

УДК 581.451(630*164.5):582.623.2

ВЛИЯНИЕ ЭВОЛЮЦИИ РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ НА ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОВРЕМЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ТОПОЛЯ ЛАВРОЛИСТНОГО

А. В. Климов^{1,2}, Б. В. Прошкин³

¹ ИнЭКА-консалтинг

654027, Новокузнецк, ул. Лазо, 4

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

филиал Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН»
630082, Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1

³ Кузбасский институт ФСИН России

654066, Новокузнецк, Октябрьский пр., 49

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

Поступила в редакцию 15.06.2023 г.

Изучены популяции тополя лавролистного (*Populus laurifolia* Ledeb.) в бассейнах рек Томь и Чулышман, различающиеся полиморфизмом по окрасу коры. Наиболее наглядным морфологическим признаком, маркирующим формы, является основание листовой пластинки – округло-клиновидное у серокорой и сердцевидное у белокорой форм. Популяция р. Чулышман отличается от насаждений бассейна Томи резким преобладанием яйцевидно-треугольной (75.5 %) формы листовой пластинки и отсутствием эллиптических листьев. Наблюдается преобладание внутривидовой изменчивости, что типично для тополей. На межвидовую компоненту по качественным признакам приходится 11.8 %, по фенотипам – 23.8 %, что указывает на среднюю дифференциацию изученных насаждений. Исследования показали, что наблюдаемая связь морфологии пластинки с формовым полиморфизмом характерна не только для насаждений бассейна Томи, а в целом для тополя лавролистного. Установлено, что полиморфизм в разных частях ареала не является адаптацией к режимам увлажнения, но, вероятно, отражает историю распространения вида. Наблюдаемая связь между популяциями Томи и Чулышмана объясняется эволюцией речной системы Алтае-Саянской горной страны. Река Чулышман с олигоцена до верхнего плейстоцена (30–40 тыс. лет назад) была частью единой речной системы, включавшей еще участки Бии, Кондомы и Томи. Учитывая, что тополь лавролистный возник в неогене, а формация лавролистных топольников широко распространилась в среднем плейстоцене, его бело- и серокорые формы, вероятно, заселили эту древнюю речную систему еще до формирования Телецкого озера и ее распада.

Ключевые слова: тополь, речная система, эволюция, морфология, фенотипы, формы, популяции.

DOI: 10.15372/SJFS20240106

ВВЕДЕНИЕ

Формовое разнообразие хорошо изучено у ряда широко распространенных видов тополя – осины (*Populus tremula* L.), тополя белого (*P. alba* L.) и т. черного (*P. nigra* L.) (Иванников, 1952; Орленко, 1957, 1961; Марьин, 1967; Бакулин, 1968, 2007, 2012; Царев, 1968; Баранчугов, 1983; Царев и др., 2003; Сиволапов, 2005; Kajba et al., 2004, 2015; Šiler et al. 2014). В то же время такие азиатские виды с широким ареалами, как тополь лавролистный (*P. laurifolia* Ledeb.)

и т. душистый (*P. suaveolens* Fisch.), остаются мало изученными.

Впервые о наличии форм в популяциях тополя лавролистного на юге Республики Тувы, различных по окрасу коры, указал И. Ю. Коропачинский (1975, 2016). Он отмечал, что «в самых южных районах широкое распространение получают деревья со светлой (иногда почти белой) и гладкой корой. В более увлажненных лесных районах светлокорые формы отсутствуют».

