

УДК 582.734.2/575.22

АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ВИДОВ РОДА *Spiraea* (Rosaceae) В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМАХ

© 2022 г. Т. А. Полякова*

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

*e-mail: tat-polyakova@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.07.2022 г.

После доработки 15.07.2022 г.

Принята к публикации 19.07.2022 г.

Адаптация различных видов *Spiraea* к меняющимся условиям среды связана с характерными биоморфологическими и репродуктивными стратегиями. Лесные виды рода *Spiraea* образуют клонально-панмиктические популяции и обладают стратегиями, сочетающими преимущества панмиктических и клональных популяций. Популяции этих видов генетически устойчивы за счет сочетания разных форм возобновления и способности менять адаптивные стратегии. Уровни генетической изменчивости в популяциях лесных видов спирей могут широко варьировать. Степные и скальные виды *Spiraea* образуют преимущественно панмиктические популяции, в которых преобладает перекрестное опыление и наблюдаются моноцентрические биоморфы. Близкородственные скрещивания, происходящие как внутри одного клона, так и между клонами, обуславливают низкие уровни изменчивости. Виды спирей влажных мест обитаний образуют преимущественно клональные популяции с полицентрическими биоморфами и вегетативным размножением за счет корневых отпрысков и/или ксилоризом, с низкими уровнями изменчивости вследствие образования идентичных клонов или средними за счет мутаций. Результаты генетических исследований видов *Spiraea* могут быть использованы для выявления популяций, нуждающихся в сохранении, а также для управления генетическими ресурсами *ex situ*.

Ключевые слова: *Spiraea*, биоморфологические адаптации, тип воспроизводства, система скрещивания, структура популяций, генетическая устойчивость

DOI: 10.31857/S0042132422050118

ВВЕДЕНИЕ

Адаптивные стратегии любого вида растений включают в себя комплекс эколого-ценотических (тип занимаемого ценоза, экологическая ниша, норма реакции, экологические условия), биоморфологических (жизненные формы, возрастные спектры), репродуктивных (система скрещивания, тип возобновления, жизнеспособность пыльцы и завязываемых семян, дальность переноса семян) особенностей, обеспечивающих выживаемость и оптимальное существование вида в постоянно меняющихся условиях окружающей среды. С эколого-ценотическими и биоморфологическими адаптивными стратегиями сопряжены генетические механизмы поддержания целостности вида и его эволюции (генетическая изменчивость, генотипическая структура популяций, поток генов, гибридизация, полиплоидия и другие). Эволюционные, или филогенетические адаптации, возникающие в ходе эволюционного процесса на основе генетических мутаций, отбора и передающиеся

по наследству, являются более надежными для выживания растений в меняющихся условиях среды. На выбор адаптивных стратегий функционирующих популяций вида также влияют антропогенные факторы: степень, характер и длительность антропогенной нагрузки, скорость сокращения и фрагментации популяций, ограничения для потока генов и переноса рамет.

На видовом уровне адаптация включает в себя все процессы и приспособления, например такие, как анатомо-морфологические (степень опушения и размеры листьев), физиологические и многие другие, которые способствуют повышению устойчивости и выживанию вида. На популяционном уровне присоединяется отбор, который приводит к появлению организмов с более высокими адаптивными возможностями. Возможность отбора обусловлена наличием внутривидовой изменчивости, определяющей генетическую устойчивость растений к различным факторам среды.

Популяции растений связаны между собой непрерывными потоками генетической информации. Расселяясь в пределах любого ландшафта, особи популяции вступают в сложную систему взаимоотношений как с самим ландшафтом и его экологическими условиями, так и с друг другом. Особи одного вида растения населяют большое число биотопов — мелких экологических единиц. Особи биотопов могут быть генетически одинаковы, но проявлять разную устойчивость к факторам среды. В различных условиях среды особи проявляют разную жизнеспособность, и в результате конкуренции сохраняются лишь те генотипы, которые наилучшим образом отвечают требованиям конкретных условий среды. То есть на популяционном уровне устойчивость вида к тому или иному фактору среды определяется устойчивостью составляющих популяцию генотипов.

Род *Spiraea* L., принадлежащий к хозяйственно-ценному семейству Rosaceae Juss., широко распространен в умеренной и субтропической зонах Северного полушария с числом видов, варьирующим от 80 до 120 (Choi et al., 2019). Наибольшее разнообразие спирей, около 70 видов, встречается в Восточной Азии: в Китае и на Тайване (Lu, Cripin, 2003; Choi et al., 2019). В России и на сопредельных территориях бывших стран СНГ насчитывается около 25 видов (Пояркова, 1939).

У каждого вида растения в процессе эволюции выработались определенные потребности к условиям существования и приспособленность к занимаемой экологической нише. Экологические особенности конкретных видов растений сформировались в результате длительного действия соответствующих условий. Среди различных видов *Spiraea* встречаются виды, приуроченные к определенным местам обитания. По экологическим предпочтениям виды спирей можно разделить на лесные (мезофиты), лесостепные (мезоксерофиты), степные виды (ксерофиты), виды скальных обнажений (мезоксерофиты), а также виды, предпочитающие влажные местообитания (гигрофиты).

Основной способ размножения особей в популяции играет важную роль в формировании их генетического разнообразия (Lloyd, 1980; Emery, 2014). Для видов *Spiraea* характерны различные типы воспроизведения и размножения в природных популяционных системах, среди них как половое: перекрестное опыление (ксеногамия или аллогамия, аутбридинг) и самоопыление (автогамия, инбридинг), так и вегетативное размножение (клубнальные фрагменты — раметы, инбридинг). Выбор особями *Spiraea* репродуктивных стратегий в популяции будет зависеть от конкретных условий произрастания, от занимаемых биотопов и экологических ниш. В одной и той же популяционной системе особи различных видов *Spiraea* могут предпочесть один тип воспроизводства другому или

сочетать несколько типов размножения. Потомки от разных способов воспроизведения и размножения будут составлять генотипическое и фенотипическое разнообразие, наблюдаемое в популяционных системах в виде изменчивости.

В роде *Spiraea* встречаются как широко распространенные виды с широкой нормой реакции, так и редкие виды спирей, имеющие ограниченное распространение в пределах ареала и занимающие локальные биотопы (Ширманов, Полякова, 2019). В Красные книги 16 субъектов Российской Федерации внесено 7 видов спирей: *S. crenata* L., *S. elegans* Pojark., *S. hypericifolia* L., *S. litwinowii* Dobroc., *S. media* Schmidt, *S. trilobata* L., *S. humilis* Pojark., для которых установлены различные категории редкости (Ширманов, Полякова, 2019).

В Даурии распространены так называемые спирейные харганаты (спирейники) (Беликович, Галанин, 2006), в которых ценозообразующая роль в кустарниковом пологе принадлежит видам спирей — *S. aquilegifolia* Pall. (доминантный вид) и *S. media* (постоянный вид). Подобные спирейные харганаты распространены на Алтае (*S. aquilegifolia*, *S. media*), в Тыве (*S. media*), Хакасии (*S. trilobata*), Монголии (*S. aquilegifolia*, *S. media*) и Китае (Беликович, Галанин, 2006). Ксерофитные кустарники *S. aquilegifolia* образуют петрофильные кустарниковые степи, которые являются редкими и их следует охранять (Зеленая книга Сибири..., 1996; Галанин, Беликович, 2006).

