

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-1-9-22

Н.В. Васильева*, **М.В. Костина***, **Ю.А. Насимович****

* Московский педагогический государственный университет,
119991 г. Москва, Российская Федерация

** Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы
«Мосприрода»,
119192 г. Москва, Российская Федерация

Предварительные результаты молекулярно-генетического исследования гибридизации тополей в природе и городском озеленении¹

Представлены предварительные результаты молекулярно-генетического исследования гибридизации тополей (*Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и др.) в природных условиях и городском озеленении в пределах России. Все исследованные виды и гибриды черных и бальзамических тополей обладают большой географической изменчивостью на молекулярном уровне как в природе, так и в культуре. В то же время разные виды и гибриды, если они собраны в одном регионе, могут быть по каким-то участкам генома сходны между собой, и это, вероятнее всего, связано с интенсивной межвидовой гибридизацией. Такая картина согласуется с идеей о сетчатой эволюции черных и бальзамических тополей.

Ключевые слова: *Populus*, тополь, геном, межгенный спейсер хлоропластного гена *trnH-PsbA*, гибридизация, естественная гибридизация, гибридизация тополей, культивар, сетчатая эволюция.

¹ Работа выполнена частично при поддержке РФФИ, проект № 16-04-01542 «Городские тополя Европейской части России: разнообразие и происхождение», и частично в рамках проекта 565403-EPP-1-RU-EPPJMO-Module «Environment and ecological technologies in urban areas: EU policy and best practices» по программе Erasmus +.

Авторы благодарят Андрея Владимировича Климова, кандидата биологических наук, директора научно-образовательного центра «Учебный ботанический сад» Новокузнецкого института (филиала) Кемеровского государственного университета, и Бориса Владимировича Прошкина, аспиранта Новосибирского государственного аграрного университета, за помощь в сборе природного материала и за участие в обсуждении результатов.

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-1-9-22

N. Vasilieva*, **M. Kostina***, **U. Nasimovitch****

* Moscow Pedagogical State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

** State environmental protection budgetary institution of Moscow "Mospiroda",
Moscow, 119192, Russian Federation

Preliminary results of the molecular genetic investigation of the poplar hybridization naturally and in the urban beautification²

The article presents preliminary results of the molecular genetic investigation of poplar (*Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. etc) hybridization naturally and in the urban beautification within Russian Federation. All the investigated species and hybrids of the black poplar and balsam poplar demonstrate wide geographic variation at the molecular level naturally and when being cultivated. At the same time different species and hybrids being agglomerated in the same region can have some similar genome regions. This, most probably, is associated with the intensive cross-species hybridization. This scheme corresponds with the idea of the reticulate evolution of the black poplar and balsam poplar.

Key words: *Populus*, poplar, genome, intergenic spacer of the chloroplast DNA trnH-PsbA, hybridization, natural hybridization, poplar hybridization, cultivar, reticulate evolution.

Тополь – одна из самых распространенных древесных пород, используемых в нашей стране в озеленении и для создания защитных насаждений.

Для тополей секций *Aigerios* Duby и *Tacamahaca* Spach характерна гибридизация как в зоне контактов их природных ареалов, так и в культуре при совместном выращивании [Eckenwalder, 1984; Лиховид, 1984, с. 19–20; Бакулин, 2004; Broeck et al., 2005; Vanden Broeck et al., 2005; Hamzeh et al., 2007; Roe et al., 2014; Jianget et al., 2016; Климов, Прошкин, 2016, 2017].

² The work has been carried out with the support of RFBR, project #16-04-01542 “Urban poplars of the European part of Russia: diversity and origin”, and partly within Erasmus + project 565403-EPP-1-RU-EPPJMO-Module “Environment and ecological technologies in urban areas: EU policy and best practices”.

В Европейской части России в природе произрастает только *Populus nigra* L., а остальные виды завозились из Азии (*P. suaveolens* Fisch., *P. laurifolia* Ledeb.) и Северной Америки (*P. deltoides* Bartram ex Marshall., возможно, *P. balsamifera* L. и *P. trichocarpa* Torr. Et Gray ex Hook). Наблюдаемая по морфологическим признакам спонтанная гибридизация тополей в культуре показывает возможность существования в городских условиях не только гибридов F1, но и, по-видимому, бекроссов и гибридов между тремя и более видами тополей [Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Talbot et al., 2012; Vanden Broeck et al., 2012; Roe et al., 2014b; Hu et al., 2017; Майоров и др., 2012; Костина и др., 2016; Kostina et al., 2017]. Легкость, с которой тополя гибридизируют между собой, привела к тому, что в настоящее время в озеленении городов Европейской части России и Сибири встречаются в основном культивары гибридного происхождения, причем преимущественно сложные гибриды [Адвентивная флора Москвы..., 2012; Костина и др., 2016].