Формовое разнообразие тополя лавролистного в бассейне Томи впервые изучено в попу-

ляции р. Средняя Маганаковая А. В. Климовым (2009). Автор выделил две формы, различные по окрасу коры и морфометрическим признакам листьев – серо- и белокорую. Дальнейшие исследования тополя лавролистного в этом регионе подтвердили наличие форм, различных по окрасу коры, морфометрическим признакам листа, и выявили их локализацию (Прошкин, Климов, 2017; Климов, Прошкин, 2017, 2018а). Оптимальный возраст для визуального выявления форм тополя – 20–40 лет. На изученной территории наблюдаются серо-, бело- и зеленокорая формы тополя лавролистного, из которых самая распространенная – серокорая. Деревья в 30-летнем возрасте на высоту 3–5 м от основания покрыты темно-серой продольно-трещиноватой коркой, выше кора гладкая, зеленовато-серая. Белокорая форма приурочена к популяциям среднего течения р. Томи и правым ее притокам на этом участке. Деревья отличаются более слабо развитой беловато-серой коркой, которая распространяется на высоту 1–2 м, гребни ее мельче, выше кора гладкая, беловато-серая. Зеленокорая форма единично, в виде отдельного клона, отмечена в долине Томи, в окрестностях г. Новокузнецка (Климов, Прошкин, 2017).

Количественное соотношение белокорых и серокорых деревьев варьирует в пределах изученных популяций бассейна Томи. На межпопуляционном уровне белокорые и серокорые формы тополя лавролистного достоверно отличаются по ширине листовой пластинки, углу между главной жилкой и основанием листовой пластинки, листовому коэффициенту (отношение максимальной ширины к длине листовой пластинки). Морфологическим признаком, маркирующим указанные формы в бассейне Томи, является основание листовой пластинки – округло-клиновидное у серокорой и серд-

цевидное у белокорой форм (Прошкин, Климов, 2017). Связь полиморфизма по цвету коры в исследованном бассейне с признаками листовой пластинки проявляется вне зависимости от межпопуляционных различий (Климов, Прошкин, 2018а).

Изучение формового разнообразия тополя лавролистного в бассейне Томи не подтвердили приуроченность его белокорых форм к сухим местообитаниям, они встречаются на наиболее влажной территории западного макросклона Кузнецкого Алатау. Как мы уже отмечали, пойменные тополи довольно индифферентны к макроклиматическим условиям (Климов, Прошкин, 2018а). На наш взгляд, отсутствие белокорых форм на остальной части ареала тополя лавролистного объясняется его низкой изученностью.

В 2021 г. была изучена популяция тополя лавролистного в пойме р. Чулышман в Улаганском районе Республики Алтай. Установлено, что древостой насаждения образовывали две формы тополя – серо- и белокорая. Целью настоящей работы стало сравнительное изучение особенностей морфологии и выявление фенотипического разнообразия в популяциях тополя лавролистного, содержащих указанные формы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования выполнены в популяциях тополя лавролистного, содержащих серокорые и белокорые формы в бассейнах рек Томь и Чулышман (табл. 1).

Чулышман вытекает из оз. Джулуколь и впадает в оз. Телецкое. Долина реки – троговая, ограниченная с двух сторон скалами километро-

Таблица 1. Участки сбора полевого материала

Популяция	Координаты	Бассейн реки	Число	
			деревьев / листьев	белокорых / серокорых
Чулышман	50°55'36.80" с. ш. 88°11'07.20" в. д.	Чулышман	30 / 450	12 / 18
Карлык	53°49'21.00" с. ш. 87°28'03.00" в. д.	Томь	30 / 450	10 / 20
Верхняя Терсь	54°13'33.00" с. ш. 87°39'48.00" в. д.	»	30 / 450	11 / 19
Средняя Маганакова	54°19'33.00" с. ш. 87°58'57.00" в. д.	»	30 / 450	6 / 24
И т о г о...			120 / 1800	39 / 81

вой высоты (Новиков и др., 2016). В нижнем течении топольники, приуроченные к островам и берегам, образованы преимущественно тополем лавролистным и в меньшей степени – т. черным, с единичными особями их естественного гибрида – т. иртышского (*P. × irtyschensis* Ch. Y. Yang). Деревья крупные, одноствольные, с раскидистой кроной. Выше устья р. Чульча топольники, образованные исключительно тополем лавролистным, сосредоточены в прирусловой части. Растения низкие, с искривленным стволом, часто образуют небольшие клоны. Особи распадаются на белокорые и серокорые формы, детальное изучение которых, выполненное ранее авторами в бассейне Томи, показало связь полиморфизма по цвету коры с признаками листовой пластинки. Для подтверждения этих наблюдений на правом берегу р. Чулышман в районе перевала Кату-Ярык была отобрана популяция тополя лавролистного.

