

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56

УДК: 674.031.623.23

**Б.В. Прошкин<sup>1</sup>, А.В. Климов<sup>2, 3</sup>**

<sup>1</sup> Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний, 654066 г. Новокузнецк, Кемеровская обл., Российская Федерация

<sup>2</sup> ООО «ИнЭкА-консалтинг», 654027 г. Новокузнецк, Кемеровская обл., Российская Федерация

<sup>3</sup> Кузбасский гуманитарно-педагогический институт Кемеровского государственного университета, 654041 г. Новокузнецк, Кемеровская обл., Российская Федерация

## Антропогенная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в Сибири. Скрещивание в естественных местообитаниях

Широкое распространение *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov в Сибирском регионе привело к его многочисленным контактам с насаждениями *P. nigra* L. и фактам антропогенной гибридизации, протекающей как на нарушенных (рудеральных), так и на естественных (пойменных) местообитаниях. Гибриды, произрастающие на этих территориях, отличаются значительным фенотипическим разнообразием, резко затрудняющим их идентификацию. Целью работы явилось изучение антропогенной гибридизации *P. × sibirica* с *P. nigra* в естественных местообитаниях. При этом решались следующие задачи: выявить диагностические морфологические признаки гибридов; особенности изменчивости признаков листьев исследованных таксонов; выявить влияние условий среды обитания на фенотипическое разнообразие популяций гибридов. Для достижения поставленных цели и задач обследовали по 30 репродуктивно зрелых деревьев *P. × sibirica*, *P. nigra* и их гибридов в устье реки Бии и в г. Бийске (Алтайский край). При анализе качественных признаков морфологическими маркерами выбраны: форма листовой пластинки, ее верхушки и основания,

© Прошкин Б.В., Климов А.В., 2023

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License  
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

наличие базальных железок, опушение черешка. Важнейшими морфологическими признаками, позволяющими идентифицировать гибриды, являются дифференциация укороченных побегов кроны и наличие базальных железок. Фенотипическое разнообразие насаждений *Populus nigra* и *P. × sibirica* невелико, а гибридов в указанных условиях наблюдается его рост. Наблюдаемая антропогенная гибридизация в естественных местообитаниях носит ассиметричный характер, что, как и фенотипический состав популяций гибридов, определяется действием стабилизирующего отбора.

**Ключевые слова:** *Populus × sibirica*, *Populus nigra*, естественные местообитания, антропогенная гибридизация, популяция, изменчивость, фенотипическое разнообразие

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: 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

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56

**B.V. Proshkin<sup>1</sup>, A.V. Klimov<sup>2, 3</sup>**

<sup>1</sup> KI of the FPS of Russia,  
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654066, Russian Federation

<sup>2</sup> InEKA-Consulting LLC,  
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654027, Russian Federation

<sup>3</sup> Kuzbass Humanitarian Pedagogical Institute  
of the Kemerovo State University,  
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654041, Russian Federation

## Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in natural habitats

The wide distribution of *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov in the Siberian region led to its numerous contacts with plantations of *P. nigra* L. and the facts of anthropogenic hybridization

occurring both in disturbed (ruderal) and natural (floodplain) habitats. Hybrids growing in these territories are distinguished by a significant phenotypic diversity, which makes their identification quite difficult. The aim of this work was to study the anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* with *P. nigra* in natural habitats. At the same time, the following tasks were solved: to identify diagnostic morphological features of hybrids; peculiarities of variability of traits in the leaves of the studied taxa; to identify the influence of environmental conditions on the phenotypic diversity of hybrid populations. To achieve the set goals and objectives, 30 reproductively mature trees of *P. × sibirica*, *P. nigra* and their hybrids were examined at the mouth of the Biya River and in the city of Biysk (Altai Territory). When analyzing the qualitative features, the following morphological markers were chosen: the shape of the leaf blade, its apex and base, the presence of basal glands, and petiole pubescence. The most important morphological features that make it possible to identify hybrids are the differentiation of short crown shoots and the presence of basal glands. The phenotypic diversity of *P. nigra* and *P. × sibirica* plantations is not high, and its growth is observed in hybrids under these conditions. The observed anthropogenic hybridization in natural habitats is asymmetric, which, like the phenotypic composition of hybrid populations, is determined by the action of stabilizing selection.