В настоящее время у специалистов отсутствует единое мнение о том, какие природные виды и в каком количестве завозились в тот или иной регион России и принимали участие в образовании культиваров. Установление родительских видов по морфологическим признакам привело к возникновению множества версий их происхождения. Это касается и широко распространенного культивара – *P. × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov, который в XX в. массово использовался в озеленении городов Европы и Сибири. В последнее время данный культивар стал проявлять инвазионную активность. Кроме того, в зоне совместного произрастания этого культивара и природных видов наблюдается их интрогрессивная гибридизация [Костина и др., 2016; Прошкин, Климов, 2017]. Таким образом, в настоящее время остро стоит проблема происхождения культиваров тополей, а также выяснения вопросов, связанных с пониманием «вида» у тополей и характера их эволюции.

Материалы и методы

Материалы для исследования были собраны в период с 2014 по 2015 гг. на территории Европейской части России в Москве, Ижевске, Пензе, Сыктывкаре и Оренбургской области, а также в Кемеровской области. Отобраны были представители секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, а также их внутри- и межсекционные гибриды. В работе были использованы 140 образцов с деревьев как высаженных на улицах городов, так и произрастающих вдалеке от населенных пунктов в поймах рек.

На базе лаборатории «Гербарий» Главного ботанического сада РАН (ГБС РАН) из собранных гербарных материалов нами были получены образцы ДНК. Образцы были подвергнуты гербаризации методом простой сушки под прессом. При сборе гербарного материала каждый экземпляр также отбирался в силикагель.

Собранные тополя определялись по описаниям, приведенным в книге «Адвентивная флора Москвы...» (2012). Также в гербарии ГБС РАН (акроним МНА) были изучены сборы тополей из их естественных ареалов, а также с территории Европейской России.

ДНК выделяли СТАВ-методом [Doyle, Doyle, 1987] из листьев, высушенных в силикагеле, или из гербарных образцов. Для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) были использованы праймеры для амплификации межгенного спейсера хлоропластной ДНК *trnH-psbA*: прямой праймер *trnH GUG* (CGC GCA TGG TGG ATT CAC AAT CC) и обратный праймер *psbA* (GTT ATG CAT GAA CGT AAT GCT C) [Shaw et al., 2005]; и внутреннего транскрибируемого спейсера ядерного рибосомального оперона (ITS): NNC-18S10 (AGGAGAAGTCGTAACAAG), и обратный праймер C26A (GTTTCTTTTCCTCCGCT) [Mort et al., 2007].

Реакционная смесь для ПЦР анализа образцов (20 мкл) содержала 10–20 нг ДНК, 20 пикомоль праймера и 4 мкл готового реакционного микса MasterMix 5X Mag^{DD}MIX-2025 (200 мкМ каждого dNTP, 1,5 мМ MgCl₂, 1,5 ед. Taq-полимеразы и буфер, Диалат ЛТД, Россия).

ПЦР проводили в амплификаторе MJ Research PTC-220 DNA Engine Dyad (Biorad Ltd., США).

Протокол ПЦР реакций для хлоропластной и ядерной ДНК был заимствован из статьи J. Shaw с соавторами [Shaw et al., 2005].

ПЦР для участка *trnH-psbA* проводили в течение 35 циклов: денатурация при 94 °С – 30 с, отжиг при 55 °С – 30 с, элонгация при 72 °С – 1 мин, и финальная элонгация при 72 °С – 5 мин.

Условия проведения ПЦР для ITS участка были следующими: 1 мин при 94 °С, 2 мин при 50 °С, 2 мин при 72 °С в течение 30 циклов и финальная элонгация при 72 °С – 5 мин. Оценка качества продуктов ПЦР проводилась электрофорезом в 1%-м агарозном геле в 0,5-кратном трис-боратном буфере с окрашиванием бромидом этидия (EtBr) при 125 В. Секвенирование амплифицированных участков хлоропластной и ядерной ДНК проводили на базе ПКЗАО «Синтол».

