

Оригинальное исследование

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69

УДК 575.1/86:582.623.2

**Ю.А. Насимович¹, М.В. Костина², Е.В. Борхерт³,
Е.Н. Пушкова³, Р.А. Муратаев^{3, 4}, А.А. Дмитриев³,
Н.В. Мельникова³**

¹ Государственный природоохранный центр,
119019 г. Москва, Российская Федерация

² Московский педагогический государственный университет,
119435 г. Москва, Российская Федерация

³ Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта
Российской академии наук,
119991 г. Москва, Российская Федерация

⁴ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
119991 г. Москва, Российская Федерация

Черные и бальзамические тополя России, их природные и культурные гибриды: молекулярно-генетические данные, родственные связи, статус

Молекулярно-генетическими методами изучены все дико произрастающие в России и сопредельных странах виды тополей (*Populus* L., Salicaceae), которые относятся к подроду *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, т.е. представители секции *Aigeiros* Duby (черные тополя, 26 образцов) и секции *Tacamahaca* Spach (бальзамические тополя, 100 образцов), а также их природные и культурные гибриды (196 образцов), в том числе межсекционные



(185 образцов); рассмотрены и культивируемые в России гибриды с участием американского тополя *Populus deltoides* s.l. В 7 случаях приведены два возможных определения. Еще 57 образцов не были определены до вида, но учтена их половая принадлежность. Всего изученная коллекция представлена 379 образцами. Проведено таргетное глубокое секвенирование последовательностей NTS 5S рДНК, ITS, *DSH 2*, *DSH 5*, *DSH 8*, *DSH 12*, *DSH 29*, 6, 15, 16, *X18*, *trnG-psbK-psbI*, *rps2-rpoC2*, *rpoC2-rpoC1*, а также участков полового локуса (впервые!) и гена *ARR17* для всех образцов (частичные повторы этого гена находятся в половом локусе). Участки полового локуса и гена *ARR17* совместно с традиционно используемыми многокопийными и однокопийными последовательностями ядерной и хлоропластной ДНК позволили получить кластеризацию, наиболее согласующуюся с систематикой тополей по морфологическим данным, а также проверить ряд спорных гипотез о происхождении исследованных таксонов. Результаты свидетельствуют о генетической близости или даже идентичности *P. suaveolens* и описанных позднее *P. maximowiczii* и *P. koreana*. Очень близки также *P. nigra* и его гибрид с *P. pyramidalis* (северный вариант раины). Бальзамический тополь *P. laurifolia* оказывается ближе к черному тополю *P. nigra*, чем к бальзамическому тополю *P. suaveolens*, т.к. ареал *P. laurifolia* расположен внутри ареала *P. nigra* и меньше соприкасается с ареалом *P. suaveolens*. Близки в генетическом отношении оказались также *P. talassica* и *P. afghanica*, хотя принадлежат к разным секциям, в то же время они значительно удалены в генетическом отношении от более северных *P. nigra* и *P. laurifolia*. Совместный анализ данных секвенирования участков полового локуса и последовательностей хлоропластного генома позволил определить происхождение *P. × petrovskoe* – *P. laurifolia* (женское дерево) × *P. × canadensis* (мужское дерево), а также *P. × rasumovskoe* – *P. nigra* (женское дерево) × *P. suaveolens* (мужское дерево). *P. × rasumovskoe* (культурар) представлен одним мужским клоном; *P. × petrovskoe* (тоже культурар) – несколькими мужскими и двумя женскими клонами, но все они очень близки друг к другу. В формировании *P. × sibirica* приняли участие *P. nigra* (особенно большое участие), *P. laurifolia* и, возможно, еще какой-то вид бальзамического тополя, но однозначно утверждать, что это *P. suaveolens*, на основании наших молекулярно-генетических данных пока нельзя. *P. × sibirica* представлен преимущественно женскими клонами, но имеются и мужские клоны, причем молекулярно-генетические расстояния между ними больше, чем у *P. × petrovskoe*, а сам *P. × sibirica* по своему статусу промежуточен между гибридным культураром и гибридогенным видом. Кроме того, подтверждены концептуальные положения, высказанные ранее [Насимович, Васильева, 2019; Насимович и др., 2019]:

1) все бальзамические и черные тополя Евразии связаны мощными потоками генов, имеют общий генофонд и представляют собой единую надвидовую систему (сингамеон); 2) противоположными «полюсами» данной системы являются *Populus suaveolens* (самый горный и самый восточный тополь в самом суровом климате) и *P. nigra* (самый равнинный и самый западный тополь в умеренном климате); остальные евразийские виды занимают то или иное промежуточное положение; 3) секции в подроде *Tacamahaca* являются экологическими (горные и равнинные тополя); принадлежность вида (расы) к бальзамическим (горным) или черным (равнинным) тополям никак не связана с происхождением и родственными связями этого вида; 4) относительное генетическое сходство между видами (расами) определяется межвидовыми потоками генов, и оно тем больше, чем географически ближе находятся ареалы этих видов; 5) виды в сингамеоне можно рассматривать как динамические состояния, существующие в условиях равновесия между естественным отбором, приспособляющим к местным условиям, и потоками генов, выравнивающими генный состав в пределах всего сингамеона; 6) новые динамические состояния продолжают формироваться в настоящее время; пример – *P. longifolia* (новое динамическое состояние тополя в северной половине Русской равнины, сформировано в последние два-три века выходцем с гор сурового климата); 7) в формировании новых динамических состояний могут участвовать тополя городского озеленения. Подтверждено также положение китайских авторов [Wang et al., 2019], что образцы распределяются по кластерам высшего порядка не только в зависимости от видовой принадлежности, но также по аллелям из-за генетической близости всех видов и высокого полиморфизма каждого из них. В нашем случае распределение происходило с учетом полового диморфизма и других форм полиморфизма: в элементарных кластерах оказались образцы того же вида или близкие виды, но образцы одного и того же вида образовали такие элементарные кластеры сразу в нескольких кластерах высокого ранга, т. е. многие виды представлены несколькими компактными группами образцов в разных частях дендрограмм. При анализе одновременной всей совокупности исследованных локусов эта тенденция ослабевает, т.е. распределение осуществляется в первом приближении по видам.

Ключевые слова: *Populus*, *Aigeiros*, *Tacamahaca*, *Populus suaveolens*, *Populus taximowiczii*, *Populus koreana*, *Populus laurifolia*, *Populus longifolia*, *Populus nigra*, *Populus × petrovskoe*, *Populus × rasumovskoe*, *Populus × sibirica*, межсекционные гибриды, таргетное глубокое секвенирование, половой локус, сингамеон

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Черные и бальзамические тополя России, их природные и культурные гибриды: молекулярно-генетические данные, родственные связи, статус / Насимович Ю.А., Костина М.В., Борхерт Е.В. и др. // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 1. С. 9–69. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69

**Yu.A. Nasimovich¹, M.V. Kostina², E.V. Borkhert³,
E.N. Pushkova³, R.A. Murataev^{3,4}, A.A. Dmitriev³,
N.V. Melnikova³**

¹ State Nature Conservation Centre,
Moscow, 119019, Russian Federation

² Moscow Pedagogical State University,
Moscow, 119435, Russian Federation

³ Engelhardt Institute of Molecular Biology,
Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119991, Russian Federation

⁴ Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

Black and balsam poplars of Russia, their natural and cultural hybrids: Molecular data, relationships, and status

Molecular genetic methods were used to study all wild poplar species (*Populus* L., Salicaceae), which belong to the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, i.e. representatives of section *Aigeiros* Duby (black poplars, 29 specimens) and section *Tacamahaca* Spach (balsamic poplars, 100 specimens), as well as their natural and cultivated hybrids (186 specimens), including intersectional hybrids (180 specimens); hybrids involving American poplar *Populus deltoides* s.l. cultivated in Russia were also considered. In 7 cases, 2 possible definitions are given. Another 57 specimens were not identified

to species, but their gender was taken into account. In total, the studied collection is represented by 379 specimens. Targeted deep sequencing of sequences of NTS 5S rDNA, ITS, *DSH 2*, *DSH 5*, *DSH 8*, *DSH 12*, *DSH 29*, 6, 15, 16, *X18*, *trnG-psbK-psbI*, *rps2-rpoC2*, *rpoC2-rpoC1*, as well as sites of the gender locus (for the first time!) and *ARR17* gene for all specimens (partial repeats of this gene are located in the gender locus) was performed. The sites of the gender locus and *ARR17* gene together with the traditionally used multicopy and single-copy nuclear and chloroplast DNA sequences allowed us to obtain the clustering most consistent with the systematics of poplars based on morphological data, as well as to test a number of controversial hypotheses about the origin of the studied taxa. The results indicate genetic closeness or even identity of *Populus suaveolens* and later described *P. maximowiczii* and *P. koreana*. *P. nigra* and its hybrid with *P. pyramidalis* (northern variant of *rainia*) are also very close. The balsam poplar *P. laurifolia* is closer to the black poplar *P. nigra* than to the balsam poplar *P. suaveolens*, because the range of *P. laurifolia* is located within the range of *P. nigra* and is less in contact with the range of *P. suaveolens*. *P. talassica* and *P. afghanica* are also genetically close, although they belong to different sections; at the same time, they are significantly distant genetically from the more northern *P. nigra* and *P. laurifolia*. The combined analysis of sequencing data of the sex locus and chloroplast genome sequences made it possible to determine the origin of *P. × petrovskoe* – *P. laurifolia* (female tree) × *P. × canadensis* (male tree), and *P. × rasumovskoe* – *P. nigra* (female tree) × *P. suaveolens* (male tree). *P. × rasumovskoe* (cultivar) is represented by one male clone; *P. × petrovskoe* (also cultivar) by several male and two female clones, but all are very close to each other. *P. nigra* (especially large participation), *P. laurifolia*, and possibly some other species of balsam poplar took part in the formation of *P. × sibirica*, but it is not yet possible to state unequivocally that it is *P. suaveolens* on the basis of our molecular genetic data. *P. × sibirica* is represented predominantly by female clones, but there are also male clones, and the molecular-genetic distances between them are greater than in *P. × petrovskoe*, and *P. × sibirica* itself is intermediate in its status between a hybrid cultivar and a hybridogenic species. In addition, the conceptual statements made earlier by the authors [Nasimovich and Vasilieva, 2019; Nasimovich et al., 2019] were confirmed: 1) all balsam and black poplars of Eurasia are connected by powerful gene flows, have a common gene pool and represent a single superspecific system (syngameon); 2) the opposite “poles” of this system are *P. suaveolens* (the most mountainous and easternmost poplar in the harshest climate) and *P. nigra* (the most plain and the most western poplar in temperate climate); the other

Eurasian species occupy one or another intermediate position; 3) sections in the subgenus *Tacamahaca* are ecological (mountain and plain poplars); belonging of a species (race) to balsam (mountain) or black (plain) poplars is in no way related to the origin and kinship of this species; 4) relative genetic similarity between species (races) is determined by interspecific gene flows, and it is the greater the geographically closer the ranges of these species are; 5) species in the syngameon can be viewed as dynamic states existing in equilibrium between natural selection adapting to local conditions and gene flows equalizing gene composition within the entire syngameon; 6) new dynamic states continue to be formed at present; example – *Populus longifolia* (new dynamic state of poplar in the northern half of the Russian Plain, formed in the last two-three centuries by a native of the harsh climate mountains); 7) poplars of urban landscaping can participate in the formation of new dynamic states. The position of Chinese authors [Wang et al., 2019] that samples are distributed into higher-order clusters not only according to species affiliation, but also by alleles due to the genetic proximity of all species and high polymorphism of each of them was also confirmed. In our case, the distribution took into account gender dimorphism and other forms of polymorphism: samples of the same species or close species appeared in elementary clusters, but samples of the same species formed such elementary clusters in several high-order clusters at once, i.e. many species are represented by several compact groups of samples in different parts of dendrograms. When analyzing the simultaneous whole population of the studied loci, this tendency is weakened, that is, the distribution is carried out in the first approximation by species.

Key words: *Populus*, *Aigeiros*, *Tacamahaca*, *Populus suaveolens*, *Populus maximowiczii*, *Populus koreana*, *Populus laurifolia*, *Populus longifolia*, *Populus nigra*, *Populus* × *petrovskoe*, *Populus* × *rasumovskoe*, *Populus* × *sibirica*, intersectional hybrids, targeted deep sequencing, gender locus, syngameon

CITATION: Nasimovich Yu.A., Kostina M.V., Borkhert E.V. et al. Black and balsam poplars of Russia, their natural and cultural hybrids: Molecular data, relationships, and status. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 1. Pp. 9–69. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69

В октябре 2023 г. в журнале *Frontiers in Plant Science* мы опубликовали статью “Sex-determining region complements traditionally used in phylogenetic studies nuclear and chloroplast sequences in investigation of *Aigeiros* Duby and *Tacamahaca* Spach poplars (genus *Populus* L.,

Salicaceae)» («Половой локус дополняет традиционно используемые в филогенетических исследованиях последовательности ядерного и хлоропластного геномов в изучении тополей секции *Aigeiros* Dubi и *Tacamahaca* Spach (род *Populus* L., Salicaceae)») [Borkhert et al., 2023]. Эта статья посвящена, прежде всего, методическим проблемам молекулярно-генетического исследования тополей, содержит 15 дендрограмм, построенных на основании анализа различных участков генома, оценивает относительную информативность этих участков, а также предлагает выводы, касающиеся взаимного родства «чистых» видов российских тополей и родительского состава массовых гибридных культиваров. Эти выводы сопоставляются с прежними гипотетическими представлениями, и такие сопоставления во многих случаях (при убедительности прежних гипотез) используются для оценки эффективности тех или иных фрагментов генома для изучения филогении тополей. Однако мы полагаем, что многие из этих выводов интересны сами по себе, но специфика журнала, в том числе ограничения по объему статьи, не позволили привлечь весь необходимый исторический и морфологический материал, сопоставить его с нашими молекулярно-генетическими данными и рассмотреть его применительно к каждому исследованному виду или гибриду. Этот пробел мы восполняем в нашей новой публикации, русскоязычной, понимая, что сведения такого рода интересны, прежде всего, отечественным исследователям, т.к. касаются российских природных видов, а также культиваров, популярных именно в нашей стране.

Первоначально мы концентрировались на исследовании полового локуса в роду *Populus*, и объектом изучения были тополя городского озеленения Москвы из секций *Tacamahaca* Spach и *Aigeiros* Duby, причем учитывался пол обследованных деревьев, а видовая принадлежность не имела значения.

Через два года цели расширились, и это потребовало определения видов и гибридов, с которых брались пробы. К работе были привлечены соответствующие специалисты, но видовую принадлежность всех обследованных ранее деревьев определить не удалось, хотя их координаты были известны. Неудачи оказались связаны с гибелью некоторых деревьев, сильной обрезкой, наличием высоко поднятой кроны и другими причинами. Поэтому 57 деревьев представлены с указанием пола, но без видовой идентификации. Наши дальнейшие молекулярно-генетические исследования показали, что эти образцы принадлежат трем основным межсекционным гибридам городского озеленения – *Populus* × *sibirica*, *P.* × *petrovskoe* и *P.* × *rasumovskoe*.

На втором этапе использован материал не только из Москвы (249 образцов, вместе с собранными ранее) и Московской области (11 образцов), но также из других регионов России (96 образцов): Оренбургская обл. (4 образца), Новосибирская обл. (Новосибирск) (8 образцов), Республика Алтай (11 образцов), Кемеровская обл. (19 образцов), Республика Хакасия (2 образца), Красноярский край (4 образца), Забайкальский край (10 образцов), Республика Саха (Якутия) (3 образца), Еврейская автономная область (2 образца), Хабаровский край (20 образцов), Приморский край (11 образцов), Сахалинская обл. (1 образец), Магаданская обл. (1 образец). Изучены также образцы из Средней Азии (16): 7 из Казахстана, 5 из Киргизии, 4 из Узбекистана. Кроме того, использованы 3 сбора из Монголии и 4 сбора из Италии. Имеются в виду как наши сборы (Москва, Подмосковье, Новосибирск, Новокузнецк, Красноярский край, Западные Саяны, Забайкалье), так и гербарные материалы других коллекторов. В общей сложности изучено 379 деревьев, принадлежащих 10 «чистым» видам и 12 разнообразным гибридам (простым, сложным, возвратным).

Трудностей с идентификацией «чистых» видов у нас, в основном, не было, хотя мы вынуждены указать объем некоторых таксонов, т.к. они понимаются разными исследователями в широком или узком смысле. К сожалению, «чистые» виды некорректно брать из городского озеленения, а это значит, что сборы сопряжены с дальними поездками, и потому соответствующий материал по некоторым видам весьма мал.

Идентификация гибридов у тополей почти всегда сложна. Трудности связаны как со сходством некоторых гибридных таксонов, так и с неразработанностью их систематики. Дело в том, что некоторые гибридные таксоны в конце XIX и начале XX в. были описаны как в России, так и в Западной Европе некорректно: недопустимо кратко, без изображения листьев, а иногда и без типового гербарного образца. В результате мы в некоторых случаях не знаем достоверно, к деревьям какого облика относятся те или иные бинарные названия.

Наличие типового образца тоже не всегда снимает названные проблемы, т.к. гибридные тополя не всегда можно определить по одной ветке, не зная возраст дерева, форму кроны, характер возобновления (образует или не образует корневые отпрыски).

Некоторые гибридные таксоны понимаются в России и в Западной Европе по-разному, т.е. те же бинарные названия относятся к гибридам, имеющим разные родительские виды, а в тех случаях, когда родительские виды определены предположительно, ситуация оказывается

совсем запутанной. Так, например, под тополем берлинским (*Populus × berolinensis*) в России с середины XX в. совершенно ошибочно понимается тополь петровский (*P. × petrovskoe*) [Чужеродная флора..., 2020], а под тополем бальзамическим из Северной Америки (*P. balsamifera*) – тополь сибирский (*P. × sibirica*), гибрид трех российских тополей [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020]. Эти ошибки перешли и в описания гибридных культиваров, созданных ведущими российскими селекционерами: их истинные родительские виды не соответствуют указанным в описаниях. Кроме того, в России описания очень часто делались только на русском языке (например, *P. × nevensis* P.L. Bogdanov, nom. inval.), и такие таксоны и их описания не признаются вне России, хотя соответствующие гибриды (гибридные культивары) реально существуют.

В работе с гибридными тополями мы, по сути, оказываемся в долиннеевском периоде ботаники, когда название само по себе ничего не означает, и приходится каждый раз приводить хотя бы краткое описание каждого таксона. Именно так мы поступаем в данной статье, указывая, по крайней мере, основные диагностические признаки гибридов и культиваров, с которыми мы работали.

