

ISSN 2500-2961
УДК 55:57:58:59:61:91

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ТЕХНОЛОГИИ

2024. Т. 14. № 3

**Природа и человек:
экологические исследования**

**Учредитель
и издатель:**

Московский
педагогический
государственный
университет

Свидетельство
о регистрации СМИ:
ПИ № ФС 77–67765
от 17.11.2016 г.

Адрес редакции:

109240, Москва,
ул. В. Радищевская,
д. 16–18, каб. 223

Сайт: soc-ecol.ru

E-mail:

izdat_mgou@mail.ru

Издается с 2011 г.

Выходит 4 раза в год

Журнал входит в Перечень ведущих
рецензируемых научных журналов
и изданий ВАК РФ:

Биологические науки

- 1.5.9. Ботаника
- 1.5.7. Генетика
- 1.5.15. Экология
- 1.5.19. Почвоведение
- 1.5.20. Биологические ресурсы
- 1.5.5. Физиология человека и животных
- 1.5.24. Нейробиология

Географические науки

- 1.6.12. Физическая география
и биогеография, география почв
и геохимия ландшафтов
- 1.6.21. Геоэкология

Подписной индекс журнала по Объединенному каталогу
«Пресса России» – **85004**

ISSN 2500-2961

ENVIRONMENT AND HUMAN: ECOLOGICAL STUDIES

2024. Vol. 14. No. 3

Socialno-ecologicheskie Technologii

**The Founder
and Publisher:**

Moscow Pedagogical
State University

Mass media
registration
certificate

ПИ № ФС 77–67765
as of 17.11.2016

Editorial office:

Moscow, Russia, Verh-
nyaya
Radishchevskaya str.,
16–18, room 223,
109240

The journal is included in the list of the leading peer-reviewed scholarly journals the Higher Attestation Commission of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation recommended to PhD candidates and those working for their habilitation who wish to publish the results of their research

The journal has been published since 2011

The journal is published 4 times a year

E-mail: izdat_mgopu@mail.ru

Information on journal can be accessed via: soc-ecol.ru

Редакционная коллегия

Главный редактор

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

Заместитель главного редактора

Зинаида Ивановна Гордеева – кандидат географических наук, профессор; профессор кафедры экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Ответственный секретарь

Екатерина Олеговна Королькова – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет; доцент кафедры клеточной биологии факультета биологии и биотехнологии, Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», г. Москва

Павел Алексеевич Агапов – кандидат биологических наук; доцент кафедры анатомии и физиологии человека и животных Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет; научный сотрудник лаборатории анатомии и архитектоники мозга Отдела исследований мозга, Научный центр неврологии, г. Москва

Ирина Олеговна Алябина – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры географии почв факультета почвоведения, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ирина Вениаминовна Беляева-Чемберлен – доктор биологических наук; редактор содержания (номенклатура и таксономия) баз данных растений и грибов отдела «Биоразнообразие, биоинформатика и анализ распространения растений», Королевские ботанические сады, Кью, Великобритания

Владимир Владимирович Бобров – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Алексей Владимирович Богданов – доктор биологических наук; главный научный сотрудник лаборатории прикладной физиологии высшей нервной деятельности человека, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Василий Николаевич Бурдь – доктор химических наук (ВАК Республики Беларусь); профессор кафедры химии и химической технологии факультета биологии и экологии, Гродненский государственный университет им. Я. Купалы, Республика Беларусь

Владимир Павлович Викторov – доктор биологических наук, доцент; заведующий кафедрой ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Юлия Константиновна Виноградова – доктор биологических наук; главный научный сотрудник отдела флоры, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

Юрий Никифорович Водяницкий – доктор сельскохозяйственных наук, доцент; профессор кафедры общего почвоведения факультета почвоведения, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ольга Владимировна Галанина – кандидат биологических наук; доцент кафедры биогеографии и охраны природы Института наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет

Владимир Борисович Дорохов – доктор биологических наук; заведующий лабораторией нейробиологии сна и бодрствования, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Александр Сергеевич Зернов – доктор биологических наук; профессор кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Василий Иванович Ерошенко – кандидат педагогических наук, доцент; заведующий кафедрой экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Сергей Вячеславович Левыкин – доктор географических наук, профессор; заведующий отделом степеведения и природопользования, Институт степи Уральского отделения РАН, г. Оренбург

Дмитрий Леонидович Лопатников – доктор географических наук, доцент; старший научный сотрудник лаборатории географии мирового развития, Институт географии РАН, г. Одинцово Московской обл.

Татьяна Михайловна Лысенко – доктор биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия, Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти Самарской области; ведущий научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Ирина Владимировна Лягузова – доктор биологических наук, старший научный сотрудник; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии растительных сообществ, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Наталья Олеговна Минькова – кандидат биологических наук, доцент; заместитель проректора по учебной работе, Севастопольский государственный университет

Сергей Владимирович Наугольных – доктор геолого-минералогических наук, профессор; главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики, Геологический институт РАН, г. Москва

Наталья Борисовна Панкова – доктор биологических наук, доцент; главный научный сотрудник лаборатории физико-химической и экологической патофизиологии, Научно-исследовательский институт общей патологии и патофизиологии, г. Москва

Светлана Камильевна Пятунина – кандидат биологических наук, доцент; директор Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Владимир Николаевич Сальков – доктор медицинских наук; старший научный сотрудник лаборатории функциональной морфохимии Отдела исследований мозга, Научный центр неврологии, г. Москва

Олег Викторович Созинов – доктор биологических наук, доцент (ВАК Республики Беларусь); заведующий кафедрой ботаники, Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Республика Беларусь

Владимир Семёнович Фридман – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Алексей Владимирович Чернов – доктор географических наук, доцент; ведущий научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории эрозии почв и русловых процессов им. Н.И. Маккавеева географического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Андрей Викторович Щербаков – доктор биологических наук; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Михаил Сергеевич Яблоков – кандидат биологических наук; представитель от России, Международный союз охраны природы и природных ресурсов, г. Глен, Швейцария; координатор, Ассоциация заповедников и национальных парков Северо-запада России, пос. Пржевальское, Смоленская обл.; главный специалист, Информационно-аналитический центр поддержки заповедного дела, г. Москва

Editorial Board

Editor-in-Chief

Marina V. Kostina – professor at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Deputy Chief Editor

Zinaida I. Gordeeva – professor at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Executive secretary

Ekaterina O. Korolkova – associate professor at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University; Associate Professor at the Department of Cell Biology of the Faculty of Biology and Biotechnologies, National Research University Higher School of Economics, Moscow, Russia

Pavel A. Agapov – associate professor at the Department of Anatomy and Physiology at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University; researcher at the Anatomy and Architectonics Laboratory at the Brain Research Department, Research Center of Neurology, Moscow, Russia

Irina O. Alyabina – professor at the Soil Geography Department at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia

Irina V. Belyaeva-Chamberlain – content editor – Plant & Fungal Names, Biodiversity Informatics & Spatial Analysis, Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom

Vladimir V. Bobrov – senior researcher at the Laboratory of Biodiversity Conservation and Use of Biological Resources, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Aleksej V. Bogdanov – head at the Laboratory of General Physiology of Temporary Connections, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vasilii N. Burd – professor at the Department of Chemistry and Chemical Technology at the Faculty of Biology and Ecology, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

Aleksei V. Chernov – leading researcher at the N.I. Makkaveev Research Laboratory of Soil Erosion and Channel Processes at the Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Russia

Vladimir B. Dorohov – head at the Laboratory of Neurobiology of Sleep and Wakefulness, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vasilii I. Eroshenko – head at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Vladimir S. Friedman – senior researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Conservation at the Department of Higher Plants of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Olga V. Galanina – associate professor at the Department of Biogeography and Environmental Protection at the Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University, Russia

Sergey V. Levykin – Head at the Department of Steppe Studies and Nature Management, Institute of Steppe, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

Dmitry L. Lopatnikov – senior researcher at the World Development Geography Laboratory, Institute of Geography RAS, Odintsovo, Moscow region, Russia

Irina V. Lyanguzova – leading researcher at the Laboratory of Ecology of Plant Communities, Komarov Institute of Botany, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Tatyana M. Lysenko – senior researcher at the Laboratory of Phytodiversity Problems, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Science, Togliatti, Samara region, Russia

Natalia O. Minkova – deputy vice-rector for Academic Affairs, Sevastopol State University, Russia

Serge V. Naugolnykh – chief scientific officer at the Laboratory of Paleofloristics, Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Natalia B. Pankova – chief scientific officer at the Laboratory of Physical-Chemical and Environmental Pathophysiology, Institute of General Pathology and Pathophysiology, Moscow, Russia

Svetlana K. Piatunina – director at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Vladimir N. Salkov – senior researcher at the Laboratory of Functional Morphochemistry, Research Center of Neurology, Moscow, Russia

Andrei V. Scherbakov – leading researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Nature Protection of Higher Plants at the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Oleg V. Sozinov – head at the Department of Botany, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

Yulia K. Vinogradova – chief researcher at the Flora Department, N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vladimir P. Viktorov – head at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Yury N. Vodyanitsky – professor at the Department of General Soil Science at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia

Mikhail S. Yablokov – International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland; coordinator, Association of Nature Reserves and National Parks of North-West Russia, Przhevalskoye, Smolensk region; Chief Specialist, Information and Analytical Center for Support of Conservation Affairs, Moscow

Aleksandr S. Zernov – professor at the Department of Higher Plants at the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Содержание

ИЗУЧЕНИЕ И СОХРАНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

В.М. Васюков

Род *Polygonum* L. s. str. (Polygonaceae)
во флоре юга Среднего Поволжья 293

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

Морфологическая и молекулярно-генетическая изменчивость
Populus suaveolens Fisch. и близких видов. 303

М.Н. Стаменов

Конструктивные особенности кроны молодых особей
Quercus robur L. в Западном Предкамье. 355

АНТРОПОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*А.Н. Пучкова, Е.О. Гандина,
О.Н. Ткаченко*

Индивидуальная стабильность архитектуры дневного сна
у людей без нарушений сна. 376

АНАЛИТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ

Т.К. Лактионова, В.В. Вознесенская

Химическая коммуникация человека:
краткий систематический обзор 391

Contents

STUDY AND CONSERVATION OF BIOLOGICAL DIVERSITY

V.M. Vasjukov

Genus *Polygonum* L. s. str. (Polygonaceae)
in the flora of the South
of the Middle Volga region 293

*Yu.A. Nasimovich, M.V. Kostina,
N.V. Melnikova, E.V. Borkhert, E.N. Pushkova,
R.A. Murataev, A.A. Dmitriev*

Morphological and molecular genetic variability
Populus suaveolens Fisch. and related species 303

M.N. Stamenov

Structural features of the crown
of young individuals of *Quercus robur* L.
in Western Cis-Kama region 355

ANTHROPOGENICALLY MODIFIED ECOSYSTEMS AND URBAN ECOLOGY

*A.N. Puchkova, O.N. Tkachenko,
E.O. Gandina*

Individual stability of daytime sleep structure
in subjects without sleep disorders 376

ANALYTICAL REVIEWS

T.K. Laktionova, V.V. Voznessenskaya

Human chemical communication:
A brief systematic review 391

Оригинальное исследование

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-293-302

УДК 582.657.2:470.40/43

В.М. Васюков

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН,
445003 г. Тольятти, Самарская обл.

Род *Polygonum* L. s. str. (Polygonaceae) во флоре юга Среднего Поволжья

Род *Polygonum* L. s. str. – сложный в систематическом отношении таксон семейства Polygonaceae. В результате критического изучения рода на территории юга Среднего Поволжья (в пределах Пензенской, Самарской и Ульяновской областей) выявлено 13 видов (*P. arenastrum* Boreau, *P. aviculare* L., *P. calcatum* Lindm., *P. caspicum* Kom., *P. neglectum* Besser, *P. novoascanicum* Klokov, *P. patuliforme* Worosch., *P. patulum* M. Bieb., *P. pseudoarenarium* Klokov, *P. rectum* (Chrtek) H. Scholz, *P. salsugineum* M. Bieb., *P. samarense* H. Gross, *P. volchovense* Tzvelev) из 5 подсекций типовой секции.

Ключевые слова: *Polygonum*, конспект видов, ключ для определения видов, Пензенская область, Самарская область, Ульяновская область

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна Российской академии наук – филиала Самарского федерального исследовательского центра Российской академии наук «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» (1021060107217-0-1.6.19).

Автор благодарит Н.Н. Цвелёва, Н.С. Ракова, С.В. Саксонова и О.В. Юрцеву за ценные консультации.

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Васюков В.М. Род *Polygonum* L. s. str. (Polygonaceae) во флоре юга Среднего Поволжья // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 3. С. 293–302. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-293-302

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-293-302

V.M. Vasjukov

Samara Feral Research Center RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS,
Togliatti, Samara region, 445003, Russian Federation

Genus *Polygonum* L. s. str. (Polygonaceae) in the flora of the South of the Middle Volga region

The genus *Polygonum* L. s. str. is a taxon of the Polygonaceae family that is complex in systematic terms. As a result of a critical study of the genus in the South of the Middle Volga region (within Penza, Samara, and Ulyanovsk regions), 13 species (*P. arenastrum* Boreau, *P. aviculare* L., *P. calcatum* Lindm., *P. caspicum* Kom., *P. neglectum* Besser, *P. novoascanicum* Klokov, *P. patuliforme* Worosch., *P. patulum* M. Bieb., *P. pseudoarenarium* Klokov, *P. rectum* (Chrtek) H. Scholz, *P. salsugineum* M. Bieb., *P. samarense* H. Gross, *P. volchovense* Tzvelev) from 5 subsections of the type section were identified.

Key words: *Polygonum*, species synopsis, key for species identification, Penza region, Samara region, Ulyanovsk region

Acknowledgements. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences – Branch of the Samara Feral Research Center of the Russian Academy of Sciences “Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems of the Volga river basin” (1021060107217-0-1.6.19).

The author thanks N.N. Tselev, N.S. Rakov, S.V. Saxonov and O.V. Yurtseva for valuable consultations.

FOR CITATION: Vasjukov V.M. Genus *Polygonum* L. s. str. (Polygonaceae) in the flora of the South of the Middle Volga region. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 3. Pp. 293–302. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-293-302

Введение

Род *Polygonum* L. s. str. – сложный в систематическом отношении таксон семейства Polygonaceae, включающий около 200 видов, распространенных почти по всей суше земного шара, но преимущественно во внетропических областях северного полушария [Цвелёв, 1996], нуждающийся в критическом изучении на территории Среднего Поволжья в пределах Пензенской (Пенз.), Самарской (Самар.) и Ульяновской (Ульян.) областей.

Объекты и методы

Исследования основаны на собственных полевых 30-летних данных, критическом анализе гербарных материалов (LE, MOSP, MW, PKM, RVB и др.) и литературных источников [Цвелёв, 1996, 2012; Плаксина, 2001; Саксонов, Сенатор, 2012; Сосудистые растения..., 2014; Юрцева, 2014, 2018; Васюков, Саксонов, 2020 и др.].

Результаты

Ниже приведен обзор видов рода *Polygonum* во флоре юга Среднего Поволжья. Мы придерживаемся монотипической концепции видов, предложенной Н.Н. Цвелёвым (1996, 2012).

Конспект видов рода *Polygonum* s. str.
флоры юга Среднего Поволжья

Род *Polygonum* L. 1753, Sp. Pl.: 359, s. str. – Спорыш

Секция *Polygonum*

Подсекция 1. *Polygonum*

1. ***P. aviculare* L.** 1753: 362, s. str. – *P. monspeliense* Thieb. ex Pers. 1805. – *P. heterophyllum* Lindm. 1913, nom. illeg. – Спорыш птичий. – В населенных пунктах, у дорог, по берегам водоемов, на засоренных лугах; довольно часто. – Пенз., Самар., Ульянов.

2. *Polygonum rectum* (Chrtek) H. Scholz, 1959, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 72, 1: 65. – *P. aviculare* subsp. *rectum* Chrtek, 1956. – *P. neglectum* subsp. *rectum* (Chrtek) Tzvelev. – Спорыш прямостебельный. – В населенных пунктах, у дорог, на полях, засоренных лугах, по берегам водоемов; видимо, нередко. – Пенз., Самар., Ульянов.

3. *P. neglectum* Besser, 1821, Enum. Pl. Volhyn., ed. 2: 45. – *P. nervosum* Wallr. 1840. – *P. aviculare* auct. non L. – *P. bellardii* auct. non All. – Спорыш незамеченный. – В населенных пунктах, у дорог, на засоренных участках лугов и степей, приречных песках и галечниках; нередко. – Пенз., Самар., Ульянов.

4. *P. patuliforme* Worosch. 1954, Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 18: 106. – Спорыш отклоненновидный. – На песчаных полянах в борях, песках надлуговых террас, иногда заносное у дорог; редко. – Пенз., Самар., Ульянов.

Примечание. Как редкий вид, возможно, встречающийся лишь в качестве заносного растения, для Волжко-Донского р-на приводится *P. rurivagum* Jord. ex Boreau, 1857, Fl. Centr. Fr., ed. 3, 2: 560. – Спорыш сельский [Цвелёв, 1996, 2012]. – Стебли обычно от основания разветвленные, часто с восходящими или даже лежащими нижними ветвями, почти равными по длине главному стеблю. Пучки цветков расположены в пазухах средних и верхних листьев, расставленные. Доли околоцветника обычно розоватые.

5. *P. arenastrum* Boreau, 1857, Fl. Centr. Fr., ed. 3, 2: 559. – ? *P. aphyllum* Krock. 1823. – *P. aequale* Lindm. 1913. – *P. aviculare* auct. non L. – Спорыш лежачий. – У дорог, в населенных пунктах, на засоренных лугах, по берегам водоемов, на полях; часто. – Пенз., Самар., Ульянов.

