

УДК 582.623.2+575.222.72 (571.17)

doi: 10.17223/19988591/55/2

А.В. Климов^{1,2}, Б.В. Прошкин³

¹ООО ИнЭКА-консалтинг, г. Новокузнецк, Россия

²Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева

СО РАН – филиал Федерального исследовательского центра

«Красноярский научный центр СО РАН», г. Новосибирск, Россия

³ФКОУ ВО Кузбасский институт ФСИН России, г. Новокузнецк, Россия

Морфология *Populus suaveolens* Fisch. в популяциях Северо-Востока России

Исследования проведены в рамках базовых проектов ФИЦ КНЦ СО РАН
(№ АААА-А17-117101820003-0) и Новосибирского ГАУ (№ АААА-А17-117112470021-9).

Представлены результаты изучения изменчивости морфологических признаков вегетативных органов *P. suaveolens* в популяциях Чукотского автономного округа. Для исключения возрастной изменчивости сбор гербарного материала проведен только с укороченных побегов южной стороны средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев с учетом клоновой структуры насаждений. При этом изучен комплекс признаков: форма листовой пластинки, ее верхушки и основания, наличие базальных желёзок, опушение черешка. Установлено, что для листьев *P. suaveolens* характерна преимущественно обратнояйцевидная форма пластинки, реже эллиптическая. Преобладают пластинки с резко заостренной верхушкой, но встречаются и с постепенно заостренной. Основание обычно округло-клиновидное или клиновидное с выемкой в месте перехода черешка в листовую пластинку. Все указанные признаки являются характерными для данного таксона. Однако они не так изменчивы, в частности, на эндогенном уровне (в пределах особи) не варьирует форма основания и верхушки листовой пластинки. На одном растении можно наблюдать листья и с разной формой пластинки, но одна из них всегда преобладает. В изученных популяциях все особи имели опушенные черешки и характер развития трихом не варьировал на эндогенном уровне. Признак «наличие базальных желёзок» варьировал как на эндогенном, так и на индивидуальном (внутрипопуляционном) уровнях. Его появление в популяциях Северо-Востока России, на наш взгляд, обусловлено древней интрогрессивной гибридизацией *P. suaveolens* с *P. balsatifera* на территории Берингии. Наличие базальных желёзок в современных популяциях *P. suaveolens* Северо-Востока России можно рассматривать как свидетельство существования единого сингамеона (*syngameon*) *Populus* на отдельных этапах эволюции рода. Слабая дифференциация изученных популяций указывает на то, что современные топольники на исследованной территории – результат постледниковой реколонизации.

Ключевые слова: *Populus suaveolens*; изменчивость; морфологические признаки; популяция; базальные желёзки; интрогрессивная гибридизация

Для цитирования: 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

Введение

Тополь душистый (*Populus suaveolens* Fisch., секция *Tacamahaca* Mill.) – горно-долинный вид, заселяющий прирусловые аллювиальные отложения и приуроченный к пойменной и первой надпойменной террасам рек [1]. Это один из наиболее широко распространенных пойменных видов рода *Populus* L. в Евразии. Его ареал простирается от верховий р. Енисей до севера Японии, Кореи, Монголии и Китая на юге, до Чукотского полуострова на севере.

Несмотря на обширное распространение и ценные хозяйственные свойства, *P. suaveolens* остается мало изученным [1]. В литературе описания таксона, как правило, ограничиваются флористическими сводками и определителями [2–7], за исключением монографии В.Т. Бакулина [1], в которой автор постарался максимально широко обобщить имеющиеся материалы по морфологии, анатомии, экологии, особенностям роста и применению в селекции. Однако многие вопросы, несмотря на исследования, предпринятые в последние годы, остаются по-прежнему открытыми, в частности, это касается изменчивости *P. suaveolens* [1, 8–11], его гибридизации с *P. laurifolia* Ledeb. [9, 11], объема самого таксона и систематической самостоятельности *P. maximowiczii* A. Henry и *P. koreana* Rehd. [8, 12]. Ответить на эти вопросы можно только имея четкие представления о вариабельности признаков, которые считаются видоспецифическими для *P. suaveolens* и, в первую очередь, вегетативных органов, поскольку отличия побегов и особенно листьев у *Populus* положены в основу ключей определителей и сводок.

Обладая обширным экологически гетерогенным ареалом, *P. suaveolens* должен отличаться значительной изменчивостью и, в частности, морфологических признаков вегетативных органов. И это неоднократно подчёркивают авторы, касавшиеся этого вопроса, причем, оперируя, как правило, гербарными сборами с различных территорий ареала, они пытались выявить какие-либо географические закономерности в ее проявлениях. Конечно, отрицать наличие географической изменчивости при таком обширном ареале абсолютно неверно, и реализуемое направление исследований имеет свою ценность. Однако, как мы уже отмечали [13], при изучении рода *Populus* L. первостепенное значение имеет правильный сбор гербария. Только при условии, что он ведется со взрослых деревьев, с укороченных побегов средней части кроны, полученные материалы можно использовать для сравнительного анализа. Как показывает наш опыт работы с гербарными материалами разных коллекций, большая часть из них этим требованиям не соответствует. Еще А.К. Скворцов и Н.Б. Белянина [8] отмечали, что у *P. suaveolens* изменчивость двоякая: генотипическая (межиндивидуальная) и возрастная, причем последняя связана не только с возрастом дерева, но и его частей. Они же указывали, что «изменчивость проявлялась в значительной мере парал-

тельно, в разных частях ареала». Последнее, безусловно, отражает большую роль внутривидового разнообразия у *P. suaveolens*. Значительная доля внутривидовой изменчивости отмечена рядом авторов у *P. nigra* L. [14–17], *P. laurifolia* [18, 19] и в целом у видов *Populus* [20]. Поэтому только после изучения варьирования признаков на уровне популяций можно рассматривать специфику межвидовой изменчивости. И здесь, к сожалению, мы столкнулись практически с полным отсутствием данных по этому вопросу у *P. suaveolens*. Только в работе М.В. Костиной с соавт. [9] приведена сравнительная характеристика листьев трех популяций из Иркутской области и Бурятии, но без морфометрического анализа.

Какие же морфологические признаки вегетативных органов позволяют идентифицировать *P. suaveolens* как таксон? Большинство авторов отмечают в качестве основных признаков листовой пластинки: 1) наибольшую ее ширину обычно посередине ее длины или немного выше; 2) резко стянутую верхушку в короткое заострение; 3) сердцевидность основания; 4) наличие выемки в месте перехода черешка в листовую пластинку [1, 8, 11]. Следовательно, при идентификации *P. suaveolens* важны форма листовой пластинки, ее основания и верхушки. Однако Ю.А. Насимович с соавт. [11] указывают, что листья на укороченных побегах взрослого дерева могут быть трех типов: 1) крупные и круглые с почти продавленной верхушкой; 2) типичные, т.е. овальные или обратнояйцевидные с внезапно заостренной короткой верхушкой; 3) яйцевидные с постепенно суживающейся верхушкой. То есть важные для выявления вида признаки отличаются довольно высокой эндотипической изменчивостью.

Относительно «новым» признаком, характеризующим *P. suaveolens*, является наличие желёзок в основании листовой пластинки [9]. В более ранних работах данных о развитии у *P. suaveolens* базальных желёзок (желёзки сверху на стыке черешка и листовой пластинки) не приводилось, более того, в сводке «Сосудистых растений советского Дальнего Востока» В.А. Недолужко [6] в ключе для определения видов рода *Populus* указывает отсутствие желёзок как характерный признак всех «душистых» тополей региона. Исследования М.В. Костиной с соавт. [9] популяций в Иркутской области и Бурятии показали, что 1/3 гербарных листьев сборов имеют хотя бы по одному листу с желёзками на побеге. Чаще желёзки небольшие, но встречаются гербарные образцы, у которых практически на всех листьях присутствуют довольно крупные желёзки.

Поскольку некоторые трудности в изучении внутривидовой изменчивости у видов рода *Populus* может вносить межвидовая гибридизация [11], то исследование вариабельности в популяциях, удаленных от ее современных зон, представляет теоретический и практический интерес. Одним из таких регионов ареала *P. suaveolens* является Северо-Восток России. На территории Чукотского автономного округа *P. suaveolens* распространен в поймах рек на периодически затопляемых участках, образуя с *Chosenia arbutifolia* (Pall.)

