочено к пойме р. Олхи (правый приток Иркуты), древостой не сомкнут, из отдельных рощ и клонов со злаково-разнотравным травостоем, разделенных дорогами и сенокосами. Вторая популяция в пойме р. Иркут – древостой сомкнутый, полнотой 0,4–0,5, травостой злаково-разнотравный (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Места сбора полевого материала
[Sites for collecting field material]

Вид [View]	Название популяции [Name of the population]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Количество деревьев/листьев [Number of trees / leaves]
<i>P. laurifolia</i>	Бельсу [Belsu]	53°41'35" N 88°22'44" E	30/450
	Чулышман [Chulyshman]	50°55'36" N 88°11'07" E	30/450
<i>P. × moskoviensis</i>	Олха [Olkha]	52°13'32" N 104°07'43" E	30/450
	Иркут [Irkut]	52°11'41" N 104°04'11" E	30/450
<i>P. suaveolens</i>	Баймка [Baimka]	66°32'39" N 164°15'50" E	30/450
	Таллаг [Tallaght]	66°30'46" N 164°28'22" E	30/450
Итого: [Total:]			180/2 700

Идентификация гибридного происхождения у тополей возможна различными методами. Молекулярно-генетические методы пока мало доступны для многих прикладных исследований. В исследованиях авторов обычно использовался сравнительно-морфологический метод изучения комплекса качественных признаков и признаков петиолярной анатомии. Поскольку анатомические исследования черешков листьев легкодоступны, то их применение, на наш взгляд, самый надежный метод идентификации гибридов, родители которых отличаются по признакам петиолярной анатомии, т.е. относящихся к разным секциям или подсекциям [5]. Однако внутри секции все виды и гибриды имеют одинаковое анатомическое строение черешков, поэтому в случае с *P. × moskoviensis* возможно использование сравнительно-морфологического метода в сочетании с популяционными исследованиями качественных признаков (фенов).

В каждой популяции рандомизированно обследованы по 30 репродуктивно зрелых деревьев (с учетом склонности бальзамических тополей к образованию клонов). С южной стороны средней части кроны проводился сбор гербарного материала. С каждой особи отбиралось по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев с укороченных побегов. При этом изучался комплекс признаков, рассматриваемых авторами как качественные: форма листовой пластинки, ее верхушки и основания, наличие базальных желёзок.

Описание морфологии проводилось по Ал.А. Федорову с соавт. [6]. Определение формы листовой пластинки проводили по индексу A/L [7], где A – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и её основанием (мм), L – длина листовой пластинки (мм), использовались следующие диапазоны: < 0,25 – треугольная; 0,25–0,35 – яйцевидно-треугольная; 0,35–0,45 – яйцевидная; 0,45–0,55 – эллиптическая; 0,55–0,65 – обратнойяйцевидная; 0,65–0,75 – высокообратнойяйцевидная; >0,75 – обратно-треугольная.

Опушение побега, черешка, листа, а также наличие железок исследовались с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10 (ЛЗСО, Россия) при увеличении 16,3х. Степень развития трихом (морфотип) оценивали по шкале: 1ОП – слабо опушенный, трихомы рассеяны по поверхности; 2ОП – густо опушенный, трихомы покрывают до 50% поверхности; 3ОП – сильно (шерстисто) опушенный, опушено более 50%.

Для сравнительно-морфологического анализа исследованных растений с родительскими таксонами были использованы изученные авторами ранее равные выборки *P. laurifolia* и *P. suaveolens* из удаленных частей их ареалов на участках, где не отмечена их гибридизация с другими видами (см. табл. 1) [7, 8].

Две популяции *P. laurifolia* отобраны на территории Алтае-Саянской горной страны. Популяция Бельсу приурочена к пойме одноименного правого притока р. Томи (Кемеровская область – Кузбасс). Древостой не сомкнутый, с страусниково-высокотравным травостоем. Тополь лавролистный образует чистые насаждения и представлен одной серокорой формой [8]. Популяция Чулышман отобрана на правом берегу указанной реки в районе перевала Кату-Ярык (Республика Горный Алтай). Топольники здесь образованы исключительно *P. laurifolia* и сосредоточены в прирусловой части. Растения низкие, с искривленным стволом, часто образуют небольшие клоны и представлены белокорой и серокорой формами [9]. Древостой сомкнутый, с злаково-разнотравным травостоем.

Популяции *P. suaveolens* – Баимка, Таллаг – отобраны на широте Северного полярного круга в поймах одноименных рек в бассейне р. Большой Аней (Чукотский автономный округ) в тополево-чозениевых пойменных лесах. Древостой сомкнутый, образован тополем душистым с развитым кустарничково-разнотравным покровом [7].

Для каждой популяции рассчитаны частоты морф и показатели, характеризующие фенотипическую изменчивость, при этом использованы обобщенные показатели, предложенные Л.А. Животовским [10], В.П. Путенихиным с соавт. [11].

Частоты морф определены по формуле [10]

$$p = \frac{n}{N}, \quad (1)$$

где n – количество случаев обнаружения исследуемых морф в выборке; N – общий объем выборки.

Ошибки частот определяли по формуле

$$S_p = \sqrt{\frac{p(1-p)}{N}}. \quad (2)$$

Для оценки уровней изменчивости и сравнения популяций по полиморфным фенотипическим признакам использован показатель (индекс) внутривидового разнообразия Животовского (μ) [10]:

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2, \quad (3)$$

где $p_1, \dots, p_m$ – частоты морф в популяции.

Ошибка (S_μ) определена по формуле [10]

$$S_{\mu} = \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}}, \quad (4)$$

где m – количество морф в популяции; N – общий объем выборки в популяции.

Принадлежность особей к определенному фенотипу определяли по сочетанию морфологических качественных признаков. Для оценки внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости использовали критерий хи-квадрат, для попарного сравнения выборок – показатель фенотипического сходства популяций r :

$$r = \sum \sqrt{p_i \times q_i}, \quad (5)$$

где p_1 – встречаемость 1-го фенотипа в выборке из первой популяции, q_1 – встречаемость 1-го фенотипа в выборке из второй популяции [12].

