

DOI: 10.31862/2500-2961-2025-15-1-9-26

УДК 575.858:582.623.2

Б.В. Прошкин^{1, 2}, А.В. Климов^{1, 3}

¹ Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева
Сибирского отделения Российской академии наук,
630082 г. Новосибирск, Российская Федерация

² Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний,
654066 г. Новокузнецк, Кемеровская обл., Российская Федерация

³ ООО ИнЭКА-консалтинг,
654027 г. Новокузнецк, Кемеровская обл., Российская Федерация,

Становление и развитие систематики рода *Populus* L. – морфологический этап

Виды рода *Populus* широко распространены в умеренных широтах и некоторых субтропических районах северного полушария. Присущая им морфологическая изменчивость, склонность к гибридизации и интрогрессии нередко затрудняют идентификацию видов и делают род одной из самых сложных и проблемных групп в классификации растений. Знания о видах *Populus* прошли от мифических представлений в античности к возникновению научной трактовки рода с момента описания рода К. Линнеем. В XVII–XVIII вв. в Европу из других регионов мира начался завоз новых видов, что нередко сопровождалось их спонтанной гибридизацией с рядом аборигенных. Одновременно проводилось и их научное описание. В XIX в. произошло становление систематики рода *Populus* с выделением единиц рангом выше вида, в частности секций. Началось создание простых классификаций, построенных по принципу «род–секция–вид», признавав-

ших в роде ограниченное количество полиморфных видов. Параллельно с ними в начале XX в. на фоне развития представлений о биологическом виде и, в частности, монотипической его трактовки, появляются и получают развитие сложные классификации рода, построенные по принципу «род–подрод–секция–вид». Все эти системы были построены на основе анализа морфологических признаков, поэтому рассматриваемый этап можно назвать морфологическим.

Ключевые слова: *Populus*, происхождение рода *Populus*, эволюция *Populus*, систематика *Populus*, палеоботаника, филогения

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Прошкин Б.В., Климов А.В. Становление и развитие систематики рода *Populus* L. – морфологический этап // Социально-экологические технологии. 2025. Т. 15. № 1. С. 9–26. DOI: 10.31862/2500-2961-2025-15-1-9-26

Analytical review

DOI: 10.31862/2500-2961-2025-15-1-9-26

B.V. Proshkin^{1, 2}, A.V. Klimov^{1, 3}

¹ West-Siberian Division of the V.N. Sukachev Forest Institute of the Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk, 630082, Russian Federation

² KI of the FPS of Russia, Novokuznetsk, Kemerovo region, 654066, Russian Federation

³ InEkA-consulting, Novokuznetsk, Kemerovo region, 654027, Russian Federation

Formation and development of the taxonomy of the genus *Populus* L. – morphological stage

Species of the genus *Populus* are widespread in temperate latitudes and some subtropical regions of the northern hemisphere. Their inherent morphological variability, tendency to hybridization and introgression often complicate the identification of species and make the genus one of the most complex and problematic groups in plant classification. Knowledge of *Populus*

species has passed from mythical ideas in antiquity to the emergence of a scientific interpretation of the genus since the description of the genus by K. Linnaeus. In the 17th–18th centuries, new species began to be imported to Europe from other regions of the world, which was often accompanied by their spontaneous hybridization with a number of native species. At the same time, they were also scientifically described. In the 19th century, the taxonomy of the genus *Populus* was established with the allocation of units of a rank higher than species, in particular, sections. The creation of simple classifications began, built on the principle of “genus–section–species”, recognizing a limited number of polymorphic species in the genus. In parallel with them, at the beginning of the 20th century, against the background of the development of ideas about the biological species and, in particular, with its monotypic interpretation, complex classifications of the genus appear and develop, built on the principle of “genus–subgenus–section–species”. All these systems were built on the basis of the analysis of morphological features, therefore the stage under consideration can be called morphological.

Key words: *Populus*, origin of the genus *Populus*, evolution of *Populus*, systematics of *Populus*, paleobotany, phylogeny

FOR CITATION: Proshkin B.V., Klimov A.V. Formation and development of the taxonomy of the genus *Populus* L. – morphological stage. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2025. Vol. 15. No. 1. Pp. 9–26. (In Rus.). DOI: 10.31862/2500-2961-2025-15-1-9-26

Введение

Тополы – группа видов рода *Populus*, широко распространенных в умеренных широтах и некоторых субтропических районах северного полушария. Все они представлены двудомными довольно крупными деревьями, нередко образующими клоны, и у многих исследователей ассоциируются с деревьями, которые чрезвычайно трудно идентифицировать [Korbik, 2020]. Это обусловлено морфологической изменчивостью, наблюдаемой не только на популяционном уровне, но и внутри каждого отдельного дерева (эндогенная изменчивость). Кроме того, межвидовая гибридизация и интрогрессия с многочисленными фактами захвата пластид – явления, широко распространенные в роде, прослеживаемые с самых ранних этапов его эволюции [Климов, Прошкин, 2024]. Поэтому род *Populus* является одной из самых сложных и проблемных групп в классификации растений [Wan et al., 2023].