Для исключения возрастной изменчивости сбор гербарного материала проведен только с укороченных побегов южной стороны средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев. При этом учитывали склонность секции бальзамических тополей (*Tacamahaca* Spach) к образованию клонов, повторных сборов внутри клона тщательно избегали. С каждой особи отбирали по 15 полностью развитых неповрежденных листьев. На каждом листе измерены основные морфометрические признаки и рассчитаны производные (индексы) (Прошкин, Климов, 2017; Климов, Прошкин, 2018б). Всего для морфологического исследования привлечено 1800 листьев.

Морфологические признаки вегетативных органов исследовали с использованием сравнительно-морфологического метода. При этом изучали комплекс признаков, рассматриваемых как качественные: форма листовой пластинки, форма основания и верхушки пластинки и опушение листа. Подробное описание методов исследования и изучения фенотипической изменчивости приведено в работах авторов (Климов, Прошкин, 2021; Прошкин, Климов, 2022).

Опушение черешка листа исследовалось с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10 (ЛЗОС, Россия) при увеличении 16.3х. Степень развития трихом оценивали по шкале: 1ОП – черешок голый, трихом нет; 2ОП – редко опушен, волоски рассеяны по поверхности; 3ОП – сильно опушен. Принадлежность особей к определенному фенотипу определяли по сочетанию морфологических качественных признаков.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основное сходство изученных популяций Томи и Чулышмана – их формовый полиморфизм, т. е. наличие бело- и серокорых форм. Как и в популяциях Томи, указанные формы в изученном насаждении Чулышмана наглядно идентифицировались по форме основания листовой пластинки. Для серокорых растений характерны листовые пластинки с округло-клиновидным, а для белокорых – с сердцевидным основанием. Следовательно, наблюдаемая связь морфологии пластинки с формовым полиморфизмом характерна не только для насаждений бассейна Томи (рис. 1).

Изучение отдельных морфологических признаков в популяциях, содержащих серокорые и белокорые растения, показало, что, во-первых, как и у других видов тополей, на эндогенном уровне (в пределах особи) можно наблюдать сразу несколько форм листовой пластинки, но преобладает одна (Прошкин, Климов, 2022).

Во-вторых, популяция Чулышмана отличается от насаждений бассейна Томи резким преобладанием яйцевидно-треугольной (75.5 %) формы листовой пластинки и отсутствием эллиптических листьев. Для бассейна Томи характерно преобладание яйцевидных листьев (табл. 2).

В средней части кроны на укороченных побегах у всех листьев одного дерева всегда выражена только одна форма верхушки и основания листовой пластинки. Форма верхушки листовых пластинок независимо от окраса коры, популяции и географической локализации у всех изученных особей тополя лавролистного заостренная. На эндогенном уровне характер опушения не варьирует. Листья с голыми черешками в популяции Чулышман не обнаружены, напротив, почти половина ее особей отличается сильно развитым густым опушением черешков.

Оценка внутривидового разнообразия морфологических признаков и фенотипов по индексу Животовского ($\mu \pm S_{\mu}$), показала, что популяция Чулышмана несколько уступает насаждениям Томи, что связано с меньшим числом наблюдаемых в ней морф, в частности отсутствием неопушенных форм и меньшим разнообразием форм листовой пластинки (табл. 3).