Статистическую значимость показателя сходства оценивали по I -критерию идентичности Животовского [12]:

$$I = \frac{8 \times n_1 \times n_2}{n_1 + n_2} \times \left(1 - r - \frac{p_0 + q_0}{4}\right), \quad (6)$$

где p_0 – сумма частот фенотипов первой выборки, не представленных во второй, q_0 – сумма частот фенотипов второй выборки, не представленных в первой, а n_1 и n_2 – объемы первой и второй выборок.

Критерий идентичности Животовского проверяет нулевую гипотезу о принадлежности обеих выборок к одной генеральной совокупности. Сама величина I имеет приблизительно распределение критерия хи-квадрат с m^{-1} степенями свободы, где m – количество морф, в нашем случае – фенотипов [12].

Результаты исследования и обсуждение

Изучение морфологических признаков особей *P. × moskoviensis* в исследованных популяциях показало, что для них, как и для всех представителей секции *Tacamahaca*, в том числе родительских таксонов, характерна дифференциация укороченных побегов кроны на дискобласты и лептобласты (рис. 1). Удлиненные побеги кроны цилиндрические, в то время как порослевые ребристые до самого основания (рис. 2) ребра нисходят по 3 от каждого листового рубца, нередко у молодых особей ребристость просматривается и на побегах второго года, что в целом характерно для *P. laurifolia*, и по данному признаку *P. × moskoviensis* полностью уклоняется к этому родительскому виду (рис. 3) [13].

Важнейшим качественным признаком, маркирующим *P. suaveolens*, является мелкоморщинистая, «шагреневая» верхняя сторона листовой пластинки, что абсолютно не характерно для *P. laurifolia* и полностью унаследовано всеми особями *P. × moskoviensis*. Листовые пластинки на порослевых побегах у тополя лавролистного продолговатые, реже ланцетовидные с клиновидным основанием и заостренной верхушкой, по краю железисто-пильчатые. У *P. suaveolens* – обратояйцевидные, эллиптические с клиновидным или округло-клиновидным основанием и заостренной или коротко заостренной верхушкой. Для *P. × moskoviensis* характерны заостренно яйцевидные, яйцевидные листовые пластинки с округло-клиновидным основанием и заостренной верхушкой.



Рис. 1. Побеги кроны: А – *P. laurifolia*, В – *P. × moskoviensis*, С – *P. suaveolens*
[Fig. 1. Crown shoots: A - *P. laurifolia*, B - *P. × moskoviensis*, C - *P. suaveolens*]

На укороченных побегах кроны для *P. laurifolia* характерны листовые пластинки яйцевидно-треугольной и яйцевидной формы. Для *P. × moskoviensis* также обычны яйцевидные листовые пластинки, вообще не отмечены яйцевидно-треугольные листовые пластинки, свойственные *P. suaveolens* (см. рис. 1). Пластинки эллиптической формы в разной доле отмечены у всех трех исследованных видов. Для большинства деревьев *P. suaveolens* характерны обратояйцевидные листовые пластинки, не отмеченные у других таксонов (см. рис. 1; табл. 2). Следовательно, по форме листовых пластинок гибридный *P. × moskoviensis* наследует часть признаков родительских видов и не характеризуется полным уклонением к тому или другому из них.



Рис. 2. Порослевой удлиненный побег *P. × moskoviensis*:

А – нижняя часть, В – верхняя часть

[Fig. 2. Copper elongated shoot *P. × moskoviensis*: A - bottom part, B - upper part]

Форма основания пластинки у *P. laurifolia* отражает его формовое разнообразие. В частности, в популяции Чулышман отмечено 12 деревьев белой формы с характерным сердцевидным основанием и 18 серокорых с округло-клиновидным, в насаждении Бельсу все особи серокорые с аналогичным основанием. В исследованных популяциях *P. suaveolens*, в отличие

от *P. laurifolia*, представлены деревья не только с округло-клиновидной, но и не характерной для последнего клиновидной формой основания листовой пластинки. У гибридного *P. × moskoviensis* единичные деревья (2–3 шт.) с клиновидным основанием листовой пластинки отмечены в изученных насаждениях (табл. 2).

На укороченных побегах в средней части кроны у всех листьев одного дерева всегда выражена только одна форма верхушки и основания листовой пластинки. Во всех изученных популяциях *P. suaveolens* преобладали особи с коротко заостренной (резко заостренной) верхушкой. У всех изученных особей *P. laurifolia* и *P. × moskoviensis* отмечена только заостренная верхушка (см. табл. 2).



Рис. 3. Порослевой удлиненный побег: А – *P. laurifolia*, В – *P. suaveolens*
[Fig. 3. Copper elongated shoot: А - *P. laurifolia*, В - *P. suaveolens*]

Поскольку родительские виды *P. laurifolia* и *P. suaveolens* характеризуются развитым опушением черешка, то данный признак не является важным для идентификации их гибрида *P. × moskoviensis* (см. табл. 2). Но он важен для выявления фенотипов родительских таксонов и гибридов.

В исследованных авторами популяциях *P. laurifolia* не было выявлено ни одного дерева с развитыми базальными желёзками, и в целом этот признак не характерен для данного таксона. Напротив, в насаждениях *P. suaveolens* преобладали особи с выраженным признаком, хотя на эндогенном уровне (в пределах особи) он сильно варьирует от полного отсутствия до 1–4 желёзок в основании пластинки. Только в популяциях Билибино отмечено по 3 особи (10%), листья которых не имели желёзок. Здесь следует, однако, отметить, что наличие этого признака у *P. suaveolens* отнюдь не является общепри-

знанным. И, как мы уже отмечали ранее [7], а также указывается в ряде работ, в частности, в сводке «Сосудистых растений советского Дальнего Востока» В.А. Недолужко [14], в ключе для определения видов рода *Populus* отсутствие желёзок рассматривается как характерный признак всех «душистых» тополей региона. Это, вероятно, указывает на разную степень выраженности признака наличия базальных желёзок в пределах обширного ареала *P. suaveolens*, что наблюдается, например, у североамериканского *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall. В исследованных насаждениях *P. × moskoviensis* желёзки отмечены только у 10 особей в популяции Олха.