Материалы и методика

Первая часть изученной коллекции сформирована из выборки 222 образцов тополей секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, собранных на территории Москвы. Сбор проводили в разных районах города, чтобы максимально охватить существующее генетическое разнообразие.

На втором этапе использован материал не только из Москвы (249 образцов, вместе с собранными ранее) и Московской области (11 образцов), но также из других регионов России (96 образцов): Оренбургская обл. (4 образца), Новосибирская обл. (Новосибирск) (8 образцов), Республика Алтай (11 образцов), Кемеровская обл. (19 образцов), Республика Хакасия (2 образца), Красноярский край (4 образца), Забайкальский край (10 образцов), Республика Саха (Якутия) (3 образца), Еврейская автономная область (2 образца), Хабаровский край (20 образцов), Приморский край (11 образцов), Сахалинская обл. (1 образец), Магаданская обл. (1 образец). Изучены также образцы из Средней Азии (16): 7 из Казахстана, 5 из Киргизии, 4 из Узбекистана. Кроме того, использованы 3 сбора из Монголии и 4 сбора из Италии. Имеются в виду как наши сборы (Москва, Подмосковье, Новосибирск, Новокузнецк, Красноярский край, Зап. Саян, Забайкалье), так и гербарные материалы других коллекторов.

Образцы из секции *Tacamahaca* представлены следующими видами: *Populus suaveolens* – 38 образцов, *P. laurifolia* – 18 образцов, *P. talassica* – 10 образцов, *P. longifolia* – 9 образцов, *P. maximowiczii* – 8 образцов, *P. simonii* – 8 образцов, *P. koreana* – 5 образцов, *P. trichocarpa* – 4 образца. Образцы из секции *Aigeiros* представлены следующими видами: *P. nigra* – 22 образца, *P. pyramidalis* (*P. nigra* var. *italica*) – 3 образца, *P. afghanica* – 3 образца, *P. deltoides* – 1 образец. Кроме того, в выборку вошли наиболее широко используемые в озеленении Москвы гибриды: *P. × sibirica* – 62 образца, *P. × petrovskoe* – 62 образца, *P. × rasumovskoe* – 35 образцов, *P. × canadensis* – 3 образца, а также редкий культурный гибрид *P. × wobstii* (3 образца) и природный сибирский гибрид *P. × irtyschensis* (7 образцов). В 21 случае исследованы более сложные гибриды. 5 образцов не удалось надежно идентифицировать, и для них приведены два возможных варианта определения. Информация по каждому виду и гибриду, включая автора таксона, приведена ниже в разделе «Обсуждение».

В общей сложности изучено 379 деревьев, принадлежащих 10 «чистым» видам и 12 разнообразным гибридам (простым, сложным, возвратным).

Описание каждого образца с указанием времени и места сбора проводилось ранее [Borkhert et al., 2023]. Для каждого из этих образцов осуществлено выделение ДНК, пробоподготовка ДНК-библиотек для таргетного глубокого секвенирования на платформе Illumina 14 локусов, которые ранее использовались в филогенетических исследованиях тополей (NTS 5S рPHK, ITS, *DSH 2*, *DSH 5*, *DSH 8*, *DSH 12*, *DSH 29*, 6, 15, 16, *X18*, *trnG-psbK-psbI*, *rps2-rpoC2*, *rpoC2-rpoC1*), а также участков полового локуса и гена *ARR17*, после чего выполнено секвенирование полученных ДНК-библиотек на приборе MiSeq (Illumina, США). Затем проведен биоинформатический анализ данных секвенирования, рассчитаны генетические расстояния и осуществлена кластеризация изученных образцов. С детальным описанием выполненного молекулярно-генетического исследования можно ознакомиться в нашей работе [Borkhert et al., 2023].

Результаты

Результаты молекулярно-генетического анализа представлены в статье [Borkhert et al., 2023] в 15 дендрограммах и в таблице генетических расстояний. В нашей новой статье мы не имеем возможности привести все эти данные, но наиболее информативным оказался анализ одновременно по всем исследованным фрагментам генома. Его результаты

мы приводим в виде иерархически записанных перечней видов и гибридов по основным кластерам (будем называть их каталогами перечней, или просто каталогами, и таких каталогов в нашей статье два). Названия видов и гибридов, иногда также форм, сокращены до первых букв видового эпитета (более подробная расшифровка дана в разделе «Обсуждение»). В скобках указано число проб по каждому виду или гибриду. После слов «и др.» в некоторых случаях мы перечисляем виды и гибриды, пробы которых мы посчитали ошибочными или случайными для данного кластера (результаты ошибок определения, результаты прочих ошибок или результаты изучения нетипичных образцов, у которых изученные фрагменты генома из-за гибридизации и т.п. явлений случайно соответствуют другим видам и гибридам, хотя весь геном усредненно принадлежит данному виду или гибриду).

Каталог 1

1. suav (49), rasum (30), tal (9), long (8), sim pend (6), afg (3) и др.

1.1. [I] suav (46), tal (9), long (6), sim pend (6), afg (3) и др.

1.1.1. [I] suav (27), tal (9), long (6), afg (3) и др.

1.1.1.1. suav (17), tal (9), afg (3) и др.

1.1.1.1.1. suav (17) [в т.ч. kor (2), max (1)]

1.1.1.1.2. tal (9), afg (3) и др.

1.1.1.1.2.1. tal (9)

1.1.1.1.2.2. afg (3), nigra (1)

1.1.1.2. suav (10) [в т.ч. kor (2), max (2)], sim pend (6), long (5)

1.1.1.2.1. suav (9) [в т.ч. kor (2), max (2)]

1.1.1.2.1.1. suav (9) [в т.ч. kor (2), max (2)]

1.1.1.2.1.2. sim pend (6) и др.: rasum (1)

1.1.1.2.2. long (5) и др.

1.1.1.2.2.1. long (5) и др.: wob (1)

1.1.1.2.2.2. др.: trich (1), suav (1), × suav (1), delt. × suav (1)

1.1.2. suav (19) [в т.ч. max (4), kor (1)]

1.1.2.1. suav (8) [в т.ч. max (2), kor (1)]

1.1.2.2. suav (11) [в т.ч. max (2)]

1.2. [II] rasum (30), sib (5), nigra × sib (4), nigra (3), suav (3) и др.:

1.1.1. rasum (30), sib (5) и др.: long (2)

1.1.2. nigra × sib (4), nigra (3) и др.: irt (1), laur (1), × suav (1)

2. petr (62), sib (57), nigra (21) [в т.ч. pyr (3)], laur (17), delt × mosc (4) и др.

2.1. petr (61), sib (57), nigra (17) [в т.ч. pyr (3)], laur (17), irt (4) и др.

2.1.1. [III] petr (43), nigra (17) [в т.ч. pyr (3)], sib (15), irt (4), can (3) и др.

2.1.1.1. petr (43), sib (8) и др.: nigra (1), irt (1)

2.1.1.2. nigra (16) [в т.ч. pyr (3)], sib (7), can (3) и др.

2.1.1.2.1. *nigra* (16) [в т.ч. *pyr* (3)], *can* (3)

2.1.1.2.2. *sib* (7) и др.: *nigra* × *sib* (2), *sim pend* (1)

2.1.2. [IV] *laur* (17), *petr* (15), *sib* (7), *sib* × *petr* (3), *irt* (3), *wob* (2)

2.1.2.1. *petr* (15), *sib* (7), *sib* × *petr* (3): *rasum* (3), *irt* (2), *delt* × *masc* (1) и др.

2.1.2.2. *laur* (17), *wob* (2), × *trich* (3), *long* (1), *long* × *sib* (1), *suav* (1), *tal* (1)

2.2. [V] *sib* (36), *petr* (4), *delt* × *mosc* (2) и др.

2.2.1. *sib* (34), *petr* (4), *delt* × *mosc* (2) и др.: *sib/can* (1), *rasum* (1), *sim pyr* (1)

2.2.2. *nigra* (2), *nigra* × *sib* (2), *irt* (2)

Если учитывать также генетические «расстояния» между кластерами (см. [Borkhert et al., 2023]), то отчетливо видны 5 больших кластеров, объединенных в две группы. Это позволяет упростить итоговую схему и сделать ее более наглядной для обсуждения

Каталог 2

Первая группа кластеров: *suav* вместе с *kor* и *max* (49), *rasum* (30) и др.

I. *suav* с *kor* и *max* (46), *tal* (9), *long* (6), *afg* (3) и др.

II. *rasum* (30), *sib* (5) и др.

Вторая группа кластеров: *nigra* вместе с *pyr* (21), *laur* (17), *petr* (65), *sib* (57) и др.

III. *nigra* с *pyr* (17), *petr* (43), *sib* (15) и др. (в т.ч. *can*, *irt*)

IV. *laur* (17), *petr* (15), *sib* (7) и др. (в т.ч. *irt*, *wob*)

V. *sib* (36) и др.

Обсуждение

Видно (см. каталоги 1 и 2), что первую группу кластеров составляют тополь душистый (*Populus suaveolens*, сокращенно – *suav*) и совсем близкие к нему тополь корейский (*P. koreana* – *kor*) и тополь Максимовича (*P. maximowiczii* – *max*), а также тополь Разумовского (*P. × rasumovskoe* – *rasum*) – гибрид с большим участием тополя душистого (см. ниже). К этой же группе относятся тополь таласский (*P. talassica* – *tal*) и тополь афганский (*P. afghanica* – *afg*), а также тополь длиннолистный (*P. longifolia* – *long*), который, возможно, несколько веков назад обособился от тополя душистого или какого-то еще северного бальзамического тополя. Тополь афганский относится к секции черных тополей и выбивается из общей логики распределения видов по основным группам, но мы изучили всего 3 экземпляра этого вида, и результат может оказаться случайным. Еще о первой группе кластеров можно сказать, что в ней полностью отсутствует тополь лавролистный, а тополь черный представлен исключительно как составляющая гибридов с тополем душистым.

Во второй группе кластеров господствуют тополь черный (*Populus nigra* – *nigra*) и тополь лавролистный (*P. laurifolia* – *laur*), а также их гибриды – тополь иртышский (*P. × irtyschensis* – *irt*), тополь петровский (*P. × petrovskoe* – *petr*) и тополь сибирский (*P. × sibirica* – *sib*). В составе тополя петровского имеется также тополь дельтовидный (*P. deltoides* – *delt*), а в составе тополя сибирского – тополь душистый, но их доля, по нашему предположению (см. ниже), составляет лишь четверть. В этой же группе оказались еще два гибрида с участием тополя черного (тополь канадский – *P. × canadensis*, *can*) и тополя лавролистного (тополь Вобста – *P. × wobstii*, *wob*), но они представлены в нашей выборке малым числом образцов.

Расшифруем также другие обозначения, присутствующие в каталогах 1 или 2: *sim pend* – *P. simonii f. pendula* (тополь китайский, полуплакучая форма); *sim fast* – *P. simonii f. fastigiata* (тополь китайский, пирамидальная форма); *mosc* – *P. × moscoviensis* (тополь московский, гибрид душистого и лавролистного тополей). Материала по этим видам мало, и соответствующие данные имеют для нас второстепенное значение.

Если рассматривать не два, а пять крупных кластеров, которые мы выделили в наших каталогах 1 и 2 (обозначены арабскими цифрами в квадратных скобках), то объединение образцов (видов) в эти кластеры тоже вполне осмысленное, никак не хаотичное. То же самое можно сказать об объединении образцов в элементарные и другие низшие кластеры (см. каталог 1). Это означает, что молекулярно-генетический анализ на всех уровнях дал осмысленные результаты, которые можно и нужно обсуждать. Обсудим сначала некоторые общие проблемы, а потом проблемы, связанные с конкретными видами тополей.

Секции в подроде *Tasamanha* – экологические

Этот принцип в качестве предположения впервые высказан нами в статье «Предварительные результаты молекулярно-генетического исследования...» [Васильева и др., 2018]. Соответствующее положение подробно рассмотрено в статье «Концепция вида у тополей...» [Насимович и др., 2019]. В пользу него приведены следующие факты и аргументы: 1) представители разных секций (черные тополя, бальзамические тополя) скрещиваются столь же легко, как представители одной секции; 2) чем больше вид тяготеет к равнинам, тем сильнее выражены морфологические секционные признаки черных тополей, чем больше тяготеет к горам и суровому климату, тем сильнее выражены морфологические признаки бальзамических тополей; 3) секционные признаки приспособительны и способствуют произрастанию каждого

конкретного вида либо на равнинах, либо в горах (приведено биологическое объяснение каждого признака; важен световой и ветровой режим на равнинах и в горных долинах); 4) многие секционные признаки (в основном, это признаки черешка и листовой пластинки) сильно варьируют в зависимости от условий произрастания и возраста дерева (приведены примеры с их объяснением); 5) общеизвестно, что признаки генеративной сферы в эволюционном плане консервативней признаков вегетативных органов, и, наверное, неслучайно, что они у тополей не являются секционными: виды с 2-створчатými и виды с 3-створчатými коробочками имеются в обеих секциях. Вероятно, секционные признаки у тополей (прежде всего, это признаки листа) очень подвижны в эволюционном плане, а потому отражают не облик предковых форм, а приспособленность к современным условиям произрастания. Это означает, что представители разных секций в каких-то случаях могут оказаться эволюционно ближе, чем представители одной и той же секции.

Наши новые молекулярно-генетические данные подтверждают это положение. *Populus nigra* и *P. suaveolens*, представители разных секций, в генетическом отношении противоположны друг другу, составляют основу двух наиболее крупных кластеров, но они также противоположны географически и экологически (запад и восток России, равнина и горы – см. ниже), а потому мы не можем утверждать, что именно принадлежность к разным секциям делает их генетическими антиподами. Что же касается *P. laurifolia*, одного из бальзамических тополей, то он оказался в генетическом отношении ближе к тополи черному, чем к тополи душистому. В данном случае географическая близость (перекрывающиеся ареалы) оказалась важнее.

Концепция двух морфологических и географических полюсов

Эта концепция рассмотрена в статье «Сравнение по морфологическим признакам разных тополей...» [Насимович, Васильева, 2019], а потом в «Концепции вида у тополей...» [Насимович и др., 2019]. Если иметь в виду Евразию, то максимальное выражение секционных признаков черных тополей свойственно тополи черному (*P. nigra*), естественно растущему на западе России и вообще на западе Евразии, а максимальное выражение секционных признаков бальзамических тополей – тополи душистому (*P. suaveolens* s.l.), ареал которого занимает самый восток России и Евразии. Остальные виды местных тополей в России и сопредельных странах (*P. afghanica*, *P. talassica*, *P. laurifolia*) промежуточны и в морфологическом, и в географическом плане, образуют ряд постепенных переходов от «полюса» к «полюсу».

Теперь мы видим, что западные и восточные виды тополей отличаются также генетически, образуют две противоположные группы кластеров высшего порядка. Исключение составляет тополь длиннолистный (*Populus longifolia*): произрастает в северной половине Русской равнины (на западе России), а генетически близок к восточным тополям. Однако этот вид (или динамическое состояние – см. ниже) сформировался на Русской равнине не более двух веков назад и считается выходцем с востока: обособился из тополя душистого [Адвентивная флора Москвы..., 2012] или произошел от американских видов, но и в этом случае «пришел» с востока, из Аляски через Сибирь, а не через Западную Европу [Скворцов, Белянина, 2006]. Мы полагаем, что данное исключение только подтверждает общее правило.

Примечательно, что тополь длиннолистный, в целом типичный представитель бальзамических тополей, обладает одним секционным признаком черных тополей – длинным черешком. Вероятно, длина черешка – это в эволюционном плане очень подвижный признак, и с него в западных условиях началась эволюция тополя длиннолистного в сторону черных тополей. Это еще одно косвенное подтверждение предыдущего положения о том, что принадлежность к той или иной секции ничего не говорит о родственных связях между тополями, т.е. секции являются экологическими, а не эволюционными.

Концепция двух экологических полюсов

Эта концепция тоже рассмотрена в статье «Сравнение по морфологическим признакам разных тополей...» [Насимович, Васильева, 2019]. Тополя черный и душистый противоположны не только в морфологическом и географическом, но также в экологическом плане. Тополь черный произрастает на Русской равнине – одной из самых больших в мире; эта равнина своими «языками» вдается в Сибирь и в Западную Европу, и вся эта территория (кроме севера) составляет ареал тополя черного. Ареал тополя душистого занимает Восточную Сибирь – одну из самых больших горных областей мира, причем с очень суровым климатом. Если понимать тополь душистый широко (вместе с тополями корейским, Максимовича и др.), то ареал занимает также соседние горные области. В общем, первый вид является самым равнинным, а второй – самым горным. Остальные виды тополей России и сопредельных стран занимают промежуточное положение, т.к. равнины и горы в пределах их ареалов соседствуют, и между равнинными и горными тополями осуществляется обмен генами.

Данная концепция имеет простое молекулярно-генетическое подтверждение: тополя черный и душистый противоположны друг другу в генетическом отношении, образуют со своими гибридами и близкими видами основу двух кластеров высшего порядка.

Концепция сингамеона

Сингамеон (syngameon) – это группа видов или полувинов, которые часто или эпизодически гибридизируют в природной обстановке, причем подразумевается, что их гибриды жизннны и способны размножаться половым путем. Применительно к подроду *Tacamahaca* концепция сингамеона впервые была разработана в Северной Америке [Cronk, Suarez-Gonzales, 2018]. Было показано, что в гибридных зонах черных и бальзамических тополей наблюдается интрогрессивная гибридизация с глубоким проникновением генетического материала от одного таксона к другому [Zsuffa, 1975; Eckenwalder, 1984a, b, c; Hersch-Green et al., 2014; Roe et al., 2014a, b; Zeng et al., 2016; Christe et al., 2016; Hu et al., 2016; Chhatre et al., 2018]. Так, например, у некоторых видов этого подрода были выделены «надежные» молекулярные маркеры, но потом они обнаружались у других видов, причем далеко от зоны контакта между ними [Cronk, Suarez-Gonzales, 2018]. Показано было также, что тополь волосистоплодный (*Populus trichocarpa*) расширяет ареал и повышает выживаемость за счет интрогрессии генов от тополя бальзамического (*P. balsamifera* L.) [Suarez-Gonzalez et al., 2018a, b, c], т.е. сингамеон – это, по крайней мере, в данном случае действующая система, которая выгодна составляющим ее видам.

Применительно к евразийским тополям подрода *Tacamahaca* аналогичная концепция была предложена нами [Насимович и др., 2019]. При этом мы говорили о «единой надвидовой системе с общим генофондом» и утверждали, что ее вне целей флористики можно рассматривать как один большой линнеевский вид, представленный множеством географических и экологических рас (или подвидов), что соответствует пониманию вида Н.И. Вавиловым (1932). Что же касается признаваемых в настоящее время видов, то их можно считать динамическими элементами данной системы, существующими в условиях равновесия между естественным отбором, формирующим специфику каждого такого «вида», и мощными потоками генов от других таксономических видов, в результате чего специфика уменьшается, все виды становятся похожими. В общем, мы, в отличие от американских авторов, концентрировали внимание на закономерном существовании этой системы: это не результат отдельных

случайных контактов между «видами», а форма существования всей совокупности таких «видов».