Для начала несколько слов о современном систематическом положении самого рода *Populus*. Традиционно он вместе с родами *Salix* L. и *Chosenia* Pallas составлял семейство *Salicaceae* Mirbel – ивовые [Тахтаджян, 1987]. В настоящее время границы семейства расширены за счет включения значительной части бывших *Flacourtiaceae* DC, в том числе типового рода *Flacourtia* Com ex L. Нег и крупного тропического рода *Casearia* Jacq. [APG II, 2003]. В настоящее время считается, что семейство *Salicaceae* возникло около 128 млн лет назад и насчитывает около 54 родов с более чем 1400 видами [Ogutcen et al., 2024].

Становление представлений о роде *Populus* связано с развитием культуры древнего Междуречья и античности в Средиземноморском регионе. В XVII–XVIII вв. в Европу из других регионов мира начался завоз новых видов, что нередко сопровождалось их спонтанной гибридизацией с рядом аборигенных. Одновременно проводилось и их научное описание. В XIX в. произошло становление систематики рода *Populus* с выделением единиц рангом выше вида. В течение XIX–XX вв. сформировались основные подходы к его классификации и были представлены различные системы. К сожалению, эти сведения по истории становления систематики рода *Populus* практически не получили отражения в отечественной литературе.

Цель настоящей работы – рассмотреть становление и развитие систематики рода *Populus*, выявить исторически сложившиеся основные подходы к его классификации.

Материалы и методы

В качестве материалов использовались литературные источники: научные работы по систематике и филогенетическим исследованиям видов рода *Populus*. Проанализированы сведения о становлении научных представлений о роде, связанные с развитием культуры древнего Междуречья и античности, этапы становления научной систематики в XVII–XX вв. Рассмотрены основные подходы к классификации *Populus* и развитию его различных систем.

Латинские названия видов рода приведены согласно электронным базам по номенклатуре Tropicos (<http://www.tropicos.org>), The International Plant Names Index (<http://www.ipni.org>).

Результаты и обсуждение

Данные археологии свидетельствуют о том, что люди, жившие в Месопотамии и на Ближнем Востоке более 10 тыс. лет назад, использовали древесину тополя и ивы для приготовления пищи и отопления,

а также для строительства своих жилищ [Stettler, 2009]. В эпоху Третьей династии Ура (ок. 2111–2003 гг. до н.э.) в Месопотамии тополи и ивы использовали для изготовления корзин, лодок, мотыг, плугов, ручек инструментов, а также строительства, приготовления пищи и корма животных [Isebrands, Richardson, 2014].

Первые письменные свидетельства о тополях появились у древних греков: они называли черный тополь *aigeiros*, белый тополь – *leuke*, а осину – *kerkis*. Там же зародились легендарные представления о происхождении рода [Царев, 2019]. Представления о *Populus* у древних римлян отражены в «Естественной истории» Плиния Старшего. Род в его понимании включал три вида: *Populi tria genera: alba ac nigra et quae Libuca appellatur* – ‘есть три типа тополей: белые и черные и так называемые Либука (осина)’. Как пишет Плиний, *Populus* был посвящен Геркулесу [Tidestrom, 1909].

Как отмечает М. Korbik (2020), в древней литературе можно встретить многочисленные упоминания о лечебных свойствах тополей, приводимые многими авторами, но детальных описаний видов нет. По данным В.Т. Бакулина (1990), простейшие приемы размножения тополя белого кратко описаны в так называемой Византийской сельскохозяйственной энциклопедии (XI в.), но лишь в XVI в. немецкие ботаники начали описывать тополи, используя двойные латинские названия: *Populus alba*, *P. lybica* и *P. nigra*. Последующие авторы создавали описания ранее упомянутых видов, пока Турнефор не описал род *Populus* в 1700 г.

Карл Линней (1753) в «Species Plantarum» перенял концепцию рода *Populus* от Турнефора и перечислил в нем пять видов: *P. alba* L., *P. tremula* L., *P. nigra* L., *P. balsamifera* L. и *P. heterophylla* L. С этого момента описания последующих таксонов стали появляться в литературе, но никак не были организованы [Korbik, 2020; Wan et al., 2023].

В XVII–XVIII вв. европейские исследователи, путешествовавшие по Новому Свету, часто возвращались с черенками тополей, чтобы посадить их в своих домашних садах. Например, тополь дельтовидный (*P. deltoides* W. Bartram ex Marshall) был завезен из Северной Америки во Францию в начале 1700-х гг. под разными названиями. Первые тополи, завезенные из Америки и Азии в Европу, предназначались для декоративных целей и в качестве парковых деревьев. Путем черенкования они быстро распространялись в культуре под различными названиями, что позднее привело к существенной путанице в номенклатуре. Завезенные тополи нередко отличались быстрым ростом, что в условиях сильного дефицита древесины в Европе того времени способствовало их распространению и широкомасштабному использованию в посадках.

Кроме того, *Populus deltoides* легко скрещивался с аборигенным *P. nigra*, и первые продуктивные гибриды (*P. × canadensis* Moench) также быстро получили признание. Например, экземпляр *P. × canadensis* var. *serotina* (Hartig) Rehder был высажен в Ботаническом саду Нанси в 1752 г. В работе «*Traité des arbres et arbustes qui se cultivent en France*» (1755) один из основоположников лесного хозяйства французский ученый Анри-Луи Дюамель де Монсо (фр. Henri Louis Duhamel du Monceau) упомянул результаты, полученные на его плантациях тополя, подробно изложив экологию и технологические качества его древесины.