Попарное сравнение фенотипического состава всех выборок с использованием критерия хи-квадрат и *I*-критерия идентичности Животовского показало, что наблюдаемые различия между исследованными популяциями достоверны. В то же время по показателю фенотипического сходства популяций (*r*) исследованные насаждения в пределах одного вида сходны на 67,0–93,7%, а популяции *P. × moskoviensis* более близки к *P. laurifolia* (табл. 3).

По сочетанию изученных качественных морфологических признаков в исследованных популяциях *P. laurifolia* выявлено 9 фенотипов, *P. suaveolens* – 12, а *P. × moskoviensis* – только 6 (табл. 4). В частности, в популяции Бельсу тополя лавролистного оказались широко распространены деревья с густым опушением черешка, яйцевидной формой листовой пластинки с округло-клиновидным основанием и заостренной верхушкой (43%), а популяции Бамикка *P. suaveolens* – деревья с густым опушением черешка, обратнояйцевидной формой листовой пластинки с клиновидным основанием и коротко заостренной верхушкой (37%). Доля единичных фенотипов не превышала 10% в популяциях родительских таксонов и 6–7% у *P. × moskoviensis*, что подтверждало значительное действие стабилизирующего отбора.

В ранее изученных нами зонах гибридизации видов *Populus*, принадлежащих к разным секциям, в естественных условиях количество фенотипов у гибридов обычно превосходило родительские таксоны. Данных о разнообразии фенотипов в зонах скрещивания таксонов в пределах одной секции в литературе нам выявить не удалось. Однако в изученных зонах мы всегда наблюдали по меньшей мере три группы растений: две, представленные родительскими таксонами, и одну гибриды. Последние в большинстве своем характеризовались промежуточными признаками и рассматривались нами как гибриды F₁. Плюс, как следствие асимметричной интрогрессии, выделялась группа особей, возникшая в результате возвратных скрещиваний с одним из родительских таксонов [15]. Следовательно, при естественной гибридизации в случае перекрытия ареалов *P. laurifolia* и *P. nigra*, *P. alba* и *P. tremula*, и при антропогенно спровоцированном скрещивании культивара *P. × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov с аборигенным *P. nigra* мы имеем дело с симпатрической локализованной гибридизацией. Это означает широкое перекрытие ареалов родительских видов, но их скрещивание протекает лишь на отдельных, изолированных участках [16] – очагах гибридизации [15].

Таблица 2 [Table 2]

**Встречаемость качественных признаков в насаждениях
по несмещенной оценке, частота ($p \pm Sp$)**

[Occurrence of qualitative traits in stands according to unbiased estimation, frequencies ($p \pm Sp$)]

Признак [Trait]	Вариации [Variations]	<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
		Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баимка [Baimka]	Таллаг [Tallaght]
Форма листовой пластинки [Leaf blade shape]	Яйце- видно- треуголь- ная [Ovoid-tri- angular]	156/0,347 ± 0,022	340/0,755 ± 0,020	—	—	—	—
	Яйцевид- ная [Ovoid]	282/0,627 ± 0,022	110/0,245 ± 0,020	210/0,467 ± 0,023	330/0,733 ± 0,021	—	—
	Эллипти- ческая [Elliptical]	12/0,026 ± 0,007	—	240/0,533 ± 0,023	120/0,267 ± 0,021	193/0,428 ± 0,023	169/0,375 ± 0,021
	Обратно- яйцевид- ная [Obovate]	—	—	—	—	257/0,572 ± 0,023	281/0,625 ± 0,023
Форма ос- нования пластинки [Blade base shape]	Сердце- видная [Heart- shaped]	—	12/0,400 ± 0,089	—	—	—	—
	Клино- видная [Wedge- shaped]	—	—	2/0,067 ± 0,045	3/0,100 ± 0,054	18/0,600 ± 0,089	10/0,333 ± 0,086
	Округло- клино- видная [Rounded- wedge]	30/1,000 ± 0,000	18/0,600 ± 0,089	28/0,933 ± 0,045	27/0,900 ± 0,054	12/0,400 ± 0,089	20/0,667 ± 0,086
Форма верхушки пластинки [Blade top shape]	Коротко заострен- ная [Short pointed]	—	—	—	—	26/0,866 ± 0,062	24/0,800 ± 0,073
	Заострен- ная [Pointed]	30/1,000 ± 0,000	30/1,000 ± 0,000	30/1,000 ± 0,000	30/1,000 ± 0,000	4/0,134 ± 0,062	6/0,200 ± 0,073
Мор- фотип [Mor- phototype]	Слабо опушенный [Slightly pubescent]	5/0,167 ± 0,068	—	—	—	—	—
	Опушен- ный [Pubescent]	22/0,733 ± 0,080	16/0,533 ± 0,091	23/0,766 ± 0,077	24/0,800 ± 0,073	28/0,933 ± 0,045	20/0,667 ± 0,086
	Сильно опушен- ный [Heavily pubescent]	3/0,100 ± 0,054	14/0,467 ± 0,091	7/0,234 ± 0,077	6/0,200 ± 0,073	2/0,067 ± 0,045	10/0,333 ± 0,086

Признак [Trait]	Вариации [Variations]	<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
		Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баимка [Baimka]	Таллаг [Tallaght]
Железки [Glands]	Более чем у 50% [More than 50%]	—	—	3/0,10 ± 0,054	—	20/0,667 ± 0,086	25/0,833 ± 0,067
	Менее чем у 50% [Less than 50%]	—	—	7/0,233 ± 0,077	—	7/0,233 ± 0,077	5/0,167 ± 0,067
	Не выра- жены [Not expressed]	—	—	20/0,667 ± 0,086	—	3/0,10 ± 0,054	—

Примечание. *p* – частота морф, *Sp* – ошибка частоты морф.

[Note. *p* - Morph frequency, *Sp* - Morph frequency error].

Таблица 3 [Table 3]

Результаты попарного сравнения фенотипического состава выборок
[Results of pairwise comparison of phenotypic composition of samples]

***		<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
		Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баимка [Baimka]	Таллаг [Tallaght]
<i>P. laurifolia</i>	Бельсу [Belsu]		0,670/21,60**	0,569/32,76**	0,642/23,04**	0/60**	0,012/61,56**
	Чулышман [Chulyshman]	21,20**		0,330/41,40**	0,420/37,68**	0/60**	0/60**
<i>P. moskoviensis</i>	Олха [Olkha]	29,70**	41,05**		0,937/7,56	0/60**	0,196/52,56**
	Иркут [Irkut]	22,53**	28,16**	6,93		0/60**	0,141/52,08**
<i>P. suaveolens</i>	Баимка [Baimka]	60**	60**	0/60**	0/60**		0,699/20,16*
	Таллаг [Tallaght]	57,33**	60**	51,14**	52,00**	19,90*	

Примечание. Выше диагонали таблицы – показатель фенотипического сходства популяций (*r*) / критерий идентичности Животовского (*I*). Ниже диагонали таблицы – χ^2 .