Примечание. На солонцеватых лугах, солонцах, прибрежных песках и галечниках в Саратовской обл. известен *P. propinquum* Ledeb. 1850, Fl. Ross. 3, 2: 532. – Спорыш близкий. – Околоцветник примерно на 2/3 своей длины разделен на доли. Листовые пластинки толстоватые, снизу с малозаметными боковыми жилками. Главный стебель часто восходящий и вообще слабо развит.

6. *P. caspicum* Kom. 1936, во Фл. СССР, 5: 721, 623. – *P. retinerve* Worosch. 1954, Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 18: 102, descr. ross. – *P. arenastrum* var. *caspicum* (Kom.) Tzvelev, 1989. – *P. arenastrum* subsp. *caspicum* (Kom.) Tzvelev. – *P. aviculare* auct. non L. – Спорыш каспийский. – У дорог, в населенных пунктах, на засоренных лугах, по берегам водоемов, на полях. – Распространение недостаточно изучено, вид приводится для Заволжского и востока Волжско-Донского р-в [Цвелёв, 1996, 2012].

7. *Polygonum calcatum* Lindm. 1904, Bot. Not. (Lund), 1904: 144. – *P. acetosellum* Klokov, 1927. – *P. arenastrum* subsp. *calcatum* (Lindm.) Wissk. 1998. – Спорыш известняковый. – У дорог, в населенных пунктах, на прибрежных песках и галечниках; редко. – Пенз., Самар., Ульянов.

Подсекция 2. *Acetosa* Tzvelev, 1979, Новости сист. высш. раст. 15: 134

8. *P. volchovense* Tzvelev, 1988, Новости сист. высш. раст. 25: 187. – Спорыш волховский. – На иловатых, глинистых и песчаных отмелях по Волге; редко. – Самар.

Подсекция 3. *Salsuginea* Tzvelev, 1979, Новости сист. высш. раст. 15: 147

9. *P. salsugineum* M. Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp.: 114. – Спорыш солонцовый. – На солонцах и солончаках, солонцеватых лугах, каменистых и глинистых склонах; довольно редко. – Пенз., Самар., Ульянов.

10. *P. samarense* H. Gross, 1913, Bot. Jahrb. 49: 340. – Спорыш самарский. – На солонцеватых лугах и солончаках; довольно редко. – Пенз., Самар., ? Ульянов.

Примечание. На солонцах и солончаках в Саратовской обл. известен близкий вид *P. aschersonianum* H. Gross, 1913, Bot. Jahrb. 49: 2, s. str. – Спорыш Ашерсона. – Цветки с удлинненными венчиками и плодами (у *P. samarense* цветки с короткими, 1,3–2 мм длиной венчиками и плодами).

Подсекция 4. *Patula* Tzvelev, 1979, Новости сист. высш. раст. 15: 139

11. *P. novoascanicum* Klokov, 1927, Тр. сільське-госп. бот. 1, 3: 168. – *P. gracilius* (Ledeb.) Klokov, 1927, р. р. – *P. cretaceum* Kom. 1936. – *P. bordzilowskii* Klokov, 1952. – *P. novoascanicum* subsp. *cretaceum* (Kom.) Tzvelev, 1979. – Спорыш новоасканийский. – На песках надпойменных речных террас, меловых и известняковых обнажениях, солонцеватых лугах, заносное у дорог; довольно редко. – Пенз., Самар., Ульянов.

12. *P. patulum* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 304. – *P. strictum* Ledeb. 1830, nom. illeg., non All. 1783. – *P. bellardii* subsp. *patulum* (Bieb.) Arcang. 1882. – *P. gracilius* (Ledeb.) Klokov, 1927, s. str. – Спорыш отклоненный. – На степных, часто глинистых и каменистых склонах, солонцах, песчаных и галечниковых склонах, заносное у дорог; довольно редко. – Пенз., Самар., Ульянов.

Подсекция 5. *Arenaria* Tzvelev, 1979, Новости сист. высш. раст. 15: 149

13. *P. pseudoarenarium* Klokov, 1929, Мат. охор. прир. Укр. 1: 74. – *P. junceum* Ledeb. 1849, nom. illeg., non C. Cunn. ex Lindl. 1848. –

Polygonum arenarium subsp. *pseudoarenarium* (Klok.) Soo, 1969. – Спорыш ложнопесчаный. – На солонцеватых лугах, солончаках, западинах в степях; редко. – Самар., Ульянов.

Примечание. На солончаках Саратовской обл. известен близкий вид *P. pulchellum* Loisel. 1828, Mem. Soc. Linn. Paris, 6: 411. – *P. arenarium* subsp. *pulchellum* (Loisel.) D.A. Webb et Chater, 1963. – Спорыш красивый. – Плоды длиной 1,7–2,3 мм, с заметной точечной скульптурой, часто слабо блестящие. Околоцветник при плодах длиной 2–3,2 мм. Ось кистей в нижней части толщиной 0,4–1 мм.

Ключ для определения видов рода *Polygonum* s. str. флоры юга Среднего Поволжья

1. Все цветки или только верхние из них располагаются в пазухах листьев с сильно уменьшенными пластинками, которые не превышают цветков 2
 Все цветки располагаются в пазухах обычных или уменьшенных листьев, пластинки которых всегда длиннее цветков 6
2. Листья многочисленные и долго сохраняющиеся на растении, с очень узкими (шириной 0,5–2 мм) ланцетно-линейными или линейными пластинками, края которых загнуты книзу, немного мясистые. Раструбы с многочисленными (более 10) тесно расположенными жилками, продолжающимися над основанием листа. Кисти небольшие, вверх направленные. Околоцветник длиной 1,5–2 мм, на 1/2–2/3 своей длины разделенный на белые или розоватые доли, часто, как и плоды, ненормально удлинённый 3
 Листья менее многочисленные и в конце цветения в значительной своей части опадающие, с более широкими (хотя бы у части листьев) пластинками, края которых плоские или только у более верхних листьев загнутые книзу, не мясистые. Раструбы обычно с менее многочисленными и более расставленными жилками. Прямостоячий главный стебель всегда имеется 4
3. Растение с хорошо заметным, но часто от основания разветвленным прямостоячим главным стеблем, высотой 5–50 см *P. salsugineum*
 Растения у основания разветвленные с лежащими или восходящими ветвями без хорошо заметного главного стебля, высотой 10–40 см *P. samarense*
4. Цветки располагаются хорошо ограниченными от вегетативной части растения, почти безлиственными кистями, обычно сильно отклоненными в сторону от главной оси. Многие цветки кистей цветут одновременно с конца августа до начала октября; зрелые плоды образуются в сентябре-октябре, могут быть

- блестящие, без продольных морщинок. Околоцветник широко раскрывающийся, на 3/4–4/5 своей длины разделенный на довольно широкие, беловатые, редко розовато-белые доли, при плодах длиной 1,5–2,5 мм. Плоды длиной 1,2–1,8 мм, гладкие и блестящие. Пластинки стеблевых листьев эллиптические или обратноланцетные. Растение солонцеватых лугов с относительно тонкими стеблями, высотой 15–50 см *P. pseudoarenarium*
- Цветки расположены в средней и верхней частях стебля и его боковых ветвей слабо отграниченными от вегетативной части растения, обычно редкими, в нижней части облиственными кистями, которые направлены вверх. Цветение очень растянуто во времени с конца июня до начала октября; зрелые плоды образуются с начала июля. Околоцветник менее широко раскрывающийся и с более узкими долями. Плоды матовые или слабо блестящие, всегда с хорошо заметной скульптурой из продольных морщинок 5
5. Околоцветник при плодах длиной 2,2–3 мм, на 3/4 своей длины разделенный на розоватые, редко беловатые доли. Плоды длиной 2–2,4 мм, часто заключенные в околоцветник. Пластинки стеблевых листьев обычно эллиптические или обратноланцетные. Растение высотой 10–80 см *P. patulum*
- Околоцветник при плодах длиной 1,6–2,4 мм, на 2/3 своей длины разделенный на беловатые, реже розоватые доли. Плоды длиной 1,3–2,2 мм, могут быть выступающие из околоцветника. Пластинки стеблевых листьев узколанцетные. Растение высотой 10–50 см *P. novoascanicum*
6. Листовые пластинки узкоэллиптические, толстоватые, на черешках длиной 1–4 мм, снизу с незаметными боковыми жилками. Околоцветник длиной 2–2,6 мм, на 3/5–2/3 своей длины разделен на беловатые, реже розовато-белые доли. Плоды длиной 2–2,5 мм, с хорошо заметной точечной скульптурой, блестящие. Растение приречных отмелей с восходящими или прямо стоящими стеблями высотой 3–15 см *P. volchovense*
- Листовые пластинки различной формы, снизу могут быть с заметными боковыми жилками 7
7. Околоцветник вначале беловатый, но может быть позднее розовеющий, при плодах длиной 2,5 (2,7)–3,5 (4) мм, на 2/3–3/4 своей длины разделенный на доли; плоды длиной (2,3) 2,5–4,5 (5) мм, обычно заключены в околоцветник, почти по всей поверхности с продольными морщинками, матовые. Листовые пластинки эллиптические, ланцетные или обратноланцетные. Сорное растение высотой 5–50 см, стебли обычно прямостоячие *P. aviculare*

- Околоцветник при плодах длиной 1,5–2,5 (2,7) мм, на 1/2–2/3 своей длины разделенный на доли; плоды 1,3–2,3 (2,5) мм длиной. Стебли прямостоячие, восходящие или лежачие. Листовые пластинки от эллиптических до почти линейных 8
8. Листовые пластинки обратноланцетные или обратно линейно-ланцетные, снизу с сильно выступающими, но часто лишь с немногими боковыми жилками, постепенно суженные к острой или островатой верхушке, у верхних листьев часто почти линейные, с завернутыми на нижнюю сторону краями. Околоцветник примерно на 2/3 своей длины разделенный на доли. Плоды с хорошо заметными продольными морщинками, матовые или слабо блестящие, равные по длине околоцветнику или немного длиннее его. Часто разветвленные от основания растения, но главный стебель почти всегда (исключая сильно выбитые местообитания) развитый и прямостоячий 9
- Листовые пластинки эллиптические или обратноланцетные, внезапно суженные к островатой или тупой верхушке. Доли околоцветника почти всегда беловатые 10
9. Пластинки почти всех или всех листьев обратноланцетные, с плоскими или отчасти с рыхло завернутыми книзу краями. Доли околоцветника обычно беловатые, редко немного розовеющие. Растение высотой 10–45 см *P. neglectum*
- Только пластинки быстро опадающих листьев главного стебля обратноланцетные, остальных листьев обратно линейно-ланцетные до линейных, обычно с отогнутыми на нижнюю сторону краями. Доли околоцветника беловатые. Растение песков, высотой 3–30 см *P. patuliforme*
10. Околоцветник примерно на 2/3 своей длины разделен на доли. Растения от основания разветвленные, но главный стебель обычно хорошо развитый и прямостоячий, высотой 15–60 см; листья на нем более крупные, чем на боковых ветвях (гетерофилия хорошо выражена) *P. rectum*
- Околоцветник на 1/2 своей длины или немного больше разделен на доли. Растения обычно от основания разветвленные с лежачими или восходящими стеблями, из которых главный стебель не выделяется. Листья обычно сверху постепенно уменьшаются; гетерофилия почти не выражена 11
11. Плоды 12–2,2 мм длиной, обычно блестящие, без продольных морщинок на гранях, обычно короче околоцветника и замкнутые в него (нередко околоцветник с перетяжкой над верхушкой плода);

- некоторые из плодов (обычно нижние) двояковы-
пуклые, с 2 столбиками. Листья 0,5–1,5 см длиной,
снизу с малозаметными боковыми жилками. Расте-
ние 5–30 см высотой *P. calcatum*
- Плоды 1,7–2,5 мм длиной, обычно матовые или
слабо блестящие, с заметными продольными мор-
щинками на гранях, все трехгранные и почти
равные по длине околоцветнику, а нередко даже
немного выступающие из него. Листовые пластинки
0,8–2,5 см длиной. Растения 10–40 см высотой 12
12. Листовые пластинки снизу с малозаметными боко-
выми жилками *P. arenastrum*
- Листовые пластинки более жесткие, снизу с хорошо
заметными боковыми жилками *P. caspicum*

Заключение

В результате критического изучения рода *Polygonum* на территории юга Среднего Поволжья (в пределах Пензенской, Самарской и Ульяновской областей) выявлено 13 видов из 5 подсекций типовой секции. К степной эколого-фитоценотической группе принадлежат 6 видов, из них собственно степные – *P. novoascanicum*, *P. patulum*, галофитно-степные – *P. pseudoarenarium*, *P. salsugineum*, *P. samarense*, псаммофитно-степной – *P. patuliforme*, к растениям прибрежных отмелей относится *P. volchovense*, а остальные виды – апофиты, относящиеся к рудерально-луговым – *P. arenastrum*, *P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. capsicum*, *P. neglectum*, *P. rectum*.

Библиографический список / References

- Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области // Флора Волжского бассейна. Т. 4. Тольятти, 2020. [Vasjukov V.M., Saksonov S.V. Checklist of the flora of Penza region. *Flora Volzhskogo basseyna*. Vol. 4. Togliatti, 2020.]
- Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. [Plaksina T.I. Konspekt flory Volgo-Uralskogo regiona [Synopsis of the flora of the Volga-Ural region]. Samara, 2001.]
- Саксонов С.В., Сенатор С.А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011) // Флора Волжского бассейна. Т. 1. Тольятти, 2012. [Saksonov S.V., Senator S.A. Guide to the Samara flora (1851–2011). *Flora Volzhskogo basseyna*. Vol. 1. Togliatti, 2012.]
- Сосудистые растения Ульяновской области / Н.С. Раков, С.В. Саксонов, С.А. Сенатор, М.В. Васюков // Флора Волжского бассейна. Т. 2. Тольятти, 2014. [Rakov N.S., Saksonov S.V., Senator S.A., Vasjukov V.M. Vascular plants of the Ulyanovsk region. *Flora Volzhskogo basseyna*. Vol. 2. Togliatti, 2014.]

Цвелёв Н.Н. Род Спорыш – *Polygonum L.* // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. С. 136–150. [Tzvelev N.N. Genus *Polygonum L. Conspectus Flora Europae Orientalis*. Vol. 9. St. Petersburg, 1996. Pp. 136–150. (In Rus.)]

Цвелёв Н.Н. Род *Polygonum L.* // Конспект флоры Восточной Европы. М.; СПб., 2012. Т. 1. С. 323–329. [Tzvelev N.N. Genus *Polygonum L. Conspectus Flora Europae Orientalis*. Vol. 1. Moscow; St. Petersburg, 2012. Vol. 1. Pp. 323–329. (In Rus.)]

Юрцева О.В. Род *Polygonum L.* – Спорыш // Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М., 2014. С. 82–84. [Yurtseva O.V. Genus *Polygonum L. Mayevskii P.F. Flora of the middle zone of the European part of Russia*. Moscow, 2014. Pp. 82–84. (In Rus.)]

Юрцева О.В. Род *Polygonum L.* – Спорыш // Флора Нижнего Поволжья. Раздельнолепестные двудольные цветковые растения (Crassulaceae – Cornaceae). М., 2018. Т. 2. Ч. 1. С. 95–111. [Yurtseva O.V. Genus *Polygonum L. Flora Nizhnego Povolzhya. Razdelnolepestnye dvudolnye tsvetkovye rasteniya (Crassulaceae – Cornaceae)*. Moscow, 2018. Vol. 2. Part 1. Pp. 95–111. (In Rus.)]

Статья поступила в редакцию 18.05.2024, принята к публикации 09.07.2024
The article was received on 18.05.2024, accepted for publication 09.07.2024

Сведения об авторе / About the author

Васюков Владимир Михайлович – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории исследования экосистем, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, г. Тольятти, Самарская обл.

Vladimir M. Vasjukov – PhD in Biology; senior researcher at the Laboratory of Ecosystem Research, Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS – Branch of the Samara Feral Research Center of RAS, Togliatti, Samara region, Russian Federation

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-2688-1673>

E-mail: vvasjukov@yandex.ru

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 от 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. maximowiczii*, *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. maximowiczii* 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 «носа» (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 «носом» [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 варибельности. 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 обратнойцевидные (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. Правильнее 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 противопоставленность *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.)]

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

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 Balsampopeln, 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

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-355-375

УДК 581.44/.52+582.632.2

М.Н. Стаменов

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 г. Тольятти, Самарская обл., Российская Федерация

Конструктивные особенности кроны молодых особей *Quercus robur* L. в Западном Предкамье

Проанализирована конструктивная организация виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. в Западном Предкамье, в пределах городского округа Казань и Зеленодольского района Республики Татарстан. Исследовали строение кроны у особей, произрастающих в различных элементах горизонтальной мозаики лесных сообществ (сомкнутый полог древостоя, небольшие окна, крупные окна). Строение кроны изучено более чем у 110 особей. Установлено, что под пологом древостоя и в небольших окнах преобладают особи с преимущественно иерархическим планом организации основных осей и особи с условно иерархическим планом, где ствол хорошо выражен, но ветви регулярно нарастают ложнодихотомически. Ведущую роль в освоении пространства у большинства особей играют восходящие ветви. По мере улучшения условий освещения у особей увеличивается число ярусов, содержащих несколько средних и крупных ветвей, а также изменяется структура ярусов. Основными реакциями на усиление затенения у молодых особей *Q. robur* выступают увеличение числа полиархических структур в кроне, а также доли плагиотропных ветвей и ветвей, растущих вниз к земле.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., нарастание, ветвление, ствол, ветвь от ствола, конструктивная организация, Предкамье, Татарстан

© Стаменов М.Н., 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



Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна Российской академии наук – филиала Самарского федерального исследовательского центра Российской академии наук «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» (регистрационный номер 1021060107217-0-1.6.19).