Многие из возникших тогда в Европе спонтанных гибридов *P. deltoides* с *P. nigra* были быстро интродуцированы в Северную Америку. Так, в начале XIX в. Франсуа-Андре Мишо (A.F. Michaux), натуралист и исследователь восточной части Соединённых Штатов Америки, не был уверен в классификации черных тополей, встречающихся в районе Нью-Йорка. В его замечательном трактате о деревьях Северной Америки упоминается «тополь швейцарский или вирджинский» – дерево, широко культивируемое в Европе, которое, «вероятно, является родным для какой-то части Америки».

В XIX в. произошло становление систематики рода *Populus* с выделением единиц рангом выше вида и были предложены первые простые классификации, построенные по схеме «род–секция–вид». Прежде всего следует упомянуть исследования Жана Этьена Дюби, который первым выделил две секции: *Leuce* (белые, сереющие тополи и осины) и *Aigeiros* (черные тополи) [Duby, 1828]. Французский ботаник Эдуард Шпах дополнил классификацию, добавив секции *Leucoides* Spach (крупнолистные тополи) и *Tacamahaca* Spach (бальзамические тополи) [Spach, 1841]. Вскоре после этого А.А. Бунге описал пятую секцию *Turanga* (туранги) [Bunge, 1852]. Выделение секции *Trepidae*, включая осины, было заслугой Теодора Гартига [Hartig, 1851].

Эдуард Шпах в своей работе охватил 15 видов тополей, известных к тому времени в Европе, для многих из которых он привел по 2–3 синонима [Spach, 1841]. В настоящее время часть из них рассматривается как формы. Гибриды он, вероятно, не включал в свою работу, а те, что были включены (*Populus × canescens* (Aiton) Sm.) и *P. × canadensis*, приведены в ранге видов без знака «×»:

секция I. *Leuce* – *Populus alba*, *P. canescens*, *P. tremula*, *P. grandidentata* Michx., *P. tremuloides* Michx.;

секция II. *Leucoides* – *Populus heterophylla* L.;

секция III. *Aigeiros* – *Populus nigra* L., *P. pyramidalis* Rozier, *P. hudsonica* Michx., *P. monilifera* Newb., *P. canadensis*, *P. angulate* Aiton;

секция IV. *Tacamahaca* – *Populus candicans*, *P. balsamifera* L., *P. laurifolia* Ledeb.

К концу XIX – началу XX вв. в науке существовало несколько подходов к пониманию вида. На смену линнеевской типологической концепции, довольно широко трактовавшей эту единицу, пришла узкая – монотипическая, основанная на морфологическом методе. Как справедливо отметил А.К. Скворцов (1968), всякий географизм и биологизм были ей вполне чужды, точно так же как было чуждо понимание того, что морфологические различия совсем не обязательно являются и различиями таксономическими.

Одновременно с этими воззрениями быстрое распространение получило и второе направление – политипическое, основанное на морфолого-географическом методе. Для этого направления внутривидовая изменчивость – это норма, при которой признается широкая возможность гибридных комбинаций, а также то, что вид полиморфен, т.е. включает в себя соподчиненные единицы – разновидности, формы [Вавилов, 1931; Завадский, 1967; Воронцов, 1999].

В ботанической литературе конца XIX – начала XX вв. господствовали политипические представления [Скворцов, 1968]. Поэтому исследование рода *Populus*, выполненное в 1905 г. французским ботаником Луи-Альбером Доде, выглядело, скорее, как уникам. Автор предложил первую сложную классификацию рода, построенную по принципу «род – подрод – секция – подсекция (группа) – вид»:

подрод *Turanga* – Туранги не делится на секции и включает две группы: *Euphratica* и *Pruinosa*;

подрод *Leuce* – Лейка,

секция *Albidae* включает две группы – *Nivea* и *Alba*;

секция *Trepidae* на группы не делится;

подрод *Europulus* – Настоящие тополи,

секция *Aegiri* включает группы: *Carolinensis*, *Fremontii*, *Virginiana*, *Nigra* и группу определенных и вероятных гибридов;

секция *Tacamahacae* включает группы: *Pseudobalsamifera*, *Laurifolia*, *Suaveolens*, *Balsamifera*, *Candicans* и *Ciliata*;

секция *Leucoideae* на группы не делится [Dode, 1905].

Л.А. Додэ придерживался узкой концепции вида. В результате в предложенном им варианте род насчитывал 99 видов и 11 гибридов (наиболее представленных в то время во Франции гибридов внутри секции черных тополей), рассматриваемых им в ранге видов. Работа не содержала критического анализа и, на наш взгляд, представляет собой компиляцию из ранее предложенных и описанных видов, сортов и гибридов.

В ранге вида оказались и реально существующие, и рассматриваемые в настоящее время в лучшем случае как подвиды, а то и формы и культивары. Последнее вполне объяснимо, т.к. L.A. Dode активно использовал в своей работе многочисленные культурные формы, апеллируя к их стойкости, т.е. способности сохранять присущий им комплекс морфологических признаков в культуре (за счет вегетативного размножения). Однако он не считал описанные им виды равноценными. Как и некоторые другие систематики того времени, он считал возможным, что «большой» («линнеон», по Н.И. Вавилову, 1931) вид может содержать мелкие или элементарные («жорданоны»), этого не допускают современные правила международной номенклатуры, поскольку внутри таксона одного ранга не может быть таксонов того же ранга.