[Note. Above the diagonal of the table is the indicator of phenotypic similarity of populations (*r*) / Zhivotovskiy identity criterion (*I*). Below the diagonal of the table is - χ^2].

Таблица 4 [Table 4]

**Встречаемость фенотипов и показатель
внутрипопуляционного разнообразия Животовского**
[Occurrence of phenotypes and Zhivotovsky's indicato of intrapopulation diversity]

Фенотип [Phenotype]	<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
	Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баймка [Baimka]	Таллаг [Tallaght]
1 ОП, Я, ОК, ЗА [1 OP, I, OK, ZA]	2/0,067	—	—	—	—	—
1 ОП, ЯТ, ОК, ЗА [1 OP, YT, OK, ZA]	3/0,1	—	—	—	—	—
2 ОП, ЯТ, ОК, ЗА [2 OP, YT, OK, ZA]	8/0,267	7/0,233	—	—	—	—
2 ОП, Я, ОК, ЗА [2 OP, I, OK, ZA]	13/0,433	7/0,233	9/0,3	17/0,567	—	—
2 ОП, ЭЛ, ОК, ЗА [2 OP, EL, OK, ZA]	1/0,033	—	12/0,401	4/0,133	—	2/0,067
2 ОП, ЭЛ, ОК, КЗ [2 OP, EL, OK, KZ]	—	—	—	—	5/0,167	3/0,1
2 ОП, ОЯ, ОК, КЗ [2 OP, OY, OK, KZ]	—	—	—	—	7/0,233	7/0,233
2 ОП, Я, КЛ, ЗА [2 OP, I, KL, ZA]	—	—	1/0,033	1/0,033	—	—
2 ОП, ОЯ, КЛ, ЗА [2 OP, OY, KL, ZA]	—	—	—	—	4/0,133	3/0,1
2 ОП, ОЯ, КЛ, КЗ [2 OP, OY, KL, KZ]	—	—	—	—	11/0,368	4/0,134
2 ОП, ЭЛ, КЛ, КЗ [2 OP, EL, KL, KZ]	—	—	—	—	1/0,033	—
2 ОП, ЭЛ, КЛ, ЗА [2 OP, EL, KL, ZA]	—	—	1/0,033	2/0,067	—	1/0,033
2 ОП, ЯТ, С, ЗА [2 OP, YT, C, ZA]	—	2/0,071	—	—	—	—
3 ОП, ЯТ, ОК, ЗА [3 OP, YT, OK, ZA]	1/0,033	3/0,1	—	—	—	—
3 ОП, ЭЛ, ОК, КЗ [3 OP, EL, OK, KZ]	—	—	—	—	1/0,033	—
3 ОП, ЯТ, С, ЗА [3 OP, YT, C, ZA]	—	10/0,33	—	—	—	—
3 ОП, Я, ОК, ЗА [3 OP, I, OK, ZA]	2/0,067	1/0,033	4/0,133	3/0,1	—	—
3 ОП, ОЯ, ОК, КЗ [3 OP, OY, OK, KZ]	—	—	—	—	—	7/0,233
3 ОП, ЭЛ, ОК, КЗ [3 OP, EL, OK, KZ]	—	—	—	—	—	1/0,033
3 ОП, ЭЛ, ОК, ЗА [3 OP, EL, OK, ZA]	—	—	3/0,1	3/0,1	—	—
3 ОП, ЭЛ, КЛ, КЗ [3 OP, EL, KL, KZ]	—	—	—	—	1/0,033	—
3 ОП, ОЯ, КЛ, КЗ [3 OP, OY, KL, KZ]	—	—	—	—	—	2/0,067

Фенотип [Phenotype]	<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
	Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баймка [Baimka]	Таллаг [Tallaght]
Количество фенотипов в популяции [Number of phenotypes in the population]	7	6	6	6	7	9
Количество фенотипов на всю выборку* [Number of phenotypes for the entire sample*]	9		6		12	
Итого: [Total:]	30	30	30	30	30	30

Примечание. Морфотип: 1ОП – слабо опушенный, трихомы рассеяны по поверхности; 2ОП – опушенный, трихомы покрывают до 50% поверхности; 3ОП – сильно опушенный, опушено более 50%. Форма листовой пластинки: ЯТ – яйцевидно-треугольная, Я – яйцевидная, ЭЛ – эллиптическая, ОЯ – обратнояйцевидная. Основание листовой пластинки: С – сердцевидное; КЛ – клиновидное, ОК – округленно-клиновидное. Форма верхушки листовой пластинки: КЗ – коротко заостренная, ЗА – заостренная. * – с учетом перекрывающихся фенотипов.

[Note: morphotype: 1OP - slightly pubescent, trichomes scattered over the surface; 2OP - pubescent, trichomes cover up to 50% of the surface; 3OP - heavily pubescent, more than 50% pubescent. Leaf blade shape: YT - ovate-triangular, I - ovate, EL - elliptical, OY - obovate. Base of leaf blade: C - heart-shaped; KL - wedge-shaped, OK - rounded wedge-shaped. Shape of the tip of the leaf blade: KZ - short pointed, ZA - pointed. *- taking into account overlapping phenotypes].