Соотношение внутривидовой и межвидовой изменчивости оказалось типичным для тополей (Macaña-Sanz et al., 2012; Jiang et al., 2015; Никоношина и др., 2016; Климов, Прошкин, 2018б, 2021; Прошкин, Климов,



Рис. 1. Формы тополя лавролистного в белокорой (1) и серокорой (2) популяциях р. Чулышман.

2019, 2022). Доля вариабельности по качественным признакам и фенотипам внутри насаждения показала преобладание над межпопуляционной. На межпопуляционную компоненту по качественным признакам приходится 11.8 %, по фенотипам – 23.8 %, что указывает на среднюю дифференциацию изученных насаждений (табл. 4).

Попарное сравнение всех выборок с использованием показателя сходства популяций (R) показало, что по фенотипам наиболее высокое сходство наблюдается между популяциями Чулышмана и Карлыка (72.9 %). В то же время все исследованные насаждения достоверно различаются по хи-критерию (χ^2) и I -критерию идентичности Животовского (табл. 5).

Таблица 2. Встречаемость качественных признаков в насаждениях по несмещенной оценке частот ($p \pm S_p$)

Признак	Вариация	Чулышман	Карлык	Верхняя Терсь	Средняя Маганакова
Форма листовой пластинки	Яйцевидно-треугольная	340 / 0.755 ± 0.020	130 / 0.290 ± 0.021	214 / 0.476 ± 0.023	167 / 0.373 ± 0.022
	Яйцевидная	110 / 0.245 ± 0.020	315 / 0.700 ± 0.021	227 / 0.504 ± 0.023	274 / 0.609 ± 0.023
	Эллиптическая	0	5 / 0.010 ± 0.004	9 / 0.020 ± 0.006	9 / 0.017 ± 0.006
Форма основания пластинки	Сердцевидная	12 / 0.400 ± 0.089	10 / 0.333 ± 0.022	11 / 0.366 ± 0.022	6 / 0.200 ± 0.018
	Округло-клиновидная	18 / 0.600 ± 0.089	20 / 0.667 ± 0.022	19 / 0.634 ± 0.022	24 / 0.800 ± 0.018
Форма верхушки пластинки	Заостренная	30 / 1.000 ± 0.000	30 / 1.000 ± 0.000	30 / 1.000 ± 0.000	30 / 1.000 ± 0.000
Опушение листа	Слабо опушенный	0	2 / 0.067 ± 0.045	20 / 0.667 ± 0.086	17 / 0.567 ± 0.090
	Опушенный	16 / 0.533 ± 0.091	19 / 0.633 ± 0.087	6 / 0.200 ± 0.073	4 / 0.133 ± 0.061
	Сильно опушенный	14 / 0.467 ± 0.091	9 / 0.300 ± 0.083	4 / 0.133 ± 0.061	9 / 0.300 ± 0.083
Число морф		7	9	9	9

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

Таблица 3. Уровни изменчивости признаков по индексу Животовского ($\mu \pm S_\mu$)

Популяция	Морфологический признак				Фенотип
	Форма			Опушение	
	листовой пластинки	основания пластинки	верхушки пластинки		
Чулышман	1.855 ± 0.024	1.976 ± 0.010	1.000 ± 0.000	1.996 ± 0.016	5.294 ± 0.352
Карлык	2.172 ± 0.063	1.940 ± 0.016	1.000 ± 0.000	2.560 ± 0.193	6.631 ± 0.550
Верхняя Терсь	2.368 ± 0.057	1.960 ± 0.013	1.000 ± 0.000	2.647 ± 0.176	7.546 ± 0.337
Средняя Маганакова	2.310 ± 0.059	1.798 ± 0.028	1.000 ± 0.000	2.765 ± 0.147	7.634 ± 0.589

Примечание. μ – показатель внутрипопуляционного разнообразия Животовского; S_μ – ошибка показателя Животовского.