Автор благодарит рецензентов за ценные советы и замечания по форме и содержанию рукописи.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Стаменов М.Н. Конструктивные особенности кроны молодых особей *Quercus robur* L. в Западном Предкамье // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 3. С. 355–375. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-355-375

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-355-375

M.N. Stamenov

Samara Feral Research Center RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS,
Togliatti, Samara region, 445003, Russian Federation

Structural features of the crown of young individuals of *Quercus robur* L. in Western Cis-Kama region

The constructive organization of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. in Western Cis-Kama region, within the urban district of Kazan and Zelenodolsk region of the Republic of Tatarstan, has been analyzed. We studied the crown structure in individuals growing within various elements of the horizontal mosaic of woody cenoses (closed canopy, small gaps, large gaps). The crown structure was studied in more than 110 individuals. It was found that in most communities, individuals with a predominantly hierarchical plan of organization of the main axes and individuals with a conditionally hierarchical plan having a well-defined

trunk but pseudo-dichotomously growing branches predominate. Ascending branches play a leading role in the development of space in most individuals. As lighting conditions improve, individuals increase the number of tiers containing several medium and large branches. Besides the structure of a tier modifies. The main reactions to increased shading in young individuals of *Quercus robur* are an increase in the number of polyarchic structures in the crown, as well as the proportion of plagiotropic branches and branches growing down to the ground.

Key words: *Quercus robur* L., growth, branching, trunk, branch from trunk, constructive organization, Cis-Kama region, Tatarstan

Acknowledgements. The study was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences – Branch of the Samara Feral Research Center of the Russian Academy of Sciences “Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems of the Volga Basin” (registration number 1021060107217-0-1.6.19).

The author thanks the reviewers for their valuable advice and comments on the form and content of the manuscript.

CITATION: Stamenov M.N. Structural features of the crown of young individuals of *Quercus robur* L. in Western Cis-Kama region. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 3. Pp. 355–375. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-355-375

Введение

Исследование структурной организации растений и ее трансформации в онтогенезе наиболее актуальны для видов со значительной редупреобразующей ролью и большим ареалом, охватывающим контрастные местообитания. К таким видам относится *Quercus robur* L., полиморфизм которого по различным структурным признакам побеговых систем давно известен лесоводам [Царев и др., 2003], но вызывает значительные трудности при попытках формализации его описания.

Руководствуясь классическими представлениями о дереве как о жизненной форме с длительно функционирующими надземными скелетными осями [Серебряков, 1962], формирование габитуса у молодых особей *Q. robur* мы рассматривали, прежде всего, с точки зрения отношений между основными скелетными осями, определяющими конструкцию кроны.

При анализе взаиморасположения основных осей кроны была задействована концепция плана организации кроны [Edelin, 1991; Костина, Барабанщикова, Абакарова, 2022]. Данная концепция рассматривает

степень доминирования главной оси (ствола) в побеговой системе дерева. Соответственно, при полном соподчинении ветвей стволу план организации является иерархическим, что выражается в иерархической соподчиненности осей высших порядков осям нижних порядков, а при формировании нескольких равнозначных осей с последующим ложно-дихотомическим нарастанием каждой из них – полиархическим.

Популяции *Quercus robur* в Среднем Поволжье находятся в уязвимом положении, которое вызвано многолетней эксплуатацией дубовых насаждений, повышением уровня воды в Волге из-за создания каскада ГЭС, увеличением частоты неблагоприятных погодных явлений и всплеск численности насекомых-филлофагов [Пуряев и др., 2019]. Исследование онтоморфогенеза виргинильных и молодых генеративных растений *Q. robur* в различных экологических условиях бассейна Средней Волги и Нижней Камы позволит интегрально оценить его морфофизиологическое состояние и дать прогноз перспектив популяций вида в регионе [Османова, Животовский, 2020].

Целью нашей работы состояла в выявлении и анализе некоторых аспектов строения системы основных скелетных осей у виргинильных и молодых генеративных растений *Q. robur*, определяющих габитус растений в элементах горизонтальной мозаики лесов в Западном Предкамье на территории Республики Татарстан.

Материалы и методы

Исследования проводили на северо-западе Республики Татарстан, в естественно-историческом природном районе Западное Предкамье [Салахов, Архипова, 2013], в пределах городского округа Казань и Зеленодольского района. Рельеф представлен последовательностью надпойменных террас (до четвертой включительно) в долине р. Волга. Климат района исследований умеренно-континентальный, со среднегодовой температурой +2,3 °С, средними температурами января и июля –13,9 и +19,0 °С соответственно и со среднегодовым количеством осадков до 600 мм [Там же]. Преобладают серые лесные, дерново-подзолистые и пойменные почвы [Там же]. С точки зрения ботанико-географического районирования район исследований относится к Волжско-Вятскому возвышенно-равнинному региону темнохвойно-широколиственных, неморально травяных лесов с фрагментами южнотаежных елово-пихтовых и сосново-еловых зеленомошных лесов [Там же]. Растительные сообщества надпойменных террас представлены сосново-широколиственными и сосновыми лесами с участием *Picea abies* L. Н. Karst., вдоль берегов Куйбышевского водохранилища

встречаются фрагменты пойменных дубрав и пойменных лугов. Большие площади условно-коренных сосновых лесов замещены производными ассоциациями, такими как сосняки вейниковые, ландышевые, орляковые и т.п. [Салахов, Архипова, 2013].

Исследованиями были охвачены следующие ассоциации сосновых лесов: сосняки ландышевые, ландышево-орляковые, костянично-ландышевые, чернично-брусничные, неморальные. Они расположены в пределах лесопарка «Лебяжье» (г. Казань), в лесном массиве между пл. Займище и пл. 774 км (Зеленодольский район) и в окрестностях пос. Краснооктябрьский (г. Казань) (рис. 1).

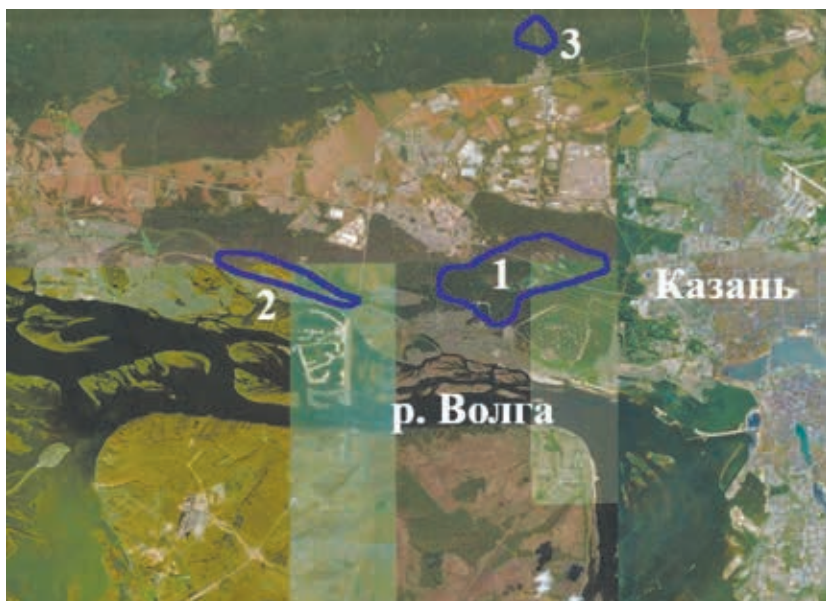


Рис. 1. Район исследований:

1 – лесопарк «Лебяжье»; 2 – лесной массив между пл. «Займище» и пл. «774 км»; 3 – лесной массив у пос. Краснооктябрьский

Fig. 1. Research area:

1 – forest park “Lebyazhye”; 2 – forest area between the station “Zaimishche” and the station “774 km”; 3 – forest area near the settlement Krasnooktyabrsky

Поскольку основным лимитирующим фактором в лесных ценозах зоны хвойно-широколиственных лесов выступает свет [Восточноевропейские леса, 2004], мы выделили в рассмотренных ассоциациях три

основных элемента горизонтальной мозаики в соответствии с сомкнутостью верхнего яруса сообщества:

1) сомкнутый древостой (сокращенно – полог); сомкнутость древостоя составляет 0,7–0,8, просветы между кронами не превышают 1–2 м, сквозистость крон составляет 0,2–0,4 (увеличивается от ствола к периферии кроны);

2) небольшое окно с боковым затенением (сокращенно – небольшое окно); ширина окна составляет 5–10 м, как правило, оно имеет неправильную форму;

3) крупное окно или поляна (сокращенно – крупное окно); размер окна превышает 30–50 м в ширину, а особь *Quercus robur* практически не подвергается боковому затенению.

В данных элементах мозаики изучали такие особи *Q. robur*, которые по размерным характеристикам относятся к подросту. Под пологом и в небольших окнах также произрастали отдельные особи *Q. robur*, достигшие второго подъяруса древостоя. Они в исследование не включены.

В подпологовых парцеллах с подлеском и подростом деревьев средней и высокой сомкнутости особи *Q. robur* не произрастают.

У особей *Q. robur* устанавливали онтогенетическое состояние и жизнеспособность согласно методикам популяционно-онтогенетических исследований [Evstigneev, Korotkov, 2016]. Исследовали виргинильные особи (15–20 лет) и особи молодого генеративного состояния (20–35 лет). Выбор прегенеративного и начала генеративного периодов онтогенеза обусловлен тем, что у молодых особей процессы новообразования преобладают над процессами отмирания, что позволяет наиболее полно охватить разнообразие побеговых систем.

Особей учитывали на маршрутных учетах в 50-метровой полосе в обе стороны от пути следования (табл. 1). Всего исследовали 115 особей, включая одну особь немногоствольной жизненной формы, у которой строение кроны изучали для каждого ствола.

Таблица 1

Объекты исследований [Research objects]

Элементы горизонтальной мозаики сообщества [Elements of the horizontal mosaic of the community]	Число особей [Number of individuals]
Полог [Closed stand]	56
Небольшое окно [Small window with side shading]	51
Крупное окно [Large window or clearing]	8

Изучали особенности нарастания, ветвления, а также направление роста основных скелетных осей I и II видимых порядков. За ось первого видимого порядка принимали ствол, выполняющий функцию главной оси-организатора кроны, за оси второго видимого порядка – ветви, отходящие от ствола. Наличие дихазиев (вилок, вильчатых структур) не считали фактором, увеличивающим порядок оси. Исследовали строение ветвей, у которых возраст превышает три года, отношение диаметра ветви в ее основании к диаметру ствола в районе отхождения ветви от ствола превышает 0,3–0,4, при этом ветвь достигает внешнего контура кроны. Ветви с данными характеристиками относили к средним и крупным, а короткоживущие тонкие ветви – к мелким. Строение последних во внимание не принимали. Под ярусом ветвей, отходящих от ствола, понимали совокупность крупных и средних ветвей, развивающихся из близко расположенных почек регулярного возобновления в пределах одного годичного прироста. Устанавливали наличие второго сезонного прироста (Ивановых побегов) в составе годичных побегов, участвующих в построении основных скелетных осей. Выборочно измеряли длины годичных побегов, а в случае второго сезонного прироста (Ивановых побегов) – длину элементарных побегов.

Все особи фотографировали и схематически зарисовывали. Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel 2013, используя непараметрический критерий Манна–Уитни при $p < 0,05$. Анализировали выборки, содержащие не менее 5 членов.

Результаты

Морфометрические характеристики особей

Высота особей – 4–8 м, диаметр на высоте груди – 4–9 см, радиус кроны – 1,5–3 м. Высота прикрепления кроны (высота первой сохранившейся живой ветви от ствола любой толщины) у большинства особей в окнах разного размера и под пологом – 0,5–1,5 м. У отдельных молодых генеративных особей в лесных сообществах нижняя граница кроны располагается на высоте 3–4 м.

Способ нарастания скелетных осей и организация системы основных скелетных осей кроны

Для *Quercus robur* характерно неустойчивое моноподиальное нарастание, т.е. моноподиальное нарастание скелетных осей сменяется на симподиальное, и наоборот. При симподиальном нарастании формируется составная ось – симподий. В зависимости от числа побегов замещения различают монохазий, дихазий (ложная дихотомия) и плейохазий

[Биоморфология растений, 2005]. Терминам «дихазий» и «плейохазий» соответствуют вильчатые структуры с двумя или большим числом осей, замещающих материнский побег [Millet, Bouchard, Edelin, 1998, 1999; Конструктивная организация, 2024]. В случае неоднократного ложно-дихотомического нарастания формируются многочленные дихазии или плейохазии. В зависимости от соотношения длины замещающих побегов различают изотомную и анизотомную систему осей (изотомный или анизотомный дихазий или плейохазий). С учетом способа нарастания основных скелетных осей нами были выделены следующие варианты организации побеговых систем *Quercus robur*.

В а р и а н т 1. Система основных скелетных осей формируется в результате моноподиального или симподиального нарастания с одним побегом замещения. В образовании ствола принимают участие годовичные побеги длиной до 35–40 см, реже побеги длиной менее 20 см. Годичные побеги в составе ветвей имеют длину 20–30 см. Особи *Q. robur* с таким вариантом организации побеговых систем имеют хорошо выраженный ствол, соподчиненные стволу ветви и преобладают в крупных окнах (рис. 2а).

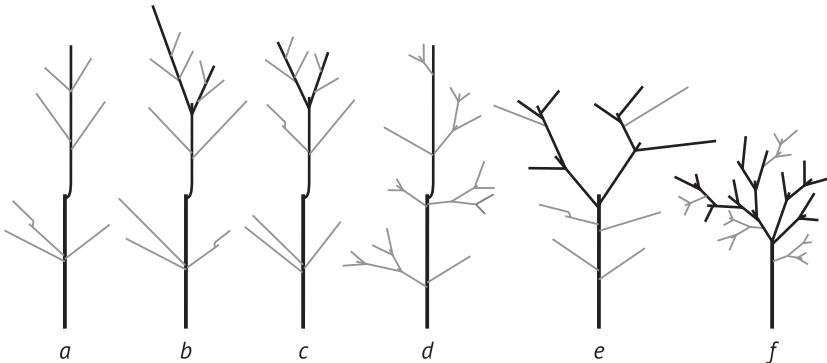


Рис. 2. Схемы вариантов организации систем основных скелетных осей у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*

Черным цветом обозначены способы нарастания ствола, серым цветом – ветвей; черные и серые точки или короткие линии между осями дихазиев показывают отмершие апикальные почки

Fig. 2. Schemes of variants of the organization of the systems of the main skeletal axes in virginal and young generative individuals of *Quercus robur*

The black color indicates the ways of trunk growth, the grey color indicates the ways of branch growth. Black and grey dots or short lines between the axes of dichasia show aborted apical buds

В а р и а н т 2. Основные скелетные оси нарастают в основном моноподиально или симподиально. Единичные раздвоения ствола в случае ложной дихотомии обычно приурочены к верхней части кроны. Формирующиеся в результате этого варианта структуры можно описать как анизотомный или изотомный или дихазий (рис. 2*b*, *c*). При анизотомном ложнодихотомическом нарастании в системе можно выделить ствол и ветвь (рис. 2*b*), однако степень соподчинения ветви стволу выражена слабее, чем в случае варианта 1 (см. рис. 2*a*). Длины годичных побегов и приуроченность к элементам мозаики сходны с вариантом 1.

Изотомные дихазии состоят из двух равнозначных осей (рис. 2*c*). В результате преобладания в росте одной из сестринских осей они нередко в процессе развития преобразуются в анизотомные дихазии.

В а р и а н т 3. Ствол формируется в основном в результате моноподиального или симподиального нарастания с одним побегом замещения. Примерно половина ветвей I и II порядков регулярно раздваиваются и представляют собой изотомные и анизотомные многочленные дихазии (рис. 2*d*). Длины годичных побегов в составе ствола составляют 15–30 см, а в составе ветвей I порядка – 15–20 см. В небольших окнах и под пологом особи с описываемым вариантом организации основных скелетных осей и особи, для ствола и ветвей которых характерны иерархический план организации, произрастают примерно в равных отношениях.

В а р и а н т 4. Ствол часто раздваивается, а ветви образуются в результате моноподиального или симподиального нарастания с одним побегом замещения (рис. 2*e*). В ходе захвата вертикального пространства главная ось (ствол) в конечном итоге утрачивается функционально и морфологически. Такие особи встречаются редко. Она замещается серией изотомных и анизотомных V-образных дихазиев с отдельными дихазиями в форме повернутой буквы L.

В а р и а н т 5. Наиболее редким является вариант строения системы скелетных осей, когда регулярно раздваивается не только ствол, но и 30–50% крупных ветвей. Такая организация побеговой системы отмечена только под пологом леса и в небольших окнах (рис. 2*f*).

Вариант 1 мы отнесли к иерархическому плану организации и обозначили как ИО1. Вариант 2 также был отнесен к иерархическому (ИО1), поскольку ствол за редким исключением сохраняет в системе кроны лидирующее положение, длины годичных приростов, образующих ствол и ветви, соответствуют значениям, приведенным выше. В пределах ИО1 преобладает вариант 2, особенно под пологом и в небольших окнах.