А.К. Skvortsov тополево-чозениевые леса. На север он проникает по р. Пегтымель за 69° с. ш., самые восточные тополево-чозениевые рощицы наблюдаются в бассейне р. Экитыки (приток р. Амгуэма), верховьях рек Канчалан, Бол. Осиновая. Топольники этого региона остаются практически не изученными [1].

Цель данного исследования – охарактеризовать изменчивость морфологических признаков вегетативных органов *P. suaveolens* в популяциях Чукотского автономного округа.

Материалы и методики исследования

Исследования популяций *P. suaveolens* проведены в 2020 г. в Билибинском районе Чукотского автономного округа. Район исследований характеризуется низкогорным рельефом: с увеличением высоты местности прослеживается смена поясов растительности. Лесные сообщества занимают речные долины и нижние части склонов сопок. Наиболее широко распространены лиственничные редколесья с несомкнутым древостоем из *Larix cajanderi* Mayr. С увеличением высоты пояс лиственничных редколесий сменяется подгольцовым поясом – крупностланиковыми сообществами с доминированием *Pinus pumila* (Pall.) Regel. На вершинах сопок формируется растительность гольцового пояса: кустарничково-лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые тундры. В долинах рек значительные площади занимают кустарниковые осоково-пушицевые тундроболота. По поймам рек на песчано-галечных субстратах неширокими полосами вдоль русла произрастают тополево-чозениевые леса. Как показали наши наблюдения, *P. suaveolens* широко используется в озеленении населенных пунктов Чукотского автономного округа и Магаданской области. Растения местных популяций отличаются высокой зимостойкостью, быстрым ростом в суровых условиях региона и часто компактной колоновидной кроной.

Три из исследованных популяций: «Баимка», «Таллаг» и «Песчанка» – расположены на широте Северного полярного круга в поймах одноименных рек в бассейне р. Большой Анюй. Все они изолированы друг от друга горными массивами. Самая северная популяция «Билибино» приурочена к правому берегу р. Большой Кепервеем (бассейн р. Малый Анюй) на границе г. Билибино, она удалена от остальных на 200 км. Все популяции выбраны в тополево-чозениевых пойменных лесах (табл. 1).

Для исключения возрастной изменчивости сбор гербарного материала проведен только с укороченных побегов южной стороны средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев. При этом учитывали склонность бальзамических тополей к образованию клонов, повторных сборов внутри клона тщательно избегали. С каждой особи отбирали по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев [21]. На каждом листе измерены основные морфометрические признаки и рассчитаны производные (индексы). Всего для морфологического исследования привлечено 1 800 листьев.

Таблица 1 [Table 1]

Места сбора полевого материала
[Places of field material collection]

Название популяции [The name of the population]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Количество деревьев/листьев, шт. [The number of trees / leaves, psc.]	Тип леса [Forest type]
Билибино [Bilibino]	68°03'44"N 166°27'57"E	30/450	Тополёво-чозениевый кустарничково-злаково-разнотравный [Poplar-chosenia subshrub-cereal-forb]
Баимка [Baimka]	66°32'39"N 164°15'50"E	30/450	Тополёво-чозениевые кустарничково-разнотравный [Poplar-chosenia dwarf shrub-herb]
Таллаг [Tallag]	66°30'46"N 164°28'22"E	30/450	Тополёво-чозениевые кустарничково-разнотравный [Poplar-chosenia dwarf shrub-herb]
Песчанка [Peschanka]	66°38'56"N 164°22'42"E	30/450	Тополёво-чозениевые кустарничково-разнотравный [Poplar-chosenia dwarf shrub-herb]

Морфологические признаки *P. suaveolens* исследовали с использованием сравнительно-морфологического метода. Описание морфологии проведено по Ал.А. Федорову с соавт. [22]. При этом изучен комплекс признаков: форма листовой пластинки, ее верхушки и основания, наличие базальных желёзок, опушения черешка. Определение формы проведено по индексу A/L [23], где A – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и её основанием (мм), L – длина листовой пластинки (мм), используя следующие диапазоны: < 0,25 – треугольная; 0,25–0,35 – яйцевидно-треугольная; 0,35–0,45 – яйцевидная; 0,45–0,55 – эллиптическая; 0,55–0,65 – обратнойцевидная; 0,65–0,75 – высоко обратнойцевидная; >0,75 – обратно-треугольная.

Опушение черешка листа исследовано с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10 (ЛЗОС, Россия) (×16,3). Степень развития трихом оценивали по шкале: 1 – черешок голый, трихом нет; 2 – редко опушен, волоски рассеяны по поверхности; 3 – густо опушен, волоски покрывают 50% поверхности [24].

Для каждой популяции рассчитаны частоты морф и показатели, характеризующие фенотипическую изменчивость, используя обобщенные показатели, предложенные Л.А. Животовским [25], В.П. Путенихиным с соавт. [26], С.В. Боронниковой с соавт. [27].

Частоты морф определены по формуле [25]

$$p = \frac{n}{N}, \quad (1)$$

где n – количество случаев обнаружения исследуемых морф в выборке; N – общий объем выборки.

Ошибки частот определяли по формуле

$$S_p = \sqrt{\frac{p(1-p)}{N}}. \quad (2)$$

Для оценки уровней изменчивости и сравнения популяций по полиморфным фенотипическим признакам использован показатель (индекс) внутри-популяционного разнообразия Животовского (μ) [25]

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2, \quad (3)$$

где p_1, \dots, p_m – частоты морф в популяции.

Ошибка (S_μ) определена по формуле [25]

$$S_\mu = \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}}, \quad (4)$$

где m – количество морф в популяции; N – общий объем выборки в популяции.

Оценку разнообразия признаков на каждом дереве, внутри- и межпопуляционном уровнях осуществляли с помощью информационной меры Шеннона (H) [26]

$$H = - \sum_{i=1}^N p_i \ln p_i, \quad (5)$$

где H – индекс Шеннона, p_i – доля i -го варианта признака в выборке; N – общее количество вариантов, выявленных в выборке. При этом рассчитаны следующие показатели.

Индекс разнообразия в популяции (H_0) [27]

$$H_0 = (H_1 + \dots + H_n)/N, \quad (6)$$

где H_1, \dots, H_n – индекс разнообразия для особи; N – общий объем выборки в популяции.

Индекс разнообразия для суммарной выборки ($H_{\text{см}}$) [27]

$$H_{\text{см}} = (H_1 + \dots + H_n)/N, \quad (7)$$

где H_1, \dots, H_n – индекс разнообразия для особи; N – общий объем суммарной выборки.

Среднее значение индекса разнообразия выборки ($H_{\text{п}}$) для популяций [27]

$$H_{\text{п}} = (H_0^1 + \dots + H_0^n)/n, \quad (8)$$

где n – количество исследованных популяций.

Индекс разнообразия выборки внутри популяций (F_{Π}) [27]

$$F_{\Pi} = H_{\Pi}/H_{\text{см}} \quad (9)$$

Индекс межпопуляционного разнообразия ($F_{\text{мп}}$) [27]

$$F_{\text{мп}} = (H_{\text{см}} - H_{\Pi})/H_{\text{см}} \quad (10)$$

Статистическая обработка полученных данных выполнена с помощью программ Excel и SPSS 23.0 [28].

Результаты исследования и обсуждение

Тополево-чозениевые леса в исследованном районе произрастают узкой полосой на аллювиальных песчано-галечных отложениях в поймах рек (рис. 1). Древостой образован тополем душистым (*P. suaveolens*) и чозенией толокнянколистной (*Ch. arbutifolia*), высотой 12–14 м, диаметром тополя 16–20 см, чозении 26–30 см. Стволы тополя малосбежистые, прямые. Кора в нижней части продолговато-трещиноватая на высоту 1–1,5 м, выше гладкая беловато-серая. Крона обычно компактная, у старых деревьев раскидистая, ветви средней толщины. Очищенность от сухих ветвей хорошая. Кустарниковый ярус имеет среднюю высоту 110 см, густой и насыщенный, обычны *Ribes triste* Pall., *Lonicera caerulea* L., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Salix krylovii* E.L. Wolf, *S. pulchra* Cham., *S. schwerinii* E.L. Wolf и др. В травяно-кустарничком ярусе резко доминируют княженика обыкновенная, малина арктическая (*Rubus arcticus* L.) или вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.). Мохово-лишайниковый ярус не развит. Флористический состав этих сообществ насчитывает 25–35 таксонов высших сосудистых растений на пробную площадь (20 × 20 м). Тополево-чозениевые леса – недолговечные сообщества, в них быстро развивается мощный подрост *Larix cajanderi*. Топольники по мере того, как они выходят из зоны затопления, в возрасте около 40–50 лет начинают погибать (см. рис. 1). Сначала у дерева засыхает и затем обламывается вершина кроны, опадают крупные ветви, и постепенно оно все отмирает. Единичные крупные деревья *P. suaveolens* высотой 25 м и диаметром 50–60 см отмечались только на островах р. Баймка.

