

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-303-354

УДК 575.822:582.623.2

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

¹ Государственный природоохранный центр,
119991 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

Морфологическая и молекулярно-генетическая изменчивость *Populus suaveolens* Fisch. и близких видов

Морфологическими и молекулярно-генетическими методами изучены образцы *Populus suaveolens* s.l. (в т.ч. *P. suaveolens* s. str., *P. maximoviczii*, *P. koreana* и др.) из природного российского ареала этого вида; произведено сравнение с образцами *P. nigra* и *P. laurifolia*. *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. suaveolens* s.l. отличаются друг от друга по 22–25 морфологическим признакам из 30 исследованных, причем отличия эти по многим признакам существенны в количественном плане и проявляются в подавляющем большинстве случаев. Эти виды также резко различны в молекулярно-генетическом отношении, хотя *P. nigra* и *P. laurifolia* из-за наложения ареалов и гибридизации значительно ближе друг к другу, чем к *P. suaveolens* s.l. *P. suaveolens* s. str. отличается от *P. maximoviczii*, *P. koreana* и т.п. более южных и приморских форм по 14 морфологическим признакам из 30 исследованных, но все эти отличия количественные, выявляются лишь статистически.

© Насимович Ю.А., Костина М.В., Мельникова Н.В., Борхерт Е.В., Пушкова Е.Н., Муратаев Р.А., Дмитриев А.А., 2024



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

В молекулярно-генетическом отношении эти таксоны идентичны и образуют общим молекулярным полиморфизмом. В пределах ареала *Populus suaveolens* s.l. от регионов с суровым климатом (на севере и в глубине континента) к регионам с мягким климатом (на юге и ближе к морю) закономерным образом меняются не менее 13 морфологических признаков: увеличиваются размеры листа и его частей, уменьшается отношение длины листа к его ширине, увеличивается опушение некоторых частей листа, больше становится листьев с базальными желёзками и меньше листьев с узким коротким «носиком» на вершине. Однако эти изменения происходят плавно, они малы, выявляются лишь статистически и многократно перекрываются изменчивостью морфологических признаков в каждом конкретном регионе. *P. koreana* и *P. maximowiczii*, произрастающие в Приморье, практически идентичны и морфологически, и молекулярно; не заслуживают различительного систематического статуса, но, будучи взяты вместе, на основании морфологических признаков могут в качестве единой географической расы противопоставляться *P. suaveolens* s. str в Хабаровском крае, а также севернее и западнее. Показано, что *P. suaveolens* s.l. в небольшом количестве несет в себе гены *P. nigra*, *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii*, и они могут обнаружиться в любой части его ареала (идея сингамеона евроазиатских черных и бальзамических тополей). Показано, что *P. suaveolens* s.l. обладает хорошо выраженным молекулярно-генетическим полиморфизмом; имеются три четкие группы (три «ветви» на дендрограмме), при этом группа I по исследованным генам близка к *P. talassica* и *P. afghanica*; группа II – к *P. simonii* и *P. longifolia*; группа III обособлена ото всех таксонов. Представители всех трех молекулярно-генетических групп обнаружены во всех регионах, откуда взяты не менее 10 образцов для молекулярно-генетического исследования, т.е. в Приморье, Хабаровском крае и Забайкалье. Тем не менее, регионы с большой вероятностью отличаются по соотношению этих молекулярно-генетических групп: в регионах с относительно мягким климатом (Приморье, Хабаровский край) с вероятностью 84% чуть выше доля *P. suaveolens* группы II, а с вероятностью 60% чуть ниже доля *P. suaveolens* группы III. В регионах с более суровым и резко континентальным климатом (Забайкалье, Якутия), наблюдается противоположная картина. Соответствующая разница регионов может быть объяснена логически: в регионы с мягким климатом на южной периферии ареала *P. suaveolens* легче проникают генные потоки от южных тополей, регионы с суровым климатом (особенно Якутия) максимально изолированы, и потому в них выше доля *P. suaveolens* группы III, которая максимально обособлена на дендрограмме. Кроме того, на западной и южной границах ареала *P. suaveolens* претерпевает большое влияние генных потоков от *P. laurifolia*, но это обстоятельство было установлено ранее.

Ключевые слова: *Populus suaveolens*, *Populus maximoviczii*, *Populus koreana*, *Populus nigra*, *Populus laurifolia*, молекулярно-генетический полиморфизм, сингамеон, дендрограмма, таргетное глубокое секвенирование, морфологическая изменчивость

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-24-20122 (<https://rscf.ru/project/24-24-20122/>).

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Морфологическая и молекулярно-генетическая изменчивость *Populus suaveolens* Fisch. и близких видов / Ю.А. Насимович, М.В. Костина, Н.В. Мельникова и др. // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 3. С. 303–354. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-303-354

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-303-354

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

¹ State Environmental Protection Budgetary Institution of Moscow “Mospriroda”, Moscow, 119192, 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

Morphological and molecular genetic variability *Populus suaveolens* Fisch. and related species

Morphological and molecular genetic methods were used to study specimens of *Populus suaveolens* s.l. (including *P. suaveolens* s. str., *P. maximoviczii*,

Populus koreana, etc.) from the natural Russian range of this species; comparison with specimens of *P. nigra* and *P. laurifolia* was made. *P. nigra*, *P. laurifolia* and *P. suaveolens* s.l. differ from each other in 22–25 morphological characters out of 30 examined, and these differences in many characters are significant in quantitative terms and appear in the vast majority of cases. They are also sharply different in molecular genetic terms, although *P. nigra* and *P. laurifolia* are much closer to each other than to *P. suaveolens* s.l. due to overlapping ranges and hybridisation. *P. suaveolens* s.str. differs from *P. maximoviczii*, *P. koreana*, etc. of more southern and coastal forms in 14 morphological characters out of 30 studied, but all these differences are quantitative, revealed only statistically. Molecularly and genetically, these taxa are identical and possess a common molecular polymorphism. Within the range of *P. suaveolens* s.l., at least 13 morphological characters change in a regular way from regions with harsh climate (in the north and in the interior of the continent) to regions with mild climate (in the south and closer to the sea): the size of the leaf and its parts increases, the ratio of leaf length to leaf width decreases, the pubescence of some leaf parts increases, leaves with basal glands become more numerous, and leaves with a narrow short “spout” at the apex become fewer. However, these changes are gradual, small, detectable only statistically, and overlap many times with the variability of morphological characters in each particular region. *P. koreana* and *P. maximoviczii* growing in Primorye are practically identical both morphologically and molecularly; they do not deserve a distinctive systematic status, but, taken together, on the basis of morphological characters, they can be contrasted with *P. suaveolens* s. str in Khabarovsk Krai, as well as to the north and west. It is shown that *P. suaveolens* s.l. carries genes of *P. nigra*, *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii* in small quantities, and they can be found in any part of its range (the idea of syngameon of Euroasian black and balsam poplars). It is shown that *P. suaveolens* s.l. has a well-defined molecular-genetic polymorphism; there are three distinct groups (three “branches” on the dendrogram), with group I being close to *P. talassica* and *P. afghanica* in terms of genes studied; group II – to *P. simonii* and *P. longifolia*; group III is isolated from all taxa. Representatives of all three molecular-genetic groups were found in all regions from which at least 10 specimens for molecular-genetic study were taken, i.e. in Primorye, Khabarovsk Krai and Transbaikalia. Nevertheless, the regions are likely to differ in the ratio of these molecular genetic groups: in regions with a relatively mild climate (Primorye, Khabarovsk Krai), with a probability of 84%, the proportion of *P. suaveolens* group II is slightly higher, and with a probability of 60%, the proportion of *P. suaveolens* group III is slightly lower. In regions with more severe and sharply continental climate (Transbaikalia, Yakutia), the opposite picture is observed. The corresponding difference

between the regions can be explained logically: in regions with mild climate on the southern periphery of the *Populus suaveolens* range, gene flows from southern poplars penetrate more easily, while regions with harsh climate (especially Yakutia) are maximally isolated and therefore have a higher proportion of *P. suaveolens* group III, which is maximally isolated on the dendrogram. In addition, at the western and southern limits of its range, *P. suaveolens* is heavily influenced by gene flow from *P. laurifolia*, but this fact was established earlier.

Key words: *Populus suaveolens*, *Populus maximoviczii*, *Populus koreana*, *Populus nigra*, *Populus laurifolia*, molecular genetic polymorphism, syngameon, dendrogram, targeted deep sequencing, morphological variability

Acknowledgments. The study was supported by the Russian Science Foundation grant No. 24-24-20122 (<https://rscf.ru/project/24-24-20122/>).

CITATION: Nasimovich Yu.A., Kostina M.V., Melnikova N.V. et al. Morphological and molecular genetic variability *Populus suaveolens* Fisch. and related species. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 3. Pp. 303–354. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-303-354

Введение

Морфологическая изменчивость восточносибирского *Populus suaveolens* Fish. столь высока, что у исследователей до настоящего времени нет единого мнения относительно объема этого вида. Иногда он рассматривается предельно широко – с включением в его состав *P. koreana* Rehder и *P. maximowiczii* Henry [Скворцов, Белянина, 2006; Скворцов, 2010], а на рубеже XIX–XX вв. рассматривался еще шире, т.е. как одна из географических форм американского бальзамического тополя – *P. balsamifera* L. var. *suaveolens* (Loudon) Dippel [Dippel, 1892; Сырейщиков, 1907]. Иногда же из состава этого вида выделяются не только *P. koreana* и *P. maximowiczii*, но и описанные на юго-востоке России совсем сомнительные *P. baicalensis* Kom., *P. ussuriensis* Kom. [Комаров, 1936] и позднее добавившийся *P. komarovii* Ja. Vassil. ex Worosch. [Ворошилов, 1966].

Нами получены новые молекулярно-генетические сведения, характеризующие *P. suaveolens*, *P. koreana* и *P. maximowiczii*, что позволяет вернуться к рассмотрению статуса данных таксонов. Таким же образом изучались и другие российские представители рода *Populus* L., в том числе *P. nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb., что дает возможность сравнить молекулярно-генетические «расстояния» между всеми этими таксонами.

Параллельно проведены соответствующие морфологические исследования, и сделано это, в основном, на базе Гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (ГБС РАН) в Москве, хотя использованы и наблюдения одного из авторов (М.В. Костиной) в природе. Мы благодарим сотрудников данного учреждения, в том числе И.А. Шанцера и Н.В. Васильеву, за возможность воспользоваться образцами из гербарной коллекции ГБС РАН для их морфологического и молекулярно-генетического изучения. И.А. Шанцеру мы также благодарны за сбор образцов *Populus nigra* в Италии и, конечно, за советы и критические замечания на разных этапах работы.

Материалы и методы морфологического исследования

Количественными морфологическими методами изучены следующие образцы *Populus suaveolens* в широком смысле (*P. suaveolens* s.l.; всего – 89):

- *P. suaveolens* в узком смысле (*P. suaveolens* str.) – 37 образцов из природного ареала этого вида: 2 из Приморья, 8 из Хабаровского края, 8 из Камчатки, 1 из Магаданской обл., 6 из Амурской обл., 4 из Якутии, 8 из Бурятии;
- *P. komarovii* – 7 образцов из природного ареала: 6 с полуострова Камчатка и 1 из Хабаровского края (Охотск);
- *P. ussuriensis* – 6 образцов из Хабаровского края;
- *P. maximoviczii* – 25 (+2) образцов из природного ареала: 7 с Курильских островов (в составе Камчатского края), 6 с Сахалина, 2 из Приморья, 4 из Хабаровского края, 6 из Амурской области; 2 образца из двух разных регионов не имели укороченных побегов, которые нужны при изучении листьев, но эти образцы учтены при характеристике боковых почек;
- *P. koreana* – 14 образцов из природного ареала: 4 из Северной Кореи, 4 из Приморья, 2 из Хабаровска, 4 из Амурской обл.

Кроме того, для сравнения, аналогичным образом мы изучили 11 образцов *P. nigra* и 13 образцов *P. laurifolia* из разных регионов (тоже из коллекции ГБС РАН).

По поводу *P. koreana*, *P. maximoviczii* и т.п. видов нужно сразу сказать, что мы, вслед за А.К. Скворцовым и Н.Б. Беляниной (2006), не выделяем их из состава *P. suaveolens*, но в данной работе рассматриваем отдельно, чтоб убедиться, что они не имеют существенных отличий не только морфологически, но и на молекулярно-генетическом уровне. Использована видовая идентификация, представленная в коллекции ГБС РАН, т.е. виды определены В.Н. Ворошиловым и другими

специалистами по флоре Дальнего Востока, которые верили в самостоятельность данных видов или же считали их подвидами. Мы в нашей статье условно называем их формами или «видами» (в кавычках).