**Key words:** *Populus × sibirica*, *Populus nigra*, natural habitats, anthropogenic hybridization, population, variability, phenotypic diversity

FOR CITATION: Proshkin B.V., Klimov A.V. Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in natural habitats. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 1. Pp. 41–56. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56

## Введение

Антропогенная гибридизация – образование межвидовых гибридов между таксонами, контакт которых обусловлен хозяйственной деятельностью человека, характерна для рода *Populus* L. [Vanden Broeck et al., 2005; Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Eckenwalder, 2010; Roe et al., 2014; Прошкин, Климов, 2017; Климов и др., 2018]. Как и естественная гибридизация, она успешно протекает не только между таксонами одной секции, но и между представителями секции *Tacamahaca* Mill. (бальзамические тополи) и *Aigeiros* Lunell. (черные тополи). Однако, по сравнению со спонтанным скрещиванием в природе, это более сложный процесс, поскольку зачастую протекает не только с участием

чистых видов, но чаще – со сложными гибридными культиварами. В процессе интрогрессивной гибридизации важнейшим фактором, ограничивающим это явление, является обратное скрещивание гибридов  $F_1$  с родительскими видами, этап, который является более сложным, чем последующее образование беккроссов [Meirmans et al., 2010]. Однако многие культивары часто уже являются беккроссами первого поколения, т.к. селекционеры нередко используют повторное скрещивание с одним из родительских видов для усиления хозяйственно ценных признаков. Кроме того, и гибриды  $F_1$ , и беккроссы, используемые в культуре, не подвергаются действию тех факторов естественного отбора, которые могли бы привести к их элиминации в природных условиях при конкуренции с родительскими видами [Прошкин, Климов, 2017].

В Сибирском регионе наиболее широко распространенным в посадках культиваров тополя является *Populus × sibirica*, таксон полигибридного происхождения [Адвентивная флора, 2012; Борзенкова и др., 2022; Климов, Прошкин, 2022], вероятно, возникший в результате спонтанного скрещивания видов и гибридов секций *Tacamahaca* и *Aigeiros*. В недавнем прошлом он очень широко применялся в полезащитных насаждениях, посадках вдоль автострад, железных дорог, озеленении населенных пунктов, что привело к контакту с популяциями аборигенных видов [Прошкин, Климов, 2017]. Факты спонтанного скрещивания *Populus × sibirica* с местными видами – *P. nigra*, *P. laurifolia* Ledeb., *P. × irtyschensis* Chang Y. Yang. и *P. suaveolens* Fisch. – отмечены в различных регионах Сибири [Костина и др., 2016; Прошкин, Климов, 2017, 2019а; Насимович и др., 2019; Климов, Прошкин, 2022].

Как мы уже отмечали ранее, известные к настоящему времени факты антропогенной гибридизации тополя, в том числе и в Сибири, наблюдались как в естественных (пойменных), так и на рудеральных – нарушенных хозяйственной деятельностью человека – территориях [Thompson et al., 2010; Roe et al., 2014; Костина и др., 2016; Прошкин, Климов, 2017]. Гибридные особи тополя, произрастающие на этих территориях, отличаются значительным фенотипическим разнообразием, резко затрудняющим их идентификацию и выявление происхождения.

Рассматривая гибридизацию *P. × sibirica* с *P. nigra* в пойме р. Оби в г. Новосибирске, М.В. Костина с соавторами отмечает, что интенсивность гибридизации зависит от специфики местообитания. Так, несмотря на антропогенные нарушения, в пойме Оби преобладает *P. nigra* и гибриды, морфологически близкие к нему. Вне естественных условий, на пустыре, произрастают гибриды *P. × sibirica* с *P. nigra* с еще более широким диапазоном морфологических признаков (т.е. большим

фенотипическим разнообразием). Промежуточная ситуация наблюдается на побережье искусственного водоема – Обского водохранилища. Таким образом, гибриды, уклоняющиеся в сторону *Populus nigra*, тяготеют к естественным местообитаниям, а уклоняющиеся в сторону *P. × sibirica* – к рудеральным биотопам [Костина и др., 2016].