Концепция сингамеона вполне убедительна и без привлечения молекулярно-генетических данных, но интересно посмотреть, как она отражена в этих данных. Все виды черных и бальзамических тополей в генетическом отношении столь близки друг к другу, что их трудно разграничить молекулярно-генетическими методами: в 2017–2019 гг. мы не смогли это сделать, используя хлоропластную и ядерную ДНК [Васильева и др., 2018; Насимович и др., 2019]; позднее по большинству исследованных фрагментов генома, если они рассматривались в отдельности, нам тоже не удалось это сделать; какие-то фрагменты (например, NTS 5S рДНК и DSH-2) в каких-то отношениях проявили себя хорошо, хотя и со многими неувязками и хаотичным распределением части образцов [Borkhert et al., 2023]; только с использованием всей совокупности исследованных фрагментов генома мы получили осмысленный результат, который представлен в данной работе. Тем не менее, и в этом случае далеко не все образцы оказались в тех же кластерах, что и большинство образцов данного вида или гибрида. Отнюдь не всегда эти «сбои» удастся объяснить ошибками в определении образцов. Очевидно, что во многих случаях образцы определены правильно, геном в целом принадлежит этому виду, но совокупность исследованных фрагментов генома соответствует другому виду, т.к. виды в пределах сингамеона интенсивно обмениваются генами. По сути, мы имеем дело с внутривидовой систематикой, с географическими и экологическими расами, которые разграничены не полностью, и само отнесение образца к тому или другому таксону носит статистический характер, осуществляется по совокупности признаков, в данном случае – по совокупности генетических признаков.

Кажущаяся надежность трудно выявляемых признаков

Кажущаяся надежность трудно выявляемых признаков у тополей – это прямое следствие существования у них сингамеона. Тем не менее, исследователи иногда пренебрегают подобными идеями и считают, что работают с «хорошими» видами, но морфологические признаки этих видов «плывут», т.е. в большой выборке всегда обнаруживаются отдельные особи, у которых тот или иной признак соответствует другому виду или гибриду. Поэтому возникает желание найти более надежные диагностические признаки, к которым у тополей разные исследователи в то или иное время причисляли васкуляризацию черешка [Скворцов, Белянина, 2005], особенности расположения проводящих пучков

в черешке [Климов, Прошкин, 2019], соотношение количества устьиц на нижней и верхней стороне листа [Бакулин, 2010; Климов, Прошкин, 2018], наличие или отсутствие длинных лентовидных или коротких простых волосков на листьях [Фёдорова, 2019]. Поначалу такие признаки «работают», но лишь потому, что выявляются трудно, требуют специального оборудования, больших затрат времени и средств, в результате чего исследователи имеют дело с маленькими выборками. Позднее, при широком использовании тех или иных признаков, т.е. при увеличении выборки, и они оказываются не абсолютно надежными. Мы предположили [Насимович и др., 2019], что и генетические признаки тоже не имеют 100-процентной надежности и при увеличении выборки начнут давать «сбой».

Наши молекулярно-генетические исследования полностью подтвердили это предположение. При работе с любыми отдельно взятыми фрагментами генома в той или иной степени наблюдается хаотичное расположение образцов на дендрограммах (см. [Borkhert et al., 2023]), и только при совокупном использовании всех 14 исследованных фрагментов, традиционно применяемых в этих целях, вместе с фрагментами полового локуса картина оказалась вполне осмысленной, хотя и в этом случае обнаружили отдельные образцы, ставшие «не туда». Это происходит из-за наличия в генофонде любого вида, относящегося к сингамеону, всех генов других видов, и тогда при различении видов на первое место выходят статистические закономерности (доля образцов с теми или иными генами, с той или иной их комбинацией).

Имеется еще одна иллюстрация рассмотренного нами принципа: виды, представленные немногочисленными образцами, как правило, образовали на дендрограммах компактную группу элементарных кластеров (*Populus talassica*, *P. afghanica*, *P. × pyramidalis*, *P. × canadensis*), но если образцов много (например, у *P. suaveolens*, *P. nigra*, *P. × sibirica*), то, наряду с основной группировкой, обнаружили другие группировки в других частях дендрограммы. Это отчасти говорит о высокой полиморфности видов, которые распространены широко и имеют большую численность, но также о том, что большая выборка у тополей никогда не оказывается совсем однородной.

Результаты по конкретным видам тополей

В дальнейшем мы рассматриваем наши молекулярно-генетические данные применительно к конкретным видам и гибридам тополей, привлекая соответствующие морфологические, исторические и прочие сведения. Сначала рассматриваются черные тополя, потом –

бальзамические, а в заключении – межсекционные гибриды. Отдельно перечислены основные секционные признаки, т.к. они относятся ко всем видам секции, и такой подход значительно упрощает и укорачивает статью. Более подробное описание секционных признаков публиковалось нами ранее [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020]. Еще некоторые секционные признаки и, в частности, дифференция побегов кроны (дискобласты только у бальзамических тополей и их гибридов) подробно рассматривались в многочисленных работах А.В. Климова и Б.В. Прошкина [Климов, Прошкин, 2016, 2017, 2018, 2021 и др.; Прошкин, Климов, 2016, 2017а, б и др.]

Секция *Aigeiros* Duby – черные тополя

Высокие деревья, тяготеющие в естественных условиях к поймам больших равнинных рек. Укороченные побеги представлены только лептобластами. Почки слабо смолистые, голые или с короткими ресничками. Черешки относительно длинные: чуть длиннее или чуть короче (иногда в 1,5–2 раза), чем листовая пластинка; обычно голые; в верхней половине сильно сплюснутые с боков, как бы лентовидные; на верхней стороне без желобка. Листовые пластинки голые или с короткими ресничками по краю, относительно короткие: от чуть уступающих своей ширине до превышающих ее в 1,5 раза; дельтовидные (треугольные с оттянутой верхушкой) или почти ромбические (точнее – четырехугольные, со сторонами близ верхушки длиннее сторон близ основания, и тоже с оттянутой верхушкой), с усеченным (прямым, срезанным), сердцевидно-прямым или ширококлиновидным основанием, которое довольно резко переходит в слегка выпуклый или прямой боковой край. Край листовой пластинки железисто-зубчатый, с загнутыми к верхушке листа маленькими зубцами или городками, которые, тем не менее, крупнее, чем у бальзамических тополей, но без крупных (как у осины и крупнее) неравных тупых зубцов, городок или лопастей. Иногда край городчато-пильчатый или почти цельный. Верхняя сторона листовых пластинок зеленая, нижняя – чуть бледнее верхней, но тоже зеленая (не беловатая). Коробочки овальные, иногда с вытянутой верхушкой, сидят на ножках длиной 2–4 (10) мм.

Populus nigra L. – тополь черный, или осокорь

Этот местный российский вид понимается современными исследователями однозначно и потому не нуждается в морфологическом описании. Можно только напомнить, что имеется в виду дикий тип – с раскидистой кроной (*Populus nigra* var. *nigra*). Именно его называют осокорем или, что правильней, осокорью (от «осинокорь», «осинокорый»).

Исследованы 22 образца из разных регионов России и других стран, в том числе 12 – из зоны контакта с *Populus laurifolia*, а 2 – из Узбекистана, где имеется *P. afghanica*.

Тополь черный, исходя из наших молекулярно-генетических данных, максимально близок к своему гибриду *P. nigra* × *P. pyramidalis*, и этот вопрос подробнее обсуждается в подразделе, посвященном *P. pyramidalis*.

Почти столь же близок *P. nigra* к своему гибриду *P. × canadensis* (*P. deltoides* × *P. nigra*), а также к самому *P. deltoides*. Эти два вида и их гибрид образуют компактную группу элементарных кластеров в пределах большого кластера III. *P. nigra* и *P. deltoides* – это два представителя секции черных тополей, и такой результат на первый взгляд выглядит естественным, хотя он далеко не очевиден, т.к. *P. deltoides* произрастает в Северной Америке и, возможно, является элементом другого сингамеона, североамериканского. Или же евроазиатские и североамериканские тополя образуют единый сингамеон? Тем не менее, наша выборка в данном случае слишком мала (*P. × canadensis* – 3 образца, *P. deltoides* – 1 образец), чтоб делать далеко идущие выводы. Необходимо изучение североамериканских тополей теми же методами, какие применялись по отношению к российским видам.

Достаточно близок *P. nigra* к своим гибридам с тополем лавролистным (*P. laurifolia*) и тополем сибирским (*P. × sibirica*), но в этой связи необходимо поговорить о генетическом полиморфизме тополя черного.

Дело в том, что тополь черный, наряду с основной группировкой образцов (14 образцов в большом кластере III, там же 3 образца гибрида с *P. pyramidalis*), образует еще две тесных группировки в других частях дендрограммы:

- 1) в большом кластере II – 3 образца вместе с гибридом *P. nigra* × *P. × sibirica* (еще 4 образца);
- 2) в большом кластере V – 2 образца вместе с гибридом *P. nigra* × *P. × sibirica* (еще 2 образца) и вместе с тополем иртышским *P. laurifolia* × *P. nigra* (еще 2 образца).

Эти случаи вполне объяснимы. *P. × sibirica* – это, по нашим представлениям [Адвентивная флора..., 2012], гибрид *P. nigra* × (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*). Тогда в возвратном гибриде *P. nigra* × *P. × sibirica* доля *P. nigra* должна составлять три четверти. Что же касается тополя иртышского *P. × irtyschensis* (*P. laurifolia* × *P. nigra*), то он встречается исключительно в регионах, где *P. nigra* тесно контактирует с *P. laurifolia*, и можно предположить, что здесь вообще нет абсолютно «чистого» *P. nigra*, т.е. образцы, морфологически определенные нами как *P. nigra*, на самом

деле относятся к *Populus × irtyschensis*, хотя и с большой долей *P. nigra*. В общем, генетический полиморфизм тополя черного объясняется гибридизацией в разных частях ареала с другими видами тополей. Интересно, что при анализе последовательностей хлоропластного генома (см. [Borkhert et al., 2023]) образцы *P. nigra* особенно слабо кластеризовались друг с другом, зато просматривалась связь с географией образцов.

Чуть менее близок *P. nigra* к своему гибриду *P. × petrovskoe*, состав которого, по нашему предположению [Чужеродная флора..., 2020], можно выразить как *P. × canadensis × P. laurifolia*, или (*P. deltoides × P. nigra*) × *P. laurifolia*, что то же самое. *P. nigra* и *P. × petrovskoe* составляют основу двух подкластеров в большом кластере III, т.е. молекулярно-генетические данные не противоречат нашему предположению.

Сильнее отстоит *P. nigra* от *P. laurifolia* – представителя бальзамических тополей. Эти два вида составляют основу больших кластеров III и IV, которые, тем не менее, образуют одну группу кластеров высшего порядка, т.е. *P. nigra* и *P. laurifolia* – отнюдь не генетические антиподы, как можно было предположить с учетом их секционного положения. Конечно, это связано со значительным перекрытием ареалов этих видов, о чем правильней поговорить в подразделе о *P. laurifolia*.

Максимально удалены от *P. nigra* оказались *P. suaveolens* и близкие к нему виды и гибриды, а также *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii* и *P. longifolia* (в другой, противоположной, группе больших кластеров), но ситуация с двумя генетическими «полюсами» уже обсуждалась выше и обсуждается ниже в подразделах о соответствующих видах. Отметим только, что по NTS 5S рПНК (см. [Borkhert et al., 2023]) *P. nigra* и *P. suaveolens* тоже максимально удалены друг от друга.

Интересно, что по NTS 5S рПНК *P. nigra* продемонстрировал близость к *P. afghanica*. В этой связи можно напомнить, что А.К. Скворцов (2010) вообще не признавал видовую обособленность *P. afghanica* от *P. nigra*. Тем не менее, на объединенной дендрограмме (по всем изученным фрагментам генома) эти виды заняли противоположные «полюса». Наверное, нужно пока воздержаться от выводов и хотя бы потому, что обследованы лишь 3 образца *P. afghanica*.

Populus pyramidalis Rozier – тополь пирамидальный, итальянский; раина

P. pyramidalis [*P. italica* (Du Roi) Moench] обычно рассматривается только как пирамидальная форма тополя черного (*P. nigra* var. *italica* Du Roi). Тем не менее, он, в отличие от типичной формы тополя черного (*P. nigra* var. *nigra*), обладает некоторыми секционными признаками бальзамических тополей: листья чуть округлены, черешки чуть

опушены [Чужеродная флора..., 2020]. Наверное, в его образовании приняли участие также бальзамические тополя, и наиболее вероятный претендент – *Populus talassica*. В нашей работе нам удобнее рассматривать *P. pyramidalis* отдельно, хотя с позиций «большой систематики» он, конечно, является лишь одной из форм тополя черного.

Второе обстоятельство связано с тем, что образцы черного пирамидального тополя (3 образца) мы собрали в Москве, а настоящая раина – это более южный культивар (Италия и прочее Средиземноморье, Украина, самый юг России); в качестве его родины указывались Афганистан [Комаров, 1936; Соколов и др., 1951] и Гималаи [Богданов, 1965]. Чтоб продвинуть раину на север, российские селекционеры (А.М. Березин, А.С. Яблоков и др.) скрещивали ее с *P. nigra* var. *nigra*, а потом отбирали наиболее пирамидальные деревья, т.е. родительский состав северной раины – *P. nigra* × *P. pyramidalis* [Котелова, Стельмахович, 1963; Рекомендации..., 1976].

Наши молекулярно-генетические данные показали очень большую близость осокоря и северной раины. Все 3 образца раины из московского озеленения (на дендрограммах и в перечнях для краткости – *P. pyramidalis*, но на самом деле это *P. nigra* × *P. pyramidalis*) образовали компактную группу элементарных кластеров совместно с 12 образцами тополя черного (*P. nigra* var. *nigra*). Это может быть связано как с ничтожностью примеси бальзамических тополей, так и с искусственной гибридизацией раины и осокоря при создании культиваров. Ясность в этот вопрос может внести молекулярно-генетическое изучение более южных форм раины.

Интересно, что по NTS 5S рPHK наши образцы *P. pyramidalis* слегка обособлены от *P. nigra* var. *nigra* (Borkhert et al., 2023).

Populus × *canadensis* Moench. (*P. deltoides* s.l. × *P. nigra*) – тополь канадский

Тополь канадский в московских посадках, откуда взяты все три его образца, может быть представлен многими культиварами, определение которых сопряжено с большими трудностями. Наиболее вероятны здесь формы *serotina* Hartig, *marilandica* Rehd., *regenerata* Rehd. [Котелова, Стельмахович, 1963; Рекомендации..., 1976]. Некоторые культивары *P. × canadensis* являются возвратными гибридами к тому или иному родительскому виду. Мы говорим это для того, чтоб подчеркнуть, что наши данные, полученные изучением 3 образцов, нельзя переносить на все культивары *P. × canadensis*.

На нашей дендрограмме все 3 образца *P. × canadensis* образовали компактную группу элементарных кластеров совместно с 1 образцом *P. nigra*, 1 образцом *P. deltoides* и 1 образцом гибрида *P. deltoides* × *P. moscoviensis*.

Еще сюда попал 1 образец тополя Максимовича, что мы проигнорировали, посчитав явной ошибкой. Вся описанная группа кластеров соседствует с такой же компактной группой, образованной *Populus nigra* (12 образцов) и *P. pyramidalis* (3 образца), а также входит в большой кластер III, основу которого составляют *P. nigra* и *P. × petrovskoe* (*P. × canadensis* × *P. laurifolia*), т.е. положение *P. × canadensis* на дендрограмме выглядит логичным и подтверждает близость к обоим родительским видам. Кроме того, это косвенно говорит о близости *P. deltoides* и *P. nigra* (см. ниже).

Populus deltoides Bartram ex Marshall. – тополь дельтовидный

P. deltoides s.l. – это американский вид, из состава которого иногда выделяется до 10 видов или подвидов [Rehder, 1949]. Разумеется, *P. deltoides* s.l. очень изменчив, и разные его формы не всегда четко отличаются от столь же разнообразного внутрисекционного гибрида *P. × canadensis* (*P. deltoides* s.l. × *P. nigra*).

Единственный образец (из московского озеленения), определенный нами как *P. deltoides* s.l., оказался на дендрограмме вместе со своим гибридом *P. × canadensis* и в том же большом кластере III, где преобладают *P. nigra* и *P. × petrovskoe*. *P. × petrovskoe*, по нашему предположению [Чужеродная флора..., 2020], является гибридом *P. × canadensis* и *P. laurifolia*. С одной стороны, все это вполне естественно, но мы не можем утверждать, что экземпляр из культуры в Москве не принадлежит *P. × canadensis* с уклоном к *P. deltoides* s.l., а потому интерпретировать наши результаты в данном случае преждевременно. Важно помнить, что *P. deltoides* s.l. географически удален от *P. nigra*, а потому «не обязан» в генетическом отношении иметь сходство с морфологически близким *P. nigra*. У нас же пока получается (в этом и предыдущем подразделах), что он и его гибрид *P. × canadensis* очень близки к «чистому» евразийскому *P. nigra*. Необходимо исследовать надежные североамериканские образцы *P. deltoides* s.l. или хотя бы побольше его образцов из Москвы.

Populus afghanica (Aitch. Et Hemsley) Schneider – тополь афганский

P. afghanica – один из черных тополей; данных по нему собрано мало (3 образца), и поэтому специальный очерк вряд ли целесообразен. Этот вид фигурирует в очерке о *P. suaveolens*. Укажем только, что А.К. Скворцов объединял *P. afghanica* с *P. nigra*: «В юго-западной части своего ареала... *P. nigra* породил плеяду культурных форм, в основном пирамидальных... к ним же следует отнести и *P. afghanica*...» [Скворцов, 2010, с. 65].