Поймы исследованного региона характеризуются большой скоростью аллювиальных процессов, а их растительность приспособляется к условиям периодического подтопления и оледенения. Русло часто неустойчивое и свободно «гуляет» по долине. В этих экстремальных условиях прирусловые галечно-песчаные наносы ближе к урезу воды заселяет чозения, на более высоких участках селится тополь. Сеянцы обоих видов быстро растут и подвергаются жесткому воздействию половодья. Большая часть побегов тополя при этом ежегодно «срезается» льдом, в ответ отрастают новые, и растение приобретает кустовидную форму. На этом этапе можно нередко наблюдать, когда крупные стволы длиной до 3–4 м погребаются аллювием

в течение одного сезона и от них в течение нескольких последующих лет отрастают вертикальные побеги, в результате формируется линейный клон [29]. Во всех исследованных насаждениях *P. suaveolens* клоновая структура была хорошо выражена, и это учитывалось при сборе материалов для изучения изменчивости.



Рис. 1. Тополево-чозениевые леса р. Баимка (фото А.В. Климова)
[Fig. 1. Poplar-chosenia forests of the Baimka river. Photo by Andrei Klimov]

Поскольку сроки наших исследований совпали с периодом плодоношения и созревания семян (с 10.07 по 20.07.2020 г.), это позволило изучить половую структуру исследованных популяций. В них резко преобладали мужские особи (70–85%), как и в исследованных нами ранее насаждениях *P. laurifolia* [30].

Рассмотрим особенности морфологии вегетативных органов *P. suaveolens*. Для него, как и для других представителей секции бальзамические тополя (*Tacamahaca*), характерна дифференциация укороченных побегов кроны на лептобласты и дискобласты. Удлиненные побеги у всех особей в изученных популяциях цилиндрические по всей длине.

Во всех исследованных насаждениях наблюдалась общая картина – листовые пластинки на укороченных побегах обычно загнуты по краям вверх и сложены в виде «лодочки». Это, вероятно, обусловлено отсутствием устьиц на верхней стороне пластинки [1, 31], и такое «сложение» облегчает транспирацию. Возможно, это является важной адаптацией в субарктических условиях региона. Для *P. suaveolens* во всех популяциях характерны две формы листовой пластинки: обратнойцевидная и эллиптическая

(табл. 2). Как и у исследованных нами других видов *Populus*, на эндогенном уровне можно наблюдать сразу несколько форм, но преобладает одна [23] – обратнойцевидная, с максимальной шириной выше середины ее длины (57–70%). В каждой из изученных популяций наблюдались отдельные растения с узкими листьями, преимущественно продолговато обратнойцевидными (3,5–10%). На фоне соседних деревьев они резко контрастировали, поскольку при сложенной пластинке их крона просматривалась, почти как в безлистном состоянии.

Таблица 2 [Table 2]

Встречаемость признаков в популяциях по несмещенной оценке частот
 [The frequency of occurrence of traits in populations by unbiased frequency estimate] ($p \pm Sp$)

Признак [Trait]	Вариации [Variations]	Популяции [Populations]			
		Билибино [Bilibino]	Баймка [Baimka]	Таллаг [Tallag]	Песчанка [Peschanka]
Форма листово- вой пластинки [Leaf blade shape]	Эллиптическая [Elliptical]	194/0,431 $\pm 0,023$	193/0,428 $\pm 0,023$	169/0,366 $\pm 0,021$	139/0,309 $\pm 0,021$
	Обратной- цевидная [Obovate]	256/0,568 $\pm 0,023$	257/0,572 $\pm 0,023$	281/0,625 $\pm 0,023$	311/0,691 $\pm 0,022$
Форма верхуш- ки пластинки [Blade top shape]	Коротко заостренная [Short pointed]	25/0,834 $\pm 0,067$	26/0,866 $\pm 0,062$	24/0,800 $\pm 0,073$	24/0,800 $\pm 0,073$
	Заостренная [Pointed]	5/0,166 $\pm 0,067$	4/0,134 $\pm 0,062$	6/0,200 $\pm 0,073$	6/0,200 $\pm 0,073$
Форма основа- ния пластинки [Blade base shape]	Клиновидная [Wedge-shaped]	13/0,433 $\pm 0,090$	18/0,600 $\pm 0,089$	10/0,333 $\pm 0,086$	14/0,466 $\pm 0,091$
	Округло-кли- новидная [Rounded-wedge]	17/0,567 $\pm 0,090$	12/0,400 $\pm 0,089$	20/0,667 $\pm 0,086$	16/0,534 $\pm 0,091$
Опушение черешка [Petiole pubescence]	1	–	–	–	–
	2	11/0,366 $\pm 0,087$	28/0,933 $\pm 0,045$	10/0,333 $\pm 0,086$	12/0,400 $\pm 0,089$
	3	19/0,634 $\pm 0,087$	2/0,067 $\pm 0,045$	20/0,667 $\pm 0,086$	18/0,600 $\pm 0,089$
Листья с желёзками [Leaves with glands]	0	235/ 0,522	153/0,340	84/0,186	95/0,211
	1	70/0,155	78/0,173	64/0,142	40/0,088
	2	145/0,322	212/0,471	297/0,660	305/0,677
	3	–	7/0,015	4/0,008	10/0,022
	4	–	–	1/0,002	–
Желёзки [Glands]	Более чем у 50% [More than 50%]	16/0,534	20/0,667	25/0,833 $\pm 0,067$	30/1,000 $\pm 0,000$
	Менее чем у 50% [Less than 50%]	11/0,366	7/0,233	5/0,167 $\pm 0,067$	–
	Не выражены [Not expressed]	3/0,10	3/0,10	–	–

Примечание. p – частота морф, Sp – ошибка частоты морф.

[Note. p - Morph frequency, Sp - Morph frequency error].

На укороченных побегах в средней части кроны у всех листьев одного дерева всегда выражена только одна форма верхушки и основания листовой пластинки. Во всех изученных популяциях *P. suaveolens* преобладали особи с коротко заостренной (резко заостренной) верхушкой, но у 4–6 деревьев в насаждении листья имели постепенно заостренную форму. Только в популяции «Баимка» преобладали растения с клиновидным основанием листовой пластинки, в остальных – с округло-клиновидным (см. табл. 2).

Как уже отмечалось, морфологическими признаками листа, характерными для *P. suaveolens*, являются в разной мере выраженная сердцевидность основания листовой пластинки и наличие небольшой выемки [1, 8]. Выемка в основании листьев укороченных побегов выражена довольно часто, особенно у листьев с округленно-клиновидным основанием, нередко она перекрывается закругленными лопастями [8]. Наличие ее, на наш взгляд, обусловлено характером перехода черешка в листовую пластинку. Дело в том, что черешок у *P. suaveolens* располагается в разных плоскостях с пластинкой и входит в нее под углом снизу на некотором расстоянии от края основания (рис. 2). Желобок, выраженный на верхней стороне черешка, продолжает просматриваться на некотором расстоянии на главной жилке, постепенно конически сужаясь. Здесь же, в месте вхождения желобка, ответвляются первые боковые жилки.



