

УДК 582.623.2+575.222.72 (571.17)

ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ *Populus laurifolia* Ledeb. И *Populus nigra* L. В БАССЕЙНЕ РЕКИ ТОМИ: МАСШТАБЫ, НАПРАВЛЕНИЕ И ЗНАЧЕНИЕ

А. В. Климов^{1,2}, Б. В. Прошкин³

¹ ООО ИнЭКА-консалтинг
654027, Кемеровская обл., Новокузнецк, ул. Лазо, 4

² Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – филиал Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН»
630082, Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1

³ Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний России
654066, Кемеровская обл., Новокузнецк, просп. Октябрьский, 49

E-mail: populus0709@mail.ru, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Поступила в редакцию 25.11.2020 г.

Исследования природных гибридных зон тополя *Populus* L. в Западной Сибири показали, что наблюдаемая в них гибридизация является асимметричной и интрогрессивной. Однако ее фенотипическое проявление недостаточно изучено, что затрудняет создание эффективных программ отбора ценных форм и последующей селекционной работы. Цель настоящего исследования – проанализировать результаты изучения популяций тополей черного *P. nigra* L., лавролистного *P. laurifolia* Ledeb. и иртышского *P. irtyschensis* Ch. Y. Yang в бассейне р. Томи по некоторым качественным анатомическим и морфологическим признакам, показать фенотипические проявления интрогрессивной гибридизации, выявить ее масштабы, направление и значение. Исследования комплекса качественных морфологических признаков выполнены в 23 популяциях на 684 особях. Установлено, что гибридизация тополя лавролистного и тополя черного в бассейне р. Томи наблюдается не повсеместно. Только на участках, где складывается оптимальное сочетание факторов, способствующих гибридизации, выделяются скопления гибридов (очаги гибридизации). Отобранные нами морфологические признаки позволяют достаточно надежно идентифицировать родительские таксоны и тополь иртышский. Дополнительное использование особенностей петиолярной анатомии дает возможность изучать разнообразие особей внутри выделенных таксонов. Изучение тополя лавролистного как в смешанных, так и в чистых (моновидовых) насаждениях не выявило признаков, свидетельствующих о проникновении генов тополя черного в его генофонд. Напротив, в популяциях тополя черного обнаружены фенотипические проявления интрогрессии как по морфологическим, так и по анатомическим признакам. Выдвинуто предположение, что наблюдаемая в бассейне Томи асимметричная интрогрессивная гибридизация между двумя видами тополя – широко распространенное явление внутри рода тополь. Проведенные исследования демонстрируют адаптивную роль интрогрессии в колонизации субоптимальных местообитаний.

Ключевые слова: *Populus*, гибридизация, интрогрессия, асимметрия, адаптация, Западная Сибирь.

DOI: 10.15372/SJFS20210204

ВВЕДЕНИЕ

Процессы естественной гибридизации играют значительную роль в эволюции рода тополь *Populus* L. (Vanden Broeck et al., 2005; Du et al., 2015; Liu et al., 2017; Васильева и др., 2018; Насимович и др., 2019; Wang et al., 2020). Много-

численные исследования природных гибридных зон показали, что во всех зонах гибридизации наблюдаются возвратные скрещивания гибридных растений с родительскими видами (Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Talbot et al., 2012; Vanden Broeck et al., 2012; LeBoldus et al., 2013; Lindtke et al., 2014; Hersch-Green et al., 2014; Roe

© Климов А. В., Прошкин Б. В., 2021

et al., 2014; Jiang et al., 2016; Christe et al., 2016; Zeng et al., 2016; Hu et al., 2017; Chhatre et al., 2018; Прошкин, Климов, 2019a, 2020), т. е. наблюдаемая гибридизация является интрогрессивной и сопровождается постепенным проникновением генетического материала от одного таксона к другому через межвидовые изоляционные барьеры. Несмотря на то что интрогрессия может негативно повлиять на геномный фон реципиента, она способна обеспечить полезные варианты, способствующие ускоренной адаптации и улучшению выживаемости в меняющихся условиях среды (Whitney et al., 2006, 2015; Clarkson et al., 2014; Norris et al., 2015; Cronk, Suarez-Gonzalez, 2018; Suarez-Gonzalez et al., 2018a, b, c). Интрогрессия генов одного вида в генофонд другого может представлять собой механизм, облегчающий адаптацию растений на границе их ареалов (Chhatre et al., 2018). Как и гибридизация вообще, так и интрогрессивная гибридизация под действием естественного отбора нередко носит асимметричный характер (Suarez-Gonzalez et al., 2018b). Большинство исследований интрогрессии в зонах скрещивания видов тополей проводится молекулярно-генетическими методами, а фенотипическое ее проявление остается неизученным (Suarez-Gonzalez et al., 2018c), хотя применение данных о фенотипическом проявлении интрогрессии в зоне гибридизации может иметь большое практическое значение для повышения эффективности отбора ценных форм и последующей селекционной работы (Тараканов и др., 2017; Прошкин, Климов, 2019a).