Морфологическое изучение заключалось в описании каждого образца по 35 признакам, которые видны на гербарном материале и часто бывают диагностическими в пределах подрода *Balsamifera* W. Bugala (иначе – *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, т.е. черные и бальзамические тополя). Это признаки осей побегов, почек и листьев (больше всего); коробочки изучить не удалось, т.к. они плохо представлены в гербарии. Признаки перечисляются в разделе «Результаты», а здесь мы только поясним, что на каждом гербарном листе описывался самый крупный лист с укороченных побегов из нижней части кроны взрослого дерева: известно, что именно такие листья наиболее видоспецифичны в этом роду (при очевидной нетипичности самого большого листа описывается второй по размеру лист). В «Результатах» сказано, какие признаки оказались информативными, т.е. отличались для разных видов или разных регионов, а какие мы потом отбросили из-за их неинформативности. Материал с самого начала был записан в табличной форме, после чего мы вычислили средние показатели в отдельности для каждого вида (по всем регионам вместе) и каждого региона (по всем видам вместе). Эти результаты представлены далее в двух таблицах (табл. 2, 3), и по ним мы произвели сравнение видов и сравнение регионов. Некоторые признаки, которые оказались неинформативными, для краткости не включены в опубликованные таблицы, но в тексте они отражены все.

Чтоб уменьшить случайный характер результатов из-за недостаточной выборки, регионы были объединены в группы, причем двумя способами:

- 1) в две группы (с мягким и суровым климатом);
- 2) в три группы (с мягким, промежуточным и суровым климатом).

Под мягким климатом понимался климат смешанных лесов Дальнего Востока, который в ряде источников характеризуется в разных регионах как морской (Камчатка и Курилы) или муссонный (Сахалин, Приморье, Северная Корея). Под суровым – резко континентальный климат (Якутия, Бурятия, Магаданская область). При выделении трех групп к средней группе отнесены Хабаровский край (муссонный климат, но более холодный, чем в Приморье, и с чертами континентальности на западе) и Амурская область (континентальный климат с муссонными чертами). Объединение в три группы оказалось более информативным, т.к. проявилось постепенное изменение морфологических параметров при переходе от мягкого климата к суровому, и это послужило дополнительным доказательством закономерного изменения параметров.

Отдельно рассмотрена ситуация на западе ареала *Populus suaveolens* s.l. В данном случае использованы морфологические наблюдения М.В. Костиной в Бурятии и Иркутской области [Костина и др., 2018], но соответствующие количественные исследования не проводились.

Материалы и методы молекулярно-генетического исследования

Молекулярно-генетическими методами изучены следующие образцы *P. suaveolens* в широком смысле (всего – 51; табл. 1):

- *P. suaveolens* в узком смысле – 2 образца из ГБС РАН, 1 образец из московского озеленения и 35 образцов из природного ареала этого вида: 20 из Хабаровского края, 10 из Забайкалья (Чита), 3 из Якутии, 1 из Чукотского автономного округа, 1 из Приморского края, т.е. образцов тополя душистого из Приморья мало, и это важно, т.к. позволяет сравнить *P. suaveolens* в узком смысле с двумя близкими видами (якобы видами) из Приморья;
- *P. maximowiczii* – 8 образцов из природного ареала: 5 из разных местностей Приморского края, 2 из Еврейской автономной области, 1 с Сахалина;
- *P. koreana* – 5 образцов из четырех природных местностей Приморского края.

Для сравнения использованы образцы *P. nigra*, *P. laurifolia* и другие из коллекции ГБС РАН, а также привезенные из Сибири Н.В. Костиной. В общей сложности изучено 379 деревьев (образцов), принадлежащих 10 «чистым» видам и 12 разнообразным гибридам (простым, сложным, возвратным). Данные о них приведены в наших предыдущих публикациях [Borkhert et al., 2023; Черные..., 2024].

Молекулярно-генетические методы, использованные в данной работе, тоже подробно описаны ранее [Borkhert et al., 2023], и это позволяет привести только краткое описание. Для каждого образца 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.

Образцы, изученные молекулярно-генетическими методами
[Samples studied using molecular genetic methods]

Номер группы [Group number]	Элементарный кластер [Elementary cluster]	Обозначение на дендрограмме [Designation on the dendrogram]	Видовой эпитет [Species epithet]	Регион (субъект РФ) [Region (subject of the Russian Federation)]
I	Ia'	370	<i>suaveolens</i>	Москва (ГБС РАН)* [Moscow (Tsitsin Main Botanical Garden)*]
	Ia'	369	–	Москва (ГБС РАН)* [Moscow (Tsitsin Main Botanical Garden)*]
	Ia'	368	<i>suaveolens</i>	Москва (ГБС РАН)* [Moscow (Tsitsin Main Botanical Garden)*]
	Ia'	Psv 41	<i>suaveolens</i>	Читинская обл. (Чита) [Chita region (Chita)]
	Ia''	Psv 78	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	Ia''	324	<i>suaveolens</i>	Москва* [Moscow*]
	Ib'	Psv 24	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	Ib'	Psv 23	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	Ib''	Psv 40	<i>suaveolens</i>	Читинская область [Chita region]
	Ic'	Psv 31	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	Ic'	Psv 103	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]

Продолжение табл. 1

Номер группы [Group number]	Элементарный кластер [Elementary cluster]	Обозначение на дендрограмме [Designation on the dendrogram]	Видовой эпитет [Species epithet]	Регион (субъект РФ) [Region (subject of the Russian Federation)]
	Ic'	Psv 25	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	Ic''	Psv 108	<i>suaveolens</i>	Читинская область [Chita region]
	Ic''	Psv 106	<i>suaveolens</i>	Читинская область [Chita region]
	Ic'''	Psv 120	<i>suaveolens</i>	Чукотский автономный округ [Chukotka Autonomous Okrug]
	Id	Psv 55	<i>koreana</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
	Id	Psv 34	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	Id	Psv 56	<i>koreana</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
	Id	Psv 90	<i>maximowiczii</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
II	IIa	Psv 39	<i>suaveolens</i>	Читинская обл. (Чита) [Chita region (Chita)]
	IIa	Psv 26	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IIa	Psv 30	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IIa	Psv 38	<i>koreana</i>	Приморский край [Khabarovsk Krai]
	IIb	Psv 89	<i>maximowiczii</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
	IIb	Psv 79	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]

	IIc	Psv 36	<i>maximowiczii</i>	Сахалин [Sakhalin]
	IIc	Psv 32	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IIc	Psv 58	<i>koreana</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
III	IIIa'	Psv 54	<i>koreana</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
	IIIa'	Psv 118	<i>suaveolens</i>	Якутия [Yakutia]
	IIIa''	Psv 116	<i>suaveolens</i>	Читинская область [Chita region]
	IIIa'''	Psv 76	<i>suaveolens</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
	IIIb'	Psv 81	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IIIb'	Psv 114	<i>suaveolens</i>	Читинская область [Chita region]
	IIIb''	Psv 93	<i>maximowiczii</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
	IIIb''	Psv 77	<i>maximowiczii</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
	IIIc'	Psv 33	<i>maximowiczii</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IIIc'	Psv 100	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IIIc''	Psv 115	<i>suaveolens</i>	Читинская область [Chita region]
	IIIc'''	Psv 80	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IIIc'''	Psv 92	<i>maximowiczii</i>	Приморский край [Primorsky Krai]
	IIIc'''	Psv 102	<i>maximowiczii</i>	Еврейская автономная обл. [Jewish Autonomous Region]

Продолжение табл. 1

Номер группы [Group number]	Элементарный кластер [Elementary cluster]	Обозначение на дендрограмме [Designation on the dendrogram]	Видовой эпитет [Species epithet]	Регион (субъект РФ) [Region (subject of the Russian Federation)]
	III d'	Psv 117	<i>suaveolens</i>	Якутия [Yakutia]
	III d'	Psv 104	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	III d''	Psv 107	<i>suaveolens</i>	Читинская область [Chita region]
	III d'''	Psv 113	<i>suaveolens</i>	Читинская область [Chita region]
	III d'''	Psv 105	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
IV	IV a'	s3	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IV a'	s2	<i>suaveolens</i>	Якутия [Yakutia]
	IV a''	s5	<i>suaveolens</i>	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]
	IV a''	Plr 21	<i>laurifolia</i>	Алтай* [Altai*]
	IV a'''	148	<i>suaveolens</i> ×	Москва* [Moscow*]

* – в арифметических расчетах не учитывается.

[* – not included in arithmetic calculations.]

Первичные результаты молекулярно-генетического анализа, в том числе дендрограммы, приведены в нашей предыдущей работе [Borkhert et al., 2023]. Наиболее информативной оказалась дендрограмма, выполненная на основе объединенного рассмотрения 14 перечисленных выше локусов, а также участков полового локуса и гена *ARR17* [Borkhert et al., 2023, fig. 5; Черные..., 2024]. На ней выделились несколько компактных групп с образцами *Populus suaveolens*.

В нашей новой работе мы пронумеровали по часовой стрелке эти группы образцов, используя римские цифры (I, II, III, IV), а также проанализировали структуру данных групп, выделив в пределах каждой из них 3–4 подгруппы и от 3 до 11 элементарных кластеров. Подгруппы были обозначены буквенными индексами (например, Ia, Ib, Pa и т.д.), а элементарные кластеры – добавлением к ним 1–3 «штрихов» (Ia', Ia'' и т.д.) (см. табл. 1).

Сходным образом были пронумерованы (арабскими цифрами) регионы, в которых осуществлялся сбор образцов. При этом мы старались «двигаться» с юга на север (в сторону более холодного климата) и с востока на запад (в сторону более континентального климата), хотя полностью соблюсти эту логику не удалось.

После этого мы сопоставили место на дендрограмме и географическое положение образца (см. табл. 4 и 5). К регионам с суровым климатом отнесены Забайкалье (Читинская обл.) (резко континентальный климат) и Чукотский край (субарктический климат), а в остальном использовано то же деление регионов на две группы, что и в морфологическом исследовании (см. выше). Еврейская автономная область рассматривается вместе с Хабаровским краем.

При сравнении соотношений в некоторых случаях использованы статистические расчеты [Рокицкий, 1967, с. 188–189, 309]. Кроме того, проведено сравнение реального распространения по регионам групп, подгрупп и элементарных кластеров с их экспериментальным распространением при случайном распределении с 20-кратной повторностью (табл. 6).

Результаты морфологического исследования

Рассмотрим результаты морфологического исследования по каждому признаку в отдельности (результаты по наиболее информативным и важным признакам представлены также в табл. 2 и 3).

Таблица 2

Признаки видов и форм черных и бальзамических тополей Сибири и Дальнего Востока
[Characteristics of species and forms of black and balsam poplars in Siberia and the Russian Far East]

Признаки [Characteristics]	Виды [Species]							
	<i>P. koraiana</i> (4 региона) [4 regions]	<i>P. maximowiczii</i> (5 регионов) [5 regions]	<i>P. ussuriensis</i> (Хабаровский край) [Khabarovsk Krai]	<i>P. komarovii</i> (Камчатка) [Kamchatka]	<i>P. suaveolens</i> s. str. (6 регионов) [6 regions]	<i>P. suaveolens</i> s.l.	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. nigra</i>
Длина верхушечной почки, мм [Length of apical bud, mm]	1,7	1,5	1,8	–	1,4	1,5	1,1	0,6
Длина листа, см [Leaf length, cm]	10,6	8,6	9,5	9,4	8,2	8,8	8,0	7,7
Ширина листа, см [Leaf width, cm]	6,4	5,8	6,2	7,2	6,4	6,3	3,6	6,5
Отношение длины листа к его ширине [Length to width ratio]	1,7	1,5	1,5	1,3	1,3	1,4	2,2	1,2
Местоположение максимального расширения листа, % [Location of maximum leaf expansion, %]	50	45	44	45	51	48	42	28
Радиус кривизны бокового края, см [Radius of curvature of the lateral edge, cm]	5,9	4,9	5,3	5,6	5,8	5,5	5,7	–
Число зубцов на 1 см бокового края [Number of teeth per 1 cm of the lateral edge]	5,7	6,2	6,2	4,6	5,9	5,9	5,5	3,3

Высота зубцов бокового края, мм [Height of teeth on the lateral edge, mm]	0,3	0,3	0,4	0,3	0,3	0,3	0,4	1,3
Доля листьев с узким «носком» [The proportion of leaves with a narrow “nose”]	79	92	83	100	95	90	23	9
Длина «носика» (оттянутой части листа), мм [Length of the “nose” (the drawn-out leaf), mm]	4,7	3,6	4,8	3,1	3,2	3,7	9,6	13,9
Ширина главной жилки сверху, мм [Width of the main from above, mm]	0,8	0,8	0,7	0,9	0,7	0,8	0,6	0,6
Длина черешка, см [Petiole length, cm]	2,7	2,9	3,0	2,5	1,8	2,4	1,9	3,8
Отношение длины черешка к длине листа, % [Ratio of petiole length to leaf length, %]	0,26	0,33	0,31	0,38	0,22	0,28	0,24	0,50
Доля кожистых листьев, % [Proportion of leathery leaves, %]	86	29	67	14	17	34	0	0
Доля листьев с опушенной главной жилкой сверху, % [Width of the main vein from above, mm]	50	79	60	100	22	50	8	0
Доля листьев с опушенной главной жилкой снизу, % [Width of the main vein of a from below, mm]	75	100	100	100	53	95	46	0
Доля листьев, опушенных сверху вне главной жилки, % [The proportion of leaves that are pubescent on top outside the main vein, %]	21	29	0	100	11	22	8	0