Сложная схема L.A. Dode с выделением подродов не получила широкого распространения, и большинство специалистов-дендрологов по-прежнему придерживались простых классификаций. Значительное влияние на систематику рода оказала работа «The trees of Great Britain and Ireland» – фундаментальный труд двух крупных британских ботаников Генри Джона Элвеса и Августина Генри [Elwes, Henry, 1913], содержащий детальный обзор рода *Populus*. На наш взгляд, эти материалы остаются актуальными для специалистов по роду. И причина этого в синтезе собственно теоретической науки систематики растений с длительной традицией британского садоводства. Авторы отмечают, что род *Populus* насчитывает около 25 видов, населяющих внетропические районы северного полушария, и разделен на пять секций главным образом на основании характеристик листьев и почек:

I. Секция *Turanga* Bunge: *euphratica* Olivier;

II. Секция *Leuce* Duby: белые тополи – *Populus alba*, *P. tomentosa* Carrière, *P. canescens*, осины: *P. tremula*, *P. tremuloides*, *P. sieboldii* Miq. и *P. grandidentata*;

III. Секция *Aigeiros* Duby: *Populus nigra*, *P. fremontii* S. Watson, *P. monilifera*, *P. angulate*; гибриды европейского черного тополя с североамериканскими осокорьями: *P. serotina* Dippel, *P. regenerate* C.K. Schneid., *P. eugenei* K. Koch, *P. marilandica* Bosc, *P. henryana* Dode, *P. robusta* Dode, *P. lloydii* A. Henry;

IV. Секция *Tacamahaca* Spach: *Populus candicans* Aiton, *P. tristis* Fischer, *P. maximowiczii* A. Henry, *P. suaveolens* Fischer, *P. balsamifera*, *P. angustifolia* E. James, *P. laurifolia*, *P. trichocarpa* Torr. & A. Gray ex Hook., *P. simonii* Carrière; гибриды, одним из родителей которых, возможно, является *P. laurifolia*, – *P. berolinensis* K. Koch,

Populus wobstii R.I. Schröd., *P. rasumowskyana* (R.I. Schröd. ex Regel) Dippel, *P. petrowskyana* R.I. Schröd. ex Regel.

V. Секция *Leucoides* Spach: *Populus lasiocarpa* Olivier, *P. heterophylla*.

Авторы приняли простую схему классификации и широкую трактовку видов, для большинства широко распространенных приводятся описанные к тому времени разновидности и комплекс синонимов. Описание видов, их экологии, распространения, замечательных экземпляров отдельных видов и сейчас представляют определенный интерес. Наряду с гибридами, возникшими внутри секции черных тополей, приведено описание растений, возникших, вероятно, от скрещивания *Aigeiros* с видами секции *Tacamahaca*, т.е. межсекционных. Последние рассмотрены в рамках секции бальзамических тополей.

Работа Элвеса и Генри (1913) оказала заметное влияние на последующие исследования рода *Populus*. Практически во всех работах 1920–1940-х гг. сохраняется простое деление на 5 секций, варьирует количество видов, форм, гибридов [Sargent, 1922; Houtzager, 1937; Rehder, 1947]. С 1947 г. большая часть широко рассредоточенных исследований начала координироваться в рамках Международной комиссии по культуре тополя (в система FAO ООН) под председательством французского профессора Филиберта Гинье. По сути, эта комиссия утвердила предложенное деление рода на 5 секций.

Как мы уже отмечали, позиция L.A. Dode со сложным делением рода на подроды *Populus* и последующие единицы с узким взглядом на вид не получила широкого распространения за рубежом, где тополь, как уже отмечалось, давно и широко применялся в культуре и дендрологами-практиками были накоплены знания о полиморфизме его таксонов. В нашей стране предложенная Dode (1905) система была использована В.Л. Комаровым (1934, 1936) для построения первой отечественной классификации рода.

Владимир Леонтьевич Комаров продолжил систематическое исследование рода *Populus* в рамках узкой концепции вида. Его отличают широкое привлечение материалов с обширной территории СССР и собственное понимание морфолого-географического метода. Напомним, что В.Л. Комаров выдвинул следующее положение: «Вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность». Практически это означало, что видом надо называть всякое однородное население растений, распространенное в известной области, если оно отличается от сходного населения, живущего в соседней области, хотя бы одним морфологическим признаком. В результате, несмотря на некоторую корректировку, трактовка вида, предложенная

В.Л. Комаровым, не вышла за рамки монотипической. По мнению К.М. Завадского (1967), такое понимание сильно обеднило теоретическую концепцию вида, поскольку отбросило физиологический и экологический критерии его выделения.

В издании «Флора СССР» (1936) В.Л. Комаров принял предложенное Л.А. Додэ деление рода *Populus* на три подрода и предложил схожие с «группами» «ряды» при описании 25 видов рода, произрастающих на территории страны, и 11 – известных в культуре сопредельных территорий.

1. Подрод *Turanga* Bge – Туранги, включающий два ряда: *Euphratiae* (Dode) Kom. – Ефратские тополи и *Pruinosae* (Dode) Kom. – Сизолистные тополи.

2. Подрод *Leuce* Duby in DC. – Лейка также включает два ряда: *Albidae* Dode – Серебристые тополи и *Trepididae* Dode – Осины.