В изученной в настоящее время зоне гибридизации отсутствует один из родителей – *P. laurifolia*, а у имеющихся особей наблюдается сочетание признаков родителей при внешнем сходстве с *P. suaveolens* (в первую очередь, по «шагреневой» верхней стороне листовой пластинки), т.е. не наблюдается современная гибридизация между исходными родительскими таксонами с образованием гибридов F₁. Перед нами «унимодальная» гибридная зона *P. × moskoviensis*, в которой представлены в основном особи, возникшие в результате скрещивания гибридов различных поколений между собой, а также обратных скрещиваний [17–20]. Формирование такой структуры вполне могло произойти вследствие длительной асимметричной интрогрессивной гибридизации [21]. Тем более, что близкородственные виды склонны к гибридизации чаще [22, 23], как и, вероятно, к интрогрессии. Относительно частое возникновение асимметричного потока генов в гибридных зонах указывает на ряд факторов, которые могут выступать в качестве причин этого явления, например, различная численность особей родительских видов, различия в производстве и оплодотворении гамет, а также в развитии эмбриона и выживании потомства [24–26]. Также одним из возможных вариантов возникновения асимметричной структуры с постепенным поглощением одного из родительских видов является вторжение-расселение второго родителя. Известно, что когда вид вторгается в область, занятую другим, и между ними происходит гибридизация, то однонаправленная интрогрессия при этом обычно продолжается в сторону вторгающегося таксона [27], в нашем случае – в сторону *P. suaveolens*.

Следовательно, истоки формирования структуры современной гибридной зоны следует искать в истории расселения здесь родительских таксонов. Как известно, тополь лавролистный возник в неогене, на стыке гумидной и аридной областей на территории Алтае-Саянской горной страны [28]. По данным А. Narita et al. [29], *P. suaveolens* встречается в ископаемом виде с позднего миоцена во флорах северной Японии. Возможно, что *P. laurifolia* расселился на этой территории раньше *P. suaveolens*, продвигаясь по руслам рек от центра ареала (Алтае-Саянской горной страны) на север и северо-восток. В частности, известно, что максимальное распространение формации лавролистных топольников пришлось на средний неоплейстоцен [28]. В период четвертичного оледенения ареалы *P. laurifolia* и *P. suaveolens* могли быть изолированы друг от друга. Пережив ледниковую эпоху в северо-восточных рефугиумах [30, 31], тополь душистый начал активно расселяться, в том числе на юго-запад в Прибайкалье, заселяя область распространения тополя лавролистного.

Как мы уже отмечали выше, при изучении гибридизации у растений принято выделять гибридные зоны в зависимости от того, как отбор действует на гибриды и родительские виды. С этой точки зрения, если рассмотреть известные в Сибири зоны гибридизации между *P. laurifolia* и *P. nigra*, их можно охарактеризовать как соответствующие модели ограниченного гибридного превосходства [32]. Их естественный гибридогенный вид *P. irtyschensis* Chang Y. Yang. обычно встречается единично в смешанных насаждениях родительских видов и образует скопления на отдельных экотонных участках, где ослабевает конкуренция со стороны родительских видов. Он произрастает на участках, нарушенных хозяйственной деятельностью, за пределами поймы, где действие естественного отбора определяют иные факторы. В связи с приуроченностью родительских видов к различным средам обитания мозаичными [33] можно считать все известные зоны скрещивания *P. alba* L. и *P. tremula* L., а также весьма обширные территории антропогенно спровоцированной гибридизации культивара *P. × sibirica* с аборигенным *P. nigra* [34, 35].

На рассматриваемой территории в результате длительного отбора в пойменных условиях фенотипический состав гибридного комплекса стабилизировался, и мы, вероятно, имеем дело с завершающим этапом гибридного видообразования. В отличие от ранее рассмотренных нами гибридных зон тополя в Сибири, зона гибридизации *P. laurifolia* и *P. suaveolens* являет нам пример симпатрической гибридизации широкого типа с зоной, заселённой гибридами по всей площади. Подобные зоны хорошо известны в Сибири, в частности, между родственными видами *Larix* Mill. [36]. Также ее не стоит относить к ограниченным зонам гибридного превосходства и мозаичным, это эволюционно-новая гибридная зона [37], где более высокая приспособленность некоторых гибридов позволяет им занимать новые местообитания или вытеснять родительский вид из среды обитания [17, 38].

К настоящему времени в ней сложился гибридогенный вид, морфологически близкий к душистому тополю, в результате многочисленных скрещи-

ваний между собой гибридов различных поколений и их возвратных скрещиваний с *P. suaveolens* (экспансия которого, возможно, еще продолжается). В результате асимметричной интрогрессии *P. laurifolia* буквально растворился в *P. suaveolens*, и, возможно, о нем и не вспомнили бы, если бы не один, но важнейший маркирующий данный вид морфологический признак – ребристость формы поверхности порослевых побегов. Как уже отмечалось, гибридные зоны допускают относительно беспрепятственную интрогрессию полезных адаптивных аллелей. Ребристость побега – признак, который демонстрирует высокую наследуемость при разных вариантах гибридизации у видов *Populus*.

Опираясь на имеющиеся данные, можно приблизительно очертить границы зоны гибридизации между *P. laurifolia* и *P. suaveolens*. На западе она простирается от р. Кан, охватывая на востоке левые притоки Ангары, а на юго-востоке простирается до восточной границы бассейна р. Селенги. Именно на этой обширной территории, как справедливо отмечали М.В. Костина с соавт. [1], видовая принадлежность образцов к *P. laurifolia* или *P. suaveolens* определяется исключительно характером сбора материала – как говорится, «докуда дотянулся». Большинство исследователей пытается найти именно родительские виды, а находит только их отдельные диагностические признаки. В частности, до р. Селенги в этой зоне гибридизации доходит не *P. laurifolia*, а только один из маркирующих его признаков – ребристость порослевых побегов, как и «шагреновость» верхней стороны листовой пластинки на западе проникает до р. Кан, но не чистый *P. suaveolens*.

Выводы

1. Юго-Восточная Сибирь от р. Кан на северо-западе и до восточной окраины бассейна р. Селенги на юге относится к территории гибридизации *P. laurifolia* и *P. suaveolens*. Рассмотренная зона являет пример симпатрической гибридизации широкого типа с «унимодальной» структурой. То есть обширной территорией, заселённой по всей площади гибридогенным видом – тополем московским (*P. × moskoviensis*). Такой тип гибридной зоны не типичен для *Populus* в Сибири.

2. В настоящее время фенотипический состав гибридного комплекса в изученной зоне стабилизировался: в нем не фиксируются *P. laurifolia* и как следствие гибриды F_1 , а у распространенных гибридных особей при внешнем сходстве с *P. suaveolens* (в первую очередь, «шагреновой» верхней стороне листовой пластинки) наблюдается совокупность качественных морфологических признаков листа, отличных от родительских видов.