В бассейне р. Томи наблюдаются наложение ареалов и естественная гибридизация тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. (секция бальзамические тополи *Tacamahaca* Mill.) и тополя черного *P. nigra* L. (секция черные тополи *Aigeiros* Lunell) с образованием гибридного таксона тополя иртышского *P. irtyschensis* Ch Y. Yang (название таксона изменено в сетевой базе данных «International Plant Name Index» (IPNI, 2020)). Проведенные нами ранее исследования гибридной зоны показали, что применение качественных морфологических и анатомических признаков позволяет надежно идентифицировать гибридные растения и выявлять асимметрию гибридизации (Прошкин, Климов, 2017a; Климов, Прошкин, 2018, 2019). Изучение особенностей петиолярной анатомии черешков листьев в популяциях гибридов и родительских таксонов позволило установить наличие и направление интрогрессивной гибри-

дизации (Прошкин, Климов, 2019б; Климов, Прошкин, 2019). Поэтому наша задача – проанализировать результаты исследований популяций тополей черного, лавролистного и иртышского в бассейне Томи с целью показать фенотипические проявления асимметричной интрогрессивной гибридизации в качественных морфологических и анатомических признаках, выявить ее масштабы, направления и значения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены на 684 особях из 23 популяций (табл. 1). Морфологические признаки вегетативных органов исследованы с использованием сравнительно-морфологического метода. При этом изучали комплекс качественных признаков: форму поверхности удлиненных порослевых побегов и поверхности удлиненных побегов кроны, типы укороченных побегов кроны, морфологию листовых пластинок и черешка (Климов, Прошкин, 2019).

Для изучения вариабельности морфологических признаков листа на каждой пробной площади с 30 репродуктивно зрелых, удаленных друг от друга деревьев с южной стороны средней части кроны проводили сбор гербарного материала. С каждой особи отбирали по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев со средней части укороченных побегов. Всего для морфологического исследования привлечено 10 260 листьев, на которых выполнено 41 040 измерений.

Материалом для анатомического изучения служили черешки листьев, собранные в 13 популяциях исследованных таксонов. Две из них использовали как контрольные для характеристики родительских видов, поскольку они удалены от очагов гибридизации (см. табл. 1). Поскольку предварительные исследования показали отсутствие изменчивости отобранных анатомических признаков на эндогенном уровне, с каждого дерева с укороченного побега отбирали по одному листу. При анализе срезов определяли форму поперечного сечения черешка, контуры его ад- и абаксиальной сторон, форму колец закрытых коллатеральных пучков и проводящей системы (Klimov, Proshkin, 2019). Всего изучено 384 микропрепарата.

Статистическую обработку проводили с помощью программ Excel и SPSS 23.0 (IBM..., 2018). Сопряженность признаков устанавливали с помощью коэффициента корреляции Шарлье (Ивантер, Коросов, 2003).

Таблица 1. Показатели сбора полевого материала

Популяция	Географические координаты, с. ш./в. д.	Количество деревьев тополя/листьев		
		черного	лавролистного	иртышского
Бельсу	53°41'35.00"/88°22'44.00"	–	30/450	–
Студеный Плес	53°39'49.00"/88°20'01.00"	–	30/450	–
Вороний	53°39'39.60"/88°17'42.72"	–	30/450	–
Чистенький	53°39'57.16"/88°17'26.95"	30/450	–	–
Майзас	53°37'47.93"/88°12'22.17"	30/450	30/450	39/585*
Кийзак	53°43'32.63"/87°56'44.50"	30/450	–	–
ГРЭС	53°47'35.52"/87°37'17.40"	30/450*	30/450*	31/465*
Швейник	53°48'29.24"/87°27'52.68"	30/450	–	–
Карлык	53°49'21.00"/87°28'03.00"	30/450*	30/450*	41/615*
Новокузнецк	53°52'50.56"/87°09'41.37"	30/450*	–	23/345*
Казанково	53°59'26.88"/87°17'39.84"	30/450	–	–
Славино	54°02'05.00"/87°22'55.00"	30/450**	–	–
Ерунаково	54°05'58.02"/87°28'03.15"	–	30/450	–
Верхняя Терсь	54°13'33.00"/87°39'48.00"	–	30/450*	10/150*
Средняя Маганакова	54°19'33.00"/87°58'57.00"	–	30/450**	–
Итого:		270/4050	270/4050	144/2160

Примечание. * – популяции, в которых проводился сбор материалов для анатомических исследований; ** – контрольные популяции для анатомических исследований.

Для оценки значения интрогрессии в исследованной зоне изучена способность 10 модельных деревьев каждого таксона к вегетативному размножению одревесневшими черенками. Выращивание последних осуществлялось в питомнике Ботанического сада Новокузнецкого филиала КемГУ и Бердского стационара ЗСО Института леса СО РАН. Нарезку и посадку черенков проводили в 2016 г. по общепринятой методике (Бакулин, 2004, 2007).

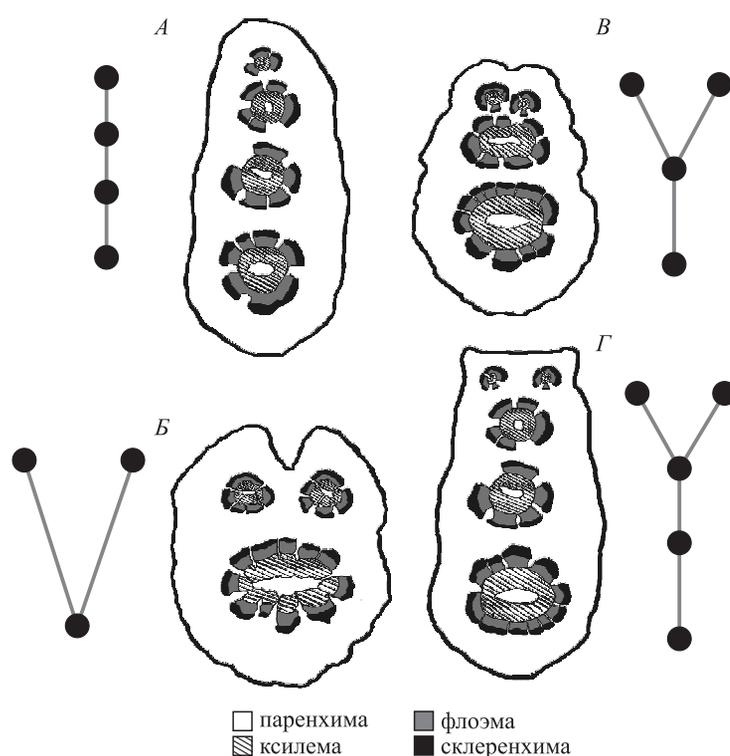
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования фенотипической изменчивости качественных морфологических и анатомических признаков у тополей черного, лавролистного и иртышского, проведенные в бассейне Томи, показали, что естественная гибридизация между тополем лавролистным и тополем черным на изученной территории не случайное, а закономерно устойчиво воспроизводящееся явление, проявляющееся в форме существования своеобразной «гибридной зоны». При этом наблюдаемая гибридизация не носит массовый характер, гибриды спорадически встречаются в смешанных насаждениях родительских таксонов, реже образуют популяции (Прошкин, Климов, 2017б).