Часть площадей харганатов уничтожена рубками под топливо и последующим выпасом скота. Дегradированные харганаты отмечены в полосе 10 км вдоль границы с Монголией на всех склонах западных экспозиций (Беликович, Галанин, 2006). Постоянный выпас скота и пожары приводят к деградации ксерофитных зарослей спирей в горах Сибири. Например, таволго-абрикосовые и таволгоильмовые сообщества Забайкалья считаются редкими растительными сообществами и подлежат охране (Зеленая книга Сибири..., 1996). При снижении выпаса скота многие участки разнотравно-ковыльных степей восстанавливаются, интенсивно закустариваются, например, в Зауралье спирейной городчатой *S. crenata* L.

Чем выше генетическое разнообразие видов, обитающих как в ненарушенных, так и в сильно нарушенных средах, тем успешнее проходит адаптация, тем популяции наиболее способны эволюционировать в ответ на давление внешних факторов среды и с меньшей вероятностью исчезнут в случае изменения условий окружающей среды. Снижение генетического разнообразия популяций растений может нанести ущерб в целом растительному сообществу и негативно повлиять на другие виды растительного сообщества.

Вследствие этого генетические исследования по изучению изменчивости и популяционной струк-

туры видов очень важны и часто включаются в стратегии сохранения редких видов растений и растительных сообществ. Определение стратегий генетической устойчивости популяций *Spiraea* позволит разработать рекомендации по сохранению редких видов спирей и их сообществ.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ЛЕСНЫХ ВИДОВ *Spiraea*

Наибольшие площади ареала рода занимают лесные виды спирей, что связано с подавляющими территориями, занятыми лесами. Спирей в качестве подлеска встречаются в различных типах фитоценозов, где часто приурочены к окнам в древесном пологе, к полянам, образуя кустарниковые заросли.

Наиболее широко распространенными лесными видами являются спирея дубравколистная *Spiraea chamaedryfolia* L. и спирея средняя *S. media*. Эти виды растут в подлеске хвойных и мелколиственных (березовых, осиновых) лесов зеленомошного, травяного и кустарникового типов (Кудряшова, 2005).

Тип возобновления у лесных видов *Spiraea* может различаться в зависимости от конкретных занимаемых видами ценозов и общего проективного покрытия. В смешанных осиново-пихтовых лесах с общим проективным покрытием мелкотравьем до 40% *S. media* представлена исключительно в виде взрослых особей (Тищенко, 2010), полученных путем семенного возобновления, на протяжении нескольких поколений. Вегетативного (и явного семенного) подроста обнаружено не было.

В горных сосновых лесах с общим проективным покрытием из крупнотравья в 90–100% для *S. media* отмечается наличие взрослых особей (34.4%) и вегетативного подроста (65.6%) (Тищенко, 2010). Для другого лесного вида *S. chamaedryfolia* в горных сосновых лесах также наблюдается присутствие взрослых особей, около 55.4%, и вегетативного подроста, около 43.3%, и незначительная часть, около 1.3%, возобновляется в виде семенного подроста (Тищенко, 2010).

Следует отметить, что в зависимости от эколого-ценотических условий виды с широкой экологической амплитудой, такие как *S. chamaedryfolia* и *S. media*, произрастая в разных типах лесных фитоценозов, способны менять свои адаптивные стратегии. В смешанных осиново-пихтовых лесах, где для спирей отсутствуют преграды в виде густого разнотравья, преобладает перекрестное опыление и семенное размножение. А в условиях горных сосновых лесов у *S. media* и *S. chamaedryfolia* преобладает вегетативный тип возобновления, либо наблюдаются оба типа возобновления из-за подавления сомкнутым крупнотравьем семенного под-

роста, и поэтому сеянцы либо отсутствуют совсем, либо присутствуют в незначительном количестве.

Ксеногамия у лесных видов спирей почти всегда наблюдается для особей, приуроченных к окнам в древесном пологе, к полянам, вырубкам и местам бывших пожарищ, где достаточно света и насекомых-опылителей (жуки, шмели), тогда как под пологом леса кусты чаще находятся в угнетенном состоянии из-за отсутствия достаточного света. Такие особи воспроизводятся под пологом леса только благодаря способности к вегетативному размножению обильными корневыми отпрысками и/или ксилоризомами. Ксилоризомы — это специализированные побеги, которые возникают из спящих почек на подземных скелетных осях и способствуют формированию полицентрических систем с парциальными побегами и парциальными кустами.

Биоморфологическое разнообразие кустарников в популяции может быть представлено двумя группами: 1) с преобладанием компактных, моноцентрических биоморф и 2) с преобладанием рыхлых, полицентрических биоморф (Воронцова и др., 1977). Лесные виды *S. chamaedryfolia* и *S. media* имеют те и другие биоморфы, зависящие от занимаемой экологической ниши. Как правило, моноцентрические биоморфы (рис. 1) имеют вегетативно неподвижные или малоподвижные особи, в основном семенного происхождения, произрастающие чаще на освещенных местах. А полицентрические биоморфы (рис. 2) наблюдаются чаще в подлеске и образуются у вегетативно подвижных видов, которые возобновляются за счет корневых отпрысков и/или ксилоризом, которые у спирей бывают двух типов — эпи- и гипогенные.

Наличие моно- и полицентрических форм у спирей обуславливает поливариантность жизненных форм. У спирей встречаются такие моноцентрические формы, как деревце, аэроксильный кустарник и компактный геоксильный кустарник. Среди полицентрических биоморф для спирей характерны эпигеогенный геоксильный и гипогенно-геоксильный кустарники (Тищенко, 2010).

Для одного и того же вида спирей могут быть характерны как моноцентрические (деревце, аэроксильный кустарник), так и полицентрические (эпигеогенный геоксильный и гипогенно-геоксильный) морфы. Например, это наблюдается для *S. media*; в осиново-пихтовых лесах преобладают эпигеогенные геоксильные полицентрики, а в горных сосняках — гипогенно-геоксильные кустарники. Для *S. chamaedryfolia* более типичны гипогенно-геоксильные морфы и в меньшей степени — компактные геоксильные кусты (Тищенко, 2010).

Такие полиморфные виды лесных спирей, как *S. chamaedryfolia* и *S. media*, используют все имеющиеся экологические ниши в лесу наиболее пол-

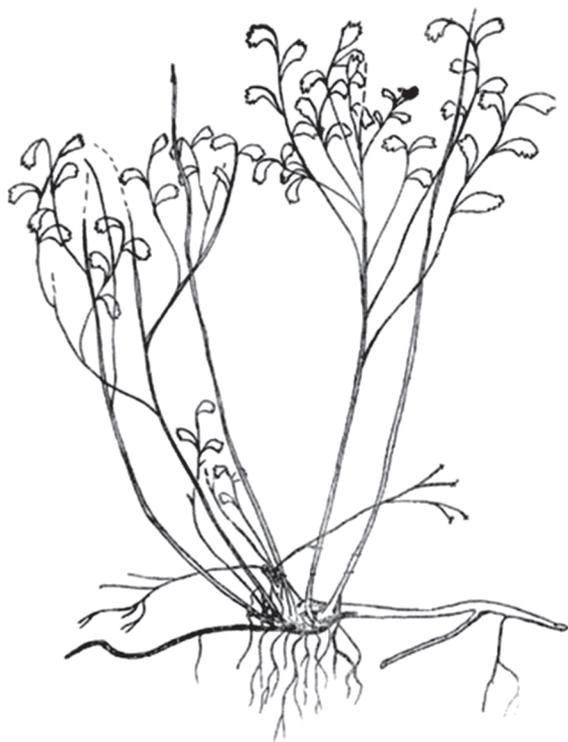


Рис. 1. Моноцентрическая биоморфа *Spiraea*.

