

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-4-435-455

УДК 575.858:582.623.2

Б.В. Прошкин

Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева
Сибирского отделения Российской академии наук,
630082 г. Новосибирск, Российская Федерация;

Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний,
654066 г. Новокузнецк, Кемеровская обл., Российская Федерация

Спонтанная межсекционная гибридизация в роде *Populus* L.

Спонтанная гибридизация широко распространена в роде *Populus* и определяет характер его эволюции. К настоящему времени из шести известных секций только три: *Leucoides*, *Aigeiros* и *Tacamahaca* – сохранили способность к скрещиванию и образованию жизнеспособного потомства. Цель настоящей работы – изучить факты скрещивания видов различных секций в роде *Populus*, рассмотреть специфику таких гибридов на территории России. Выявленные гибриды между видами секций *Leucoides* и *Tacamahaca* представляют собой не гибридогенные виды, а одиночные особи, близкие к гибридам первого поколения. Гибридизация между видами *Aigeiros* и *Tacamahaca* наблюдается в природе в зоне перекрывания их ареалов. В Северной Америке большинство гибридов являются результатом скрещивания *P. deltoides* (секция *Aigeiros*) с различными представителями бальзамических тополей. В Азии распространенным является *P. irtyschensis* – гибридогенный вид, возникший в результате скрещивания *P. laurifolia* и *P. nigra*. Анализ ареала *P. irtyschensis* показал, что в пределах Алтае-Саянской горной страны он встречается на участках наложения ареалов родительских таксонов; южнее, в Монголии и Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая, он нередко встречается отдельно. В бассейне реки Томи факторы, способствующие образованию гибридной зоны *P. laurifolia* и *P. nigra*, можно разделить на две группы: общие для рода и факторы, имеющие географическую специфику. Усиление хозяйственной деятельности

© Прошкин Б.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



человека на территории Кузбасса способствует более широкому распространению *Populus irtyschensis*.

Ключевые слова: *Populus*, секции *Populus*, гибридизация *Populus*, интрогрессия *Populus*, морфология *Populus*, изменчивость *Populus*

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Прошкин Б.В. Спонтанная межсекционная гибридизация в роде *Populus* L. // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 4. С. 435–455. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-4-435-455

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-4-435-455

B.V. Proshkin

West-Siberian Division of the V.N. Sukachev Forest Institute
of the Siberian Branch of the RAS,
Novosibirsk, 630082, Russian Federation;

KI of the FPS of Russia,
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654066, Russian Federation

Spontaneous intersectional hybridization in the genus *Populus* L.

Spontaneous hybridization is widespread in the genus *Populus* and determines the nature of its evolution. To the present moment only three of the six known sections: *Leucoides*, *Aigeiros*, and *Tacamahaca* have retained the ability to crossbreed and form viable offspring. The purpose of this work is to study the facts of crossing species of different sections in the genus *Populus*, to consider the specifics of such hybrids in Russia. The identified hybrids between species of the *Leucoides* and *Tacamahaca* sections are not hybridogenic species, but single individuals close to first-generation hybrids. Hybridization between the *Aigeiros* and *Tacamahaca* species is observed in nature in the overlapping zone of their ranges. In North America, most hybrids are the result of crossing *Populus deltoides* (section *Aigeiros*) with various representatives of balsam poplars. In Asia, *P. irtyschensis*, a hybridogenic species that arose as a result of crossing *P. laurifolia* and *P. nigra*, is widespread.

The analysis of the range of *Populus irtyschensis* showed that within the Altai-Sayan mountain country it is found in areas where the ranges of the parental taxa overlap; further south in Mongolia and the Xinjiang Uyghur Autonomous Region of China it is often found separately. In the Tom River basin, the factors contributing to the formation of the hybrid zone of *P. laurifolia* and *P. nigra* can be divided into two groups: those common to the genus and factors that have geographical specificity. Increased human economic activity in the Kuzbass contributes to a wider distribution of *P. irtyschensis*.

Key words: *Populus*, sections of *Populus*, hybridization of *Populus*, introgression of *Populus*, morphology of *Populus*, variability of *Populus*

FOR CITATION: Proshkin B.V. Spontaneous intersectional hybridization in the genus *Populus* L. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 4. Pp. 435–455. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-4-435-455

Введение

Естественная спонтанная межвидовая гибридизация и интрогрессия – широко распространенные явления в роде *Populus*, прослеживаемые с самых ранних этапов его развития и подтвержденные многими работами [Hamzeh, Dayanandan, 2004; Wang et al., 2014; Christe et al., 2016, 2017; Liu et al., 2017, 2022; Du et al., 2022; Borkherth et al., 2023; Климов, Прошкин, 2024].

Слабость репродуктивных барьеров следует рассматривать как признак рода, обеспечивающий ему успешность и сетчатость эволюции. Гибридизация между видами может действовать как дополнительный, возможно, распространенный источник адаптивной генетической изменчивости [Abbott et al., 2013; Dannemann, Racimo, 2018; Suarez-Gonzalez et al., 2018a; Leroy et al., 2020; Liu et al., 2022; Degen et al., 2023]. Гибридные зоны действуют на геномы как полупроницаемые мембраны, которые препятствуют потоку генов, участвующих в репродуктивной изоляции, и генов, сцепленных с ними, но допускают относительно беспрепятственную интрогрессию полезных аллелей [Zielicki et al., 2019]. Области, которые интрогрессируют легче, вероятно, содержат адаптивные варианты [Fijarczyk et al., 2018].

Согласно исследованиям [Zhang et al., 2023], у видов секции *Populus* (секция белые тополи) области генома с интрогрессивным происхождением уменьшают генетическую дивергенцию, но повышают скорость

рекомбинации и составляют 5,76% от общего генома. Интрогрессивные гены функционально связаны с устойчивостью к стрессу, включая врожденный иммунный ответ, реакцию против неблагоприятных воздействий и запрограммированную гибель клеток. Следовательно, интрогрессия генов одного вида в генофонд другого представляет собой механизм, облегчающий адаптацию растений, в первую очередь, на границе их ареалов [Chhatre et al., 2018]. Как и гибридизация вообще, так и интрогрессивная под действием ряда факторов нередко носит асимметричный характер [Suarez-Gonzalez et al., 2018b; Chhatre et al., 2018; Прошкин, Климов, 2021], т.е. возвратное скрещивание гибридных растений происходит преимущественно или только с одним из родительских видов.