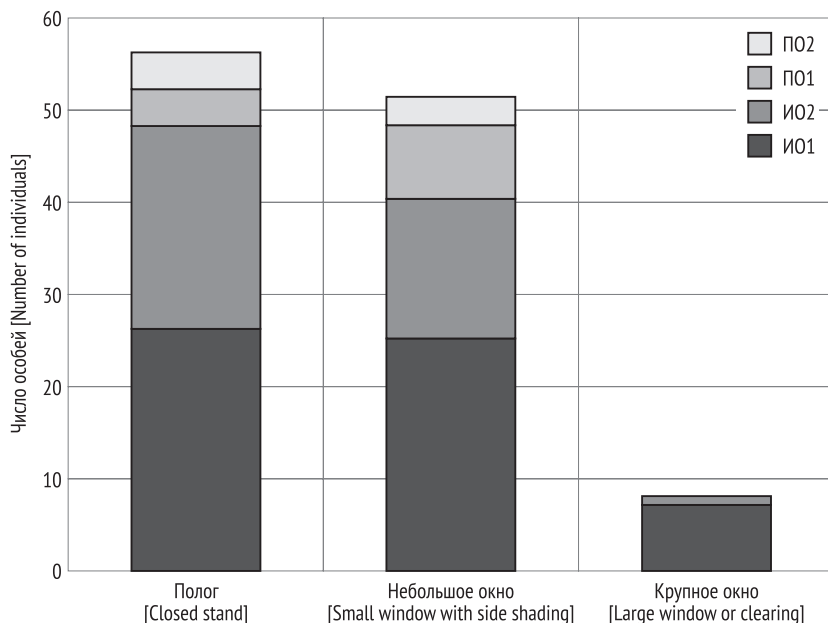


Рис. 3. Распределение виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* по вариантам организации системы основных скелетных осей

ИО1, ИО2, ПО1, ПО2 – варианты организации основных скелетных осей кроны (объяснения в тексте, с. 363–365)

Fig. 3. Distribution of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* by variants of organization of the system of main skeletal axes

Variants of organization of the main skeletal axes of the crown: ИО1 (see fig. 2a, b, c), ИО2 (see fig. 2d), ПО1 (see fig. 2e), ПО2 (see fig. 2f)

Вариант 3 был рассмотрен как условно иерархический, поскольку ствол как лидирующая ось системы сохраняется, хотя организация ветвей соответствует полиархическому плану. Этот вариант был обозначен как ИО2.

Варианты 4 и 5 были отнесены к полиархическому плану организации кроны, т.к. ствол как лидирующая ось в обоих этих вариантах практически не выражен, а в варианте 5 ложнодихотомические системы представляют собой и ветви I порядка. У данных вариантов годовичные побеги, из которых состоят оси между предшествующими и последующими дихазиями, существенно короче, чем у остальных вариантов, особенно если речь идет о ветвях (10–15 см). Образование боковых побегов

на таких осях почти прекращается. Вариант 4 обозначен как ПО1, а вариант 5 – как ПО2. На рис. 3 показано распределение виргинильных и молодых генеративных особей по вариантам организации систем основных скелетных осей.

Направление роста ствола и ветвей от ствола

Результаты исследования показали, что в лесах окрестностей Казани у 7–30% особей ствол отклоняется от ортотропного направления на 25–45°. При этом, если этот угол больше 35°, то ветви на «наружной» стороне ствола растут ортотропно, а на «внутренней» – плагиотропно, по крайней мере, в базальной и медиальной частях.

Для ветвей *Quercus robur* мы описали три основных направления роста: по диагонали косо вверх (восходящие ветви), по горизонтали обычно с дистальным выпрямлением (плагиотропные ветви), и вниз по диагонали после ортотропного или плагиотропного роста (так называемые поникающие ветви) [Стаменов, 2023а, б].

По характеру размещения вдоль ствола ветвей с разным направлением роста мы выделили следующие варианты формирования кроны.

1. Преобладание восходящих ветвей на всем протяжении кроны (рис. 4а).

2. Крона растений дифференцирована на две условные высотные зоны: нижнюю и верхнюю. Нижняя зона состоит из живых и отмерших плагиотропных (рис. 4б) или плагиотропных и «поникающих» (рис. 4с) ветвей. Эту зону мы обозначили как «плагиотропная» или «плагиотропно-поникающая». Верхняя зона состоит из восходящих ветвей, угол отхождения от ствола у которых может уменьшаться по направлению к вершине кроны. Эту зону мы назвали «восходящей».

Проведенные измерения относительной длины восходящей зоны кроны показали, что различия по ее значениям между особями, растущими под пологом, и особями в небольших окнах статистически незначимы ($U_{\text{эмп}} = 430,5$ при $U_{\text{кр}}$ одностороннем = 413). Восходящие ветви занимают более половины кроны по высоте.

3. Преобладание плагиотропных ветвей (рис. 4е) или сочетание плагиотропных и «поникающих» ветвей (рис. 4д).

4. Чередование плагиотропных и восходящих ветвей без выраженной закономерности (рис. 4ф).

В большинстве местообитаний преобладают особи, у которых плагиотропные ветви в нижней части кроны сменяются восходящими в средней и верхней ее частях (рис. 5). Во всех условиях освещения у небольшой доли особей во всех местообитаниях уже самые первые ветви растут косо вверх.

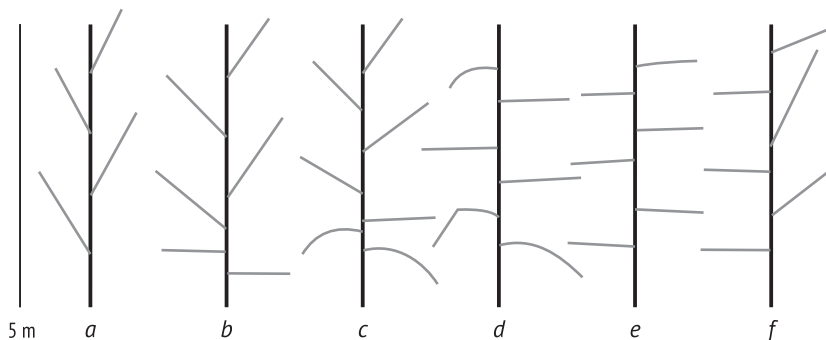


Рис. 4. Направление роста крупных ветвей у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*:
 a – только восходящие ветви; b – плагиотропные ветви сменяются восходящими; c – поникающие ветви сменяются плагиотропными, а затем восходящими; d – плагиотропные и поникающие ветви; e – только плагиотропные ветви; f – плагиотропные ветви перемежаются восходящими
 Черным цветом показан ствол, серым – ветви от ствола

Fig. 4. Direction of growth of large branches in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur*:
 a – only ascending branches; b – plagiotropic branches are replaced by ascending ones; c – drooping branches are replaced by plagiotropic ones, and then by ascending ones; d – plagiotropic and drooping branches; e – only plagiotropic branches; f – plagiotropic branches alternate with ascending ones
 The trunk is shown in black, branches from the trunk are shown in grey

Под пологом и в небольших окнах отмечены все варианты расположения ветвей вдоль ствола. В крупных окнах отмечены только два варианта, однако можно было бы ожидать увеличения числа вариантов при расширении объема выборки. Для подпологового пространства и небольших окон также характерна большая доля особей, на стволе у которых чередуются восходящие и плагиотропные ветви.

В кроне у 13–18% особей отмечены ветви, которые вскоре после начала роста переходят к почти строго ортотропному направлению роста. Образование данных ветвей наиболее характерно для вариантов 1 и 2. Такие ветви частично воспроизводят архитектуру всего ствола. Длина ортотропных ветвей составляет 35–50% (в редких случаях – 70–95%) от высоты всей особи. Как правило, на стволе образуется одна (редко две) ветвь, растущая почти строго вертикально. Ортотропные ветви развиваются преимущественно из боковых почек годичных побегов ствола и не влияют на его план организации.

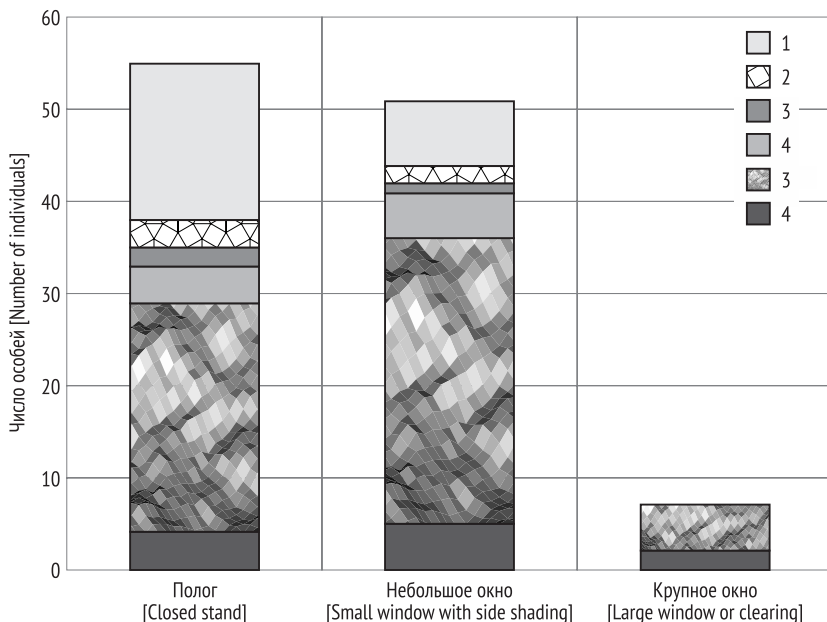


Рис. 5. Распределение виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* по направлению роста ветвей от ствола:

1 – только восходящие ветви; 2 – плагиотропные ветви сменяются восходящими; 3 – поникающие ветви сменяются плагиотропными, а затем восходящими; 4 – плагиотропные и «поникающие» ветви; 5 – только плагиотропные ветви; 6 – плагиотропные ветви перемежаются восходящими

Fig. 5. Distribution of virginal and young generative individuals of *Quercus robur* by the direction of branch growth from the trunk:

1 – only ascending branches; 2 – plagiotropic branches are replaced by ascending ones; 3 – drooping branches are replaced by plagiotropic ones, and then ascending ones; 4 – plagiotropic and “drooping” branches; 5 – only plagiotropic branches; 6 – plagiotropic branches alternate with ascending ones

Интенсивность ветвления ствола

У исследованных особей *Quercus robur* на стволе формируется обычно 4–10 ярусов крупных и средних ветвей. Ярус может быть образован как одной, так и несколькими ветвями. При этом диаметр и длина ветвей увеличивается по мере приближения к апикальной почке материнского годовичного побега на стволе. У некоторых особей ярусы не выражены, поскольку на стволе образуются только мелкие ветви.

По мере улучшения условий освещения уменьшается доля особей, у которых ярусы состоят только из одной ветви (рис. 6). Обращает на себя внимание наличие особи, не образующей ярусы, в небольшом окне и особи с пятью ветвями в ярусе под пологом, а также несколько большая доля особей с тремя ветвями в ярусе под пологом по сравнению с особям в небольших окнах.

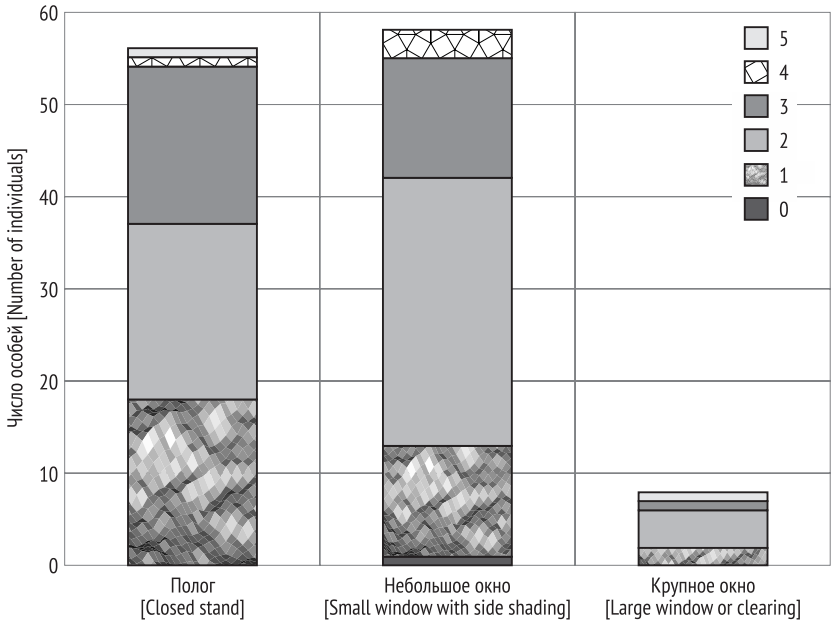


Рис. 6. Максимальное число средних и крупных ветвей в ярусе ветвей от ствола у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*:

0 – на стволе нет ярусов, состоящих из средних и крупных ветвей;
1–5 – максимальное число ветвей в ярусе

Fig. 6. Maximum number of medium and large branches in a tier of branches from the trunk in virginal and young generative individuals of *Quercus robur*:

0 – there are no tiers of medium and large branches on the trunk;
1–5 – maximum number of branches in a tier

Мы рассмотрели строение ярусов, состоящих из 3–5 ветвей. Были выявлены следующие варианты строения ярусов:

1) плейохазий (рис. 7а);

- 2) последовательность ветвей, у которых базальная и срединная части имеют плагитропную ориентацию (рис. 7b);
- 3) последовательность из восходящих ветвей (рис. 7c);
- 4) ложная мутовка с восходящими и плагитропными ветвями (рис. 7d);
- 5) ложная мутовка только с восходящими ветвями (рис. 7e).

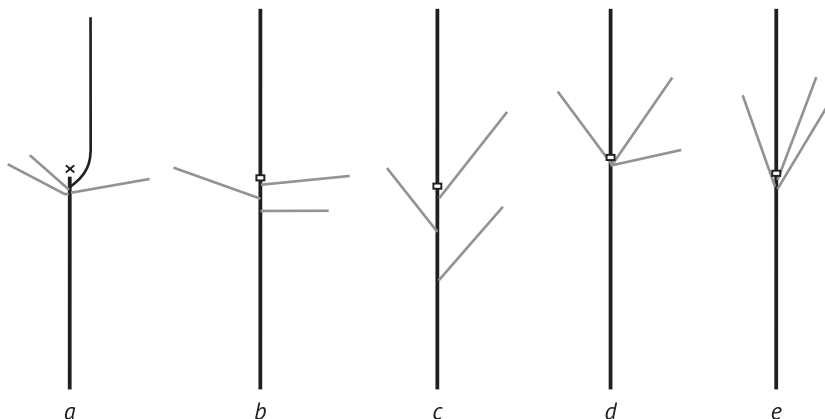


Рис. 7. Схемы строения ярусов ветвей от ствола у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur*:

a – плейохазий; *b* – последовательность ветвей, у которых базальная и срединная части имеют плагитропную ориентацию; *c* – последовательность из восходящих ветвей; *d* – ложная мутовка с восходящими и плагитропными ветвями; *e* – ложная мутовка только с восходящими ветвями

Черным цветом показан ствол, серым – ветви от ствола; белые прямоугольники показывают границу между годичными побегам ствола

Fig. 7. Schemes of structure of the tiers of branches from the trunk in virginal and young generative individuals of *Quercus robur*:

a – pleiochasium; *b* – sequence of branches in which the basal and middle parts have a plagiotropic orientation; *c* – sequence of ascending branches; *d* – false whorl with ascending and plagiotropic branches; *e* – false whorl with only ascending branches

The trunk is shown in black, branches from the trunk are shown in grey; the white rectangles show the border between the annual shoots within the trunk

Под пологом примерно в равных соотношениях представлены особи, ярусы ветвей у которых принадлежат к вариантам 1, 2 и 4. В то же время в окнах примерно у 60% особей 3–5-побеговые ярусы соответствуют

варианту 5, а у 30% особей – варианту 3. Остальные варианты представлены у 10% особей.

Было установлено, что по мере ухудшения условий освещения у *Quercus robur* уменьшается число мощных ярусов в составе кроны. Так, в окнах доля особей *Q. robur*, все ярусы которых содержат не менее двух ветвей, составляет около 12%, а под пологом – всего 2%.

Обсуждение

Результаты исследования показали, что у большинства исследованных особей сохраняются соподчиненные отношения между стволом и ветвями, а структуры на основе ди- и плейохазиев, нарушающие соподчиненность между основными осями, образуются редко.

При затенении растений, которое наблюдается в лесных сообществах, ствол начинает постоянно раздваиваться. Усиление полиархического плана организации объясняют преимуществами в освоении ресурсов при росте в гетерогенной среде [Kawamura, 2010] и позднесукцессионной природой вида [Millet, Bouchard, Édelin, 1999]. Мы полагаем, что под пологом леса полиархические структуры выполняют адаптивную функцию за счет вывода боковых фрагментов в небольшие пятна световой мозаики.

Однако образование у молодых особей *Q. robur* в системе ветви от ствола ложнодихотомических структур с одновременным ослаблением ветвления и уменьшением длины годичных побегов свидетельствует о преждевременном старении ветви в неблагоприятных световых условиях. Такие структуры у деревьев, растущих на открытых пространствах при полном освещении, массово наблюдаются на более поздних этапах онтоморфогенеза [Raimbault, Tanguy, 1993].

Отношения между основными осями в кроне дерева определяются не только планом организации, но и характером отхождения ветвей от ствола. Направление роста крупных ветвей является интегральным проявлением стратегии приспособления к световому режиму сообщества и корреляций между стволом и ветвями [Ричардс, 1961; Серебряков, 1962; Raimbault, Tanguy, 1993; Verdu, Climent, 2007]. При достаточном количестве света крона деревьев состоит преимущественно из восходящих ветвей. В условиях затенения ветви могут расти как вверх по диагонали [Verdu, Climent, 2007], в направлении более освещенных ярусов сообщества, так и по горизонтали [Ричардс, 1961; Мазуренко, Хохряков, 1991; Millet, Bouchard, Edelin, 1998].