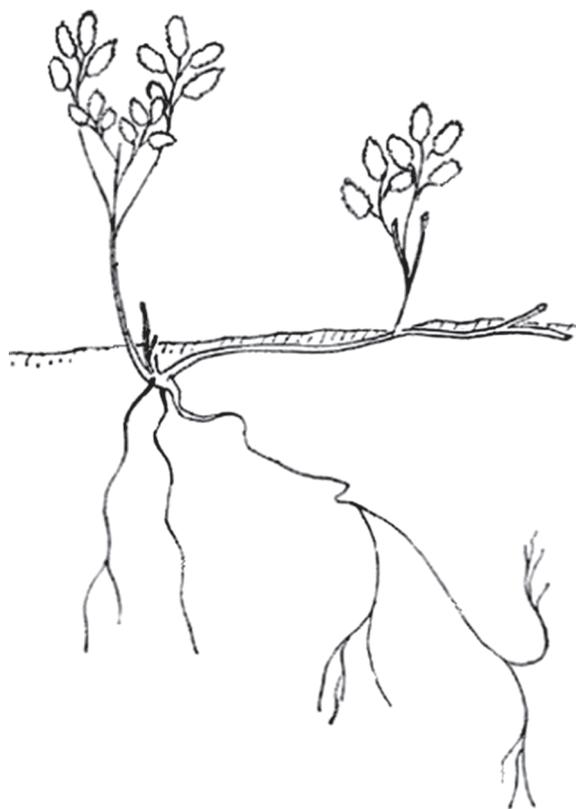


Рис. 2. Полицентрическая биоморфа *Spiraea*.

но. Так, например, в сосновых лесах в окнах древесного полога спиреи цветут и плодоносят, доминирует моноцентрический тип биоморф. Тогда как под пологом леса эти виды выглядят угнетенными, чаще сохраняются и возобновляются вегетативным способом, а генеративные экземпляры почти не встречаются. Преобладающие биоморфы под пологом леса – полицентрические, прослеживается тенденция к повышению вегетативной подвижности этих кустарников, благодаря которой спиреи часто выступают как доминанты и содоминанты молодых фитоценозов. Таким образом, устойчивость популяций спирей в значительной мере определяется их способностью быстро заполнять освобождающиеся ниши “своими” видами, способствуя, в конечном итоге, возвращению эдификаторов (Одум, 1986).

Устойчивость видов в фитоценозах определяется и способностью к самоподдержанию ценопопуляций, то есть к постоянному пополнению их онтогенетически молодым потомством (Тищенко, 2010). Поскольку семенное возобновление кустарников в лесных сообществах с развитым травяным ярусом затруднено, то в подлеске способны удерживаться особи, избегающие угнетающего воздействия травостоя и способные преодолеть его, а также выживающие за счет семенного возобновления. Это те кустарники, которые выходят из-под полога леса и являются вегетативно неподвиж-

ными или малоподвижными, и могут размножаться семенным путем на освещенных участках, свободных от травяного покрова.

Однако стратегия семенного возобновления не всегда обеспечивает устойчивое развитие кустарников подлеска. В сообществах с сомкнутым крупнотравьем вегетативно неподвижные виды не способны к самовозобновлению. Отсутствие некоторых возрастных групп свидетельствует о нарушении процессов возобновления из-за нерегулярного затрудненного прорастания семян в связи с недоразвитием зародыша. Особенно это актуально на границах экологических ареалов лесных видов спирей.

Возрастная структура ценопопуляций спирей связана напрямую с типом размножения. У вегетативно возобновляющихся кустарников спирей часто встречаются молодые нормальные неполночленные ценопопуляции, в которых преобладают ювенильные особи. Наблюдаемый нами характер возрастных спектров особей спирей в лесных сообществах свидетельствует об интенсивном процессе вегетативного возобновления, часто при отсутствии семенного. Подрост часто не достигает взрослого генеративного состояния. Преобладание иматурных и виргинильных групп в воз-

растном спектре *S. chamaedryfolia* и *S. media* свидетельствует о задержке развития на соответствующих этапах прегенеративного периода, что вызвано часто недостаточно благоприятными фитоценотическими (эколого-ценотическими) условиями. При улучшении условий освещенности, при выходе из-под полога леса, например, на вырубках, гарях, опушках, жизнеспособность особей спиреи повышается, и они достигают генеративного состояния.

Биологически устойчивые ценопопуляции, как правило, должны включать разнообразные возрастные спектры. Несмотря на отсутствие обилия генеративных морф под пологом леса, они пополняются различными возрастными особями за счет постоянно продолжающегося образовываться вегетативного потомства, и это способствует выживанию и устойчивости лесных видов спирей в различных типах лесных фитоценозов.

Наличие семенного потомства в ценопопуляциях лесных видов спирей обеспечивает генетическую изменчивость за счет рекомбинации генов и обновляет генетический материал популяции. Тем самым повышается доля наследственной изменчивости, которая определяет соответствующие реакции видов на изменчивые условия среды обитания (Грант, 1984).

Для видов подлеска с редким разнотравьем характерна стратегия преимущественно вегетативного возобновления, которая заключается в вегетативной подвижности кустарников, преобладании вегетативного возобновления над половым (семенным) и даже полном переходе к вегетативному возобновлению. Вегетативное потомство, являясь физиологически более сильным, обладает более высокими темпами роста и поэтому не испытывает фитоценотического угнетения со стороны травостоя. За счет этого вегетативно подвижные виды спирей получают преимущества в лесных сообществах и именно поэтому часто выступают доминантами. Преимущественно вегетативное возобновление связано с морфологической пластичностью этих видов и является адаптивной реакцией, направленной на самоподдержание ценопопуляций спирей в неоднородных эколого-фитоценологических условиях лесных сообществ. Ценопопуляции вегетативно подвижных видов чаще пространственно однородны даже в мозаичных по структуре лесах.

Восточноазиатский вид — спирея сливолистная, *Spiraea prunifolia* Siebold & Zucc., и форма этого вида *S. prunifolia* f. *simpliciflora* Nakai произрастают в субальпийских сообществах и в лесах у подножий гор. Размеры популяций варьируют от одного до десяти или более особей. Такие малые размеры природных популяций и высокая декоративность этого вида послужили основаниями для его сохранения, вид внесен в список охраняемых растений с 2000 г. Лесной службой Респуб-

ки Корея (Нух, 2009). В природных популяциях спиреи сливолистной выявлено наличие преимущественно вегетативного размножения с образованием клонов с инбредным потомством, а также несколько уникальных генотипов, образовавшихся в результате случайного скрещивания особей, произрастающих на удаленном расстоянии (Нух, 2009). Вероятно, пыльца у спирей неоднородно распространяется только на короткие расстояния от родительской особи. Выявленная межпопуляционная генетическая дифференциация спиреи сливолистной является продуктом низких уровней потока генов. Однако отдельно стоящие растения, отобранные на расстоянии 25 м друг от друга, имели различающиеся генотипы (Нух, 2009).