Интрогрессивная гибридизация не только играет значительную роль в эволюции рода, но и создает сложности в построении его системы. Отчасти вследствие этого единой общепризнанной классификации рода нет. Наибольшее распространение получила система, предложенная Дж.Е. Экенвальдером [Eckenwalder, 1996], согласно которой род разделен на шесть секций: *Abaso* Eckenw. – мексиканские тополи, *Turanga* Bunge – туранги, пустынные тополи, *Leucoides* Spach – крупнолистные тополи, *Aigeiros* Duby – черные тополи, *Tacamahaca* Spach – бальзамические тополи и *Populus* L. (*Leuce*) – белые тополи. Как показывают исследования, на ранних этапах эволюции репродуктивные барьеры между видами различных систематических групп были менее выражены [Smith, Sytsma, 1990; Eckenwalder, 1996; Hamzeh, Dayanandan, 2004; Cervera et al., 2005; Wang et al., 2014; Liu et al., 2017, 2022; Климов, Прошкин, 2024]. В настоящее время виды секций *Abaso*, *Turanga* и *Populus* полностью репродуктивно изолированы от других представителей рода. Напротив, таксоны секций *Leucoides*, *Aigeiros* и *Tacamahaca* имеют близкое родство друг с другом и в настоящее время способны скрещиваться и образовывать межсекционные гибриды [Eckenwalder, 1996; Прошкин, Климов, 2017; Климов и др., 2018; Wang et al., 2020; Liu et al., 2022; Du et al., 2022].

Цель настоящей работы – изучить факты скрещивания видов различных секций в роде *Populus*, рассмотреть специфику таких гибридов на территории России.

Материалы и методы

Морфологические признаки гибридных растений и их родительских таксонов, а также география их распространения уточнялись с использованием доступных ресурсов с фотоматериалами и сканами

гербария¹. При этом для каждого вида использовали не менее 30–50 листьев с укороченных побегов для определения преобладающей морфы [Климов, Прошкин, 2017]. Всего было обследовано около 5000 гербарных листов и фотоматериалов. Данные этих ресурсов использовали для построения карты распространения отдельных таксонов.

Основными объектами полевых исследований изменчивости и естественной гибридизации видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* явились насаждения (ценопопуляции) *Populus irtyschensis* и его родительских таксонов *P. laurifolia* и *P. nigra* в бассейне реки Томи (Кемеровская область – Кузбасс).

Латинские названия видов рода приведены по номенклатуре согласно электронным базам².

Результаты и обсуждение

Естественные зоны, возникающие при контакте ареалов видов секции *Aigeiros* и *Tacamahaca*, изучаются с 1970-х гг. [Vanden Broeck, 2005; Eckenwalder, 2010; Прошкин, Климов, 2017]. В последнее время появились исследования по гибридизации секций с *Leucoides* [Eckenwalder, 2010; Du et al., 2024; Shi et al., 2024] (табл. 1). Прежде чем рассматривать эти гибриды, кратко охарактеризуем указанные секции, их систематический состав и географию локализации.

Секция *Leucoides* (крупнолистные, левкоидные тополи) включает североамериканский *Populus heterophylla* L. и четыре азиатских вида: *P. glauca* Haines, *P. lasiocarpa* Oliv., *P. wilsonii* C.K. Schneid и *P. ciliata* Wall. ex Royle [Прошкин, Климов, 2020; Govaerts et al., 2021; Korbik, Kosinski, 2023]. Растения этой группы отличаются кожистыми яйцевидными листовыми пластинками с глубоко сердцевидным основанием,

¹ Плантариум. URL: <https://www.plantarium.ru/> (дата обращения: 23.07.2023); Цифровой гербарий МГУ. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения: 03.12.2023); Электронный гербарий Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН. URL: <http://botsad.ru/herbarium/> (дата обращения: 04.09.2023); Chinese National Plant Specimen Resource Center. URL: <http://www.cvh.ac.cn> (access data: 14.11.2023); Consortium of California Herbaria. URL: <https://ucjeps.berkeley.edu/consortium/> (access data: 13.11.2023); Consortium of Pacific Northwest Herbaria. URL: <https://www.pnwherbaria.org/> (access data: 14.11.2023); Global Biodiversity Information Facility Backbone Taxonomy. URL: <https://www.gbif.org> (access data: 14.11.2023); iNaturalist. URL: <https://www.inaturalist.org/> (access data: 22.11.2023); Southern Rocky Mountain Herbaria. URL: <https://www.soroherbaria.org/portal/> (access data: 15.10.2023); SEINet. URL: <http://swbiodiversity.org/seinet/index.php> (access data: 16.08.2023).

² International Plant Name Index (IPNI). URL: <https://www.ipni.org/> (access data: 23.11.2023); Tropicos. URL: <http://www.tropicos.org> (access data: 15.11.2023).

Таблица 1

**Естественная спонтанная межвидовая гибридизация *Populus* между представителями секций
Leucoides, *Aigeiros* и *Tacamahaca*
[Natural spontaneous interspecific hybridization of *Populus* between representatives
of *Leucoides*, *Aigeiros* and *Tacamahaca* sections]**

Родительские виды [Parent species]	Вид [Species]	Секция [Section]	Распространение [Spreading]
Гибриды и гибридогенные виды между секциями [Hybrids and hybridogenic species between sections]			
<i>Populus deltoides</i> × <i>P. heterophylla</i>	?	<i>Aigeiros</i> × <i>Leucoides</i>	Северная Америка: юго-восток США [North America: Southeastern USA]
<i>P. ciliata</i> × <i>P. nigra</i>	<i>P.</i> × <i>kashmirica</i> A. K. Skvortsov nothosp. nova	<i>Leucoides</i> × <i>Aigeiros</i>	Индия: Гималаи, Кашмирская долина [India: Himalayas, Kashmir Valley]
<i>P. lasiocarpa</i> × <i>P. cathayana</i>	<i>P.</i> × <i>gonggaensis</i> N. Chao & J.R. He	<i>Leucoides</i> × <i>Tacamahaca</i>	Китай: провинция Сычуань, уезд Кандин [China: Sichuan Province, Kangding County]
<i>P. lasiocarpa</i> × <i>P. szechuanica</i>	<i>P.</i> × <i>dafengensis</i> Wan & Shi	<i>Leucoides</i> × <i>Tacamahaca</i>	Китай: Тибетское нагорье [China: Tibetan Plateau]
<i>P. glauca</i> × <i>P. szechuanica</i>	<i>P.</i> × <i>butuoensis</i> Wan & Shi	<i>Leucoides</i> × <i>Tacamahaca</i>	Китай: Тибетское нагорье China: Tibetan Plateau [China, Tibetan Plateau]
<i>P. deltoides</i> × <i>P. angustifolia</i>	<i>P.</i> × <i>acuminata</i> Rydberg	<i>Aigeiros</i> × <i>Tacamahaca</i>	Северная Америка: южные и центральные районы [North America: southern and central regions]