3. Подрод *Eupopulus* Dode – Настоящие тополи включает две секции *Aegirus* Asch. – осокори и *Tacamahacae* – Бальзамические тополи.

Последняя включает в себя два ряда: *Laurifoliae* Kom. – Лавролистные тополи; *Suaveolentes* Kom. – Душистые тополи.

В подроде *Turanga* насчитывалось пять полноценных видов. Ряд *Euphratiae* – *Populus diversifolia* Schrenk, *P. ariana* Dode, *P. litwinowiana* Dode, *P. eufratica*, ряд *Pruinosae* – *Populus pruinosa* Schrenk.

В подроде *Leuce*, подобно французскому исследователю, В.Л. Комаров выделил белые тополи и осины, но уже не в ранге секций, а рядов, и резко сократил количество видов, сохранив только «виды», имеющие географическую приуроченность (ареал) и исключив культивары. Так, в ряд *Albidae* включены *Populus nivea* (Ait.) Willd., *P. bolleana* Lauche., *P. alba*, *P. canescens*, ряд *Trepididae* – *Populus tremula* с территории СССР и *P. davidiana* Dode, *P. sieboldii* – с пограничных территорий.

В.Л. Комаров отказался от деления секции *Aegirus* подрода *Eupopulus* на группы и привел только два известных ранее вида – *Populus nigra* и *P. pyramidalis* и три новых вида, которые он впервые описал как представленные на территории Средней Азии [Комаров, 1934]: *P. usbekistanica* Kom., *P. cataracti* Kom., *P. tadschikistanica* Kom., а также ряд интродуцированных видов. В.Л. Комаров значительно пересмотрел состав бальзамических тополей (секция *Tacamahacae*) на территории Средней Азии. В частности, он впервые описал *P. pamirica* Kom., *P. densa* Kom., *P. talassica* Kom., которые вместе с Алтае-Саянским *P. laurifolia* составили ряд *Laurifoliae* на территории СССР. Ряд душистых тополей, наряду с *Populus suaveolens*, *P. maximowiczii* A. Henry, *P. koreana* Rehd., пополнился *P. ussuriensis* Kom., *P. baikallensis* Kom.

и *Populus amurensis* Ком. Несмотря на то, что многие из этих видов в настоящее время уже не рассматриваются как реально существующие, вклад В.Л. Комаров в изучение рода *Populus* на территории бывшего СССР в первой половине XX в. следует признать очень значительным. Необходимо помнить, что его исследования осуществлялись во время сложных перипетий в истории отечественной биологии, становления понятия «вида», признания наличия внутривидовой изменчивости, отсутствия разработанной системы соподчиненных внутривидовых единиц.

Классификация *Populus*, предложенная В.Л. Комаровым, получила прямое продолжение в капитальной шеститомной сводке «Деревья и кустарники СССР», увидевшей свет после Великой Отечественной войны (1949–1962 гг., под редакцией Сергея Яковлевича Соколова). В работе приводится 30 дико произрастающих видов, 12 культивируемых и 6 гибридных таксонов, выявленных на территории СССР к середине XX в. В целом, система В.Л. Комарова была дополнена новым рядом *Balsamifera* Dode – Бальзамические тополи, в секции *Tacamahacae*, подрода *Europulus*, а объем рода увеличился благодаря интенсивным ботаническим исследованиям, развернувшимся на территории страны, на базе предложенной В.Л. Комаровым узкой трактовки вида. Поэтому в списке оказались виды, отличные от родственных им в группе по незначительным и, как сейчас знаем, сильно варьирующим признакам – например, опушению – *Populus nivea*, *P. berkarensis* Poljakov, *P. villosa* Lang. и т.д. В то же время авторы впервые привели известные тогда формы для ряда крупных видов и весьма точно установили гибридную природу ряда широко распространяемых культиваров: *P. × berlinensis*, *P. × woobsti*, *P. × rasumowskiana*, *P. × moskoviensis* R.I. Schröd., *P. × petrowskiana* и одного естественного гибрида – *P. × canescens*.

Таким образом, к середине XX в. сложилось два основных подхода к классификации рода *Populus*. Первый – простая система, построенная по принципу «род–секция–вид», второй – сложное деление на подроды, секции и подсекции (ряды, группы): «род – подрод – секция – подсекция (группа) – вид». Сложные классификации особенно широкое распространение получили в СССР, в частности, к ним стоит отнести системы, предложенные Р.В. Камелиным (1973), А.П. Царевым (1985), А.А. Паутовым (1996, 2002) и А.К. Скворцовым (2010). Каждая из них отличается не только спецификой классификации, но и объемом признаваемых видов и гибридов. Однако в целом в них прослеживается тенденция к переходу от узкой монотипической трактовки вида к его широкому политипическому пониманию и сокращению количества признаваемых

видов *Populus*. Сложные классификации были предложены и за пределами СССР, в частности, польскими специалистами Казимежем Бровичем [Browicz, 1966] и Владиславом Бугала [Bugala, 1967].

Казимеж Брович предложил новую секцию *Tsavo* Jarm. для включения в нее восточноафриканского вида *Populus ilicifolia* (Engl.) Rouleu, обычно причисляемого к секции *Turanga*. По его представлениям, род включал два подрода:

Подрод 1. *Balsamiflua* (Griff.) Browicz, comb. nov., с двумя секциями:

Секция 1. *Tsavo* (Jarm.) Browicz, comb. nov.