Секвенированные последовательности ДНК выравнивались с помощью программы ClustalW, входящей в программу Bio 7.0.1 [Hall, 1999]. Окончательное выравнивание проводилось вручную.

После удаления плохо прочитавшихся концов последовательностей индели (инсерции/делеции) были закодированы методом простой кодировки инделей [Simmons et al., 2001] с помощью программы GapCoder [Young, Nealy, 2003].

Также файл был загружен в программу SplitsTree4 [Huson, Bryant, 2006], где были построено несколько филогенетических деревьев. Данная программа строит «сети» деревьев по принципу объединения близких «родственных» образцов.

Гаплотипы, выделенные по результатам анализа, выравнивались в программе TCS [Clement, Posada, Crandall, 2000].

Результаты молекулярно-генетического исследования гибридизации *Populus nigra* и *P. laurifolia* в природе

В бассейне р. Томи в окрестностях Новокузнецка *Populus nigra* и *P. laurifolia* растут в пространственно неразделенных древостоях и образуют смешанные насаждения. Качественные и количественные признаки гибридов *P. nigra* и *P. laurifolia* в большей части носят промежуточный характер [Климов, Прошкин, 2017]. Однако следует отметить, что, по нашим наблюдениям, среди черных тополей встречались экземпляры, которые по ряду морфологических признаков (опущение черешка, слабовыраженная бороздка, форма листовой пластинки) не полностью соответствовали чистому *P. nigra*. По данным А.В. Климова и Б.В. Прошкина (2017) факты интрогрессии и асимметрии ряда морфологических признаков гибридов были отмечены не только в сторону *P. nigra*, но и в сторону *P. laurifolia*. Образцы *P. nigra* были собраны в окрестностях деревни Славино, а *P. laurifolia* и гибриды *P. laurifolia* и *P. nigra* – в долине р. Верхняя Терсь.

В результате молекулярно-генетического анализа собранного материала была получена дендрограмма гибридизации *P. nigra* и *P. laurifolia* (рис. 1).

Анализ спейсера *psbA-trnH* разделил выборку из 15 образцов на два удаленных кластера, в один из которых вошли все образцы *P. nigra* и часть образцов *P. laurifolia*, образовавшие самостоятельные, хотя и близкие субкластеры. Второй удаленный кластер состоял из образцов морфологически «чистого» *P. laurifolia* и двух гибридных образцов. Еще два образца – гибрид и «чистый» *P. laurifolia* – оказались между этими двумя кластерами. Такая достаточно зыбкая картина показывает, наряду с гибридами F1 и бекроссами, существуют экземпляры тополей черного и лавролистного, несущие в хлоропластной ДНК следы их гибридизации в прошлом.

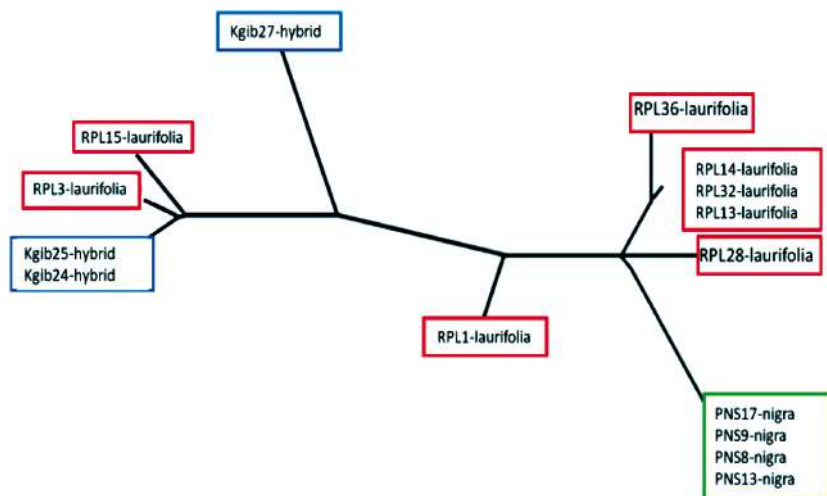


Рис. 1. Дендрограмма гибридизации *Populus nigra* и *P. laurifolia* в природе для выборки образцов из Новокузнецка, построенная в программе SplitsTree4 методом Neighbor Joining

Fig. 1. Dendrogram of the *P. nigra* and *P. laurifolia* hybridization in nature for the batch of samples from Novokuznetsk generated using the SplitsTree4 software by the Neighbor Joining method

Результаты молекулярно-генетического исследования по выяснению происхождения культиваров тополей, используемых в озеленении городов

При подборе образцов для проведения молекулярно-генетического исследования мы, прежде всего, ориентировались на культивары, произрастающие в городах Европейской части России (Москва, Ижевск, Пенза, Сыктывкар). В анализ было включено 8 широко распространенных культиваров, выделенных по морфологическим признакам.