<i>P. deltoides</i> × <i>P. trichocarpa</i>	<i>P.</i> × <i>generosa</i> Henry	<i>Aigeiros</i> × <i>Tacamahaca</i>	Северная Америка: штаты Айдахо и Монтана США [North America: Idaho and Montana]
<i>P. deltoides</i> × <i>P. balsamifera</i>	<i>P.</i> × <i>jackii</i> Sargent	<i>Aigeiros</i> × <i>Tacamahaca</i>	Северная Америка: восточные и северные штаты США, южная Канада [North America: eastern and northern US, Southern Canada]
<i>P. fremontii</i> × <i>P. trichocarpa</i>	<i>P.</i> × <i>parryi</i> Sargent	<i>Aigeiros</i> × <i>Tacamahaca</i>	Северная Америка: юго-запад США [North America: Southwest USA]
<i>P. fremontii</i> × <i>P. angustifolia</i>	<i>P.</i> × <i>hinkeleyana</i> Correll	<i>Aigeiros</i> × <i>Tacamahaca</i>	Северная Америка: юг и юго-восток США, северная Мексика [North America: South and Southeast US, Northern Mexico]
<i>P. laurifolia</i> × <i>P. nigra</i>	<i>P. irtyschensis</i> C.Y. Yang in C. Wang & S. L.	<i>Tacamahaca</i> × <i>Aigeiros</i>	Северная Азия: Алтай-Саянская горная страна [Northern Asia: Altai-Sayan mountain country]
<i>P. macrocarpa</i> × <i>P. usbekistanica</i>	?	<i>Tacamahaca</i> × <i>Aigeiros</i>	Средняя Азия: Киргизия [Central Asia: Kyrgyzstan]

имеющие более или менее одинаковые размер и форму на удлинённых и укороченных побегах. Последние представлены только лептобластами (укороченные побеги с развитыми междоузлиями). Некоторые виды из секции *Leucoides* однодомные, когда на одном дереве встречаются обоеполые цветки (*Populus glauca*) [Korbik, Andrzejczak, 2022].

Секции *Aigeiros* (чёрные тополи) насчитывается четыре вида: два евразийских – *Populus nigra* L. и *P. usbekistanica* Kom. и два североамериканских – *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall и *P. fremontii* S. Watson. Укороченные побеги кроны представлены только лептобластами. Листья удлинённых порослевых побегов по форме мало отличаются от листьев кроны – треугольные или яйцевидно-треугольные с усечённым или дельтовидным основанием и удлинённо заостренной верхушкой.

Секция *Tacamahaca* (бальзамические тополи) включает в себя семь азиатских видов: *Populus laurifolia* Ledeb., *P. macrocarpa* (Schenk) Pavlov. & Lipsch., *P. simonii* Carrière, *P. yunnanensis* Dode, *P. suaveolens* Fischer, *P. cathayana* Rehder, *P. szechuanica* C.K. Schneid. и три североамериканских – *P. angustifolia* E. James, *P. balsamifera* и *P. trichocarpa* Torr. & A. Gray ex Hook. Некоторые из упомянутых азиатских видов пока являются малоизученными, их таксономическая принадлежность требует дальнейшего детального исследования [Dickmann, Kuzovkina, 2014]. Укороченные побеги кроны представлены дискобластами (внешне напоминают стопку монет-дисков, для них характерна практически полная редукция междоузлий) и лептобластами. Листья порослевых удлинённых побегов у ряда видов резко отличаются по форме листовых пластинок от таковых в кроне, у остальных они схожи по морфологии, но обычно на порослевых побегах являются более крупными.

В Северной Америке единственным представителем секции *Leucoides* в наше время является *Populus heterophylla*, произрастающий на атлантической прибрежной равнине от Род-Айленда до Флориды, в долине реки Миссисипи и в центральной низменности Иллинойса, Индиане и Огайо, а также в южном Мичигане [Johnson, 1990]. Его ареал полностью заключён в рамки распространения *P. deltoides*, с которым он и образует гибриды, приуроченные к нарушенным местообитаниям (рис. 1.) В отличие от *P. heterophylla*, у которого основание листовых пластинок сохраняет опушение из коротких волосков в течение жизни листа, гибриды имеют полностью голые пластинки и более длинные, чем у тополя дельтовидного [Eckenwalder, 2010]. Как и в других случаях гибридизации с участием *P. deltoides*, в этой паре он выступает в качестве материнского таксона.

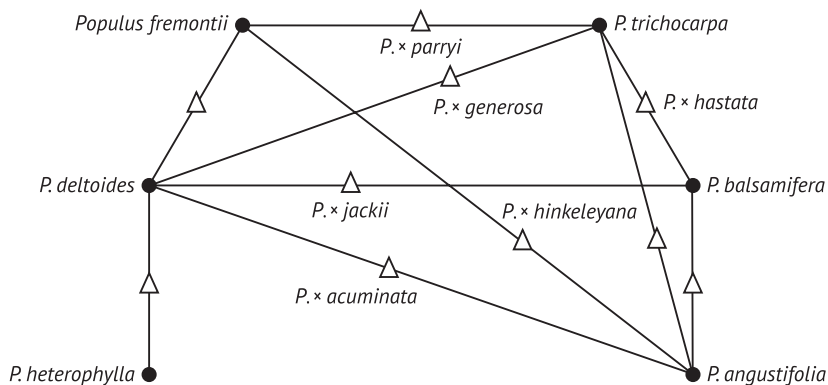


Рис. 1. Схема спонтанных скрещиваний видов секций *Leucooides*, *Aigeiros* и *Tacamahaca*, выявленных в Северной Америке (по [Eckenwalder, 1996], с изменениями автора)

Fig. 1. Scheme of spontaneous crosses of species of sections *Leucooides*, *Aigeiros* and *Tacamahaca* identified in North America (according to [Eckenwalder, 1996], with author's modifications)

В западных Гималаях А.К. Скворцовым описан гибрид *Populus* × *kashmirica* К. Skvortsov, возникший от скрещивания *P. ciliata* и *P. nigra* [Скворцов, 2008]. Он выращивается в Кашмирской долине, возле города Сринагара. Дерево до 25 м высотой с изогнутым стволом и довольно толстыми побегами, листьями, похожими на *P. ciliata*, однако его пластинка имеет округлое или клиновидное основание, а не характерное для последнего сердцевидное. *P. ciliata* в природе спонтанных гибридов с видами секции *Tacamahaca* не образует, поскольку сроки цветения у них не совпадают, и все наблюдаемые скрещивания получены исключительно в лабораторных условиях [Khurana, 2012].