Секция 2. *Turanga* Bunge, Pl. Lehmannianae 322 (1852)

Подрод 2. *Populus*

Секция 1. *Populus*

Секция 2. *Agerios* Duby in DC Bot. Gallic. ed. 2., 1: 427 (1828)

Секция 3. *Leuroides* Spach, Ann. Sc. Nat. Bot. ser. 2., 15: 30 (1841)

Секция 4. *Tacamahaca* Spach, Ann. Sc. Nat. Bot. ser. 2, 15: 32 (1841)

Владислав Бугала выделил в роде три подрода [Bugala, 1967]. Он сохранил предложенный К. Бровичем подрод *Balsamiflua* (Griff) Browicz с двумя соответствующими секциями. Но разделил подрод *Populus* на два: *Populus* и *Balsamifera* Bugala. В подрode *Populus* выделил две секции: *Albidae* Dode и *Trepidae* Dode. В подрode *Balsamifera* – три: *Leuroides* Spach, *Tacamahaca* Spach и *Aigeiros* Duby. В секции *Aigeiros* он выделил две подсекции – *Americanae* Bugala и *Euroasiaticae* Bugala. В подсекцию *Americanae* помещены ее североамериканские представители, а в подраздел *Euroasiaticae* – евразийские. С этим предложением сложно не согласиться, учитывая наличие потока генов среди видов на одном континенте (сингамеон) [Cronk, Suarez-Gonzalez, 2018; Насимович и др., 2019; Климов, Прошкин, 2021, 2024]. По такому географическому принципу в целом можно разделять белые, черные, крупнолистные и бальзамические тополи, представленные на обоих континентах – Евразии и Северной Америке.

В мировой научной практике, как мы уже отмечали, наиболее широкое распространение получила простая система, предложенная Международной тополевой комиссией. Следует отметить, что и в СССР уже с 1950-х гг. она широко применялась специалистами [Озолин, 1962; Щепотьев, Павленко, 1975; Бессчетнов, 1975; Редько, 1975; Бакулин, 2004, 2007; Сиволапов, 2005].

При этом отдельные исследователи рода предлагали различные ее корректировки. В частности, в секцию *Ciliata* было предложено включить гималайский вид *Populus ciliata*, который ранее причислялся к *Leuroides* [Khosla, Khurana, 1982]. Ü. Tamm (1971) предложил из-за

явных различий между видами секции *Populus* разделить ее на две под-секции: белые тополи и осины. Позднее была предложена еще и другая секция – *Abaso* – для включения в нее *Populus mexicana*, слабо связанного с другими видами секции *Aigeiros*, в которую он был предварительно помещен [Eckenwalder, 1977].

Дальнейшим развитием системы Международной тополевой комиссии явилась простая классификация Дж.Е. Экенвальдера [Eckenwalder, 1996]. Основываясь на анализе 76 морфологических признаков, для классификации 29 видов *Populus* автор принял деление рода на шесть секций:

- Секция 1. *Abaso* Eckenw. – мексиканские тополи;
- Секция 2. *Turanga* Bunge – пустынные тополи;
- Секция 3. *Leucoides* Spach – крупнолистные тополи;
- Секция 4. *Aigeiros* Duby – черные тополи;
- Секция 5. *Tacamahaca* Spach – бальзамические тополи;
- Секция 6. *Populus* L. – белые тополи.

В настоящее время она получила наиболее широкое распространение среди исследователей рода. Хотя и объем, и трактовка секций, и тем более количество видов в них остаются спорными. В частности, в современной китайской систематике только на территории Китая выделяют до 61 вида *Populus* [Wan et al., 2023]. Впрочем, это тема отдельного исследования.

Заключение

Тополы сопровождали развитие западной цивилизации с ранних этапов ее становления в Междуречье. Знания о роде прошли от мифических представлений через практическое применение к становлению научной систематики с момента описания рода К. Линнеем.

В XIX в. произошло становление систематики рода *Populus* с выделением единиц рангом выше вида, в частности, секций. Началось создание простых классификаций, построенных по принципу «род–секция–вид», признававших в роде ограниченное количество полиморфных видов.

Важнейшей работой, выполненной в данном направлении, явился фундаментальный труд Генри Джона Элвеса и Августина Генри, содержащий детальный обзор рода *Populus*. Авторы рассмотрели около двадцати пяти видов, разделенных на пять секций: *Turanga*, *Leuce*, *Aigeiros*, *Tacamahaca* и *Leucoides*. С 1947 г. эта классификация была признана рамках Международной комиссией по культуре тополя (в системе FAO ООН).

Параллельно с ними в начале XX в. на фоне развития представлений о биологическом виде и, в частности, монотипической его трактовки,

появляются и получают развитие сложные классификации рода, построенные по принципу «род – подрод – секция – подсекция (группа) – вид». Все эти системы были построены на основе анализа морфологических признаков, поэтому рассматриваемый этап можно назвать морфологическим.

В настоящее время единой общепризнанной системы *Populus* нет. Среди исследователей наибольшее распространение получила простая классификация, предложенная Дж.Е. Экенвальдером [Eckenwalder, 1996]. Современная трактовка секций, количество видов в них, значение новых молекулярно-генетических исследований для систематики рода, ее проблемы и сложности требуют отдельного рассмотрения.