3. Признаком, фиксирующим родительское участие *P. laurifolia*, является ребристость формы поверхности порослевых побегов. Он демонстрирует высокую наследуемость при разных вариантах гибридизации у видов *Populus*. Кроме того, по показателю фенотипического сходства популяций исследованные насаждения *P. × moskoviensis* более близки к *P. laurifolia*.

Формирование современной структуры гибридной зоны вполне могло произойти вследствие длительной асимметричной интрогрессивной гибридизации, спровоцированной экспансией *P. suaveolens* после четвертичного оледенения на территорию, ранее заселенную *P. laurifolia*.

Список источников

1. Костина М.В., Васильева Н.В., Насимович Ю.А. Природные и культивируемые тополя Иркутской области и Бурятии // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 9–21. doi: 10.31862/2500-2961-2018-3-9-21
2. Насимович Ю.А., Костина М.В., Васильева Н.В. Концепция вида у тополей (genus *Populus* L., *Salicaceae*) на примере представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, произрастающих в России и сопредельных странах // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9, № 4. С. 426–466. doi: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466
3. Поляков В.Я. Тополи и тополевые леса Ангара-Енисейского бассейна : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1950. 40 с.
4. Ястребова Н.А. Спонтанные межвидовые гибриды тополя в Красноярском крае // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : тез. докл. конф. Красноярск : Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1991. С. 59–60.
5. Прошкин Б.В., Климов А.В. Использование признаков петиолярной анатомии для идентификации гибридов и видов секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* рода *Populus* // Turczaninowia. 2019. Т. 22, № 3. С. 80–90. doi: 10.14258/turczaninowia.22.3.3
6. Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М. : Изд-во АН СССР, 1956. 304 с.
7. Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфология *Populus suaveolens* Fisch. в популяциях Северо-Востока России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 55. С. 19–41. doi: 10.17223/19988591/55/2
8. Климов А.В., Прошкин Б.В. Популяционно-фенетическая структура тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. в бассейне реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2018. № 5. С. 62–75. doi: 10.15372/SJFS20180506
9. Климов А.В., Прошкин Б.В. Влияние эволюции речной системы Алтае-Саянской горной страны на формовое разнообразие современных популяций тополя лавролистного // Сибирский лесной журнал. 2024. № 1. С. 49–56. doi: 10.15372/SJFS20240106
10. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 270 с.
11. Путенихин В.П., Фарушкина Г.Г., Шиганов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале : изменчивость и популяционно-генетическая структура. М. : Наука, 2004. 276 с.
12. Животовский Л.А. Показатели сходства популяций по полиморфным признакам // Общая биология. 1979. № 4. С. 587–602.
13. Климов А.В., Прошкин Б.В. Использование морфо-анатомических признаков для выявления гибридных растений в зоне естественной гибридизации *Populus laurifolia* и *P. nigra* в Сибири, Россия // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 46. С. 64–81. doi: 10.17223/19988591/46/4
14. Сосудистые растения советского Дальнего Востока // *Salicaceae* – Ивовые Mirb. / под ред. В.А. Недолужко. СПб. : Наука, 1995. Т. 7. С. 145–155.
15. Климов А.В., Прошкин Б.В. Интрогрессивная гибридизация *Populus laurifolia* Ledeb. и *P. nigra* L. в бассейне реки Томи: масштабы, направление и значение // Сибирский лесной журнал. 2021. № 2. С. 43–52. doi: 10.15372/SJFS20210204
16. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2. 2013. С. 83–139.
17. Abbott R.J. Plant speciation across environmental gradients and the occurrence and nature of hybrid zones // Journal of Systematics and Evolution. 2017. Vol. 55, № 4. PP. 238–258. doi: 10.1111/jse.12267
18. Abbott R.J., Barton N.H., Good J.M. Genomics of hybridization and its evolutionary consequences // Molecular Ecology. 2016. Vol. 25, № 11. PP. 2325–2332. doi: 10.1111/mec.13685
19. Harrison R.G., Bogdanowicz S.M. Patterns of variation and linkage disequilibrium in a field cricket hybrid zone // Evolution. 1997. Vol. 51, № 2. PP. 493–505. doi: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb02437.x