На периферии Тибетского нагорья, где на определенных высотах пересекаются ареалы левкоидных и бальзамических тополей, обнаружены их спонтанные гибриды (см. табл. 1). В частности, *Populus lasiocarpa* образует естественные гибриды с *P. cathayana* – *P. × gonggaensis* N. Chao & J.R. He [Du et al., 2024], с *P. szechuanica* – *P. × dafengensis* Wan & Shi [Shi et al., 2024].

P. × gonggaensis представляет собой не гибридогенный вид, а одичавшую гибридную особь, вероятно, близкую к первому поколению, с которой в 1991 г. был собран гербарный материал (Китай, Сычуань, уезд Кандин, Симацяо, высота 2700 м). В настоящее время территория, где произрастал *P. × gonggaensis*, занята городской застройкой

и обнаружить живые деревья в районе, где он был описан, китайским ученым не удалось. *Populus × dafengensis* имеет всего два местонахождения в Сычуани, с диапазоном высот от 2000 до 2500 м.

Близкий к *P. lasiocarpa*, *P. glauca* на этой же территории скрещивается с *P. szechuanica* с образованием *P. × butuoensis* Wan & Shi [Shi et al., 2024]. Все эти азиатские гибриды были обнаружены в виде отдельных особей, их пока нельзя рассматривать как гибридогенные виды или комплексы. Они зачастую выявлены на антропогенно нарушенных местообитаниях, более сухих по сравнению с занимаемыми родительскими таксонами, и их природа требует дальнейших исследований.

В Северной Америке гибридизация между видами секциями *Aigeiros* и *Tacamahaca* – это преимущественно скрещивание одного из представителей последней с наиболее широко распространенным черным тополем – *Populus deltoides* (см. рис. 1). Американские гибриды подробно описаны Дж.Е. Экенвальдером [Eckenwalder, 1984a, b, c]. Наиболее широко распространенным в Северной Америке является *P. × jackii*, что связано с обширным перекрыванием ареалов его родительских видов – *P. balsamifera* и *P. deltoides*. Гибриды в этих зонах встречаются как в естественных пойменных условиях, так и на антропогенно нарушенных участках вне поймы [Roe et al., 2014a, b; Климов и др., 2018].

Некоторые его клоны используются в культуре, в том числе и в Европе. В частности, пестичный клон ‘Balm-of-Gilead’ широко культивировался по крайней мере с XVIII в. из-за смолы почек, используемой при лечении кашля. Плоды созревают редко, если вообще когда-либо, и деревья, по-видимому, не дают зрелых семян, но сохраняются и распространяются корневыми отпрысками на пустырях и на опушках леса. Его выращивают в основном на юго-востоке Канады и на востоке США до Великих равнин, главным образом, – в горах на юго-востоке США. Этот клон больше похож на тополь бальзамический, чем гибриды первого поколения, и имеет отличия от диких гибридов Северной Америки. Возможно, он возник в Европе в результате гибридизации и обратного скрещивания *P. balsamifera* и южного *P. deltoides* subsp. *deltoides* Eckenw. Большинство диких гибридов возникли от *P. deltoides* subsp. *monifera* (Aiton) Eckenw. в качестве материнского родителя [Eckenwalder, 2010].

Исследования североамериканских гибридных зон *Aigeiros × Tacamahaca*, в том числе сложных [Hersch-Green et al., 2014; Климов и др., 2018], также показали асимметричность наблюдаемой гибридизации. Как уже отмечалось, материнским растением в большинстве из них выступал *Populus deltoides*; поэтому и гибриды первого поколения,

часто преобладающие в гибридном поколении, имеют с ним наибольшее сходство (табл. 2). Особенно оно выражено в морфологии листа у *Populus* × *generosa* Henry, *P.* × *jackii* и *P.* × *parryi* Sargent. Их листовые пластинки широко яйцевидно-треугольные с сердцевидным основанием и заостренной (иногда коротко заостренной) верхушкой. Гибриды *P. deltoides* и *P. fremontii* и с *P. angustifolia* – *P.* × *acuminata* Rydberg и *P.* × *hinkeleyana* Correll очень сходны по морфологии с азиатским *P. irtyschensis* с яйцевидно-треугольной пластинкой и клиновидным, реже округло-клиновидным основанием и удлинненно-заостренной верхушкой. В Северной Америке интрогрессия имеет широкое место почти во всех изученных зонах [Keim et al., 1989; Hamzeh et al., 2007; Thompson et al., 2010; Leboldus et al., 2013; Roe et al., 2014a, b].

В Азии наиболее широко распространенным и изученным таксоном является *P. irtyschensis* (*P.* × *berolinensis* K. Koch nothovar. *irtyschensis* (Chang Y. Yang) C. Shang comb. & stat. nov.) [Shang et al., 2016] – естественный гибридогенный вид, произрастающий в местах наложения их ареалов *P. laurifolia* и *P. nigra* [Прошкин, Климов, 2017a, b, c; Прошкин, Климов, 2021] (рис. 2).