Основная проблема генетической устойчивости *S. prunifolia* f. *simpliciflora* состоит в продолжающемся разрушении и фрагментации среды обитания в результате строительства дорог и избыточных сборов растений для медицинских целей (Нух, 2009).

Таким образом, для лесных видов спирей характерно совмещение двух типов адаптивных стратегий, заключающееся в сочетании моноцентрических и полицентрических биоморфов и возобновлении смешанным путем — вегетативным и семенным, в зависимости от экологических условий.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ *Spiraea* СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ И СКАЛИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ

Степные и лесостепные виды *Spiraea* (*S. crenata*, *S. aquilegifolia*, *S. hypericifolia* L., *S. pubescens* Turcz.) образуют заросли кустарников в засушливых условиях в зоне луговых, горных и типичных степей, лесостепных зон и остепненных ценозов. Степные виды спирей часто играют ценозообразующую роль и выступают в качестве эдификаторов, доминантов и содоминантов в различных степных сообществах, а также образуют чистые флороценокомплексы — спирейники, водосборолистники (Иметхенова, 2008).

На юге ареала степные виды встречаются в аридных редколесьях Кавказа и проникают в зону пустынных степей. На севере по островам луговых степей *S. crenata* заходит в зону широколиственных лесов Западной Сибири. Могут выходить на опушки пойменных лесов, занимая прогибы на склонах разной крутизны и экспозиции в нижних и средних частях склонов, где более благоприятные условия увлажнения и более развитые почвы, а также протягиваются лентами по ложбинам — путям стока влаги (Кудряшова, 2005).

В южном Забайкалье и на юге Бурятии *S. aquilegifolia* встречается обильно на сильно каменистых малоразвитых почвах в кустарниковых и горных



Рис. 3. Генеративные особи *Spiraea hypericifolia* в Волгоградской обл., окр. пос. Гормаки, июль 2019 г. (фото Полякова К.М.).

степях, в сосновых, сосново-лиственничных, ильмовых лесах, занимая крутые открытые склоны и осыпи горной лесостепи юго-западной, южной и северо-западной экспозиции (Иметхенова, 2008; Бондаревич, Попова, 2014).

В даурских степях виды *S. pubescens* и *S. aquilegifolia* формируют кустарниковые заросли или встречаются в составе степных сообществ, образуя своеобразные кустарниковые степи — харганаты, наряду с другими видами древесных растений. Кусты *S. pubescens* чаще занимают пологие склоны или приурочены к крутым каменистым, с выходами скальных пород, склонам южной, юго-восточной и восточной экспозиций, а *S. aquilegifolia* — у подножьев склонов и по западинам (Галанин, Беликович, 2006).

Степные и скальные виды спирей обладают компактной формой куста, моноцентрическим типом биоморф, и по классификации Серебрякова (Серебряков, 1964) относятся к вегетативно-неподвижным кустарникам. Каменистые местообитания в условиях умеренного увлажнения обуславливают постоянство жизненной формы — геоксильный кустарник (Иметхенова, 2008).

Биоморфологические адаптации степных, лесостепных и скальных видов отличаются от опи-

санных выше адаптаций лесных видов. В условиях полной освещенности и отсутствия преград в виде густого травяного покрова (общее покрытие менее 60%) наблюдается высокая жизнеспособность спирей, встречаются все возрастные спектры, и почти все особи достигают генеративного состояния (рис. 3). Для степных видов спирей в условиях полной освещенности характерно возобновление преимущественно половым (семенным) путем в относительно однородных эколого-фитоценологических условиях степных сообществ.

Ценопопуляции из вегетативно неподвижных и малоподвижных особей степных видов спирей характеризуются одновременно пространственной однородностью и структурностью, состоят из клонов (или семей) с кустами семенного возобновления и близкородственных, инбредных особей, и имеют однородную генетическую структуру ценопопуляций в виде “пятен” (семей) (рис. 4).

Перекрестноопыляющиеся популяции степных видов спирей можно было бы рассматривать как панмиктические со свободным переопылением между особями в пределах популяции. Под действием естественного отбора в таких популяциях должна возникать генетически сбалансированная система разных генотипов — коадаптированных генотипов (Фадеева и др., 1980). Однако, следует отметить, что для степных видов *Spiraea* чаще наблюдается переопыление в пределах одного клона, представляющего собой группу близкородственных особей — потомков одних исходных прародительских форм. Хотя наличие панмиксии между разными клонами мы также не исключаем. В результате инбредных скрещиваний в пределах одного клона (семьи) происходит стабилизация гомозиготных генотипов.

Скальные виды *Spiraea* (*S. trilobata*, *S. elegans* Pojark., *S. dahurica* (Rupr.) Maxim., *S. alpina* Pall.), образующие заросли кустарников на открытых, хорошо освещенных местах в зоне остепненных и каменистых ценозов, являются также панмиктическими, размножаются преимущественно семенами (Khan et al., 2014).

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ *Spiraea* ВЛАЖНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

Виды *Spiraea* влажных мест обитаний (*S. salicifolia* L., *S. humilis* Pojark.) распространены преимущественно в речных долинах, на водоразделах, во увлажненных понижениях, также связанных с речной сетью, на местообитаниях с проточным увлажнением и хорошей аэрацией почвы (Кудряшова, 2005). Вид *S. salicifolia* приурочен к подзонам средне- и южно-таежных лесов равнинных и горных территорий, заходит по рекам в зону тундр и за-



Рис. 4. Клоновая (семейная) структура популяции *Spiraea hypericifolia* в Волгоградской обл., окр. пос. Гормаки, июль 2019 г. (фото Полякова К.М.).

байкальские степи. Вид *S. humilis* встречается также на вырубках и гарях лиственничников. Эти виды часто образуют кустарниковые заросли по долинам рек, в пойменных лесах, на травянистых болотах и заливных лугах.

Генетическая изменчивость и структура популяций российских видов влажных мест обитаний никем не изучалась, данные зарубежных исследователей демонстрируют сочетание разных репродуктивных стратегий для видов спирей с близкой морфологией и сходными условиями обитания, однако основной тип размножения — вегетативный, за счет корневых отпрысков и/или ксилоризом.

Изучение системы размножения близкого к *S. salicifolia* североамериканского вида спиреи широколистной *S. latifolia* (Aiton) Borkh. показало наличие в популяциях как полового, так и бесполого размножения. В результате аллогамии между особями с различными генотипами семена завязывались у 68% растений. Наблюдалась и автогамия, либо в пределах одного цветка, либо пылью с соседних цветков той же особи. В результате самоопыления завязывалось около 30% семян. Семена, развивающиеся при аллогамии, были намного крупнее, чем завязанные при автогамии. В популяциях этого вида также наблюдалось вегетативное размножение за счет корневищ и ксилоризом (Hall et al., 1974).

Наиболее тщательно изучена спирея виргинская, *Spiraea virginiana* Britton — североамериканский кустарник, встречающийся вдоль речных скал, размытых паводками берегов рек, на песчаных наносах, и находящийся под угрозой исчезновения из-за сокращения размеров популяций

(Anders, Murrell, 2001; Brzysky, 2010, 2011; Brzysky, Culley, 2013; Emery, 2014). Наиболее обильные заросли спиреи виргинская образует на влажных и болотистых берегах рек и ручьев, и лимитированные — на нарушенных каменистых берегах рек, где ограничена влажность (Emery, 2014).