Ранее, для сообществ бассейна верховьев р. Ока и среднего течения р. Дон, нами было показано, что в оптимальных световых условиях и при хорошей защищенности от ветров для *Quercus robur* наиболее

распространенным является косое, вверх по диагонали (вплоть до ортотропного), направление роста ветвей, в первую очередь, крупных [Стаменов, 2020, 2023а]. В сообществах надпойменных террас р. Волги в окрестностях Казани восходящие ветви также играют значимую роль в сложении кроны особей *Q. robur*, произрастающих во всех элементах мозаики. Плагитропные ветви ни в одном из вариантов освещения не являются главным компонентом системы ветвей в кроне, но в сочетании с восходящими ветвями они вносят существенный вклад в освоение горизонтального пространства у тех особей *Q. robur*, которые произрастают под пологом. Однако и в этих условиях часть плагитропных ветвей выпрямляется в дистальной части. Вероятно, это связано с тем, что в процессе роста ветвь выходит за пределы затененного участка полога. Следует отметить, что у *Q. robur* даже при сильном затенении часть ветвей выносит фотосинтетический аппарат вверх, что, возможно, обусловлено высоким светолюбием этого вида по сравнению с другими широколиственными аборигенными видами [Евстигнеев, Короткова, 2019].

Более редкими реакциями на затенение выступают рост ветвей вниз к земле и отклонение ствола от ортотропного роста. При этом в условиях южной лесостепи и в степной зоне [Стаменов, 2023а, б] особи, у которых наклонен ствол и нарушена симметричность в расположении крупных ветвей, а также особи, у которых ветви «поникают», распространены шире и произрастают не только под пологом леса, но и на открытых пространствах. Для жизненной формы дерева в оптимальных условиях характерно ортотропное направление роста главной оси [Серебряков, 1962; Иванова, Мазуренко, 2013]. Можно предположить, что у *Q. robur* существенное отклонение ствола от ортотропного направления роста и образование поникающих ветвей свидетельствует об угнетенном состоянии растений, вызванном теми или иными неблагоприятными условиями произрастания.

Интенсивность и регулярность ветвления ствола отражают условия произрастания особи. В лесах окрестностей Казани усиление ветвления ствола *Q. robur* на улучшение условий освещения заключается в том, что в более освещенных местообитаниях снижается число особей, ярус которых образован только одной крупной ветвью. Таким образом, при смене светового режима изменяется число сильных боковых побегов, что соответствует реакции различных видов деревьев на уменьшение или увеличение количества доступной радиации [Charles-Dominique, Edelin, Bouchard, 2010; Антонова, Шаровкина, 2011]. Отмечены также факты образования ярусов с большим числом ветвей в менее благоприятных условиях освещения, что на первый взгляд может казаться противоречием. Однако анализ структуры яруса, состоящего из 3–5 ветвей,

показывает существенные различия между ярусами, образующимися под пологом и в небольших окнах. При затенении большую роль в организации яруса играют такие ветви, которые длительно нарастают плагиотропно. А в окнах преобладают ярусы из восходящих ветвей, кроме того, с более высокой частотой, чем под пологом, распускается «кольцо» из субапикальных почек, формируя ложную мутовку. В результате у особи, растущей в окне, образуется более мощный и зачастую «плотный» ярус, чем под пологом. Таким образом, иллюстрируется факт того, что экологические условия влияют не только на количественные, но и на качественные характеристики побеговых систем.

Можно обратить внимание, что в каждом элементе мозаики древостоя, включая подпологовые парцеллы, особи *Quercus robur* способны реализовать несколько вариантов конструкции. В этом проявляется одно из фундаментальных свойств индивидуального развития растений – морфологическая поливариантность онтогенеза [Жукова, Комаров, 1990].

Заключение

В различных элементах горизонтальной мозаики сосняков надпойменных террас Волги в Западном Предкамье виргинильные и молодые генеративные особи *Q. robur* реализуют преимущественно иерархический план организации кроны с отдельными полиархическими элементами. Существенное усиление полиархического плана, проявляющееся в виде формирования системы коротких ложнодихотомически нарастающих систем побегов, наблюдается в затененных подпологовых местообитаниях.

У большинства исследованных особей крупные ветви от ствола растут косо вверх. В затененных парцеллах лесных сообществ в кроне могут сочетаться плагиотропные, восходящие и растущие вниз к земле ветви, либо преобладать ветви с плагиотропным или «поникающим» направлением роста. У отдельных особей под пологом ствол отклоняется от ортотропного направления роста, зачастую переходя к росту в плагиотропном направлении, в том числе с изменением симметрии расположения ветвей.

Наиболее выраженными реакциями на сильное затенение у молодых особей *Q. robur* выступают массовое формирование полиархических элементов в кроне и увеличение доли плагиотропных ветвей и ветвей, растущих вниз к земле.

В состав яруса ветвей, отходящих от ствола, может входить от одной до пяти средних и крупных ветвей. По мере улучшения условий освещения снижается число особей, ярус которых состоит только из одной ветви. Также под пологом и в окнах различается структура ярусов ветвей.

Библиографический список / References

Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2011. № 4. С. 52–62. [Antonova I.S., Sharovkina M.M. Some structural features of shoot systems and crowns of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. on the continental climate under different biotope conditions. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*. 2011. No 4. Pp. 52–62. (In Rus.)]

Биоморфология растений (иллюстрированный словарь) / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. М., 2005. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. *Biomorfologiya rasteniy* [Biomorphology of plants]. Illustrated glossary. Moscow, 2005.]

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. [Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost [Eastern European forests: Holocene history and modernity] Moscow, 2004.]

Евстигнеев О.И., Короткова Н.В. Особенности развития подроста деревьев в восточноевропейских лесах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Vol. 4 (2). Pp. 31–53. DOI: 10.21685/2500-0578-2019-2-3 [Evstigneev O.I., Korotkova N.V. Features of undergrowth development in eastern european forests. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2019. Vol. 4 (2). Pp. 31–53. (In Rus.)]

Иванова А.В., Мазуренко М.Т. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 8. С. 1014–1030. [Ivanova A.V., Mazurenko M.T. Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (Fagaceae) in Samara region. *Botanicheskii Zhurnal*. 2013. Vol. 98. No 8. Pp. 1014–1030. (In Rus.)]

Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 4. С. 450–461. [Zhukova L.A., Komarov A.S. Polyvariance of ontogenesis and plant cenopopulation dynamics. *Biology Bulletin Review*. 1990. Vol. 51. No 4. Pp. 450–461. (In Rus.)]

Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth. // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 3. С. 257–283. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283 [Kostina M.V., Varabanshchikova N.S., Abakarova S.G. Constructive organization of *Betula pendula* Roth. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 3. Pp. 257–283. (In Rus.). DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283]

Конструктивная организация крон деревьев средней полосы Европейской России / М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова, О.И. Недосеко, М.Н. Стаменов // Ботанический журнал. 2024. В печати [Constructive organization of tree crowns in the Central Zone of European Russia. *Botanicheskii Zhurnal*. 2024. In print. (In Rus.)]

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52. № 3. С. 409–421. [Mazurenko M.T., Khokhriakov A.P. Clases of tree metameres. *Biology Bulletin Reviews*. 1991. Vol. 52. No. 3. Pp. 409–421. (In Rus.)]

Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 2. С. 144–152. DOI: 10.31857/S0002332920020058 [Osmanova G.O., Zhivotovskiy L.A. Ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Izvestiia RAN. Seriya biologicheskaya*. 2020. No. 2. Pp. 144–152. (In Rus.)]

Пуряев А.С., Зарипов И.Н., Петров В.А. Дубравы Среднего Поволжья: состояние, воспроизводство и сохранение // Лесохозяйственная информация. 2019. № 3. С. 190–198. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2019.3.16 [Purjaev A.S., Zaripov I.N., Petrov V.A. Mid-Volga oak woods: Condition, regeneration and conservation. *Forestry Information*. 2019. No. 3. Pp. 190–198. (In Rus.)]

Ричардс П. Тропический дождевой лес. М., 1961. [Richards P. *Tropicheskiy dozhdovoy les* [The tropical rain forest. An ecological study]. Transl. from English. Moscow, 1961.]

Салахов Н.В., Архипова Н.С. Растительный мир Республики Татарстан: учебно-методическое пособие. Казань, 2013. [Salakhov N.V., Arkhipova N.S. *Rastitelnyi mir Respubliki Tatarstan* [The plant world of the Republic of Tatarstan]. The teaching aids. Kazan, 2013.]

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. [Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow, 1962.]

Стаменов М.Н. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. XIV. № 1. С. 66–90. DOI: 10.24411/2072-8816-2020-10066 [Stamenov M.N. Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in phytocenoses of the Upper and Middle Oka river. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2020. Vol. XIV. No. 1. Pp. 66–90. (In Rus.). DOI: 10.24411/2072-8816-2020-10066]

Стаменов М.Н. Архитектурная единица у молодых особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных лесах южной лесостепи Воронежской области // Социально-экологические технологии. 2023а. Т. 13. № 2. С. 186–219. DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219 [Stamenov M.N. Architectural unit in young individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and isular forests of the Southern forest-steppe of Voronezh region. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 2. Pp. 186–219. (In Rus.). DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219]

Стаменов М.Н. Архитектура кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. на юго-восточной границе ареала (на примере Волгоградской области) // Вопросы степеведения. 2023б. № 4. С. 90–105. DOI: 10.24412/2712-8628-2023-4-90-105 [Stamenov M.N. Crown architecture in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. on the southeast border of its area (On the example of the Volgograd region). *Steppe Science*. 2023. No. 4. Pp. 90–105. (In Rus.)]

Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник. М., 2003. [Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V. *Selektiya i reproduksiya lesnykh drevesnykh porod* [Breeding and reproduction of forest tree species]. The textbook for high schools. Moscow, 2003.]

Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub in Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany*. 2010. Vol. 105. Pp. 205–220. DOI: 10.1093/aob/mcp273

Édelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. *L'Arbre : Biologie et Développement : Proceedings of the Naturalia Monspeliensia*. Montpellier, 1991. Pp. 127–154.

Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: An overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. No. 1 (2). Pp. 1–31. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1

Kawamura K. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts. *Ecological Research*. 2010. Vol. 25. Pp. 733–744. DOI: 10.1007/s11284-009-0688-0.

Millet J., Bouchard A., Édelin C. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. *Canadian Journal of Botany*. 1998. Vol. 76. Pp. 2100–2118.

Millet J., Bouchard A., Édelin C. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Écoscience*. 1999. Vol. 6. No. 2. Pp. 187–203.

Raimbault P., Tanguy M. La gestion des arbres d'ornement. 1re partie : Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne. *Revue forestière française*. 1993. Vol. 25. No. 2. Pp. 97–117.

Verdu M., Climent J. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (Sapindaceae). *American Journal of Botany*. 2007. Vol. 94. No. 8. Pp. 1316–1320.

Статья поступила в редакцию 19.04.2024, принята к публикации 09.06.2024
The article was received on 19.04.2024, accepted for publication 09.06.2024

Сведения об авторе / About the author

Стаменов Мирослав Найчев – кандидат биологических наук; младший научный сотрудник лаборатории исследования экосистем, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, г. Тольятти, Самарская обл.

Miroslav N. Stamenov – PhD in Biology; junior researcher at the Laboratory of Ecosystem Research, Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS – Branch of the Samara Feral Research Center of RAS, Togliatti, Samara region, Russian Federation

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-2500-7925>

E-mail: msslv-eiksb@inbox.ru

Оригинальное исследование

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-376-390

УДК 612.821.7

А.Н. Пучкова, Е.О. Гандина, О.Н. Ткаченко

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
117485 г. Москва, Российская Федерация

Индивидуальная стабильность архитектуры дневного сна у людей без нарушений сна

В современном обществе распространена проблема недостатка сна, что негативно сказывается на здоровье и когнитивных функциях. Для снижения его влияния и оптимизации работоспособности предлагается короткий дневной сон. Однако мало изучена индивидуальная стабильность структуры дневного сна, необходимая для выработки рекомендаций. В данной работе исследовали стабильность архитектуры дневного сна на фоне ограниченного ночного сна у студентов медицинских специальностей. 44 испытуемых участвовали в трех опытах с одинаковыми требованиями и схемой проведения: спали днем в течение 90 минут. В 129 записях из 132 достигнуто засыпание, в 88 – третья стадия сна, в 43 – парадоксальный сон. Показана выраженная стабильность (коэффициент внутригрупповой корреляции более 0,6) продолжительности первой и второй стадий сна, продолжительности сна и количества пробуждений. Параметры третьей стадии сна и парадоксального сна были нестабильны. Можно выделить подгруппы со стабильным и нестабильным засыпанием; для группы со стабильным засыпанием также стабильна доля времени пробуждений во время сна. На основе этих данных можно говорить о выработке

© Пучкова А.Н., Гандина Е.О., Ткаченко О.Н., 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



рекомендаций по оптимальной индивидуальной продолжительности дневного сна, которая будет включать только первую и вторую стадии сна для наилучшего самочувствия после пробуждения.

Ключевые слова: дневной сон, структура сна, полисомнография, депривация сна, стабильность сна

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации на 2024–2026 годы № 1021062411635-8-3.1.4.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Пучкова А.Н., Гандина Е.О., Ткаченко О.Н. Индивидуальная стабильность архитектуры дневного сна у людей без нарушений сна // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 3. С. 376–390. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-376-390

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-376-390

A.N. Puchkova, O.N. Tkachenko, E.O. Gandina

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology,
Russian Academy of Science,
Moscow, 117485, Russian Federation

Individual stability of daytime sleep structure in subjects without sleep disorders

In modern society, sleep deprivation is a common problem, which has a negative impact on health and cognitive functions. To reduce its impact and optimize performance, a short daytime nap is suggested. However, individual stability of the daytime sleep structure, which is necessary for developing recommendations, has been poorly studied. In the study, we investigated the stability of daytime sleep architecture after reduced nighttime sleep in medical students. 44 subjects napped three times during the day in a 90-minute period. In 129 out of 132 recordings, falling asleep was achieved, in 88 – the third stage of sleep, in 43 – paradoxical

sleep. A pronounced stability (intra-class correlation coefficient over 0.6) of the duration of the first and second stages of sleep, sleep duration and the number of awakenings was shown. The parameters of the third stage of sleep and paradoxical sleep were unstable. Subgroups with stable and unstable sleep latencies can be distinguished, and for the group with stable sleep latency, the proportion of awake time after sleep onset is also stable. Based on these data, we can talk about developing recommendations for the optimal individual duration of daytime sleep, which should include only the first and second stages of sleep for optimal results after awakening.

Key words: sleep nap, sleep structure, polysomnography, sleep deprivation, sleep stability

Acknowledgements. The study was carried out as part of the state-commissioned assignment of Ministry of Education and Science of the Russian Federation for 2024–2026 № 1021062411635-8-3.1.4.

CITATION: Puchkova A.N., Tkachenko O.N., Gandina E.O. Individual stability of daytime sleep structure in subjects without sleep disorders. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 3. Pp. 376–390. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-376-390

Введение

В современном обществе, особенно в мегаполисах, многие люди регулярно подвергаются влиянию хронической депривации сна. В России жители многих регионов в среднем спят меньше рекомендуемых значений (<https://trashbox.ru/link/2021-08-27-amazfit-sleep-study-russians>). Многочисленные исследования демонстрируют, что недостаток сна имеет широкий диапазон негативных эффектов: он плохо влияет на уровень бдительности [Hudson, VanDongen, Honn, 2020], объем рабочей памяти, скорость реакции и другие исполнительные функции [Dinges, Kribbs, 1991], негативно сказывается на эмоциональной сфере как в краткосрочной, так и в долгосрочной перспективе [Palmer et al., 2024]. Для учащихся вузов низкая длительность ночного сна и дневная сонливость являются широко распространенной проблемой и негативно сказываются на самочувствии [Putilov et al., 2023] и успеваемости [Seoane et al., 2020]. Депривация сна значительно ухудшает профессиональные навыки у работников ответственных профессий [Whelehan, McCarrick, Ridgway, 2020].

Одной из групп, отмечающих низкое качество сна и наличие проблем со сном, являются студенты высших учебных учреждений. В их случае проблемы со сном могут негативно сказываться как на самочувствии,

так и на успеваемости [Seoane et al., 2020; Оценка качества сна..., 2022; Putilov et al., 2023; Хроническая усталость..., 2023].

Кратковременный, от 20 минут до часа, дневной сон рекомендуется в ряде исследований для компенсации эффектов депривации сна, оптимизации физической работоспособности и когнитивных функций и улучшения работоспособности во второй половине дня, хотя его эффективность значительно индивидуально варьирует [Пучкова, Ткаченко, Дорохов, 2016; Botonis, Koutouvakis, Toubekis, 2021; Dutheil et al., 2021; Farhadian et al., 2021].

При этом свойства и структура дневного сна, его потенциальные отличия от продолжительного ночного сна остаются недостаточно изученными. В нормальном ночном сне человек проходит несколько циклов сна, каждый из которых включает все стадии, от самой поверхностной первой до глубокого сна (третья стадия) и стадии парадоксального сна (сон с быстрыми движениями глаз) [Ковальзон, 2012]. В отличие от него, в дневном сне, в зависимости от его длительности и индивидуальных особенностей, более глубокие стадии сна и сон с быстрыми движениями глаз могут и не наступить [Fushimi, Hayashi, 2008; Gander et al., 2010].

Исследования показывают, что характеристики ночного сна достаточно индивидуально стабильны и в отсутствие значительных внешних воздействий во многом сохраняются от ночи к ночи [Saint-Maurice et al., 2023; Mullins et al., 2024; Shi et al., 2024], в том числе и у детей [Perkinson-Gloor et al., 2015] или пациентов с апноэ во сне [Poon et al., 2019]. Электроэнцефалографическая картина сна человека стабильна и индивидуальна [DeGennaro et al., 2005; Buckelmüller et al., 2006; Tucker, Dinges, VanDongen, 2007]. К сожалению, в этом аспекте дневной сон остается значительно менее изученным. Теоретически, он более подвержен влиянию различных внешних факторов, действующих в течение дня.