Таблица 4. Фенотипическое разнообразие внутри и между популяциями (по индексу Шеннона)

Признак	H_0				H_{cm}	H_{π}	F_{π}	$F_{m\pi}$
	Чулышман	Карлык	Верхняя Терсь	Средняя Маганакова				
Форма пластинки	0.802	0.949	1.120	1.079	1.084	0.987	0.910	0.089
Форма основания	0.970	0.918	0.948	0.721	0.909	0.889	0.977	0.022
Морфотип	0.996	1.198	1.241	1.373	1.578	1.202	0.761	0.238
Среднее по качественным признакам	0.922	1.021	1.103	1.057	1.190	1.026	0.882	0.118
Фенотип	2.264	2.438	2.843	2.724	3.370	2.567	0.762	0.238

Примечание. H_0 – индекс разнообразия в популяции; H_{cm} – индекс разнообразия для суммарной выборки; H_{π} – среднее значение индекса разнообразия выборки для популяций; F_{π} – индекс разнообразия выборки внутри популяций; $F_{m\pi}$ – индекс межпопуляционного разнообразия.

Таблица 5. Результаты попарного сравнения выборок по частотам фенотипов

Популяция	Чулышман	Карлык	Верхняя Терсь	Средняя Маганакова
Чулышман		0.729 / 21.61**	0.245 / 48.72**	0.358 / 43.08**
Карлык	20.55**		0.424 / 35.16**	0.585 / 31.80**
Верхняя Терсь	48.00**	37.33**		0.663 / 23.52*
Средняя Маганакова	41.61**	29.66**	22.50*	

Примечание. Выше диагонали таблицы – показатель фенотипического сходства популяций (R) / критерий идентичности Животовского (I), ниже диагонали таблицы – хи-критерий (χ^2). * Уровень значимости 0.05. ** То же 0.01;

Наблюдаемое фенотипическое сходство между популяцией Чулышмана и Карлыка (72.9 %) невозможно объяснить совершенно различными современными природно-климатическими условиями. Более того, исследования J. Guet и соавт. (2015) и J. Dewoody и соавт. (2015) показали, что морфологические характеристики листа у пойменных видов тополей не коррелируют с современными климатическими условиями, но играют важную роль в оценке исторической дифференциации популяций. Следовательно, наблюдаемый полиморфизм тополя лавролистного по окрасу коры в разных частях ареала не является адаптацией к различиям увлажнения, но, вероятно, отражает историю его распространения. Как уже отмечалось, формы тополя лав-

ролистного могли возникнуть еще во время его первичного расселения, до фрагментации ареала неоген-четвертичным сводовым поднятием (Климов, Прошкин, 2018a). И следы этой картины прошлого отчасти можно отследить.

Рассмотрим наблюдаемое сходство популяций среднего течения Томи и Чулышмана с исторических позиций. По данным А. М. Малолетко (2008, 2013), реки Томь и Чулышман с олигоцена до верхнего плейстоцена (30–40 тыс. лет назад) были частью единой речной системы, включавшей еще участки Бии и Кондомы. «Бия – древняя река – объединилась с Катунью очень поздно – в верхнечетвертичное время. До этого она вместе с нынешним Чулышманом, но без Телецкого озера, текла строго на север, где