Исследования гибридизации *P. × sibirica* с *P. nigra*, проведенные в 2017 г. в пределах городской территории Новокузнецка, охватывали только нарушенные территории [Прошкин, Климов, 2017]. В 2020 г. этими же авторами было обследовано устье реки Бии. Здесь в окрестностях села Иконниково был обнаружен очаг гибридизации указанных таксонов в пойменных условиях. Растения гибридов чередовались в прирусловой зоне с *P. nigra*. Большинство из них имело семенное происхождение и оказалось на прирусловой отмели в результате переноса семян водой из городской зоны Бийска, где тополь сибирский явно преобладает в насаждениях. В результате ежегодного торошения льдом гибриды и осокорь на указанном прирусловом участке образуют клоны, возраст которых колеблется от 10 до 40 лет [Прошкин, Климов, 2020]. Взрослые особи *P. nigra* были отмечены за пределами отмели, *P. × sibirica* ни на исследуемом участке, ни за его пределами не встречались. В целом, территория находится в естественных пойменных условиях для аборигенного тополя черного. Поэтому целью настоящей работы являлось изучение антропогенной гибридизации *P. × sibirica* с *P. nigra* в естественных (пойменных) местообитаниях. При этом решались следующие задачи: выявить диагностические морфологические признаки гибридов *P. × sibirica* с *P. nigra*; особенности изменчивости признаков листьев исследованных таксонов; выявить влияние условий среды обитания на фенотипическое разнообразие популяций гибридов.

## Материалы и методы

Для достижения поставленных цели и задач рандомизированно обследованы по 30 репродуктивно зрелых деревьев *P. × sibirica*, *P. nigra* и их гибридов. Особи *P. × sibirica* были отобраны в зеленых насаждениях г. Бийска. Тополь черный и гибриды – на исследованном прирусловом участке (N 52°25'35.6", E 85°05'51.9"). С южной стороны средней части кроны проводился сбор гербарного материала. С каждой особи отбиралось по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев с укороченных побегов.

Морфологические признаки исследовались с использованием сравнительно-морфологического метода. При этом изучен комплекс признаков, рассматриваемых авторами как качественные: форма листовой

пластинки, ее верхушки и основания, наличие базальных желёзок (железки сверху на стыке черешка и листовой пластинки) и опушение черешка. Подробное описание методов исследования и изучения фенотипической изменчивости приведены в работе авторов [Климов, Прошкин, 2021a].

Опушение черешка листа исследовалось с помощью стереоскопического микроскопа МБС–10 (ЛЗОС, Россия) при увеличении 16,3×. Степень развития трихом оценивали по шкале: черешок голый, трихом нет; редко опушен, волоски рассеяны по поверхности.

Принадлежность особей к определенному фенотипу определяли по сочетанию морфологических качественных признаков.

## Результаты

Как мы уже отмечали, гибриды *Populus × sibirica* с *P. nigra* наследуют от тополя сибирского дифференциацию побегов кроны, т.е. наличие укороченных побегов: дискобластов и лептобластов [Прошкин, Климов, 2017; Климов, Прошкин, 2022]. Как и у *P. × sibirica*, удлиненные порослевые побеги гибридов обычно ребристые в верхней части и цилиндрические в нижней, реже, наряду с указанными, встречаются цилиндрические или угловатые. У чистого *P. nigra* они исключительно цилиндрические по всей поверхности.

По форме листовой пластинки у гибридов *P. × sibirica* с *P. nigra* в исследованном насаждении преобладают яйцевидно-треугольные листья (81,7%), как и у *P. nigra* (табл. 1). Треугольные листовые пластинки, отмеченные у осокоря, у гибридов отсутствуют. В меньшей степени для гибридов характерны обычные для *P. × sibirica* листовые пластинки яйцевидной формы (18,3%).