Учитывая потенциальную пользу дневного сна для восстановления работоспособности и индивидуальную вариабельность склонности к нему и его эффективности, требуется больше исследований стабильности его характеристик. Целью данной работы, таким образом, являлось получение новых данных об индивидуальной стабильности показателей дневного сна, а также восприятию воздействия дневного сна. Задачи исследования включали сбор и анализ данных о субъективном самочувствии, ряде индивидуальных характеристик и структуре дневного сна. Исследование проводилось с участием студентов медицинских специальностей, испытывающих высокие когнитивные нагрузки и часто сталкивающихся с проблемой недостаточного сна.

Методика

В исследовании приняли участие 44 участника: 23 юноши и 21 девушка (средний возраст $19,3 \pm 1,4$ года), студенты медицинских специальностей. Эксперименты проводились в будние дни в течение учебного года, с 12 до 16 часов. К участию допускались испытуемые без психиатрических и неврологических расстройств, у которых за последние полгода не было травм головы.

Испытуемые были информированы о процедуре эксперимента и подписывали информированное согласие перед участием. Каждый человек участвовал в трех опытах с одинаковыми требованиями и схемой проведения.

В среднем между опытами проходило 16,8 дней (от 3 до 56). Перед началом опыта испытуемые сообщали длительность ночного сна накануне, единожды они предоставляли данные об обычном времени отхода ко сну и пробуждения в будние и выходные дни. Участников просили накануне ночью спать не более 4–5 часов, не принимать алкоголь за сутки до опыта и кофеин-содержащие напитки в день опыта.

В ходе опыта испытуемому давали инструкцию расслабленно лежать на кушетке с закрытыми глазами в течение 90 минут после выключения света, не препятствуя засыпанию. Экспериментальная комната была оборудована шумоизоляцией, в помещении поддерживалась температура 22 °С. Регистрировали: электроэнцефалография от 19 отведений по стандартной системе 10–20, электрокардиография с подключичной ямки, вертикальная и горизонтальная электроокулография, электромиография от подъязычной мышцы на усилитель NVX 36 (Medical computer systems, г. Зеленоград).

Стадирование сна проводилось в соответствии с критериями Американской ассоциации медицины сна (AASM 2013). Измеряемые параметры сна включали следующее: время наступления первой и второй стадий сна (латентность N1 и N2, задремывание и полноценное засыпание соответственно), суммарная продолжительность каждой из стадий сна и бодрствования за всю запись, общее время сна (время от наступления первого засыпания до последнего пробуждения или конца записи, если испытуемый не проснулся), количество пробуждений (окруженных сном периодов бодрствования), доля бодрствования в периоде сна (отношение суммарного времени пробуждений, окруженных сном, к суммарному времени сна). Для статистического анализа данных использовался пакет StatSoft Statistica 10.

Результаты

Из проведенных 132 записей засыпания не наблюдалось в трех, и они были исключены из анализа. Поскольку распределение продолжительностей тех или иных параметров сна для рассматриваемой выборки значительно отличалось от нормального, для сравнения использовали непараметрические критерии.

Значимые различия по полу были обнаружены только для двух связанных между собой характеристик дневного сна: времени наступления 2-й стадии сна и ее длительности. У юношей она в среднем наступала позже и длилась значительно меньше (табл. 1). В результате юноши спали в выделенный период меньше. Также следует отметить, что юноши отличались менее стабильными от опыта к опыту показателями длительности сна накануне, ряд из них не все время соблюдал рекомендацию не спать более 5 часов. Однако корреляционный анализ показал, что ни один из параметров дневного сна напрямую не коррелировал с продолжительностью сна накануне.

Несмотря на большую продолжительность периода, выделенного для сна, более глубоких стадий достигали не всегда: из 129 записей стадия N3 отмечалась в 88, а сон с быстрыми движениями глаз – в 43. Большинство испытуемых не просыпались сами: в последнюю минуту бодрствования наблюдалось только в 40 записях.

Для оценки стабильности параметров дневного сна использовался коэффициент внутригрупповой корреляции (KBK, ICC) [Liljequist, Elfving, Skavberg Roaldsen, 2019], который применялся и в других работах в этой области [Gander et al., 2010]. В данном случае, в соответствии с дизайном исследования, для коэффициента внутригрупповой корреляции использовалась двусторонняя смешанная модель, которая предполагает, что сон оценивался во всех случаях одним и тем же экспертом (фиксированный фактор), индивидуальная вариабельность структуры сна учитывалась и считалась случайным фактором. Коэффициент вычисляли для абсолютного согласия, поскольку нас интересовала стабильность абсолютных величин метрик дневного сна. В таком случае высокий коэффициент внутригрупповой корреляции указывает на близость параметров в разные опыты у одного и того же человека, что свидетельствует о стабильности сна. Отрицательные значения указывают на отсутствие стабильности данного параметра. Поскольку в данном исследовании каждый участник спал три раза, то коэффициент вычисляли по всем трем точкам, и его можно считать более надежным, чем случай с двумя измерениями.

Таблица 1

**Показатели сна в исследованной выборке (медиана, нижняя и верхняя квартили)
[Sleep indicators in the studied sample (median, lower and upper quartiles)]**

	Юноши [Young men]	Девушки [Young ladies]	Вся выборка [The entire sample]	Тест Манна–Уитни [Mann–Whitney test]	
				<i>z</i>	<i>p</i>
Обычная длительность сна в будни, ч [Average sleep duration on weekdays, h]	7,0 (5,8–7,3)	6,7 (6,0–7,8)	6,8 (6,0–7,5)	–0,64	0,52
Обычная длительность сна в выходные, ч [Average sleep duration on weekends, h]	8,3 (6,8–10,0)	9,0 (8,0–9,5)	9,0 (7,5–9,7)	–1,11	0,27
Длительность сна накануне, ч [Duration of sleep the night before, h]	5,5 (4,8-7,0)	5,0 (4,5-5,5)	5,0 (4,5-6,5)	0,99	0,32
Разброс во времени сна накануне, ч [Variation in sleep time the night before, h]	1,5 (0,6-3,0)	0,8 (0,5-1,3)	1,0 (0,5-2,1)	2,34	0,02
Разброс латентности N2 в опыте, мин [N2 latency spread in the experiment, min]	26,0 (18,0-60,0)	23,0 (13,0-32,0)	25,0 (17,5-39,5)	1,16	0,24
<i>Характеристики дневного сна [Characteristics of daytime nap]</i>					
Латентность N1, мин [N1 latency, min]	6,5 (2,5-14,0)	5,5 (1,5–8,5)	6,0 (2,5-11,3)	1,15	0,25
Латентность N2, мин [N2 latency, min]	16,0 (9,5–30,5)	11,0 (7,0–15,5)	12,8 (8,0-22,8)	2,48	0,01
Общее время бодрствования, мин [Total time awake, min]	21,5 (10,0–37,0)	10,0 (5,0–29,0)	16,5 (7,3-33,3)	1,56	0,12

Общая длительность N1, мин [N1 total duration, min]	12,0 (8,5–18,0)	12,5 (8,0–21,5)	12,5 (8,5–19,0)	–0,33	0,74
Общая длительность N2, мин [N2 total duration, min]	23,0 (17,0–34,0)	35,5 (21,5–44,0)	27,8 (18,5–42,5)	–2,02	0,04
Общая длительность N3, мин [N3 total duration, min]	15,0 (0,0–28,5)	8,5 (0,0–20,0)	9,8 (0,0–25,8)	0,90	0,37
Общая длительность сна с быстрыми движениями глаз, мин [Total REM sleep duration, min]	0,0 (0,0–6,0)	0,0 (0,0–6,5)	0,0 (0,0–6,3)	–0,19	0,85
Общее время сна, мин [Total sleep time, min]	66,0 (51,0–79,0)	76,5 (58,0–79,0)	72,3 (55,0–81,0)	–0,89	0,37
Доля бодрствования в периоде сна, % [Proportion of wakefulness in the sleep period, %]	8,9 (1,2–19,0)	4,7 (1,2–9,4)	5,0 (1,2–15,2)	1,60	0,11
Количество пробуждений [Number of awakenings]	3,0 (2,0–6,0)	3,0 (1,0–5,0)	3,0 (1,5–5,0)	1,19	0,24

Примечание. Обычная длительность сна и длительность сна накануне определялись по опроснику. Полужирным выделены показатели, где различия по полу были значимы.

[Note. Typical sleep duration and sleep duration the night before were determined by questionnaire. The parameters where differences by sex were significant are highlighted in bold.]

Помимо вычисления коэффициента внутригрупповой корреляции для всех испытуемых, мы разделили их на две подгруппы по признаку стабильности засыпания. Переход к N1 сна достаточно легко обратим и отражает только начало засыпания, и использовался переход к N2 как полноценному сну. Для каждого участника была получена разность между максимальной и минимальной латентностью N2, и верхняя квартиль выборки (11 человек) была выделена как «нестабильная» группа. В нее вошли участники с разбросом латентности N2 не менее 40 минут, что достаточно значительно при общей продолжительности опыта 90 минут.

Для всей выборки достаточно стабильными (коэффициент внутригрупповой корреляции от 0,6 до 0,8) были общее время сна, количество пробуждений и длительности N1 и N2 (табл. 2). Для подгруппы со стабильным засыпанием ожидаемо стабильны были характеристики латентности N1 (коэффициент внутригрупповой корреляции 0,77) и N2 (коэффициент внутригрупповой корреляции 0,83). Общее время сна, длительность N2, доля бодрствования и количество пробуждений также были достаточно стабильны, а длительность N1 была немного менее стабильной, чем в общем по выборке (коэффициент внутригрупповой корреляции 0,57).

Представляют интерес подгруппы «нестабильное засыпание», для которой общая длительность N1 была высоко стабильной (коэффициент внутригрупповой корреляции 0,88), а N2 – достаточно стабильной (коэффициент внутригрупповой корреляции 0,73). Высокий коэффициент внутригрупповой корреляции общей длительности сна с быстрыми движениями глаз, скорее всего, случаен или высокоиндивидуален, на что указывает большой диапазон доверительных интервалов (см. табл. 2).

Обсуждение

В проведенном исследовании мы рассматривали структуру продолжительного дневного сна на фоне ограниченного сна накануне. Депривация сна проявлялась в быстром засыпании: стадия N1 в среднем наступала за 6 минут, а стадия N2 – менее чем за 13 минут. Большинство испытуемых достигался и был достаточно выражен глубокий сон N3. Некоторые испытуемые после N3 даже переходили к парадоксальному сну. В случае низкого давления сна следует не развитие полноценного цикла сна, а отсутствие засыпания либо поверхностный сон и спонтанное пробуждение, что было характерно для небольшого числа испытуемых.

Таблица 2

**Внутригрупповые коэффициенты корреляции и 95-процентные доверительные интервалы
коэффициентов для параметров дневного сна**
[Intragroup correlation coefficients and 95% confidence intervals of coefficients for daytime sleep parameters]

	Вся группа [The whole group]	Стабильное засыпание [Stable falling asleep]	Нестабильное засыпание [Unstable falling asleep]
Латентность N1 [N1 Latency]	0,45 (0,11–0,67)	0,77 (0,59–0,88)	–0,47 (–2,0–0,49)
Латентность N2 [N2 Latency]	0,47 (0,13–0,69)	0,83 (0,69–0,91)	–2,64 (–14,52–0,05)
Общая длительность N1 [N1 Total duration]	0,69 (0,49–0,82)	0,57 (0,23–0,77)	0,88 (0,67–0,97)
Общая длительность N2 [N2 Total duration]	0,74 (0,55–0,85)	0,74 (0,48–0,87)	0,73 (0,22–0,92)
Общая длительность N3 [N3 Total duration]	0,40 (0,02–0,65)	0,52 (0,16–0,75)	–0,37 (–3,40–0,63)
Общая длительность сна с быстрыми движениями глаз [Total REM sleep duration]	0,34 (–0,10–0,62)	0,27 (–0,32–0,63)	0,61 (–0,14–0,89)
Общее время сна [Total sleep time]	0,65 (0,44–0,80)	0,70 (0,46–0,84)	0,51 (–0,48–0,86)
Доля бодрствования, % [Proportion of wakefulness, %]	0,58 (0,31–0,76)	0,63 (0,33–0,80)	0,28 (–1,30–0,78)
Количество пробуждений [Number of awakenings]	0,66 (0,44–0,80)	0,71 (0,49–0,85)	–0,22 (–2,75–0,66)

Примечание. В группу «стабильное засыпание» включены 75% испытуемых, у которых разброс наступления N2 в опытах составил менее 40 минут. Полу жирным выделены параметры сна с быстрыми движениями глаз больше 0,6 (корреляция выражена).

[Note. The group “stable sleep onset” includes 75% of subjects with the spread of N2 onset in the experiments less than 40 minutes. The parameters of ICC greater than 0.6 (correlation is pronounced) are highlighted in bold.]

Среди заснувших индивидуальную стабильность демонстрируют продолжительности первой и второй стадий сна, а также общее время сна и количество пробуждений, что отличает дневной сон от ночного, где наиболее стабильными индивидуальными характеристиками являются параметры глубокого сна (N3) [Gander et al., 2010; Mullins et al., 2024]. Продолжительность третьей стадии сна и парадоксального сна высоко вариабельны от записи к записи. Также можно отметить разделение выборки на достаточно ярко выраженных «стабильных» и «нестабильных» по признаку длительности засыпания.

Полученные данные позволяют дать более объективную оценку внутри- и межиндивидуальным характеристикам дневного сна испытуемых. На основе полученной картины можно дать более обоснованные рекомендации дневного сна как метода восстановления работоспособности. Так, можно видеть, что чаще всего у испытуемых с депривацией сна за время эксперимента успевал развиваться глубокий сон, который влечет за собой т.н. инерцию сна: снижение работоспособности на протяжении часа и более после пробуждения. Не все испытуемые демонстрируют стабильную архитектуру сна от эксперимента к эксперименту, у некоторых засыпание так и не наступало в первый час опыта.

Таким образом, можно предположить, что стабильно засыпающим людям на фоне недостатка сна можно предложить краткий дневной сон, не доходящий до стадии N3, чтобы улучшить их работоспособность во второй половине дня. Длительность этого интервала для стабильных по засыпанию испытуемых может подбираться индивидуально, и для них мы можем предположить стабильные результаты засыпания. В случае нестабильного засыпания структура сна также будет достаточно предсказуемой, но непредсказуемый период засыпания усложняет разработку рекомендаций.

К ограничениям данного исследования можно отнести небольшой размер выборки и недостаток объективного контроля сна испытуемых в ночь перед экспериментом. С развитием технологий эта проблема может быть решена при помощи носимого гаджета-браслета, который мог бы определять продолжительность ночного сна человека и автоматически вычислять длительность необходимого дневного сна, ориентируясь на индивидуальные особенности, а также обнаруживать наступление дневного сна и пробуждать человека спустя определенное время. Требуются дальнейшие исследования для увеличения выборки и прояснения корреляций с индивидуальными характеристиками личности.

Заключение

Тема дневного сна мало разработана в литературе и требует дальнейших исследований. Дневной сон у 44 здоровых испытуемых молодого возраста продемонстрировал ряд стабильных индивидуальных характеристик: продолжительности первой и второй стадий сна, а также общее время сна и количество пробуждений. На фоне умеренной депривации сна сонливость развивалась быстро, и большую часть 90-минутного эксперимента испытуемые, за редким исключением, проводили во сне. Некоторые них доходили до третьей стадии сна, что может спровоцировать инерцию сна в дальнейшем. Стабильность неглубоких стадий в дневном сне позволяет говорить о выработке рекомендаций по дневному сну для оптимизации работоспособности. Развитие современных пользовательских гаджетов, позволяющих автоматически оценивать длительность и качества сна, может быть использовано для рекомендаций оптимального перерыва на дневной сон с учетом индивидуальных характеристик и актуального уровня недостатка сна у человека.

Библиографический список / References

Ковальзон В.М. Основы сомнологии: физиология и нейрохимия цикла «бодрствование–сон». М., 2012. [Kovalzon V.M. Osnovy somnologii: fiziologiya i neirokhiimiya tsikla «bodrstvovanie–son» [Somnology foundations: Physiology and neurochemistry of the sleep-wake cycle]. Moscow, 2012.]

Оценка качества сна студентов / А.А. Антонова, Г.А. Яманова, Г.Р. Зейналова и др. // Международный научно-исследовательский журнал. 2022. Т. 2. № 116. С. 62–65. [Antonova A.A., Yamanova G.A., Zeinalova G.R. et al. An assessment of sleep quality in university students. *Mezhdunarodnyj nauchno-issledovatel'skiy zhurnal*. 2022. Vol. 2. No. 116. Pp. 62–65. (In Rus.)]

Пучкова А.Н., Ткаченко О.Н., Дорохов В.Б. Стабилизирующая роль дневного сна при утомлении, вызванном непрерывной умственной работой // Социально-экологические технологии. 2016. № 1. С. 67–75. [Puchkova A.N., Tkachenko O.N., Dorokhov V.B. The stabilizing role of daytime sleep in fatigue caused by continuous mental work. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2016. No. 1. Pp. 67–75. (In Rus.)]

Хроническая усталость, нарушения сна и их роль в учебном процессе у студентов медицинских вузов / М.Г. Саидова, М.Т. Ганиева, Ф.Т. Халимова, И.Д. Кароматов // Биология и интегративная медицина. 2023. Т. 65. № 6. С. 89–118. [Saidova M.G., Ganieva M.T., Khalimova F.T., Karomatov I.D. Chronic fatigue, sleep disorders and their role in the educational process in medical students. *Biologiya i integrativnaya meditsina*. 2023. Vol. 65. No. 6. Pp. 89–118. (In Rus.)]