Секция Тасаманаса Spach – бальзамические тополя

Высокие или среднеразмерные (до 18–25 м) деревья, иногда окруженные густой корневой порослью и тяготеющие на своей родине к долинам горных рек. Укороченные побеги представлены дискобластами и лептобластами. Почки и молодые листья сильно смолистые. Черешки относительно короткие: от почти равных по длине листовой пластинке до уступающих ей в несколько раз; опушенные или реже голые; в сечении округлые, на верхней стороне почти по всей длине с хорошо выраженным желобком. Листовые пластинки голые или опушенные, но без густого белого войлока на нижней стороне; относительно длинные: от чуть превышающих свою ширину до превышающих ее в 5–6 раз; разной формы – округлые, овальные, эллиптические, яйцевидные, грушевидные, ланцетные, сердцевидные, с оттянутой или почти не оттянутой верхушкой, но только не явно треугольные (дельтовидные), не явно четырехугольные (ромбические и т.п.), не лопастные или неправильной формы; основание всегда плавно (закругленно) переходит в боковой край, который может быть как сильно выпуклым (округлым), так и слабо выпуклым, почти спрямленным. Край листовой пластинки без крупных неравных тупых зубцов (как у осины и крупнее). Верхняя сторона листовых пластинок светло-зеленая или темно-зеленая, нижняя – чуть бледнее или значительно бледнее верхней, зеленоватая или беловатая, почти белая, но все-таки не бывает чисто белой. Коробочки у большинства видов почти округлые, реже (у *Populus balsamifera*) яйцевидные, без оттянутой верхушки, сидят на ножках длиной 0,5–2 (3) мм.

Populus suaveolens Fisch. – тополь душистый

P. suaveolens обладает обширным ареалом на востоке нашей страны и в сопредельных странах. Перед этим уже говорилось, что по отношению к тополлю черному он занимает противоположный «полюс» – морфологический (бальзамический тополь с максимальным выражением признаков секции), географический (самый восток России), экологический (горы, суровый климат) и генетический (первая группа больших кластеров, противоположная второй группе с *P. nigra*).

Исследованы 38 образцов, преимущественно природных, из разных регионов России. На нашей дендрограмме образцы *P. suaveolens* сформировали большой кластер I, в пределах которого оказались распределены несколькими группами, но в первом приближении равномерно. Вне кластера I имеется только группировка из 3 образцов в кластере II, образованном преимущественно тополем Разумовского

(*Populus × rasumovskoe*) – гибридом с большим участием тополя душистого (половина и более). Значит, *P. suaveolens* проявил свою общую обособленность от видов и гибридов второй группы кластеров (от *P. nigra*, *P. laurifolia*, а также от гибридов с большим их участием и без участия *P. suaveolens* или с небольшим его участием).

В тех же больших кластерах (I и II) разместились еще несколько видов и гибридов, но «поведение» их оказалось резко различным. *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii*, *P. longifolia* и *P. × rasumovskoe* образовали свои компактные группы из нескольких элементарных кластеров, а *P. koreana* и *P. maximowiczii* по 1–2 образца распределились среди образцов *P. suaveolens*, избегая компактных групп, образованных прочими видами. Этот факт мы интерпретируем как генетическую идентичность *P. suaveolens*, *P. koreana* и *P. maximowiczii* (см. следующий подраздел). Что же касается остальных видов приведенного перечня, то все они в той или иной степени обособлены от *P. suaveolens*. Наиболее обособлен *P. × rasumovskoe*: образует другой большой кластер, и это связано с тем, что он имеет в качестве одного из родительских видов *P. nigra*, принадлежащий другому генетическому «полюсу».

Интересно, что по NTS 5S рПНК (см. [Borkhert et al., 2023]) *P. suaveolens* оказался обособлен ото всех видов тополей, как черных, так и бальзамических, кроме, разумеется *P. koreana* и *P. maximowiczii*.

Кроме того, по NTS 5S рПНК *P. suaveolens* проявил некоторую близость к *P. laurifolia*, и это интересно, т.к. по совокупности обследованных фрагментов генома такая близость не выявлена.

Еще о *P. suaveolens* можно сказать, что он в значительной степени полиморфен, и это хорошо видно на диаграмме (см. каталог перечней 1). Имеются следующие компактные группы кластеров, которые содержат *P. suaveolens* и обособлены одна от другой [Borkhert et al., 2023, fig. 5] (перечисление по часовой стрелке):

- 1) 14 образцов *P. suaveolens*, 2 – *P. koreana*, 1 – *P. maximowiczii*; несколько отстоят от них компактные группы *P. talassica* и *P. afghanica*;
- 2) 5 образцов *P. suaveolens*, 2 – *P. koreana*, 1 – *P. maximowiczii*; несколько отстоит от них компактная группа *P. simonii*, еще более отстоит – компактная группа *P. longifolia*;
- 3) 14 образцов *P. suaveolens*, 1 – *P. koreana*, 5 – *P. maximowiczii*;
- 4) 3 образца *P. suaveolens*, 1 – *P. laurifolia*, 1 – гибрид с большим участием *P. suaveolens*; несколько отстоит от них компактная группа сложного возвратного гибрида *P. nigra × P. × sibirica*; еще более отстоит компактная группа *P. × rasumovskoe*.

Мы видим, что полиморфный в генетическом отношении вид *Populus suaveolens* в ряде своих образцов по обследованным нами фрагментам генома проявляет сходство то с *P. talassica* и *P. afghanica*, то с *P. simonii* и *P. longifolia*, то с *P. nigra* × *P. sibirica* и *P. rasumovskoe*, то оказывается удален ото всех видов. При этом он нигде «не сливается» с какими-либо видами, не идентичен им (кроме *P. koreana* и *P. maximowiczii*). По нашему мнению, это означает, что *P. suaveolens*, являясь таковым по большинству генов или по «узловым» генам, определяющим приспособительные морфологические признаки (они же – диагностические), очень часто имеет фрагменты генома, «заимствованные» от других видов. Если бы мы анализировали другие участки его генома, то, возможно, увидели бы сходство тех же образцов с другими видами или гибридами, хотя общая «картина», наверное, оказалась бы сходной. Эти обстоятельства вполне объяснимы в рамках концепции сингамеона или, если выразиться проще, – в условиях мощных потоков генов между разными таксономическими видами. Наверное, в разных регионах *P. suaveolens* несколько различен в генетическом отношении, т.к. гибридизирует с разными соседними видами или по-разному удален от зоны контакта с ними, но эти отличия носят статистический характер, и любые гены соседних видов в каком-то количестве имеются везде в пределах ареала *P. suaveolens*. Кроме того, некоторая неоднородность может объясняться разницей климатических условий в разных частях обширного ареала.

Populus koreana Rehd. и *P. maximowiczii* A. Henry –
тополя корейский и Максимовича

P. suaveolens описан в 1941 г. из Восточной Сибири, *P. maximowiczii* – в 1913 г. с Дальнего Востока, *P. koreana* – в 1922 г. из Кореи. Эти виды, как считается, имеют существенные морфологические отличия: у тополя корейского листья сильно кожистые, матовые, главная жилка сверху без опушения, снизу опушена; у тополя Максимовича листья слегка кожистые, глянцевые, главная жилка опушена снизу и сверху; у тополя душистого (в узком смысле) листья не кожистые, главная жилка без опушения [Котелова, Стельмахович, 1963]; приводились и другие мелкие отличия [Комаров, 1936].

В дальнейшем, опираясь на эти отличия, исследователи стали находить некоторые из этих видов вне «своих» территорий. Так, например, для Дальнего Востока, особенно южнее Амура, указываются все три вида (МНА). Уже странно, что при такой способности к межвидовой гибридизации три близких вида могут одновременно произрастать на одной и той же территории и в тех же горных долинах.

А.К. Скворцов и Н.Б. Белянина (2006) показали, что различия между этими видами не убедительны, и везде в пределах их совместного ареала можно найти формы с промежуточными признаками или признаками другого «вида». В результате сделан вывод о наличии одного «хорошего» вида с обширным ареалом – *Populus suaveolens*, а остальным видам отказано не только в видовом, но и в подвидовом статусе. Тем не менее, и в региональных «флорах», и в международных электронных базах данных все три «вида» фигурируют по-прежнему, и это до абсурда усложняет систематику тополей, особенно гибридных.

Наши молекулярно-генетические исследования показали, что *P. koreana* и *P. maximowiczii* не образуют на дендрограмме своих компактных группировок, а всегда распределены по 1–2 образца среди образцов *P. suaveolens*, причем оказываются одновременно в нескольких группировках этого полиморфного вида (см. предыдущий подраздел), т.е. повторяют его полиморфизм. Это мы считаем доказательством генетической идентичности всех трех «видов». Остается пояснить, что материал по *P. koreana* (5 образцов) и *P. maximowiczii* (8 образцов) взят из гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, в котором эти дальневосточные «виды» определены В.Н. Ворошиловым и другими специалистами по дальневосточной флоре.

Мы полагаем, что *P. koreana* и *P. maximowiczii* в своих изначальных регионах (Корея и Дальний Восток), где они описаны, могли бы в сравнении с *P. suaveolens* (из Восточной Сибири) иметь статус географических рас, но использование даже такого статуса применительно к разным образцам из одного и того же региона не имеет смысла: это внутривидовая изменчивость без какого-либо систематического статуса.

Populus laurifolia Ledeb. – тополь лавролистный

P. laurifolia – горный тополь, типичный представитель секции бальзамических тополей, но весь его российский ареал расположен внутри ареала *P. nigra*, т.е. *P. laurifolia* растет в горных долинах, а при выходе рек на равнину сменяется на *P. nigra*. В переходной зоне эти два вида растут совместно и образуют гибриды; в некоторых местах родительские виды вытеснены гибридами, и тогда речь идет о природном гибридном виде – *P. × irtyschensis*. Тополью лавролистному и его взаимоотношениям с тополем черным посвящены многочисленные работы А.В. Климова и Б.В. Прошкина [Климов, Прошкин, 2016, 2017, 2018, 2021 и др.; Прошкин, Климов, 2016, 2017а, б и др.]. Эти авторы утверждают, в частности, что гибридизация *P. laurifolia* и *P. nigra* имеет односторонний характер, и *P. × irtyschensis* гибридизирует в дальнейшем

только с *Populus nigra*, т.е. поток генов направлен исключительно от *P. laurifolia* к *P. nigra*. Разумеется, мы не знаем, всегда ли так было, везде ли такая ситуация, не бывает ли, что изолирующие механизмы в каких-то случаях не срабатывают, и поток генов по какой-то горной долине устремляется в противоположном направлении.

Особый взгляд на природу *P. laurifolia* высказан нами ранее [Насимович и др., 2019]. Дело в том, что общий ареал российских бальзамических тополей (*P. suaveolens*, *P. laurifolia*) в виде клина вторгается внутрь ареала *P. nigra*, т.е. вне ареала черного тополя имеется *P. suaveolens*, внутри – *P. laurifolia*, и этот последний вид обладает некоторыми признаками (внесекционными), которые сближают его с *P. nigra*, а не с *P. suaveolens*, причем нам удалось насчитать 14 таких признаков [Там же]. Тем не менее, у *P. laurifolia* имеются оригинальные признаки, отсутствующие одновременно у *P. nigra* и *P. suaveolens*:

- 1) оси 1–2-годичных побегов сильно ребристы;
- 2) листья в среднем длиннее (особенно на поросли);
- 3) желёзки на стыке черешка и листовой пластинки бывают еще реже, чем у черного и душистого тополей (на основании нашего изучения образцов в гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН в 2023 г.).

Это на морфологическом уровне означает видовую специфичность *P. laurifolia* и может объясняться давлением отбора в специфических условиях, а также изначально иным происхождением.

Исследовано 18 образцов из Западной Сибири. На нашей дендрограмме тополь лавролистный занял место ближе к *P. nigra*, чем к *P. suaveolens*. Значит, географическая близость и гибридизация оказались важнее секционной принадлежности, т.е. подтверждаются идея сингамеона, идея двух географических и т.п. «полюсов», идея экологической сущности секций у тополей и т.д. (см. выше). Тем не менее, *P. laurifolia* все-таки образовал свой большой кластер IV, отличный от большого кластера III, в котором преобладает *P. nigra*. Интересно, что по ITS (см. [Borkhert et al., 2023]) *P. laurifolia* оказался резко отличен и от *P. suaveolens*, и от *P. nigra*, образовав свой генетический «полюс».

В пределах своего кластера IV *P. laurifolia* оказался вместе только со своими гибридами: *P. × wobstii* (ближе всего), *P. × irtyschensis*, *P. × petrovskoe* и *P. × sibirica* (наличием единичных образцов, ставших «не туда» мы, как уже договорились, пренебрегаем). Для *P. × irtyschensis* это тривиальный результат, но для остальных гибридов *P. laurifolia* не всегда приводился в качестве одного из родительских видов (см. ниже).

Интересно, что *Populus laurifolia* образует две компактные группы элементарных кластеров, которые хоть и близки, но все-таки каждая из них еще ближе к каким-то другим образцам. Это напоминает такие же пары группировок у *P. × petrovskoe* и *P. × sibirica*, которые проявили половой диморфизм, но, к сожалению, половая принадлежность образцов *P. laurifolia* нами не изучалась.

Populus longifolia Fisch. – тополь длиннолистный

P. longifolia появился на Русской равнине недавно, не более двух-трех веков назад. Мы не знаем, «сбежал» ли он из ботанического сада, распространился ли в культуре в сельской местности, а потом уже «сбежал» и натурализовался, или же он занесен стихийно и стал расти на нарушенных землях вблизи селений. За уверенными заявлениями на эту тему нет убедительных фактов, хотя ясно, что в городах, в т.ч. в Москве, в последние десятилетия он иногда применялся в озеленении, но очень редко. Относительно происхождения этого вида имеются следующие гипотезы:

1) одна из форм *P. balsamifera*, попал в Россию через Западную Европу, как и другие североамериканские тополя [Dippel, 1892; Karhu, Namet-Ahti, 1992], бытующая версия, но она ничем не подкреплена;

2) один из обособившихся американских клонов корневой поросли *P. trichocarpa*, с Аляски, появился в России ранее, чем в Западной Европе, т.е. привезен через Сибирь [Скворцов, 2008], слабые места гипотезы: в Северной Америке не наблюдался [Циновскис, 1977; Скворцов, 2008], коробочки, обнаруженные нами, оказались 2–3-створчатými и голыми (не 3-створчатými и опушенными, как у *P. trichocarpa*) [Чужеродная флора..., 2020];

3) обособившийся восточносибирский клон корневой поросли *P. suaveolens* (предположение Ю.А. Насимовича [Адвентивная флора Москвы..., 2012]), слабые места: листья без «носика», коробочки не только 3-створчатые;

4) гибрид северных бальзамических тополей (*P. balsamifera* и *P. trichocarpa*, или *P. balsamifera* и *P. suaveolens*), т.к. коробочки с непостоянным числом створок, что характерно для гибридов, когда родительские виды имеют разное число створок (М.В. Костина, ранее не публиковалось).

Исследовано 9 образцов из Москвы и Московской области. На дендрограмме эти образцы разместились в четырех местах:

1) 5 образцов в большом кластере I в компактной группе вместе с одним образцом *P. × wobstii* (гибрид *P. laurifolia* и *P. longifolia*)

и одним образцом *Populus trichocarpa*; сам этот большой кластер образован преимущественно *P. suaveolens*;

2) один образец в том же большом кластере I, но вместе с *P. suaveolens*;

3) два образца в большом кластере II вместе с *P. × rasumovskoe* (гибрид *P. nigra* и *P. suaveolens*);

4) один образец в большом кластере IV вместе с двумя образцами *P. trichocarpa* (еще один образец *P. trichocarpa* тоже близко).

Мы видим, что близость к *P. suaveolens* несомненна: больше всего образцов (5!) оказались в большом кластере I, образованном именно *P. suaveolens*, а один образец – совсем вместе с *P. suaveolens*; да и третий случай (близость к *P. × rasumovskoe*) говорит о том же. И все-такистораживает «прицельная» близость к *P. trichocarpa*: образцов *P. trichocarpa* вообще мало (только 4), и три из них «встали» вместе с *P. longifolia*, а один – рядом. Интересно, что по ITS *P. longifolia* особенно близок к нашим образцам *P. trichocarpa*: все 7 образцов «встали» в той же части дендрограммы, а 5 образцов образовали общую с ним компактную группу кластеров.

Тем не менее, надо учитывать, что мы, вероятно, работаем не с настоящим американским *P. trichocarpa*, а с его европейским гибридом, который иногда фигурирует в литературе как тополь латышский (*P. × 'Lettland'*). Вторая составляющая этого гибрида не установлена, и это вполне может оказаться *P. longifolia*: с чем же еще мог спонтанно взаимодействовать *P. trichocarpa* на севере Русской равнины или в Скандинавии? Да и неопределенность с этой второй составляющей означает, что это какой-то вид, похожий на *P. trichocarpa*, т.к. в противном случае мы бы легко его узнали. Тогда близость *P. longifolia* к гибриду с участием *P. trichocarpa* находит второе объяснение. В общем, наши данные не противоречат трем гипотезам: обособление *P. longifolia* от *P. trichocarpa*, от *P. suaveolens* и от гибрида между ними. Да и удаленность от *P. balsamifera*, строго говоря, не доказана, т.к. этот вид нами не исследовался. Желательно аналогичным образом изучить все североамериканские бальзамические тополя, причем образцы должны быть из Северной Америки.

Populus × wobstii R.I. Schrod. ex Dippel – тополь Вобста

Относительно родительских видов *P. × wobstii* приводились разные мнения: 1) разновидность *P. suaveolens* (Пегель, 1889); 2) разновидность *P. balsamifera* [Dippel, 1892]; 3) *P. suaveolens × P. candicans* [т.е. *P. × jackii*] (по Шредеру – [Пегель, 1889; Соколов и др., 1951]); *P. simonii × P. suaveolens* [Karhu, Hamet-Ahti, 1992]; *P. laurifolia ×*

Populus tristis [Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999]; *P. laurifolia* × *P. tristis* (или *P. longifolia*) [Ascherson, Graebner, 1908; Цвелёв, 2001]; *P. laurifolia* × *P. longifolia* (наше предположение – [Чужеродная флора..., 2020]). В зависимости от предполагаемых родительских видов «меняется» и облик этого гибрида, т.к. хорошего описания никто не опубликовал, и «конструировать» облик приходится по составу родительских видов. Мы опираемся на классика дендрологии Альфреда Редера [Rehder, 1949] и наиболее поздних авторов [Koltzenburg, 1999; Цвелёв, 2001], но, разумеется, вместо *P. tristis* приводим *P. longifolia*, т.к. *P. tristis* (в узком смысле) всегда был исключительно редок в России (да и везде), и это название, как правило, относили к обычному и похожему на него *P. longifolia*. Согласно А. Редеру, *P. × wobstii* «похож на *P. laurifolia*, но веточки голые, слегка ребристые; листья ланцетные, максимальное расширение около середины» [Rehder, 1949].