Характеризуя гибриды *P. × sibirica* с *P. nigra*, М.В. Костина с соавторами отмечают: «данные экземпляры имеют более округлое, а не дельтовидное или ромбовидное, как у *P. nigra*, очертание основания листовой пластинки» [Костина и др., 2016, с. 26]. Действительно, по форме основания листовой пластинки таксоны четко различались. Для *P. nigra* характерно исключительно клиновидное (дельтовидное) основание, для *P. × sibirica* и гибридов – только округленно-клиновидное. Поэтому внешне они крайне схожи с пластинками тополя иртышского *P. irtyschensis*, естественного гибрида *P. laurifolia* (Тасамаһаса) и *P. nigra* (Aigeiros) в Алтае-Саянской горной стране. Однако у последнего в основании листовой пластинки отсутствуют базальные желёзки.

Таблица 1

**Встречаемость качественных признаков в насаждениях по несмещенной оценке частот ( $p \pm Sp$ )**  
**[Occurrence of qualitative traits in plantations according to unbiased frequency estimation ( $p \pm Sp$ )]**

Признак [Sign]	Вариация [Variations]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus × sibirica × P. nigra</i>	<i>Populus × sibirica</i>
Форма листовой пластинки [Leaf blade shape]	Треугольная [Triangular]	40 / 0,089 ± 0,013	0	0
	Яйцевидно-треугольная [Ovoid-triangular]	410 / 0,911 ± 0,013	368 / 0,817 ± 0,018	123 / 0,273 ± 0,021
	Яйцевидная [Ovoid]	0	82 / 0,183 ± 0,018	327 / 0,727 ± 0,021
Форма основания пластинки [Plate base shape]	Клиновидная [Wedge-shaped]	30 / 1,000 ± 0,000	0	0
	Округло-клиновидная [Rounded-wedge]	0	30 / 1,000 ± 0,000	30 / 1,000 ± 0,000
Форма верхушки пластинки [The shape of the plate tops]	Удлиненно-остроконечная [Elongated-pointed]	30 / 1,000 ± 0,000	15 / 0,5 ± 0,091	0
	Заостренная [Pointed]	0	15 / 0,5 ± 0,091	30 / 1,000 ± 0,000
Опушение черешка [Petiole pubescence]	Голый [No pubescence]	26 / 0,866 ± 0,062	11 / 0,366 ± 0,087	2 / 0,066 ± 0,045
	Опушенный [Pubescent]	4 / 0,134 ± 0,062	19 / 0,634 ± 0,087	28 / 0,934 ± 0,045
Листья с желёзками [Leaves with glands]	0	450 / 1,000 ± 0,000	43 / 0,095 ± 0,013	20 / 0,044 ± 0,009
	1	0	174 / 0,386 ± 0,022	80 / 0,177 ± 0,017
	2	0	233 / 0,519 ± 0,023	350 / 0,777 ± 0,019
Наличие желёзок, количество деревьев [Presentce of glands (number of trees)]	Без желёзок [No glands]	30	0	0
	С желёзками [With glands]	0	30	30

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

[Note.  $p$  – morph frequency,  $Sp$  – error morph frequency.]

По форме верхушки пластинки также наблюдались четкие различия: для *Populus nigra* характерна исключительно удлинненно-остроконечная, а для *P. × sibirica* – заостренная. У гибридов в равной степени отмечены указанные морфы (см. табл. 1).

На эндогенном уровне (в пределах особи) у таксонов *Populus* не варьирует характер опушения листа [Климов, Прошкин, 2017, 2019]. Как показали наши исследования [Климов, Прошкин, 2022], для *P. × sibirica* характерно преобладание в насаждениях особей с редким опушением черешка (70,0–80,0%), у остальных особей он голый (см. табл. 1). Для типичного, чистого *P. nigra* характерны голые листья и побеги [Šiler et al., 2014; Климов, Прошкин, 2019]. В исследованном насаждении осокоря только у четырех из тридцати особей наблюдалось редкое опушение черешка. Его наличие, на наш взгляд, обусловлено расположением исследованной площадки в зоне естественной гибридизации с *P. laurifolia* и *P. nigra* в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны и является фенотипическим проявлением интрогрессии [Прошкин, Климов, 2019б]. То есть наличие опушения у осокоря в популяциях исследованного района не связано с антропогенной гибридизацией таксона с *P. × sibirica*. Следовательно, данный признак не может рассматриваться для идентификации указанного процесса. Хотя это не исключает возможность его использования за пределами зон естественной гибридизации видов секций *Tacamahaca* и *Aigeiros*.