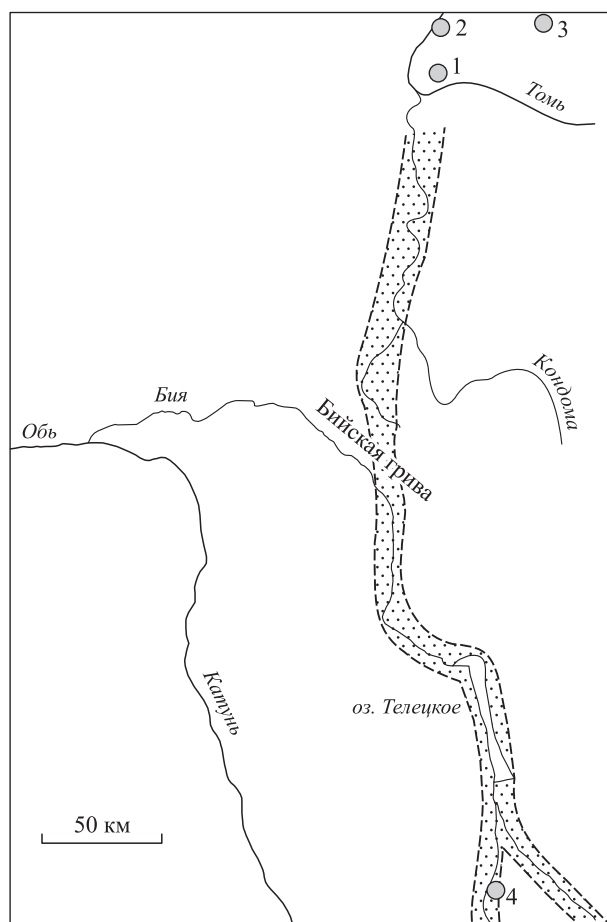


Рис. 2. Схема реконструкции Пра-Бии (Чулышман + Кондома) по А. М. Малолетко (2013).

Современная локализация изученных популяций тополя лавролистного: 1 – Карлык, 2 – Верхняя Терсь, 3 – Средняя Маганакова, 4 – Чулышман.

ее продолжением была р. Кондома» (Малолетко, 2013). Формирование современной связи Бия – Катунь произошло в результате перехвата водотока верхнего участка нижним (рис. 2).

С учетом того, что тополь лавролистный возник в неогене, а формация лавролистных топольников широко распространилась в среднем плейстоцене (Маскаев, 1987; Буданцев, Ильинская, 2005; Климов, Прошкин, 2018а), его белокорая и серокорые формы, вероятно, заселили эту древнюю речную систему еще до формирования Телецкого озера и ее распада. Отчасти это также подтверждается более низким популяционным разнообразием морф и фенотипов в насаждениях р. Чулышман по сравнению с расположенными ниже по течению этой древней речной системы популяциями отрезка р. Томь. Увеличение генетического разнообразия от верхнего течения к нижнему характерно для популяционной структуры пойменных видов тополей (Imbert, Lefevre, 2003).

Следует отметить, что популяции тополей лавролистных распространенные в современном нижнем течении Бии, вероятно, исторически связаны с насаждениями Катунь. От истока Бии тополь лавролистный распространен вниз на участке длиной около 10 км. Ниже, на значительном отрезке Бии до дер. Дмитриевка, не встречается. В окрестностях Артыбаша произрастает отдельными группами (вероятно, клонами). Река здесь испытывает существенную антропогенную нагрузку. Значительный выпас скота приводит к почти полному уничтожению вегетативного подроста и его семян, поэтому существующие небольшие насаждения – старые или перестойные. Из-за массового строительства частных домов отдыха и гостиниц берега реки практически недоступны для изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования еще раз подтвердили факт наличия у тополя лавролистного полиморфизма по окраске коры в различных частях его ареала. Признаком, наглядно маркирующим формы, является основание листовой пластинки – округло-клиновидное у серокорой и сердцевидное у белокорой. Морфологические признаки вегетативных органов тополя лавролистного не коррелируют с современными природно-климатическими условиями, а отражают историю формирования его популяционной структуры. Фенотипическое сходство популяций Томи и Чулышмана объясняется эволюцией речной системы Алтае-Саянской горной страны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакулин В. Т. Изменчивость осины по окраске коры в лесах Новосибирской области // Лесоведение. 1968. № 2. С. 74–79.
- Бакулин В. Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2007. 119 с.
- Бакулин В. Т. Тополь белый в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012. 117 с.
- Баранчугов Е. Г. К выделению фенологических форм осины // Лесоведение. 1983. № 1. С. 60–65.
- Буданцев Л. Ю., Ильинская И. А. Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. Т. 4: Nyciaginaceae – Salicaceae. С. 75–151.
- Иванников С. П. Быстрорастущая и устойчивая к гнили форма осины // Лесн. хоз-во. 1952. № 12. С. 37–38.
- Климов А. В. Изменчивость морфологических признаков листьев в субпопуляции *Populus laurifolia* поймы р. Средняя Маганакова // Пробл. пром. бот. индустр. разв. рег. 2009. С. 99–103.