20. Arntzen J.W., Vries W.D., Canestrelli D., Martínez-Solano I. Hybrid zone formation and contrasting outcomes of secondary contact over transects in common toads // *Molecular Ecology*. 2017. № 26. PP. 5663–5675. doi: 10.1111/mec.14273
21. Zheng W., Yan L.J., Burgess K.S., Luo Y.H., Zou J.Y., Qin H.T., Wang J.H., Gao L.M. Natural hybridization among three *Rhododendron* species (Ericaceae) revealed by morphological and genomic evidence // *BMC Plant Biology*. 2021. Vol. 21, № 1. PP. 529. doi: 10.1186/s12870-021-03312-y
22. Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J.E., Bierne N., Boughman J., Brelsford A., Buerkle C.A., Buggs R., Butlin R.K., Diekmann U., Eroukhanoff F., Grill A., Helms Cahan S., Hermansen J.S., Hewitt G., Hudson A.G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Maczewski T., Mallet J., Martínez-Rodríguez P., Most M., Mullen S., Nichols R., Nolte A.W., Parisod C., Pfennig K., Rice A.M., Ritchie M.G., Seifert B., Smadja C.M., Stelkens R., Szymura J.M., Vainola R., Wolf J.B.W., Zinner D. Hybridization and speciation // *Journal of Evolutionary Biology*. 2013. Vol. 26, № 2. PP. 229–246. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x
23. Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species // *Plant Biology*. 2016. Vol. 16, № 1. PP. 88–99. doi: 10.1186/s12870-016-0776-6
24. Tiffin P., Olson M.S., Moyle L.C. Asymmetrical crossing barriers in angiosperms // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2001. Vol. 268(1469). PP. 861–867. doi: 10.1098/rspb.2000.1578
25. Turelli M., Moyle L.C. Asymmetric postmating isolation: Darwin's corollary to Haldane's Rule // *Genetics*. 2007. Vol. 176, № 2. PP. 1059–1088. doi: 10.1534/genetics.106.065979
26. Lowry D.B., Modliszewski J.L., Wright K.M., Wu C.A., Willis J.H. The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2008. Vol. 363 (1506). PP. 3009–3021. doi: 10.1098/rstb.2008.0064
27. Currat M., Ruedi M., Petit R.J., Excoffier L. The hidden side of invasions: Massive introgression by local genes // *Evolution*. 2008. Vol. 62, № 8. PP. 1908–1920. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x
28. Маскаев Ю.М. Леса из тополя лавролистного // *Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири*. 1987. С. 93–104.
29. Narita A., Yabe A., Uemura K., Matsumoto M. Late middle Miocene Konan flora from northern Hokkaido, Japan // *Acta Palaeobotanica*. 2020. Vol. 60, № 2. PP. 259–295. doi: 10.35535/acpa-2020-0012
30. Шило Н.А., Ложкин А.В., Андерсон П.М., Браун Т.А. Ледниковый рефугиум *Pinus pumila* (Pall.) Regel на Северо-Востоке Сибири // *ДАН*. 2007. Т. 412, № 3. С. 401–403.
31. Важенина Л.Н., Ложкин А.В. Нижнеголоценовые торфяники Северо-Востока Сибири // *Известия Российской академии наук. Серия географическая*. 2013. № 5. С. 74–84.
32. Moore W.S. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates // *The Quarterly Review of Biology*. 1977. № 52. PP. 263–278. doi:10.1086/409995
33. Harrison R.G., Rand D.M. Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries // *Speciation and its consequences*. 1989. PP. 111–133.
34. Прошкин Б.В., Климов А.В. Антропогенная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в Сибири. Скрещивание в естественных местообитаниях // *Социально-экологические технологии*. 2023. Т. 13, № 1. С. 41–56. doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56
35. Климов А.В., Прошкин Б.В. Антропогенная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в Сибири. Скрещивание на рудеральных (нарушенных) местообитаниях // *Социально-экологические технологии*. 2023. Т. 13, № 2. С. 117–132. doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-117-132
36. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск : Гео, 2006. 223 с.
37. Arnold M.L. Natural hybridization and evolution. Oxford : Oxford University Press, 1997. 214 p.

38. Abbott R.J., Brennan A.C. Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2014. Vol. 369 (1648). PP. 20130346. doi: 10.1098/rstb.2013.0346

References

1. Kostina MV, Vasilieva NV, Nasimovich YuA. Natural and cultivated poplars of Irkutsk Province and Buryat Republic. *Sotsialno-ecologicheskie tehnologii*. 2018;3:9-21. doi: 10.31862/2500-2961-2018-3-9-21 In Russian, English summary.
2. Nasimovich YuA, Kostina MV, Vasilyeva NV. The concept of a species in poplars (genus *Populus* L., Salicaceae) on the example of representatives of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, growing in Russia and neighboring countries. *Socio-ecological technologies*. 2019;9(4):426-466. doi: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466 In Russian, English summary.
3. Polyakov VYa. Topoli i topolevyeye lesa Angaro-Yeniseyskogo basseyna: avtoreferat dis. ...d-ra. biol. nauk [Poplars and poplar forests of the Angara-Yenisei basin: abstract of the dissertation. ... Dr. Biol]. Moscow. 1950. 40 p. In Russian
4. Yastrebova NA. Spontannyye mezhvidovyye gibridy topolya v Krasnoyarskom krae [Spontaneous interspecific hybrids of poplars in the Krasnoyarsk Territory]. *Flora and vegetation of Siberia and the Far East: Thesis. dokl. conf. – Krasnoyarsk: Institute of Forests and Timber SB of the USSR Academy of Sciences*. 1991:59-60. In Russian
5. Proshkin BV, Klimov AV. Using petiole anatomy to identify hybrids between and species of *Populus* sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. *Turczaninowia*. 2019;22(3):80-90. doi: 10.14258/turczaninowia.22.3.3
6. Fedorov AlA, Kirpichnikov ME, Artyushenko ZT. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshih rasteniy. List [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Liszt]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1956. 304 p. In Russian
7. Klimov AV, Proshkin BV. *Populus suaveolens* Fisch. morphology in the populations of the North-East of Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;55:19-41. doi: 10.17223/19988591/55/2 In Russian, English summary.
8. Klimov AV, Proshkin BV. Population and phenetic structure of laurel poplar *Populus laurifolia* Ledeb. in the Tom river basin. *Siberian Journal of Forest Science*. 2018;5:62-75. doi: 10.15372/SJFS20180506 In Russian, English summary.
9. Klimov AV, Proshkin BV. The influence of the evolution of the river system of the Altai-Sayan mountain country on the form diversity of modern populations of laurel poplar. *Siberian Journal of Forest Science*. 2024;1:49-56. doi: 10.15372/SJFS20240106. In Russian, English summary.
10. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 270 p. In Russian
11. Putenihin VP, Farukshina GG, Shiganov ZKh. Listvenitsa Sukacheva na Urale: izmenchivost' i populyatsionno-geneticheskaya struktura [Sukachevs Larch in the Urals: Variability and Population Genetic Structure]. Moscow: Nauka Publ.; 2004. 276 p. In Russian
12. Zhivotovsky LA. Pokazateli skhodstva populyatsiy po polimorfnykh priznakam [Indicators of the similarity of populations according to polymorphic traits]. *Obshchaya Biologiya*. 1979;4:587-602. In Russian
13. Klimov AV, Proshkin BV. Using morphological and anatomical characteristics to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia* and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:64-81. doi: 10.17223/19988591/46/4 In Russian, English summary.
14. Sosudistnye rasteniya sovet'skogo Dal'nego Vostoka. Salicaceae - Ivovye [Vascular plants of the Soviet Far East. Salicaceae - Willow]. Vol. 7. Nedoluzhko VA, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1995. pp. 145-155. In Russian