Для большинства листьев *Populus × sibirica* характерно наличие в основании пластинки двух базальных железок. Как и у родительского таксона, у гибридов этот признак варьирует на эндогенном, но не отличается изменчивостью на индивидуальном уровне: деревьев без развитых железок в насаждении нет. В то же время для *P. nigra* он вообще не характерен, как и для других аборигенных таксонов *P. laurifolia* и *P. irtyschensis*, способных скрещиваться с *P. × sibirica*. В пойменных насаждениях гибридов *P. nigra* и *P. × sibirica* несколько увеличивается доля листьев с одной базальной железкой в основании (см. табл. 1).

По сочетанию изученных качественных морфологических признаков у *P. × sibirica* в насаждениях г. Бийска выявлено три фенотипа. Преобладают особи (73,4%) с опушенными листовыми пластинками яйцевидной формы с округленно-клиновидным основанием и заостренной верхушкой. В популяции *P. nigra* на исследованном прирусловом участке также выявлено три фенотипа с резким преобладанием деревьев (83,3%) с голыми листовыми пластинками яйцевидно-треугольной формы с клиновидным основанием и удлинненно-остроконечной верхушкой. По индексу Животовского, отражающему внутривидовое разнообразие, исследованные насаждения *P. nigra* и *P. × sibirica* оказались весьма близки (табл. 2).



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

Фенотип [Phenotype]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus</i> × × <i>sibirica</i> × × <i>P. nigra</i>	<i>Populus</i> × × <i>sibirica</i>
Черешок листа голый, листовая пластинка треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole bare, leaf blade triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	1 / 0,033	–	–
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	25 / 0,833	4 / 0,133	–
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	–	3 / 0,1	–
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	–	4 / 0,133	2 / 0,066
Черешок листа опушен, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole pubescent, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	4 / 0,134	11 / 0,368	–

Окончание табл. 2

Фенотип [Phenotype]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus</i> × <i>sibirica</i> × <i>P. nigra</i>	<i>Populus</i> × <i>sibirica</i>
Черешок листа опушен, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole pubescent, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	–	7 / 0,233	6 / 0,2
Черешок листа опушен, листовая пластинка яйцевидная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole pubescent, leaf blade ovate, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	–	1 / 0,033	22 / 0,734
$\mu$	2,128	5,349	2,430
$S\mu$	0,248	0,340	0,214
Итого [Total]	30/1	30/1	30/1

Примечание.  $\mu$  – показатель внутрипопуляционного разнообразия Животовского;  $S\mu$  – ошибка показателя Животовского.

[Note.  $\mu$  is an indicator of the intrapopulation diversity of Zhivotovsky;  $S\mu$  is the error of the Zhivotovsky exponent.]

Напротив, в популяции гибридов указанных таксонов на исследованном прирусловом участке количество выявленных фенотипов в два раза превысило родительские (шесть фенотипов) (см. табл. 2). Более того, в распределении по популяции, хотя и прослеживался один наиболее широко распространенный фенотип – особи с опушенными листовыми пластинками яйцевидно-треугольной формы с округленно-клиновидным основанием и удлинено-остроконечной верхушкой, но он явно не преобладал (36,8%). Второй по распространению гибридный фенотип отличался заостренной формой верхушки листовой пластинки (23,3%), а третье (13,3%) и четвертое (13,3%) места заняли гибриды с голыми листовыми пластинками яйцевидной и яйцевидно-треугольной форм с заостренной и удлинено-остроконечной верхушкой соответственно. Доля остальных фенотипов не превысила 10,0%. По индексу Животовского внутрипопуляционное разнообразие гибридной популяции также в 2 раза превысило родительские показатели.