В 2010 г. мы обнаружили в Москве целую рощу саженого тополя, который по своим признакам может быть гибридом *P. laurifolia* и *P. longifolia*, а также в первом приближении соответствует описанию Редера (МНА0091592 – [Аверченков и др., 2010]). Это позволяет описать тополь Вобста подробнее и, главное, привести диагностические признаки, отличающие его от похожих видов и гибридов. В целом *P. × wobstii* сходен с *P. laurifolia*: веточки подроста и порослевых побегов светлые и остроребристые, листья на них сравнительно узкие (ланцетные, продолговато-эллиптические). Но в кроне взрослых деревьев преобладают лишь слегка угловатые и менее светлые веточки (серовато-бежевые), а листья на них, как правило, имеют округло-клиновидные или округлые основания и более длинные черешки (лишь в 2–4 раза короче листовых пластинок). От весьма изменчивого тополя московского (*P. × moskoviensis* R.I. Schrod. ex Wolkenst.) тополь Вобста отличается теми же длинными черешками, а также «аккуратностью»: листья взрослых деревьев примерно одной формы и размера, все относительно крупные и вытянутые. Разница в цвете верхней и нижней поверхности листа тоже чуть больше. Еще четче выражены отличия от *P. longifolia*: веточки все-таки угловатые, а иногда и ребристые, дерево высокое (до 20–25 м, не 15–18), ствол с возрастом не наклоняется, обильная корневая поросль отсутствует.

Исследовано 3 образца из Москвы. На нашей дендрограмме 2 образца *P. × wobstii* разместились вместе с *P. laurifolia*, причем ближе других гибридов с участием *P. laurifolia*. Кроме того, один образец оказался внутри компактной группы *P. longifolia*. В общем, молекулярно-генетические данные подтверждают, что мы нашли в Москве именно этот

гибрид и именно к нему относится наше описание, хотя правомочность названия *Populus × wobstii* остается под вопросом и, кроме того, желателен анализ более обширного материала.

Populus simonii Carriere – тополь Симона, или китайский

P. simonii, который культивируется в Москве, – это несколько вегетативных клонов из Китая, введенных в озеленение Европы французской фирмой «Симона». Считается одним из бальзамических тополей, но имеет голые черешки, небольшой цветовой контраст верха и низа листа и некоторые другие признаки черных тополей, т.е. не исключена межсекционная гибридная природа этого вида.

Нами обследовано 8 московских образцов, из которых 7 относятся к полуплаучей форме (*P. simoni* var. *pendula* С.К. Schneid.). На дендрограмме 6 образцов образовали компактную группу элементарных кластеров в большом кластере I рядом с *P. suaveolens*. Еще два образца оказались вместе с *P. × sibirica* в совсем разных кластерах. Комментировать этот результат преждевременно.

Populus talassica Kom. – тополь таласский

P. talassica [*P. macrocarpa* (Schrenk) N. Pavl. et Lipsch.] – среднеазиатский тополь, представитель секции бальзамических тополей, близок к *P. suaveolens* и в XIX в. даже рассматривался как одна из его форм.

Исследовано 9 образцов из Средней Азии (Киргизия, Казахстан). Продемонстрировал монолитность, сформировав тесную группу элементарных кластеров, в которой совсем нет других видов. Вся эта группа «встала» на дендрограмме близко к *P. afghanica* и *P. suaveolens*, хотя первый вид относится к черным тополям. Не исключено, что объединение этих видов (а заодно *P. simonii* и *P. longifolia*) осуществляется по принципу «все, что угодно, лишь бы не *P. nigra* и совсем близкие к нему формы».

? *Populus trichocarpa* Torr. et Gray ex Hook. – тополь волосистоплодный

См. описание *P. longifolia*.

Нотосекция Aigeiros × Tacamahaca – межсекционные гибриды черных и бальзамических тополей

Все гибриды черных и бальзамических тополей обладают сходными промежуточными признаками двух секций. Как правило, это высокие деревья (исключение – *P. longifolia*, *P. tristis* Fisch.). Укороченные побеги представлены преимущественно лептобластами, но также слабо развитыми дискобластами. Почки и молодые листья смолистые. Черешки

по длине от примерно равных листовой пластинке до уступающих ей в 1,5–2,5 раза; опушенные или реже голые; в верхней половине не сильно, но отчетливо сплюснутые с боков (лишь у возвратных гибридов с бальзамическими тополями совсем не сплюснутые); на верхней стороне, у многих или хотя бы у некоторых листьев, с узким и иногда прерывающимся желобком. Листовые пластинки голые или чуть опушенные; по длине от чуть превышающих свою ширину до превышающих ее в 1,2–2,5 раза (реже пластинки почти округлые или округло-сердцевидные, но с оттянутым кончиком, за счет которого длина все равно оказывается чуть больше ширины). По форме листовая пластинка может быть самой разной, но только не узколанцетной, строго дельтовидной (треугольной), лопастной или неправильной. Основание листовой пластинки тоже может быть почти любым, но для ряда видов весьма характерно сложное («грушевидное») основание: у самого черешка почти округлое, а на удалении от него ширококлиновидное; иногда в местах перехода от одного типа основания к другому имеются две симметрично расположенные выемки. Основание в той или иной степени плавно переходит в боковой край, который может быть в различной степени выпуклым (вплоть до округлого) или почти прямым. Переход основания в боковой край или совсем не выражен, или довольно заметен, и в этом случае лист оказывается сглаженно-ромбовидным. Край листовой пластинки без крупных неравных тупых зубцов (как у осины и крупнее). Нижняя сторона листовых пластинок чуть бледнее или значительно бледнее верхней, зеленовато- или серовато-беловатая, но не бывает чисто белой. Коробочки обычно с оттянутым носиком, по длине заметно превышающие ширину, на ножках значительно короче 10 мм.

Встречаются гибриды с резким смещением к одной из родительских секций, что можно объяснить возвратным скрещиванием с одним из родительских видов.

П.Л. Богданов (1965) доказал, что гибридные тополя (в основном, межсекционные гибриды) растут в среднем быстрее представителей «чистых» видов. По нашим наблюдениям, они также чаще «убегают» из культуры. Все это означает их большую «жизненность» в городских условиях. Возможно, по этой причине они составляют основную массу тополей уличного и дворового озеленения, хотя это могло произойти и в результате случайных процессов «перемешивания» видов. Так или иначе, но в природной обстановке межсекционные гибриды (и особенно с равным выражением секционных признаков обеих секций) очень редки, т.е. разрывающий естественный отбор препятствует их длительному существованию в качестве гибридогенных видов, смещая чашу весов в ту или иную сторону.

Populus × rasumovskoe R.I. Schrod. ex Wolkenst. – тополь Разумовского

Мы понимаем под *P. × rasumovskoe* обычный московский культивар с овальными листьями, у которых на вершине узкий «носик» длиной 1–2 см. Более полное описание этого культивара публиковалось ранее [Гарин, Насимович, 2018; Чужеродная флора..., 2020; Borkhert et al., 2023], но и приведенной здесь характеристики достаточно, чтобы его узнать. Можно разве что дополнить, что крона у *P. × rasumovskoe* раскидистая и, как правило, слегка плакучая.

Один из спонтанных гибридов, обнаруженных до 1882 г. Р.И. Шредером на территории Московской сельскохозяйственной академии (МСХА) близ Москвы [Wolkenstein, 1882]. Вегетативно размножен Р.И. Шредером и продавался на сельскохозяйственной выставке. П.Е. Волкенштейн побывал на этой выставке и привел следующее описание: «Гибрид с участием *P. nigra*, опыленного пыльцой *P. suaveolens*. Большое дерево, листья округлые, меньше, чем у предыдущего сорта (у тополя петровского). Побеги цилиндрические» [Ibid]. Удивительно, но этого описания оказалось достаточно, чтобы узнать данный культивар в Москве, т.к. он полностью соответствовал приведенным характеристикам, а других претендентов не нашлось.

Приведем представления о родительских видах: *P. nigra × P. suaveolens* [Ibid; Чужеродная флора..., 2020; Borkhert et al., 2023]; *P. candicans* (т.е. *P. × jackii*) × *P. suaveolens* [Регель, 1889]; *P. laurifolia × P. nigra* [Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999]; *P. × wobstii × P. laurifolia* [Karhu, Hamet-Ahti, 1992]; возвратный гибрид – *P. suaveolens × (P. nigra × P. suaveolens)* (еще одно наше предположение). Наше современное представление о родительских видах, основанное на морфологических признаках, совпадает с предположением Волкенштейна, высказанным при перво-описании вида. Это придает уверенность, что мы не только не ошиблись с родительскими видами, но и правильно определили сам культивар.

Проанализировано 34 образца из 18 точек московского озеленения. 30 из них образовали большой кластер II в первой группе кластеров, где господствует *P. suaveolens*. Поэтому один из предполагаемых родительских видов можно считать подтвержденным.

Важно также, что образцы не стали на дендрограмме совсем вместе с *P. suaveolens*, а образовали свой большой кластер, и это является косвенным доказательством, что вторым родительским видом является *P. nigra*, занимающий противоположный генетический «полюс» в роду *Tacamahaca*. Ведь при гибридизации, например, с *Populus simonii* или *P. afghanica*, которые вместе с *P. suaveolens* формируют кластер I, гибриды тоже могли бы оказаться в кластере I.

Еще 4 образца по одному или по два оказались в трех других больших кластерах, и этой информацией мы вполне можем пренебречь. Тем не менее, непосредственными «соседями» трех образцов являются различные гибриды с участием *Populus nigra*, а иногда – одновременно *P. nigra* и *P. suaveolens*, т.е. и это не выглядит случайностью.

Значит, родительские виды установлены. Это *P. nigra* и *P. suaveolens*. Однако наши данные позволяют установить также половую принадлежность каждого родительского вида. Соответствующие дендрограммы (результаты секвенирования участков полового локуса и последовательностей хлоропластного генома), а также соответствующие рассуждения с арифметическими выкладками опубликованы нами ранее [Borkhert et al., 2023]. Суть их в том, что при анализе по женской линии (по хлоропластному геному) доля черных тополей в соседстве с *P. × rasumovskoe* в 2,5 раза превышает долю бальзамических тополей, т.е. по женской линии более вероятен представитель секции черных тополей, и, разумеется, этим представителем может быть только *P. nigra* (см. выше). При анализе по мужской линии (по половому локусу, т.е. по Y-хромосоме) доля бальзамических тополей в соседстве с *P. × rasumovskoe* в 3 раза превышает долю черных тополей, т.е. по мужской линии более вероятен представитель секции бальзамических тополей, и этим представителем может быть только *P. suaveolens*. Так как установленный пол одного из родительских видов автоматически определяет пол другого родительского вида, вероятности перемножаются ($2,5 \times 3 = 7,5$), и при переводе в проценты ($1 - 1/7,5$) это означает, что наши выводы правильны с вероятностью 87%. В общем, результат можно представить следующим образом: *P. × rasumovskoe* = *P. nigra* (женское дерево) \times *P. suaveolens* (мужское дерево).

Еще обратим внимание, что *P. × rasumovskoe* представлен исключительно мужскими особями и удивительно монолитен, не образует каких-либо подгрупп в пределах основной группы, т.е. это один мужской клон.

Populus × petrovskoe R.I. Schrod. ex Wolkenst. – тополь петровский

P. × petrovskoe – это, по нашему мнению, один из массовых культиваров современного московского озеленения [Чужеродная флора..., 2020; Borkhert et al., 2023]; имеется он и в других городах [Гарин, Насимович, 2018; Чужеродная флора..., 2020]. Проблемы, связанные с *P. × petrovskoe*, подробно рассмотрены нами ранее [Чужеродная флора..., 2018]. Суть их в том, что *P. × petrovskoe* – это один из спонтанных гибридов, обнаруженных до 1882 г. Р.И. Шредером на территории

Московской сельскохозяйственной академии (МСХА) близ Москвы [Wolkenstein, 1882], но потом, за время двух революций и трех войн, сведения о нем были утеряны, а российские озеленители стали по ошибке называть этот культивар тополем берлинским (*Populus × berlinensis* (K. Koch) Dippel) – гибридом *P. pyramidalis* и *P. laurifolia*. Мы же в итоге, вслед за А.К. Скворцовым (2010), пришли к мнению, что наш московский культивар является гибридом *P. × canadensis × P. laurifolia*, хотя А.К. Скворцов приписывал такой состав именно тополю берлинскому, доверяя российским озеленителям в определении используемого ими сорта.

Так или иначе, но *P. × petrovskoe* весьма легко узнается: крона молодых деревьев очень широкая, иногда не менее своей высоты; ветви первого порядка прямые и длинные, отходят от ствола упорядоченно («в виде веера»: нижние – вбок, средние – вверх под углом 45 градусов, верхние – почти совсем вверх), из-за чего старые деревья, лишившиеся нижних ветвей, иногда считаются полупирамидальными; листья в кроне взрослого дерева широко-яйцевидные (длина только в 1,2 раза больше ширины); основание листовой пластинки в первом приближении округлое или округло-усеченное, но весьма неровное, иногда с двумя выемками; старые древесные стволы густо закрыты вертикальными побегами из спящих почек; дерево окружено многочисленными корневыми отпрысками.

Исследовано 62 образца из 18 точек московского озеленения. Все они оказались во второй группе больших кластеров, где из «чистых» видов господствуют *P. nigra* и *P. laurifolia*, и оба этих вида, по нашим представлениям [Чужеродная флора..., 2020], являются родительскими для *P. × petrovskoe*, хотя *P. nigra* участвовал в гибридизации в виде своего гибрида *P. × canadensis*.

Важно также, что ни один образец не оказался в первой группе кластеров, образованной *P. suaveolens*, а также *P. maximowiczii*, *P. koreana*, *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii*, *P. longifolia*, *P. × rasumovskoe*, а потому все эти виды и гибриды можно уверенно исключить из числа предполагаемых родителей *P. × petrovskoe*. Исключим также *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*, т.к. мы достоверно знаем, что *P. × petrovskoe* возник в Москве (в Петровско-Разумовском), где эти североамериканские виды не выращивались [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020]. Тогда у нас остается не слишком много вариантов: *P. nigra*, *P. laurifolia* и относительно редкий, но все-таки достоверно культивируемый *P. deltoides* s.l. Кстати, если *P. deltoides* s.l. в «чистом» виде редок, то в составе своего гибрида *P. × canadensis* он обычен в Москве.

Вернемся к нашей дендрограмме. В пределах второй группы кластеров образцы *Populus* × *petrovskoe* неравномерно распределились по всем трем большим кластерам: 43 – в кластере III, 15 – в кластере IV, 4 – в кластере V. Кластер III, в основном, и образован этим гибридом, причем исключительно мужскими особями, которые преобладают в Москве. Еще он образован черными тополями – *P. nigra* (вместе с *P. pyramidalis*), *P. deltoides* s.l., их гибридом *P.* × *canadensis*. Кластер IV образован *P. laurifolia* и *P.* × *petrovskoe*, причем тополь петровский представлен только женскими особями. Кластер V – преимущественно *P.* × *sibirica*, а в его составе, по нашему мнению, имеются те же *P. nigra* и *P. laurifolia*. Правда, еще в его составе, по нашему мнению [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020], имеется *P. suaveolens* (противоположный генетический «полюс»!), но, возможно, именно поэтому образцов *P.* × *petrovskoe* в кластере V особенно мало. Кроме того, какие-то образцы могли быть отнесены к *P.* × *petrovskoe* по ошибке, т.к. *P.* × *sibirica* и *P.* × *petrovskoe* в случае обрезки кроны, угнетения и т.п. воздействий очень похожи. Все это означает, что родительскими видами для *P.* × *petrovskoe* являются *P. nigra* и *P. laurifolia*.

Тем не менее, гибрид *P. nigra* и *P. laurifolia* известен как *P.* × *irtyschensis*, и он существенно отличается от *P.* × *petrovskoe*: почти нет желёзок на стыке черешка и листовой пластинки, заметно длиннее листья (анализ материалов гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН и просмотр образцов, привезенных М.В. Костиной из Сибири). Значит, в составе *P.* × *petrovskoe* имеется еще один родительский вид, и выше говорилось, что единственным претендентом является *P. deltoides* s.l. (а в сочетании с *P. nigra* это *P.* × *canadensis*). Итак, родительский состав сложного гибрида *P.* × *petrovskoe*, согласно нашим молекулярно-генетическим данным, выражается следующим образом: *P.* × *canadensis* × *P. laurifolia*, или (*P. deltoides* s.l. × *P. nigra*) × *P. laurifolia*, что то же самое.

Напомним, что отечественные озеленители принимают *P.* × *petrovskoe* за похожий на него *P.* × *berolinensis*, который считается гибридом *P. pyramidalis* и *P. laurifolia* [Сырейщиков, 1907; Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999; Цвелёв, 2001; Скворцов, 2006]. К сожалению, *P. pyramidalis* на нашей дендрограмме оказался в том же большом кластере III, где и *P.* × *canadensis*, т.е. молекулярно-генетический анализ в данном случае не может разрешить спор. Тут на помощь приходит морфология: согласно М. Колтценбургу, ветви у *P.* × *berolinensis* направлены вверх (т.е. крона пирамидальная), листовые пластинки от яйцевидных до ромбовидных, и еще этот тополь не образует корневых

отпрысков [Koltzenburg, 1999]. На рисунке [Ibid, tafel 26] видно, что листья довольно узкие (в 1,5–2 раза длиннее ширины). У нашего московского гибрида листья широкие и короткие (лишь в 1,2 раза длиннее ширины), он массово образует корневые отпрыски (наблюдение авторов) и вряд ли может считаться пирамидальным, т.е. это другой культивар. Кроме того, он возник в Москве, где *Populus pyramidalis* в конце XIX в. из-за климатических ограничений не мог выращиваться; это позднее селекционеры продвинули его на север, скрестив с *P. nigra* [Котелова, Стельмахович, 1963].

Если исходить из выясненного нами состава родительских видов, то наши молекулярно-генетические данные позволяют установить половую принадлежность каждого родительского вида.

Соответствующие дендрограммы и рассуждения опубликованы ранее [Borkhert et al., 2023]. Суть их в том, что при анализе по женской линии (по хлоропластному геному) доля черных тополей в соседстве с *P. × petrovskoe* в 1,7 раза меньше доли бальзамических тополей, т.е. по женской линии более вероятен представитель секции бальзамических тополей, и, разумеется, этим представителем может быть только *P. laurifolia* (см. выше). При анализе по мужской линии (по половому локусу, т.е. по Y-хромосоме) доля бальзамических тополей в соседстве с *P. × petrovskoe* несоизмеримо ниже доли черных тополей (0 против 19), т.е. по мужской линии возможен только представитель секции черных тополей, и этим представителем может быть только *P. × canadensis* (см. выше). Так как установленный пол одного из родительских видов автоматически определяет пол другого родительского вида, наши выводы правильны с вероятностью около 100%. Результат можно представить следующим образом: *P. × petrovskoe* = *P. laurifolia* (женское дерево) × *P. × canadensis* (мужское дерево).