Библиографический список / References

Бакулин В.Т. Интродукция и селекция тополя в Сибири. Новосибирск, 1990. [Bakulin V.T. Introduktsiya i selektsiya topolya v Sibiri [Introduction and selection of poplar in Siberia]. Novosibirsk, 1990.]

Бакулин В.Т. Тополь лавролистный. Новосибирск: 2004. [Bakulin V.T. Topol lavrolistniy [Laurel-leaved poplar]. Novosibirsk, 2004.]

Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск, 2007. [Bakulin V.T. Topol chyorniy v Zapadnoy Sibiri [Black poplar in Western Siberia]. Novosibirsk, 2007.]

Бессчетнов П.П. Роль интрогрессивной гибридизации в образовании новых видов тополей // Труды института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР. 1975. Вып. 91. С. 3–9. [Besschetnov P.P. The role of introgressive hybridization in the formation of new poplar species. *Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Scientific Center, USSR Academy of Sciences*. 1975. No. 91. Pp. 3–9. (In Rus.)]

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Труды Бюро по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 20. Вып. 3. С. 109–134. [Vavilov N.I. Linnaean species as a system. *Transactions of the Bureau of Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1931. Vol. 20. No. 3. Pp. 109–134. (In Rus.)]

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии М., 1999. С. 419–423. [Vorontsov N.N. Development of evolutionary ideas in biology. Moscow, 1999.]

Завадский К.М. Вид и водообразование Л., 1967. [Zavadskiy K.M. Vid i vodoobrazovanie [Species and water formation]. Leningrad, 1967.]

Камелин Р.В. Флористический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Ленинград, 1973. [Kamelin R.V. Floristicheskiy analiz estestvennoy flory Gornoy Sredney Azii [Floristic analysis of the natural flora of Mountainous Central Asia]. Leningrad, 1973.]

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]

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. DOI: 10.17223/19988591/55/2. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphology of *Populus suaveolens* Fisch. in populations of North-East Russia. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2021. No. 55. Pp. 19–41. (In Rus.)]

Комаров В.Л. Род тополь – *Populus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 216–242. [Komarov V.L. Poplar genus – *Populus* L. *Flora of the USSR*. Moscow; Leningrad, 1936. Vol. 5. Pp. 216–242. (In Rus.)]

Комаров В.Л. Тополя СССР // Ботанический журнал. 1934. Т. 19. № 5. С. 495–511. [Komarov V.L. Poplars of the USSR. *Botanical Journal*. 1934. Vol. 19. No. 5. Pp. 495–511. (In Rus.)]

Насимович Ю.А., Костина М.В., Васильева Н.В. Концепция вида у тополей (genus *Populus* L., Salicaceae) на примере представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, произрастающих в России и сопредельных странах // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9. № 4. С. 426–466. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466. [Nasimovich Yu.A., Kostina M.V., Vasilyeva N.V. The concept of species in poplars (genus *Populus* L., Salicaceae) using the example of representatives of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, growing in Russia and neighboring countries. *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.)]

Озолин Г.П. Селекция тополя в Узбекистане на быстроту роста, производительность и устойчивость к болезням и вредителям. Ташкент, 1962. [Ozolin G.P. Seleksiya topolya v Uzbekistane na bystroty rosta, proizvoditelnost i ustoychivost k boleznyam i vreditelyam [Poplar breeding in Uzbekistan for growth rate, productivity and resistance to diseases and pests]. Tashkent, 1962.]

Паутов А.А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. [Pautov A.A. Osnovnye napravleniya i zakonomernosti preobrazovaniya struktury lista v evolyutsii topoley [The main directions and patterns of leaf structure transformation in the evolution of poplars]. Dr. Hab. dis. St. Petersburg, 1996.]

Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей. СПб., 2002. Труды С.-Петербурга. об-ва естествоиспытателей. Сер. 3. Т. 78. [Pautov A.A. Struktura lista v evolyutsii topoley [Leaf structure in the evolution of poplars]. St. Petersburg, 2002.]

Редько Г.И. Биология и культура тополей. Л., 1975. [Redko G.I. Biologiya i kultura topoley [Biology and culture of poplars]. Leningrad, 1975.]

Сиволопов А.И. Тополь сереющий: генетика, селекция, размножение. Воронеж, 2005. [Sivolarov A.I. Topol sereyushchiy: genetika, seleksiya, razmnozhenie [*Populus × canescens*: Genetics, selection, reproduction]. Voronezh, 2005.]

Скворцов А.К. Ивы СССР. М., 1968. [Skvortsov A.K. Ivy SSSR [Willows of the USSR]. Moscow, 1968.]

Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюллетень Главного ботанического сада. 2010. Вып. 196. С. 62–73. [Skvortsov A.K. Systematic summary of the genus *Populus* in Eastern Europe, Northern and Central Asia. *Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2010. Issue 196. Pp. 62–73. (In Rus.)]

Соколов С.Я. Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1951. Т. 2. С. 174–217. [Sokolov S.Ya. *Derevya i kustarniki SSSR* [Trees and shrubs of the USSR]. Moscow; Leningrad, 1951. Vol. 2.]

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. [Takhtadzhyan A.L. *Sistema magnoliophitov* [Magnoliophyte system]. Leningrad, 1987.]