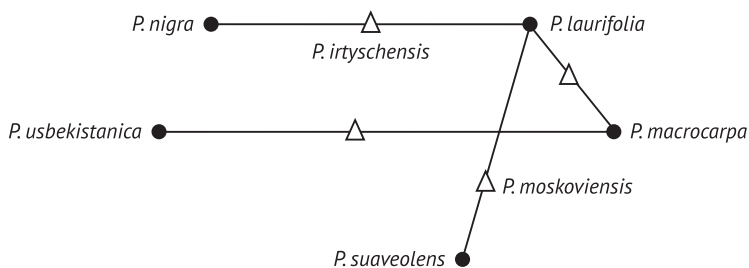


Рис. 2. Схема спонтанных скрещиваний видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, выявленных в Азии

Fig. 2. Scheme of spontaneous crossings of species of sections *Aigeiros* and *Tacamahaca* discovered in Asia

Согласно литературным данным, *P. irtyschensis* встречается в поймах рек и притоков Енисея, Абакана, Томи, Бастеректы в Восточном Казахстане, а также в бассейне Черного Иртыша в Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая [Прошкин, Климов, 2017a]. Для уточнения географии произрастания таксона автором составлена карта распространения *P. irtyschensis* и его родительских таксонов в Азиатском регионе (рис. 3).

Таблица 2

**Морфология листовых пластинок на укороченных побегах кроны
естественных гибридов секций *Aigeiros* × *Tacamahaca***

[Morphology of leaf blades on shortened crown shoots of natural hybrids of *Aigeiros* × *Tacamahaca* sections]

Признак [Characteristics]	<i>Aigeiros</i> × <i>Tacamahaca</i>					<i>Tacamahaca</i> × <i>Aigeiros</i>	
	<i>Populus</i> × <i>acuminata</i>	<i>P.</i> × <i>generosa</i>	<i>P.</i> × <i>jackii</i>	<i>P.</i> × <i>parryi</i>	<i>P.</i> × <i>hinkeleyana</i>	<i>P. irtyschensis</i>	<i>P. macrocarpa</i> × <i>P. usbekistanica</i>
Форма листовой пластинки [Leaf blade shape]							
Треугольная [Triangular]	+	–	–	–	–	+	–
Яйцевидно-треугольная [Ovoid-triangular]	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Яйцевидная [Ovoid]	+	+	+	+	+	+	+
Эллиптическая [Elliptical]	–	–	–	–	–	+	–
Форма основания листовой пластинки [Leaf blade base shape]							
Клиновидное [Wedge-shaped]	+	–	–	–	+	+	+
Округло-клиновидное [Round-wedge-shaped]	(+)	–	+	–	(+)	(+)	(+)
Сердцевидное [Heart-shaped]	+	(+)	(+)	(+)	–	+	+
Форма верхушки листовой пластинки [Leaf blade tip shape]							
Удлиненно-остроконечная [Elongated-pointed]	(+)	–	–	–	(+)	(+)	(+)
Заостренная [Pointed]	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. + – морфа выражена, но не преобладает; (–) – преобладающая морфа.

[Note. + – the morph is expressed but not predominant; (–) – the predominant morph.]

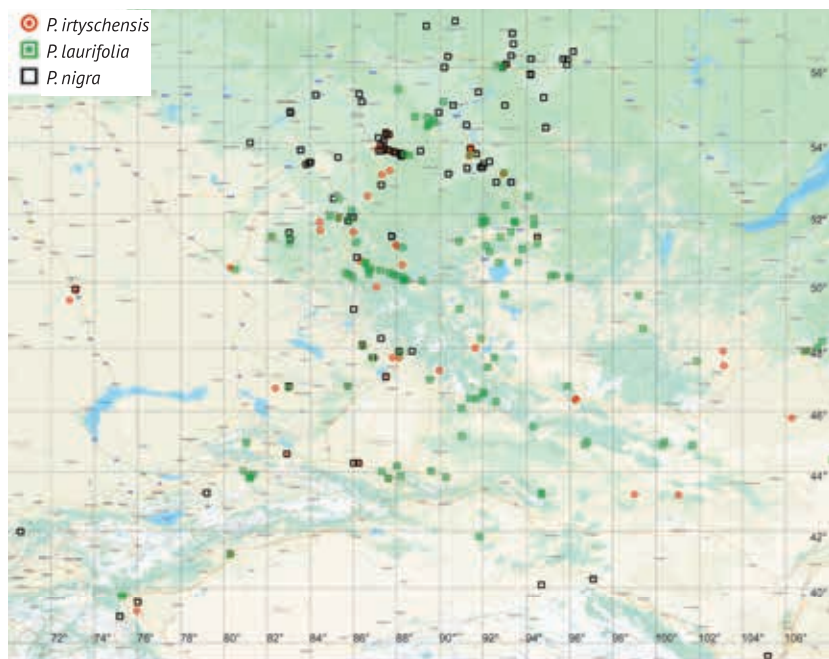


Рис. 3. Географическое распространение *Populus irtyschensis*

Fig. 3. Geographic distribution of *Populus irtyschensis*

Полученные результаты, особенно после привлечения данных китайских гербариев (Chinese National Plant Specimen Resource Center), заставляют несколько по-новому взглянуть на географию распространения указанных таксонов. В частности, считалось, что *Populus laurifolia* проникает на юг до Джунгарского Алатау [Скворцов, 2011; Климов, Прошкин, 2019]. Однако локализация китайских сборов показывает, что на территории Синьцзян-Уйгурского автономного района он встречается и южнее Тянь-Шаня, вплоть до северных склонов Памира. По горным отрогам Алтайских гор и Восточного Тянь-Шаня *P. laurifolia* глубоко проникает на восток.

Анализ распространения *P. irtyschensis* еще раз показал, что в Алтае-Саянской горной стране на территории России он приурочен к местам совместного произрастания родительских таксонов *P. laurifolia* и *P. nigra* [Прошкин, Климов, 2017а, 2021]. В то же время на территории Синьцзяня и Монголии он образует чистые насаждения, без примеси родительских видов [Jiang et al., 2016]. Вероятно, последнее отчасти связано и с использованием его в культуре.

Изучение гибридной зоны *Populus laurifolia* и *P. nigra* в бассейне реки Томи показало, что зона гибридизации представляет собой довольно узкую полосу. Проанализируем факторы, способствующие гибридизации *P. nigra* и *P. laurifolia* в этом районе. К ним можно отнести совместное произрастание родительских таксонов в субоптимальных условиях в зоне наложения ареалов; слабость репродуктивных барьеров; совпадение фаз цветения; опыление ветром; наличие подходящих местообитаний для гибридных растений.

Все эти факторы можно условно разделить на общие для рода и имеющие географическую специфику. Так, к первым можно отнести опыление ветром и слабость репродуктивных барьеров. Ветроопыление вообще характерно для рода *Populus*. Переход от первичной энтомофилии произошел в группе еще на очень ранней стадии эволюции [Тахтаджан, 1948] и сопровождался редукцией частей цветка. Округлый или колокольчатый диск – это, собственно, все, что осталось от околоцветника предковых форм у современных тополей.