Окончание табл. 2

Признаки [Characteristics]	Виды [Species]							
	<i>P. koreana</i> (4 региона) [4 regions]	<i>P. maximovizii</i> (5 регионов) [5 regions]	<i>P. ussuriensis</i> (Хабаровский край) [Khabarovsk Krai]	<i>P. komarovii</i> (Камчатка) [Kamchatka]	<i>P. suaveolens</i> s. str. (6 регионов) [6 regions]	<i>P. suaveolens</i> s.l.	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. nigra</i>
Доля листьев, опушенных снизу вне главной жилки, % [The proportion of leaves that are pubescent below the main vein, %]	45	77	0	86	33	49	23	0
Доля листьев с сильно опушенным черешком, % [Proportion of leaves with strongly pubescent petiole, %]	79	60	100	100	43	46	31	0
Доля листьев с базальными желёзками, % [Proportion of leaves with basal glands, %]	8	27	17	29	18	20	0	32
Всего образцов [Total samples]	14	25	6	7	37	89	13	11

Признаки *Populus suaveolens* s.l. в разных регионах
[Characteristics of *Populus suaveolens* s.l. in different regions]

Признаки [Characteristics]	Регионы [Regions]											
	С мягким климатом [With a mild climate]					Средние по климату [With average climate]			С суровым климатом [With a harsh climate]			
	Северная Корея [North Korean]	Приморье [Primorsky Krai]	Сахалин [Sakhalin]	Камчатка [Kamchatka]	Обобщенные данные [Summary data]	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]	Амурская обл. [Amur region]	Обобщенные данные [Summary data]	Магаданская обл. [Magadan region]	Бурятия [Buryatia]	Якутия [Yakutia]	Обобщенные данные [Summary data]
Длина верхушечной почки, мм [Length of apical bud, mm]	1,7	1,7	1,6	1,3	1,5	1,6	1,4	1,5	–	1,5	1,4	1,5
Длина листа, см [Leaf length, cm]	11,3	9,8	8,6	9,0	9,3	8,3	9,0	8,6	7,1	8,0	8,7	8,1
Ширина листа, см [Leaf width, cm]	6,2	6,1	5,4	6,4	6,2	5,1	5,4	5,2	3,2	4,4	4,1	4,2
Отношение длины листа к его ширине [Length to width ratio]	1,8	1,6	1,6	1,4	1,5	1,6	1,7	1,6	2,2	1,6	2,1	1,8
Местоположение максимального расширения листа, % [Location of maximum leaf expansion, %]	46	52	43	42	45	44	41	43	46	50	53	51

Окончание табл. 3

Признаки [Characteristics]	Регионы [Regions]											
	С мягким климатом [With a mild climate]					Средние по климату [With average climate]			С суровым климатом [With a harsh climate]			
	Северная Корея [North Korean]	Приморье [Primorsky Krai]	Сахалин [Sakhalin]	Камчатка [Kamchatka]	Обобщенные данные [Summary data]	Хабаровский край [Khabarovsk Krai]	Амурская обл. [Amur region]	Обобщенные данные [Summary data]	Магаданская обл. [Magadan region]	Бурятия [Buryatia]	Якутия [Yakutia]	Обобщенные данные [Summary data]
Высота зубов бокового края листа, мм [Height of teeth on the lateral edge, mm]	0,4	0,2	0,3	0,4	0,34	0,3	0,2	0,36	0,1	0,2	0,4	0,25
Доля листьев с узким «носиком» [The proportion of leaves with a narrow “nose”]	50	75	100	86	82	95	100	97	100	100	100	100
Длина оттянутой части вершины листа, мм [Length of the “nose” (the drawn-out leaf), mm]	6,5	4,4	3,2	2,7	3,5	3,5	4,3	3,8	4,0	3,4	3,3	3,4
Ширина главной жилки сверху, мм [Width of the main from above, mm]	0,9	0,9	0,8	0,8	0,83	0,7	0,7	0,70	0,5	0,7	0,6	0,65
Длина черешка, см [Petiole length, cm]	2,8	2,3	2,0	3,1	2,7	2,3	2,4	2,3	0,8	2,0	1,9	1,9

Доля кожистых листьев, % [Proportion of leathery leaves, %]	100	50	17	0	23	43	63	52	0	25	0	15
Доля листьев с опушенной главной жилкой сверху, % [Width of the main vein from above, mm]	0	75	100	68	67	60	44	53	0	0	0	0
Доля листьев с опушенной главной жилкой снизу, % [Width of the main vein of a from below, mm]	50	86	100	95	89	89	86	88	0	0	33	10
Доля листьев, опушенных сверху вне главной жилки, % [The proportion of leaves that are pubescent on top outside the main vein, %]	0	38	50	11	21	29	6	19	0	0	0	0
Доля листьев, опушенных снизу вне главной жилки, % [The proportion of leaves that are pubescent below the main vein, %]	0	86	100	62	66	47	54	50	0	0	0	0
Доля листьев с сильно опушенным черешком, % [Proportion of leaves with strongly pubescent petiole, %]	50	88	83	62	69	71	50	62	100	38	0	31
Доля листьев с базальными железками, % [Proportion of leaves with basal glands, %]	0	7,1	25	33	27	19	13	16	0	9	4	13
Всего образцов [Total samples]	4	8	6	21	39	21	16	37	1	8	4	13

Цвет 1–2-годичных осей побегов (светлые/темные). У *Populus nigra* и *P. laurifolia* во всех случаях оказались светлые побеги (бледно-коричневые, бледно-бежевые, соломенно-желтые, бледно-желтые, желтовато-сероватые и т.п.), а у всех остальных исследованных форм почти во всех случаях – темные (темно-коричневые, темно-грязновато-серые и т.п.), очень редко – чуть светлее (серые, светло-коричневые и т.п.). Признак не информативен для исследования внутривидовой изменчивости *P. suaveolens* s.l.

Ребристость/угловатость/округлость в сечении 1–2-годичных осей побегов. Почти у всех 13 исследованных экземпляров *P. laurifolia* оси побегов оказались ребристыми, только в одном случае – сильно угловатыми. Почти у всех экземпляров *P. nigra* – округлыми в сечении, реже (в 2–3 случаях) – чуть угловатыми. У большинства экземпляров *P. suaveolens* s.l. – округлыми в сечении, заметно реже – чуть угловатыми, причем отдельные чуть угловатые побеги наблюдались во всех регионах и у всех форм *P. suaveolens* s.l., т.е. признак не информативен для исследования внутривидовой изменчивости *P. suaveolens* s.l.

Средняя длина верхушечных почек. Минимальна у *P. nigra* – 6 мм, промежуточна у *P. laurifolia* – 11 мм, а у *P. suaveolens* s.l. – существенно больше – 15 мм. У *P. suaveolens* в узком смысле почки самые короткие – 14 мм, а у более южных и более приморских форм – чуть длиннее (см. табл. 2). Тем не менее, разница между средними показателями очень мала, а сам показатель сильно варьирует (от 6–9 до 20–25 мм). При сравнении регионов длина верхушечной почки оказалась одинаковой – 15 мм (разные формы уравнивали друг друга).

Средняя длина боковых почек. Боковые почки у всех видов чуть короче верхушечных; они особенно короткие у *P. nigra* (порядка 5 мм), чуть длиннее у *P. laurifolia* (порядка 10 мм), еще длиннее у *P. suaveolens* s.l. (порядка 10–15 мм), но получить достоверный материал для исследования внутривидовой изменчивости *P. suaveolens* s.l. не удалось, т.к. в гербарии оказалось мало листов с такими почками.

Длина наиболее крупного листа в пределах гербарного листа. Средненная длина листьев у трех исследованных видов мало отличается: у *P. nigra* – 7,7 см, у *P. laurifolia* – 8,0 см, у *P. suaveolens* s.l. – 8,8 см, и разница для первых двух видов не выходит за пределы случайного, т.к. исследованы лишь чуть более десятка экземпляров. Но для разных форм *P. suaveolens* s.l. результаты вполне достоверны и, главное, логичны: более южные и приморские формы обладают чуть более длинными листьями, чем *P. suaveolens* в узком смысле; длина листа последовательно возрастает при переходе от регионов с суровым климатом к регионам с мягким климатом, хотя разница во всех случаях невелика.

Ширина наиболее крупного листа в пределах гербарного листа. Наиболее узкими оказались листья у *Populus laurifolia* – 3,6 см; наиболее широкими у *P. nigra* – 6,5 см. *P. suaveolens* s.l. уступает последнему виду не очень значительно: ширина листа в среднем 6,3 см. Разница между разными формами, наверное, не выходит за грани случайного, и все-таки этот показатель последовательно возрастает при переходе от регионов с суровым климатом к регионам с мягким климатом.

Отношение длины листа к его ширине. В этом смысле самыми длинными являются листья у *P. laurifolia* (2,2), самыми короткими – у *P. nigra* (1,2), а *P. suaveolens* s.l. занимает промежуточное положение (в среднем 1,4), но ближе к *P. nigra*. Сам *P. suaveolens* s.l. изменчив по этому показателю: этот показатель минимален у *P. suaveolens* в узком смысле (1,3, самые округлые листья) и несколько больше у южных и приморских форм (от 1,3 до 1,7, т.е. в среднем более удлинённые листья), хотя разница все-таки мала. Интересно, что при сравнении регионов (когда разные формы в пределах региона рассматриваются вместе) этот показатель возрастает при переходе к регионам с суровым климатом: в условиях севера и континентального климата листья в среднем более вытянутые. Особенно длинны листья в Якутии и близ Магадана. Возможно, это связано с переходом к порослевой стратегии в размножении, а у молодой поросли листья длиннее.

Местоположение максимального расширения листа. При вычислении этого показателя мы определяем, как сильно отодвинуту максимальное расширение от основания листовой пластинки, после чего относим это расстояние к общей длине листовой пластинки. Данный показатель минимален для *P. nigra* – 28%, существенно больше он у *P. laurifolia* – 42%, еще больше у всех форм *P. suaveolens* s.l. – от 44 до 51%, в среднем 48%, т.е. листья у *P. suaveolens* s.l. максимально расширены примерно в середине (если не учитывать длину «носика» на вершине листа, то точно в середине или даже выше середины). Наиболее смещено к вершине листа максимальное расширение у *P. suaveolens* в узком смысле – 51%, а для остальных форм (более южных и приморских) этот показатель составляет в среднем 47%, причем это вполне убедительная разница, т.к. выборки для двух сравниваемых групп большие – 37 и 51 особь. Тем не менее, в пределах каждой формы (каждого «вида») данный показатель слишком сильно варьирует, чтоб он мог служить диагностическим признаком (например, по нашим данным, у *P. suaveolens* от 41% до 61%, у *P. taximowiczii* от 26% до 54%). Сравнить по этому показателю отдельно взятые формы, кроме *P. suaveolens*

в узком смысле, мы тоже не сможем из-за недостаточной выборки по некоторым из них, да и выявленная нами разница крайне мала. При сравнении регионов выяснилось, что у растений сурового климата максимальное расширение все-таки ближе к вершине, но разница крайне мала: при делении регионов на две группы – 45% против 44%, на три группы – 51% против 45%.

Комплекс признаков основания листовой пластинки: простое или сложное основание (см. [Чужеродная флора..., 2020, с. 232]), тип простого основания (в данном случае – овальное, усеченное, широко-клиновидное, узко-клиновидное), тип сложного основания (какие типы простого основания сочетаются), с выемкой или без нее по краям. По всем этим признакам три исследованные вида отличаются друг от друга, но у *Populus laurifolia* и *P. suaveolens* s.l. отличия не столь заметные, статистические, причем *P. laurifolia* характеризуется некоторой «сдвижкой» признаков в сторону *P. nigra*. Эти межвидовые отличия отражены во многих определительных «ключях» (см., например, [Там же, 2020, с. 242–244]), а существенные отличия между формами *P. suaveolens* s.l. мы не выявили, и для краткости этот материал подробно не рассматриваем.

Форма бокового края листовой пластинки (боковой край вогнутой, прямой, выпуклый; радиус кривизны для выпуклого бокового края). У *P. nigra* боковой край почти прямой, у остальных видов и форм – выпуклый, причем средний радиус кривизны у всех видов и форм оказался почти одинаковым – от 4,9 см до 5,9 см (у *P. laurifolia* – 5,7 см, у *P. suaveolens* s.l. – 5,5 см, у *P. suaveolens* в узком смысле – 5,8 см, т.е. отличия несущественные). Значит, этот признак для наших целей неинформативен.

Число зубцов на 1 см в середине бокового края. У *P. nigra* – в среднем 3,3 зубца, у *P. laurifolia* – 5,5, у *P. suaveolens* s.l. – 5,9, что почти то же самое, причем различия разных форм не существенны (от 4,6 до 6,2, а для форм с числом образцов более 10 еще меньше – от 5,7 до 6,2). Значит, этот признак для наших целей тоже неинформативен.

Форма зубцов. У всех видов и форм зубцы городчатые или городчато-пильчатые. Признак не информативен.