Рис. 2. Листья укороченных побегов *Populus suaveolens* (фото А.В. Климова)
[Fig. 2. Leaves of *Populus suaveolens* shortened shoots. Photo by Andrei Klimov]

Относительно опушения черешка у *P. suaveolens* в популяции «Баимка» резко преобладают особи с редким опушением (93,3%), в остальных – с густым (60–66%). На эндогенном уровне характер опушения не варьирует. Листья с голыми черешками в исследованных популяциях не обнаружены. Трихомы одноклеточные, и, как правило, прижаты к черешку. Они обычны на нижней поверхности вдоль жилок, реже встречаются и на верхней стороне листовой пластинки. Последняя у всех особей мелкоморщинистая, «шагреневая».

Уровни изменчивости рассмотренных морфологических признаков в исследованных популяциях отличаются по развитию базальных желёзок (табл. 3, 4). На эндогенном уровне этот признак сильно варьирует от полного отсутствия до 1–4 желёзок в основании пластинки. Однако только в популяциях «Билибино» и «Баимка» отмечены по 3 особи (10%), листья которых их не имели и, напротив, в «Песчанке» на всех растениях преобладали листья с развитыми желёзками (см. табл. 2). В первых двух насаждениях отмечено и наибольшее количество деревьев, у которых желёзки были развиты менее чем на 50% листьев. Обычны листовые пластинки с 2 желёзками (от 32,2 до 67,7% в популяции) и одной (от 8,8 до 17,3%) (см. рис. 3). Доля листьев без них в популяциях колебалась от 18,6 до 52,2%. Листья с тремя и четырьмя желёзками отмечены единично во всех популяциях, кроме «Билибино».

Таблица 3 [Table 3]

Уровни изменчивости признаков в популяциях *Populus suaveolens*
по индексу Животовского

[Variation levels of traits in *Populus suaveolens* populations according to Zhivotovsky index] ($\mu \pm S\mu$)

Популяции [Populations]	Признак [Trait]				
	Форма листовой пластинки [Leaf blade shape]	Форма основания пластинки [Blade base shape]	Форма верхушки пластинки [Blade top shape]	Опушение черешка [Petiole pubescence]	Базальные желёзки [Basal glands]
Билибино [Bilibino]	1,985 ± 0,008	1,988 ± 0,028	1,742 ± 0,122	1,960 ± 0,051	2,722 ± 0,158
Баимка [Baimka]	1,988 ± 0,007	1,976 ± 0,039	1,679 ± 0,134	1,495 ± 0,158	2,604 ± 0,185
Таллаг [Tallag]	1,943 ± 0,007	1,940 ± 0,062	1,798 ± 0,110	1,940 ± 0,062	1,742 ± 0,122
Песчанка [Peschanka]	1,920 ± 0,008	1,993 ± 0,021	1,798 ± 0,110	1,976 ± 0,039	1,000 ± 0,000

Примечание. μ – показатель внутрипопуляционного разнообразия Животовского; $S\mu$ – ошибка показателя Животовского.

[Note. μ - Indicator of the intrapopulation diversity of Zhivotovsky; $S\mu$ - Error of Zhivotovsky's exponent].

Наблюдаемая вариабельность развития базальных желёзок, на наш взгляд, указывает, что это не видоспецифический признак *P. suaveolens*, и его появление в популяциях северо-востока России требует пояснения. И.А. Ильинская [32] отмечает, что у ряда миоценовых таксонов секции *Tacamahaca*, в частности, *P. baikovskajae* Ваганова ex Fot., произраставшего в Приморье, в основании листа всегда имелась пара относительно крупных желёзок. Однако современный *P. suaveolens* не родственен этому таксону, и поэтому трудно рассматривать наличие базальных желёзок в популяциях региона как атавизм.

Среди современных таксонов секции *Tacamahaca* базальные желёзки характерны для американских *P. trichocarpa* Torrey & A. Gray и *P. balsamifera* L. [33], а также гималайского *P. ciliata* Wallich ex Royle.

Таблица 4 [Table 4]

**Фенотипическое разнообразие внутри и между популяциями *Populus suaveolens*
по индексу Шеннона**
[Phenotypic diversity within and between *Populus suaveolens*
populations according to the Shannon's index]

Признак [Trait]	$H_{см}$	$H_{п}$	$F_{п}$	$F_{мп}$
Форма листовой пластинки [Leaf blade shape]	0,958	0,954	0,995	0,005
Форма основания пластинки [Blade base shape]	0,994	0,967	0,972	0,028
Форма верхушки пластинки [Blade top shape]	0,669	0,664	0,992	0,008
Опушение черешка [Petiole pubescence]	0,999	0,797	0,797	0,203
Базальные желёзки [Basal glands]	0,975	0,802	0,822	0,178
Среднее [Mean]	0,919	0,836	0,909	0,091

Примечание. $H_{см}$ – индекс разнообразия для суммарной выборки; $H_{п}$ – среднее значение индекса разнообразия выборки для популяций; $F_{п}$ – индекс разнообразия выборки внутри популяций; $F_{мп}$ – индекс межпопуляционного разнообразия.

[*Note.* $H_{см}$ - Diversity Index for the total sample; $H_{п}$ - Mean value of the Diversity Index of the sample for populations; $F_{п}$ - Diversity Index of the sample within the populations; $F_{мп}$ - Index of Interpopulation Diversity].



Рис. 3. Основание листовых пластинок *Populus suaveolens* с двумя базальными желёзками (фото Б.В. Прошкина)

[**Fig. 3.** Base of *Populus suaveolens* leaf blades with two basal glands. Photo by Boris Proshkin]

Однако принадлежность последнего к секции бальзамических тополей сомнительна [34]. Популяции *P. balsamifera* в настоящее время сохранились в восточной части Чукотского полуострова [35, 36]. В них тополь представлен в виде низкого прямостоячего кустарника, фертильные способности которого ограничены в силу ежегодного отмирания верхушек побегов. По мнению А.Е. Катенина [35], *P. balsamifera* проник на Чукотский полуостров путем поэтапного переселения с Аляски через Берингийский мост

суши и сохранился в вегетативном состоянии со времени гибели его плодоносящих деревьев. Это подтверждается наличием ископаемых листьев и побегов *P. balsamifera* на территории Берингии во время последнего ледникового периода [37, 38]. Самые ранние ископаемые остатки листьев и побегов *P. balsamifera*, по радиоуглеродным данным, относятся к периоду 50 000–35 000 л. н. В это время Берингия была изолирована от остальной части Северной Америки континентальными ледяными щитами [37, 39]. Разделение популяций *P. balsamifera* в Северной Америке в результате развития покровного оледенения началось в среднем плейстоцене, а заселение им Берингии произошло, вероятно, еще до оледенения [38]. Во время последнего ледникового максимума на территории Берингии доминировали травянистые и травянисто-кустарничковые тундры [40], в это время популяции *P. balsamifera* здесь могли существовать в виде небольших изолированных насаждений, как, например, в современной арктической Аляске [41]. С 18 000 л. н. он вновь постоянно фиксируется в отложениях. Резкое потепление климата 12,5 тыс. л. н. вызвало значительную перестройку растительного покрова Берингии. Первые послеледниковые леса появляются 11 тыс. л. н. В интервале 11–9 тыс. л. н. распространяются листопадные леса, основной лесообразующей породой являлся тополь [40]. По данным L.V. Brubaker et al. [42], морфология пыльцы указывает, что преобладающим видом тополя был *P. balsamifera*.

Относительно истории *P. suaveolens* существует несколько мнений. А.Н. Криштофович [43] считал тополь душистый реликтом третичного времени. По данным И.А. Ильинской [44], история предковых видов *P. suaveolens* прослеживается с раннего миоцена и ограничивается территорией Дальнего Востока. Современный *P. suaveolens* достоверно известен по результатам палеокарпологических исследований ископаемой флоры на территории Верхнеколымского бассейна, относящейся к переходному периоду от плейстоцена к голоцену. По радиоуглеродным данным, ее формирование происходило в интервале 11 140–10 460 л.н. [45].

На наш взгляд, появление базальных желёзок в популяциях *P. suaveolens* Северо-Востока России обусловлено древней интрогрессивной гибридизацией (возможно, неоднократной) указанного таксона с *P. balsamifera* в плиоцен-плейстоцене на территории Берингии. В результате исчезновения Берингийского моста суши прекратили существовать зона гибридизации и контакт ареалов данных видов. Наличие базальных желёзок – признак, полученный в результате интрогрессии тополем душистым от *P. balsamifera*, постепенно распространился в результате внутривидового скрещивания с востока вглубь континента. Следовательно, наличие базальных желёзок как признака в современных популяциях *P. suaveolens* Северо-Востока России можно рассматривать как свидетельство существования Евразийско-Американского сингамеона (syngameon) [11, 46] на отдельных этапах эволюции рода.