Из чистых видов были взяты *Populus nigra* (из Ростовской, Волгоградской, Оренбургской областей, окрестностей Новокузнецка), *P. laurifolia* (из окрестностей Новокузнецка), *P. deltoides*, *P. balsamifera* (образцы получены из Северной Америки) и *P. maximowiczii* A. Henry, *P. trichocarpa*, *P. afghanica* (Aitch. et Hemsl.) Schneid. – из генбанка.

Предполагалось, что культивары, выделенные по морфологическим признакам, сгруппируются в отдельные клады. Полагали, что этому будет способствовать также и основной способ размножения культиваров – черенкование. Однако полученные деревья и сети гаплотипов не позволили провести однозначного различения видов и гибридов, как природных, так и культивируемых.

На рис. 2 представлен один из вариантов дендрограмм, построенных для участка *trnH-psbA*.

Все исследованные нами виды и гибриды черных и бальзамических тополей характеризуются большой географической изменчивостью на молекулярном уровне. Этот вывод распространяется на *Populus deltoides*, *P. longifolia*, *P. nigra*, *P. simonii* Carriere, а также *P. × sibirica* и похожий на него гибрид с добавлением *P. deltoides* и сходные с ними гибриды, для которых собран достаточно большой материал.

Обсуждение результатов

Полученные результаты молекулярно-генетического исследования тополей не позволяют сделать однозначных выводов о характере взаимоотношений между природными видами в зоне пересечения их ареалов и о тех процессах, которые протекают при совместном культивировании природных видов и их гибридов. Необходимо продолжить исследование последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК. Однако возможно, что основной причиной высокой географической изменчивости на молекулярном уровне является межвидовая гибридизация, которая имеет место как при культивировании тополей, так и в природной обстановке.

В каждом регионе местные популяции тополей находятся под заметным влиянием потока генов от других видов и гибридов тополей, а эти виды и гибриды везде разные или, по крайней мере, представлены в различном количественном соотношении.

В качестве примера можно привести *P. nigra* в регионах, где нет *P. laurifolia*, и *P. nigra* в регионах, где он интенсивно гибридизирует с местным *P. laurifolia*.

В природных условиях межвидовая гибридизация частично ограничена произрастанием разных видов в несколько разных биотопах и меньшей приспособленностью гибридов к конкретным условиям среды. Тем не менее, разделение экологических ниш между тополями не является абсолютным, и представители разных видов часто наблюдаются растущими вместе.