В этом отношении интересно процитировать первоописание *P. × petrovskoe*, данное М. Волкенштейном: «Гибрид с участием *P. canadensis*, опыленного пыльцой *P. suaveolens*». *P. suaveolens* – очевидная ошибка Волкенштейна: бальзамическая составляющая могла быть представлена только *P. laurifolia*, т.к. веточки ребристые. Но и половая принадлежность исходных деревьев противоположная. К этому нужно относиться спокойно: Волкенштейн мог ошибиться, мог ошибиться Р.И. Шредер, нашедший этот спонтанный гибрид, и могли ошибиться технические работники, писавшие этикетки на сельскохозяйственной выставке, а Волкенштейн взял данные для статьи с этикетки. Важно, что одним из родительских видов признается *P. × canadensis*. Более поздние авторы называли другие родительские виды,

но видели ли они *Populus × petrovskoe*? Этого нельзя утверждать, и особенно, если речь идет о западных авторах, которые цитировали друг друга и российских коллег. А вот москвич А.К. Скворцов (2010), конечно, видел *P. × petrovskoe*, хотя принимал его за *P. × berolinensis*, и именно он утверждал, что родительским видом этого культивара является *P. × canadensis*, а не *P. pyramidalis*, как считается на западе для *P. × berolinensis*. Вторая составляющая – *P. laurifolia* – обычно не вызвала споров.

В общем, наши молекулярно-генетические исследования помогли установить половую принадлежность того и другого родительского вида для *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe*. Что же касается видовой принадлежности, то она тоже устанавливается такими методами, но предположительно, и более убедительными становятся результаты, если привлечены также данные морфологии.

Еще о *P. × petrovskoe* можно сказать, что он чуть менее монолитен, чем *P. × rasumovskoe*: представлен двумя женскими и, наверное, несколькими мужскими клонами, которые, тем не менее, очень близки друг к другу.

Populus × sibirica G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov – тополь сибирский

P. × sibirica – это самый большой по численности вид тополя в Москве и большинстве городов Русской равнины и Южной Сибири [Насимович и др., 2019]. До недавнего времени принимался за интродуцированный из Северной Америки *P. balsamifera*, хотя были и другие представления [Крылов, 1957, 1961; Скворцов, 2007, 2010]. Судя по морфологическим признакам, *P. × sibirica* представляет собой гибрид *P. nigra* и какого-то из бальзамических тополей, до недавнего времени считалось – *P. balsamifera* [Скворцов, 2007], хотя молекулярные исследования вскоре заставили усомниться в этом [Скворцов и др., 2008]. Теперь появились веские аргументы, что бальзамическую составляющую представляет *P. × moscoviensis* [Адвентивная флора Москвы..., 2012; Чужеродная флора..., 2019], т.е. родительскими видами являются *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. suaveolens*. Размножается в культуре вегетативно, всхожих семян, как иногда считается, не дает, хотя некоторые заносы на пустыри объяснить бывает трудно.

Морфология *P. × sibirica* была описана сначала А.Г. Крыловым (1957, 1961), потом – А.К. Скворцовым (2007, 2010), чуть подробнее и с изображениями листьев – Ю.А. Насимовичем и др. [Адвентивная флора..., 2012; Насимович, Скворцов, 2018; Чужеродная флора..., 2020].

Эти же исследователи обратили внимание на некоторую неоднородность *Populus × sibirica*: при общем габитуальном и прочем сходстве по всей стране разные его экземпляры различаются временем осеннего сбрасывания листвы, степенью поражаемости молью-пестрянкой, долей листьев с базальными желёзками и др. [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020]. На этом основании даже была предпринята попытка выделить из состава *P. × sibirica* еще один гибрид – *P. × nevensis* Nasim., который отличается добавлением еще одного родительского вида – *P. deltoides* [Kostina et al., 2017], и все же реальность существования этого гибрида пока не доказана молекулярными данными и правильной говорить о генотипической изменчивости *P. × sibirica*. В последние годы изменчивость *P. × sibirica* особенно подробно и с привлечением количественных методов изучена А.В. Климовым и Б.В. Прошкиным [Прошкин, Климов, 2019, 2022; Климов, Прошкин, 2022].

P. × sibirica обладает всем комплексом признаков межсекционного гибрида черных и бальзамических тополей с равным вкладом обеих секций, а также раскидистой кроной (иногда как бы «неряшливой», нерегулярной) и характерными листьями. Листовые пластинки среднего размера, длиной до 8–10 см и шириной до 5–7 см (длина превышает ширину в среднем в 1,5 раза, реже в 2 раза); яйцевидные, яйцевидно-эллиптические или яйцевидно-ромбические (округло-ромбические); с максимальным расширением чуть ближе к основанию (в 1/4–1/3 листовой пластинки от основания). Основание клиновидное, ширококлиновидное или, чаще, «сложное» (округлое или чуть сердцевидное у самого черешка и ширококлиновидное на удалении от него); довольно плавно переходит в выпуклый или почти прямой боковой край. Верхушка острая, не резко оттянута в относительно широкий кончик длиной 1–2 см. Верхняя поверхность листа светло-зеленая, нижняя – беловато-зеленоватая, но разница в цвете не очень велика. Желёзки сверху на стыке черешка и листовой пластинки отсутствуют или имеются лишь на самых крупных листьях, иногда маленькие или чуть отодвинутые от черешка. Листья осенью желтеют и облетают раньше, чем у других тополей (наши наблюдения в Москве, а также измерения гербарных образцов в МНА). Коробочки голые, удлинённые (длина в среднем 9 мм, ширина в среднем 5 мм), с постепенно оттянутым тупым носиком, открываются двумя, значительно реже тремя створками, сидят на ножках длиной 1–1,5 мм; полностью раскрывшиеся створки закручиваются кнаружи [Костина, Насимович, 2012].

Нами исследованы 62 образца (2 – из Кемеровской обл., остальные – из 18 точек Москвы), которые оказались во всех больших кластерах,

кроме кластера I с господством *Populus suaveolens*. Еще можно сказать, что в первой группе больших кластеров (I, II), где господствует *P. suaveolens*, имеется всего 5 образцов *P. × sibirica*, причем 4 из них (80%) приводятся со знаком вопроса (спорное определение), а во второй группе (III, IV, V) с преобладанием *P. nigra* и *P. laurifolia* расположились 57 образцов *P. × sibirica*, из которых спорны только 24 (42%). Спорное определение для московских образцов *P. × sibirica*, у которых частично срезана или высоко поднята крона, вполне естественно, и в данном случае важно, что во второй группе кластеров надежно определены 33 образца, составляющие 58%. Из одного этого можно заключить, что в составе родительских видов *P. × sibirica* весьма вероятны *P. nigra* и *P. laurifolia*, а *P. suaveolens* отсутствует или имеет небольшую долю. Или можно предположить, что совокупная доля *P. nigra* и *P. laurifolia* заведомо больше доли *P. suaveolens* (например, три четверти и четверть).

Интересно сравнить большие кластеры I и II. В первом кластере *P. × sibirica* нет совсем. Во втором кластере добавляется *P. nigra* (в качестве составляющей гибрида *P. nigra* и *P. suaveolens*), и сразу же появляются 5 образцов *P. × sibirica*, но 4 из них со спорным определением, т.е. мы не можем сделать какие-либо выводы.

Значительно больше образцов *P. × sibirica* (14) оказалось в большом кластере III, где, наряду с гибридами *P. nigra*, имеется и сам *P. nigra* в чистом виде. Еще важно, что в этом кластере господствует *P. × petrovskoe* (43 образца), имеющий в своем составе оба предполагаемых родительских вида – *P. nigra* и *P. laurifolia*. Значит, мы находим надежное подтверждение, что *P. nigra* участвовал в образовании тополя сибирского, а также видим основание предполагать участие *P. laurifolia*. Наличие *P. × sibirica* в этом кластере не выглядит случайным или ошибочным еще и потому, что здесь сконцентрировались все мужские образцы *P. × sibirica*, которые в московском озеленении представлены гораздо меньше женских [Borkhert et al., 2023].

В большом кластере IV представлены 7 образцов *P. × sibirica*, и это существенно меньше, чем в предыдущем кластере. Кроме того, 6 образцов приведены со знаком вопроса. В этом кластере тоже много *P. × petrovskoe*, но «чистый» вид представлен *P. laurifolia*. Из материала этого и предыдущего абзацев следует, что *P. nigra* в большей степени, чем *P. laurifolia*, участвовал в формировании *P. × sibirica* (например, *P. nigra* – половина, а *P. laurifolia* – четверть).

Попутно заметим, что свести образование *P. × sibirica* к гибридизации *P. nigra* и *P. laurifolia*, даже возвратной гибридизации, вряд ли получится. Ведь достоверно доказанным гибридом *P. nigra* и *P. laurifolia*

является *Populus × irtyschensis*, и он в морфологическом плане заметно отличается от *P. × sibirica*. В общем, мы вынуждены искать еще один, третий, родительский вид, хотя он должен иметь сравнительно небольшую долю участия (не более четверти). Сложное основание листовой пластинки с закруглением близ черешка вроде бы подсказывает, что это *P. suaveolens* (пока это наиболее вероятная версия).

Больше всего образцов *P. × sibirica* (36) имеется в большом кластере V, который по сути и образован этим гибридом или гибридогенным видом; 28 образцов (78%) надежно определены, причем это исключительно женские деревья. Данный кластер находится в той же группе больших кластеров, где преобладают *P. nigra* и *P. laurifolia*, но все-таки заметно обособлен, т.е. *P. nigra* и *P. laurifolia* ближе друг к другу, чем к своему гибриду *P. × sibirica*! В этом можно усмотреть влияние третьей составляющей *P. × sibirica*. Ранее мы пришли к выводу, что доля генов этого третьего вида не может быть более четверти, но его влияние, как мы видим, очень сильное, а потому можно предположить, что это вид с противоположного генетического «полюса». Пока это единственное молекулярно-генетическое подтверждение участия *P. suaveolens*, причем формально вместо него может быть любой «чистый» вид из большого кластера I, а также *P. balsamifera*, который нами не исследовался.

В общем, наш предварительный вывод: *P. nigra × (P. laurifolia × ? P. suaveolens)*. Участие именно *P. suaveolens* более соответствует морфологическим данным (форма листовой пластинки и особенно форма основания) и географическим данным (вид впервые описан в Сибири, где имеются *P. suaveolens* и другие предполагаемые виды).

Если на основании молекулярно-генетических данных нам не удалось существенно дополнить сведения о родительских видах *P. × sibirica*, то мы смогли чуть иначе взглянуть на статус этого вида. Обычно *P. × sibirica* воспринимается в качестве такого же гибридного культивара, как *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe*. Но эти два культивара возникли в результате единичного акта межсекционной гибридизации в известном месте и в известное время, после чего «тиражировались» за счет вегетативного размножения; они в первом приближении монолитны, образовали на дендрограмме компактные группы элементарных кластеров, «впустив в свои ряды» довольно мало образцов других видов, причем в некоторых случаях наличие «чужих» видов можно объяснить ошибками в определении.

P. × rasumovskoe, если пренебречь единичными экземплярами, «сконцентрировался» в одном большом кластере, причем это исключительно мужские деревья. *P. × petrovskoe* – в двух кластерах, один из которых

представлен многочисленными мужскими растениями, а другой – женскими, которых поменьше. Ситуация с *Populus* × *sibirica* несколько иная. Он тоже, как и *P.* × *petrovskoe*, образовал на дендрограмме два «сгущения» – мужское и женское. Но женское «сгущение» больше мужского, и в обоих «сгущениях» имеются группы образцов, молекулярно удаленные одна от другой. Это говорит об относительно высокой генетической изменчивости *P.* × *sibirica*.

На существование 2–3 женских и одного мужского клона указывал еще А.К. Скворцов (2010). Мы не знаем, где и когда он возник, как распространился почти по всей стране. В качестве самостоятельного вида он впервые замечен Г.В. Крыловым (1957) в предгорьях Алтая и Саян, причем в естественной обстановке, где, согласно тому же Г.В. Крылову (1961), образовал несколько рощиц, хотя эту информацию потом никто не подтвердил. В дальнейшем, благодаря А.К. Скворцову (2008), утвердилось мнение, что *P.* × *sibirica* – это культивар неизвестного происхождения, а его находки в природе – результат «бегства» из культуры. Где бы ни возник *P.* × *sibirica*, но он при относительной монолитности (при визуальном сходстве по всей стране) в генетическом отношении не вполне однороден, представлен несколькими женскими и, возможно, несколькими мужскими клонами, и, значит, ему более подходит статус гибридогенного вида, сформировавшегося на пересечении генных потоков от трех видов. Соотношение генов родительских видов в этом случае может быть любым, не обязательно кратным 25% (не обязательно 25%, 50% и т.п.). Тем не менее, морфологическая однородность, связанная с долгим культивированием (с вегетативным размножением), сближает его с культиварами.

P. × *irtyschensis* Chang Y. Yang – тополь иртышский

Состав родительских видов *P.* × *irtyschensis* очевиден: на юге Сибири и рядом, за пределами России, он встречается в местах контакта *P. nigra* и *P. laurifolia*, обладает промежуточными признаками. Считается, что *P.* × *irtyschensis* образуется в ходе односторонней гибридизации родительских видов (см. выше описание *P. laurifolia*).

Изучено 7 образцов, которые распределились по большим кластерам неравномерно.

В кластере I их нет, т.е. *P. suaveolens* и другие виды, образующие этот кластер, не могут быть родительскими для *P.* × *irtyschensis*.

В кластере II – один образец; кластер отличается от предыдущего добавлением *P. nigra* (в качестве составляющей гибрида *P.* × *rasumovskoe*), и это означает, что *P. nigra* в принципе может быть родительским видом для *P.* × *irtyschensis*.

В кластере III – тоже один образец; именно в этом кластере больше всего образцов *Populus nigra* и также *P. × petrovskoe*, в составе которого присутствуют *P. nigra* и *P. laurifolia* (см. выше).

В кластере IV – 3 образца *P. × irtyschensis*, больше всего. Этот кластер образован *P. laurifolia*, и здесь тоже много *P. × petrovskoe*.

Еще 2 образца *P. × irtyschensis* имеются в кластере V, образованном *P. × sibirica* и *P. × petrovskoe* (двумя гибридами с участием *P. nigra* и *P. laurifolia*).

В элементарных кластерах *P. × irtyschensis* тоже, как правило, располагается вместе с этими двумя видами и их гибридами. В общем, все эти данные подтверждают предполагающийся состав *P. × irtyschensis*: *P. nigra* × *P. laurifolia*, но в данном случае мы проверяем не правильность представлений о родительских видах, а правильность молекулярно-генетического анализа. Ранее подобное молекулярно-генетическое подтверждение, хоть и другим способом, приводили китайские авторы [Jiang et al., 2016].

Интересней другое: *P. × irtyschensis* не образовал одной компактной группы кластеров, а по 1–2 образца «встал» в разных местах дендрограммы. Это означает его генетическую неоднородность, т.е. возникновение в результате многих актов независимой гибридизации, что тоже тривиально. Он может повторять генотипическую изменчивость своих родительских видов, которые тоже (особенно *P. nigra*) «разбрелись» по разным кластерам. Все это резко отличает *P. × irtyschensis*, природный гибрид, от гибридных культиваров (особенно от *P. × rasumovskoe*), располагающихся на дендрограмме компактно. Даже *P. × sibirica*, представленный несколькими клонами, образовал на дендрограмме только две компактные группы – мужскую и женскую.

? *Populus deltoides* s.l. × *P. × moscoviensis* R.I. Schrod. ex Wolkenst.

В московском озеленении иногда (спорадически, отдельными экземплярами) используется межсекционный гибрид с крупными яйцевидными листьями, желёзками на стыке черешка и листовой пластинки (реже без желёзок), а также округлыми или почти округлыми в сечении 1–2-годовалыми «веточками» (осями побегов); основания листовой пластинки округлые, реже прямые, широко-клиновидные или чуть сердцевидные. Этот культивар (или группа похожих культиваров?) фигурирует в озеленительной литературе как «тополь крупнолистный». Иногда ему приписываются бинарные названия *P. candidans* или *P. angulata*, которые изначально относились к двум разным американским гибридам неизвестного происхождения [Rehder, 1949]. У *P. candidans*, если

это то же самое, что *Populus × jackii* [Цвелёв, 2001], должны быть отчетливо сердцевидные листья [Rehder, 1949], т.е. к нашему крупнолистному тополю это название нельзя относить в любом случае. Сходства с *P. angulata* больше, но по описанию *P. angulata* обладает сильно угловатыми «веточками» [Ibid]. Аналог *P. angulata* с такими «веточками» мог бы получиться при гибридизации *P. deltoides* и *P. laurifolia*, аналог *P. × jackii* с сердцевидными листьями – при гибридизации *P. deltoides* и *P. suaveolens* (хотя он имел бы более опушенные черешки). Что же касается нашего гибрида, то он мог бы получиться при гибридизации *P. deltoides* и *P. × moscoviensis* (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*). Эту версию мы пока считаем предпочтительной: крупные листья и желёзки – от *P. deltoides*; сильной угловатости нет, т.к. влияние *P. laurifolia* не велико – четверть; сердцевидности почти нет, т.к. влияние *P. suaveolens* тоже не велико – четверть.

Изучены 4 образца из московского озеленения, и все они оказались во второй группе больших кластеров, где господствуют *P. nigra* и *P. laurifolia*, но также имеются образцы *P. deltoides* и его гибрида *P. × canadensis*. Это соответствует или, по крайней мере, не противоречит идее, что *P. deltoides* внес наибольший вклад в образование данного сложного гибрида.

Если рассмотреть предложенный нами гипотетический состав этого гибрида, то на долю видов второй группы (*P. deltoides*, *P. laurifolia*) приходится три четверти вклада, на долю *P. suaveolens* – четверть, и этим тоже можно объяснить, почему все образцы нашего крупнолистного тополя оказались во второй группе больших кластеров.

Распределение нашего сложного гибрида по кластерам второй группы (III, IV, V) можно считать равномерным: 1, 1 и 2 образца; и это естественно, т.к. во всех этих кластерах имеются по 1–2 предполагаемых родительских вида (*P. deltoides*, *P. laurifolia*, а где-то даже в сочетании с *P. suaveolens*). Примечательно, что больше всего образцов (два) оказалось в кластере V, образованном *P. × sibirica*. Это можно связать с наличием в составе *P. × sibirica* сразу двух родительских видов нашего гибрида (*P. laurifolia*, *P. suaveolens*), но, конечно, на базе столь малого числа образцов не следует делать далеко идущие выводы.

Еще одну «подсказку» могут дать элементарные и т.п. кластеры, куда «встали» образцы нашего сложного гибрида. Ближайшими соседями оказались *P. × canadensis* и *P. × sibirica*, и это никак не противоречит предыдущей информации, т.к. оба эти гибридогенных вида имеют в своем составе предполагаемые родительские виды нашего гибрида, причем в общей сложности – все три.