Царев А.П. Биолого-структурные особенности и палеопроисхождение рода *Populus* L. (Обзор) // Лесной вестник. 2019. Т. 23. № 2. С. 121–126. DOI: 10.18698/2542-1468-2019-2-121-126 [Tsarev A.P. Biological and structural features and paleoorigin of the genus *Populus* L. (Review). *Lesnoy Vestnik*. 2019. Vol. 23. No. 2. Pp. 121–126. DOI: 10.18698/2542-1468-2019-2-121-126 (In Rus.)]

Царев А.П. Сортоведение тополя. Воронеж, 1985. [Tsarev A.P. *Sortovedenie topolya* [Poplar variety science]. Voronezh, 1985.]

Щепотьев Ф.Л., Павленко Ф.А. Разведение быстрорастущих древесных пород. М., 1975. [Shchepotev F.L., Pavlenko F.A. *Razvedenie bystrorastushchih drevesnyh porod* [Breeding of fast-growing tree species]. Moscow, 1975.]

Angiosperm Phylogeny Group (APG), An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2003. Vol. 141. No. 4. Pp. 399–436.

Browicz K. *Populus ilicifolia* (Engler) Rouleau and its taxonomic position. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 1966. Vol. 35. No. 2. Pp. 325–335.

Bugala W. Systematyka euroazjatyckich topoli z grupy *Populus nigra* L. *Arboretum Kórnickie*. 1967. Vol. 12. Pp. 5–219.

Bunge A. von. Beitrag zur Kenntniss der Flora Russlands und der Steppen Central-Asiens. *Mémoires Présentés à l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg par Divers Savants et lus dans ses Assemblées*. 1852. Vol. 7. Pp. 498.

Cronk Q.C., Suarez-Gonzalez A. The role of interspecific hybridization in adaptive potential at range margins. *Molecular Ecology*. 2018. Vol. 27. Pp. 4653–4656.

Dode L.A. Genre *Populus*. Paris, 1905. Pp. 12–73.

Duby J.E. *Botanicon gallicum seu Synopsis plantarum in flora Gallica descriptarum*. Paris, 1828.

Eckenwalder J.E. North American cottonwoods (*Populus*, Salicaceae) of sections Abaso and Aigeiros. *Journal of the Arnold Arboretum*. 1977. Vol. 58. Pp. 194–208.

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

Elwes H.J., Henry A. The trees of Great Britain and Ireland. 1913. Vol. VII. Pp. 1771–1846.

Hartig T. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. Berlin, 1851. Pp. 427–445.

Henri-Louis Duhamel du Monceau *Traité des arbres et arbustes qui se cultivent en france en pleine terre*. Paris, 1755. T. 2. Pp. 177–178.

Isebrands J.G., Richardson J. Poplars and willows: Trees for society and the environment. Italy, 2014. Pp. 1–39.

Khosla P.K., Khurana K.D. Evolution of genus *Populus* L. and systematic placement of *P. ciliata* Wall. ex Royle. *Journal of Tree Sciences*. 1982. Vol. 1. Pp. 81–87.

Korbik M. Przegląd systematyki rodzaju *Populus* L. *Rocznik Polskiego Towarzystwa Dendrologicznego*. 2020. Vol. 68. Pp. 77–90.

Linnaeus C. Species plantarum. *Holmiae: Laurentii Salvii*. 1753. Vol. 2. Pp. 1034–1035.

Michaux A.F. Histoire des arbres forestiers de l'Amérique septentrionale, considérés principalement sous les rapports de leur usages dans les arts et de leur introduction dans le commerce. Paris, 1812. Vol. 1. Pp. 39–40.

Ogutcen E., de Lima Ferreira P., Wagner N.D. Phylogenetic insights into the Salicaceae: The evolution of willows and beyond. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2024. Vol. 199. Article 108161. DOI: 10.1016/j.ympev.2024.108161

Spach E. Histoire naturelle des végétaux. Phanérogames. 1841. Pp. 378–395.

Stettler R.F. Cottonwood and the River of Time. University of Washington Press, Seattle, Washington, 2009.

Tamm Ü. Eestis kasvavad paplid. Abiks Loodu sevaatlejale. Tallin, 1971.

Tidestrom I. Notes on *Populus*, *Plinius*. *The American Midland Naturalist*. 1909. Vol. 1. No. 5. Pp. 113–118.

Wan X., Shy Y., Huang J. An overview and prospect on taxonomy of the genus *Populus*. *Bulletin of Botanical Research*. 2023. Vol. 43. No. 2. Pp. 161 – 168.

Статья поступила в редакцию 18.12.2024, принята к публикации 14.01.2025
The article was received on 18.12.2024, accepted for publication 14.01.2025

Сведения об авторах / About the authors

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

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

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

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

Климов Андрей Владимирович – кандидат биологических наук; директор по научной работе, ООО «ИнЭкА-консалтинг», г. Новокузнецк, Кемеровская обл.; научный сотрудник лаборатории лесных генетических ресурсов, Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук, г. Новосибирск, Российская Федерация

Andrey V. Klimov – PhD in Biology; scientific director, InEka-Consulting LLC, Novokuznetsk, Kemerovo region; 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, Russian Federation

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

E-mail: populus0709@mail.ru

Заявленный вклад авторов

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

А.В. Климов – общее руководство направлением исследования, обработка данных, подготовка текста статьи

Contribution of the authors

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

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

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи

All authors have read and approved the final manuscript