## Обсуждение

Проведенные исследования показали, что важнейшими признаками, позволяющими идентифицировать гибриды *Populus × sibirica* и *P. nigra*, являются дифференциация укороченных побегов кроны на лептобласты и дискобласты, унаследованная тополем сибирским от таксонов секции *Tasamanasa* и не характерная для осокоря.

По форме листовой пластинки гибриды *P. × sibirica* и *P. nigra*, обитающие на местообитаниях, близких к естественным, подобным изученному нами прирусловому участку, действительно, тяготеют к *P. nigra*, поскольку у них преобладают яйцевидно-треугольные листья с округленно-клиновидным основанием, схожие также с *P. irtyschensis*. Этот факт еще раз подтверждает представление о том, что гибридизация вообще, как и интрогрессивная гибридизация под действием естественного отбора, нередко носит асимметричный характер [Suarez-Gonzalez et al., 2018; Климов, Прошкин, 2021]. Как и у других таксонов рода *Populus*, на эндогенном уровне у гибридов *P. × sibirica* и *P. nigra* можно наблюдать все формы листовых пластинок, но преобладает всегда одна [Климов, Прошкин, 2021б]. Если форму основания листовых пластинок гибриды полностью унаследовали от *P. × sibirica*, то форму ее верхушки – в равной степени от обоих родителей. На эндогенном уровне эти признаки не варьируют.

Наряду с дифференциацией побегов, важнейшим качественным морфологическим признаком, позволяющим идентифицировать гибриды *P. nigra* с *P. × sibirica*, является развитие базальных железок в основании листовых пластинок. При этом в популяции гибридов, по сравнению с *P. × sibirica*, увеличивается доля листьев с одной железкой и сокращается количество с двумя.

Как мы отмечали ранее, при исследовании *P. × sibirica* на территории Сибири у него было выявлено всего четыре фенотипа [Прошкин, Климов, 2022], в ходе настоящих обследований в Бийске выявлено три. В Бийске, как и других городах Сибири, преобладают особи с опушенными черешками, яйцевидной формой листовой пластинки с округло-клиновидным основанием и заостренной верхушкой (см. табл. 2). В целом, фенотипический состав насаждений *P. × sibirica* здесь соответствует региону [Там же, 2022] и отражает культурное происхождение таксона.

В исследованной популяции *P. nigra* отмечено также три фенотипа и наблюдается резкое преобладание одного из них, это, в общем, характерно для «чистых» насаждений вида в Алтае-Саянской горной стране,

расположенных вне очагов его гибридизации с *Populus laurifolia* [Прошкин, 2019]. Такой фенотипический состав, на наш взгляд, отражает строгую специализацию осокоря к пойменным местообитаниям и, как следствие, действие стабилизирующего естественного отбора, в условиях поймы способствующего поддержанию в популяции среднего, ранее сложившегося признака, оптимально соответствующего условиям среды.

Исследование популяции гибридных растений *P. × sibirica × P. nigra* на обследованном прирусловом участке подтвердило полученные ранее представления о росте фенотипического разнообразия. Внутрипопуляционное разнообразие популяции гибридов в условиях, близким к естественным местообитаниям, в 2 раза превысило родительские показатели. При этом фенотипический состав популяции гибридов отличается отсутствием резкого доминирования одного конкретного фенотипа. На наш взгляд, это обусловлено негативным влиянием гибридизации на геномный фон реципиента, ведущий к снижению адаптивности значительной части гибридов к пойменным условиям обитания. В результате эффективность стабилизирующего отбора снижается и ведет к сохранению в популяции нескольких фенотипов, субоптимальных в условиях естественных местообитаний. Однако в условиях узкой специализации действие отбора приводит к сохранению именно фенотипов гибридов, максимально адаптированных к среде. Сочетание этих факторов на естественных (пойменных) местообитаниях и порождает увеличение фенотипического разнообразия в популяциях гибридов, с одной стороны, но и ограничивает его асимметрией гибридизации – с другой.

## Выводы

1. Широкое распространение *P. × sibirica* в Сибирском регионе привело его к контактам с насаждениями аборигенных видов тополя, особенно многочисленным с *P. nigra*. Как следствие, к частым фактам антропогенной гибридизации между указанными таксонами, протекающей как на нарушенных (рудеральных), так и на естественных (пойменных) местообитаниях.