Факторами, способствующими гибридизации и возникновению гибридных популяций,

являются: совместное произрастание родительских таксонов в субоптимальных условиях на границе ареалов; слабость репродуктивных барьеров; совпадение фаз цветения; опыление ветром; наличие подходящих местообитаний для гибридных растений. Возникновение последних связано с появлением природных или антропогенно преобразованных местообитаний, в которых особи тополя иртышского могут успешно конкурировать с тополями лавролистным и черным. На таких участках, где складывается определенное сочетание всех факторов, способствующих гибридизации, выделяются очаги скопления гибридов (очаги гибридизации). Именно наличие или различное сочетание указанных факторов и определяет неравномерное распространение тополя иртышского. Характер размещения этих очагов, безусловно, не постоянен во времени и пространстве, поскольку поймы рек являются динамичными системами.

Для популяций тополя иртышского в целом характерно более высокое фенотипическое разнообразие изучаемых признаков по сравнению с родительскими таксонами. Большинство морфологических признаков вегетативных и генеративных органов гибридных растений – промежуточные для двух видов, хотя по дифференциации побегов кроны они все уклоняются в сторону тополя лавролистного и имеют хорошо развитые дискобласты. Морфологические при-



Формы проводящей системы черешка: А – линейная; Б – аркообразная; В – промежуточная; Г – высокопромежуточная.

знаки побегов в целом позволяют надежно идентифицировать родительские таксоны и тополя иртышского, но не выявлять их неоднородность (Климов, Прошкин, 2019). Для решения последней проблемы актуально использование особенностей анатомии черешка (Прошкин, Климов, 2019б).

Проведенные исследования петиолярной анатомии показали, что в роде тополь строение черешка позволяет диагностировать принадлежность таксона к секции (напомним, что исследуемые виды относятся к разным секциям) и не отличается видовой специфичностью. Для представителей секции дельтовидные тополи характерны линейная форма проводящей системы черешка из 3–5 округлых колец и округлый контур адаксиальной стороны черешка. У таксонов секции бальзамические тополи она аркообразная, а контур адаксиальной стороны сердцевидный (Прошкин, Климов, 2019б) (см. рисунок). Анатомическое строение черешков тополя иртышского в той или иной мере наследует черты родительских видов.

Для гибридов характерны разные типы проводящих систем: промежуточная, высокопромежуточная, линейная и аркообразная. При этом у большинства особей тополя иртышского она промежуточная (73.0 % от общей выборки).

Вероятно, их можно рассматривать в большей части как гибриды F_1 , что, в частности, подтверждается исследованием петиолярной анатомии гибридов первого поколения, полученных между видами секций дельтовидные и бальзамические тополи в культуре (Прошкин, Климов, 2019б).

У части гибридов наблюдаются аркообразная, линейная и высокопромежуточная проводящие системы черешка, при этом по морфологии листьев они достоверно не отличаются от остальных особей. Эту группу мы рассматриваем как рекомбинантные гибриды ($F_2 \dots F_n$ или F_b).

В узком смысле термин «интрогрессия» обычно понимают как этап межвидовой гибридизации, на котором происходит проникновение генов одного вида в организм другого (Hamzeh et al., 2007; Roe et al., 2014). Методы выявления этого процесса подробно изложены в работе А. Suarez-Gonzalez et al. (2018b). Авторы отмечают, что для выявления процессов интрогрессии можно использовать молекулярную генетику, фенетику и постановку экспериментов в питомнике. Первый подход очень широко применяется для исследования гибридных зон видов рода тополь. К работам по выявлению интрогрессии экспериментальным путем можно отнести исследования Н. И. Лиховид (1984, 1994) зоны ги-

Таблица 2. Встречаемость выделенных по анатомическим признакам черешка форм в популяциях тополя черного по несмещенной оценке частот ($p \pm S_p$)

	Признак	ГРЭС*	Карлык*	Новокузнецк*	Славино**
ФП	яйцевидная	0.767 ± 0.077	0.567 ± 0.090	0.667 ± 0.086	0.801 ± 0.072
	яйцевидно-треугольная	0.066 ± 0.045	0.033 ± 0.032	0.100 ± 0.054	0.066 ± 0.045
	эллиптическая	0.167 ± 0.068	0.400 ± 0.089	0.233 ± 0.077	0.133 ± 0.061
КАС	округлый	0.467 ± 0.288	0.500 ± 0.091	0.633 ± 0.083	0.934 ± 0.045
	усеченный	0.533 ± 0.288	0.500 ± 0.091	0.367 ± 0.083	0.066 ± 0.045
ФПС	линейная	0.767 ± 0.077	0.500 ± 0.091	0.700 ± 0.083	1.000
	промежуточная	–	0.133 ± 0.061	–	–
	аркообразная	0.066 ± 0.045	–	–	–
	высокопромежуточная	0.167 ± 0.068	0.367 ± 0.087	0.300 ± 0.083	–
ФНК	округлая	0.467 ± 0.288	0.833 ± 0.068	0.867 ± 0.061	0.934 ± 0.045
	эллиптическая	0.533 ± 0.288	0.167 ± 0.068	0.133 ± 0.061	0.066 ± 0.045

Примечание. ФП – форма поперечного сечения черешка; КАС – контур адаксиальной стороны; ФПС – форма проводящей; ФНК – форма нижнего кольца; * – в очагах гибридизации; ** – вне очагов гибридизации.

бридизации тополей лавролистного и черного в среднем течении р. Енисей, где она отметила высокую укореняемость черенков осокоря, обычно не характерную для него, считая это следствием интрогрессии.

Проведенные в бассейне Томи исследования позволили выявить фенотипические проявления интрогрессии в популяциях тополя черного как по морфологическим, так и по анатомическим признакам. К морфологическим признакам относится опушение черешка и нижней стороны листовой пластинки. Для типичного тополя черного в отличие от тополя лавролистного характерно отсутствие опушения на большей части ареала (Šiler et al., 2014), в популяциях Западной Сибири оно вообще не отмечалось (Бакулин, 2007). Из девяти исследованных нами в бассейне Томи популяций тополя черного в четырех, приуроченных к очагам наблюдаемой гибридизации, доля опушенных особей колебалась от 22 до 73 %. Остальные изученные популяции располагаются вне очагов скрещивания и отличаются большим количеством особей без опушения листьев (90–97 %). Сопряженность увеличения доли особей тополя черного с опушенными листьями с очагами гибридизации подтверждается коэффициентом корреляции Шарлье: $r = 0.201$, $m_r = 0.055$, $T_r = 3.65$. Полученная величина T_r превышает табличное для уровня значимости $P < 0.001$, поэтому влияние интрогрессии на встречаемость деревьев с опушением несомненно. Следовательно, признак опушения у тополя черного в бассейне Томи можно рассматривать как фенотипическое проявление интрогрессии от тополя лавролистного.

В популяциях тополя черного, приуроченных к очагам гибридизации, происходит увеличение разнообразия петиолярных признаков. У них наблюдается широкий спектр форм проводящей системы: линейная, высокопромежуточная, промежуточная и аркообразная (табл. 2).

В этих популяциях резко увеличивается доля особей с усеченным контуром верхней стороны черешка и с эллиптической формой колец проводящей системы. Все эти признаки, как и опушение у тополя черного, следует рассматривать как фенотипическое проявление интрогрессии. При этом данные особи по другим морфологическим признакам не отличаются от растений, произрастающих вне зон гибридизации.

Следует отметить, что между морфологическими и анатомическими признаками интрогрессии в изученных насаждениях тополя черного нет сопряженности, т. е. их проявления не зависят друг от друга. В частности, в популяциях ГРЭС коэффициент корреляции Шарлье между такими признаками, как опушение листа и форма проводящей системы черешка, составил: $r = 0.056$, $m_r = 0.185$, $T_r = 0.302$; Карлык – $r = 0.069$, $m_r = 0.185$, $T_r = 0.372$. Следовательно, наличие опушения не свидетельствует об отклонении от линейной формы проводящей системы, равно как и наоборот. Поэтому при исследовании интрогрессивных популяций тополя черного в зоне гибридизации методы морфологических исследований не могут заменить анатомических, но дополняют их.

Изучение морфологии вегетативных органов и анатомии черешков у тополя лавролистного как в смешанных, так и в удаленных от них чи-

стных насаждениях не выявило признаков, свидетельствующих о проникновении генов тополя черного в генофонд вида. Таким образом, проведенные морфологические и анатомические исследования тополей лавролистного, черного и иртышского в гибридной зоне бассейна Томи показали, что наблюдаемая здесь интрогрессивная гибридизация носит односторонний характер. При этом преобладающий поток генов направлен от служащего донором тополя лавролистного к реципиенту тополлю черному. Тем не менее мы не исключаем возможности наличия и обратного потока генов, но это требует отдельного исследования.

Полученные нами данные подтверждаются молекулярно-генетическими исследованиями D. Jiang et al. (2016) зоны гибридизации тополей лавролистного и черного в бассейне Черного Иртыша. Оценка потока генов ($N_e m$), основанная на данных анализа хлоропластной ДНК и ядерных генов, показала, что он асимметричен и направлен больше от тополя лавролистного к тополлю черному. Предварительные молекулярно-генетические исследования хлоропластной ДНК тополей лавролистного, черного и иртышского в гибридной зоне бассейна Томи, выполненные Н. В. Васильевой с соавт. (2018), показали, что отдельные экземпляры тополя черного и лавролистного несут в хлоропластной ДНК следы гибридизации в прошлом.

Результаты исследования гибридной зоны тополей лавролистного и черного в бассейне Томи во многом коррелируют с материалами изучения естественной гибридизации *P. macrocarpa* (Schenk) N. Pavl. et Lipsch. и *P. usbekistanica* Kom. (Скворцов, Белянина, 2005). Наличие у части особей *P. usbekistanica* (секция дельтовидные тополи) опущения листьев и побегов, а также высокопромежуточной формы проводящей системы черешка позволяют полагать, что интрогрессивная гибридизация между разными видами секций дельтовидные и бальзамические тополи широко распространена в Азии. При этом перенос генов асимметричный, видами-донорами в нем выступают бальзамические тополи, а реципиентами – осокори. Противоположная тенденция наблюдается в Северной Америке, где в большинстве гибридных зон в качестве представителя секции дельтовидные тополи выступает тополь дельтовидный *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall, поскольку он имеет обширное распространение. При гибридизации тополь дельтовидный является материнским видом, что подтверждается данными хпДНК.

И хотя обратные варианты скрещивания обнаружены, но считаются менее удачными в силу более жестких механизмов как пред-, так и постзиготической изоляции (Zhu et al., 2018). Преимущественное возвратное скрещивание гибридов в Северной Америке происходит с представителями секции бальзамические тополи (Hamzeh et al., 2007; Leboldus et al., 2013; Hersch-Green et al., 2014; Roe et al., 2014).

V. E. Chhatre et al. (2018) отмечают, что поток генов между видами тополей по краям их ареалов может способствовать адаптации особей таксонов к периферийным местообитаниям. Маргинальные популяции вблизи краев ареала обычно встречаются в меньшем количестве и занимают субоптимальные условия, что потенциально усиливает эволюционные последствия, которые гибридизация обеспечивает путем переноса адаптивных генетических вариантов. Из-за небольшого эффективного размера маргинальные популяции могут быть более восприимчивыми к гибридизации, чем в других районах ареала (Ellstrand, Elam 1993), иметь уникальный генетический материал, доступный для эволюции, и быть центрами гибридного видообразования (Rieseberg, 1997).

В изученном регионе популяции тополя лавролистного являются маргинальными, поскольку здесь проходит северо-западная окраина его ареала. Границы распространения тополя черного в указанном районе очерчены горным рельефом. Несмотря на наличие популяций тополя черного и в более восточных регионах Западного Саяна, они, как и популяции тополя лавролистного, не связаны потоком генов с насаждениями Томи, поскольку на отрезке ее верхнего течения от устья р. Бискамли (Республика Хакасия) до устья р. Теба (Кемеровская обл.) эти виды тополя в настоящее время не встречаются.

Проведенные исследования размножения тополей черного, лавролистного, иртышского и беккроссов в гибридной зоне Томи, в частности характера образования у них клонов, показали, что односторонний перенос генетического материала, вероятно, поддерживается естественным отбором и наблюдаемая интрогрессия должна рассматриваться как адаптивная, повышающая адаптивное геномное разнообразие, позволяющая особям тополя черного с генами тополя лавролистного лучше осваивать субоптимальные горные местообитания (Прошкин, Климов, 2020). Это подтверждается и проведенными экспериментами по приживаемости одревесневших черенков. Все испытанные модели тополя лав-

ролистного показали приживаемость от 63 до 100 %, а тополя иртышского – от 50–91 %. Из отобранных особей тополей черного прижились только 3 опушенные формы. При этом у двух растений с линейной системой приживаемость составила 20–36 %, а у растения с высокопромежуточной проводящей системой достигла 75 %. Учитывая, что способность удерживать освоенное местообитание путем вегетативного размножения – крайне важный признак в динамичных условиях горных рек, адаптивность подобной интрогрессии не вызывает сомнений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования установлено, что зона гибридизации в исследованном бассейне представляет собой довольно узкую полосу, охватывающую пойму Томи и нижних течений горных притоков. В ее пределах гибриды встречаются спорадически. В то же время на отдельных участках, где оптимально складывается сочетание всех факторов, способствующих гибридизации, выделяются очаги скопления гибридов (очаги гибридизации). Наблюдаемая гибридизация особей тополей лавролистного и черного в бассейне Томи является интрогрессивной и носит асимметричный характер. Преобладающий поток генов направлен от служащих донором тополя лавролистного к реципиенту тополию черному, что позволяет виду лучше адаптироваться к не типичным для него местообитаниям. Как показал анализ литературных данных, интрогрессия между видами двух секций тополя широко распространена не только в Азии, но и в Северной Америке. Фенотипические проявления интрогрессии в зоне гибридизации в популяциях тополя черного наблюдаются как по морфологическим, так и по анатомическим признакам. Для более полной характеристики гибридов предлагается их совместное использование. Наиболее надежным качественным признаком выявления и дифференцировки гибридов и беккроссов служит форма проводящей системы черешка на поперечном срезе вблизи основания листовой пластинки. Результаты, полученные нами с использованием фенотипических признаков, согласуются с результатами молекулярно-генетических исследований популяций тех же видов, проведенных другими авторами.

Исследования проведены в рамках базового проекта ФИЦ КНЦ СО РАН № 0356-2019-0024 программы ФНИ VI.52.2.1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Бакулин В. Т. Тополь лавролистный. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Фил. «Гео», 2004. 122 с. [Bakulin V. T. Topol lavrolistny (Poplar laurel). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN. Fil. «Geo» (Sib. Br., Rus. Acad. Sci. Publ. Geo Br.), 2004. 122 p. (in Russian)].
- Бакулин В. Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2007. 119 с. [Bakulin V. T. Topol cherny v Zapadnoy Sibiri (Black poplar in Western Siberia). Novosibirsk: Geo Acad. Publ., 2007. 119 p. (in Russian)].
- Васильева Н. В., Костина М. В., Насимович Ю. В. Предварительные результаты молекулярно-генетического исследования гибридизации тополей в природе и городском озеленении // Соц.-экол. технол. 2018. № 1. С. 9–22 [Vasilieva N. V., Kostina M. V., Nasimovich Yu. V. Predvaritelnye rezultaty molekulyarno-geneticheskogo issledovaniya gibrizatsii topoley v prirode i gorodskom ozelenenii (Preliminary results of the molecular genetic investigation of the poplar hybridization naturally and in the urban beautification) // Soc.-Ecol. Technol. 2018. N. 1. P. 9–22 (in Russian with English abstract)].
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: учеб. пособ. для студентов биол. специальностей. Петрозаводск: Петрозавод. гос. ун-т, 2003. 302 с. [Ivanter E. V., Korosov A. V. Vvedenie v kolichestvennyuyu biologiyu: ucheb. posob. dlya studentov biol. spetsialnostey (Introduction to quantitative biology: textbook for students of biol. specialties). Petrozavodsk: Petrozavod. gos. un-t (Petrozavodsk St. Univ.), 2003. 302 p. (in Russian)].
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавилов. журн. генет. селекц. 2018. Т. 22. № 4. С. 468–475 [Klimov A. V., Proshkin B. V. Fenetichesky analiz *Populus nigra*, *P. laurifolia* i *P. × jrtyschensis* v zone gibrizatsii (Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in the hybridization zone) // Vavilov. zhurn. genet. selekts. (Vavilov J. Genet. Breed.). 2018. V. 22. N. 4. P. 468–475 (in Russian with English abstract)].
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Использование морфоанатомических признаков для выявления гибридных растений в зоне естественной гибридизации *Populus laurifolia* и *P. nigra* в Сибири, Россия // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. 2019. № 46. С. 64–81 [Klimov A. V., Proshkin B. V. Ispolzovanie morfo-anatomicheskikh priznakov dlya vyyavleniya gibridnykh rasteny v zone estestvennoy gibrizatsii *Populus laurifolia* i *P. nigra* v Sibiri, Rossiya (Using morphological and anatomical characteristics to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia* and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia) // Vestnik Tomsk. gos. un-ta. Biologiya (Tomsk State University J. of Biology). 2019. N. 46. P. 64–81 (in Russian with English abstract)].
- Лиховид Н. И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во. Хакас. отд-ние, 1984. С. 19–20 [Likhovid N. I. Introduktsiya derevov i kustarnikov v Khakasii (Introduction of trees and shrubs in Khakassia). Krasnoyarsk: Krasnoyarsk.

- kn. izd-vo. Khakas. otd-niye (Krasnoyarsk Book Publ. Khakas. Br.), 1984. P. 19–20 (in Russian)].
- Лиховид Н. И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Новосибирск: РАСХН. Сиб. отд-ние, 1994. 338 с. [Likhovid N. I. Introduktsiya derevev i kustarnikov v Khakasii (Introduction of trees and shrubs in Khakassia). Novosibirsk: RASKhN. Sib. otd-niye (Rus. Acad. Agr. Sci. Sib. Br.), 1994. 338 p. (in Russian)].
- 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 // Соц.-экол. технол. 2019. Т. 9. № 4. С. 426–466 [Nasimovich Yu. A., Kostina M. V., Vasilieva N. V. Kontseptsiya vida u topoley (genus *Populus* L., Salicaceae) na primere predstaviteley podroda *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, proizrastayushchikh v Rossii i sopredelnykh stranakh (The concept of species in poplars (genus *Populus* L., Salicaceae) based on the example of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky representatives growing in Russia and neighbouring countries) // Soc.-Ecol. Technol. 2019. V. 9. N. 4. P. 426–466 (in Russian with English abstract)].
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи // Сиб. лесн. журн. 2017а. № 4. С. 38–51 [Proshkin B. V., Klimov A. V. Gibridizatsiya *Populus nigra* L. i *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) v royme reki Tomi (Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) in the floodplain of the Tom River) // Sib. lesn. zurn. (Sib. J. For. Sci.). 2017a. N. 4. P. 38–51 (in Russian with English abstract)].
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Возникновение, структура и динамика популяций *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang в зоне естественной гибридизации // Вестник НГАУ. 2017б. № 4 (45). С. 23–31 [Proshkin B. V., Klimov A. V. Vozniknoveniye, struktura i dinamika populyatsy *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang v zone estestvennoy gibridizatsii (Origin, structure and dynamics of *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang populations in the area of natural hybridization) // Vestnik NGAU (Bulletin of NSAU). 2017b. N. 4 (45). P. 23–31 (in Russian with English abstract)].
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Роль истории расселения и интродукции в морфологии *Populus nigra* L. в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны // Вестник Поволжск. гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019а. № 2 (42). С. 62–74 [Proshkin B. V., Klimov A. V. Rol istorii rasseleniya i introgressii v morfologii *Populus nigra* L. v severozapadnoy chasti Altae-Sayanskoj gornoy strany (The Role of the History of Dissemination and Introgression in the Morphology of *Populus nigra* L. in the North-Western Part of Altai-Sayan Mountain Country) // Vestnik Povolzhsk. gos. tekhnol. un-ta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopolzovanie (Bull. Volga St. Techn. Univ. Series: Forest. Ecology. Nature management). 2019a. V. 2 (42). N. 2. P. 62–74 (in Russian with English abstract)].
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Использование признаков петиолярной анатомии для идентификации гибридов и видов секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* рода *Populus* // Turczaninowia. 2019б. Т. 22. № 3. С. 80–90 [Proshkin B. V., Klimov A. V. Ispolzovanie priznakov petiolyarnoy anatomii dlya identifikatsii gibridov i vidov seksii *Aigeiros* i *Tacamahaca* roda *Populus* // Turczaninowia. 2019b. V. 22. N. 3. P. 80–90 (in English with Russian abstract)].
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Стратегии размножения видов *Populus* в зоне интрогрессивной гибридизации бассейна реки Томи // Сиб. лесн. журн. 2020. № 4. С. 77–86 [Proshkin B. V., Klimov A. V. Strategii razmnzheniya vidov *Populus* v zone introgressivnoy gibridizatsii basseyna reki Tomi (Reproduction strategies of *Populus* species in the area of introgressive hybridization in the basin of Tom river) // Sib. lesn. zurn. (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 4. P. 77–86 (in Russian with English abstract and references)].
- Скворцов А. К., Белянина Н. Б. Васкуляризация черешка тополей как таксономический признак // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 235–239 [Skvortsov A. K., Belyanina N. B. Vaskulyarizatsiya chereshka topoley kak taksonomicheskij priznak (Petiole vascularization in poplars as a taxonomical character) // Byul. Gl. botan. sada (Bull. Main Bot. Garden). 2005. V. 189. P. 235–239 (in Russian with English abstract)].
- Тараканов В. В., Климов А. В., Прошкин Б. В. Перспективы селекции тополя черного для рекультивации техногенных ландшафтов Западной Сибири // Роль аграрной науки в устойчивом развитии сельских территорий: сб. II Всерос. (нац.) науч. конф. (Новосибирск, 25 декабря 2017 г.). Новосибирск: Изд. центр «Золотой колос», 2017. С. 327–331 [Tarakanov V. V., Klimov A. V., Proshkin B. V. Perspektivy selektsii topolya chernogo dlya rekultivatsii tekhnogenykh landshaftov Zapadnoy Sibiri (Prospects for the selection of black poplar for the reclamation of technogenic landscapes of Western Siberia) // Rol agrarnoy nauki v ustoychivom razvitiit selskikh territoriy: sb. II Vseros. (nats.) nauch. konf. (Novosibirsk, 25 dekabrya 2017 g.) (The role of agrarian science in sustainable development of rural areas: Coll. II All-Rus. (Nat.) Sci. Conf. (Novosibirsk, 25 Dec., 2017)). Novosibirsk: Izd. tsentr «Zolotoy kolos» (Publ. Center Zolotoy Kolos), 2017. P. 327–331 (in Russian)].
- 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* // Mol. Ecol. 2018. V. 27. Iss. 23. P. 4820–4838.
- Christe C., Stölting K. N., Bresadola L., Fussi B., Heinze B., Wegmann D., Lexer C. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F_1 fertility and recurrent gene flow // Mol. Ecol. 2016. V. 25. Iss. 11. P. 2482–2498.
- Clarkson C. S., Weetman D., Essandoh J., Yawson A. E., Maslen G., Manske M., Field S. G., Webster M., Antão T., MacInnis B., Kwiatkowski D., Donnelly M. J. Adaptive introgression between *Anopheles* sibling species eliminates a major genomic island but not reproductive isolation // Nat. Comm. 2014. V. 5. P. 42–48.
- Cronk Q. C., Suarez-Gonzalez A. The role of interspecific hybridization in adaptive potential at range margins // Mol. Ecol. 2018. V. 27. Iss. 23. P. 4653–4656.
- Du S., Wang Z., Ingvarsson P. K., Wang D., Wang J., Wu Z., Tembrock L. R., Zhang J. Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in three closely related

- Populus* (Salicaceae) species // Mol. Ecol. 2015. V. 24. Iss. 19. P. 4994–5005.
- Ellstrand N. C., Elam D. R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1993. V. 24. P. 217–242.
- Hamzeh M., Sawchyn C., Perinet P., Dayanandan S. Asymmetrical natural hybridization between *Populus deltoides* and *P. balsamifera* (Salicaceae) // Can. J. Bot. 2007. V. 85. N. 12. P. 1227–1232.
- Hersch-Green E. I., Allan G., Whitham T. Genetic analysis of admixture and patterns of introgression in foundation cottonwood trees (Salicaceae) in southwestern Colorado, USA // Tree Genet. Genom. 2014. V. 10. P. 527–539.
- Hu J., Zhang J., Chen X., Lv J., Jia H., Zhao S., Lu M. An empirical assessment of transgene flow from a *Bt* transgenic poplar plantation // PLoS One. 2017. V. 12. Iss. 1. Article number: e0170201.
- IBM SPSS Statistics, 2018. <http://www-01.ibm.com/support/docview.wss?uid=swg24038592>
- International Plant Name Index (IPNI), 2020. <https://www.ipni.org/>
- Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species // Plant Biol. 2016. V. 16. N. 1. P. 88–99.
- Klimov A. V., Proshkin B. V. Identification of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* by leaf petiole anatomy // Sib. lesn. zurn. (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 6. P. 89–99.
- LeBoldus J. M., Isabel N., Floate K. D., Blenis P., Thomas B. R. Testing the ‘hybrid susceptibility’ and ‘phenological sink’ hypotheses using the *P. balsamifera* – *P. deltoides* hybrid zone and septoria leaf spot (*Septoria musiva*) // PLoS ONE. 2013. V. 8. Iss. 12. Article number: e84437.
- Lindtke D., Gompert Z., Lexer C., Buerkle C. A. Unexpected ancestry of *Populus* seedlings from a hybrid zone implies a large role for postzygotic selection in the maintenance of species // Mol. Ecol. 2014. V. 23. Iss. 17. P. 4316–4330.
- Liu X., Wang Z., Shao W., Ye Z., Zhang J. 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) // Front. Plant Sci. 2017. V. 7. Article number: 2022.
- Meirmans P. G., Lamothe M., Gros-Louis M. C., Khasa D., Perinet P., Bousquet J., Isabel N. Complex patterns of hybridization between exotic and native North American poplar species // Amer. J. Bot. 2010. V. 97. N. 10. P. 1688–1697.
- Norris L. C., Main B. J., Lee Y., Collier T. C., Fofana A., Cornel A. J., Lanzaro G. C. Adaptive introgression in an African malaria mosquito coincident with the increased usage of insecticide-treated bed nets // PNAS. 2015. V. 112. N. 3. P. 815–820.
- Rieseberg L. H. Hybrid origins of plant species // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1997. V. 28. P. 359–389.
- Roe A. D., MacQuarrie C. J., Gros-Louis M. C., Simpson J. D., Lamarche J., Beardmore T., Thompson S. L., Tanguay P., Isabel N. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand // Ecol. Evol. 2014. V. 4. N. 9. P. 1629–1647.
- Suarez-Gonzalez A., Hefer C. A., Lexer C., Douglas C. J., Cronk Q. C. Introgression from *Populus balsamifera* underlies adaptively significant variation and range boundaries in *P. trichocarpa* // New Phytol. 2018a. V. 217. N. 1. P. 416–427.
- Suarez-Gonzalez A., Hefer C. A., Lexer C., Cronk Q. C., Douglas C. J. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*) // Mol. Ecol. 2018b. V. 27. Iss. 7. P. 1667–1680.
- Suarez-Gonzalez A., Lexer C., Cronk Q. C. B. Adaptive introgression: a plant perspective // Biol. Lett. 2018c. V. 14. Iss. 3. P. 1–8.
- Šiler B., Skorić M., Mišić D., Kovačević B., Jelić M., Patenković A., Novičić Z. K. Variability of European black poplar (*Populus nigra*) in the Danube basin. Novi Sad, Serbia: Vojvodinašume, 2014. 128 p.
- Talbot P., Schroeder W. R., Bousquet J., Isabel N. When exotic poplars and native *Populus balsamifera* L. meet on the Canadian Prairies: Spontaneous hybridization and establishment of interspecific hybrids // For. Ecol. Manag. 2012. V. 285. P. 142–152.
- Thompson S. L., Lamothe M., Meirmans P. G., Perinet P., Isabel N. Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars // Mol. Ecol. 2010. V. 19. Iss. 1. P. 132–145.
- Vanden Broeck A., Cox K., Villar M. Natural hybridization and potential seed set of sympatric *Populus nigra* and *Populus × canadensis* along the river IJzer in Flanders (Belgium) // Plant Ecol. Evol. 2012. V. 145. N. 3. P. 341–349.
- Vanden Broeck A., Villar M., Bockstaele van E., Vanslycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations // Ann. For. Sci. 2005. V. 62. N. 7. P. 601–613.
- Wang M., Zhang L., Zhang Z., Li M., Wang D., Zhang X., Xi Z., Keefover-Ring K., Smart L. B., DiFazio S. P., Olson M. S., Yin T., Liu J., Ma T. Phylogenomics of the genus *Populus* reveals extensive interspecific gene flow and balancing selection // New Phytol. 2020. V. 225. N. 3. P. 1370–1382.
- Whitney K. D., Broman K. W., Kane N. C., Hovick S. M., Randell R. A., Rieseberg L. H. Quantitative trait locus mapping identifies candidate alleles involved in adaptive introgression and range expansion in a wild sunflower // Mol. Ecol. 2015. V. 24. Iss. 9. P. 2194–2211.
- Whitney K. D., Randell R. A., Rieseberg L. H. Adaptive introgression of herbivore resistance traits in the weedy sunflower *Helianthus annuus* L. // Amer. Natur. 2006. V. 167. P. 794–807.
- Zeng Y. F., Zhang J. G., Duan A. G., Abuduhaiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility // Sci. Rep. 2016. V. 6. P. 377–389.
- Zhu J., Tian J., Wang J., Nie S. Variation of traits on seeds and germination derived from the hybridization between the sections *Tacamahaca* and *Aigeiros* of the genus *Populus* // Forests. 2018. V. 9. Iss. 9. P. 1–15.

UDC 582.623.2+575.222.72 (571.17)

INTROGRESSIVE HYBRIDIZATION OF *Populus laurifolia* Ledeb. AND *Populus nigra* L. IN THE TOM RIVER BASIN: SCALE, DIRECTION AND SIGNIFICANCE

A. V. Klimov^{1,2}, B. V. Proshkin³

¹ *InEca-Consulting Ltd.*

Lazo str., 4, Novokuznetsk, Kemerovo Oblast, 654027 Russian Federation

² *West Siberian Department of V. N. Sukachev Institute of Forest,*

Russian Academy of Sciences, Siberian Branch –

Division of the Federal Research Center Krasnoyarsk Science Center,

Russian Academy of Sciences, Siberian Branch

Zhukovskiy str., 100/1, Novosibirsk, 630082 Russian Federation

³ *Kuzbass Institute of the Federal Penitentiary Service of Russia*

Prospekt Oktyabrski, 49, Novokuznetsk, Kemerovo Oblast, 654066 Russian Federation

E-mail: populus0709@mail.ru, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Studies of natural hybrid zones of *Populus* L. in Western Siberia have shown that the observed hybridization is asymmetric and introgressive. However, its phenotypic manifestation has not been sufficiently studied, which makes it difficult to create effective programs for the selection of valuable forms and subsequent selection work. The purpose of this study is to analyze the results of studying the populations of *P. nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. irtyschensis* Ch. Y. Yang in the Tom River basin, according to some qualitative anatomical and morphological characteristics, to show phenotypic manifestations of introgressive hybridization, to reveal its scale, direction and significance. Studies of a complex of qualitative morphological characters were carried out in 23 populations on 684 individuals. It was found that hybridization of *P. laurifolia* and *P. nigra* in the Tom River basin is not observed everywhere. Clusters of hybrids (foci of hybridization) stand out only in areas where the optimal combination of factors promoting hybridization develops. The morphological characters we selected allow us to reliably identify the parental taxa and *P. irtyschensis*. Additional use of the features of petiolar anatomy makes it possible to study the diversity of individuals within the identified taxa. The study of *P. laurifolia* in both mixed and pure (monospecific) plantations did not reveal any signs indicating the penetration of *P. nigra* genes into its gene pool. On the contrary, in the populations of *P. nigra*, phenotypic manifestations of introgression were found in both morphological and anatomical characteristics. It has been suggested that the asymmetric introgressive hybridization between two poplar species observed in the Tom River basin is apparently a fairly widespread phenomenon within the genus *Populus*. The studies performed demonstrate the adaptive role of introgression in the colonization of suboptimal habitats.

Keywords: *Populus*, hybridization, introgression, asymmetry, adaptation, Western Siberia.

How to cite: Klimov A. V., Proshkin B. V. Introgressive hybridization of *Populus laurifolia* Ledeb. and *Populus nigra* L. in the Tom river basin: scale, direction and significance // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2021. N. 2. P. 43–52 (in Russian with English abstract and references).