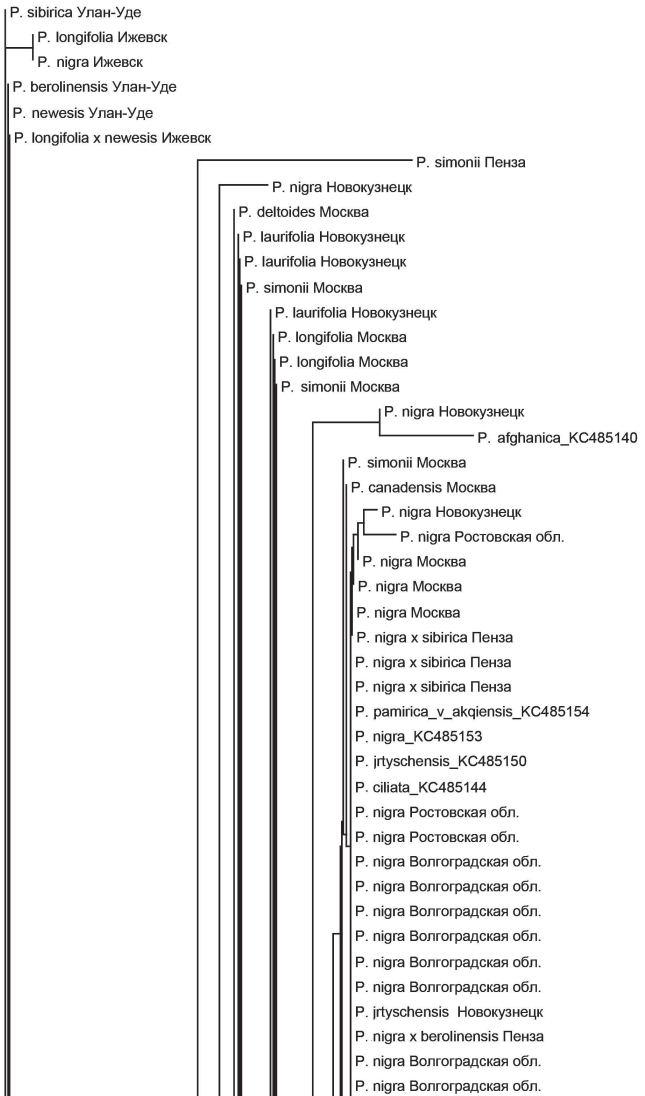
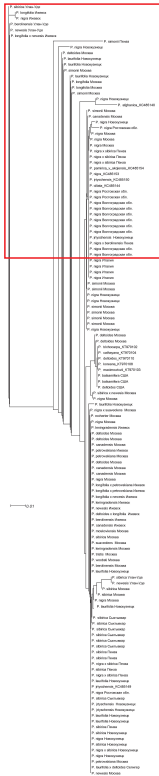


Рис. 2. Дендрограмма культиваров тополей, используемых в озеленении городов, построенная в программе SplitsTree4, методом Neighbor Joining

Fig. 2. Dendrogram of the poplar cultivars used for the urban beautification generated using the SplitsTree4 software by the Neighbor Joining method