- Климов А. В., Прошкин Б. В. Формовое разнообразие *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Chang Y. Yang в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны // Вестн. Кем. гос. ун-та. Сер.: Биол., тех. науки и науки о Земле. 2017. № 2. С. 19–24.
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Популяционно-фенетическая структура тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. в бассейне реки Томи // Сиб. лесн. журн. 2018а. № 5. С. 62–75.
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавилов. журн. ген. сел. 2018б. Т. 22. № 4. С. 468–475.
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Морфология *Populus suaveolens* Fisch. в популяциях Северо-Востока России // Вестн. Том. гос. ун-та. Биол. 2021. № 55. С. 19–41.
- Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 290 с.
- Коропачинский И. Ю. Арборифлора Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2016. 578 с.
- Малолетко А. М. Эволюция речных систем Западной Сибири в мезозое и кайнозое. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2008. 288 с.
- Малолетко А. М. Эволюция речных систем Алтая // Геогр. и природопольз. Сибири. 2013. № 16. С. 91–102.
- Марьин Е. М. Формы осины в Карелии // Вопросы селекции, семеноводства и физиологии древесных пород Севера. Петрозаводск, 1967. С. 104–118.
- Маскаев Ю. М. Леса из тополя лавролистного // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987. С. 93–104.
- Никоношина Н. А., Мартыненко Н. А., Нечаева Ю. С., Пришивинская Я. В., Боронникова С. В. Молекулярно-генетический анализ популяций *Populus nigra* L. на Среднем и Южном Урале на основании полиморфизма *issr*-маркеров // Совр. пробл. науки и образов. 2016. № 3. С. 1–8.
- Новиков И. С., Высоцкий Е. М., Каргаполов С. А. Геологическое строение, рельеф и неотектоника Чулышманского нагорья (Горный Алтай) // Геол. и геофиз. 2016. Т. 57. № 10. С. 1757–1771.
- Орленко Е. Г. Основные формы осины в лесах Белорусской ССР и их использование в лесном хозяйстве // Лесн. хоз-во. 1957. № 5. С. 7–11.
- Орленко Е. Г. Цитологические исследования зеленокорой и серококорой форм осин, произрастающих в лесах Белоруссии // Сборник ботанических работ Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества. Минск, 1961. Вып. 3. С. 111–115.
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окрасу коры, в бассейне реки Томи // Вестн. Новосиб. гос. агр. ун-та. 2017. № 1. С. 93–106.
- 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. Поволжск. гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 2 (42). С. 62–74.
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Фенотипический анализ *Populus × sibirica* G. V. Krylov & G. V. Grig. ex A. K. Skvortsov в насаждениях Сибири // Соц.-экол. технол. 2022. Т. 12. № 4. С. 359–376.
- Сиволопов А. И. Тополь сереющий: генетика, селекция, размножение. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 2005. 158 с.
- Царев А. П. К характеристике рано и поздно распускающихся форм осины в центральной лесостепи // ИВУЗ. Лесн. журн. 1968. № 6. С. 33–37.
- Царев А. П., Погиба С. П., Тренин В. В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. М.: Логос, 2003. 504 с.
- Dewoody J., Trewin H., Taylor G. Genetic and morphological differentiation in *Populus nigra* L.: isolation by colonization or isolation by adaptation? // Molecul. Ecol. 2015. V. 24. Iss. 11. P. 2641–2655.
- Guet J., Fabbri F., Fichot R., Sabatti M., Bastien C., Brignolas F., Thomas S. Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination: European populations of black poplar (*Populus nigra* L.) // Tree Physiol. 2015. V. 35. Iss. 8. P. 850–863.
- Imbert E., Lefevre F. Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system // Ecology. 2003. V. 91. Iss. 3. P. 447–456.
- Jiang D., Wu G., Mao K., Feng J. Structure of genetic diversity in marginal populations of black poplar (*Populus nigra* L.) // Biochem. Syst. Ecol. 2015. V. 61. P. 297–302.
- Kajba D., Ballian D., Idžojić M., Bogdan S. The differences among hairy and typical European black poplars and the possible role of the hairy type in relations to climatic changes // For. Ecol. Manag. 2004. V. 197. Iss. 1. P. 279–284.
- Kajba D., Ballian D., Idžojić M., Poljak I. Leaf morphology variation of *Populus nigra* L. in natural populations along the rivers in Croatia and Bosnia and Herzegovina // South-East Europ. For. 2015. V. 6. Iss. 1. P. 39–51.
- Macaya-Sanz D., Heuertz 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 // Molecul. Ecol. 2012. V. 21. N. 14. P. 3593–3609.
- Šiler B., Skorić M., Mišić D., Kovačević B., Jelić M., Patenković A., Kurbalija Z. N. Variability of European black poplar (*Populus nigra*) in the Danube basin. Vojvodinašume, 2014. 128 p.