15. Klimov AV, Proshkin BV. Introgressive hybridization of *Populus laurifolia* Ledeb. and *Populus nigra* L. in the Tom River basin: scale, direction and significance. *Siberian Journal of Forest Science*. 2021;2:43-52. doi: 10.15372/SJFS20210204 In Russian, English summary.
16. Borkin LYa., Litvinchuk SN. Gibrizatsiya, vidoobrazovaniye i sistematika zhivotnykh [Hybridization, speciation and taxonomy of animals]. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Appendix*. 2013;2:83-139. In Russian
17. Abbott RJ. Plant speciation across environmental gradients and the occurrence and nature of hybrid zones. *Journal of Systematics and Evolution*. 2017;55(4):238-258. doi.org/10.1111/jse.12267
18. Abbott RJ., Barton N.H., Good J.M. Genomics of hybridization and its evolutionary consequences. *Molecular Ecology*. 2016;25(11):2325-2332. doi: 10.1111/mec.13685
19. Harrison RG, Bogdanowicz SM. Patterns of variation and linkage disequilibrium in a field cricket hybrid zone. *Evolution*. 1997;51(2):493-505. doi: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb02437.x.
20. Arntzen JW, Vries WD, Canestrelli D, Martínez-Solano I. Hybrid zone formation and contrasting outcomes of secondary contact over transects in common toads. *Molecular Ecology*. 2017;26:5663-75. doi: 10.1111/mec.14273
21. Zheng W, Yan LJ, Burgess KS, Luo YH, Zou JY, Qin HT, Wang JH, Gao LM. Natural hybridization among three Rhododendron species (Ericaceae) revealed by morphological and genomic evidence. *BMC Plant Biology*. 2021;21(1):529. doi.org/10.1186/s12870-021-03312-y
22. Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle CA, Buggs R, Butlin RK, Diekmann U, Eroukhanoff F, Grill A, Cahan HS, Hermansen JS, Hewitt G, Hudson AG, Jiggins C, Jones J, Keller B, Maczewski T, Mallet J, Martinez-Rodriguez P, Most M, Mullen S, Nichols R, Nolte AW, Parisod C, Pfennig K, Rice AM, Ritchie MG, Seifert B, Smadja CM, Stelkens R, Szymura JM, Vainola R, Wolf JBW, Zinner D. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*. 2013;26(2):229-246. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x
23. Jiang D, Feng J, Dong M, Wu G, Mao K, Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species. *Plant Biology*. 2016;16(1):88-99. doi: 10.1186/s12870-016-0776-6
24. Tiffin P, Olson MS, Moyle LC. Asymmetrical crossing barriers in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2001;268(1469):861-867. doi: 10.1098/rspb.2000.1578
25. Turelli M, Moyle LC. Asymmetric postmating isolation: Darwin's corollary to Haldane's Rule. *Genetics*. 2007;176(2):1059-1088. doi: 10.1534/genetics.106.065979
26. Lowry DB, Modliszewski JL, Wright KM, Wu CA, Willis JH. The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2008;363(1506):3009-3021 doi: 10.1098/rstb.2008.0064
27. Currat M, Ruedi M, Petit RJ, Excoffier L. The hidden side of invasions: Massive introgression by local genes. *Evolution*. 2008;62(8):1908-1920. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x
28. Maskaev YuM. Lesa iz topolya lavrolistnogo [Forests of laurel poplar]. *Geobotanical research in Western and Central Siberia*. 1987:93-104. In Russian
29. Narita A, Yabe A, Uemura K, Matsumoto M. Late middle Miocene Konan flora from northern Hokkaido, Japan. *Acta Palaeobotanica*. 2020;60(2):259-295. doi.org/10.35535/acpa-2020-0012
30. Shilo NA, Lozhkin AV, Anderson PM, Brown TA. Lednikovyy refugium *Pinus pumila* (Pall.) Regel na Severo-Vostokey Sibiri [Glacial refugium of *Pinus pumila* (Pall.) Regel in the North-East of Siberia]. *DAN*. 2007;412(3):401-403. In Russian
31. Vazhenina LN, Lozhkin AV. Lower Holocene peatlands of North-East Siberia. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Geographical series*. 2013;5:74-84. In Russian, English summary.
32. Moore WS. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*. 1977;52:263-78. doi:10.1086/409995

33. Harrison RG, Rand DM. Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries. *Speciation and its consequences*. 1989:111-133.
34. Proshkin BV, Klimov AV. Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in natural habitats. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023;13(1):41-56. doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56 In Russian, English summary.
35. Proshkin BV, Klimov AV. Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in ruderal (disturbed) habitats. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023;13(2):117-132. doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-117-132 In Russian, English summary.
36. Koropachinsky IYu, Milyutin LI. Yestestvennaya gibridizatsiya drevesnykh rasteniy [Natural hybridization of woody plants]. Novosibirsk: Academic Publishing House "GEO". 2006. 223 p. In Russian.
37. Arnold ML. Natural hybridization and evolution. *Oxford: Oxford University Press*. 1997. 214 p.
38. Abbott RJ, Brennan AC. Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2014;369(1648):20130346. doi: 10.1098/rstb.2013.0346

Информация об авторах:

Климов Андрей Владимирович, канд. биол. наук, директор по научной работе, ООО ИнЭКА-консалтинг (Новокузнецк, Россия); н. с., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиала Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (Новосибирск, Россия).

ORCID iD: 0000-0002-6750-4807

E-mail: populus0709@mail.ru

Прошкин Борис Владимирович, канд. биол. наук, с. н. с., организационно-научное и редакционно-издательское отделения, ФКОУ ВО Кузбасский институт ФСИН России, (Новокузнецк, Россия); с. н. с., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиала Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (Новосибирск, Россия).

ORCID iD: 0000-0003-2351-9879

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

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Andrei V. Klimov, Cand. Sci. (Biol.) Director For Scientific Work of LLC InEkA-consulting (Novokuznetsk, Russian Federation), Researcher at the West Siberian Branch of the V.N. Sukachev Institute of Forestry SB RAS – branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Scientific Center SB RAS” (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID iD: 0000-0002-6750-4807

E-mail: populus0709@mail.ru

Boris V. Proshkin, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Organizational, Scientific and Editorial and Publishing Department, Kuzbass Institute of the Federal Penal Service of Russia (Novokuznetsk, Russian Federation); Senior researcher at the West Siberian Branch of the V.N. Sukachev Institute of Forestry SB RAS – branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Scientific Center SB RAS” (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID iD: 0000-0003-2351-9879

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

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 23.01.2024;
одобрена после рецензирования 21.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 23.01.2024;
approved after reviewing 21.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.*