Сначала предполагалось, что вегетативное размножение этого редкого вида является основной формой воспроизводства, а механизмы полового размножения были слабо понятны (Anders, Murrell, 2001). Постулировалось, что каждая популяция спиреи виргинской может быть индивидуальным генотипом, то есть отдельным клоном (Brzysky, 2010).

Изучение морфологии семян спиреи виргинской, собранных в природных популяциях, показало, что семена усыхают и, вероятно, стерильны, а зародыши недоразвиты (Anders, Murrell, 2001): либо семена вообще редко завязываются при самоопылении или перекрестном опылении особей одной популяции, либо количество жизнеспособных семян низкое, около 10.3%, при скрещивании особей из разных речных долин (Emery, 2014). Однако эксперименты в условиях интродукции показали, что перекрестное опыление и завязывание семян возможно у выращиваемых совместно особей из разных русел рек, что позволило предположить, что эти особи в природных условиях находятся на достаточно удаленном расстоянии друг от друга, поэтому исключает аллогамии (Anders, Murrell, 2001).

Генетический анализ тщательно отобранных образцов с кустарников только с вегетативными побегами и побегов с цветущих кустарников спиреи виргинской выявил множество генотипов

внутри речных систем, не относящихся к одной популяции, хотя в определенных речных бассейнах существует некоторая степень фенотипической однородности. Наблюдаемый полиморфизм может быть результатом груза мутаций, которые происходят при бесполом размножении. Четкой популяционной структуры у этих популяций спиреи виргинской обнаружено не было, отмечается наличие потока генов вдоль границ речных бассейнов, между бассейнами и/или руслами рек из-за их близости. Особи из сложных вторичных речных систем, изолированных и более удаленных друг от друга русел рек оказались более морфологически изменчивы, чем группы близкородственных особей из простых речных систем из соседних русел рек (Anders, Murrell, 2001).

Полученные результаты подтверждают, что в русле одной реки существует некоторая система взаимоотношений особей, а внутри вторичных бассейнов наблюдаются вынесенные по течению корневые отпрыски и/или ксилоризомы, происходящие от множества прародителей, и вызывающие таким образом наблюдаемое смешение фенотипов/генотипов (Anders, Murrell, 2001). Во время регулярных затоплений *S. virginiana* размножается вегетативно, раметы переносятся вниз по течению, где создаются новые клоны родительских форм или находятся созданные ранее (Emery, 2014).

Генетический анализ клонов спиреи виргинской внутри одного русла реки показал отсутствие генетически идентичных особей, то есть вегетативное размножение в пределах клона не подтвердилось. Все отдельные особи в пределах одного клона являлись близкородственными, полученными от инбредных скрещиваний семенного потомства, возобновленного из рядом упавших семян. Но эти отдельные особи в пределах одного клона часто не являются настоящими клонами одного растения (Anders, Murrell, 2001). Таким образом, гипотеза о наличии одного генотипа в пределах одного клона через вегетативное воспроизводство не верна, хотя не исключается возможность, что эти особи древние и поэтому могут быть генетически дивергентными клонами (Anders, Murrell, 2001). Тем не менее, возможно, субпопуляцию каждого речного стока нужно рассматривать как эволюционно значимую единицу в системе вида *S. virginiana* (Brzysky, 2011).

Дальнейшие исследования подтвердили, что популяции спиреи виргинской чаще воспроизводятся вегетативным путем (Brzysky, 2010, 2011; Emery, 2014), за счет корневых отпрысков и/или ксилоризом от особей популяций, расположенных выше по течению, которые формируют популяции вдоль рек ниже по течению (Brzysky, 2010, 2011). В зависимости от основного способа размножения (полового или вегетативного), популяции *S. virginiana* могут состоять из множества генотипов или

из нескольких локализованных генотипов. Коэффициент инбридинга показал репрезентативные значения, характерные для высокого уровня клонального распространения этого вида (Brzysky, 2011).

Несмотря на выявленную высокую клональную природу *S. virginiana*, этот вид может редко размножаться половым путем (аллогамия и автогамия) (Emery, 2014). Развитие индивидуальных рамет зависит от густоты соседствующих насаждений и/или степени покрытия, а также от доступа к свету. Однако прорастание семян спиреи виргинской в условиях прибрежных зон может быть проблематичным. В природных популяциях наблюдалось завязывание жизнеспособных семян (Emery, 2014), но сеянцы не развивались из-за проблем с прорастанием семян (Brzysky, Culley, 2013), вызрела только малая часть семян в некоторых щитковидных соплодиях (Emery, 2014). При этом созревание пыльцы никак не влияло на количество образованных семян (Emery, 2014), около 90% пыльцевых зерен спиреи виргинской из Огайо оказались жизнеспособными (Brzysky, Culley, 2013).

В целом популяции спиреи виргинской имеют низкие уровни генетической изменчивости из-за упомянутых маленьких размеров популяций и преобладания вегетативного размножения, частично из-за возведенных конструкций дамб, предотвращающих регулярные затопления, тем самым ограничивается обмен генетически более разнородными удаленными раметами внутри популяций (Brzysky, 2010). Популяции спиреи виргинской обычно устойчивы при наличии регулярных затоплений. Отсутствие частых затоплений (наводнений) ставит под угрозу исчезновения популяции спиреи виргинской (Brzysky, 2011), так как со стороны других древесных видов усиливается конкуренция за свет и другие экологические факторы (Emery, 2014).

Для восточноазиатского вида спиреи японской *S. japonica* L. и его разновидностей, произрастающих вдоль ручьев, рек, лесных опушек, обочин дорог, сукцессионных полей и линий электропередач, отмечается тенденция к инбридингу, особи этого вида могут легко размножаться клонально (Zhang et al., 2008). Также отмечается низкий уровень генетической изменчивости внутри популяций и высокая генетическая дифференциация между популяциями. Рассеивание семян из листовок спиреи японской, как и у других видов спирей, осуществляется за счет выброса и силы тяжести, редко с помощью ветра или животных. Поэтому расстояние, на которое семена распространяются, ограничено. Эксперименты по проращиванию семян спиреи японской показали низкую всхожесть (Zhang et al., 2008).

Для популяций другого североамериканского вида спиреи войлочной, *Spiraea tomentosa* L., произрастающего на открытых местах в заболоченных

лесах, на влажных лугах, пастбищах и на болотах (Salamun, 1951), приводятся данные о широком распространении у вида полового (семенного) размножения и низкого уровня клональности (Lorenz et al., 2021). Генетическое разнообразие *S. tomentosa* из Восточной Германии и западной части Польши, где этот кустарник натурализовался, оказалось высоким, сопоставимым с перекрестноскрещивающимися многолетними растениями. Однако особи спиреи войлочной, собранные на влажных лугах, показывали более низкое значение ожидаемой гетерозиготности (Lorenz et al., 2021), вероятно, за счет наличия близкородственных скрещиваний или вегетативного размножения. Обилие семян *S. tomentosa* указывает на наличие семенного размножения в качестве основного (Lorenz et al., 2021). Таким образом, вид *S. tomentosa* имеет репродуктивную стратегию семенного воспроизводства потомства.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМАХ *Spiraea*, ВЛИЯЮЩИЕ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ВИДОВ

Популяционная система оказывается тем устойчивее к различного рода внешним воздействиям, чем значительнее ее внутреннее генетическое разнообразие (Алтухов, 2003). На генетическое разнообразие особей в популяции влияет система их размножения (Emery, 2014). Привнесение пыльцы из другой популяции может увеличить генетическую изменчивость. С иной точки зрения, самоопыление (автогамия) или частое переопыление между близкородственными особями может привести к понижению генетического разнообразия внутри популяции и к инбридинговой депрессии, а, следовательно, к снижению завязывания семян, их жизнеспособности и всхожести (Lloyd, 1980; Linhart, Grant, 1996; Emery, 2014). Некоторые растения способны производить жизнеспособные семена через автогамию, что имеет преимущество для небольших популяций, когда занос пыльцы невозможен (Lloyd, 1980).