Как и у других исследованных видов тополя, у *P. suaveolens* уровень внутрипопуляционного разнообразия значительно выше межпопуляционного.

Доля последнего, несмотря на изолированность и удаленность изученных популяций, составила 9,1% (см. табл. 4). Столь незначительная дифференцировка популяций, на наш взгляд, свидетельствует о том, что современные топольники на территории Северо-Востока России – это результат постледниковой реколонизации из более южных регионов, куда *P. suaveolens* был вынужден отступать в периоды похолодания. Подобная же картина наблюдается на Аляске среди популяций *P. balsamifera* [38] и характерна для окраин ареала видов *Populus* [17, 47]. В эпохи оледенения исходное генетическое разнообразие значительно снижается в силу резкого сокращения эффективных размеров популяций. Небольшие популяции имеют низкое генетическое разнообразие в результате таких процессов, как генетический дрейф, бутылочные горлышки и инбридинг. При последующем расселении, в случае отсутствия фрагментации и локальной адаптации, дифференциация популяций остается слабой вследствие сильного действия эффекта основателя.

Выводы

1. Для листьев *P. suaveolens* характерна преимущественно обратной-цевидная форма пластинки, реже эллиптическая. Преобладают пластинки с коротко (резко) заостренной верхушкой, но встречаются и с постепенно заостренной. Основание обычно округло-клиновидное или клиновидное с выемкой в месте перехода черешка в листовую пластинку.

2. На эндогенном уровне не варьирует форма основания и верхушки листовой пластинки. На одном растении можно наблюдать листья и с обратной-цевидной, и с эллиптической формами пластинок, но одна из них всегда преобладает.

3. В изученных популяциях все особи характеризовались наличием опушения черешка, и его характер не изменялся на эндогенном уровне.

4. Признак «наличие базальных желёзок» в основании листовой пластинки варьировал и на эндогенном, и на индивидуальном уровнях. Его появление в популяциях Северо-Востока России, на наш взгляд, обусловлено древней интрогрессивной гибридизацией *P. suaveolens* с *P. balsamifera* на территории Берингии.

5. Слабая дифференциация изученных популяций, несмотря на их значительную удаленность, указывает на то, что современные топольники на территории Северо-Востока России – результат постледниковой реколонизации.

Литература

1. Бакулин В.Т. Тополь душистый в Сибири. Новосибирск : Гео, 2010. 110 с.
2. Флора СССР // Род тополь – *Populus* L. / под ред. В.Л. Комарова. М. : Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5. С. 216–242.
3. Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л. : Наука, 1968. 277 с.

4. Флора Центральной Сибири // Salicaceae – Ивовые / под ред. Ю.П. Петроченко. Новосибирск : Наука, 1979. Т. 1. С. 245–262.
5. Флора Сибири // Salicaceae – Ивовые / под ред. Н.М. Большакова. Новосибирск : Наука, 1992. Т. 5. С. 8–11.
6. Сосудистые растения советского Дальнего Востока // Salicaceae – Ивовые Mirb. / под ред. В.А. Недолужко. СПб. : Наука, 1995. Т. 7. С. 145–155.
7. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Гео, 2012. 707 с.
8. Скворцов А.К., Белянина Н.Б. О бальзамических тополях (*Populus* section *Tacamahaca*, Salicaceae) на востоке Азиатской России // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 8. С. 1244–1252.
9. Костина М.В., Васильева Н.В., Насимович Ю.А. Природные и культивируемые тополя Иркутской области и Бурятии // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 9–21.
10. Насимович Ю.А., Васильева Н.В. Сравнение по морфологическим признакам разных видов тополей (*Populus*, Salicaceae) на примере российских и среднеазиатских представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky // Социально-экологические технологии. 2019. № 3. С. 285–301.
11. 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. № 4. С. 426–466.
12. Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюллетень Главного ботанического сада. 2010. № 196. С. 62–73.
13. Прошкин Б.В., Климов А.В. *Populus* × *jrtytschensis* Chang Y. в Алтае-Саянской горной стране // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2017. № 115. С. 28–35.
14. Никоношина Н.А., Мартыненко Н.А., Нечаева Ю.С., Пришнивская Я.В., Боронникова С.В. Молекулярно-генетический анализ популяций *Populus nigra* L. на среднем и южном Урале на основании полиморфизма *issr*-маркеров // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 3. С. 1–8.
15. Ćortan D., Tubić B., Šijačić-Nikolić M., Borota D. Variability of black poplar (*Populus nigra* L.) leaf morphology in vojvodina, Serbia. Izvorni znanstveni članci. 2015. Vol. 5, Iss. 6. PP. 245–252.
16. Ćortan D., Schroeder H., Šijačić-Nikolić M., Wehenkel C., Fladung M. Genetic structure of remnant black poplar (*Populus nigra* L.) populations along biggest rivers in Serbia assessed by SSR markers // Silvae Genetica. 2017. Vol. 65. PP. 12–19.
17. Jiang D., Wu G., Mao K., Feng J. Structure of genetic diversity in marginal populations of black poplar (*Populus nigra* L.). Biochemical Systematics and Ecology. 2015. Vol. 61. PP. 297–302.
18. Климов А.В., Прошкин Б.В. Популяционно-фенетическая структура тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. в бассейне реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2018. № 5. С. 62–75.
19. Zheng S., Zhang J., He C., Bao E., Duan A., Zeng Y., Sai L. Genetic diversity of *Populus laurifolia* and *Populus nigra* along Erquis River // Forrest of Research. 2014. Vol. 27. PP. 295–301.
20. Joshi C.P., Difazio S.P., Kole Ch. Genetics, Genomics and Breeding of Poplar. CRC Press Publ., 2011. 352 p.
21. Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окрасу коры в бассейне реки Томи // Вестник НГАУ. 2017. № 1. С. 93–106.

22. Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М. : Изд-во АН СССР, 1956. 304 с.
23. Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенотипическое разнообразие качественных признаков *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyshensis* Ch. Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 4. С. 468–475.
24. Банаев Е.В., Шемберг М.А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России (изменчивость, таксономия, гибридизация). Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2000. 99 с.
25. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 270 с.
26. Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шиганов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М. : Наука, 2004. 276 с.
27. Боронникова С.В., Тихомирова Н.Н., Кравченко О.А. Характеристика генофондов редкого лекарственного вида *Adonis vernalis* L. с использованием ISSR-маркеров // Аграрный вестник Урала. 2009. № 59. С. 67–70.
28. IBM SPSS Statistics 23. URL: <http://www-01.ibm.com/support/docview.wss?uid=swg24038592> (дата обращения: 12.03.2021).
29. Прошкин Б.В., Климов А.В. Стратегии размножения видов *Populus* в зоне интрогрессивной гибридизации бассейна реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2020. № 4. С. 77–86. doi: 10.15372/SJFS20200409
30. Прошкин Б.В., Климов А.В. Семенная продуктивность и развитие семян *Populus × jrtyshensis* Ch. Y. Yang // Вестник НГАУ. 2019. № 2. С. 51–57.
31. Климов А.В., Прошкин Б.В. Использование анатомо-топографической структуры листовых черешков и расположения устьиц для идентификации видов секции *Tacamahaca* рода *Populus* // Растительный мир Азиатской России. 2018. № 4. С. 30–36.
32. Ильинская И.А. Геологическая история рода *Populus* (Salicaceae) на территории бывшего СССР // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 5. С. 23–37.
33. Климов А.В., Прошкин Б.В., Андреева З.В. Гибридизация видов рода *Populus* L. секций *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill. в природе и культуре // Вестник НГАУ. 2018. № 1. С. 16–34.
34. Прошкин Б.В., Климов А.В. Систематическое положение *Populus ciliata* Wall. ex Royle по результатам изучения морфологии побегов и петтиолярной анатомии // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10, № 1. С. 9–23.
35. Катенин А.Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (Carpifoliaceae) на юго-востоке Чукотского полуострова // Ботанический журнал. 1980. Т. 65, № 3. С. 414–421.
36. Катенин А.Е. Вторая находка *Populus balsamifera* (Salicaceae) на востоке Чукотского полуострова // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 4. С. 104–112.
37. Mann D.H., Groves P., Reanier R.E., Kunz M.X. Floodplains, permafrost, cottonwood trees, and peat: what happened the last time it warmed suddenly in arctic Alaska? // Quaternary Science Reviews. 2010. Vol. 29. PP. 3812–3830.
38. Breen A.L., Murray D.F., Olson M.S. Genetic consequences of glacial survival the late Quaternary history of balsam poplar (*Populus balsamifera* L.) in North America // Journal of Biogeography. 2012. Vol. 39. PP. 918–928.
39. Hopkins D.M., Smith P.A., Matthews J.V. Dated wood from Alaska and the Yukon: implications for forest refugia in Beringia // Quaternary Research. 1981. Vol. 15. PP. 217–249.
40. Ложкин А.В., Андерсон П.М., Минюк П.С., Корзун Ю.А., Недорубова Е.Ю. Эволюция природной среды Берингии в Четвертинный период: палеогеография, палеоклиматология, палеоэкология // Форум «Наука Северо-Востока России: фундаментальные и прикладные исследования в северной Пацифике и Арктике» : материалы докладов юбилейной конференции, посвященной 60-летию СВКНИИ им. Н.А. Шило. Владивосток, 2020. С. 48–50.