INFLUENCE OF THE EVOLUTION OF THE RIVER SYSTEM OF THE ALTAI-SAYAN MOUNTAIN COUNTRY ON THE FORM DIVERSITY OF MODERN POPULATIONS OF *Populus laurifolia* Ledeb.

A. V. Klimov^{1, 2}, B. V. Proshkin³

¹ InEkA-consulting Co.

Lazo str., 4, Novokuznetsk, 654027 Russian Federation

² West-Siberian Branch of V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS – Division of Federal Research Center “Krasnoyarsk Scientific Center of the Siberian Branch of the RAS”

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

³ Kuzbass Institute of the Federal Penal Service of Russia

Oktyabrskiy Prospekt, 49, Novokuznetsk, 654066 Russian Federation

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

Populations of laurel poplar (*Populus laurifolia* Ledeb.) in the basins of the Tom and Chulyshman rivers, which are characterized by polymorphism in bark color, were studied. The most obvious morphological feature that marks these forms is the base of the leaf blade – rounded-wedge-shaped in gray bark and heart-shaped in white bark forms. The population of the river Chulyshman, differs from the plantations of the Tom’ basin by a sharp predominance of the ovate-triangular (75.5 %) shape of the leaf blade and the absence of elliptical leaves. There is a predominance of intrapopulation variability, which is typical for poplar. The interpopulation component in terms of quality features accounts for 11.8 %, in terms of phenotypes 23.8 %, which indicates the average differentiation of the studied plantations. The conducted studies have shown that the observed relationship between the blade morphology and form polymorphism is characteristic not only for the plantations of the river basin. Tom, but in general for laurel poplar. It has been established that polymorphism in different parts of the range is not an adaptation to moisture regimes, but probably reflects the distribution history of the species. The observed relationship between the populations of Tom and Chulyshman is explained by the evolution of the river system of the Altai-Sayan mountainous country. The Chulyshman River from the Oligocene to the Upper Pleistocene (30–40 thousand years ago) was part of a single river system, which also included sections of the Biya, Kondoma, and Tom. Considering that laurel poplar arose in the Neogene, and the formation of laurel poplar forests spread widely in the Middle Pleistocene, its white-bark and gray-bark forms probably populated this ancient river system even before the formation of Lake Teletskoe.

Keywords: poplar, river system, evolution, morphology, phenotypes, forms, populations.

How to cite: Klimov A. V., Proshkin B. V. Influence of the evolution of the river system of the Altai-Sayan mountain country on the form diversity of modern populations of *Populus laurifolia* Ledeb. // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 49–56 (in Russian with English abstract and references).