Высота зубцов. У *P. nigra* – 1,3 мм, у *P. laurifolia* – 0,4 мм, у *P. suaveolens* s.l. – в среднем 0,3 мм, причем высота одинаковая почти у всех форм. Вроде бы в регионах с суровым климатом зубцы чуть короче (0,25 мм против 0,34 мм южнее и ближе к морю), но разница слишком мала для серьезного использования этого признака.

Реснички по краю листа. У *Populus nigra* – отсутствуют, у других видов и форм – редкие. Признак для различения форм *P. suaveolens* неинформативен.

Вершина листа (либо острая, либо широко оттянутая, либо узко оттянутая, т.е. с резким переходом в узкий «носик»). У *P. nigra* – широко оттянутая (ширина в основании – 11 мм, в середине – 5 мм), у *P. laurifolia* – разнообразная (острая, широко или узко оттянутая; если оттянутая, то ширина оттянутой части в основании – 6 мм, в середине – 3 мм; узко оттянутая вершина только у 23% образцов), у *P. suaveolens* s.l. – почти всегда узко и, главное, резко оттянутая (по сути, имеется короткий «носик» шириной в основании в среднем 4,5 мм, в середине – 3 мм), причем у всех форм ширина «носика» примерно одинаковая. Тем не менее, разные формы *P. suaveolens* s.l. несколько различаются по доле листьев с резко оттянутым «носиком» (от 79 до 100%), хотя для диагностики этих форм данным признаком воспользоваться нельзя, т.к. во всех случаях заведомо преобладает узкий «носик». В районах с суровым климатом узкий «носик» оказался у 100% образцов, южнее и близ моря – у 87%.

Длина оттянутой части листа. У *P. nigra* – 14 мм, у *P. laurifolia* – 10 мм, у различных форм *P. suaveolens* s.l. – в среднем 3,7 мм; у *P. suaveolens* в узком смысле – 3,2 мм, у более южных и приморских форм – в среднем чуть больше (от 3,1 до 4,8 мм), но все равно гораздо меньше, чем у первых двух видов, причем этот размер у всех форм варьирует от (0) 1 до 9 (11) мм, т.е. признак для наших целей неинформативен. Сравнение регионов показывает, что в суровом климате «носик» все-таки чуть длиннее: в среднем 3,9 мм против 3,5 мм.

Ширина главной жилки при взгляде сверху. Наверное, у *P. nigra* и *P. laurifolia* главная жилка в среднем уже (0,6 мм), чем у *P. suaveolens* s.l. (0,8 мм), а у *P. suaveolens* в узком смысле она чуть уже (0,7 мм), чем у более южных и приморских форм (от 0,7 до 0,9 мм). Сравнение регионов с суровым и мягким климатом дает аналогичные результаты (0,65 мм и 0,83 мм), но разница слишком мала, чтоб иметь диагностическое значение.

Цвет главной жилки. Разница по этому признаку между какими-либо видами и формами в нашем случае не выявлена, хотя в Москве этот и предыдущий признаки различны у некоторых культиваров.

Доля листьев с опущением главной жилки сверху. У *P. nigra* таких листьев не оказалось (0%), у *P. laurifolia* они совсем редки (8%). У *P. suaveolens* s.l. их много – 50%, причем у *P. suaveolens* в узком

смысле они в меньшинстве – 22%, а у южных и приморских форм – в большинстве или в половине случаев, хотя тоже не всегда. При переходе от регионов с суровым климатом к южным и приморским регионам опушенность последовательно возрастает.

Доля листьев с опушением главной жилки снизу. У всех видов и форм листья снизу бывают опушены чаще, чем сверху, а в остальном тенденции в точности те же, как в предыдущем случае.

Опушение листа сверху (помимо главной жилки). У *Populus nigra* и *P. laurifolia* листья сверху голые (редкое опушение было лишь у одного листа *P. laurifolia*). У разных форм или географических рас *P. suaveolens* s.l. картина несколько разная: *P. suaveolens* в узком смысле опушен в редких случаях (11%); *P. maximowiczii* – в 29% случаев; *P. koreana* – в 21% случаев; а данные по *P. ussuriensis* и по *P. komarovii* вряд ли достоверны из-за малого числа исследованных образцов, могут отражать специфику нескольких локальных точек сбора, но в любом случае усредненная опушенность южных и приморских форм больше, чем у *P. suaveolens* в узком смысле. Тем не менее, диагностическое значение этого признака совсем мало, т.к. голые и опушенные листья, конечно, имеются у всех форм; и, наверное, у всех форм преобладают голые листья. Еще нужно напомнить, что опушение всегда редкое и, помимо главной жилки, имеется только по некоторым основным жилкам.

Опушение листа снизу (помимо главной жилки). У *P. nigra* листья снизу тоже голые, у *P. laurifolia* опушены 23% листьев, у *P. suaveolens* s.l. опушена половина листьев (49%). Наименее опушен *P. suaveolens* в узком смысле (33%), а остальные южные и приморские формы (кроме *P. ussuriensis*) оказались опушены чаще – от 45 до 86% исследованных листьев, хотя опушение тоже редкое. Сравнение образцов сурового и мягкого климата показало, что в условиях мягкого климата образцов с опушенными листьями в 2 раза больше (60% против 30%).

Цвет листа сверху и снизу. У *P. nigra* и *P. laurifolia* цветовой контраст верха и низа не очень велик (зеленый/бледно-зеленый цвет; у *P. laurifolia*, наверное, чуть больше), у *P. suaveolens* s.l. – большой (темно-зеленый/светло-зеленовато-сероватый цвет), но визуальная разница между формами *P. suaveolens* s.l. не выявлена.

Листья матовые или глянцевые. Почти у всех видов и форм оказались матовые листья (по крайней мере, в гербарии); только у *P. ussuriensis* из Хабаровского края – глянцевые (в 4 из 6 случаев).

Листья гладкие или морщинистые. Работать с этим признаком в гербарии оказалось трудно, но, по-видимому, почти у всех видов и форм были гладкие листья, а морщинистые – у многих образцов *P. ussuriensis* и отдельных образцов *P. maximowiczii*.

Листья чуть кожистые или совсем не кожистые. Кожистость листа не всегда заметна на гербарном материале, но у *Populus nigra* и *P. laurifolia* листья определенно не кожистые, а у *P. suaveolens* s.l. имеются экземпляры с более или менее кожистыми листьями (по нашим подсчетам – 34%). При этом кожистые листья довольно редко бывают у *P. suaveolens* в узком смысле (17%), а для более южных и приморских форм, кроме *P. komarovii* (14%), они характерны, иногда преобладают. По регионам деревья с кожистыми листьями распределены не столь однозначно: при разделении регионов на две группы в регионах с суровым климатом таких деревьев оказалось больше, при разделении на три группы – больше всего в средних по климату регионах. Не исключено, что сборщики гербария чаще обращали внимание на такие деревья, т.е. этот показатель не всегда отражает реальность.

Доля листьев с базальными желёзками, т.е. с желёзками на стыке черешка и листовой пластинки. Учитывается число позиций (две), где такие желёзки могут быть. У *P. nigra* желёзки занимают 32% возможных позиций, у *P. laurifolia* – 0% (желёзок нет), у *P. suaveolens* s.l. – 20%, причем у разных видов и форм этот показатель варьирует от 8 до 29%. Наверное, у *P. taximowiczii* желёзок действительно больше (27% позиций, учтено 48 позиций), чем у *P. suaveolens* в узком смысле (18%; учтено 68 позиций), а результаты по другим формам не выходят за пределы случайного. Желёзки почти во всех случаях маленькие, т.е. заметно меньше, чем у *P. deltoides* Bartram ex Marshall и его российских гибридов.

Длина черешка. У *P. nigra* – максимальная (3,8 см), у *P. laurifolia* – минимальная (1,9 см), у *P. suaveolens* s.l. – промежуточная (в среднем 2,4 см). Разные формы *P. suaveolens* s.l. несколько различаются по этому показателю: у *P. suaveolens* в узком смысле черешки самые короткие – 1,8 см; у остальных видов и форм – существенно длиннее (от 2,5 до 3,0 см), но между собой их вряд ли можно различить по этому признаку. Сходный результат дает сравнение регионов.

Отношение длины черешка к длине листа. Этот показатель велик для *P. nigra* (0,5), а у остальных видов и форм существенно меньше (округленно от 0,2 до 0,4), хотя различить их по этому признаку трудно из-за его вариабельности. Возможно, у *P. suaveolens* в узком смысле этот показатель самый маленький: 0,22 против 0,26–0,38.

Опушение черешка. У *P. nigra* всегда отсутствует, у *P. laurifolia* – редкое, у *P. suaveolens* s.l. – в среднем густое, причем несколько различается у разных форм: у *P. suaveolens* в узком смысле – редкое или густое, у *P. taximowiczii* и *P. koreana* – чаще густое; у *P. ussuriensis* и *P. komarovii* – густое, но данных по последним двум таксонам меньше. Сравнение регионов показывает, что на юге и близ моря черешки

опушены в среднем гуще: при делении регионов на две части доля черешков с густым опушением возрастает от 42 до 70%, при делении на три части – от 31 к 62 и далее к 69%, т.е. вполне последовательно.

Кроме того, исследовались секционные признаки черных и бальзамических тополей, которые заметны в гербарии (переход в боковой край резкий, плавный или совсем не выражен; черешок сплюснутый или круглый в сечении). По этим признакам все изученные образцы соответствовали своим секциям, и обнаружить какие-либо отличия не удалось.

Результаты морфологического изучения *Populus suaveolens* в Бурятии и Иркутской обл. опубликованы ранее [Костина и др., 2018]. Вопрос о взаимоотношениях этих двух видов на западных и южных границах ареала в зонах контакта с *P. laurifolia* рассматривался в статье «Концепция вида у тополей (genus *P. L.*, Salicaceae) на примере представителей подрода Тасаманаса (*Spach*) Penjkovsky, произрастающих в России и сопредельных странах» [Насимович и др., 2019]. В этих исследованиях были задействованы гербарные образцы, собранные М.В. Костиной в 2018 г. с трех популяций тополей в Иркутской области и в Бурятии, а также гербарные сборы, хранящиеся в Гербарии ГБС РАН (МНА) в разделах «Флора сосудистых растений Дальнего Востока», «Флора сосудистых растений Сибири» и «Флора сосудистых растений Средней Азии», материал, хранящийся в гербарии А.К. Скворцова, который является одним из разделов гербария МНА, а также материалы из Гербария высших растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Результаты молекулярно-генетического исследования

Первичные результаты молекулярно-генетического анализа в графической форме (дендрограммы) и табличной форме (таблица молекулярно-генетических «расстояний» между таксонами) опубликованы ранее [Borkhert et al., 2023].

Сопоставление места сбора образцов (региона) с их положением на дендрограмме [Ibid, fig. 5] представлено в табл. 4; зависимость между принадлежностью региона к мягкому или суровому климату и распределением образцов по группам – в табл. 5; сопоставление реального географического распространения с экспериментальным распространением при случайном распределении – в табл. 6.

Кроме того, в виде иерархически построенного перечня видов по основным кластерам мы воспроизводим не публиковавшуюся ранее дендрограмму для «чистых» видов тополей и их природных гибридов, т.е. задействованы все исследованные нами тополя, но без гибридных культиваров городского озеленения. Названия видов сокращены до первых букв видового эпитета. В скобках указано число образцов каждого вида.