Botonis P.G., Koutouvakis N., Toubekis A.G. The impact of daytime napping on athletic performance – A narrative review. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*. 2021. Vol. 31. No. 12. Pp. 2164–2177.

Buckelmüller J., Landolt H.-P., Stassen H.H., Achermann P. Trait-like individual differences in the human sleep electroencephalogram. *Neuroscience*. 2006. Vol. 138. No. 1. Pp. 351–356.

De Gennaro L., Ferrara M., Vecchio F. et al. An electroencephalographic fingerprint of human sleep. *NeuroImage*. 2005. Vol. 26. No. 1. Pp. 114–122.

Dinges D.F., Kribbs N.B. Performing while sleepy: Effects of experimentally-induced sleepiness. *Sleep, sleepiness and performance: Human performance and cognition*. Oxford, England, 1991. Pp. 97–128.

Dutheil B., Danini F., Bagheri R. et al. Effects of a short daytime nap on the cognitive performance: A systematic review and meta-analysis. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2021. Vol. 18. No. 19. P. 10212.

Farhadian N., Khazaie H., Nami M., Khazaie S. The role of daytime napping in declarative memory performance: A systematic review. *Sleep Medicine*. 2021. Vol. 84. Pp. 134–141.

Fushimi A., Hayashi M. Pattern of slow-wave sleep in afternoon naps. *Sleep and Biological Rhythms*. 2008. Vol. 6. No. 3. Pp. 187–189.

Gander P., Signal L., Van Dongen H.P. et al. Stable inter-individual differences in slow-wave sleep during nocturnal sleep and naps. *Sleep and Biological Rhythms*. 2010. Vol. 8. No. 4. Pp. 239–244.

Hudson A.N., Van Dongen H.P., Honn K.A. Sleep deprivation, vigilant attention, and brain function: A review. *Neuropsychopharmacology*. 2020. Vol. 45. No. 1. Pp. 21–30.

Liljequist D., B. Elfving B., Skavberg-Roaldse K. Intra-class correlation – a discussion and demonstration of basic features. *PLoS ONE*. 2019. Vol. 14. No. 7. P. e0219854.

Mullins A.E., Pehel S., Parekh A. et al. The stability of slow-wave sleep and EEG oscillations across two consecutive nights of laboratory polysomnography in cognitively normal older adults. *Journal of Sleep Research*. 2024. P. e14281.

Palmer C.A., Bower J.L., Cho K.W. et al. Sleep loss and emotion: A systematic review and meta-analysis of over 50 years of experimental research. *Psychological Bulletin*. 2024. Vol. 150. No. 4. P. 440.

Perkinson-Gloor N., Hagemann-von Arx P., Brand S. et al. Intraindividual long-term stability of sleep electroencephalography in school-aged children. *Sleep Medicine*. 2015. Vol. 16. No. 11. Pp. 1348–1351.

Poon J.J.Y., Chapman J.L., Wong K.K.H. et al. Intra-individual stability of NREM sleep quantitative EEG measures in obstructive sleep apnea. *Journal of Sleep Research*. 2019. Vol. 28. No. 6. P. e12838.

Putilov D.S., Sveshnikov A.A., Bakaeva Z.V. et al. Evening chronotype, insufficient weekday sleep, and weekday-weekend gap in sleep times: What is really to blame for a reduction in self-perceived health among university students? *Chronobiology International*. 2023. Vol. 40. No. 7. Pp. 874–884.

Saint-Maurice P.F., Freeman J.R., Keadle S.K. et al. Stability of actigraphy-measured sleep characteristics among adults. *Medicine & Science in Sports & Exercise*. 2023. Vol. 55. No. 9S. Pp. 348–348.

Seoane H.A., Moschetto L., Orliacq F. et al. Sleep disruption in medicine students and its relationship with impaired academic performance: A systematic review and meta-analysis. *Sleep Medicine Reviews*. 2020. Vol. 53. P. 101333.

Shi Y., Ren R., Zhang Y. et al. High stability of EEG spectral power across polysomnography and multiple sleep latency tests in good sleepers and chronic insomniacs. *Behavioural Brain Research*. 2024. Vol. 463. P. 114913.

Tucker A.M., Dinges D.F., Van Dongen H.P.A. Trait interindividual differences in the sleep physiology of healthy young adults. *Journal of Sleep Research*. 2007. Vol. 16. No. 2. Pp. 170–180.

Whelehan D.F., C.A. McCarrick, Ridgway P.F. A systematic review of sleep deprivation and technical skill in surgery. *The Surgeon*. 2020. Vol. 18. No. 6. Pp. 375–384.

Статья поступила в редакцию 19.06.2024, принята к публикации 09.07.2024

The article was received on 19.06.2024, accepted for publication 09.07.2024

Сведения об авторах / About the authors

Пучкова Александра Николаевна – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории нейробиологии сна и бодрствования, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Alexandra N. Puchkova – PhD in Biology; senior researcher at the Laboratory of Neurobiology of Sleep and Wakefulness, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology RAS, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2292-6475>

E-mail: puchkovaan@gmail.com

Гандина Евгения Олеговна – младший научный сотрудник лаборатории нейробиологии сна и бодрствования, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Eugenia O. Gandina – junior research fellow at the Laboratory of Neurobiology of Sleep and Wakefulness, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology RAS, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7803-0873>

E-mail: gandina.e@mail.ru

Ткаченко Ольга Николаевна – кандидат биологических наук; научный сотрудник лаборатории нейробиологии сна и бодрствования, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Olga N. Tkachenko – PhD in Biology; research fellow at the Laboratory of Sleep and Wakefulness Neurobiology, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology RAS, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5100-8980>

E-mail: tkachenkoon@gmail.com

Заявленный вклад авторов

А.Н. Пучкова – проведение экспериментов, анализ данных, написание текста статьи

Е.О. Гандина – проведение экспериментов, написание текста статьи

О.Н. Ткаченко – анализ данных, написание текста статьи

Contribution of the authors

A.N. Puchkova – experimental work, data analysis, writing the text of the article

E.O. Gandina – experimental work, writing the text of the article

O.N. Tkachenko – data analysis, writing the text of the article

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи

All authors have read and approved the final manuscript

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-391-403

УДК 159.91:612.86

Т.К. Лактионова, В.В. Вознесенская

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова
Российской академии наук,
119071 г. Москва, Российская Федерация

Химическая коммуникация человека: краткий систематический обзор

За последнее десятилетие представления о значении обоняния и роли химической коммуникации в жизни человека претерпели существенные изменения. Были накоплены убедительные данные об эффектах, опосредованных запахом тела человека. При этом не было идентифицировано ни одного конкретного вещества или смеси нескольких веществ, отвечающих критериям химического сигнала / феромона человека. Также остаются малоизвестны физиологические и молекулярные механизмы наблюдаемых эффектов. В данной работе мы выполнили первичный систематический анализ научных публикаций, посвященных химической коммуникации человека, полученных из базы данных PubMed. Мы сделали выборку из 103 статей и проанализировали их по следующим критериям: состав и концентрация предполагаемых химических сигналов; источник химического сигнала; пол и возраст испытуемых, их состояние здоровья; кратность предъявления химического сигнала и наличие привыкания к нему; эффекты воздействия предполагаемых химических сигналов, а также методы их оценки. В качестве основных пробелов в исследованной выборке можно отметить выбор в пользу молодых здоровых испытуемых в возрасте 18–49 лет в большинстве работ. Также очевидна недостаточность тестирования конкретных веществ, по сравнению с интактным запахом тела

© Лактионова Т.К., Вознесенская В.В., 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



(пота), что связано с трудностью поиска подходящих кандидатов на роль химического сигнала. При этом следует отметить разнообразие методов и подходов, использованных в описанной выборке работ. Мы провели поиск в базе данных PubMed как одной из самых обширных и общедоступных по строгим заданным параметрам поиска, что с одной стороны, дает достаточно объективную, но, с другой стороны, несколько ограниченную оценку опубликованного массива данных по заданной тематике.

Ключевые слова: химическая коммуникация, человек, запах тела, химический сигнал, феромон

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Лактионова Т.К., В.В. Вознесенская В.В. Химическая коммуникация человека: краткий систематический обзор // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 3. С. 391–403. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-391-403

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-391-403

T.K. Laktionova, V.V. Voznessenskaya

Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119071, Russian Federation

Human chemical communication: A brief systematic review

Over the past decade, our understanding of the role of olfaction and chemical communication in human's life has dramatically changed. A lot of convincing data have been collected on the effects mediated by human body odor. However, no specific substance or combination of substances has yet been identified as a human chemical signal or pheromone. The physiological and molecular mechanisms underlying these effects are still not fully understood. In this paper, we conducted a primary, systematic analysis of scientific literature on human chemical communication using the PubMed database. We selected 103 relevant publications and analyzed them according to various criteria, such as composition and concentration of putative chemical signals, the source of chemical signals; gender and age of participants, their health status; frequency of exposure to the signal, and whether habituation occurred;

effects of putative chemical signals and the methods of assessment were investigated. The main limitations of selected studies included a focus on young, healthy subjects 18–49 years old in most cases, as well as a lack of testing for specific substances compared to natural body odor (sweat), which is associated with difficulties in finding suitable candidates. At the same time, a variety of methods were used in the reviewed studies. We conducted a search of the PubMed database which is one of the most comprehensive and widely available sources. Using strict search parameters, we obtained a fairly objective, albeit somewhat limited, assessment of published data on this topic.

Key words: chemical communication, human, body odor, chemical signal, pheromone

CITATION: Laktionova T.K., Voznessenskaya V.V. Human chemical communication: A brief systematic review. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 3. Pp. 391–403. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-3-391-403

Введение

Исследования последних десятилетий коренным образом изменили представления о значении обоняния в жизни человека и подтвердили факт того, что отнесение человека к микросматикам было ошибочным [Lundström, Olsson, 2010; Bushdid, Magnasco, Vosshall et al., 2014; McGann, 2017; Loos, Schaal, Pause et al., 2023]. Пандемия COVID-19 способствовала росту интереса к исследованию обоняния человека, поскольку одним из основных симптомов COVID-19 было резкое ухудшение или же полное исчезновение обоняния и вкуса [Parma, Ohla, Veldhuizen et al., 2020; Gerkin, Ohla, Veldhuizen et al., 2021; Nguyen, Albayay, Höchenberger et al., 2023], долговременное восстановление которых сопровождалось паросмией, т.е. искажением запахов [Ohla, Veldhuizen, Green et al., 2022]. Вместе с тем, полная потеря обоняния или ослабление его остроты значительно снижают качество жизни человека, а также могут приводить к пищевым отравлениям, отравлению бытовым газом, снижению информированности о наличии опасных загрязнений в воздухе и др. [Stevenson, 2010; Boesveldt, Postma, Boak et al., 2017].

Пересмотр представлений о морфофункциональной организации обонятельного анализатора человека, а также экспериментальные доказательства того, что чувствительность к запахам напрямую не связана с объемами рецепторного пула и нейроанатомического субстрата,

стимулировали рост интереса к химической коммуникации человека [Wyatt, 2020; Вознесенская, Ключникова, Лактионова, 2021]. Химическая коммуникация подразумевает наличие, по меньшей мере, одного индивида (донора), испускающего химический сигнал, который может быть принят, по меньшей мере, одним другим индивидуумом (реципиентом) [Loos, Schaal, Pause et al., 2023].

Традиционно химические сигналы, вещества феромональной природы разделяют в зависимости от оказываемого эффекта на резинг- и праймер-феромоны, позднее для человека были дополнительно предложены термины «модуляторные» и «сигнальные» феромоны / химические сигналы [Jacob, McClintock, 2000].

Вероятность существования химических сигналов с резинг-эффектом у человека крайне мала, поскольку ответ человека на внешние сигналы не столь жестко детерминирован, как, например, у насекомых, и может зависеть от целого набора параметров [Loos, Schaal, Pause et al., 2023], таких как социальный контекст, когнитивные и культурные факторы (ожидания, стереотипы) или индивидуальное состояние (состояние здоровья, гормональный статус, эмоциональное состояние).

Примером воздействия химических сигналов человека с праймер-эффектом является широко известный феномен менструальный синхронии [McClintock, 1971], который по-прежнему вызывает много дебатов. Кроме того, известны единичные исследования роли обонятельных сигналов мужчин в регуляции менструальных циклов женщин [Cutler, Preti, Krieger et al., 1986; Preti, Wysocki, Barnhart et al., 2003; Вознесенская, Лактионова, 2018; Laktionova, Kvasha, Voznessenskaya, 2020].

Когда речь идет о передаче информации о таких состояниях, как болезнь, эмоции, физиологический статус или даже сексуальная ориентация донора запаха, то можно говорить о сигнальных феромонах / химических сигналах. Предполагается, что запах тела человека может передавать информацию как о более устойчивых «чертах» личности, например, особенностях генетики или возрасте, так и о динамическом эмоциональном состоянии [de Groot, Semin, Smeets, 2017].

Наконец, химические сигналы могут также воздействовать на эмоциональное состояние реципиента, а не только передавать информацию об эмоциональном состоянии донора. Такое воздействие возможно, поскольку обонятельный анализатор млекопитающих тесно связан с лимбической системой мозга, отвечающей за эмоции [Wilson, Chapuis, Sullivan, 2015; de Groot, Kirk, Gottfried, 2021].

Однако к настоящему времени не было идентифицировано ни одного конкретного вещества / смеси нескольких веществ, играющих роль

химического сигнала человека. Остаются малоизвестны физиологические и молекулярные механизмы химической коммуникации человека.

Целью данной работы была первичная систематическая аннотация оригинальных статей из базы данных PubMed, посвященных химической коммуникации человека.

PubMed является одной из самых крупных общедоступных баз данных биомедицинской литературы, которую посещают около 2,5 млн пользователей ежедневно [Fiorini, Lipman, Lu, 2017]. В данной работе мы планировали выявить пробелы в охвате научными исследованиями интересующей области.

Методы

Поиск литературы осуществлялся в соответствии с принципами PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analysis, <http://www.prisma-statement.org/>) [Pati, Lorusso, 2018]. Поиск был проведен в общедоступной базе данных PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>) по исследованиям, опубликованных в период с момента создания базы данных по 9 января 2024 г., по комбинации ключевых слов с использованием логических операторов: (human OR man OR woman) AND (chemosignal OR (body AND odor) OR (axillary AND secretions) OR pheromone) AND (communicate OR (menstrual AND cycle) OR mood) NOT (insect OR cancer).

В результате была получена выборка из 650 статей. После ознакомления с названиями и резюме статей из списка были исключены 479 статей. Из них 169 представляли собой обзоры, не содержащие оригинальных данных. Кроме того, были исключены 310 публикаций, поскольку они не соответствовали предмету данного обзора. Часть исключенных исследований была выполнена не на человеке, остальные были посвящены межвидовой химической коммуникации, влиянию других пахучих веществ (например, пищи или эфирных масел) или общим/частным вопросам физиологии обоняния и метаболизма. После этого оставшиеся 171 публикация были рассмотрены более детально. Дополнительно были исключены 58 статей с мультисенсорной методикой, поскольку они представляют собой отдельное направление исследований. Следует отметить, что большая часть таких публикаций вышла за последнее десятилетие. Также были исключены 9 статей, в которых не было реципиента химического сигнала (например, исследования, связанные с изучением состава подмышечного секрета). Наконец, одна статья была исключена, поскольку не было раскрыто вещество, предполагаемое на роль химического сигнала.

Для анализа оставшегося списка из 103 статей были поставлены следующие вопросы. В качестве источника химических сигналов использовали интактный запах тела (пота) или предполагаемые активные фракции или компоненты пота? Оценивался ли эффект дозы для фракции или компонентов пота? С какой части/частей тела собирали пот? Каков был пол и возраст испытуемых? Была ли коммуникация между людьми одного или противоположного пола? Были ли испытуемые здоровы и принимали ли они какие-либо медицинские препараты? Было ли воздействие предполагаемыми химическими сигналами одноразовым или многократным и было ли привыкание? Каковы были оцениваемые эффекты химических сигналов: физиологические, поведенческие, модуляторные? Какими методами проводилась оценка эффектов?

Результаты и обсуждение

Отобранные 103 статьи, соответствующие всем критериям, описанным в разделе «Методы», опубликованы в базе данных Mendeley Data (<https://data.mendeley.com/datasets/5bmrm8sc7h/1>, DOI: 10.17632/5bmrm8sc7h.1). Статьи имели даты публикации с 1975 по 2024 г., причем до 2000 г. это были единичные статьи, а более половины статей (59) вышло после 2009 г. Это хорошо согласуется с переосмыслением как значения обоняния в жизни человека в целом, так и роли химической коммуникации в частности за последнее десятилетие.

В 69 статьях (66,99%) в качестве источника химических сигналов был использован интактный секрет / пот из подмышечных впадин или его цельный экстракт. Это объясняется тем, что наиболее вероятным источником химических сигналов человека в настоящее время признаны апокриновые железы в подмышечных впадинах [Prokop-Prigge, Greene, Varallo et al., 2016].

Выделения из подмышечных впадин являются идеальным источником химических сигналов, поскольку подмышечные впадины находятся недалеко от носа реципиента, волосы в подмышечной области обеспечивают влажную среду и увеличивают площадь поверхности испарения, поэтому плотность популяции и разнообразие кожных бактерий в подмышечной области значительно выше по сравнению, например, с поверхностью кожи на предплечье [Grice, Kong, Conlan et al., 2009]. Неоспоримым преимуществом таких работ является то, что компоненты секрета представлены в физиологических концентрациях [Wyatt, 2015], а кроме того, как уже сказано выше, конкретные вещества – химические сигналы – пока не были установлены.

Тем не менее, в 32 статьях (31,1%), в том числе и за последние годы, использовали компоненты пота, так называемые летучие стероиды: андростенон (5 α -андрост-16-ен-3-он), андростенол (5 α -16-андростен-3- α -ол), андростадиенон (δ 4,16-андростодиен-3-он, AND), и/или эстра-траенол (эстра-1,3,5(10),16-тетраен-3-ол, EST).