Слабость репродуктивных барьеров, как уже отмечалось выше, также следует рассматривать как признак рода, обеспечивающий ему успешность и сетчатость эволюции. Следует отметить, что такой признак, как фертильность пыльцы, нередко используемый для подтверждения гибридного происхождения у растений в роде *Populus*, в значительной степени зависит от эффекта года.

К факторам, носящим географическую специфику, могут быть отнесены совместное произрастание родительских видов, совпадение фаз цветения и наличие подходящих местообитаний для развития гибридных растений. Как уже отмечалось ранее [Прошкин, Климов, 2021], в бассейне реки Томи наблюдается перекрывание ареалов горно-долинного *P. laurifolia* и равнинного *P. nigra*. Очевидно, это обусловлено в значительной степени историческими факторами расселения указанных видов, а также современными географическими условиями территории, сочетающими как оптимальные, так и субоптимальные участки произрастания.

Также к факторам, носящим географическую специфику, относится современный рельеф и режим эрозионно-аккумулятивных процессов в пойме. Верхнее течение реки Томи приурочено преимущественно к низкоргорным территориям Алатау-Шорского нагорья. Долина реки имеет V-образный профиль со слабо выраженной поймой. Последняя периодически расширяется в местах впадения притоков, появляются острова, преимущественно останцы обтекания, прорезанные многочисленными переливными ложбинами. Преобладают гравийно-валунные

аллювиальные отложения. Это оптимальные местообитания для *Populus laurifolia*. Ниже грубый аллювий чередуется с песчано-галечными отложениями, и здесь *P. laurifolia* содоминирует в насаждениях с *P. nigra*, на участках с песчаным и иловатым аллювием тополь черный начинает преобладать. Ниже Новокузнецка в пойме Томи доминирует *P. nigra*, а *P. laurifolia* встречается на выходах горных пород и формирует насаждения правых притоков реки Томи. В результате чистые лавролистный топольники приурочены к горным районам бассейна, осокорники доминируют в среднем течении, а на значительном участке распространены смешанные леса. Именно к нему и приурочена зона гибридизации.

Местообитания, необходимые для развития гибридных растений, возникают как под влиянием природных факторов, так и антропогенной деятельности. На естественных прирусловых отмелях гибридные растения хотя и поселяются, но не выдерживают конкуренцию с родительскими видами. Поэтому они осваивают участки поймы, на которых в результате различных факторов происходит сильное разрушение или уничтожение уже сложившегося растительного покрова. Например, вследствие сильных катастрофических половодий, которые характерны для бассейна р. Томи с периодичностью около 10–20 лет, эти участки обычно выше и суше типичных прирусловых отмелей, и характер микроусловий здесь несколько отличный. Вот они и являются типичными местообитаниями для поселения гибридов. В настоящее время условия для поселения гибридов в значительной степени обусловлены хозяйственной деятельностью человека. Освоение пойм, быстрый рост территории угольных отвалов привели к резкому расширению распространения *P. irtyschensis* в Кузбассе.

Относительно совпадают сроки цветения *P. nigra* и *P. laurifolia*. В районе города Новокузнецка тополь черный зацветает в конце апреля – начале мая, тополь лавролистный на два-три дня позднее. Однако практически ежегодно на этот период приходится арктическое вторжение холодных воздушных масс, что приводит к совместному массовому пылению видов 3–5 мая. Следовательно, природно-климатические условия способствуют одновременному цветению родительских видов.

Анализируя исследованную зону с точки зрения взаимодействия ареалов, стоит еще раз подчеркнуть, что зона скрещивания *P. laurifolia* и *P. nigra* в бассейне реки Томи – пример симпатрической локализованной гибридизации. В зависимости от того, как отбор действует на гибриды, исследованную зону следует рассматривать как соответствующую модели ограниченного гибридного превосходства [Moore, 1977]. *P. irtyschensis* обычно встречается единично в смешанных насаждениях

родительских видов и образует скопления на отдельных экотонных участках поймы. Также он встречается на нарушенных участках вне поймы, где условия хотя и схожи, но действие естественного отбора определяют иные факторы.

Заключение

Естественная гибридизация широко распространена в роде *Populus* и определяет характер его эволюции. К настоящему времени из шести известных секций три полностью репродуктивно изолированы и три – *Leucoides*, *Aigeiros* и *Tacamahaca* – сохранили способность к скрещиванию и образованию жизнеспособного потомства. Гибридизация между видами *Leucoides* и *Tacamahaca* в силу неширокого распространения видов первой секции протекает на небольших площадях, гибриды единичны, гибридные зоны не выражены. Спонтанное скрещивание между видами *Aigeiros* и *Tacamahaca* наблюдается в природе в зоне перекрывания их ареалов. Гибридизация слабо ограничена репродуктивными барьерами, наличие которых определяет ее ассиметричный характер. В природных местообитаниях гибридизация между видами *Populus* является интрогрессивной и служит важным источником адаптивной генетической изменчивости.

Выполненный анализ распространения *P. irtyschensis* в целом показал, что в Алтае-Саянской горной стране на территории России он приурочен к местам совместного произрастания родительских таксонов *P. laurifolia* и *P. nigra*. В то же время на территории Синьцзяня и Монголии он образует чистые насаждения без примеси родительских видов.

В бассейне р. Томи факторы, способствующие образованию гибридной зоны *P. laurifolia* и *P. nigra*, можно разделить на две группы: общие для рода – опыление ветром и слабость репродуктивных барьеров; факторы, имеющие географическую специфику, – совместное произрастание родительских видов, совпадение фаз цветения, наличие подходящих местообитаний для развития гибридных растений. Установлено, что возникновение местообитаний связано с нарушением сложившегося растительного покрова на отдельных участках в результате естественных процессов и антропогенной деятельности. Усиление хозяйственной деятельности человека на территории Кузбасса способствует более широкому распространению *P. irtyschensis*.

Библиографический список / References

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × irtyschensis* Ch.Y. Yang, в зоне естественной гибридизации // Вестник Томского государственного университета.