41. Bockheim J.G., O'Brien J.D., Munroe J.S., Hinkel K.M. Factors Affecting the Distribution of *Populus balsamifera* on the North Slope of Alaska, U.S.A // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 2003. Vol. 35, Iss. 3. PP. 331–340.
42. Brubaker L.B., Garfinkel H.L., Edwards M.E. A late Wisconsin and Holocene vegetation history from the central Brooks Range: implications for Alaskan palaeoecology // Quaternary Research. 1983. Vol. 20. PP. 194–214.
43. Криштофович А.Н. Третичная флора залива Корфа на Камчатке: описание растительных остатков, собранных в 1928 г. И.А. Преображенским. Новосибирск : Гос. науч.-техн. горно-геолого-нефтяное изд-во, 1934. 32 с.
44. Ильинская И.А. Обзор ископаемых видов подрода *Tacamahaca* рода *Populus* (Salicaceae) и новые меловые платаны (Platanaceae) // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 6. С. 119–127.
45. Важенина Л.Н. Растительность и климат Верхнеколымского бассейна в конце неоплейстоцена и в голоцене // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2009. № 2. С. 44–48.
46. Cronk Q.C. Suarez-Gonzalez A. The role of interspecific hybridization in adaptive potential at range margins // Molecular Ecology. 2018. Vol. 27, Iss. 23. PP. 4653–4656.
47. Macaya-Sanz D., Heuert M., Lopez-De-Heredia U., De-Lucas A.I., Hidalgo E., Maestro C., Prada A., Alia R., Gonzalez-Martinez S.C. The Atlantic–Mediterranean watershed, river basins and glacial history shape the genetic structure of Iberian poplars // Molecular Ecology. 2012. Vol. 21, Iss. 14. PP. 3593–3609.

Поступила в редакцию 11.05.2021 г.; повторно 11.07.2021 г.;
принята 27.08.2021 г.; опубликована 29.09.2021 г.

Авторский указатель:

Климов Андрей Владимирович, канд. биол. наук, заместитель директора по научной работе ООО ИнЭКА-консалтинг. г. Новокузнецк, с.н.с. Западно-Сибирского отделения Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиал Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (Россия, 654027, г. Новокузнецк, ул. Лазо, 4).

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

E-mail: populus0709@mail.ru

Прошкин Борис Владимирович, канд. биол. наук, с.н.с. организационно-научного и редакционно-издательского отделения, ФКОУ ВО Кузбасский институт ФСИН России (Россия, 654066, г. Новокузнецк, пр. Октябрьский, 49).

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

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

For citation: Klimov AV, Proshkin BV. *Populus suaveolens* Fisch. morphology in the populations of the North-East of Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;55:19-41. doi: 10.17223/19988591/55/2 In Russian, English Summary

Andrei V. Klimov^{1,2}, Boris V. Proshkin³

¹InEca-Consulting LLC, Novokuznetsk, Russian Federation

²West Siberian Branch of VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center”, Novosibirsk, Russian Federation

³Kuzbass Institute of the Federal Penitentiary Service of Russia, Novokuznetsk, Russian Federation

***Populus suaveolens* Fisch. morphology in the populations of the North-East of Russia**

The fragrant poplar (*Populus suaveolens* Fisch, section *Tacamahaca* Mill.) is a mountain-valley species inhabiting riverine alluvial deposits and confined to floodplain and first floodplain terraces of rivers from the upper Yenisei to northern Japan, Korea,

Mongolia and China in the south to the Chukchi Peninsula in the north. Despite its wide distribution, it remains the least studied and almost unused to “green building” even within its range. Data on intraspecific variability of *P. suaveolens* are fragmentary, and studies of the variability of species-specific traits at the population level are insufficient. Such trait as basal glands (glands from above at the junction of petiole and blade) has been recorded recently and only in one part of the range. As a consequence, there is no clear understanding of the scope of the taxon, the boundaries of its range and natural hybridization with neighboring species of the *Tacamahaca* section. Since hybridization introduces some difficulties in studying intraspecific variability in species of the genus *Populus*, it is of theoretical and practical interest to study variability in populations remote from its current zones. One of such regions of *P. suaveolens* range is Chukotka Autonomous Okrug, where it grows in the floodplains of rivers in periodically flooded areas, forming with *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.K. Skvortsov poplar-chosenia forests. The aim of this study is to characterize the variability of morphological traits of vegetative organs of *P. suaveolens* in populations of Chukotka Autonomous Okrug.

We studied *P. suaveolens* populations in 2020 in Bilibinsk district of Chukotka Autonomous Okrug. The study area is characterized by a low-mountain relief: with increasing altitude of the terrain a change in vegetation belts is traced. Forest communities occupy river valleys and the lower parts of the slopes of hills. Poplar-chosenia forests grow on sandy-pebble substrates along the river floodplains in small strips. As our observations have shown, *P. suaveolens* is widely used in landscaping of settlements of Chukotka Autonomous Okrug and Magadan Region. Three of the studied populations: “Baimka”, “Tallag” and “Peschanka” are located at the latitude of the Arctic Circle in the floodplains of the eponymous rivers in the river basin Bolshoi Anyui. All of them are isolated from each other by mountains. The northernmost population “Bilibino” is confined to the right bank of the Bolshoi Keperveem River (Maly Anyuy River basin) on the border of Bilibino, it is 200 km distant from the others. All populations were sampled in poplar-chosenia floodplain forests with varying degrees of anthropogenic transformation of the territory (Table 1).

To exclude age variability, we collected herbarium material only from shortened shoots of the southern side of the middle part of the crown of reproductively mature trees. The tendency of balsamic poplars to form clones was taken into account, and repeated collections within a clone were carefully avoided. From each individual, fifteen fully developed, undamaged leaves were taken. The main morphometric traits, as well as the derivatives (indices) were measured on each leaf. A total of 1800 leaves were used for morphological study. We studied a complex of traits: blade shape, its apex and base, presence of basal glands, and petiole pubescence.