Таблица 4

Распространение молекулярных групп и подгрупп образцов *Populus suaveolens* s.l. по регионам
[Distribution of molecular groups and subgroups of *Populus suaveolens* s.l. samples by region]

Регион [Region]	Группа образцов (римская цифра) и подгруппа (буквенный индекс); в скобках – число образцов [Sample group (Roman numeral) and subgroup (letter index); number of samples in brackets]	Общее число образцов [Total number of samples]
<i>Регионы с мягким климатом (морским, муссонным и т.п.)</i> [Regions with a mild climate (marine, monsoon, etc.)]		
1. Приморье [Primorye]	Id (3), IIa (1), IIb (1), IIc (1), IIIa (2), IIIb (2), IIIc (1)	11
2. Сахалин [Sakhalin]	IIc (1)	1
3. Хабаровский край* [Khabarovsk Krai]	Ia (1), Ib (2), Ic (3), Id (1), IIa (2), IIb (1), IIc (1), IIIb (1), IIIc (4), IIId (2)	18
<i>Регионы с суровым климатом (резко континентальным и т.п.)</i> [Regions with a severe climate (sharply continental, etc.)]		
4. Забайкалье [Transbaikal]	Ia (1), Ib (1), Ic (2), IIa (1), IIIa (1), IIIb (1), IIIc (1), IIId (2)	10
5. Чукотский автономный округ [Chukotka Autonomous Okrug]	Ic (1)	1
6. Якутия [Yakutia]	IIIa (1), IIId (1)	2
Всего [Total]		43

Таблица 5

**Распространение образцов *Populus suaveolens* s.l.
из разных молекулярно-генетических групп
в регионах с мягким и суровым климатом
[Distribution of *Populus suaveolens* s.l. samples from different
molecular genetic groups in regions with mild and severe climates]**

Климат [Climate]	Количество образцов [Number of samples]						Общее число образцов [Total number of samples]
	Группа I [Group I]		Группа II [Group II]		Группа III [Group III]		
	Абсолютное [Absolute]	Относительное, % [Relative, %]	Абсолютное [Absolute]	Относительное, % [Relative, %]	Абсолютное [Absolute]	Относительное, % [Relative, %]	
Мягкий [Mild]	10	33	8	27	12	40	30
Суровый [Severe]	5	38	1	8	7	54	13

Таблица 6

**Характеристика элементарных кластеров, подгрупп и групп
Populus suaveolens s.l. на дендрограмме по числу представленных
в них регионов, сравнение реального и случайного
(экспериментального) распределения
[Characteristics of elementary clusters, subgroups and groups
of *Populus suaveolens* s.l. on the dendrogram by the number
of regions represented in them, comparison of real and random
(experimental) distribution]**

Элементы дендрограммы [Elements of a dendrogram]	Среднее число регионов [Average number of regions]			
	Реальное значение [Real significance]	Экспериментальное значение [Experimental significance]		
		минимальное [min]	среднее [average]	максимальное [max]
Элементарные кластеры [Elementary clusters]	1,5	1,4	1,6	1,8
Подгруппы кластеров [Cluster subgroups]	2,6	2,1	2,6	3,0
Группы кластеров [Cluster groups]	4,0	3,7	4,0	4,3

Первая большая группа кластеров: suav (31) скор.(5) и maxim (9)

Группа 1.1: suav (13)

Группа 1.2: suav (7), kor (1), max (3)

Группа 1.3: suav (2), kor (3), max (2)

Группа 1.4: suav (9), kor (1), max (4)

Вторая большая группа кластеров (близка к следующей): 5 видов

Группа 2.1: tal. (10), irt (1)

Группа 2.2: laur. (18), nigra (4), suav (3),

Подгруппа 2.2.1: suav (3), laur (3), nigra (2)

Подгруппа 2.2.2: laur (15), nigra (2)

Третья большая группа кластеров (близка к предыдущей): 5 видов

Группа 3.1: irt. (5), nigra (3), suav (2), *P. x sibirica?* (2)

Группа 3.2: nigra (9)

Группа 3.3: afg (3), nigra (1)

Обсуждение результатов морфологического исследования

Populus nigra отличается от *P. laurifolia* по 25 признакам из 30 исследованных (83%), *P. suaveolens* s.l. – тоже по 25 (83%), хотя три из них не совпадают. *P. suaveolens* s.l. отличается от *P. laurifolia* по 22 признакам (73%), т.е. чуть меньше, и это естественно, т.к. оба вида относятся к одной и той же секции. Кроме того, сами отличия в количественном плане не столь существенные. Интересно, что *P. laurifolia* по многим признакам промежуточен между *P. nigra* и *P. suaveolens* s.l., которые, как уже говорилось [Насимович, Васильева, 2019], занимают противоположные морфологические «полюса» в нашей стране. Этот вопрос выделен в самостоятельный подраздел.

Почти все признаки, различающие эти три «хороших» вида, существенны в количественном смысле, проявляются в большинстве случаев, а некоторые из них практически «обязательны», свойственны всем или почти всем экземплярам. Так, например, черешки *P. nigra* всегда сплюснуты, а листовые пластинки почти всегда ромбические или треугольные, что совершенно не свойственно другим двум видам. Побеги *P. laurifolia* всегда ребристы, а листья *P. suaveolens* s.l. почти всегда имеют «носик» и обладают резко контрастным цветом верхней и нижней поверхности.

Совсем иного рода морфологическими отличиями обладают разные «виды», входящие в состав *P. suaveolens* s.l. По числу таких отличий довольно много. Так, например, *P. suaveolens* в узком смысле отличается от остальных «видов», более южных и приморских, по 14 признакам

из 30 (47%!), но все эти отличия количественные, выявляются лишь статистически. Так, например, у *Populus suaveolens* в узком смысле ширина главной жилки составляет в среднем 0,7 мм, у *P. maximowiczii* и *P. koreana* – 0,8 мм, у *P. komarovii* – 0,9 мм; у *P. suaveolens* верхушечная почка имеет длину в среднем 14 мм, у *P. maximowiczii* – 15 мм, у *P. koreana* – 17 мм и т.д. Даже использование более убедительных признаков вроде чуть кожистых листьев *P. koreana* не спасает ситуацию, т.к. у *P. koreana* такие листья обнаружены лишь в 86% случаев, а у *P. suaveolens*, который в норме обладает некожистыми листьями, мы в 17% случаев отметили чуть кожистые листья. В общем, у каждого «вида» в каких-то случаях может оказаться «диагностический» признак любого другого «вида».

Еще очень важно, что, по мнению многих исследователей (см. определения гербарных сборов в МНА), разные «виды», входящие в состав *P. suaveolens* s.l., растут вместе, в тех же самых регионах. Так, например, в Гербарии ГБС РАН (МНА) мы нашли все пять «видов» *P. suaveolens* s.l., собранные в одном и том же Хабаровском крае. Так как близкие виды тополей беспрепятственно скрещиваются, совместное произрастание в природе таких видов невозможно. Проще предположить, что *P. suaveolens* s.l. весьма изменчив, и при формальном определении по ключам образцы всегда удастся отнести к тому или иному «виду». Естественно, что, когда мы предпринимает обратную операцию, т.е. сравниваем ранее определенные образцы разных «видов», то находим между ними именно те отличия, по которым они и были отнесены к тому или иному «виду».

Чтоб разомкнуть этот «круг», нам нужно сопоставить образцы из разных регионов вне зависимости, к какому «виду» они были отнесены тем или иным исследователем. Для этих целей наиболее информативным оказалось сравнение трех групп регионов – с мягким, промежуточным и суровым климатом (см. табл. 3). Самым мягким климатом характеризуются южные и приморские регионы, самым суровым – северные и расположенные в глубине континента. Средними по климату мы признали Хабаровский край и Амурскую область. Объединение регионов в эти три группы позволило увеличить выборку, и, кроме того, мы приобрели такой критерий, как последовательность/непоследовательность изменений при переходе от одной крайней группы к другой. Из 30 исследованных нами признаков последовательность изменений по мере смягчения климата продемонстрировали 13 признаков (43%):

1) длина листа (увеличивается по мере смягчения климата от 8,1 до 9,3 см);

2) ширина листа (тоже увеличивается в том же направлении, см. табл. 3);

3) отношение длины листа к его ширине (уменьшается, листья становятся круглее);

4) высота зубцов бокового края листа (увеличивается);

5) доля листьев с узким «носиком» (уменьшается);

6) ширина главной жилки (увеличивается);

7) длина черешка (увеличивается);

8) доля листьев с опушением главной жилки сверху (опушенность возрастает);

9) доля листьев с опушением главной жилки снизу (опушенность возрастает);

10) доля листьев с опушением сверху вне главной жилки (опушенность возрастает);

11) доля листьев с опушением снизу вне главной жилки (опушенность возрастает);

12) доля листьев с густо опушенным черешком (опушенность возрастает);

13) доля листьев с базальными желёзками (увеличивается).

По остальным признакам группы регионов либо не различаются совсем, либо различия есть, но они не последовательны и, при крайней незначительности, могут определяться случайными причинами.

Рассмотрим перечисленные признаки внимательней. Суть первых пяти признаков состоит в том, что по мере улучшения условий произрастания слегка увеличиваются размеры листа и его частей, и эта закономерность вряд ли нуждается в объяснении. Суть еще пяти признаков – это увеличение опушенности по мере продвижения в теплые регионы, в которых растению нужно снизить испарение влаги. Остается рассмотреть всего три признака. Первый – округление листовой пластинки, т.к. ширина листа возрастает чуть быстрее его длины. Этот признак вторичен, зависит от других, но тоже может иметь какое-то биологическое объяснение (например, в условиях тенистого и безветренного леса листовая пластинка должна и может быть круглее, а на самом севере дерево переходит к порослевой стратегии, что у тополей всегда приводит к укорочению черешка и удлинению листьев). Второй признак, наверное, тоже понятен: уменьшение доли листьев с узким «носиком» вполне соответствует тенденции общего округления листа. Что же касается базальных желёзок, которые, как иногда считается, защищают вход на листовую пластинку для некоторых насекомых [Escalante-Perez et al., 2012], то увеличение их числа в теплом климате вполне понятно.

В общем, эти плавные изменения параметров и других признаков листа при переходе от резко континентального климата к морскому и вообще более мягкому климату напоминают внутривидовую географическую изменчивость многих видов растений. «Разбить» эту единую последовательность на какие-либо самостоятельные таксоны, даже внутривидовые, можно только при наличии тех или иных географических преград, а без таких преград мы не будем знать, где поставить разделительную черту.

Кроме того, *Populus suaveolens* s.l. в каждом конкретном регионе весьма изменчив почти по всем учтенным признакам, и всегда можно найти образцы, соответствующие преобладающим морфотипам других регионов. К сходным выводам ранее приходили А.К. Скворцов и Н.Б. Белянина (2006). В качестве примера указывалось, что листья на укороченных побегах взрослого дерева могут быть трех типов: 1) крупные и круглые с почти продавленной верхушкой; 2) типичные, т.е. овальные или обратнойцевидные с внезапно заостренной короткой верхушкой; 3) яйцевидные с постепенно суживающейся верхушкой. Все типы листьев имеются в каждом регионе.

Обращает на себя внимание некоторая противопоставленность северного континентального *P. suaveolens* в узком смысле и остальных «видов», более южных и приморских. Эти остальные «виды» различаются между собой еще меньше, по меньшему числу признаков, а некоторые резкие «отличия» (например, у *P. ussuriensis* Kom. и *P. komarovii*) можно объяснить случайными причинами, которые обусловлены малой выборкой по некоторым «видам». Наверное, южные и приморские виды (особенно *P. maximowiczii*, а также и *P. koreana* вне Северной Кореи при их совместном рассмотрении) можно в качестве географической расы противопоставить *P. suaveolens* в узком смысле, но, конечно, выделять виды, подвиды и даже расы в пределах одного региона не имеет смысла.

Кроме того, особые морфологические черты *P. suaveolens* s.l. приобретает на самом западе ареала, где контактирует с *P. nigra* и *P. laurifolia*, где популяции *P. suaveolens* s.l. резко отличны одна от другой, иногда обладают высокой внутривидовой изменчивостью (коробочки, например, открываются двумя, тремя, четырьмя и даже пятью створками); чаще встречаются особи или целые популяции с отдельными признаками *P. laurifolia* – угловатостью осей побегов в кроне взрослого дерева, ребристостью порослевых побегов, острой вершиной листа без «носика». Иногда имеются длинные черешки (как у *P. nigra*), или основание листовой пластинки чуть выемчатое (как у *P. sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. et A.K. Skvortsov, который мы считаем гибридом *P. nigra*,

Populus laurifolia и *P. suaveolens*). Тем не менее, все эти особи или популяции по совокупности признаков все-таки ближе к *P. suaveolens*, чем к *P. laurifolia* и тем более к *P. nigra* [Костина и др., 2018; Насимович и др., 2019]. Типичный *P. laurifolia* появляется в пойме реки Кан, причем одновременно с *P. nigra* и их гибридами. *P. suaveolens* в пойме этой реки и далее на запад уже не обнаруживается [Насимович и др., 2019]. Сходная ситуация наблюдается и на юге Бурятии, а также в Забайкалье, т.е. на юге ареала, где *P. suaveolens* контактирует с *P. laurifolia*, произрастающим в Монголии [Насимович и др., 2019].

Такое господство признаков *P. suaveolens* на западе ареала, где он контактирует с *P. laurifolia*, отмечено и в недавно появившейся статье А.В. Климова и Б.В. Прошкина (2024), но эти авторы сочли, что «сдвиги» признаков в сторону *P. laurifolia* вполне достаточно для признания гибридного характера тополей в данных регионах, т.е. западная граница ареала *P. suaveolens* обрамляется широкой гибридной зоной, и данный гибрид нужно называть тополем московским – *P. × moskoviensis* R.I. Schroed. Можно также считать, что из-за гибридизации произошла разбалансировка признаков *P. suaveolens*, и он стал особенно изменчив.

Благодаря А.В. Климову и Б.В. Прошкину (2021) мы знаем также характеристику локальных популяций *P. suaveolens* в противоположной части ареала – в Чукотском автономном округе, т.е. на северо-востоке. Здесь этот вид значительно менее изменчив: четыре изученных популяции характеризуются сходной формой листовой пластинки и сходной формой верхушки и основания листа; в большей степени различаются они по наличию/отсутствию базальных желёзок. Листья преимущественно обратнояйцевидные (реже эллиптические), с резким «носиком» на вершине (реже постепенно заостренные). Эти сведения вполне вписываются в общую картину географической изменчивости *P. suaveolens*. А.В. Климов и Б.В. Прошкин (2021) связывают наличие базальных желёзок у *P. suaveolens* с прежним влиянием американских балзамических тополей (через бывшую Берингию), но, по нашим данным (см. выше), на юге у этого тополя желёзок чуть больше, т.е. не исключено, что это приспособительный признак, который как-то связан с климатом (например, в условиях теплого климата эти желёзки больше нужны для защиты от насекомых).