Генетическое разнообразие позволяет популяциям растений адаптироваться к избирательному действию факторов среды. На структуру популяций растений влияют многие факторы, такие как небольшой размер популяции, наличие вегетативного размножения и высокий уровень клональной изменчивости, антропогенная нагрузка и другие, что в итоге может привести к сокращению генетической изменчивости, а, следовательно, и к снижению генетической устойчивости популяций и видов в целом. В нарушенных местообитаниях или в неблагоприятных для вида условиях спиреи, как правило, переходят к вегетативному размножению и самоопылению, характеризуются клоновостью. При частичном восстановлении усло-

вий произрастания у образцов спиреи выявляется инбридинг, приводящий к понижению природного полиморфизма популяций (Poliakova et al., 2018).

На генетическую устойчивость (и изменчивость) вида также влияет его редкость (эндемизм) и малые размеры популяций, или, наоборот, циркумполярное распространение видов. Виды одного и того же рода с редким распространением чаще имеют низкие уровни генетической изменчивости из-за низкого ауткроссинга внутри малых и/или удаленных популяций по сравнению с широко распространенными видами (Gitzendanner, Soltis, 2000). Максимальная устойчивость во времени и в пространстве должна быть свойственна именно широко расселенному виду (Алтухов, 2003).

Виды с небольшими и изолированными популяциями могут иметь высокие уровни автогамии и инбридинга и, следовательно, сниженное или небольшое число семян. На такие популяции особенно негативно может повлиять хозяйственная деятельность человека (Emery, 2014).

В природных популяциях генотипическое и фенотипическое многообразие составляют потомки от разных способов воспроизведения и размножения, что определяет уровни наблюдаемой изменчивости в популяционной системе. Генетическая структура природной популяции зависит от соотношения способов размножения, поэтому тип популяции определяют по преобладающему способу размножения (Фадеева и др., 1980).

Для популяций различных видов *Spiraea* характерны три основных типа популяций: 1) панмиктическая, характерный тип размножения – половой (семенной), преимущественно перекрестное опыление (аллогамия), в том числе с близкородственными особями, то есть инбридинг в пределах клона или семьи; 2) клональная, характерный тип размножения – бесполой (вегетативный) за счет отделения корневых отпрысков и/или ксилоризом от родительской особи; 3) клонально-панмиктическая, сочетающая два или более типа размножения: половой (аллогамия, автогамия), бесполой (вегетативный: за счет отделения корневых отпрысков и/или ксилоризом от родительской особи).

Многие виды растений используют оба способа воспроизводства, половой и бесполой, отдавая предпочтение первому или второму в зависимости от экологических факторов (Linhart, Grant, 1996). Так, лесные виды спирей совмещают способность к половому и вегетативному размножению. Своеобразная (комплексная, сложная, составная) структура популяций отражает совмещение двух типов адаптивных биоморфологических стратегий и возобновление смешанным путем – вегетативным и семенным. Очевидно, что такое соотношение способов воспроизводства и размножения является наиболее стратегически верным для

лесных видов спирей. При сочетании разных способов размножения обеспечивается наибольшая генетическая устойчивость, которая заключается в оптимальном соотношении процессов изменчивости и стабилизации генотипов.

В панмиктических популяциях степных видов спирей преобладает перекрестное опыление, и подавляющая часть особей ксеногамны. Популяции степных видов спирей, несмотря на перекрестное опыление, часто обнаруживают высокий уровень гомозиготности; большинство ядерных микросателлитных локусов оказываются гомозиготными и мономорфными. Низкий уровень гетерозиготности в природных популяциях степных видов *Spiraea* свидетельствует о переопылении в пределах одного клона (семьи) и инбридинге. В результате инбредных скрещиваний в пределах одного клона, или семьи, происходит стабилизация гомозиготных генотипов. В популяциях, включающих клональные фрагменты скрещивания (раметы), обмен генетической информацией происходит с разной частотой. Клоны играют роль стабилизатора адаптивных генотипов (как гомозиготных, так и гетерозиготных), в зависимости от фертильности особей.

При длительном отсутствии семенного размножения клоны, размножаясь, генетически дифференцируются, и часто принимают на себя функции эволюционирующих местных популяций. Наличие семенного потомства в ценопопуляциях как лесных, так и степных видов спирей будет обеспечивать генетическую изменчивость за счет рекомбинации генов и обновлять генетический материал популяции (Фадеева и др., 1980). Семенное потомство обладает большей генетической изменчивостью и может лучше противостоять изменяющимся условиям среды или стихийным бедствиям (Lloyd, 1980). Семена, завязанные в результате перекрестного опыления, распространяясь, могут осваивать новые места обитания или производить новые комбинации генотипов и привносить их в удаленные популяции (Linhart, Grant, 1996).

Размножение клона, или семьи, происходит на основе митозов, без рекомбинации генетического материала (если только не встречаются соматические мутации), поэтому все потомки клона копируют генотип исходной родительской особи и идентичны с ней. В результате, в клоне одинаково успешно воспроизводятся как гомозиготные, так и гетерозиготные генотипы. Это является основной популяционной характеристикой клона, в котором могут быть закреплены разные генотипы, в том числе гетерозиготные. Можно сказать, что при вегетативном размножении происходит стабилизация адаптивных генотипов, как гомозиготных, так и гетерозиготных. Гомозиготные формы оказываются адаптивными, несмотря на то, что отбор в перекрестноопыляющихся популяциях стабилизи-

рует преимущественно гетерозиготные генотипы по большинству генов. В стабильных условиях среды вегетативное размножение может привести к появлению популяций, которые смогут наиболее эффективно использовать имеющиеся ресурсы (Linhart, Grant, 1996; Emery, 2014). Размер клонов популяций зависит от адаптивной ценности генотипа особей клона. Вегетативно подвижные особи лесных видов имеют однородную пространственную и генетическую структуру ценопопуляций.

Вегетативное размножение также имеет преимущество в популяциях, так как получение вегетативных побегов (корневых отпрысков и ксилоризом у спирей) менее затратно с энергетической точки зрения по сравнению с образованием цветков и семян (Emery, 2014). У автогамных особей видов *Spiraea* семена образуются в результате самоопыления, хотя эти растения способны и к перекрестному опылению при изменении условия освещения. Примером внутривидовой изменчивости по устойчивости также может служить недружность появления всходов спирей и увеличения сроков прорастания семян.