Poplar-chosenia forests in the studied area grow in a narrow strip on alluvial sandy-pebble deposits in the floodplains of rivers (See Fig. 1). The stand formed by *P. suaveolens* is 12-14 m high, 16-20 cm in diameter; trunks are straight and with low taper. Bark in a lower part is oblong-cracked at the height of 1-1.5 m, above it is smooth and whitish-gray. The crown is usually compact, spreading in older trees; branches are of medium thickness. Clearance from dry branches is good. Leaf blades on shortened shoots are bent upwards at the edges and folded in the form of a “boat” in all the studied plantings. This is probably due to the absence of stomata on the upper side of the blades and this “folding” facilitates transpiration. Perhaps it is an important adaptation in the subarctic conditions of the region. *P. suaveolens* in all four populations is characterized by two blade forms: obovate and elliptic (See Table 2). As in other *Populus* species investigated, several forms can be observed at the endogenous level (within the individual), but one - obovate, with the maximum width above the middle of its length (57-70%) prevails. On shortened shoots in the middle part of the crown, all leaves of

one tree always have only one shape of the apex and base of the leaf blade. In all studied populations of *P. suaveolens*, individuals with a shortly pointed (sharply pointed) apex dominated, but in 4-6 trees in the plantation the leaves had a gradually pointed shape. Only in Baimka population, plants with a wedge-shaped base of the leaf blade prevailed, in the rest these were roundly wedge-shaped ones (See Table 2). As noted above, one of the morphological traits of leaves characteristic of *P. suaveolens* is a differently expressed cordate base of the blade and the presence of a small notch. The notch at the base of leaves of shortened shoots is a quite frequent trait, especially in leaves with a rounded wedge-shaped base; it often overlaps with rounded lobes. In our opinion, it is caused by the character of petiole-to-leafplate transition. The fact is that the petiole of *P. suaveolens* is located in different planes with the blade and enters it at an angle from below, at some distance from the base edge (See Fig. 2). The groove, expressed on the upper side of the petiole, continues to be seen at some distance on the main vein, gradually tapering conically. Here, the first lateral veins branch off at the place where the groove enters. The levels of variability of the considered morphological traits in the populations studied differ in the development of basal glands (See Tables 3 and 4). At the endogenous level, this trait varies greatly from complete absence to 1-4 glands at the base of the blade. However, only in populations "Bilibino" and "Baimka", 3 individuals (10%) with leaves without glands were noted, and on the contrary, in "Peschanka" leaves with developed glands prevailed on all plants (See Table 2). In the first two plantations, the greatest number of trees with developed glands on less than 50% of leaves was noted. Leaf blades with two glands (32.2% to 67.7% in the population) and one (8.8% to 17.3%) were typical (See Fig. 3). The proportion of leaves without them in the populations ranged from 18.6% to 52.2%. Leaves with three and four glands were noted singularly in all populations except "Bilibino". Consequently, the sign of the presence of basal glands varies both at the endogenous and individual levels. In our opinion, its occurrence in the populations of North-East Russia is caused by ancient introgressive hybridization (possibly repeated) of this taxon with *P. balsamifera* in the Pliocene-Pleistocene on the territory of Beringia. Obtained as a result of introgression by the fragrant poplar, this trait gradually spread as a result of intraspecific interbreeding from the east deep into the continent. Consequently, the presence of basal glands as a trait in modern populations of *P. suaveolens* of North-East Russia can be considered as evidence of the existence of Eurasian-American syngameon at certain stages of evolution of the genus. Weak differentiation of the studied populations, despite their considerable remoteness, indicates that modern poplars in the territory of North-East Russia are the result of postglacial recolonization.

The paper contains 3 Figures, 4 Tables and 47 References.

Key words: *Populus suaveolens*; variability; morphological traits; population; basal glands; introgressive hybridization

Funding: The research was carried out within the framework of the basic projects of the Federal Research Center of the Krasnoyarsk Science Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (No. AAAA-A17-117101820003-0) and Novosibirsk State Agrarian University (No. AAAA-A17-117112470021-9).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Bakulin VT. Topol' dushisty y v Sibiri [Fragrant poplar in Siberia]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2010. 110 p. In Russian
2. Flora SSSR. Rod topol' - *Populus* L. [Flora of the USSR. Genus Poplar - *Populus* L.]. Vol. 5. Komarov VL, editor. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1936. pp. 216-242. In Russian

3. Vorobiev DP. Dikorastushchie derev'ya i kustarniki Dal'nego Vostoka [Wild trees and shrubs of the Far East]. Leningrad: Nauka Publ.; 1968. 277 p. In Russian
4. *Flora Tsentral'noy Sibiri*. Salicaceae -Willow [Flora of Central Siberia. Salicaceae - Willow]. Vol. 1. Petrochenko YuP, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. pp. 245-262. In Russian
5. *Flora Sibiri*. Salicaceae - Ivovye [Salicaceae - Willow. Flora of Siberia]. Vol. 5. Bol'shakov NM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1992. pp. 8-11. In Russian
6. *Sosudistnye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka*. Salicaceae - Ivovye [Vascular plants of the Soviet Far East. Salicaceae - Willow]. Vol. 7. Nedoluzhko VA, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1995. pp. 145-155. In Russian
7. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody plants of Asian Russia]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2012. 707 p. In Russian
8. Skvortsov AK, Belyanina NB. O bal'zamicheskikh topolyah (*Populus* section *Tacamahaca*, Salicaceae) na vostoке Aziatskoy Rossii [On balsamic poplars (*Populus* section *Tacamahaca*, Salicaceae) in the east of Asian Russia]. *Botanical Journal*. 2006;91(8):1244-1252. In Russian
9. Kostina MV, Vasilieva NV. Natural and cultivated poplars of Irkutsk Province and Buryat Republic. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2018;3:9-21. doi: [10.31862/2500-2961-2018-3-9-21](https://doi.org/10.31862/2500-2961-2018-3-9-21)
10. Nasimovich YuA, Vasilieva NV. Determination of validity of the biotesting method of environmental factors in experiments with the use of biological preparations on the basis of *Bacillus subtilis* and natural zeolite. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019;3:285-301. doi: [10.31862/2500-2961-2019-9-2-176-200](https://doi.org/10.31862/2500-2961-2019-9-2-176-200)
11. Nasimovich YuA, Kostina MV, Vasilieva NV. 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. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019;4:426-466. doi: [10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466](https://doi.org/10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466)
12. Skvortsov AK. Taxonomical synopsis of the genus *Populus* L. in East Europe, North and Central Asia. *Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2010;196:62-73. In Russian
13. Proshkin BV, Klimov AV. *Populus* × *jrtyschensis* Chang Y. in the Altai-Sayan mountainous country. *Systematic notes based on the materials of the Herbarium named after P.N. Krylov of Tomsk State University*. 2017;115:28-35. doi: [10.17223/20764103.115.5](https://doi.org/10.17223/20764103.115.5)
14. Nikonoshina NA, Martynenko NA, Nechaeva YuS, Prishnivskaya YaV, Boronnikova SV. Molecular genetic analysis of populations of *Populus nigra* L. in the middle and southern Urals based on polymorphism ISSR-markers. *Modern Problems of Science and Education*. 2016;3:403. In Russian, English Summary
15. Ćortan D, Tubic B, Šijačić-Nikolić M, Borota D. Variability of black poplar (*Populus nigra* L.) leaf morphology in vojvodina, Serbia. *Izvorni znanstveni članci*. 2015;5(6):245-252
16. Ćortan D, Schroeder H, Šijacic-Nikolic M, Wehenkel C, Fladung M. Genetic structure of remnant black poplar (*Populus nigra* L.) populations along biggest rivers in Serbia assessed by SSR markers. *Silvae Genetica*. 2017;65:12-19. doi: [10.1515/sg-2016-0002](https://doi.org/10.1515/sg-2016-0002)
17. Jiang D, Wu G, Mao K, Feng J. Structure of genetic diversity in marginal populations of black poplar (*Populus nigra* L.). *Biochemical Systematics and Ecology*. 2015;61:297-302. doi: [10.1016/j.bse.2015.06.014](https://doi.org/10.1016/j.bse.2015.06.014)
18. Klimov AV, Proshkin BV. Population and phenetic structure of laurel poplar *Populus laurifolia* Ledeb. in the Tom river basin. *Siberian Journal of Forest Science*. 2018;5:62-75. doi: [10.15372/SJFS20180506](https://doi.org/10.15372/SJFS20180506)
19. Zheng S, Zhang J, He C, Bao E, Duan A, Zeng Y, Sai L. Genetic diversity of *Populus laurifolia* and *Populus nigra* along Erquis River. *Forrest of Research*. 2014;27:295-301