Еще некоторые сведения о *Populus suaveolens* s.l.

P. suaveolens впервые описан петербургским ботаником Ф.Б. Фишером (Fischer, 1841) по гербарному образцу П.С. Палласа, который собран в Даурии в 1772 г. (на Амуре). Этот типовой образец, хранящийся

в С.-Петербурге (LE01024053), вполне попадает в пределы вариаций, характерных для данного вида. С этого же образца Палласом сделан хороший рисунок для «Flora Rossica...».

В XX в. описаны еще 6 видов, которые считаются близкими к *Populus suaveolens* [Скворцов, Белянина, 2006]. В 1913 г. на основе образцов из Японии описан *P. maximowiczii* A. Ненгу, который, как считалось, произрастает также на Камчатке, Сахалине и южнее Амура. В 2022 г. к ним добавился *P. koreana* Rehd., описанный по сборам из Японии и «обнаруженный» вскоре у нас на Дальнем Востоке (Приамурье, Приморье, Сахалин). Еще три вида описаны В.Л. Комаровым (1934): *P. ussuriensis* Kom. (бассейн р. Уссури), *P. baicalensis* Kom. (Прибайкалье), *P. amurensis* Kom. (с Нижнего Амура? Близок к *P. laurifolia?*). Описание дальневосточных душистых тополей завершилось в 1965 г., когда В.Н. Ворошилов описал *P. komarovii* Vassil. ex Worosch., растущий на Камчатке. За этими «видами» в литературе закрепились некоторые морфологические особенности, которые, однако, более напоминают внутривидовую изменчивость, причем не только географическую. Так, например, считается, что у *P. baicalensis* черешки густо опушены отстоящими волосками, а сережки короткие – 4–5 см [Комаров, 1936]; у *P. koreana* почки и молодые листья особенно ароматны, а листья угловатые, не плоские [Комаров, 1936]; листья, кроме того, сильно кожистые, матовые; главная жилка сверху без опушения, но снизу опушена [Котелова, Стельмахович, 1963]; у *P. maximowiczii* оси побегов чуть угловатые, листья крупные, широкие и плоские, почки и молодые листья почти без запаха [Комаров, 1936]; листья, кроме того, слегка кожистые, глянцевые; главная жилка опушена снизу и сверху [Котелова, Стельмахович, 1963]; у *P. ussuriensis* черешки густо опушены отстоящими волосками, как у тополя байкальского, но сережки длинные – 10–18 см [Комаров, 1936]; *P. komarovii* похож на тополь Максимовича с той же Камчатки, т.е., по сути, выделен из состава тополя Максимовича по географическому принципу. Что же касается *P. suaveolens* s.str., то у него листья не кожистые и не морщинистые, по главной жилке без опушения [Котелова, Стельмахович, 1963]. Сразу же отметим, что мы подтвердили некоторые из указанных признаков (сильную кожистость листьев и опушенность главной жилки снизу у тополя корейского, опушенность главной жилки снизу и сверху, а также меньшую кожистость листьев у тополя Максимовича), хотя некоторые признаки по гербарным данным не подтвердились (например, отсутствие опушения главной жилки сверху у тополя корейского). Но почти все эти признаки имеются лишь у части особей, и в любом случае перечисленные различия напоминают

специфику тех или иных локальных популяций, которые так разнообразны в Иркутской области (см. выше).

В 2006 г. А.К. Скворцов и Н.Б. Беянина убедительно показали, что все перечисленные «виды» не заслуживают не только видового, но и подвидового статуса. Тем не менее, в сознании международного ботанического сообщества они остаются самостоятельными видами, и особенно это относится к *Populus maximowiczii* и *P. koreana*.

По поводу *P. amurensis*, который описан по единичному гербарному листу, А.К. Скворцов и Н.Б. Беянина (2006) высказали большие сомнения, посчитав всю эту историю результатом перепутанных этикеток. Но, исходя из концепции сингамеона [Насимович и др., 2019], в любой части ареала *P. suaveolens* s.l. возможно обнаружение единичных экземпляров, сильно уклоняющихся к облику близких видов, в том числе *P. laurifolia*. Не исключена и гибридизация с интродуцентами из искусственного озеленения. Описание новых видов в таких условиях вообще нельзя производить по единичным гербарным экземплярам или даже по единичным локальным популяциям в природе. Отметим также, что именно на Амуре (на правом берегу в Хабаровском крае) собраны два образца, которые на нашей дендрограмме «встали» вместе с *P. laurifolia* и его гибридами (см. ниже), но, может быть, это случайное совпадение.

К вопросу о морфологическом «положении» *Populus laurifolia*

Морфология *P. laurifolia* изучалась только для того, чтоб оценить, сколь велики отличия между «хорошими» видами в сравнении с отличиями между внутривидовыми категориями. Но раз нам удалось собрать материал о специфике этого вида, то мы приведем соответствующие обобщения.

Из 30 рассмотренных признаков только 4 (13%) отличают *P. laurifolia* одновременно от *P. nigra* и *P. suaveolens*: ребристость осей 1–2-летних побегов, в среднем наиболее узкие листья (с наименьшей шириной), в среднем наиболее удлиненные листья (с максимальным отношением длины к ширине), отсутствие или крайняя редкость базальных железок на листьях, причем третий из перечисленных признаков обусловлен вторым, не самостоятелен. Этого достаточно для признания *P. laurifolia* самостоятельным видом.

Тем не менее, обращает на себя сходство *P. laurifolia* со своими географическими «соседями»: *P. nigra* и *P. suaveolens*. Сходство с *P. suaveolens* не удивляет, т.к. оба вида принадлежат к секции бальзамических тополей. Они сходны по всему комплексу секционных признаков, из которых мы рассмотрели только плавный или совсем

не выраженный переход основания листа в боковой край и округлый в сечении черешок. Другими такими признаками являются сильная смолистость почек и молодых листьев, край листа без просвечивающей каймы, желобок на черешках, коробочки на коротких ножках [Скворцов, 2006], наличие дискобластов [Климов, Прошкин, 2016, 2017 и др.], размножение черенками и способность быстро восстанавливаться вегетативно [Прошкин, 2019]. Помимо секционных признаков, у этих видов сходны средняя длина листа, радиус кривизны бокового края, число зубцов на 1 см бокового края, наличие редких ресничек по краю листа, длина черешка (при сравнении с *Populus suaveolens* в узком смысле), отношение длины черешка к длине листа (см. выше) и, вероятно, другие признаки, которые нами не рассматривались. Из исследованных нами признаков общими у них являются 8 (27%).

Интересней другое: имеются признаки, по которым *P. laurifolia* очень похож на *P. nigra* и резко отличается от *P. suaveolens*. Это светлые оси молодых побегов, отсутствие кожистых листьев и, вероятно, ширина главной жилки (10% признаков). Кроме того, имеются многочисленные признаки, по которым *P. laurifolia* промежуточен между этими двумя видами. Это средняя длина верхушечных и боковых почек, местоположение максимального расширения листа, комплекс признаков основания листовой пластинки (4 признака), доля листьев с резко оттянутой вершиной листа, длина оттянутой части листа, опушение разных частей листовой пластинки (4 признака), опушение черешка, цветовой контраст верха и низа листа, т.е. 15 признаков (50%). Вместе с предыдущей группой – 60%. Эту особенность мы ранее объяснили наложением ареалов *P. laurifolia* и *P. nigra*, потоками генов между ними [Насимович и др., 2019]. Близость *P. laurifolia* к *P. nigra* доказана молекулярно-генетическими методами [Borkhert et al., 2023; Черные..., 2024], хотя А.В. Климов и Б.В. Прошкин утверждают, что поток генов между этими видами однонаправленный – от *P. laurifolia* к *P. nigra* [Климов, Прошкин, 2016, 2017, 2018; Прошкин, Климов, 2016, 2017]. Может иметь значение также общность каких-то условий, связанная с географической общностью.

Обсуждение результатов молекулярно-генетического анализа

Первичные результаты молекулярно-генетического анализа [Borkhert et al., 2023] уже обсуждались ранее [Черные..., 2024]. Наиболее информативной оказалась дендрограмма, построенная на основании всех исследованных локусов [Borkhert et al., 2023, fig. 5], и предварительный анализ этой дендрограммы тоже опубликован [Черные..., 2024]. Показано, что образцы *P. suaveolens* сформировали большой

кластер, в пределах которого распределились тремя компактными группами (в нашей новой работе – группы I, II, III, по часовой стрелке); еще одна компактная группа (группа IV) оказалась в другом большом кластере. В тех же двух больших кластерах разместились еще несколько видов и гибридов, но «поведение» их оказалось резко различным. *Populus 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, т.е. они повторили полиморфизм *P. suaveolens*. Этот факт мы еще в прежних работах интерпретировали как молекулярно-генетическую идентичность *P. suaveolens*, *P. koreana* и *P. maximowiczii*, после чего приняли решение в дальнейшем анализировать соответствующие образцы как одно целое (51 образец *P. suaveolens* в широком смысле). Самым главным выводом в наших прежних молекулярно-генетических работах по *P. suaveolens* [Borkhert et al., 2023; Черные..., 2024] оказалась полиморфность *P. suaveolens*, хорошо проявившаяся на заключительной дендрограмме [Borkhert et al., 2023, fig. 5): группа I по исследованным генам близка к *P. talassica* и *P. afghanica*; группа II – к *P. simonii* и *P. longifolia*; группа III обособлена ото всех таксонов; группа IV близка к гибридам с участием *P. nigra*, т.е. к *P. nigra × P. × sibirica* и к *P. × rasumovskoe*.

Теперь мы рассмотрим тот же материал (ту же дендрограмму) подробнее, а также сопоставим положение образца на дендрограмме с его географическими характеристиками.

Начнем с особых случаев. Вне четырех основных групп оказались один образец *P. suaveolens* из Хабаровского края, который «встал» на дендрограмме близко к группе II и вместе с двумя гибридами *P. suaveolens* из Москвы, а также один образец *P. maximowiczii* из Еврейской автономной области, оказавшийся в противоположной части дендрограммы вместе с *P. nigra* и *P. × canadensis* Moench. Вероятно, в первом случае мы столкнулись с нераспознанным гибридом *P. suaveolens*, а второй случай – это грубая и непонятная ошибка. Оба эти случая мы в дальнейшем не рассматриваем.

Особым случаем можно также посчитать всю группу IV, которая «встала» вместе с различными гибридами *P. suaveolens* и вне основного кластера с этим видом. В группе всего три образца *P. suaveolens*, т.е. существенно меньше, чем в остальных группах. Непосредственные соседи по группе – это образец *P. laurifolia* из Алтая (из природного ареала этого вида) и гибрид *P. suaveolens* из московского озеленения,

причем другая составляющая этого гибрида неясна, преобладают признаки *Populus suaveolens*, т.е., вероятно, это возвратный гибрид. В том же большом кластере имеются *P. × irtyschensis* (гибрид *P. nigra* и *P. laurifolia*, один образец), *P. nigra* (группа из трех образцов), *P. nigra × P. × sibirica* (группа из четырех образцов) и *P. × rasumovskoe* (гибрид *P. nigra* и *P. suaveolens* с преобладанием признаков *P. suaveolens*, обширная группа). В общем, три образца *P. suaveolens* «встали» вместе с *P. nigra*, *P. laurifolia*, а также их гибридами. Логично предположить, что и три наши образца *P. suaveolens* несут в себе их гены, по сути, являются гибридами, хотя морфологически это никак не проявляется. Тем не менее, образцы собраны в разных местах и далеко от ареала *P. nigra* – в Якутии и (два образца) на правом берегу Амура в Хабаровском крае. Значит, они не могут быть «свежими» гибридами, а *P. suaveolens* просто несет в себе гены *P. nigra* и *P. laurifolia*, и они могут обнаружиться в любой части ареала *P. suaveolens*. Это подтверждает ранее высказанную нами идею сингамеона, т.е. черные и бальзамические тополя Евразии из-за мощных межвидовых потоков генов обладают общим генофондом, и в генофонде каждого вида в том или ином количестве имеются гены всех остальных видов сингамеона [Насимович и др., 2019].

В пределах группы I преобладают образцы из природного ареала *P. suaveolens*, но первые два образца (№ 369 и 370 на дендрограмме) собраны в ГБС РАН, а образец 324 – в уличном озеленении Москвы. Образцы из ГБС РАН, наверное, представляют собой один клон, т.е. произошли от одного дерева, чем объясняется их молекулярное сходство: они образуют один элементарный кластер. В том же кластере имеется один образец, тоже из ГБС РАН, определенный как *P. longifolia*, но с вопросом. В такой ситуации нет ничего необычного, т.к. молодая корневая поросль *P. suaveolens* и *P. longifolia* обладает большим сходством, и вообще *P. longifolia* очень близок к *P. suaveolens*, может оказаться его обособившимся клоном [Черные..., 2024]. Все эти образцы *P. suaveolens* мы исключаем из дальнейшего рассмотрения и концентрируемся на образцах из природного ареала.