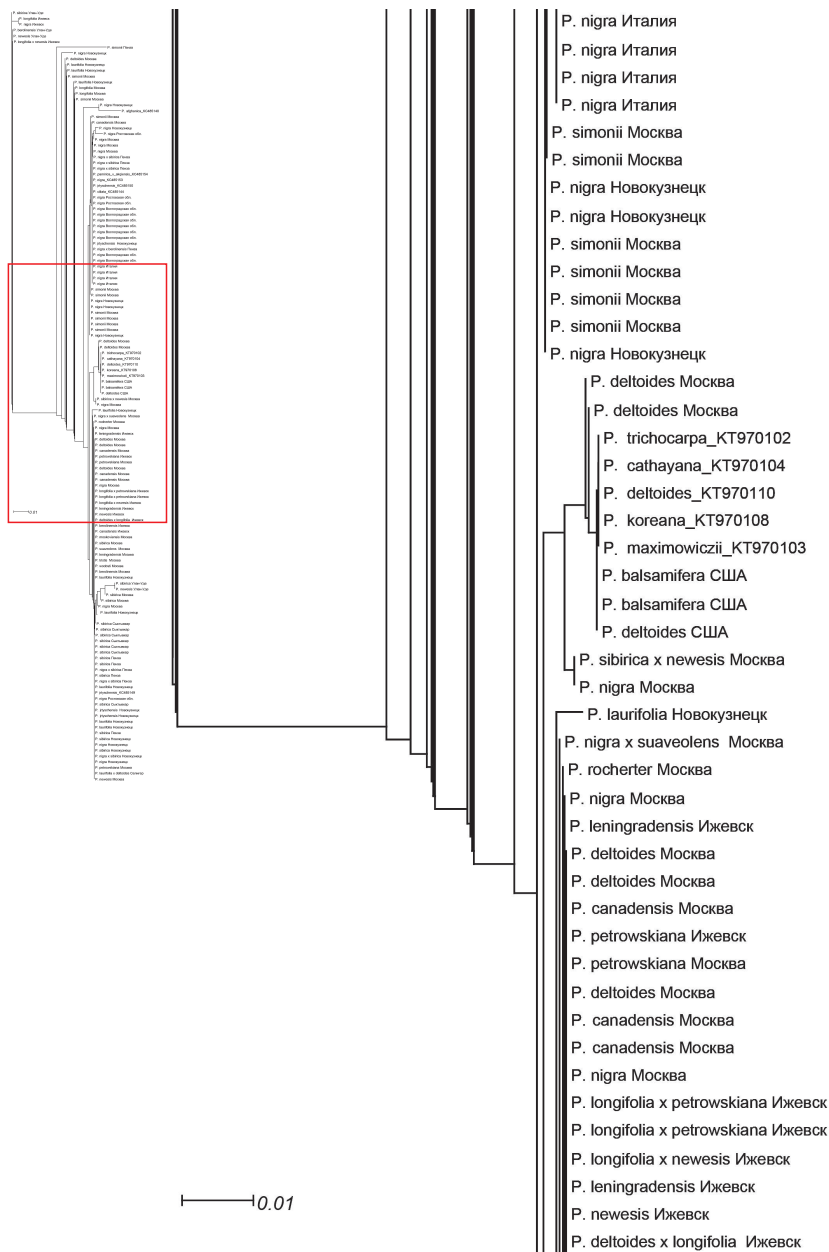
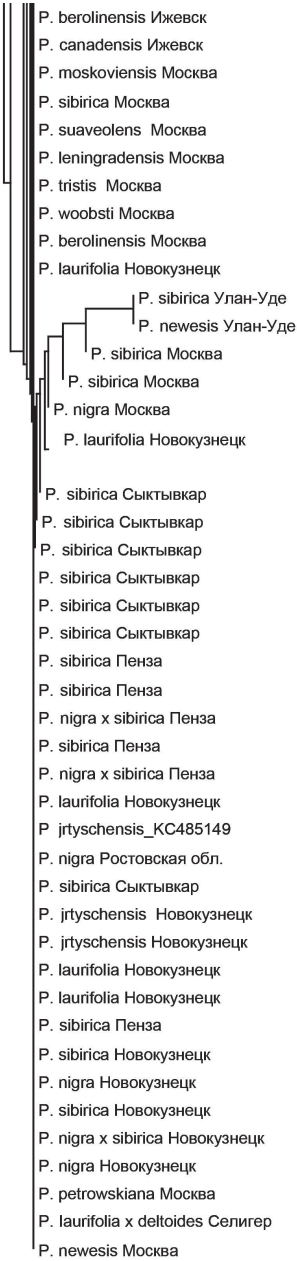
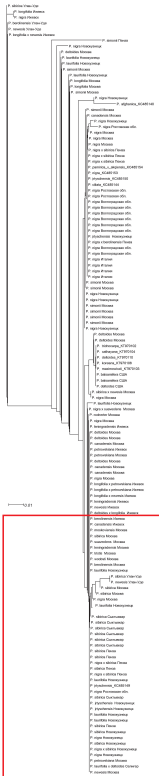


Рис. 2. Продолжение



Изучение и сохранение биологического разнообразия

Рис. 2. Окончание

Эволюция тополей подрода *Tacamahaca*, вероятнее всего, является сетчатой, т.к. имеются значительные потоки генов между многими видами секций *Tacamahaca* и *Aigeiros*. Сетчатость эволюции косвенно подтверждается легкостью гибридизации между всеми видами подрода в культуре, наличием большого количества гибридов в природе, большой географической изменчивостью каждого вида (из-за гибридизации с разными видами в разных регионах), некоторым молекулярным сходством разных видов и нотовидов при их произрастании в одном регионе (по крайней мере, молекулярным сходством при анализе хлоропластной ДНК).

Разделение подрода *Tacamahaca* на две секции: секцию бальзамических тополей – *Tacamahaca*, а также секцию черных, или дельтовидных тополей – *Aigeiros*, – представляется нам удобным, но может не отражать генетическое родство между теми или иными видами тополей.

В основу разделения на две секции положены форма листовой пластинки и особенности черешка (наличие или отсутствие бороздки), а эти признаки являются приспособлением к конкретным условиям произрастания и, прежде всего, к ветровому режиму. Одинаково легкая гибридизация между всеми видами данного подрода – это одно из доказательств единства подрода и искусственности выделяемых внутри него секций.

Другое доказательство получено нами: принадлежность видов к одной или другой секции в случае анализа хлоропластной ДНК не играет роли в распределении образцов покладам. Это означает, что секции черных и бальзамических тополей являются экологическими, и при выяснении родства между видами опираться на них не обязательно. Бальзамические тополя тяготеют к горным условиям, а черные – к поймам равнинных рек, хотя такое тяготение не абсолютно. Сходство видов внутри секций может оказаться конвергентным.