20. *Genetics, genomics and breeding of poplar*. Joshi CP, Difazio SP and Kole Ch, editors. 1st ed. CRC Press. 2011. 352 p.
21. Proshkin BV, Klimov AV. Variations of leaves parameters of *Populus laurifolia* Ledeb. that differ in bark coloration in the basin Tom basin. *Vestnik NGAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2017;1:93-106. In Russian
22. Fedorov AIA, Kirpichnikov ME, Artyushenko ZT. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshih rasteniy. List [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Liszt]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1956. 304 p. In Russian
23. Klimov AV, Proshkin BV. Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in natural hybridization zone. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(4):468-475. doi: [10.18699/VJ18.384](https://doi.org/10.18699/VJ18.384)
24. Banaev EV, Shemberg MA. Ol'ha v Sibiri i na Dal'nem Vostoke Rossii (izmenchivost', taksonomiya, gibridizatsiya) [Alder in Siberia and the Far East of Russia (variability, taxonomy, hybridization)]. Novosibirsk: Siberian Branch Publ.; 2000. 99 p. In Russian
25. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 270 p. In Russian
26. Putenihin VP, Farukshina GG, Shiganov ZKh. Listvennitsa Sukacheva na Urale: izmenchivost' i populyatsionno-geneticheskaya struktura [Sukachevs Larch in the Urals: Variability and Population Genetic Structure]. Moscow: Nauka Publ.; 2004. 276 p. In Russian
27. Boronnikova SV, Tikhomirova NN, Kravchenko OA. Eke characteristic of genofunds of rare medicinal kind *Adonis vernalis* L. with use ISSR-markers. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2009;59:67-70. In Russian
28. *IBM SPSS Statistics 23*. [Electronic resource]. Available at: <http://www-01.ibm.com/support/docview.wss?uid=swg24038592> (accessed: 12.03.2021)
29. Proshkin BV, Klimov AV. Reproduction strategies of *Populus* species in the area of introgressive hybridization in the basin of Tom River. *Siberian Journal of Forest Science*. 2020;4:77-86. doi: [10.15372/SJFS20200409](https://doi.org/10.15372/SJFS20200409)
30. Proshkin BV, Klimov AV. Seed productivity and development of seedlings *Populus × jrtyschensis* Ch. Y. Yang. *Bulletin of NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2019;2:51-57. doi: [10.31677/2072-6724-2019-51-2-51-57](https://doi.org/10.31677/2072-6724-2019-51-2-51-57)
31. Klimov AV, Proshkin BV. Use of the anatomical and topographical structure of leaf petioles and the location of stomata for identifying species of the *Tacamahaca* section of the genus *Populus* (Salicaceae). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Plant Life of Asian Russia*. 2018;4:30-36. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2018-4\(30-36\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-4(30-36))
32. Ilinskaya IA. Geologicheskaya istoriya roda *Populus* (Salicaceae) na territorii byvshego SSSR [Geological history of the genus *Populus* (Salicaceae) in the territory of the former USSR]. *Botanical Journal*. 2003;88(5):23-37. In Russian
33. Klimov AV, Proshkin BV, Andreeva ZV. Hybridization of *Populus* L. sections *Aigeiros* Lunell and *Tacamahaca* Mill in nature and crop. *Bulletin of the NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2018;1:16-34. In Russian
34. Proshkin BV, Klimov AV. Systematic position of *Populus ciliata* Wall. ex Royle based on the study of shoot morphology and petiolar anatomy. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2020;10(1):9-23. doi: [10.31862/2500-2961-2020-10-1-9-23](https://doi.org/10.31862/2500-2961-2020-10-1-9-23)
35. Katenin AE. Amerikanskije vidy *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) i *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (Caprifoliaceae) na yugo-vostoke Chukotskogo poluostrova [American species *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) and *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (Caprifoliaceae) in the south-eastern part of Chukotka peninsula]. *Botanical Journal = Botanical Journal*. 1980;65(3):414-421. In Russian
36. Katenin AE. Vtoraya nakhodka *Populus balsamifera* (Salicaceae) na vostoke Chukotskogo poluostrova [The second record of *Populus balsamifera* (Salicaceae) in the eastern part of

- Chukotka peninsula]. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1993;78(4):104-112. In Russian
37. Mann DH, Groves P, Reanier RE, Kunz MX. Floodplains, permafrost, cottonwood trees, and peat: what happened the last time it warmed suddenly in arctic Alaska? *Quaternary Science Reviews*. 2010;29:3812-3830. doi: [10.1016/J.QUASCIREV.2010.09.002](https://doi.org/10.1016/J.QUASCIREV.2010.09.002)
 38. Breen AL, Murray DF, Olson MS. Genetic consequences of glacial survival the late Quaternary history of balsam poplar (*Populus balsamifera* L.) in North America. *Journal of Biogeography*. 2012;39:918-928.
 39. Hopkins DM, Smith PA, Matthews JV. Dated wood from Alaska and the Yukon: implications for forest refugia in Beringia. *Quaternary Research*. 1981;15:217-249.
 40. Lozhkin AV, Anderson PM, Minyuk PS, Korzun YuA, Nedorubova EYu. Evolyutsiya prirodnoy sredy Beringii v Chetvertinyy period: paleogeografiya, paleoklimatologiya, paleoekologiya [Evolution of the natural environment of Beringia in the Quaternary period: paleogeography, paleoclimatology, paleoecology]. Forum "Nauka Severo-Vostoka Rossii: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya v severnoy Patsifike i Arktike" Materialy dokladov yubileynoy konferentsii, posvyashchennoy 60-letiyu SVKNII im. N.A. Shilo DVO RAN [Forum "Science of the North-East Russia: Fundamental and Applied Research in the Northern Pacific and the Arctic "Materials of the reports of the jubilee conference dedicated to the 60th anniversary of the on. N. A. Shilo FEB RAS]. 2020. pp. 48-50. In Russian
 41. Bockheim JG, O'Brien JD, Munroe JS, Hinkel KM. Factors Affecting the Distribution of *Populus balsamifera* on the North Slope of Alaska, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2003;35(3):331-340.
 42. Brubaker LB, Garfinkel HL, Edwards ME. A late Wisconsin and Holocene vegetation history from the central Brooks Range: implications for Alaskan palaeoecology. *Quaternary Research*. 1983;20:194-214.
 43. Krishtofovich AN. Tretichnaya flora zaliva Korfa na Kamchatke: opisanie rastitel'nykh ostatkov, sobrannykh v 1928 g. I. A. Preobrazhenskim [The tertiary flora of the Korf Gulf, Kamchatka: a description of plant remains collected by I.A. Preobrajensky in 1928]. Novosibirsk: State scientific and technical mining-geological-oil Publ.; 1934. 32 p. In Russian
 44. Ilinskaya IA. Obzor iskopaemykh vidov podroda Tacamahaca roda *Populus* (Salicaceae) i novye melovye platany (Platanaceae) [A review of fossil species of the subgenus *Tacamahaca* of the genus *Populus* (Salicaceae) and new Cretaceous plane trees (Platanaceae)]. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2000;85(6):119-127. In Russian
 45. Vazhenina LN. Vegetation and climat in the Upper Kolyma R. area since the late Neopleistocene through the Holocene. *The Bulletin of the North-East Scientific Center*. 2009;2:44-48. In Russian
 46. Cronk QC, Suarez-Gonzalez A. The role of interspecific hybridization in adaptive potential at range margins. *Molecular Ecology*. 2018;27(23):4653-4656. doi: [10.1111/mec.14927](https://doi.org/10.1111/mec.14927)
 47. Macaya-Sanz D, Heuertz M, Lopez-De-Heredia U, De-Lucas AI, Hidalgo E, Maestro C, Prada A, Alia R, Gonzalez-Martinez SC. The Atlantic-Mediterranean watershed, river basins and glacial history shape the genetic structure of Iberian poplars. *Molecular Ecology*. 2012;21(14):3593-3609. doi: [10.1111/j.1365-294X.2012.05619.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05619.x)

Received 11 May, 2021; Revised 11 July, 2021;

Accepted 27 August 2021; Published 29 September, 2021.

Author info:

Klimov Andrei V, Cand. Sci. (Biol.) Deputy Director For Scientific Work of InEkA-consulting LLC, Senior Researcher, West Siberian Branch of V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences - a branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Scientific Center SB RAS”, Russia, 4 Lazo Pr., Novokuznetsk 654027, Russian Federation.

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

E-mail: populus0709@mail.ru

Proshkin Boris V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Organizational, Scientific and Editorial and Publishing Department, Federal State Institution Kuzbass Institute of the Federal Penitentiary Service of Russia, 49 Oktyabrsky Pr., Novokuznetsk 654066, Russian Federation.

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

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