2. Важнейшими морфологическими признаками, позволяющими идентифицировать гибриды *P. × sibirica* и *P. nigra*, являются дифференциация укороченных побегов кроны и наличие базальных железок в основании листовой пластинки.

3. Фенотипическое разнообразие в насаждениях *P. nigra* и *P. × sibirica* в регионе невелико и ограничено, с одной стороны, жестким действием

стабилизирующего отбора на популяции осокоря, а с другой – культурным происхождением тополя сибирского, что в обоих случаях привело к резкому доминированию одного фенотипа.

4. В популяциях гибридов *Populus* × *sibirica* и *P. nigra* на естественных (пойменных) местообитаниях наблюдается рост фенотипического разнообразия, ограниченный асимметрией гибридизации, которая также является следствием действия стабилизирующего отбора.

## Библиографический список / References

Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. М., 2012. [Maiorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti [Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti]. Moscow, 2012.]

Борзенкова Т.Г., Костина М.В., Насимович Ю.А. Культивируемые тополя (*Populus*, Salicaceae) Хабаровска // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 1. С. 9–21. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-1-9-21 [Borzenkova T.G., Kostina M.V., Nasimovich Yu.A. Cultivated poplars (*Populus*, Salicaceae) of Khabarovsk. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 1. Pp. 9–21. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-1-9-21]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Ch.Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 58–72. [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. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017. No. 39. Pp. 58–72. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В., Андреева З.В. Гибридизация видов рода *Populus* L. секций *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill. в природе и культуре // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). 2018. № 1. С. 16–34. [Klimov A.V., Proshkin B.V., Andreeva Z.V. Hybridization of species of the genus *Populus* L. sections *Aigeiros* Lunell and *Tacamahaca* Mill. *Bulletin of NSAU*. 2018. No. 1. Pp. 16–34. (In Rus.)]

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. [Klimov A.V., Proshkin B.V. The use of morpho-anatomical features to identify hybrid plants in the zone of natural hybridization of *Populus laurifolia* and *P. nigra* in Siberia, Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019. No 46. Pp. 64–81. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфология *Populus suaveolens* Fisch. в популяциях Северо-Востока России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021a. № 55. С. 19–41. [Klimov A.V., Proshkin B.V. *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. No 55. Pp. 19–41. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Интрогрессивная гибридизация *Populus laurifolia* Ledeb. и *P. nigra* L. в бассейне реки Томи: масштаб, направление и значение // Сибирский лесной журнал. 2021б. № 2. С. 43–52. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Introgressive hybridization of *Populus laurifolia* Ledeb. and *P. nigra* L. in the Tom river basin: Scale, direction and significance. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal*. 2021. No 2. Pp. 43–52. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфология *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov в Восточной Сибири // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 3. С. 284–301. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-284-301 [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphology of *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov in Eastern Siberia. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 3. Pp. 284–301. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-284-301]

Костина М.В., Чиндяева Л.Н., Васильева Н.В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *P. nigra* L. в Новосибирске // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 20–31. [Kostina M.V., Chindyaeva L.N., Vasilieva N.V. Hybridization between *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *P. nigra* L. in Novosibirsk. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2016. No. 4. Pp. 20–31. (In Rus.)]

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 [Nasimovich Yu.A., Kostina M.V., Vasilieva N.V. The concept of species in poplars (genus *Populus* L., Salicaceae) based on the example of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky representatives growing in Russia and neighbouring countries. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019. Vol. 9. No. 4. Pp. 426–466. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466]

Прошкин Б.В. Морфологические и анатомические особенности *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang в бассейне реки Томи: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2019. [Proshkin B.V. Morfologicheskiye i anatomicheskiye osobennosti *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang v bassejne reki Tomi [Morphological and anatomical features of *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang in the Tom river basin]. PhD dis. Novosibirsk, 2019.]