В общем, молекулярно-генетический анализ подтвердил наше предположение [Чужеродная флора..., 2020], но, конечно, для достоверных выводов желательно исследование американских тополей (*Populus deltoides*, *P. balsamifera* и др.) на обширном материале. Дополнительно должны быть обследованы и наши крупнолистные тополя, т.к. не исключено, что это сборная группа с разными родительскими видами.

? *Populus × sibirica × P. × petrovskoe*

Обследованы 3 образца из московского озеленения с соответствующими промежуточными признаками. Все они «встали» в большой кластер IV вместе с межсекционными гибридами *P. × petrovskoe* и (чуть реже) *P. × sibirica*. Значит, это либо гибриды соответствующих видов, либо *P. × petrovskoe* с морфологическим уклоном к *P. × sibirica*. Иногда в московском озеленении обнаруживаются экземпляры и с другими промежуточными признаками, которые можно трактовать как *P. × sibirica × P. × rasumovskoe* или *P. × petrovskoe × P. × rasumovskoe*, но в сравнении с основными гибридами и гибридогенными видами (*P. × sibirica*, *P. × petrovskoe*, *P. × rasumovskoe*) численность их невелика. Вероятно, вегетативное размножение гибридных тополей в питомниках все-таки сдерживает спонтанную гибридизацию. На пустырях, железных дорогах и в т.п. местах, где развивается спонтанный самосев тех же тополей, отнесение конкретных экземпляров к тому или иному известному виду или гибриду затруднено в большей степени (наблюдения авторов в Москве, личное сообщение А.Н. Пузырёва на основании наблюдений в Ижевске).

Populus nigra × P. × sibirica

Обследованы 8 образцов из городского озеленения Новосибирска, который находится внутри природного ареала *P. nigra* и в котором *P. × sibirica* является массовым видом городского озеленения. 4 образца «встали» в кластер II (с господством *P. × rasumovskoe*), причем оказались рядом друг с другом и вместе с близкими видами и гибридами (*P. nigra*, *P. × irtyschensis*). Напомним, что *P. × irtyschensis* – это гибрид *P. laurifolia* и *P. nigra*, причем оба эти вида входят также в состав *P. × sibirica*. Два образца «встали» в кластер III (с господством *P. nigra*), причем оказались рядом друг с другом и вместе с мужскими образцами *P. × sibirica*, т.е. в гибридизации, наверное, участвовали мужские деревья тополя сибирского. Еще 2 образца – в кластер V (с господством женских образцов *P. × sibirica*), причем оказались рядом друг с другом и тоже вместе с близкими видами и гибридами (*P. nigra*,

Populus × sibirica, *P. × irtyschensis*). Наверное, в данном случае в гибридизации участвовали женские образцы тополя сибирского. Эти примеры доказывают, что тополь сибирский, вопреки бытующему мнению, хотя бы иногда размножается семенным путем или, по крайней мере, способен на возвратную гибридизацию с *P. nigra*, причем в качестве как женского, так и мужского растения.

Populus deltoides s.l. × *P. suaveolens*

Обследован 1 московский образец с таким определением. Он обладал всеми общими признаками межсекционного гибрида [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020], крупными листьями и желёзками на стыке черешка и листовой пластинки (предположительно от *P. deltoides*), а также отчетливо сердцевидными листьями – почти как у *Tilia cordata* L. Напомним, что сердцевидность возникает при гибридизации *Populus deltoides* с любым бальзамическим тополем, у которого округлое основание листа, и это, прежде всего, *P. suaveolens*, *P. balsamifera*, иногда – *P. trichocarpa*. Обычно наши тополя с крупными сердцевидными листьями определяются как *P. candicans* или, согласно Н.Н. Цвелёву (2001), как *P. × jackii*, что то же самое, но корректнее. *P. × jackii* – это гибрид *P. balsamifera* и *P. deltoides* [Rehder, 1949], но в России мы, наверное, в большинстве случаев имеем дело с морфологическим аналогом – *P. deltoides* s.l. × *P. suaveolens* [Чужеродная флора..., 2020].

Наш единственный образец оказался в большом кластере I, обозначенном, прежде всего, *P. suaveolens*, причем он «встал» вместе с *P. suaveolens* и близким к нему возвратным гибридом, хотя в кластере I присутствуют еще 4 «чистых» вида тополей. Так как вторая составляющая нашего гибрида очевидна, мы считаем, что молекулярно-генетический анализ подтвердил наше понимание сердцевидных тополей в России, хотя пока это предварительный вывод на основании исследования единственного образца.

Populus longifolia / *P. × sibirica*

Три образца из Московского региона; с соответствующими промежуточными признаками; оказались в кластере IV с господством *P. laurifolia* и *P. × petrovskoe*. «Соседями» по элементарным и т.п. кластерам оказались *P. × wobstii* (*P. laurifolia* × *P. longifolia*) и *P. × irtyschensis* (*P. nigra* × *P. suaveolens*). В первом случае отчетливо проявляется близость к *P. longifolia*, во втором – к *P. × sibirica*, т.е. не исключена сложная гибридная природа образцов. Пример показывает, что *P. longifolia*

действительно гибридизирует с тополями городского озеленения, и, значит, они могут участвовать в формировании новых динамических состояний сингамеона (новых «видов»).

Другие гибриды

На дедрогамме представлены еще 3 гибрида, но каждый из них присутствует лишь в одном-двух экземплярах, и потому мы лишь кратко упомянем эти случаи. *Populus suaveolens* × *P. s.p.* – это гибрид с большим участием тополя душистого, и молекулярный анализ подтвердил это, но не помог определить вторую составляющую. В двух следующих случаях на основании морфологических признаков мы дали два варианта определения (*P. × rasumovskoe* / *P. × sibirica*; *P. × sibirica* / *P. × canadensis*), и молекулярный анализ помог определить образцы как *P. × rasumovskoe* и *P. × sibirica*, но не объяснил, почему они обладают промежуточными признаками. Возможно, это результат внешнего воздействия – обрезки и т.п.

Статус таксонов

Все таксоны в пределах подрода *Tacamahaca* свободно скрещиваются, причем не только в культуре, но и в природе. Такие надвидовые системы с общим генофондом в последнее время называют сингамеонами (syngameon). Но сингамеон – широкое понятие и включает случаи эпизодического обмена генами, случаи обмена лишь в настоящее время, а перед этим обмена уже не было и т.д. В нашем же случае обмен генами происходил и происходит интенсивно и постоянно, т.к. ареалы таксонов тесно соприкасаются или даже налегают один на другой. С этих позиций следует рассматривать гибридизацию, видообразование и т.п. процессы у тополей, но в целях флористики и практической систематики отказ от «традиционных» видов в пределах данного подрода был бы неудобным, т.к. они обладают своими ареалами и морфологически хорошо узнаваемы.

Секции в пределах подрода (черные тополя, бальзамические тополя) тоже целесообразно сохранить, хотя они имеют лишь экологический смысл и не отражают родственные связи между видами. Само понятие «родственные связи» в данном случае лишено смысла, т.к. степень сходства между таксонами определяется не временем их расхождения, а мощностью «межвидовых» генных потоков и современным давлением отбора. Виды в этом случае отражают разные варианты равновесия между генными потоками, нивелирующими все различия, и естественным отбором, удерживающим специфику каждого «вида» (каждого динамического состояния системы) в тех или иных условиях.

Основными природными динамическими состояниями (природными видами) подрода *Tacamahaca* в пределах России являются *Populus nigra*, *P. suaveolens* и *P. laurifolia*, хотя, возможно, в эту же группу со временем войдет также *P. longifolia*. *P. nigra* и *P. suaveolens* представляют противоположные «полюса» евразийского сингамеона, а *P. laurifolia* существует на пересечении генных потоков от них. *P. longifolia* проник на Русскую равнину 2–3 века назад, обособившись от какого-то из северных бальзамических тополей (*P. suaveolens*, *P. balsamifera* или *P. trichocarpa*), и занял обширный север Русской равнины, где раньше не было природных видов данного подрода.

Между всеми природными видами, кроме разве что *P. longifolia*, известны природные межвидовые гибриды (если эти виды считать расами, то это межрасовые гибриды). Наиболее известен из них *P. × irtyschensis* (*P. laurifolia* × *P. nigra*), т.к. родительские виды резко различаются морфологически (принадлежат к разным секциям) и на значительной площади имеют общий ареал. *P. × irtyschensis* в виде примеси присутствует везде в местах контакта родительских видов, и тогда это обычный гибрид, но если в той или иной местности он полностью поглотил родительские виды, то приобретает черты гибридного вида, хотя вряд ли стабилизировался и потому обладает большим размахом признаков.

Природным гибридом (или, по крайней мере, спонтанным гибридом) трех основных природных российских видов *Tacamahaca*, вероятно, является *Populus × sibirica*, но этот вопрос целесообразно рассмотреть после уточнения статуса *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe*.

Московские культивары *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe* обладают характерным обликом и относительной генетической монолитностью (образовали на дендрограммах компактные группы элементарных кластеров), а потому, вероятнее всего, представлены одним вегетативным клоном или группой совсем близких вегетативных клонов. Согласно А.К. Скворцову (2010), в России имеются 3 мужских клона и 1 женский клон *P. × petrovskoe*, хотя автор ошибочно относил эту информацию к *P. × berlinensis* [Чужеродная флора..., 2020]. Так или иначе, но *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe* возникли в результате единичного акта гибридизации между родительскими таксонами, т.е. это именно культивары, а не совокупность разных гибридов тех же видов, как, например, *P. × irtyschensis*. Наверное, и обозначаться они должны соответствующим образом, а не в качестве гибридов с бинарным названием. А.К. Скворцов (2010) предлагал следующие обозначения – *P. × 'Razumovskiana'* и *P. × 'Petrowskiana'*. Если

опираться на более раннюю публикацию П.Е. Волкенштейна [Wolkenstein, 1882], которую А.К. Скворцов мог не знать, то правильней называть их *Populus* × ‘Rasumovskoe’ и *P.* × ‘Petrovskoe’. Тем не менее, мы пока следуем традиции и не рискуем что-то предлагать в статье, которая вряд ли будет широко известна. Однако, если имеются другие гибриды между теми же видами, то желательно избегать этих бинарных названий и пользоваться обозначениями *P. nigra* × *P. suaveolens* и *P.* × *canadensis* × *P. laurifolia*.

Иное положение занимает *P.* × *sibirica*, который при относительной морфологической монолитности продемонстрировал значительное генетическое разнообразие. Если он действительно является результатом спонтанного взаимодействия трех российских тополей, то по статусу должен быть близок к *P.* × *irtyschensis* (гибридогенный вид). Тем не менее, *P.* × *sibirica* все-таки монолитней *P.* × *irtyschensis*, и это, вероятно, связано с широким культивированием и вегетативным размножением в питомниках. В общем, *P.* × *sibirica* по статусу промежуточен между культиваром и гибридогенным видом, а потому «имеет право» на бинарное название.

P. pyramidalis в северной половине Русской равнины (точнее – *P. nigra* × *P. pyramidalis*) – это совокупность нескольких независимо полученных искусственных гибридов *P. nigra* и *P. pyramidalis*, т.е. совокупность культиваров с теми же родительскими видами.

Упомянем также *P. koreana* и *P. maximowiczii*, которые, по нашим молекулярно-генетическим данным, идентичны *P. suaveolens* и должны быть отнесены к этому виду, описанному еще в 1841 г. [Скворцов, 2008]. В лучшем случае, если они произрастают в регионах, где были впервые описаны (*P. koreana* в Корее, *P. maximowiczii* на Дальнем Востоке южнее Амура), то претендуют на статус географических рас. Говорить же о разных видах, подвидах и даже географических расах в пределах одного региона (например, Приморья) бессмысленно. Имеются лишь особи одного изменчивого вида с внешним морфологическим отклонением в ту или иную сторону, иногда – к той или иной географической расе.

Выводы

1. На основании нашего исследования удалось выяснить степень молекулярно-генетического сходства между российскими тополями (*P.*, Salicaceae) подрода *Tacamahaca* (*Populus nigra*, *P. suaveolens*, *P. laurifolia* и др.), т.е. между черными тополями (секция *Aigeiros*), бальзамическими тополями (секция *Tacamahaca*), а также их природными

и культурными гибридами. Кластеризацию, вполне согласующуюся с географией тополей, а также их систематикой на основании морфологических данных, удалось получить только при совместном использовании участков полового локуса (и гена *ARR17*) и традиционно применяемых в этих целях многокопийных и однокопийных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК (*NTS 5S рДНК*, *ITS*, *DSH 2*, *DSH 5*, *DSH 8*, *DSH 12*, *DSH 29*, 6, 15, 16, *X18*, *trnG-psbK-psbI*, *rps2-rpoC2*, *rpoC2-rpoC1*), т.е. на основании всех изученных фрагментов генома.

2. В целом подтверждены теоретические воззрения авторов, предложенные ранее [Насимович, Васильева, 2019; Насимович и др., 2019]: черные и бальзамические тополя России и сопредельных стран, благодаря мощным потокам генов между видами, представляют собой надвидовую систему с общим генофондом – сингамеон (*syngameon*); секции в подроде *Tacamahaca* являются экологическими (черные тополя – на равнинах, бальзамические – в горах), их диагностические признаки приспособительны; принадлежность к той или иной секции не отражает родственные связи между видами; противоположными «полюсами» данной надвидовой системы являются *Populus suaveolens* (самый восточный и самый горный тополь в самом суровом климате) и *P. nigra* (самый западный и самый равнинный тополь в умеренном климате); эти же два вида наиболее удалены друг от друга морфологически и, как выяснилось, – в генетическом отношении тоже; остальные виды тополей Евразии по всем этим показателям в той или иной степени промежуточны; виды, наиболее близкие географически (с пересекающимися ареалами), оказываются наиболее близки в генетическом отношении, причем вне зависимости от секционного положения.

3. Подтверждено также положение китайских авторов [Wang et al., 2019], что образцы распределяются по кластерам высших порядков не только в зависимости от видовой принадлежности, но также по аллелям – из-за генетической близости всех видов и высокого полиморфизма каждого из них. В нашем случае распределение происходило с учетом полового диморфизма и других форм полиморфизма, особенно при анализе по отдельным фрагментам генома. При анализе по совокупности исследованных локусов эта тенденция ослабевает, и распределение осуществляется в первом приближении по видам, хотя имеются отдельные образцы, располагающиеся хаотично.

4. Получены сведения по конкретным видам и другим таксонам российских тополей. *P. nigra* (*P. nigra* var. *nigra*) в генетическом отношении весьма полиморфен, и этот полиморфизм хотя бы отчасти объясняется

гибридизацией в разных частях ареала с разными другими тополями; по степени удаления от *Populus nigra* различные таксоны расположились следующим образом: *P. pyramidalis* (правильней – *P. nigra* var. *nigra* × *P. nigra* var. *italica*) – *P.* × *canadensis* – *P.* × *irtyschensis* и *P.* × *sibirica* – *P.* × *petrovskoe* – *P. laurifolia* – *P. suaveolens* и близкие к нему виды, в т.ч. *P. longifolia* и *P.* × *rasumovskoe* (данными по *P. afghanica* и т.п. мы пренебрегаем из-за малой выборки), т.е. расположились предельно логично. *P. suaveolens* особенно полиморфен в генетическом отношении, в разных случаях (по разным фрагментам генома и, возможно, в разных регионах) близок к тому или другому виду тополей, но только не к *P. nigra*; кроме того, значительная часть его образцов обособлена ото всех исследованных таксонов. По степени удаления от *P. suaveolens* различные таксоны расположились следующим образом: *P. koreana* и *P. maximowiczii* (идентичны *P. suaveolens*) – *P. talassica*, *P. longifolia*, *P. simonii* – *P.* × *rasumovskoe* – *P. laurifolia* – *P. nigra*. *P. laurifolia* частично обособлен ото всех видов тополей (особенно по ITS); по степени удаления от него исследованные таксоны расположились следующим образом: *P.* × *wobstii* (гибрид *P. laurifolia*) – *P.* × *irtyschensis*, *P.* × *petrovskoe* и *P.* × *sibirica* (еще три гибрида *P. laurifolia*) – *P. nigra* – *P.* × *rasumovskoe*, *P. suaveolens*, *P. longifolia* и др.

5. Совместный анализ данных секвенирования участков полового локуса и последовательностей хлоропластного генома (в сочетании с определением родительских видов по морфологическим данным и по совокупности фрагментов генома) позволил определить происхождение *P.* × *petrovskoe* – *P. laurifolia* (женское дерево) × *P.* × *canadensis* (мужское дерево), а также *P.* × *rasumovskoe* – *P. nigra* (женское дерево) × *P. suaveolens* (мужское дерево).

6. Подтверждены высказывавшиеся нами или другими исследователями представления о родительских видах еще некоторых гибридов: родительскими видами для *P.* × *wobstii* являются *P. laurifolia* и *P. longifolia*; для *P.* × *sibirica* – *P. nigra* и *P. laurifolia*, причем участие *P. nigra* больше; что же касается участия *P. suaveolens*, то оно молекулярно-генетическими данными не доказано и не опровергнуто. Выводы не являются тривиальными, т.к. высказывались и другие мнения.

7. Уточнен статус таксонов в подроде *Tacamahaca* в пределах России: *Populus nigra*, *P. suaveolens* и *P. laurifolia* – природные виды. *P. laurifolia* при этом существует на пересечении генных потоков от *P. suaveolens* и *P. nigra*, но в значительной мере имеет свою видовую специфику; *P. longifolia* – новый формирующийся вид (новое динамическое состояние сингамеона); *P.* × *irtyschensis* – природный гибрид, а при отсутствии

рядом родительских видов – гибридогенный вид; *Populus × sibirica* – промежуточен по статусу между гибридогенным видом и культиваром; *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe* – культивары спонтанного гибридного происхождения, искусственные вегетативные клоны (или группы очень близких клонов); *P. koreana* и *P. maximowiczii* – синонимы *P. suaveolens*.

Библиографический список / References

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

Бакулин В.Т. Тополь душистый в Сибири. Новосибирск, 2010. [Bakulin V.T. Topol dushistyuy v Sibiri [Poplar fragrant in Siberia]. Novosibirsk, 2010.]

Богданов П.Л. Тополя и их культура. М., 1965. [Bogdanov P.L. Topolya i ikh kultura [Poplars and their culture]. Moscow, 1965.]

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. М.; Л., 1931. [Vavilov N.I. Linneevskiy vid kak sistema [Linnaean species as a system]. Moscow; Leningrad, 1931.]