Если говорить о систематике тополей внутри подрода *Tacamahaca*, то в этом отношении перспективно было бы деление по числу створок, которыми открываются коробочки: двухстворчатые тополя *Populus nigra*, *P. balsamifera*; трехстворчатые *P. deltoides*, *P. laurifolia*, *P. suaveolens*, *P. trichocarpa*, *P. laurifolia* и *P. longifolia* (с рядом оговорок), и данным морфометрических измерений (длина генеративных побегов, длина и ширина коробочек, длина плодоножек) [Костина, Шанцер, 2015]. Наверное, выделение секций по этим признакам преждевременно, но в данном случае важно, что деление по характеру плодов никак не сопряжено с делением по признакам листа, т.е. мы имеем еще одно доказательство единства подрода, подтверждающее наши молекулярные данные.

Наши данные подтверждают точку зрения В.Л. Комарова (1936) о придании секциям *Populus* и *Turanga* ранга подрода и объединения секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* в один подрод, а возможно, и в одну секцию.

Заключение

Эволюция тополей подрода *Tacamahaca*, вероятнее всего, является сетчатой, т.к. имеются значительные потоки генов между многими видами этого подрода.

Сетчатость эволюции косвенно подтверждается легкостью гибридизации между всеми видами подрода в культуре, наличием большого количества гибридов в природе, большой географической изменчивостью каждого вида (из-за гибридизации с разными видами в разных регионах), некоторым молекулярным сходством разных видов и гибридов при их произрастании в одном регионе (по крайней мере, молекулярным сходством при анализе хлоропластной ДНК).

Библиографический список / References

1. Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Шчербаков А.В. М., 2012. [Mayorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti [Adventive flora of Moscow and the Moscow region]. Moscow, 2012.]
2. Бакулин В.Т. Тополь лавролистный. Новосибирск, 2004. [Bakulin V.T. Topol lavrolistnyy [Black poplar in Western Siberia]. Novosibirsk, 2004.]
3. Климов А.В., Прошкин Б.В. Возникновение, структура и динамика популяций *Populus jrtyschensis* Ch.Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. 2017. Вып. 4. С. 23–31. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. × jrtyschensis* Ch.Y. Yang. in the zone of natural hybridization. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017. № 39. Pp. 58–72.]
4. Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 55–62. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphological identification of natural hybrids *P. nigra* × *P. laurifolia* in the floodplain of the river Tom'. *Siberian Journal of Forestry*. 2016. № 5. Pp. 34–47.]
5. Комаров В.Л. Род Тополь // Флора СССР. М.-Л., 1936. Т. 5. С. 215–242. [Komarov V.L. Genus Poplar. *Flora SSSR*. Moscow, Leningrad, 1936. T. 5. Pp. 215–242.]
6. Костина М.В., Чиндяева Л.Н., Васильева Н.В. Гибридизация *Populus* × *sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *Populus nigra* L. в Новосибирске // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 20–31. [Kostina M.V., Chindyaeva L.N., Vasilieva N.V. Hybridization of *Populus* × *sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *Populus nigra* L. in Novosibirsk. *Socio-ecological technologies*. 2016. № 4. Pp. 20–31.]
7. Костина М.В., Шанцер И.А. К систематике рода *Populus* L. I. Значение признаков генеративной сферы для разграничения секций, видов и гибридов //

Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение Биологическое. 2014. Т. 119. Вып. 2. С. 51–63. [Kostina M.V., Schanzer I.A. Notes on the taxonomy of the genus *Populus* L. I. The use of generative characters in delimitation of sections, species and hybrids. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists (Biological Series)*. 2014. Т. 119. Vol. 2. Pp. 51–63.]

8. Лиховид Н.И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Красноярск, 1984. С. 19–20. [Likhovid N.I. *Introduktsiya derev'ev i kustarnikov v Khakassii* [Introduction of trees and shrubs in Khakassia]. Krasnoyarsk, 1984.]

9. Прошкин Б.В., Климов А.В. Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // *Turczaninowia*. 2017. Т. 20. № 4. С. 206–218. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Spontaneous hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in the city of Novokuznetsk (Kemerovo region). *Turczaninowia*. 2017. Т. 20. № 4. Pp. 206–218.]