Остальные 43 образца *P. suaveolens* собраны в природе или, по крайней мере, в природном ареале этого вида; они, как уже говорилось, образуют три большие группы (I, II, III) в пределах обширного кластера *P. suaveolens*. Все три группы *P. suaveolens* состоят из многих образцов (9–19) и организованы однотипно, т.е. иерархично и асимметрично (последняя по ходу часовой стрелки группировка малочисленна и в молекулярном отношении противопоставляется остальным группировкам).

Сопоставление положения на дендрограмме и географического происхождения образцов показало следующее: в группе I (15 образцов без учета 3 образцов из Москвы) имеются образцы из Приморского края (3), Хабаровского края (7), Чукотского края (1) и Читинской обл., т.е. из Забайкалья, (4). В группе II (9 образцов) – из Приморского края (3), Хабаровского края (4), Читинской области (1) и Сахалина (1). В группе III (19 образцов) – из Приморского края (5), Хабаровского края (7), Читинской обл. (5) и Якутии (2). В группе IV (3 образца) – из Хабаровского края (2) и Якутии (1). Какое-либо географическое объединение образцов по группам на дендрограмме отсутствует или, по крайней мере, не выявляется без соответствующего статистического анализа.

Если рассматривать не группы в целом, а элементарные кластеры в пределах этих групп, то географически объединены следующие образцы: 1) два образца из Хабаровского края в кластере Ib'; 2) три образца из Хабаровского края в кластере Ic'; 3) два образца из Читинской обл. в кластере Ic''; 4) три и четыре образца из Приморья в кластере Id; 5) два образца из Приморского края в кластере IIIb'; 6) два образца из Хабаровского края в кластере 3c'. В 9 элементарных кластерах сближены оказались образцы из разных регионов (элементарные кластеры с одним образцом не рассматривались). Достаточно ли такого объединения, чтобы утверждать о наличии корреляции между географическим положением образца и его положением на дендрограмме, смог показать только статистический анализ: образцы сближены не вполне случайным образом, но разница реального и теоретического положения (при совсем случайном распределении образцов) весьма мала. Для элементарных кластеров она составляет 0,1 региона ($1,6 - 1,5 = 0,1$, или, если точнее, $1,62 - 1,50 = 0,12$), а для подгрупп и групп кластеров отсутствует совсем (см. табл. 6).

Значит, образцы в элементарных кластерах отчасти сближены географически, но это, вероятнее всего, означает только то, что гербарные сборы проводились локально в ограниченном числе точек, т.е. молекулярно и географически сближенные образцы принадлежат одному и тому же вегетативному клону или семенным потомкам одного и того же дерева. В группах и подгруппах географическая сближенность при таком прямолинейном сопоставлении с отдельно взятыми регионами не выявляется совсем.

Следует внимательней присмотреться не к элементарным кластерам, а к основным группам на дендрограмме. Группа I, как уже говорилось, по каким-то из исследованных нами фрагментов генома близка к *Populus talassica* и *P. afghanica*. Оба эти тополя имеют природные

ареалы в Средней Азии и южнее, т.е. значительно юго-западнее природного ареала *Populus suaveolens*. Непосредственной связи с *P. suaveolens* они не имеют, но могут обмениваться генами через *P. nigra* и *P. laurifolia*. Можно ожидать, что группа I будет свойственна юго-западной части ареала *P. suaveolens* (в нашем случае это Читинская обл., т.к. образцов из Бурятии и Иркутской обл. у нас нет). Однако в реальности это почти не наблюдается: образцов из Хабаровского края и Приморья в группе I в 2,5 раза больше, чем из Читинской обл.; в других группах (особенно в группе III) их тоже много. Иными словами, в группе I образцы из Читинской обл. составляют 27%, а в других группах – в среднем 21%, что вряд ли существенно меньше (вероятность неслучайности такой разницы составляет 0,30, т.е. разница недостоверна) (сравниваются соотношения 4 : 15 и 6 : 28, см. [Рокицкий, 1967, с. 188–189, 309]). Это говорит о почти равномерном распределении генов *P. talassica* и *P. afghanica* в популяции *P. suaveolens* (монолитность тополя душистого, идея сингамеона).

Группа II по отдельным фрагментам генома близка к *P. simonii* и *P. longifolia*. *P. longifolia*, как уже говорилось, близок к *P. suaveolens* и может оказаться его обособившимся клоном [Черные..., 2024]. Если это так, то *P. longifolia*, вероятнее всего, обособился от данной молекулярно-генетической ветви *P. suaveolens*. Природный ареал *P. simonii* расположен южнее или чуть юго-западнее ареала *P. suaveolens*. Поэтому его гены, по логике, должны быть лучше представлены в южной и юго-западной частях ареала, т.е. везде, кроме Якутии, Камчатки и Чукотки. Отчасти это так: имеются образцы из Хабаровского края (4), Приморья (3) и Читинской обл. (1). Но есть также образец с более удаленного Сахалина, а образцов из Читинской обл. непропорционально мало. В общем, предсказанная закономерность вроде бы проявляется, но на фоне общей географической «перемешанности» генов из разных частей ареала *P. suaveolens*, что не противоречит идее сингамеона у евроазиатских тополей.

Группа III наиболее интересна, т.к. она максимально обособлена от других видов тополей и содержит много образцов (19), поэтому данные по ней наиболее представительны. Естественно предположить, что составляющие ее образцы должны тяготеть к наиболее удаленным (наиболее северным) частям ареала *P. suaveolens*, где контакт с другими видами наименее вероятен. Наверное, не случайно, что все образцы из Якутии (а их, к сожалению всего два) оказались в этой большой группе, причем в разных ее кластерах, т.е. это не два образца из одного места, представляющие один клон. В остальном же ситуация обычная:

много образцов из Хабаровского края (7), Приморья (5) и Читинской обл. (5). Доля образцов из Читинской обл. даже больше, чем следовало бы ожидать с учетом обособленности группы от других тополей. Показателен также элементарный кластер IIIa', в котором «встретились» образец из Приморья, определенный как *Populus koreana* (южный «вид»!), и образец *P. suaveolens* из Якутии.

Таким образом, «ветви» *P. suaveolens* на дендрограмме в некоторой степени отличаются по географической приуроченности образцов: ветвь, которая молекулярно сходна с *P. talassica* и *P. afghanica*, отчасти приурочена к юго-западу ареала *P. suaveolens*, где ареалы двух упомянутых видов ближе всего; ветвь, которая в молекулярном отношении наиболее обособлена от других видов, отчасти приурочена к глубокой (наиболее северной) части ареала *P. suaveolens*. Тем не менее, эти закономерности выражены слабо, перекрываются почти равномерной «перемешанностью» генов по всему ареалу *P. suaveolens*. Все это вполне вписывается в идею сингамеона у евроазиатских тополей, но также означает видовую монолитность *P. suaveolens*, т.е. невозможность выделить из его состава какие-либо самостоятельные виды.

Если вернуться к вопросу о молекулярном сходстве/различии *P. suaveolens*, *P. koreana* и *P. maximowiczii*, то все эти «виды» не только оказались в каждой из трех больших групп кластеров (см. выше), но иногда беспорядочно «разбрелись» также по кластерам внутри группы. Показательна в этом отношении группа II, где в кластере IIa имеются образцы *P. suaveolens* и *P. koreana*; в кластере IIb – *P. suaveolens* и *P. maximowiczii*; в кластере IIc – по одному образцу каждого «вида». Все три «вида» «встретились» также в элементарном кластере Id. Тем не менее, в группе III четыре образца *P. maximowiczii* встали попарно, и лишь в одном случае это можно объяснить сбором образцов с одного клона, а во втором случае «встретились» образец из Приморья и образец из Хабаровского края. Однако такое убедительное сближение произошло лишь в одном случае из четырех возможных. Поэтому правильной говорить, что распределение *P. suaveolens*, *P. koreana* и *P. maximowiczii* по элементарным кластерам приближается к случайному.

Чуть-чуть другой результат получается при противопоставлении *P. suaveolens* остальным двум «видам», взятым вместе: 9 из 12 образцов *P. koreana* и *P. maximowiczii* сближены друг с другом, т.е. попарно или в большем количестве входят в один элементарный кластер. 10 из 12 этих образцов собраны в Приморье, а остальные два – рядом (на Сахалине или в Хабаровском крае). Это означает, что тополя из Приморья (без различия «видов») в молекулярном отношении отличаются

от тополей на остальной территории, т.е. *Populus koreana* и *P. taximowiczii* (вместе взятые) отличаются от *P. suaveolens* в узком смысле, хотя эти отличия весьма малы. В данном случае можно говорить о двух географических расах. Наверное, третью географическую расу может составлять *P. koreana* из Кореи (но только не «*P. koreana*» из Приморья). Молекулярные отличия между этими расами статистические и на нашем материале проявляются не всегда. Можно не выделять географические расы, а говорить просто, что молекулярно-генетический анализ выявляет некоторую географическую изменчивость *P. suaveolens* в широком смысле.

Интересен «обратный» анализ, когда разные регионы сравниваются по соотношению молекулярно-генетических групп *P. suaveolens*, выявившихся на дендрограмме. Мы рассмотрели три основные группы (I, II, III), образовавшие большой кластер с *P. suaveolens*. У нас имеются образцы из 7 регионов, или субъектов федерации (кроме Москвы) (см. табл. 1), но, к сожалению, образцов из отдельно взятых регионов не хватило для достоверного анализа (их от 1 до 10–11, лишь в одном случае больше – 18). Статистический анализ не показал разницы реального и случайного распределения образцов по регионам (это делалось 20-кратной раскладкой карточек по ячейкам, цифровые результаты для краткости не приведены). Заметно только, что оба образца из Якутии оказались в III группе, которая максимально обособлена от других видов, но об этом уже говорилось выше.

Чтоб сделать выводы более убедительными, нужно как-то осмысленно объединить регионы. Рассмотрим их в порядке от наиболее теплых к холодным (по мере уменьшения среднегодовой температуры) и с указанием в скобках числа образцов: Приморский край (Приморье) (11), Сахалинская обл. (Сахалин) (1), Хабаровский край (19), Еврейская автономная обл. (из-за малых размеров и близости к Хабаровскому краю рассматривается вместе с ним) (1), Забайкальский край (Забайкалье, Читинская обл.) (10), Чукотский край (1), Республика Саха (Якутия) (3). Мы объединили Приморье, Сахалин и Хабаровский край (вместе – 30 образцов), а также Забайкалье, Чукотский край и Якутию (вместе – 13 образцов) (табл. 5). Первые три региона характеризуются относительно «мягким» климатом смешанных лесов Дальнего Востока (муссонный и морской климат). Забайкалье и Якутия – это область резко континентального климата, и к ним мы причислили Чукотский автономный округ с субарктическим климатом.

Мы видим, что образцы группы I, характеризующейся сходством с *P. talassica* и *P. afghanica*, распространены почти равномерно.

Их несколько больше в регионах с суровым климатом, которые географически ближе к ареалам *Populus talassica* и *P. afghanica*, но разница слишком мала (38 против 33%), чтоб что-то утверждать. Правильней считать, что ареалы этих двух среднеазиатских тополей столь удалены от ареала *P. suaveolens*, что уже не имеет значения, чуть ближе или чуть дальше расположен тот или иной конкретный регион. Разве что Забайкалье находится существенно ближе, и в нем-то как раз доля образцов группы I относительно велика: 40% против 32% на остальной территории (сравниваются соотношения 4/10 и 11/34, вероятность неслучайности разницы составляет 36%, т.е. разница недостоверна, см. [Рокицкий, 1967, с. 188–189, 309]).

Образцы группы II, характеризующейся сходством с *P. simonii*, более свойственны регионам с мягким климатом: 27 против 8% в регионах с суровым климатом. Эта разница неслучайна с вероятностью 84% (см. [Рокицкий, 1967]) (сравниваются соотношения 8 : 30 и 1 : 13; наличие разницы очень вероятно, хотя в формальном отношении разница недостоверна). Наверное, дело в том, что регионы с мягким климатом – это еще и периферийные регионы ареала *P. suaveolens*, где облегчен контакт с другими видами тополей.

Образцы группы III, которая максимально обособлена от других видов тополей, более свойственны регионам с суровым климатом: 54 против 40% в регионах с мягким климатом. Эта разница неслучайна с вероятностью 60% (см. [Рокицкий, 1967]) (сравниваются соотношения 7 : 13 и 12 : 30). Особенно велика доля образцов группы III в Якутии (100%), но об этом уже говорилось выше. Понятно, что в условиях резко континентального климата Якутии тополно душистому трудно взаимодействовать с другими видами тополей, т.к. другие виды такой климат не выдерживают и в географическом плане максимально удалены. Тем не менее, на примере маленькой гибридной группы IV уже говорилось, что «чужие» гены, в том числе гены не сильно удаленного северного вида *P. nigra* в небольшом количестве могут проникать даже в этот регион.