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

Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость количественных и качественных признаков *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov // Социально-экологические технологии. 2019а. Т. 9. № 2. С. 162–175. DOI:

10.31862/2500-2961-2019-9-2-162-175 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Variability of quantitative and qualitative traits of *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov. *Socio-ecological technologies*. 2019. Vol. 9. No. 2. Pp. 162–175. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-2-162-175]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Роль истории расселения и интрогрессии в морфологии *Populus nigra* L. в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2019б. № 42. С. 62–74. [Proshkin B.V., Klimov A.V. The role of the history of settlement and introgression in the morphology of *Populus nigra* L. in the northwestern part of the Altai-Sayan Mountainous Country. *Bulletin of the Volga State Technological University. Series: Forest. Ecology. Nature Management*. 2019. No. 42. Pp. 62–74. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Стратегии размножения видов *Populus* в зоне интрогрессивной гибридизации бассейна реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2020. № 4. С. 77–86. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Reproduction strategies of *Populus* species in the area of introgressive hybridization in the basin of Tom river. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal*. 2020. No. 4. Pp. 77–86. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Фенотипический анализ *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov в насаждениях Сибири // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 4. С. 359–376. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-4-359-376 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Phenotypic analysis of *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov in the plantations of Siberia. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 4. Pp. 359–376. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-4-359-376 (In Rus.)]

Eckenwalder J.E. *Populus. Flora of North America North of Mexico*. New York, Oxford, 2010. Vol. 7. Pp. 5–14.

Meirmans P.G., Lamothe M., Gros-Louis M.C. et al. Complex patterns of hybridization between exotic and native North American poplar species. *American Journal Botany*. 2010. Vol. 97. Pp. 1688–1697.

Roe A.D., MacQuarrie C. J., Gros-Louis M.C. et al. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: II. Impact of exotic sex on native poplars in an urban jungle. *Ecology Evolution*. 2014. Vol. 4. No. 9. Pp. 1876–1889.

Suarez-Gonzalez A., Hefer C.A., Lexer C. et al. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*). *Molecular Ecology*. 2018. Vol. 27. No. 7. Pp. 1667–1680.

Šiler B., Skorić M., Mišić D. et al. Variability of European Black Poplar (*Populus nigra*) in the Danube Basin. *Vojvodinašume, Novi Sad*, 2014.

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

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. *Annals of Forest Science*. 2005. Vol. 62. Pp. 601–613.

Статья поступила в редакцию 19.06.2022, принята к публикации 04.08.2022  
The article was received on 19.06.2022, accepted for publication 04.08.2022

### Сведения об авторах / About the authors

**Прошкин Борис Владимирович** – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник организационно-научного и редакционно-издательского отделения, Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний, г. Новокузнецк, Кемеровская обл.

**Boris V. Proshkin** – PhD in Biology; senior researcher at the Organizational-scientific and Editorial-publishing Department, KI of the FPS of Russia, Novokuznetsk, Kemerovo region, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2351-9879>

E-mail: [boris.vladimirovich.93@mail.ru](mailto:boris.vladimirovich.93@mail.ru)

**Климов Андрей Владимирович** – кандидат биологических наук; директор по научной работе, ООО «ИнЭкА-консалтинг»; доцент кафедры естественнонаучных дисциплин, Кузбасский гуманитарно-педагогический институт Кемеровского государственного университета, г. Новокузнецк, Кемеровская обл.

**Andrey V. Klimov** – PhD in Biology; scientific director, InEkA-Consulting LLC; associate professor at the Department of Natural Sciences, Kuzbass Humanitarian Pedagogical Institute of the Kemerovo State University, Novokuznetsk, Kemerovo region, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>

E-mail: [populus0709@mail.ru](mailto:populus0709@mail.ru)

### Заявленный вклад авторов

**Б.В. Прошкин** – анализ и интерпретация результатов обработки данных, подготовка текста статьи

**А.В. Климов** – общее руководство направлением исследования, обработка данных, участие в подготовке текста статьи

### Contribution of the authors

**B.V. Proshkin** – analysis and interpretation of the results of data processing, preparation of the text of the article

**A.V. Klimov** – general management of the research direction, data processing, participation in the preparation of the text of the article

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи  
All authors have read and approved the final manuscript