В качестве еще одной адаптивной стратегии некоторые виды рода *Spiraea* часто выбирают гибридизацию. Гибридизация между близкородственными видами спирей, как источник увеличения генетического разнообразия и генетической устойчивости имеющих тенденцию к инбридингу видов, обусловлена отсутствием морфогенетических препятствий для скрещивания и близостью местообитаний исходных видов. Виды рода *Spiraea*, как и многие другие представители розоцветных, могут образовывать большое число естественных межвидовых гибридов. Во многих районах, например, произрастает *S. pikovensis* Bess. — гибрид *S. crenata* L. × *S. media* (Коропачинский, Милютин, 2006). На Кавказе, в Закавказье и реже в других южных районах встречаются гибриды *S. crenata* × *S. hypericifolia* (Пояркова, 1939; Коропачинский, Милютин, 2006). В Сибири отмечены гибриды *S. aquilegifolia* × *S. media*; *S. aquilegifolia* × *S. alpina*; *S. aquilegifolia* × *S. dahurica*, *S. micropetala* Zbl. — гибрид *S. hypericifolia* × *S. media* (Пояркова, 1939; Положий, 1988; Коропачинский, Милютин, 2006; Иметхенова, 2008), *S. oxyodon* Zbl. — гибрид *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess. × *S. media* (Бице и др., 1983; Коропачинский, Милютин, 2006). На Дальнем Востоке обнаружены гибриды *S. elegans* × *S. ussuriensis* Pojark.; *S. betulifolia* Pall. × *S. salicifolia*; *S. betulifolia* × *S. beauverdiana* Schneid.; *S. sericea* Turcz. × *S. media* (Пояркова, 1939; Воробьев, 1968; Коропачинский, Милютин, 2006). В результате процессов гибридизации и постгибридного обособления популяции *Spiraea* оказываются более гетероморфными, в них чаще наблюдаются гетерозиготные особи, что ведет к значительной роли “дрейфа генов” и лучшей адаптации кустарников к различным биотопам.

Полиплоидия, как выбранная видами *Spiraea* адаптивная стратегия, также встречается нередко. За счет полиплоидии (предположительно разного происхождения) особи *Spiraea* могут выживать в экстремальных условиях. В роде *Spiraea* наблюдаются высокие уровни плоидности, которые являются более высокими по сравнению с другими покрытосеменными. Для рода характерно наличие полиплоидных форм, найдены диплоидные и тетраплоидные виды. Гексаплоиды и октоплоиды среди видов спиреи, вероятно, редки (Полякова, Муратова, 2015).

Полиплоидия, как правило, связана с выраженным вегетативным размножением (Herben et al., 2017). У лесного вида *S. media*, с преобладающим вегетативным размножением, проявляется внутривидовое варьирование числа хромосом. Разные популяции этого вида представлены несколькими, в том числе полиплоидными и анеуплоидными, отдельными цитотипами ($2n = 18, 24, 36$), сформировавшимися в результате цитогенетической нестабильности исходных автополиплоидов. Способность многих автополиплоидов среди *Spiraea* сочетать семенной и вегетативный типы размножения обеспечивает поддержание популяций внутри видов с разным уровнем плоидности. Подобное разнообразие цитотипов внутри одного вида часто наблюдается среди растений, размножающихся вегетативным путем.

Имеющиеся типы возобновления кустарников спирей и преобладающую систему размножения необходимо учитывать при сборе биологического материала для генетического анализа, для изучения генетической изменчивости и структуры популяций, иначе это может привести к искажению результатов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные виды рода *Spiraea* образуют клонально-панмиктические популяции и обладают стратегиями, характерными для данного типа популяций, сочетающими преимущества панмиктических и клональных популяций. В условиях полной освещенности и низкого общего проективного покрытия (ниже 60%) образуются панмиктические популяции лесных видов спирей с моноцентрическими, вегетативно неподвижными или малоподвижными биоморфами и с преобладанием полового размножения — аллогамии. В панмиктических популяциях лесных видов спирей отмечается наличие почти всех возрастных спектров. Под пологом леса и в условиях высокого общего проективного покрытия (выше 60%) образуются клональные популяции с полицентрическими биоморфами и вегетативным размножением за счет рамет корневых отпрысков и/или ксилоризом.

Преимущественное развитие биоморф полицентрического типа является одной из важных адаптаций этих кустарников к произрастанию в лесных фитоценозах. Вегетативно подвижные особи лесных видов спирей имеют однородную пространственную структуру ценопопуляций. Вегетативное возобновление спирей связано с морфологической пластичностью этих видов и является адаптивной реакцией, направленной на самоподдержание ценопопуляций в неоднородных эколого-фитоценологических условиях лесных сообществ.

Ценопопуляции из вегетативно неподвижных и малоподвижных особей лесных видов спирей характеризуются пространственной гетерогенностью с локализацией кустов семенного возобновления на участках леса с невыраженным травостоем. Природные популяции лесных видов спирей генетически устойчивы за счет сочетания разных форм возобновления. Виды спирей в разных типах лесных фитоценозов способны менять адаптивные стратегии в зависимости от эколого-ценотических условий. Уровни генетической изменчивости в популяциях лесных видов спирей могут быть от низкого до высокого.

Степные и скальные виды *Spiraea* образуют преимущественно панмиктические популяции, в которых преобладает перекрестное опыление, наблюдаются моноцентрические, вегетативно неподвижные биоморфы. Близкородственные скрещивания происходят как внутри одного клона, так и между клонами. Низкие уровни изменчивости могут наблюдаться из-за большого числа инбредных особей.

Виды спирей влажных мест обитаний образуют преимущественно клональные популяции, с полицентрическими биоморфами и вегетативным размножением за счет отделения корневых отпрысков и/или ксилоризом. Уровни изменчивости в таких популяциях могут быть низкими вследствие образования множества идентичных клонов или средними — за счет груза соматических мутаций, происходящих при бесполом размножении.

Для поддержания необходимой генетической устойчивости популяций необходимо оптимальное соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия в популяционной системе (Алтухов, 2003). Различные виды *Spiraea* поддерживают необходимую генетическую устойчивость популяций благодаря оптимальному соотношению инбридинга и аутбридинга. Такой баланс наблюдается в не нарушенных антропогенными воздействиями природных популяционных системах *Spiraea*.

Результаты генетических исследований видов *Spiraea* могут быть использованы для выявления популяций с ограниченной численностью и пополнения их генетического разнообразия за счет отбора изменчивых особей по всей популяции, которые могли бы поддерживать уровень варибельности