Несколько слов нужно сказать также по дополнительной дендрограмме с «чистыми» видами (без гибридов городского озеленения, см. выше). По сути, она близка к нашей основной обсуждаемой дендрограмме [Borkhert et al., 2023, fig. 5]. Она также показала противоположенность *P. suaveolens* s.l. (вместе *P. koreana* и *P. maximowiczii*) видам «противоположного молекулярного полюса» – *P. nigra*, *P. laurifolia* и их гибриду *P. × irtyschensis*; она также показала «компактность» кластеров с *P. talassica* и *P. afghanica* и т.д. (см. [Черные..., 2024]). Тем не менее, она

продемонстрировала еще некоторые важные обстоятельства. Во-первых, *Populus afghanica* «ушел» от *P. suaveolens* и «встал» ближе к *P. nigra*, где он и должен быть (их иногда даже объединяют в один вид). Во-вторых, *P. talassica* не стал объединяться ни с одним из трех-четырех основных кластеров *P. suaveolens* s.l., т.е. продемонстрировал большую обособленность от других видов. В контексте нашей статьи также важно, что 5 экземпляров *P. suaveolens* (s1, s2, s3, s4, s5) показали свое сходство с видами противоположного молекулярного полюса, распространенными западнее. Впрочем, лишь один из этих образцов является «западным» (собиран в Монголии), а остальные – в Хабаровском крае (3) и Якутии (1), т.е. влияние западных видов распространяется на весь ареал *P. suaveolens*, о чем уже говорилось выше. Наверное, более сильное влияние западных видов проявилось бы при изучении образцов из Иркутской обл. и Прибайкалья, но такие образцы в нашей молекулярной «коллекции» отсутствовали.

В заключении напомним, что А.К. Скворцов и соавторы (2008) в ходе молекулярно-генетического исследования *P. suaveolens* s.l. тоже обнаружили некоторое различие между образцами из Читинской обл. (относительно суровый климат) и образцами из Хабаровского края (относительно мягкий климат), что говорит о некоторой географической дифференциации внутри ареала *P. suaveolens* s.l.

Выводы

1. *P. suaveolens*, *P. koreana* и *P. maximowiczii*, произрастающие в пределах России, в морфологическом и молекулярно-генетическом отношении очень близки, отличаются лишь статистически, обладают общим молекулярным полиморфизмом, а потому не заслуживают статуса самостоятельных видов или подвидов; это единый вид – *P. suaveolens* в широком смысле. Наверное, то же самое можно сказать о других «видах», иногда выделяемых из состава *P. suaveolens* s.l.

2. В пределах ареала *P. suaveolens* s.l. от регионов с суровым климатом (на севере и в глубине континента) к регионам с мягким климатом (на юге и ближе к морю) закономерным образом меняются не менее 13 морфологических признаков: увеличиваются размеры листа и его частей, уменьшается отношение длины листа к его ширине, увеличивается опушение некоторых частей листа, больше становится листьев с базальными желёзками и меньше листьев с узким коротким «носиком» на вершине.

3. Однако эти изменения происходят плавно, в количественном смысле малы, выявляются лишь статистически и многократно перекрываются

изменчивостью морфологических признаков в каждом конкретном регионе, а потому на их основании в пределах единого ареала *Populus suaveolens* s.l. нельзя выделить какие-либо самостоятельные виды или подвиды.

4. *P. koreana* и *P. maximowiczii*, произрастающие в пределах Приморья, практически идентичны, причем как морфологически, так и молекулярно; они не заслуживают какого-либо различительного систематического статуса, но, будучи взяты вместе, на основании морфологических признаков могут в качестве единой географической расы противопоставляться *P. suaveolens* в узком смысле, который распространен в Хабаровском крае, а также в регионах севернее и западнее. (Для *P. koreana* в Корею мы утверждать это не можем из-за недостатка данных, и, возможно, там этот тополь тоже представляет отдельную географическую расу.)

5. На нескольких примерах показано, что *P. suaveolens* s.l. в небольшом количестве несет в себе гены *P. laurifolia*, *P. nigra*, *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii*, и они могут обнаружиться в любой части ареала *P. suaveolens* (идея сингамеона евроазиатских черных и бальзамических тополей).

6. Показано, что *P. suaveolens* s.l. обладает хорошо выраженным молекулярно-генетическим полиморфизмом; имеются три четкие группы (три «ветви» на дендрограмме), при этом группа I по исследованным генам отчасти близка к *P. talassica* и *P. afghanica*; группа II – к *P. simonii* и *P. longifolia*; группа III обособлена ото всех таксонов. При иной обработке материала *P. talassica* и *P. afghanica* оказываются в большей степени обособлены от *P. suaveolens* s.l., но выявляются примерно те же молекулярные группы самого *P. suaveolens* s.l., т.е. они существуют в реальности.

7. Все исследованные молекулярно-генетические группы *P. suaveolens* s.l. организованы однотипно, т.е. иерархично и асимметрично: одна малочисленная подгруппа противопоставляется остальным подгруппам, которые в совокупности представлены большим числом особей.

8. Элементарные кластеры в пределах групп и подгрупп довольно часто образованы образцами из одной и той же местности, но это, как правило, связано со сбором сразу нескольких гербарных образцов почти в одной точке, где все деревья представляют один вегетативный клон или семенное потомство одной особи. Для молекулярных подгрупп и групп это правило уже не соблюдается.

9. Подобная географическая сближенность почти не проявляется также на уровне региона, т.е. в пределах ареала *P. suaveolens* s.l. на основании молекулярных различий нельзя выделить какие-либо самостоятельные таксономические единицы тополей.

10. Представители всех трех молекулярно-генетических групп обнаружены во всех регионах, откуда взяты не менее 10 образцов для молекулярно-генетического исследования, т.е. в Приморье, Хабаровском крае и Забайкалье; это тоже означает молекулярно-генетическую монолитность *Populus suaveolens*.

11. Тем не менее, регионы с некоторой вероятностью отличаются по соотношению этих молекулярно-генетических групп: в регионах с относительно мягким климатом, к которым отнесены Приморье и Хабаровский край, с вероятностью 84% несколько выше доля *P. suaveolens* группы II, а с вероятностью 60% несколько ниже доля *P. suaveolens* группы III. В регионах с более суровым и резко континентальным климатом, к которым отнесены Забайкалье и Якутия, наблюдается противоположная картина. Не исключено также тяготение *P. suaveolens* группы I к западу ареала этого тополя (в нашем исследовании – Забайкалье), хотя это показано с еще меньшей достоверностью.

12. Соответствующая разница регионов может быть объяснена логически: в регионы с мягким климатом, которые расположены на периферии ареала *P. suaveolens*, легче проникают генные потоки от южных тополей, в том числе от *P. simonii*; западная часть ареала *P. suaveolens* ближе к Средней Азии, где имеются *P. talassica* и *P. afghanica*; регионы с суровым климатом (особенно Якутия) максимально изолированы от других видов тополей, и потому в них выше доля *P. suaveolens* группы III, которая максимально обособлена на дендрограмме.

13. На самом западе ареала *P. suaveolens* значительно влияние *P. laurifolia* и *P. nigra*, имеется соответствующая гибридная зона, но пока (из-за отсутствия молекулярно обследованных образцов из Иркутской обл. и Прибайкалья) мы смогли показать это лишь морфологическими методами. Влияние *P. laurifolia* в морфологическом плане заметно также на юге ареала (например, на юге Читинской обл.).

14. Если *P. longifolia* действительно обособился от *P. suaveolens*, то наиболее вероятно его происхождение от тополя душистого группы II, которая по отдельным фрагментам генома близка к *P. simonii*.

15. *P. laurifolia* по многим морфологическим признакам промежуточен между *P. nigra* и *P. suaveolens*; морфологически он все-таки ближе к *P. suaveolens* (особенно по секционным признакам), но в молекулярном отношении – к *P. nigra*, и, вероятно, это объясняется потоками генов между ними или, по крайней мере, потоком генов от *P. laurifolia* к *P. nigra*.

Библиографический список / References

Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. [Voroshilov V.N. Flora sovetskogo Dalnego Vostoka [Flora of the Soviet Far East]. Moscow, 1966.]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *Populus nigra* × *aurifolia* 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* × *aurifolia* 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. aurifolia* 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. aurifolia* 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. aurifolia* 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. aurifolia* 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. Интрогрессивная гибридизация *Populus aurifolia* Ledeb. и *Populus 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 aurifolia* Ledeb. and *Populus 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 suaveolens* Fisch. в популяциях Северо-Востока России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 55. С. 19–41. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphology of *Populus suaveolens* Fisch. in populations of the North-East of Russia. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2021. No. 55. Pp. 19–41. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. *Populus × moskoviensis* на юге Восточной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2024. № 66. С. 42–62. [Klimov A.V., Proshkin B.V. *Populus × moskoviensis* in the South of Eastern Siberia. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2024. No. 66. Pp. 42–62. (In Rus.)]

Комаров В.Л. Тополя СССР // Ботанический журнал. 1934. Т. 19. № 5. С. 495–511. [Komarov V.L. Poplars of the USSR. *Botanicheskiy zhurnal*. 1934. Vol. 19. No. 5. Pp. 495–511. (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., Васильева Н.В., Насимович Ю.А. Природные и культивируемые тополя Иркутской области и Бурятии // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 9–21. DOI: 10.31862/2500-2961-2018-3-9-21 [Kostina M.V., Vasilieva N.V., Nasimovich Yu.A. Natural and cultivated poplars of the Irkutsk region and Buryatia. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2018. No. 3. Pp. 9–21. (In Rus.). DOI: 10.31862/2500-2961-2018-3-9-21]

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.]

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.)]

Прошкин Б.В. Морфологические и анатомические особенности *Populus × irtyschensis* Chang Y. Yang в бассейне реки Томи: автореф. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2019. [Proshkin B.V. *Morfologicheskie i anatomicheskie osobennosti Populus × irtyschensis* Chang Y. Yang v bassejne reki Tomi [Morphological and anatomical features of *Populus × irtyschensis* Chang Y. Yang in the Tom River basin]. PhD theses. Novosibirsk, 2019.]

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 rastitel'nogo 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. 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. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-2-162-175 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Variability of quantitative and qualitative traits of *Populus × sibirica* G.V. Krylov 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.)]

Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Изд. 2-е. Мн., 1967. [Rokitsky P.F. *Biologicheskaya statistika* [Biological statistics]. Minsk, 1967.]

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. *Bulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2010. Vol. 196. Pp. 62–73. (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 ИССР-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.)]

Сырейшиков 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.]

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

Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования / С.Р. Майоров, Ю.Е. Алексеев, В.Д. Бочкин 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.]

Borkhert E.V., Pushkova E.N., Nasimovich Y.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

Dippel L. Handbuch der Laubholzkunde. Berlin, 1892, 2. S. 190–211.

Escalante-Perez M., Jaborsky M., Lauther S. Poplar extrafloral nectaries: Two types, two strategies of indirect defenses against herbivores. *Plant Physiology*. 2012. Vol. 159 (3). Pp. 1176–1191. DOI: 10.1104/pp.112.196014.

Fischer F.E.L. Über die verschiedenen Arten von Balsampoppeeln, welche hier kultiviert werden. *Bull. Sci. S. Petersburg*. 1841. Vol. 9. No. 22. Pp. 343–348; *Allg. Gartenztg*. 1841. Bd. 9. No. 51. S. 401–405.

Статья поступила в редакцию 19.06.2024, принята к публикации 29.07.2024
The article was received on 19.06.2024, accepted for publication 29.07.2024

About the authors / Сведения об авторах

Насимович Юрий Андреевич – специалист по эколого-просветительской деятельности, Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы «Мосприрода»

Yuri A. Nasimovich – specialist in environmental education, State Environmental Protection Budgetary Institution of Moscow “Mospriroda”, 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

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

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, Laboratory of Postgenomic Research, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <http://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

Заявленный вклад авторов

Ю.А. Насимович – участие в организации исследования, морфологическое исследование гербарных образцов *Populus suaveolens* в Главном ботаническом саду имени Н.В. Цицина РАН, интерпретация результатов молекулярно-генетического исследования, проведение статистического исследования, участие

в сборе литературной информации, написание предварительного текста статьи, техническое оформление рукописи

М.В. Костина – участие в организации исследования, участие в сборе полевого материала в Восточной Сибири, описание локальных популяций *Populus suaveolens* в природной обстановке, участие в сборе литературной информации, интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования и написании текста статьи

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

Е.В. Борхерт – проведение молекулярно-генетического исследования и участие в его интерпретации

Е.Н. Пушкова – проведение молекулярно-генетического исследования и участие в его интерпретации

Р.А. Муратаев – участие в сборе литературной информации и техническом оформлении статьи

А.А. Дмитриев – участие в организации исследования и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

Contribution of the authors

Yu.A. Nasimovich – participation in the organization of the study, morphological study of herbarium specimens of *Populus suaveolens* in the Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, interpretation of the results of the molecular genetic study, statistical research, participation in collecting literature information, writing the preliminary text of the article, technical design of the manuscript

M.V. Kostina – participation in the organization of the study, participation in collecting field material in Eastern Siberia, description of local populations of *Populus suaveolens* in a natural environment, participation in collecting literature information, interpreting the results of the molecular genetic study and writing the text of the article

N.V. Melnikova – participation in the organization of the study, interpreting the results of the molecular genetic study and writing the text of the article

E.V. Borkhert – conducting the molecular genetic study and participating in its interpretation

E.N. Pushkova – conducting the molecular genetic study and participating in its interpretation

R.A. Murataev – participation in collecting literary information and technical design of the article

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

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