10. Broeck A.V., Cox K., Michiels B., Verschelder P., Villar M. With a little help from my friends: hybrid fertility of exotic *Populus × canadensis* enhanced by related native *Populus nigra*. *Biological Invasions*. 2012. August. Vol. 14. Issue 8. Pp. 1683–1696.

11. Broeck A.V., Villar M., Van Bockstaele E., Van Slycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. *Annals of Forest Science*. 2005. Т. 62. № 7. Pp. 601–613.

12. Clement M., Posada D., Crandall K.A. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol. Ecol.* 2000. № 9. Pp. 1657–1659.

13. Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem Bull.* 1987. № 19. Pp. 11–15.

14. Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (*Salicaceae*) in sections Aigeiros and Tacamahaca. I. Population studies of *P. × parryi*. *Can. J. Bot.* 1984. Vol. 62. Pp. 317–324.

15. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*. 1999. Pp. 95–98.

16. Hamzeh M., Sawchyn Ch., Perinet P., Dayanandan S. Asymmetrical natural hybridization between *Populus deltoides* and *P. balsamifera* (*Salicaceae*). *Can. J. Bot.* 2007. Vol. 85. Pp. 1227–1232.

17. Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Mol. Biol. Evol.* 2006. № 23 (2). Pp. 254–267.

18. Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrytschensis* from two distantly related species. *BMC Plant Biology*. 2016. № 16. P. 89. DOI: 10.1186/s12870-016-0776-6.

19. Kostina M.V., Puzryov A.P., 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. Vol. 3. Pp. 97–119.

20. Meirmans P.G., Lamothe M., Gros-Louis M.C., Khasa D., Perinet P., Bousquet J. Complex patterns of hybridization between exotic and native North American poplar species. *Am. J. Bot.* 2010. № 97. Pp. 1688–1697.

21. Mort M.E., Archibald J.K., Randle C.P., Levens N.D., O'Leary T.R., Topalov K., Wiegand C.M., Crawford D.J. Inferring phylogeny at low taxonomic levels: utility of rapidly evolving cpDNA and nuclear ITS loci. *Am. J. Bot.* 2007. Vol. 94. № 2. Pp. 173–183.

22. 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. № 4 (9). Pp. 1629–1647.

23. Shaw J., Lickey E.B., Beck J.T., Farmer S.B., Liu W., Miller J., Siripun K.C., Winder C.T., Schilling E.E., Small R.L. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *Am. J. Bot.* 2005. Vol. 92. №1. Pp. 142–166.

24. Simmons M.P., Ochoterena H., Carr T.G. Incorporation, relative homoplasy, and effect of gap characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology.* 1974. № 50 (3). Pp. 454–462.

25. Smulders M.J.M., Van Der Schoot J., Arens P., Vosman B. Trinucleotide repeat microsatellite markers for black poplar (*Populus nigra* L.). *Molecular ecology resources.* Vol. 1. Issue 3. 2001. September. Pp. 188–190.

26. Talbot P., Schroeder W.R., Bousquet J., Isabel N. When exotic poplars and native *Populus balsamifera* L. meet on the Canadian Prairies: Spontaneous hybridization and establishment of interspecific hybrids. *Forest Ecology and Management.* 2012. Vol. 285. 1 December. Pp. 142–152.

27. Thompson S.L., Lamothe M., Meirmans P.G., Perinet P., Isabel N. Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars. *Mol. Ecol.* 2010. № 19. Pp. 132–145.

28. Young N.D., Healy J. Gap Coder automates the use of indel characters in phylogenetic analysis. *BMC Bioinformatics.* 2003. № 4. P. 6. DOI: 10.1186/1471-2105-4-6.

Статья поступила в редакцию 21.12.2017

The article was received on 21.12.2017

Васильева Наталия Владимировна – аспирант кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Vasilieva Natalia V. – post-graduate student of the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University

E-mail: dekanat.vas@mail.ru

Костина Марина Викторовна – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Kostina Marina V. – Dr. Biol. Hab.; Professor of the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University

E-mail: mkostina@list.ru

Насимович Юрий Андреевич – экскурсовод эколого-просветительского центра «Конный двор», Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы «Мосприрода»

Nasimovich Yuri A. – guide of the ecological-educational center, State environmental protection budgetary institution of Moscow “Mospriroda”

E-mail: nasimovich@mail.ru