Биология. 2017. № 39. С. 58–72. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphotypic diversity in the populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. × jrtyschensis* Ch.Y. Yang. in the zone of natural hybridization. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2017. No. 39. Pp. 58–72. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Аборигенные тополи Республики Казахстан // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2019. Вып. 25. С. 22–28. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Native poplars of the Republic of Kazakhstan. *Botanical Studies of Siberia and Kazakhstan*. 2019. Issue 25. Pp. 22–28. (In Rus.)]

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

Климов А.В., Прошкин Б.В. Происхождение и эволюция рода *Populus* L. (семейство *Salicaceae*) // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 2. С. 205–238. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-2-205-238 [Klimov A.V., Proshkin B.V. Origin and evolution of the genus *Populus* L. (family *Salicaceae*). *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 2. Pp. 205–238. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-2-205-238]

Прошкин Б.В., Климов А.В. *Populus × jrtyschensis* Chang Y. в Алтае-Саянской горной стране // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2017. № 115. С. 28–35. [Proshkin B.V., Klimov A.V. *Populus × jrtyschensis* Chang Y. in the Altai-Sayan mountain country. *Systematic notes on the materials of the Herbarium named after P.N. Krylov of Tomsk State University*. 2017a. No. 115. Pp. 28–35. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Возникновение, структура и динамика популяций *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang в зоне естественной гибридизации // Вестник НГАУ. 2017b. № 4. С. 23–31. [Proshkin B.V., Klimov A.V. The emergence, structure and dynamics of *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang populations in the natural hybridization zone. *Bulletin of NGAU*. 2017. No. 4. Pp. 23–31. (In Rus.)]

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

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

Прошкин Б.В., Климов А.В. Систематическое положение *Populus ciliata* Wall. ex Royle по результатам изучения морфологии побегов и петиолярной

анатомии // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10. № 1. С. 9–23. DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-1-9-23 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Systematic position of *Populus ciliata* Wall. ex Royle on the study of shoot morphology and petiolar anatomy. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2020. Vol. 10. № 1. Pp. 9–23. (In Russ.) DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-1-9-23]

Скворцов А.К. Тополы (*Populus* L., Salicaceae) индийских Гималаев // Новости систематики высших растений. 2008. Т. 40. С. 52–67. [Skvortsov A.K. Poplars (*Populus* L., Salicaceae) of the Indian Himalayas. *News of Higher Plant Taxonomy*. 2008. Vol. 40. Pp. 52–67. (In Rus.)]

Скворцов А.К. Заметка о двух среднеазиатских тополях // Бюллетень Главного ботанического сада. 2011. № 195. С. 32–36. [Skvortsov A.K. Note on two Central Asian poplars. *Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2011. No. 195. Pp. 32–36. (In Rus.)]

Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. [Takhtadzhyan A.L. *Morfologicheskaya evolyutsiya pokrytosemennykh* [Morphological evolution of angiosperms]. Moscow, 1948.]

Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*. 2013. Vol. 26. Pp. 229–246.

Borkhert E.V., Pushkova E.N., Nasimovich Yu.A. et al. Sex-determining region complements traditionally used in phylogenetic studies nuclear and chloroplast sequences in investigation of *Aigeiros* Duby and *Tacamahaca* Spach poplars (genus *Populus* L., Salicaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2023. Vol. 14. Article number 1204899.

Servera M., Storme V., Soto A. et al. Intraspecific and interspecific genetic and phylogenetic relationships in the genus *Populus* based on AFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 2005. Vol. 111. Pp. 1440–1456.

Chhatre V.E., Evans L.M., DiFazio S.P., Keller S.R. Adaptive introgression and maintenance of a trispecies hybrid complex in range-edge populations of *Populus*. *Molecular Ecology*. 2018. Vol. 27. Pp. 4820–4838.

Christe C., Stölting K.N., Paris M. et al. Adaptive evolution and segregating load contribute to the genomic landscape of divergence in two tree species connected by episodic gene flow. *Molecular Ecology*. 2017. Vol. 26. Pp. 59–76. DOI: 10.1111/mec.13765

Christe C., Stölting K.N., Bresadola L. et al. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F_1 fertility and recurrent gene flow. *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25. No. 11. Pp. 2482–2498.

Dannemann M., Racimo F. Something old, something borrowed: Admixture and adaptation in human evolution. *Current Opinion in Genetics & Development*. 2018. Vol. 53. Pp. 1–8.

Degen B., Blanc-Jolivet C., Mader M. et al. Introgression as an important driver of geographic genetic differentiation within European white oaks. *Forests*. 2023. Vol. 14. Pp. 2279.

Dickmann D.I., Kuzovkina J. Poplars and willows of the world, with emphasis on silviculturally important species: Poplars and willows; trees for society and

the environment. *The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) and CAB International (CABI)*. Rome, 2014. Pp. 8–91.

Du S.H., Hu X., Yang Y., Wang Z. Molecular phylogeny of *Populus* (*Salicaceae*, *Salicales*) with focus on inter- and intrasectional relationships. *Dendrobiology*. 2022. Vol. 88. Pp. 56–69.

Du W., Wang Y., Xie D. et al. Phylogenomics reveal *Populus gonggaensis* as a hybrid between *P. lasiocarpa* and *P. cathayana* (*Salicaceae*). *PhytoKeys*. 2024. Vol. 234. Pp. 161–177.

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

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (*Salicaceae*) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. II. Taxonomy. *Canadian Journal of Botany*. 1984b. Vol. 62. Pp. 325–335.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (*Salicaceae*) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution. *Canadian Journal of Botany*. 1984c. Vol. 62. Pp. 336–342.

Eckenwalder J.E. Systematics and evolution of *Populus*. *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Canada, 1996. Chapter 1. Pp. 7–32.

Eckenwalder J.E. *Populus*. *Flora of North America North of Mexico*. Vol. 7. Oxford University Press, 2010. Pp. 5–22.

Fijarczyk A., Dudek K., Niedzicka M., Babik W. Balancing selection and introgression of new immune-response genes. *Proceedings of the Royal Society – Series B: Biological Sciences*. 2018. Vol. 285. Article number 20180819.

Govaerts R., Nic Lughadha E., Black N. et al. The World checklist of vascular plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity. *Scientific Data*. 2021. Vol. 8. Article number 215.

Hamzeh M., Sawchyn Ch., Perinet P., Dayanandan S. Asymmetrical natural hybridization between *Populus deltoides* and *P. balsamifera* (*Salicaceae*). *Canadian Journal of Botany*. 2007. Vol. 85. Pp. 1227–1232.