В настоящее время использование данных веществ под видом «предполагаемых феромонов человека» подвергается серьезным сомнениям [Wyatt, 2020]. При этом важную роль играет доза предъявляемого вещества, поскольку феромональные эффекты должны проявляться при использовании физиологических концентраций химического сигнала. Из литературы [Gower, Holland, Mallet et al., 1994] известно, что в свежесобранном апокриновом секрете концентрация андростадиенона составляла в среднем 0,44 нмоль/мл = 440 μ M, андростенона – 0,84 нмоль/мл = 840 μ M, андростенол практически отсутствовал, но синтезировался позже уже на поверхности кожи под воздействием бактерий из андростенона и андростадиенона, т.е. количество андростенола не может превышать суммарное количество андростенона и андростадиенона. Из всех работ по летучим стероидам, за исключением работ по определению порогов чувствительности (5 статей), для которых очевидно применение диапазона концентраций, лишь в двух работах были использованы околофизиологические концентрации стероидов, в остальных работах концентрации были или меньше, или больше. Причем часто критерием выбора той или иной концентрации выступал не биологический смысл, а применение такой концентрации в более ранних работах других авторов.

Только в трех статьях были использованы другие компоненты пота – органические кислоты: Е-3-метил-2-гексеновая кислота (Е-3М2Н) и 3-гидрокси-3-метилгексеновая кислота (НМНА).

В единичных статьях использовали выделения с груди кормящей женщины, молозиво и молоко, амниотическую жидкость, вагинальные выделения, мочу младенца, HLA-ассоциированные пептиды. Отбор и тестирование других химических веществ – кандидатов на роль химических сигналов – является крайне сложной задачей, учитывая, что естественный запах тела человека может включать около 1846 летучих органических соединений (англ. VOCs) [Drabińska, Flynn, Ratcliffe et al., 2021], при этом около 822 соединений были идентифицированы на коже здорового человека [Mitra, Choi, Boshier et al., 2022].

Общепризнанной методикой сбора подмышечных выделений (55 статей) является использование хлопковых дисков, прикрепляемых к подмышечной области донора на некоторое время (от ~20 минут

до 24 часов), поверх которых могут надевать хлопковую чистую футболку, или же только чистой футболки, из которой после сбора секрета вырезают подмышечную область.

Почти половина публикаций (48,5%) была посвящена химической коммуникации между мужчинами и женщинами. Меньшая часть, а именно 29 и 18 публикаций, – химической коммуникации между женщинами или между мужчинами соответственно. Всего 9 публикаций было посвящено химической коммуникации между матерью и ребенком/новорожденным, и лишь 1 статья – химической коммуникации между мужчинами и подростками.

В большей части исследований (79,6%) в качестве доноров и реципиентов химических сигналов были привлечены взрослые здоровые мужчины и/или женщины в возрасте от 18 до 49 лет. Количество исследований, в которых в качестве донора или реципиента выступали дети или подростки до 18 лет, составило 14,6% от общего числа, в то время как взрослые мужчины и женщины старше 50 лет были привлечены лишь в 6,8% исследований. Вероятно, это может привести к недооценке истинного значения химической коммуникации у человека, поскольку наиболее важные адаптивные преимущества обоняния обнаруживаются в младенчестве и детстве [Roberts, Havlicek, Schaal, 2020]. В работе [Loos, Doucet, Védrynes et al., 2017] показано, что новорожденные даже более чувствительны к компонентам запаха пота, чем взрослые.

В подавляющем большинстве публикаций в качестве доноров химических сигналов выступали здоровые мужчины, женщины или дети. Для женщин дополнительным требованием являлся отказ от использования гормональных контрацептивов. Лишь в одной статье были привлечены доноры с респираторным заболеванием для изучения вопроса, может ли реципиент определить наличие болезни по запаху (сигнальный эффект), и как ее наличие влияет на привлекательность запаха тела донора [Sarolidou, Tognetti, Lasselin et al., 2020].

В случае с реципиентами химических сигналов картина выглядела аналогичным образом. В большинстве публикаций (95,2%) в качестве реципиентов также выступали здоровые мужчины, женщины или дети. Однако в некоторых публикациях встречались реципиенты с такими заболеваниями или состояниями, как слепота (2 публикации), аутизм (1 публикация), аносмия (1 публикация), шизофрения (1 публикация). Три работы были связаны с влиянием оральной контрацепции на химическую коммуникацию у женщин.

В 23 статьях (22,3%) воздействие предполагаемыми химическими сигналами было однократным, в том числе и продолжительным

(до 17 часов), в 9 статьях (8,7%) – двухкратным. В 70 статьях (67,9%) воздействие было многократным, однако в большинстве из них были использованы сигналы от разных доноров (30 статей), и/или разные химические сигналы (20 статей), и/или разные концентрации химических сигналов (5 статей), поэтому оценить привыкание к их воздействию не представляется возможным. Еще в 7 статьях были изложены отрицательные результаты, т.е. предполагаемого эффекта от воздействия химического сигнала не было. Только в 18 исследованиях было показано отсутствие привыкания к химическим сигналам при многократном предъявлении стимула, причем 11 из них имели продолжительность от 1 месяца.

Эффекты от воздействия химических сигналов в описываемой выборке работ были довольно разнообразны, при этом отнести их однозначно к праймер-, релизинг-, модуляторным или сигнальным в ряде случаев было довольно сложно. Тем не менее, в 19 работах (18,4%) был описан модуляторный эффект, т.е. изменение эмоционального состояния реципиента под воздействием химических сигналов. Еще 19 статей (18,4%) были посвящены изучению праймер-эффектов химических сигналов, т.е. воздействию на физиологическое состояние реципиента. В 32 работах (31,1%) были описаны так называемые сигнальные эффекты, в этом случае химический сигнал «сообщает» какую-либо информацию о доноре сигнала. Причем эта информация может включать как данные об относительно стабильных характеристиках донора, например, генетических особенностях, возрасте, состоянии здоровья, так и о динамическом эмоциональном состоянии [de Groot, Semin, Smeets, 2017]. Наконец, описание релизинг-эффекта можно было найти в двух работах, причем реципиентом сигнала в них выступали младенцы.

Исследование описанных выше эффектов проводили с помощью стандартных методов, которые можно разделить на психологические и (нейро)физиологические. К методам психологической диагностики относятся разнообразные шкалы, опросники, самоотчеты и игры. В качестве примеров можно привести такие как визуально-аналоговая шкала (англ. VAS), дискретная шкала Лайкерта (англ. Likert scale), шкала тревоги Ч.Д. Спилбергера (англ. State-Trait Anxiety Inventory), шкала депрессии Бека (англ. Beck Depression Inventory), шкала позитивного и негативного аффекта (англ. PANAS), профиль состояний настроения (англ. The Profile of Mood States), игра в диктатора (англ. dictator game), риск-игра Хеглера (англ. Haegler's Risk Game) и многие другие.

В 88 публикациях (85,4%) эффект воздействия химических сигналов проводился в том числе с помощью психологических методов.

Психологические методы позволяют учесть индивидуальные особенности и роль контекста в формировании ответа на предъявление химического сигнала [Loos, Schaal, Pause et al., 2023].

К физиологическим методам относятся функциональная МРТ (англ. fMRI), электроэнцефалография (ЭЭГ), измерение частоты сердечных сокращений, электрической активности кожи, кровяного давления, температуры кожи, брюшного и грудного дыхания, базальной температуры тела и другие. Оценка праймер-эффекта невозможна также без измерения уровня гормонов в различных средах. В нескольких работах также требовалось генотипирование. Такие физиологические методы были использованы в 42 исследованиях (40,8%). Во всех работах, в которых определяли пороги чувствительности к одорантам, использовали тест с принудительным выбором, чаще всего из двух или трех альтернатив (англ. alternative forced choice test (AFC)).

Заключение и выводы

В данной работе мы выполнили систематический анализ научных публикаций, проиндексированных базой данных PubMed с 1975 по 2024 г., посвященных химической коммуникации человека. На основании проделанной работы можно сделать следующие выводы.

Количество работ по химической коммуникации растет за последние 10–15 лет, что отражает переосмысление роли обоняния и химической коммуникации в жизни человека. При этом большинство работ выполнена на молодых здоровых испытуемых обоих полов; работ, выполненных при участии детей и пожилых людей, значительно меньше. В большинстве работ использовались стандартные психологические и физиологические методы. Несмотря на широкий спектр эффектов, которые опосредованы веществами, содержащимися в подмышечных выделениях, ученые пока далеки от определения конкретных соединений – химических сигналов человека; данная задача, по-видимому, требует систематического подхода [Wyatt, 2015]; при этом простой перебор всех веществ, выделяемых человеком в окружающую среду, практически невозможен.

Мы провели поиск в базе данных PubMed как одной из самых обширных и общедоступных, по строгим заданным параметрам поиска, что с одной стороны, дает достаточно объективную, но, с другой стороны, несколько ограниченную оценку опубликованного массива данных по заданной тематике. Для наиболее полной картины в перспективе возможно проанализировать и другие базы данных.

Библиографический список / References

Вознесенская В.В., Лактионова Т.К. Влияние секрета из подмышечных впадин мужчин на регуляцию менструальных циклов женщин // Доклады Академии наук. 2018. Т. 478 (4). С. 488–490. [Voznessenskaya V.V., Laktionova T.K. Influence of the male axillary extracts on regulation of menstrual cycles in women. *Doklady. Biological Sciences*. 2018. Vol. 478 (4). Pp. 488–490. (In Rus.)]

Вознесенская В.В., Ключникова М.А., Лактионова Т.К. Эволюция феромонов млекопитающих // Журнал общей биологии. 2021. Т. 82 (2). С. 112–128. [Voznessenskaya V.V., Klyuchnikova M.A., Laktionova T.K. Evolution of pheromones in mammals. *Biology Bulletin Reviews*. 2021. Vol. 82 (2). Pp. 112–128. (In Rus.)]

Boesveldt S., Postma E.M., Boak D. et al. Anosmia – a clinical review. *Chemical Senses*. 2017. Vol. 42 (7). Pp. 513–523.

Bushdid C., Magnasco M.O., Vosshall L.B. et al. Humans can discriminate more than 1 trillion olfactory stimuli. *Science*. 2014. Vol. 343 (6177). Pp. 1370–1372.

Cutler W.B., Preti G., Krieger A. et al. Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: The role of donor extract from men. *Hormones and Behavior*. 1986. Vol. 20 (4). Pp. 463–473.

de Groot, J.H.B., Kirk P.A., Gottfried J.A. Titrating the smell of fear: Initial evidence for dose invariant behavioral, physiological, and neural responses. *Psychological Science*. 2021. Vol. 32 (4). Pp. 558–572.

de Groot J.H.B., Semin G.R., Smeets M.A.M. On the communicative function of body odors: A theoretical integration and review. *Perspectives on Psychological Science*. 2017. Vol. 12 (2). Pp. 306–324.

Drabińska N., Flynn C., Ratcliffe N. et al. A literature survey of all volatiles from healthy human breath and bodily fluids: the human volatilome. *Journal of Breath Research*. 2021. Vol. 15. 034001.

Fiorini N., Lipman D.J., Lu Z. Towards PubMed 2.0. *Elife*. 2017. Vol. 6. e28801.

Gerkin R.C., Ohla K., Veldhuizen M.G. et al. Recent smell loss is the best predictor of COVID-19 among individuals with recent respiratory symptoms. *Chemical Senses*. 2021. Vol. 46. bjaa081.

Gower D.B., Holland K.T., Mallet A.I. et al. Comparison of 16-androstene steroid concentrations in sterile apocrine sweat and axillary secretions: Interconversions of 16-androstenes by the axillary microflora – a mechanism for axillary odour production in man? *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*. 1994. Vol. 48 (4). Pp. 409–418.

Grice E.A., Kong H.H., Conlan S. et al. Topographical and temporal diversity of the human skin microbiome. *Science*. 2009. Vol. 324 (5931). Pp. 1190–1192.

Jacob S., McClintock M.K. Psychological state and mood effects of steroidal chemosignals in women and men. *Hormones and Behavior*. 2000. Vol. 37 (1). Pp. 57–78.

Laktionova T., Kvasha I., Voznessenskaya V. Male axillary secretions affect saliva LH in women depending on the phase of their menstrual cycle. *Chemical Senses*. 2020. Vol. 45 (2). Pp. 163–164.

Loos H.M., Doucet S., Védrines F. et al. Responses of human neonates to highly diluted odorants from sweat. *Journal of Chemical Ecology*. 2017. Vol. 43 (1). Pp. 106–117.

Loos H.M., Schaal B., Pause B.M. et al. Past, present, and future of human chemical communication research. *Perspectives on Psychological Science*. 2023. Pp. 1–25.

Lundström J.N., Olsson M.J. Functional neuronal processing of human body odors. *Vitamins & Hormones*. 2010. Vol. 83. Pp. 1–23.

McClintock M.K. Menstrual synchrony and suppression. *Nature*. 1971. Vol. 229. Pp. 244–245.

McGann J.P. Poor human olfaction is a nineteenth century myth. *Science*. 2017. Vol. 356 (6338). eam7263.

Mitra A., Choi S., Boshier P.R. et al. The human skin volatolome: A systematic review of untargeted mass spectrometry analysis. *Metabolites*. 2022. Vol. 12 (9). P. 824.

Nguyen H., Albayay J., Höchenberger R. et al. COVID-19 affects taste independent of taste-smell confusions: Results from a combined chemosensory home test and online survey from a large global cohort. *Chemical Senses*. 2023. Vol. 48. bjad020

Ohla K., Veldhuizen M.G., Green T. et al. A follow-up on quantitative and qualitative olfactory dysfunction and other symptoms in patients recovering from COVID-19 smell loss. *Rhinology*. 2022. Vol. 60 (3). Pp. 207–217.

Parma V., Ohla K., Veldhuizen M.G. et al. More than smell-COVID-19 is associated with severe impairment of smell, taste, and chemesthesis. *Chemical Senses*. 2020. Vol. 45 (7). Pp. 609–622.

Pati D., Lorusso L.N. How to write a systematic review of the literature. *HERD: Health Environments Research & Design Journal*. 2018. Vol. 11 (1). Pp. 15–30.

Preti G., Wysocki C.J., Barnhart K.T. et al. Male axillary extracts contain pheromones that affect pulsatile secretion of luteinizing hormone and mood in women recipients. *Biology of Reproduction*. 2003. Vol. 68 (6). Pp. 2107–2113.

Prokop-Prigge K.A., Greene K., Varallo L. et al. The effect of ethnicity on human axillary odorant production. *Journal Chemical Ecology*. 2016. Vol. 42 (1). Pp. 33–39.

Roberts S.C., Havlicek J., Schaal B. Human olfactory communication: Current challenges and future prospects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2020. Vol. 375 (1800). 20190258.

Sarolidou G., Tognetti A., Lasselin J. et al. Olfactory communication of sickness cues in respiratory infection. *Frontiers in Psychology*. 2020. Vol. 11. 1004.

Stevenson R.J. An initial evaluation of the functions of human olfaction. *Chemical Senses*. 2010. Vol. 35. Pp. 3–20.

Wilson D.A., Chapuis J., Sullivan R.M. Cortical olfactory anatomy and physiology. *Handbook of olfaction and gustation*. 3d ed. Chapter 10. R.L. Doty (ed.). John Wiley & Sons, Inc., 2015. Pp. 209–223.

Wyatt T.D. The search for human pheromones: The lost decades and the necessity of returning to first principles. *Proceedings of the Royal Society B*. 2015. Vol. 282 (1804). Pp. 2014–2099.

Wyatt T.D. Reproducible research into human chemical communication by cues and pheromones: Learning from psychology's renaissance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2020. Vol. 375 (1800). 20190262.

Статья поступила в редакцию 27.05.2024, принята к публикации 18.07.2024
The article was received on 27.05.2024, accepted for publication 18.07.2024

Сведения об авторах / About the authors

Лактионова Татьяна Константиновна – младший научный сотрудник лаборатории инновационных технологий, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук, г. Москва

Tatiana K. Laktionova – junior researcher at the Laboratory of Innovative Technologies, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: 0000-0002-9753-023X

E-mail: tatita.laktionova@gmail.com

Вознесенская Вера Васильевна – кандидат биологических наук; ведущий научный сотрудник лаборатории инновационных технологий, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук, г. Москва

Vera V. Voznessenskaya – PhD in Biology; leading researcher at the Laboratory of Innovative Technologies, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: 0000-0002-6138-2060

E-mail: veravoznessenskaya@gmail.com

Заявленный вклад авторов

Лактионова Т.К. – общая концепция, сбор и анализ данных, подготовка текста рукописи

Вознесенская В.В. – общая концепция, критическое обсуждение и правка текста рукописи

Contribution of the authors

T.K. Laktionova – conceptualization, data acquisition and analysis, writing the original manuscript draft

V.V. Voznessenskaya – conceptualization, critical reviewing and editing of the manuscript

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

Издание
подготовили
к печати:
редактор
А. А. Козаренко,
корректор
А. А. Алексеева,
обложка, макет,
компьютерная
верстка
Н. А. Попова

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕХНОЛОГИИ

2024. Т. 14. № 3

Сайт журнала: soc-ecol.ru
E-mail: izdat_mgopu@mail.ru

Авторы статей несут полную ответственность за точность приводимой информации, цитат, ссылок и списка литературы.

Перепечатка материалов, опубликованных в журнале, невозможна без письменного разрешения редакции.

Подписано в печать 29.09.2024.
Формат 60×90 1/16. Гарнитура «Liberation Serif».
Объем 7,38 п. л. Тираж 1000 экз.