Васильева Н.В., Костина М.В., Насимович Ю.А. Предварительные результаты молекулярно-генетического исследования гибридизации тополей в природе и городском озеленении // Социально-экологические технологии. 2018. № 1. С. 9–22. DOI: 10.31862/2500-2961-2018-1-9-22 [Vasilieva N.V., Kostina N.V., Nasimovitch Yu.A. Preliminary results of the molecular genetic investigation of the poplar hybridization naturally and in the urban beautification. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2018. No. 1. Pp. 9–22. DOI: 10.31862/2500-2961-2018-1-9-22 (In Rus.)]

Гарин Э.В., Насимович Ю.А. Флора культивируемых тополей (*Populus*, Salicaceae) города Череповец (Вологодская область) // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 22–33. DOI: 10.31862/2500-2962-2018-3-22-32 [Garin E.V., Nasimovich Yu.A. Flora of cultivated poplars (*Populus*, Salicaceae) of the city of Cherepovets (Vologda Oblast). *Environment and Human: Ecological Studies*. 2018. No. 3. Pp. 22–33. DOI: 10.31862/2500-2962-2018-3-22-32 (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *Populus nigra × laurifolia* в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 34–47. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphological identification of natural hybrids *Populus nigra × laurifolia* in the floodplain of the Tom River. *Siberian Forestry Journal*. 2016. No. 5. Pp. 34–47. (In Rus.)]

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 natural hybridization zone. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2017. No. 39. Pp. 58–72. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 4. С. 468–475. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in the hybridization zone. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018. No. 4. Pp. 468–475. (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. Use of morpho-anatomical features to identify hybrid plants in the zone of natural hybridization of *Populus laurifolia* and *P. nigra* in Siberia, Russia. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2019. No. 46. Pp. 64–81. (In Rus.)]

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. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Introgressive hybridization of *Populus laurifolia* Ledeb. and *P. nigra* L. in the Tomi River basin: Scale, direction and significance. *Siberian Forestry Journal*. 2021. No. 2. Pp. 43–52. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфология *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov в Восточной Сибири // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 3. С. 284–301. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphology of *Populus × sibirica* G.V. Krylov et 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.)]

Комаров В.Л. Род Тополь // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 215–242. [Komarov V.L. Genus *Populus*. Flora SSSR. Moscow; Leningrad, 1936. Vol. 5. Pp. 215–242. (In Rus.)]

Костина М.В., Насимович Ю.А. К систематике тополей, произрастающих в городских посадках Москвы и Московской области // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: материалы Междунар. науч. конф., посв. 95-летию каф. ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 21–24 ноября 2012 г.). Тверь, 2012. С. 189–192. [Kostina M.V., Nasimovich Yu.A. To the systematics of poplars growing in urban plantings in Moscow and Moscow region. *Bioraznoobrazie: problemy izucheniya i sokhraneniya*. Tver, 2012. Pp. 189–192. (In Rus.)]

Котелова Н.В., Стельмахович М.Л. Тополя и их использование в зеленых насаждениях. М., 1963. [Kotelova N.V., Stelmakhovich M.L. *Topolya i ikh ispolzovanie v zelenykh nasazhdeniyakh* [Poplars and their use in green plantations]. Moscow, 1963.]

Крылов Г.В. Природа лесов Западной Сибири // Тр. по лесн. хоз-ву Зап. Сибири. 1957. Вып. 3. С. 91–146. [Krylov G.V. Nature of forests of Western Siberia. *Trudy po lesnomu khozyaystvuvu Zapadnoy Sibiri*. 1957. Issue 3. Pp. 91–146. (In Rus.)]

Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. История изучения, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения. М., 1961. [Krylov G.V. *Lesa Zapadnoy Sibiri. Istoriya izucheniya, tipy lesov, rayonirovanie, puti ispolzovaniya*

i uluchsheniya [Forests of Western Siberia. History of study, forest types, zoning, ways of use and improvement]. Moscow, 1961. (In Rus.)]

Насимович Ю.А., Васильева Н.В. Сравнение по морфологическим признакам разных видов тополей (*Populus*, Salicaceae) на примере российских и среднеазиатских представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9. № 3. С. 285–301. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-3-285-301 [Nasimovich Yu.A., Vasilieva N.V. Comparison of morphological features of different species of poplars (*Populus*, Salicaceae) on the example of Russian and Central Asian representatives of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019. Vol. 9. No. 3. Pp. 285–301. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-3-285-301 (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 // 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) on the example of representatives of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019. Vol. 9. No. 4. Pp. 426–466. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466 (In Rus.)]

Насимович Ю.А., Скворцов А.К. *Populus* L. – Тополь // Флора Нижнего Поволжья / отв. ред. Н.М. Решетникова. Т. 2. Ч. 1. М., 2018. С. 26–42. [Nasimovich Yu.A., Skvortsov A.K. *Populus* L. – Poplar. *Flora Nizhnego Povolzhya*. N.M. Reshetnikova (ed.). Vol. 2. Part 1. Moscow, 2018. Pp. 26–42. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Односторонняя естественная гибридизация между *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. в пойме р. Томи // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: мат-лы Междунар. конф., посв. 70-летию Центр. сиб. бот. сада, 1–8 августа. Новосибирск, 2016. С. 242–244. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Unilateral natural hybridization between *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. in the floodplain of the Tomi River. *Sokhranenie raznoobraziya rastitelnogo mira v botanicheskikh sadakh: traditsii, sovremennost, perspektivy* Novosibirsk, 2016. Pp. 242–244. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2017а. № 4. С. 38–51. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) in the floodplain of the Tom River. *Siberian Forestry Journal*. 2017. No. 4. Pp. 38–51. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × irtyschensis* Ch.Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017б. № 39. С. 58–72. DOI: 10.17223/19988591/39/4 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. × irtyschensis* 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. DOI: 10.17223/19988591/39/4 (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость количественных и качественных признаков *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9. № 2. С. 162–175. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Variability of quantitative and qualitative traits of *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019. Vol. 9. No. 2. Pp. 162–175. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-2-162-175 (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Тараканов В.В., Климов А.В. Изменчивость метрических признаков листа тополя черного и лавролистного в зоне естественной гибридизации // Лесоведение. 2021. № 3. С. 250–260. [Proshkin B.V., Tarakanov V.V., Klimov A.V. Variability of metric leaf traits of black and laurel poplar in the zone of natural hybridization. *Forest Science*. 2021. No. 3. Pp. 250–260. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Фенотипический анализ *Populus × sibirica* G.V. Krylov et 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 et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov in Siberian plantations. *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.)]

Регель Э. Русская дендрология. Вып. 2. СПб., 1889. [Regel E. *Russkaya dendrologiya* [Russian dendrology]. Vol. 2. St. Petersburg, 1889.]

Скворцов А.К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2007. Вып. 193. С. 41–45. [Skvortsov A.K. About Siberian “balsamic” poplar. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2007. Vol. 193. Pp. 41–45. (In Rus.)]

Скворцов А.К. О некоторых тополях, описанных Ф.Б. Фишером в 1841 г. // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2008. Вып. 194. С. 61–67. [Skvortsov A.K. About some poplars described by F.B. Fischer in 1841. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2008. Vol. 194. Pp. 61–67. (In Rus.)]

Скворцов А.К. Заметка о двух среднеазиатских тополях // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2009. Вып. 195. С. 32–37. [Skvortsov A.K. Note about two Central Asian poplars. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2009. Vol. 195. Pp. 32–37. (In Rus.)]

Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2010. Вып. 196. С. 62–73. [Skvortsov A.K. Systematic outline of the genus *Populus* in Eastern Europe, Northern and Central Asia. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2010. Vol. 196. Pp. 62–73. (In Rus.)]

Скворцов А.К., Белянина Н.Б. Васкуляризация черешка тополей как таксономический признак // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2005. Вып. 189. С. 235–239. [Skvortsov A.K., Belyanina N.B. Vascularization of poplar petiole as a taxonomic trait. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2005. Vol. 189. Pp. 235–239. (In Rus.)]

Скворцов А.К., Белянина Н.Б. О бальзамических тополях (*Populus*, section *Tacamahaca*, Salicaceae) на востоке азиатской России // Ботанический журнал.

2006. Т. 91. № 8. С. 1244–1252. [Skvortsov A.K., Belyanina N.B. About balsam poplars (*Populus*, section *Tacamahaca*, Salicaceae) in the east of Asian Russia. *Botanicheskiy zhurnal*. 2006. Vol. 91. No. 8. Pp. 1244–1252. (In Rus.)]

Скворцов А.К., Беэр С.С., Шанцер И.А. Полиморфизм бальзамических тополей (*Populus*, секция *Tacamahaca*) по данным ISSR-маркирования // Мат-лы XII съезда Русского Ботанического общества. Петрозаводск, 2008. С. 76–77. [Skvortsov A.K., Beer S.S., Shantser I.A. Polymorphism of balsam poplars (*Populus* section *Tacamahaca*) according to ISSR labeling data. *Materialy XII syezda Russkogo Botanicheskogo obshchestva*. Petrozavodsk, 2008. Pp. 76–77. (In Rus.)]

Соколов С.Я., Шипчинский Н.В., Ярмоленко А.В. Род Тополь // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1951. Т. 2. С. 174–217. [Sokolov S.Ya., Shipchinsky N.V., Yarmolenko A.V. Genus Poplar. *Derevyva i kustarniki SSSR*. Moscow; Leningrad, 1951. Vol. 2. Pp. 174–217. (In Rus.)]

Сырейщиков Д.П. Иллюстрированная флора Московской губернии. Ч. 2. М., 1907. [Syreyshchikov D.P. *Ilyustrirovannaya flora Moskovskoy gubernii* [Illustrated flora of Moscow province]. Part 2. Moscow, 1907.]

Фёдорова Т.А. Микроморфология листьев тополей секции *Populus* для их диагностики, систематики и филогении // Межрегион. науч. конф. «Изучение и сохранение биоразнообразия Тульской области и сопредельных регионов Российской Федерации», посв. 120-летию со дня рождения Г.Н. Лихачёва. 20–22 ноября 2019 г. Тула, 2019. С. 41–45. [Fedorova T.A. Micromorphology of poplar leaves of *Populus* section for their diagnostics, systematics and phylogeny. *Izuchenie i sokhranenie bioraznoobraziya Tulskey oblasti i sopredelnykh regionov Rossiyskoy Federatsii*. Tula, 2019. Pp. 41–45. (In Rus.)]

Цвелёв Н.Н. О тополях (*Populus*, Salicaceae) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 2. С. 70–78. [Tsvelev N.N. About poplars (*Populus*, Salicaceae) of St. Petersburg and Leningrad Region. *Botanicheskiy zhurnal*. 2001. Vol. 86. No. 2. Pp. 70–78. (In Rus.)]

Циновскис Р.[Е.]. Два редких полузабытых вида рода тополь (*Populus* L.) с северо-запада Северной Америки и близкие им виды и гибриды в Латвии // Ботанические сады Прибалтики. Охрана растений. Рига, 1977. С. 175–196. [Tsinovskis R.[E.]. Two rare half-forgotten species of the genus Poplar (*Populus* L.) from the northwest of North America and similar species and hybrids in Latvia. *Botanicheskie sady Pribaltiki. Okhrana rasteniy*. Riga, 1977. Pp. 175–196. (In Rus.)]

Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования / Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д. и др. М., 2020. [Mayorov S.R., Alekseev Yu.E., Bochkin V.D. et al. *Chuzherodnaya flora Moskovskogo regiona: sostav, proiskhozhdenie i puti formirovaniya* [Alien flora of the Moscow region: Composition, origin and ways of formation]. Moscow, 2020.]

Якушина Э.И. Древесные растения в озеленении Москвы. М., 1982. [Yakushina E.I. *Drevesnye rasteniya v ozelenenii Moskvy* [Woody plants in the landscaping of Moscow]. Moscow, 1982.]

Borkhert E.V., Pushkova E.N., Nasimovich Yu.A. et al. Sex-determining region complements traditionally used in phylogenetic studies nuclear and chloroplast sequences in investigation of *Aigeiros* Duby and *Tacamahaca* Spach poplars (genus

Populus L., Salicaceae). *Frontiers in Plant Science*. 2023. No. 14. 1204899. DOI: 10.3389/fpls.2023.1204899

Chhatre V.E., Evans M., Di Fazio S.P., Keller S.R. Adaptive introgression and maintenance of a trispecies hybrid complex in range-edge populations of populus. *Molecular Ecology*. 2018. PMID 30071141. DOI: 10.1111/mec.14820

Christe C., Stölting K.N., Bresadola L. et al. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F1 fertility and recurrent gene flow. *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25. No. 11. Pp. 2482–2498.

Cronk Q.C., Suarez-Gonzalez A. The role of interspecific hybridization in adaptive potential at range margins. *Molecular Ecology*. 2018. Pp. 4653–4656.

Dippel L. *Handbuch der Laubholzkunde*. Berlin, 1892. S. 190–211.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. I. Population studies of *Populus* × *parryi*. *Can. J. Bot.* 1984a. No. 62. Pp. 317–324.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. II. Taxonomy. *Canad. J. Bot.* 1984b. No. 62. Pp. 325–335.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution. *Canad. J. Bot.* 1984c. No. 62. Pp. 336–342.

Hersch-Green E.I., Allan G.J., Whitham T.G. Genetic analysis of admixture and patterns of introgression in foundation cottonwood trees (Salicaceae) in Southwestern Colorado, USA. *Tree Genetics & Genomes*. 2014. No. 10. Pp. 527–539.

Hu J., Zhang J., Chen X. et al. Empirical assessment of transgene flow from transgenic poplar plantation. *Peer J. Preprints*. 2017. Vol. 4. DOI: 10.7287/peerj.preprints.2335v1

Jiang D., Feng J., Dong M. et al. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species. *Plant Biol.* 2016. Vol. 16. No. 1. Pp. 88–99.

Karhu N., Hamet-Ahti L. Genus *Populus*. *Suomen puu-ja pensaskasvio*. Helsinki, 1992. Pp. 142–152.

Koltzenburg M. Bestimmungsschlüssel für in Mitteleuropa heimische und kultivierte Pappelarten und -sorten (*Populus* spec.). *Flor. Rundbr.* 1999. Februar. Beih. 6.

Kostina M.V., Puzyryov A.N., Nasimovich Ju.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 (3). Pp. 97–119.

Rehder A. *Manual of cultivated trees and shrubs*. New York, 1949.

Roe A.D., MacQuarrie C.J., Gros-Louis M.C. et al. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand. *Ecology Evolution*. 2014a. No. 4 (9). Pp. 1629–1647.

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*. 2014b. No. 4 (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*. 2018a. Vol. 27 (7). Pp. 1667–1680.

Suarez-Gonzalez A., Lexer C., Cronk Q.C.B. Adaptive introgression: A plant perspective. *Biology Letters*. 2018b. Vol. 14 (3). 170688

Wang M., Zhang Z., Zhang L., Mengmeng L. Phylogenomics of the genus *Populus* reveals extensive interspecific gene flow and balancing selection. *New Phytologist*. 2019a. Pp. 1–13.

Wang M., Zhang L., Zhang Z. et al. Phylogenomics of the genus *Populus* reveals extensive interspecific gene flow and balancing selection. *New Phytologist*. 2019b. Pp. 1370–1382.

[Wolkenstein P.E.]. P.W. New Plants at the Moscow Exhibition. *A weekly Illustrated Journal or Horticulture and Allied Subjects*. 1882. Vol. XVIII. New series. July to December. P. 108.

Zeng Y-F., Zhang J-G., Duan A-G., Abuduhaiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastidnuclear incompatibility. *Sci. Rep.* 2016. No. 6. Pp. 377–389.

Статья поступила в редакцию 19.11.2023, принята к публикации 29.12.2023
The article was received on 19.11.2023, accepted for publication 29.12.2023

About the authors / Сведения об авторах

Насимович Юрий Андреевич – специалист по эколого-просветительской деятельности, Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы Государственный природоохранный центр

Yuri A. Nasimovich – specialist in environmental education, State Environmental Protection Budgetary Institution of Moscow “State Nature Conservation Centre”, Moscow, Russian Federation

E-mail: nasimovich@mail.ru

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

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

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-2028-2749>

E-mail: mkostina@list.ru

Борхерт Елена Владимировна – старший лаборант лаборатории сравнительной геномики и транскриптомики, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Elena V. Borkhert – research assistant at the Laboratory of Comparative Genomics and Transcriptomics, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0578-5324>

E-mail: sashai@inbox.ru

Пушкова Елена Николаевна – младший научный сотрудник лаборатории сравнительной геномики и транскриптомики, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук

Elena N. Pushkova – junior researcher at the Laboratory of Comparative Genomics and Transcriptomics, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6071-5919>

E-mail: pushkova18@gmail.com

Муратаев Рамиль Айдарович – аспирант кафедры генетики, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова; старший лаборант лаборатории постгеномных исследований, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Ramil A. Murataev – PhD student at the Department of Genetics, Lomonosov Moscow State University; research assistant at the Laboratory of Postgenomic Research, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3632-3835>

E-mail: ramil.murataev@mail.ru

Дмитриев Алексей Александрович – ведущий научный сотрудник лаборатории сравнительной геномики и транскриптомики, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Alexey A. Dmitriev – leading researcher at the Laboratory of Comparative Genomics and Transcriptomics, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6827-9584>

E-mail: alex_245@mail.ru

Мельникова Наталия Владимировна – старший научный сотрудник лаборатории постгеномных исследований, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Nataliya V. Melnikova – senior researcher at the Laboratory of Postgenomic Research, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8083-3018>

E-mail: mnv-4529264@yandex.ru

Заявленный вклад авторов

Ю.А. Насимович – участие в организации исследования и сборе полевого материала, определение видовой принадлежности образцов, интерпретация результатов молекулярно-генетического исследования, написание предварительного текста статьи

М.В. Костина – участие в организации исследования, сборе полевого материала, интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования и написании текста статьи

Е.В. Борхерт – участие в сборе полевого материала и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

Е.Н. Пушкова – участие в сборе полевого материала и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

Р.А. Муратаев – участие в сборе полевого материала и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

А.А. Дмитриев – участие в организации исследования, сборе полевого материала и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

Н.В. Мельникова – участие в организации исследования, сборе полевого материала, интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования и написании текста статьи

Contribution of the authors

Yu.A. Nasimovich – participation in organizing the study and collecting field material, determining the species of samples, interpreting the results of molecular genetic research, writing the preliminary text of the article

M.V. Kostina – participation in organizing the study, collecting field material, interpreting the results of molecular genetic research and writing the text of the article

E.V. Borchert – participation in the collection of field material and interpretation of the results of molecular genetic research

E.N. Pushkova – participation in the collection of field material and interpretation of the results of molecular genetic research

R.A. Murataev – participation in the collection of field material and interpretation of the results of molecular genetic research

A.A. Dmitriev – participation in organizing the study, collecting field material and interpreting the results of molecular genetic research

N.V. Melnikova – participation in organizing the study, collecting field material, interpreting the results of molecular genetic research and writing the text of the article

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