Hamzeh M., Dayanandan S. Phylogeny of *Populus* (*Salicaceae*) based on nucleotide sequences of chloroplast trnT-trnF region and nuclear rDNA. *American Journal of Botany*. 2004. Vol. 91. Pp. 1398–1408.

Hersch-Green E.I., Allan G.J., Whitham T.G. Genetic analysis of admixture and patterns of introgression in foundation cottonwood trees (*Salicaceae*) in southwestern Colorado, USA. *Tree Genetics & Genomes*. 2014. Vol. 10. Pp. 527–539.

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

Johnson R.L. *Populus heterophylla* L.: Swamp Cottonwood. *Silvics of North America*. 1990. Pp. 551–554.

Keim P., Paige K.N., Whitham T.G., Lark K.G. Genetic analysis of an interspecific hybrid swarm of *Populus*: Occurrence of unidirectional introgression. *Genetics*. 1989. Vol. 123. Pp. 557–565.

Khurana D.K. Status of Poplar breeding in India with special reference to Work Done at Dr. Y.S. Parmar University of Horticulture and Forestry. *Forestry Bulletin*. 2012. Vol. 12. No. 1. Pp. 33–39.

Korbik M., Andrzejczak D. Morphological differences between *Populus glauca* and *P. wilsonii* from Leucoides section of genus *Populus* (Salicaceae). *Conference: 10th Jubilee Congress of the Polish Dendrology Society*. 2022. Pp. 41–42.

Korbik M., Kosiński P. Revisiting the taxonomy of *Populus lasiocarpa* × *P. wilsonii* hybrids. *Dendrobiology*. 2023. Vol. 90. Pp. 86–94. DOI: 10.12657/denbio.090.007

Leboldus J.M., Isabel N., Floate K.D. et al. Testing the “Hybrid susceptibility” and “Phenological sink” hypotheses using the *Populus balsamifera* – *P. deltoides* hybrid zone and septoria leaf spot (*Septoria musiva*). *PLoS ONE*. 2013. Vol. 12. Article number e84437.

Leroy T., Louvet J.M., Lalanne C. et al. Adaptive introgression as a driver of local adaptation to climate in European white oaks. *New Phytologist*. 2020. Vol. 226. No. 4. Pp. 1171–1182. DOI: 10.1111/nph.16095.

Liu Sh., Zhang L., Sang Y. et al. demographic history and natural selection shape patterns of deleterious mutation load and barriers to introgression across populus genome. *Molecular Biology and Evolution*. 2022. Vol. 39. Article number msac008.

Liu X., Wang Z., Wang W. et al. Origin and evolutionary history of *Populus* (Salicaceae): Further insights based on time divergence and biogeographic analysis. *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Article number 1031087.

Liu X., Wang Z., Shao W. et al. Phylogenetic and taxonomic status analyses of the *Abaso* section from multiple nuclear genes and plastid fragments reveal new insights into the North America origin of *Populus* (Salicaceae). *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 7. Article number 2022.

Moore W.S. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*. 1977. Vol. 52. Pp. 263–278.

Roe A.D., MacQuarrie C.J., Gros-Louis M.C. et al. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand. *Ecology and Evolution*. 2014a. Vol. 4. Pp. 1629–1647.

Roe A.D., MacQuarrie C.J., Gros-Louis M.C. et al. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: II. Impact of exotic sex on native poplars in an urban jungle. *Ecology and Evolution*. 2014b. Vol. 4. Pp. 1876–1889.

Shang C., Zhang L., Zhang Z. New combinations for nothotaxa of *Populus* (Salicaceae) from China. *Phytotaxa*. 2016. Vol. 253. № 2. Pp. 176–178.

Shi Y.J., Huang J.L., Mi J.X. et al. A model of hybrid speciation process drawn from three new poplar species originating from distant hybridization between sections. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2024. Vol. 190. Article number 107686.

Smith R.L., Sytsma K.J. Evolution of *Populus nigra* (sect. *Aigeiros*): Introgressive hybridization and the chloroplast contribution of *Populus alba* (sect. *Populus*). *American Journal of Botany*. 1990. Pp. 1176–1187.

Suarez-Gonzalez A., Hefer C.A., Lexer C. et al. Introgression from *Populus balsamifera* underlies adaptively significant variation and range boundaries in *P. trichocarpa*. *New Phytologist*. 2018a. Vol. 217. Pp. 416–427.

Suarez-Gonzalez A., Hefer C.A., Lexer C. et al. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*). *Molecular Ecology*. 2018b. Vol. 27. Pp. 1667–1680.

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

Vanden Broeck A., Villar M., Bockstaele Van E., Slycken Van J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: Evidence and consequences for native poplar populations. *Annals of Forest Science*. 2005. Pp. 601–613.

Wang M., Zhang L., Zhang Z. et al. Phylogenomics of the genus *Populus* reveals extensive interspecific gene flow and balancing selection. *New Phytologist*. 2020. Vol. 225. Pp. 1370–1382.

Wang Z., Du S., Dayanandan S. et al. Phylogeny reconstruction and hybrid analysis of *Populus* (*Salicaceae*) based on nucleotide sequences of multiple single-copy nuclear genes and plastid fragments. *PLoS One*. 2014. Vol. 9. Article number e103645.

Zhang H., Zhang X., Wu G. et al. Genomic divergence and introgression among three *Populus* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2023. Vol. 180. Article number 107686.

Zielicki P., Dudek K., Arntzen J.W. et al. Differential introgression across newt hybrid zones: Evidence from replicated transects. *Molecular Ecology*. 2019. Vol. 28. Pp. 4811–24.

Статья поступила в редакцию 26.09.2024, принята к публикации 05.11.2024
The article was received on 26.09.2024, accepted for publication 05.11.2024

Сведения об авторе / About the author

Прошкин Борис Владимирович – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории лесных генетических ресурсов, Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук, г. Новосибирск; старший научный сотрудник организационно-научного и редакционно-издательского отделения, Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний, г. Новокузнецк, Российская Федерация

Boris V. Proshkin – PhD in Biology; senior researcher at the Forest Genetic Resources Laboratory, West-Siberian Division of the V.N. Sukachev Forest Institute of the Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk; senior researcher at the Organizational-scientific and Editorial-publishing Department, KI of the FPS of Russia, Novokuznetsk, Kemerovo region, Russian Federation

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

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru