

УДК 582.623.2+575.222.72 (571.17)

СТРАТЕГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ВИДОВ *POPULUS* В ЗОНЕ ИНТРОГРЕССИВНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ БАССЕЙНА РЕКИ ТОМИ

Б. В. Прошкин¹, А. В. Климов^{2,3}

¹ Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний России
654066, Новокузнецк, просп. Октябрьский, 49

² ИнЭКА-консалтинг
654027, Новокузнецк, ул. Ладо, 4

³ 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

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

Поступила в редакцию 03.03.2020 г.

Прирусловые топольники часто являются сложным образованием, состоящим из особей семенного и вегетативного происхождения. В северной части Алтае-Саянской горной страны значительную их долю образуют виды разных секций тополь черный *Populus nigra* L. (секция черные тополи *Aigeiros* Lunell) и тополь лавролистный *P. laurifolia* Ledeb. (секция бальзамические тополи *Tacamahaca* Mill.), которые отличаются в стратегии образования клонов. В районах совместного произрастания происходит процесс их естественной интрогрессивной гибридизации. Цель данной работы – изучение стратегии образования клонов у родительских таксонов и гибридов в зоне интрогрессивной гибридизации. Исследования проводились на пяти пробных участках в бассейне р. Томи. Установлено, что образование клонов начинается на ранних этапах развития насаждений и стимулируется механическими повреждениями. Для тополя черного характерны компактные клоны из 2–10 рамет, возникающие из придаточных почек в основании стволика молодого растения. При отсутствии дальнейших повреждений клон с возрастом постепенно распадается, т. е. существует в течение жизни одного поколения. Клоны тополя лавролистного развиваются в несколько этапов. На первом этапе формируется линейный клон из нескольких рамет, расположенных параллельно руслу реки. В последующем он сильно разрастается за счет корневых отпрысков. Эти клоны способны в течение длительного времени удерживать освоенную территорию. Клоны тополя иртышского *P. jrtyschensis* Ch. Y. Yang в стратегии образования могут уклоняться в сторону одного из родительских видов или отличаться промежуточными признаками. Исследование стратегии образования клонов у беккроссов в бассейне Томи подтвердило ранее выявленное направление асимметрии при интрогрессивной гибридизации от тополя лавролистного и черного. Вероятно, в субоптимальных условиях бассейна Томи именно гибридизация и последующая интрогрессия обеспечивают не только увеличение общей изменчивости, но и однонаправленный перенос ценных адаптивных признаков от тополя лавролистного к тополю черному. Последнее в значительной степени обеспечивает возможности освоения тополем черным (беккроссами) нехарактерных для него горных местообитаний.

Ключевые слова: тополь, клоны, вегетативное размножение, гибридизация, интрогрессия, беккроссы, Кемеровская область.

DOI: 10.15372/SJFS20200409

ВВЕДЕНИЕ

Биологические и экологические характеристики растений тесно связаны с естественной динамикой окружающей среды. Аллювиальные отложения речных пойм – основные участки для

поселения видов-пионеров. Эти местообитания являются сложными и динамичными в силу эрозионно-аккумулятивной деятельности русла (Karrenberg et al., 2002). В Северном полушарии тополи *Populus* L. spp. наряду с ивами *Salix* L. spp. произрастают в прибрежных зонах рек,

где являются экологическими первопроходцами. В течение длительной эволюции они выработали эффективные признаки, обеспечивающие максимальную адаптацию к динамичным пойменным условиям (Lytle, Poff, 2004; Nakamura et al., 2007; Nakamura, Inahara, 2007; Bornette et al., 2008).

Первый этап колонизации аллювиальных отложений в пойме обеспечивается за счет семенного размножения. Тополы строго двудомные, ветроопыляемые растения. Виды умеренных широт, цветут до распускания листьев. Плоды 2–4-створчатые коробочки. При созревании из них вылетают семена, снабженные хохолком. Количество семян колеблется от 25 до 50 млн в течение сезона с одного взрослого дерева (Braatne et al., 1996; Johnson, 2000; Consensus..., 2000). Семена разносятся ветром, но наряду с этим значительную роль играет их перенос потоком воды (Johnson, 2000; Karrenberg et al., 2002). Несмотря на ежегодное и обильное плодоношение, условия для надежного закрепления сеянцев на прирусловых отмелях возникают не каждый год. Это в значительной степени зависит от климатических условий и динамики русловых процессов. Сеянцы тополя не могут конкурировать с развитой растительностью (Karrenberg et al., 2002; Polzin, Rood, 2006), места для их поселения должны быть свободными от других растений, а также влажными и с подходящим субстратом. Идеальные местообитания формируются вследствие эрозионно-аккумулятивной деятельности реки и включают отмели, острова и другие геоморфологические поверхности (Rood et al., 1999; Polzin, Rood, 2000; Polzin, Rood, 2006). Дальнейшее устойчивое существование молодых насаждений на вновь освоенных местообитаниях во многом обеспечивается способностью видов к формированию клонов. При этом у разных таксонов тополя она имеет свою специфику (Бакулин, 2007; Rood et al., 1994, 2007; Gom, Rood, 1999; Karrenberg et al., 2002).

В северной части Алтае-Саянской горной страны в пред- и низкогорных районах на участках рек с мелкозернистым и иловатым аллювием широко распространен тополь черный *Populus nigra* L. (секция черные тополи *Aigeiros* Lunell), ареал которого на востоке региона ограничивается р. Енисей и ее притоками (Бакулин, 2007). От низкогорий и выше на гравийно-валунных аллювиальных отложениях горных рек насаждения образует тополь лавролистный *P. laurifolia* Ledeb. (секция бальзами-

ческие тополи *Tasamahaca* Mill.). В районах совместного произрастания последнего с тополем черным происходит процесс естественной гибридизации с образованием гибридного таксона тополя иртышского *P. jrtyschensis* Ch. Y. Yang (*P. × berolinensis* K. Koch nothovar. *jrtyschensis* (Chang Y. Yang) C. Shang comb. & stat. nov.) (Shang et al., 2016). Одной из наиболее изученных гибридных зон региона является бассейн р. Томи (Климов, Прошкин, 2019). Значительная антропогенная трансформация растительного покрова оказала сильное воздействие на современную локализацию топольников в бассейне. В настоящее время насаждения тополя лавролистного, черного и иртышского приурочены преимущественно к островам поймы Томи и устьям малых рек (Климов, Прошкин, 2018; Klimov, Proshkin, 2018). Наиболее широко распространенным видом в бассейне является тополь черный, образующий крупные насаждения. Распространение тополя лавролистного носит дизъюнктивный характер, его популяции приурочены к горным участкам – верхнему течению Томи и ее правым притокам. Зона совместного произрастания и гибридизации тополя лавролистного и черного охватывает низкогорные области верхнего течения, а также нижние течения крупных притоков. Топольники поймы Томи представлены сложным образованием из особей семенного и клонового происхождения (Климов, 2006). И если различия в стратегии образования клонов у видов секций черные и бальзамические тополи рассматриваются в ряде работ (Rood et al., 1994, 2007; Gom, Rood, 1999; Бакулин, 2007; Corenblit et al., 2014), то их формирование у естественных гибридов, как и влияние на эти процессы интрогрессивной гибридизации у родительских таксонов, остается неизученным. Поэтому цель работы – изучение стратегии образования клонов у родительских таксонов и гибридов в зоне интрогрессивной гибридизации тополя лавролистного и черного.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение процессов формирования клонов проводилось на пяти пробных участках в 2016–2018 гг. (табл. 1).

По возможности охватывались все этапы развития топольников – от беспокровных до перестойных (Климов, 2006). Три участка приурочены к зонам гибридизации со значительным участием в насаждениях тополя иртышского: Майзасский, ГРЭС и Новокузнецкий.

Таблица 1. Места сбора полевого материала

Местонахождение пробного участка	Географические координаты	
	с. ш.	в. д.
Майзас	53°37'47.93"	88°12'22.17"
ГРЭС	53°47'35.52"	87°37'17.40"
Новокузнецк	53°52'50.56"	87°09'41.37"
Славино	54°02'05.00"	87°22'55.00"
Верхняя Терсь	54°13'33.00"	87°39'48.00"

Майзасский участок располагается на острове, которой представляет собой останец обтекания на месте спрямления излуины в устье р. Майзас. Поверхность острова пересечена многочисленными переливными ложбинами, на бровках которых произрастают гибриды и родительские виды; большая часть занята пойменными лугами. Последние обычно сменяют топольники в пойме Томи в ходе сукцессии. Особи тополя черного и лавролистного на этом острове встречаются примерно в равном количестве и образуют либо разновозрастные смешанные насаждения, либо одновидовые клоны. Возраст особей тополя иртышского не превышает 30 лет, и они встречаются преимущественно в жердняках.

Участок ГРЭС приурочен к меандру Томи, пересеченной многочисленными переливными ложбинами. Вдоль последних сосредоточены насаждения тополей, остальное пространство занято пойменными лугами. В топольниках доминирует тополь черный. Тополь лавролистный образует крупные разновозрастные клоны, приуроченные к ложбинам, удаленным от современного русла. Тополь иртышский часто образует клоны. Именно на этом участке отмечены наиболее старые (свыше 60 лет) особи тополя иртышского.

Новокузнецкий участок приурочен к коренному берегу Томи в пределах Новокузнецкого городского округа. Территория сильно трансформирована в результате хозяйственной деятельности. Доминирует тополь черный. Тополь лавролистный отмечен единично. Тополь иртышский образует разновозрастные клоны. Максимальный их возраст 50 лет.

На участке Славино произрастает только тополь черный, удаленный от зон естественной гибридизации. Участок Верхней Терси отличается резким доминированием тополя лавролистного. Тополь черный и иртышский встречаются единично, и изучение клонов тополя лавролистного проводили на удалении от них.

На каждом участке закладывали 10 площадок 1×1 м для изучения семенного возобновления. Подсчет семян проводили без учета видовой принадлежности, поскольку методы идентификации таксонов на этой стадии онтогенеза не разработаны. Ленточные трансекты шириной 2 м и длиной от 20 до 50 м закладывали от уреза воды до топольников жердняков для изучения развития побегов и корневой системы клонов на кустовидном этапе развития. Для выявления клонов использовали сравнительно-морфологические методы. Их изучение на более поздних возвратных стадиях проводилось с применением методов, общепринятых в лесоводстве и лесной геоботанике (Полевая геоботаника, 1959, 1960, 1964, 1972, 1976; Семенюта, 1961). Из морфологических признаков для идентификации клонов важными являются габитуальные – особенности ствола, форма кроны, толщина ее ветвей. Цвет коры в верхней не покрытой коркой части ствола у особей одного клона одинаковый и также является важным для их выявления. В летний период необходимо обратить внимание (особенно у тополя лавролистного и иртышского) на качественные признаки листа укороченных побегов кроны: форму основания, верхушки листовой пластинки и характер опушения черешка, поскольку они отличаются отсутствием эндогенной изменчивости (Klimov, Proshkin, 2018).

Статистическую обработку проводили с помощью программ Excel и SPSS 23.0 (IBM..., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как показывают исследования в бассейне Томи, изученные виды тополя ежегодно плодоносят в первой половине июня. Исключение наблюдалось в 2016 г., когда сильные возвратные заморозки в конце мая привели к тотальной гибели зародышей и массовому сбросу плодов женскими (пестичными) растениями в течение нескольких дней. Оптимальные условия для колонизации прирусловых отложений сеянцами тополя наблюдаются в исследованном районе раз в 10 лет (Прошкин, Климов, 2017). Главным фактором, ограничивающим ежегодное успешное поселение сеянцев в бассейне Томи, является частое наложение дождей паводков на окончание половодья. В результате в момент массового лета семян участки, подходящие для их поселения, скрыты глубоко под водой. В годы удачной колонизации густота сеянцев в значи-

Таблица 2. Количество семян на пробных участках

Местонахождение пробного участка	Тип аллювия			Итого на 100 м², шт.
	песчаный	песчано-галечный	галечно-валунный	
	$\frac{x \pm m}{\min - \max}$, количество семян, шт./м²			
Майзас	$\frac{685.00 \pm 65.00}{620-750}$ 2/1370	$\frac{463.33 \pm 56.07}{380-570}$ 3/1390	$\frac{301.00 \pm 37.36}{170-375}$ 5/1505	4265
ГРЭС	$\frac{553.12 \pm 44.94}{395-750}$ 8/4425	$\frac{305.00 \pm 15.00}{320-390}$ 2/610	—	5035
Новокузнецк	$\frac{534.50 \pm 49.24}{356-770}$ 8/4276	$\frac{347.50 \pm 47.05}{300-395}$ 2/695	—	4971
Славино	$\frac{568.00 \pm 50.75}{390-770}$ 8/4544	$\frac{307.50 \pm 22.50}{285-330}$ 2/615	—	5159
Верхняя Терсь	—	$\frac{408.66 \pm 28.81}{375-466}$ 3/1226	$\frac{256.42 \pm 19.50}{190-330}$ 7/1795	3021
Всего				22 451

тельной степени определяется характером аллювиальных отложений, достигая на песчаном аллювии 770 шт./м² и не превышая 375 шт./м² на галечно-валунном (табл. 2). При этом на пробных участках в среднем течении Томи, где преобладают мелкозернистые отложения аллювия и тополь черный в насаждениях, количество отмеченных семян на 100 м² выше, чем в верхнем течении и на нижних участках горных притоков.

На наш взгляд, это отражает координацию биологии размножения разных видов тополя с физической динамикой эрозионно-аккумулятивной деятельности реки. Как мы уже отмечали (Прошкин, Климов, 2019б), тополи черный и лавролистый имеют отличия в характере заложения цветков и плодов. У пестичных особей тополя черного соцветия и соответственно плодущие сережки развиваются по всей кроне, особенно у отдельно стоящих деревьев, и они дают обильный урожай семян с момента вступления в репродуктивную фазу. Напротив, у тополя лавролистного и соцветия, и плоды развиваются только в верхней части кроны, а на молодых половозрелых растениях можно буквально пересчитать немногочисленные зрелые сережки. У тополя иртышского по данному признаку наблюдается варьирование от промежуточных характеристик до полного уклонения к одному из родительских видов. Поэтому тополь черный, как и другие тополи секции черные тополи, при колонизации полагается почти

исключительно на семенное размножение, имеет тенденцию заселять равнинные речные долины с более мелкими аллювиальными отложениями и небольшими углами падения рек (Rood et al., 1998; Shafroth et al., 1998), тогда как таксоны бальзамических тополей, которые часто размножаются вегетативно, селятся по горным рекам вдоль русел с более крутыми углами падения и более грубыми отложениями. В этих условиях семенное размножение имеет меньшее значение и наблюдается увеличение роли вегетативного воспроизводства, которое обеспечивает пополнение популяций (Rood et al., 1994; Polzin, Rood, 2006).

Многие авторы отмечают чрезвычайно высокую гибель семян тополя к концу первого года, особенно на высоких участках с дефицитом воды (Rood et al., 1998; Cooper et al., 1999; Johnson, 2000; Karrenberg et al., 2002; Климов, 2006). Несмотря на то что корни проростков растут очень быстро (4–13 мм в день) и достигают 40–60 см за первый вегетационный период (Mahoney, Rood, 1998), они не всегда успевают за падением уровня грунтовых вод. Как показали наши исследования, в бассейне Томи на второй год жизни количество выживших растений колеблется от 10 до 150 шт./м² (рис. 1).

В первые годы рост растений сильно контролируется локальными геоморфологическими условиями, такими как характер аллювия, топографический уровень, гидрологический режим



Рис. 1. Двухлетние растения тополей иртышского и лавролистного на прирусловых отложениях Томи.



Рис. 2. Основание клона тополя черного, вскрытое в результате хозяйственной деятельности.

и воздействие механических повреждений, которые действуют как сильные факторы отбора.

Натурные исследования в пойме Томи и ее притоках подтвердили, что виды секций черные и бальзамические тополи отличаются в стратегии формирования клонов. Образование клонов начинается на кустовидном этапе развития насаждений. Ежегодное торошение льдом приводит к срезанию верхних частей побегов, а их нижняя часть погребается слоем аллювия. Это стимулирует вегетативное размножение особей. В Славино на равнинной, удаленной от очагов гибридизации территории у тополя черного на погребенной части стволиков из придаточных почек формируются порослевые побеги. Поскольку погребенный ствол обычно занимает почти вертикальное положение, образуется небольшой клон из 2–10 рамет, часто плотно расположенных и примерно одинакового возраста (рис. 2).

При отсутствии нарушений размер клона на следующих этапах онтогенеза не увеличивается. В перестойном состоянии раметы постепенно выпадают и клон разрушается. Продолжительность жизни тополя черного в бассейне Томи не превышает 130 лет, и осокорники обычно замещаются лугами (Климов, 2007). Вследствие преобладающего размножения семенами и умеренного вегетативного воспроизводства насаждения тополя черного в среднем течении на участках, удаленных от гибридизации, образованы преимущественно особями семенного происхождения, чередующимися с небольшими клонами.

Тополь лавролистный, как и другие представители секции бальзамические тополи, отли-

чается более широким спектром вегетативного размножения, что отражает его адаптацию к динамичным условиям горных рек. В отличие от тополя черного он способен размножаться путем укоренения побегов, т. е. относительно крупные ветки при отделении от дерева, например, сильным ветром и последующем погребении аллювием способны укореняться и давать начало новому клону. На этой природной адаптации и базируется общеизвестный метод черенкования бальзамических тополей. Хотя в условиях верхнего течения Томи нам удалось однажды наблюдать картину укоренения крупной ветви тополя лавролистного на прирусловой отмели, но в целом такой способ образования клонов является скорее исключением, чем правилом.

В естественных условиях на горных участках долины Томи на кустовидном этапе развития тополь лавролистный часто образует линейные клоны. Этому способствует наклон побегов молодых особей по направлению движения воды. В периоды сильных половодий аллювий может погребать не только нижнюю часть стволиков, но и почти всю особь. В результате на погребенном участке в местах ветвления и на некотором удалении друг от друга формируются разнокачественные порослевые побеги и параллельно руслу реки образуется клон (рис. 3).

На следующих этапах онтогенеза одной из особенностей тополя лавролистного является способность давать корневые отпрыски, что обеспечивает эффективное вегетативное размножение в течение длительного времени.

Типичные клоны этого вида тополя в пойме Томи и ее горных притоков состоят из 2–3 старых деревьев, расположенных линейно



Рис. 3. Формирование линейного клона тополя лавролистного на кустовидном этапе развития в пойме р. Верхняя Терсь.



Рис. 4. Типичный клон тополя лавролистного в пойме Томи.



Рис. 5. Промежуточный клон тополя иртышского в пойме Томи.

и окруженных многочисленными разновозрастными особями корнеотпрыскового происхождения (рис. 4).

Это позволяет тополю лавролистному не только колонизировать новые участки на разных этапах онтогенеза, но и столетиями существовать на одном месте в виде ряда поколений с последовательным замещением особей. В частности, в районе ГРЭС обнаружены подобные изолированные клоны, удаленные от современного русла Томи на 1–1.5 км. При этом в них в полной мере сохраняется характерный для прибрежных и островных топольников страусниково-высокотравный травяной покров.

В целом в бассейне Томи тополь лавролистный встречается исключительно в виде клонов. Только в районах с высокой хозяйственной нагрузкой, на сенокосах и выпасах можно обнаружить отдельно стоящие старые деревья. Однако при внимательном осмотре обнаруживается, что они окружены значительным количеством молодых корневых отпрысков, ежегодная гибель которых связана с объеданием скотом.

Исследования клонов тополя иртышского показали, что они могут уклоняться в стратегии образования в сторону одного из родительских видов. Обычно встречаются небольшие клоны из нескольких плотно расположенных рамет, как у тополя черного. Нередко можно наблюдать и крупные клоны с линейной основой из старых рамет, окруженных разновозрастными особями корнеотпрыскового происхождения. Наряду с этим встречаются особи с промежуточной стратегией. Основу такого клона составляют линейно расположенные одновозрастные группы старых рамет порослевого происхождения, окруженные многочисленными корневыми отпрысками разного возраста (рис. 5).

Клоны тополя иртышского также способны длительно удерживать занятую территорию.

Как и в других известных зонах естественного скрещивания видов секций черные и бальзамические тополи, наблюдаемая в бассейне р. Томи гибридизация тополей лавролистного и черного является интрогрессивной. При этом интрогрессия в данной гибридной зоне носит асимметричный характер (Klimov, Proshkin, 2019). Беккроссы приурочены к очагам скрещивания и морфологически по большинству признаков не отличаются от тополя черного.

Признаками их идентификации являются наличие опушения черешков и побегов, а также особенности петиолярной анатомии. По архитектуре клонов часть из них не отличается от



Рис. 6. Начало формирования промежуточного клона беккроссов на кустовидной стадии развития топольников.

тополя черного. Однако в насаждениях Майзаса и ГРЭС нередко встречаются линейные клоны беккроссов и клоны, близкие по строению к тополю иртышскому с линейной основой из плотно сгруппированных рамет. Особенно хорошо они просматриваются на кустовидной стадии развития топольников (рис. 6).

Таким образом, исследования стратегии образования клонов у беккроссов подтверждают, что интрогрессивная гибридизация протекает асимметрично с переносом генов от тополя лавролистного к черному.

Способность совмещать половое и бесполое размножение является важным адаптационным механизмом, обеспечивающим успешное существование видов тополя в условиях поймы. Баланс вегетативного и семенного размножения часто находится под строгим генетическим контролем (Karrenberg et al., 2002). Адаптивное значение различных способов размножения несколько отличается, в то время как семенное позволяет колонизировать новые пригодные для жизни участки поймы, вегетативное обеспечивает их надежное удержание в динамичных условиях среды. И если у тополя черного на равнинных местообитаниях семенное раз-

множение успешно обеспечивает его широкое распространение и нередко доминирование, то в субоптимальных условиях бассейна Томи именно гибридизация и последующая интрогрессия обеспечивают ему не только увеличение общей изменчивости (Прошкин, Климов, 2019a), но и возможность освоения новых местообитаний на краю ареала.

Как отмечают S. B. Rood с соавт. (2007), биологические признаки, являющиеся экологически адаптивными, могут иметь важное значение для эволюционного процесса. В частности, высокая продуктивность семян тополя черного и распространение их ветром и водой в бассейне Томи обеспечивают возможность обмена генами между популяциями и, как следствие, более низкую межпопуляционную изменчивость (Климов, Прошкин, 2018). С другой стороны, способность распространяться посредством вегетативного размножения, наблюдаемая у тополей лавролистного, иртышского и, вероятно, беккроссов, как альтернатива семенному воспроизводству может обеспечивать длительное выживание и распространение генотипов.

Эта связь между адаптивными биологическими признаками и эволюционным процессом помогает объяснить некоторые аспекты видообразования у тополей. Границы между некоторыми таксонами трудно определить, из чего ясно, что мы имеем дело с комплексом близкородственных видов, способных легко взаимно скрещиваться (Насимович, Васильева, 2019). С одной стороны, эти виды могут рассматриваться как находящиеся на ранней стадии видообразования, на которой репродуктивные барьеры между родственными таксонами остаются проницаемыми, с другой – несовершенные репродуктивные барьеры могут сохраняться независимо от стадии видообразования, поскольку гибридизация увеличивает генетическую изменчивость (Chhatre et al., 2018; Suarez-Gonzalez et al., 2018). Быстрый обмен генами между популяциями при массовом семенном размножении вместе с интрогрессивной гибридизацией обеспечивают широкое распространение подходящих рекомбинантных генотипов в новых условиях окружающей среды. И поскольку репродуктивная стратегия в значительной степени находится под генетическим контролем, она может гибко изменяться в эволюционном времени, давая возможность видам приспосабливаться к новым климатическим условиям или изменениям режима рек. Некоторые исследователи отмечают, что вегетативное размножение и распространение

генотипов с низкой семенной продуктивностью могут противостоять быстрым адаптивным изменениям в популяционном генофонде (Rood et al., 1994, 2007; Karrenberg et al., 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования в зоне естественной интрогрессивной гибридизации в бассейне Томи подтвердили отличия в формировании клонов тополей лавролистного и черного. У особей тополя иртышского они могут уклоняться в стратегии образования в сторону одного из родительских видов. Наряду с этим встречаются особи с промежуточной стратегией. Исследования образования клонов у беккроссов подтверждают ранее установленный нами факт асимметричного переноса ценных адаптивных признаков от тополя лавролистного к черному через межвидовые барьеры на изученной территории.

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 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: Acad. Publ. House «Geo», 2007. 119 p. (in Russian)].
- Климов А. В. Динамика топольников верхнего и среднего течения реки Томи // Алтай: экология и природопользование. Тр. V рос.-монгол. науч. конф. молодых ученых и студентов. Бийск: Бийск. гос. пед. ун-т им. В. М. Шукшина, 2006. С. 127–132 [Klimov A. V. Dinamika topol'nikov verkhnego i srednego techeniya reki Tomi (Dynamics of poplar forests of the upper and middle reaches of the Tom river) // Altay: ekologiya i prirodopolzovanie. Tr. V rossiysko-mongolskoy nauch. konf. molodykh uchenykh i studentov (Altai: ecology and nature management. Proc. V Rus.-Mongol. sci. conf. young scientists and students). Biysk: V. M. Shukshin Biysk St. Ped. Univ., 2006. P. 127–132 (in Russian)].
- Климов А. В. Разнообразие пойменных топольников верхнего и среднего течения реки Томи // Проблемы региональной экологии. 2007. № 4. С. 135–137 [Klimov A. V. Raznoobrazie poymennykh topol'nikov verkhnego i srednego techeniya reki Tomi (The diversity in cottonwood forests of the high and middle current Tom river's) // Problemy regionalnoy ekologii (Probl. Reg. Ecol.). 2007. N. 4. P. 135–137 (in Russian with English abstract)].
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. ×jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2018. Т. 22. № 4. С. 468–475 [Klimov A. V., Proshkin B. V. Feneticheskiy 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) // Vavilovskiy zhurn. genetiki i selektsii (Vavilov J. Gen. 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 // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биол. 2019. № 46. С. 64–81 [Klimov A. V., Proshkin B. V. Ispol'zovanie morfoanatomicheskikh priznakov dlya vyyavleniya gibriznykh rasteniy 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) // Vestn. Tomsk. gos. un-ta. Biol. (Tomsk St. Univ. J. Biol.). 2019. N. 46. P. 64–81 (in Russian with English abstract)].
- Насимович Ю. А., Васильева Н. В. Сравнение по морфологическим признакам разных видов тополей (*Populus*, Salicaceae) на примере российских и среднеазиатских представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky // Соц.-экол. технол. 2019. Т. 9. № 3. С. 285–301 [Nasimovich Yu. A., Vasil'eva N. V. Sravnenie po morfologicheskimi priznakami raznykh vidov topoley (*Populus*, Salicaceae) na primere rossiyskikh i sredneaziatskikh predstaviteley podroda *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky subgenus representatives) // Sots.-ekol. tekhnol. (Socio-ecol. technol.). 2019. V. 9. N. 3. P. 285–301 (in Russian with English abstract)].
- Полевая геоботаника / Под ред. А. А. Корчагина, Е. М. Лавренко. М.: АН СССР. 1959. Т. 1. 444 с. 1960. Т. 2. 499 с. 1964. Т. 3. 530 с. 1972. Т. 4. 336 с. 1976. Т. 5. 319 с. [Polevaya geobotanika (Field geobotany) / A. A. Korchagin, E. M. Lavrenko (Eds.). Moscow: USSR Acad. Sci. 1959. V. 1. 444 p. 1960. V. 2. 499 p. 1964. V. 3. 530 p. 1972. V. 4. 336 p. 1976. V. 5. 319 p. (in Russian)].
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Возникновение, структура и динамика популяций *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang в зоне естественной гибридизации // Вестн. Новосиб. гос. агр. ун-та. 2017. № 4 (45). С. 23–31 [Proshkin B. V., Klimov A. V. Vozniknovenie, struktura i dinamika populyatsiy *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang v zone estestvennoy gibrizatsii (Origin, structure and dynamics of *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang populations in the area of natural hybridization) // Bull. Novosib. St. Agr. Univ. 2017. N. 4 (45). P. 23–31 (in Russian with English abstract)].
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Роль истории расселения и интрогрессии в морфологии *Populus nigra* L. в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны // Вестн. Поволж. 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-Sayanskoy gornoy strany (The

- role of the history of dissemination and introgression in the morphology of *Populus nigra* L. in the north-western part of the Altai-Sayan mountain country) // Vestn. Povolzh. gos. tekhnol. un-ta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie (Bull. Volga St. Technol. Univ. Ser.: For. Ecol. Nat. Manag.). 2019a. V. 2 (42). N. 2. P. 62–74 (in Russian with English abstract)].
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Семенная продуктивность и развитие сеянцев *Populus × jrtyschensis* CH. Y. Yang // Вестн. Новосиб. гос. агр. ун-та. 2019б. № 2 (51). С. 51–57 [Proshkin B. V., Klimov A. V. Semennaya produktivnost' i razvitie seyantsev *Populus × jrtyschensis* CH. Y. Yang (Seed productivity and development of plantlets *Populus × jrtyschensis* CH. Y. Yang) // Bull. Novosib. St. Agr. Univ. 2019b. N. 2 (51). P. 51–57 (in Russian with English abstract)].
- Семенюта Ф. И. Лесная таксация. М.: Гослесбумиздат, 1961. 339 с. [Semenyuta F. I. Lesnaya taksatsiya (Forest inventory). Moscow: Goslesbumizdat, 1961. 339 p. (in Russian)].
- Bornette G., Tabacchi E., Hupp C., Puijalon S., Rostan J. C. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems // Freshwater Biol. 2008. V. 53. P. 1692–1705.
- Braatne J. H., Rood S., Heilman P. E. Life history, ecology, and conservation of riparian cottonwoods in North America // Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. Pt. 1. Chap. 3. Canada, Ottawa: NRC Res. Press, 1996. P. 57–86.
- 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. N. 23. P. 4820–4838.
- Consensus document on the biology of *Populus* L. (Poplars). Ser. harmonization of regulatory oversight in biotechnology. Iss. 16. Paris, France: Organization for Economic Cooperation and Development (OECD), 2000. 337 p.
- Cooper D. J., Merritt D. M., Andersen D. C., Chimner R. A. Factors controlling the establishment of Fremont cottonwood seedlings on the Upper Green River, USA // Regulated Rivers: Res. & Manag. 1999. V. 15. Iss. 5. P. 419–440.
- Corenblit D., Steiger J., González E., Gurnell A. M., Charrier G., Darrozes J., Dousseau J., Julien F., Lambs L., Larrue S., Roussel E., Vautier F., Voldoire O. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L. // Earth Surface Processes and Landforms. 2014. V. 39. Iss. 4. P. 546–563.
- Gom L. A., Rood S. B. Patterns of clonal occurrence in a mature cottonwood grove along the Oldman River, Alberta // Can. J. Bot. 1999. V. 77. Iss. 8. P. 1095–1105.
- Johnson W. C. Tree recruitment and survival in rivers: influence of hydrological process // Hydrol. Processes. 2000. V. 14. Iss. 16–17. P. 3051–3074.
- IBM SPSS Statistics 23, 2018. <https://www.ibm.com/support/pages/node/581811>
- Karrenberg S., Edwards P. J., Kollmann J. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains // Freshwater Biol. 2002. V. 47. Iss. 4. P. 733–748.
- Klimov A. V., Proshkin B. V. Population and phenetic structure of laurel poplar *Populus laurifolia* Ledeb. in the Tom river basin // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 5. P. 62–75.
- Klimov A. V., Proshkin B. V. Identification of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* by leaf petiole anatomy // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 6. P. 89–99.
- Lytle D. A., Poff N. L. Adaptation to natural flow regimes // Trends Ecol. Evolut. 2004. V. 19. N. 2. P. 94–100.
- Mahoney J. M., Rood S. B. Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment – an integrative model // The Soc. Wetlands Sci. 1998. V. 18. N. 4. P. 634–645.
- Nakamura F., Inahara S. Fluvial geomorphic disturbances and life history traits of riparian tree species // Plant Disturbance Ecol. London: Acad. Press, 2007. P. 283–310.
- Nakamura F., Shin N., Inahara S. Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan // For. Ecol. Manag. 2007. V. 241. Iss. 1–3. P. 28–38.
- Polzin M. L., Rood S. B. Effects of damming and flow stabilization on riparian processes and black cottonwoods along the Kootenay River // Rivers. 2000. V. 7. N. 3. P. 221–232.
- Polzin M. L., Rood S. B. Effective disturbance: seedling safe sites and patch recruitment of riparian cottonwoods after a major flood of a mountain river // Wetlands. 2006. V. 26. N. 4. P. 965–980.
- Rood S. B., Hillman C., Sanche T., Mahoney J. M. Clonal reproduction of riparian cottonwoods in southern Alberta // Can. J. Bot. 1994. V. 72. N. 12. P. 1766–1774.
- Rood S. B., Goater L. A., Mahoney J. M., Pearce C. M., Smith D. G. Floods, fire, and ice; disturbance ecology of riparian cottonwoods // Can. J. Bot. 2007. V. 85. N. 11. P. 1019–1032.
- Rood S. B., Kalischuk A. R., Mahoney J. M. Initial cottonwood seedling recruitment following the flood of the century of the Oldman River, Alberta, Canada // Wetlands. 1998. V. 18. N. 4. P. 557–570.
- Rood S. B., Taboulchanas K., Bradley C. E., Kalischuk A. R. Influence of flow regulation on channel dynamics and riparian cottonwoods along the Bow River, Alberta // Rivers. 1999. V. 7. N. 1. P. 36–48.
- Shafroth P., Auble G. T., Stromberg J. C., Patten D. T. Establishment of woody riparian vegetation in relation to annual patterns of streamflow, Bill Williams River, Arizona // Wetlands. 1998. V. 18. N. 4. P. 577–590.
- Shang C., Zhang L., Zhang Z. New combinations for nothotaxa of *Populus* (Salicaceae) from China // Phytotaxa. 2016. V. 253. N. 2. P. 176–178.
- Suarez-Gonzalez A., Lexer C., Cronk Q. Adaptive introgression: a plant perspective // Biol. Lett. 2018. V. 14. Iss. 3. P. 1–8.

REPRODUCTION STRATEGIES OF *POPULUS* SPECIES IN THE AREA OF INTROGRESSIVE HYBRIDIZATION IN THE BASIN OF TOM RIVER

Б. В. Proshkin¹, А. В. Klimov^{2,3}

¹ Kuzbass Institute of the Federal Penitentiary Service of Russia
Prospekt Oktyabrskiy, 49, Novokuznetsk, 654066 Russian Federation

² InEca-Consulting LLC
Lazo str., 4, Novokuznetsk, 654027 Russian Federation

³ West-Siberian Branch of V. N. Sukachev Institute of Forest,
Russian Academy of Sciences, Siberian Branch –
Division of the Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center,
Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Zhukovskiy str., 100/1, Novosibirsk, 630082 Russian Federation

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

Riverbed poplars are often a complex formation consisting of individuals of seed and vegetative origin. In the northern part of the Altai-Sayan mountain country, a significant proportion of them is formed by species of different sections of black poplar *Populus nigra* L. (section *Aigeiros* Lunell) and laurel-leaf poplar *P. laurifolia* Ledeb. (section *Tacamahaca* Mill.), which differ in the strategy of clone formation. In areas of joint growth, a process of their natural introgressive hybridization occurs. The aim of this work was to study the strategy of clone formation in parental taxa and hybrids in the zone of introgressive hybridization. Studies were conducted at five test sites in the river basin Tom. It was found that clone formation begins in the early stages of planting development and is stimulated by mechanical damage. Black poplar is characterized by compact clones of 2–10 ramet arising from the accessory buds at the base of the stem of a young plant. In the absence of further damage, the clone gradually decays with age, that is, it exists during the life of one generation. Clones of laurel-leaf poplar develop in several stages. At the first stage, a linear clone is formed of several ramets located parallel to the river bed. Subsequently, it grows greatly due to root offspring. These clones are capable of retaining developed territory for a long time. Clones of Irtysh poplar *P. irtyshensis* Ch. Y. Yang in the education strategy may deviate towards one of the parent species or differ in intermediate characters. Study of the strategy of clone formation in backcrosses in the river basin Tom confirmed the previously identified direction of asymmetry during introgressive hybridization from laurel-leaf poplar to Black poplar. Probably, in suboptimal conditions of the river basin Tom, namely hybridization and subsequent introgression, provides not only an increase in general variability, but also a unidirectional transfer of valuable adaptive characters from laurel-leaf poplar to Black poplar. The latter, to a large extent, provides opportunities for the development of Black poplar (back-crosses), which are not characteristic of mountain habitats.

Keywords: poplar, clones, vegetative propagation, hybridization, introgression, backcrosses, Kemerovo Oblast.

How to cite: Proshkin B. V., Klimov A. V. Reproduction strategies of *Populus* species in the area of introgressive hybridization in the basin of Tom river // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 4. P. 77–86 (in Russian with English abstract and references).