как при случайном скрещивании (Hedrick, 1998), так и для создания генетически репрезентативных резервов генетического материала (семена, черенки, пыльца, меристема) для восстановления вида в случае его исчезновения. Результаты по генетическому разнообразию популяций *Spiraea* необходимы также для управления их генетическими ресурсами *ex situ*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН № 0112-2019-0001.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Беликович А.В., Галанин А.В. Забайкальский харганат как тип растительности // Комаровские чтения. 2006. Вып. LII. С. 98–126.
- Бице М. Виды и гибриды рода Таволга (*Spiraea* L.) секции *Spiragia* Ser., культивируемые в Латвийской ССР / Ботанические сады Прибалтики. Охрана растений. Рига: Зинатне, 1977. С. 197–208.
- Бондаревич Е.А., Попова О.А. Особенности фитоценозов с участием *Melica virgata* Turcz. ex Trin. (Росаеae) Восточного Забайкалья в сравнении с сопредельными территориями // Turczaninowia. 2014. Т. 17 (4). С. 97–109. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.17.4.16>
- Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Определитель. Л.: Наука, 1968. 278 с.
- Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Егорова В.Н. и др. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 217 с.
- Галанин А.В., Беликович А.В. Даурия как подобласть Дауро-Маньчжурской ботанико-географической области // Комаровские чтения. 2006. Вып. LIII. С. 9–31.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Зеленая книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1996. 396 с.
- Иметхенова О.В. Особенности распространения *Spiraea aquilegifolia* Pallas в Селенгинском среднего-рье: Западное Забайкалье: Дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ: Бурятский гос. ун-т, 2008. 110 с.
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Акад. изд-во Гео, 2006. 223 с.
- Кудряшова Н.А. Биологические особенности декоративных кустарников рода *Spiraea* L. в условиях степной зоны Южного Урала: Дис. ... канд. биол. наук. Оренбург: Оренбург. гос. пед. ун-т, 2005. 148 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 325 с.
- Положий А.В. Род *Spiraea* L. – Таволга // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 8. С. 10–20.
- Полякова Т.А., Муратова Е.Н. Кариологическое исследование некоторых видов рода *Spiraea* (Rosaceae) флоры Дальнего Востока и Восточной Сибири // Раст. мир Азиатской России. 2015. № 2 (18). С. 23–26. <http://izdatgeo.ru/pdf/rast/2015-2/23.pdf>
- Полякова А.И. Род Спирея – *Spiraea* L. // Флора СССР. М.–Л.: Акад. наук СССР, 1939. Т. 9. С. 283–305.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Тищенко М.П. Адаптивные стратегии кустарников в лесных фитоценозах // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 4. С. 525–537.
- Фадеева Т.С., Соснихина С.П., Иркаева Н.М. Сравнительная генетика растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. 248 с.
- Ширманов М.В., Полякова Т.А. Редкие и охраняемые виды рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) России // Пробл. ботан. Южной Сибири и Монголии. 2019. Т. 19. № 2. С. 140–145. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2019096>
- Anders C.M., Murrell Z.E. Morphological, molecular, and biogeographical variation within the imperiled Virginia *Spiraea* // Castanea. 2001. V. 66. № 1–2. P. 24–41.
- Brzyski J.R. Isolation and characterization of microsatellite markers in the rare clonal plant, *Spiraea virginiana* (Rosaceae) // Am. J. Bot. 2010. P. e20–e22. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000008>
- Brzyski J.R. Genetic variation and clonal structure of the rare, riparian shrub *Spiraea virginiana* (Rosaceae) // Conserv. Genet. 2011. V. 12. P. 1323–1332.
- Brzyski J.R., Culley Th.M. Seed germination in the riparian zone: the case of the rare shrub, *Spiraea virginiana* (Rosaceae) // Castanea. 2013. V. 78. № 2. P. 87–94.
- Choi H.J., Eom H.S., Choi M.J. et al. Taxonomic review of *Spiraea chartacea* compared with its related species of section *Chamaedryon* in Korea // J. Asia-Pacific Biodiv. 2019. V. 12. P. 631–642. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2019.08.008>
- Emery K. Effects of open pollination, selfing, inbreeding, and outbreeding on seed set and variability in *Spiraea virginiana* Britton (Rosaceae) // J. Undergrad. Res. Univ. of North Carolina. 2014. P. 400–409.
- Gitzendanner M.A., Soltis P.S. Patterns of genetic variation in rare and widespread congeners // Am. J. Bot. 2000. V. 87. P. 783–792.
- Hall I.V., Murray R.A., Jackson L.P. The biology of Canadian weeds. 2. *Spiraea latifolia* // Can. J. Plant Sci. 1974. V. 54. P. 141–147.

- Hedrick P.W.* Maintenance of genetic polymorphism: spatial selection and self-fertilization // *Am. Nat.* 1998. V. 152. P. 145–150.
- Herben T., Suda J., Klimešová J.* Polyploid species rely on vegetative reproduction more than diploids: a re-examination of the old hypothesis // *Ann. Botan.* 2017. V. 120. P. 341–349.
- Huh M.K.* Genetic diversity and population structure of *Spiraea prunifolia* for. *simpliciflora* by inter-simple sequence repeats // *J. Life Sci.* 2009. V. 19. № 9. P. 1183–1189.
- Khan G., Zhang F., Gao Q. et al.* Isolation of 16 microsatellite markers for *Spiraea alpina* and *S. mongolica* (Rosaceae) of the Qinghai-Tibet Plateau // *Appl. Plant Sci.* 2014. V. 2 (1).
<https://doi.org/10.3732/apps.1300059>
- Linhart L.B., Grant M.C.* Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1996. V. 27. P. 237–277.
- Lloyd D.G.* Demographic factors and mating patterns in angiosperms // *Demography and evolution in plant population*. Berkeley, Los Angeles: Univ. of California Press, 1980. P. 67–88.
- Lorenz J., Heinrich R., Schneider A. et al.* Invasive populations of *Spiraea tomentosa* (Rosaceae) are genetically diverse but decline during succession in forest habitats // *Plant Biol.* 2021. V. 23. P. 749–759.
<https://doi.org/10.1111/plb.13275>
- Lu L., Crinan A.* *Spiraea* L. // *Flora of China, Pittosporaceae through Connaraceae* / Eds Z.Y. Wu, P.H. Raven. V. 9. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2003. P. 47–73.
- Poliakova T.A., Shatokhina A.V., Bondarenko G.N., Politov D.V.* Assessment of genetic diversity of some Siberian and Far Eastern the genus *Spiraea* (Rosaceae) by newly developed multiplex panels of nuclear SSR loci // *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii*. 2018. V. 22 (6). P. 654–659.
<https://doi.org/10.18699/VJ18.407>
- Salamun P.J.* A population study of the variation in the inflorescence of *Spiraea tomentosa* // *Rhodora*. 1951. V. 53 (636). P. 280–294.
- Zhang Zh., Du N., Pu Ch. et al.* Environmental heterogeneity decides bio-heterogeneity of the *Spiraea japonica* complex (Rosaceae) in China // *Australian J. Bot.* 2008. V. 56. P. 91–95.

Adaptive Strategies and Genetic Stability of Species of the Genus *Spiraea* (Rosaceae) in Natural Population Systems

T. A. Poliakova*

Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: tat-polyakova@yandex.ru

Adaptation of various *Spiraea* species to changing environmental conditions is associated with characteristic biomorphological and reproductive strategies. Forest species of the genus *Spiraea* form clonal-panmictic populations and have strategies combining the advantages of panmictic and clonal populations. Populations of these species are genetically stable due to a combination of different forms of renewal and the ability to change adaptive strategies. The levels of genetic variability in populations of forest *Spiraea* species can vary widely. Steppe and rocky *Spiraea* species form predominantly panmictic populations, in which cross-pollination prevails and monocentric biomorphs are observed. Closely related crosses occurring both within one clone and between clones cause low levels of variability. Species of *Spiraea* of moist habitats form mainly clonal populations, with polycentric biomorphs and vegetative reproduction due to root offspring and/or xyloporhiza, with low levels of variability due to the formation of identical clones or medium due to mutations. The results of genetic studies of *Spiraea* species can be used to identify populations in need of conservation, as well as to manage genetic resources *ex situ*.

Keywords: *Spiraea*, biomorphological adaptations, type of reproduction, crossing system, population structure, genetic stability