

Morphological and taxonomic analysis of the polymorphic complex *Spiraea betulifolia* – *Spiraea beauverdiana* in Russia

V.A. Kostikova^{1,2}, A.A. Kuznetsov², V.I. Troshkina¹, A.P. Belanova¹

¹Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch Russian Academy of Science
Zolotodolinskaya str., 101; 630090, Novosibirsk, Russia.

²Tomsk State University, 36 Lenin Ave., 634050, Tomsk, Russia

E-mail: serebryakova-va@yandex.ru

The authors have studied the diversity of genus *Spiraea* L., *Calospira* C. Coch section in terms of the morphological characters on the basis of 32 natural populations. The key has been made for the identification of species. Two species of *Calospira* section *spirea* grow in the Asian part of Russia (*S. betulifolia* Pall. and *S. beauverdiana* C.K. Schneid.), which most probably used to be two ecotypes of the same species some time ago. *S. betulifolia* Pall. subsp. *aemiliana* (C.K. Schneid.) H. Hara subspecies grows on the Islands in the Asian part of Russia (Sakhalin and the Kuril Islands). Its distinctive features are small round or spatulate (obovate) lamina and the absence of the inflorescence follicles pubescence, as well as a few metrical characteristics, the average values of which do not overlap with *S. betulifolia* and *S. beauverdiana* average values. This taxon has a trend towards stabilization of morphological characteristics, but has not yet sufficiently separated from *S. betulifolia*.

Key words: *Spiraea*, *S. betulifolia*, *S. beauverdiana*. *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*, morphology, taxonomy.

Морфологический и таксономический анализ полиморфного комплекса *Spiraea betulifolia* – *Spiraea beauverdiana* в России

В.А. Костикова^{1,2}, А.А. Кузнецов², В.И. Трошкина¹, А.П. Беланова¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия.

²Томский государственный университет, пр. Ленина, 36, г. Томск, 634050, Россия

E-mail: serebryakova-va@yandex.ru

Изучено разнообразие растений рода *Spiraea* L. секции *Calospira* C. Coch по количественным морфологическим признакам из 32 природных выборок. Сделан ключ для определения видов. На территории Азиатской России произрастает два вида спирей секции *Calospira* – *S. betulifolia* Pall. и *S. beauverdiana* C.K. Schneid., которые, вероятно, ранее представляли 2 экотипа одного вида. На островной части Азиатской России (о. Сахалин, Курильские острова) произрастает подвид *S. betulifolia* Pall. subsp. *aemiliana* (C.K. Schneid.) H. Hara. Отличительными признаками его являются мелкая округлая или лопатчатая (обратнойцевидная) листовая пластинка и отсутствие опушения веточек соцветия, а также ряд метрических признаков, средние значения которых не перекрываются со средними значениями *S. betulifolia* и *S. beauverdiana*. Этот таксон имеет тенденцию к стабилизации по морфологическим признакам, но достаточно ещё не отделился от *S. betulifolia*.

Ключевые слова: *Spiraea*, *S. betulifolia*, *S. beauverdiana*. *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*, морфология, таксономия.

Введение

Род *Spiraea* L. относится к подсемейству *Spiraeoideae* Agardh., представители которого высоко декоративны, имеют множество форм и сортов, медоносы, обладают биологической активностью и другими различными полезными свойствами [1, 2]. Объем рода *Spiraea* не определен из-за полиморфизма составляющих его видов и различной трактовки понятия о виде. Высокий уровень полиплоидизации и гибридизации играет очень важную роль в видообразовании в роде *Spiraea* [3, 4]. Исследования в области популяционной ботаники показывают, что различного рода таксономические проблемы успешно решаются на основе изучения изменчивости

морфологических признаков [5, 6]. Растения рода *Spiraea* L. секции *Calospira* C. Koch отличаются от всех остальных растений рода *Spiraea* соцветиями – цветки собраны в широкие щитковидные или овальные метёлки. Полиморфный цикл секции *Calospira* рассматривается некоторыми авторами как один вид – *S. betulifolia* Pall. [7]. Другие авторы приводят для этой секции от 2 до 4 видов [8, 9, 10, 11]. Н.Н. Цвелёв [12] в пределах секции указывает 3 вида и 2 нотовида гибридогенного происхождения. Для растений *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* C.K. Schneid., произрастающих на территории Дальнего Востока России (ДВР), характерна высокая пластичность морфологических признаков [8, 13, 14]. В местах совместного произрастания в Хабаровском крае, на Сахалине и в Республике Саха (Якутия) эти спиреи образуют целый ряд переходных форм. За пределами Азиатской России ареал *S. betulifolia* продолжается в Китай и Японию, а *S. beauverdiana* – Северную Америку [8]. Ранее при изучении изменчивости морфологических признаков нами было подтверждено, что *S. beauverdiana* отличается от *S. betulifolia* густым опушением цветоножек и листовок, изогнутым положением носика листовки. Видоспецифичен также качественный состав фенольных соединений в водно-этанольных экстрактах из листьев спирей, выявленный методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [15]. По количественным морфологическим признакам два исследуемых вида спирей секции *Calospira* не различимы. Единственный признак, который можно считать вспомогательным в диагностике спирей – «длина черешка», средние значения которого не перекрываются у исследуемых видов спирей [14]. Данное исследование является продолжением ранее начатой работы по комплексу близких видов рода *Spiraea* секции *Calospira* – *S. betulifolia* и *S. beauverdiana*. В настоящей работе будут рассмотрены другие близкие таксоны из этой секции и проведено сравнительное морфолого – таксономическое исследование данной группы растений в Российской части ареала.

Материалы и методы исследований

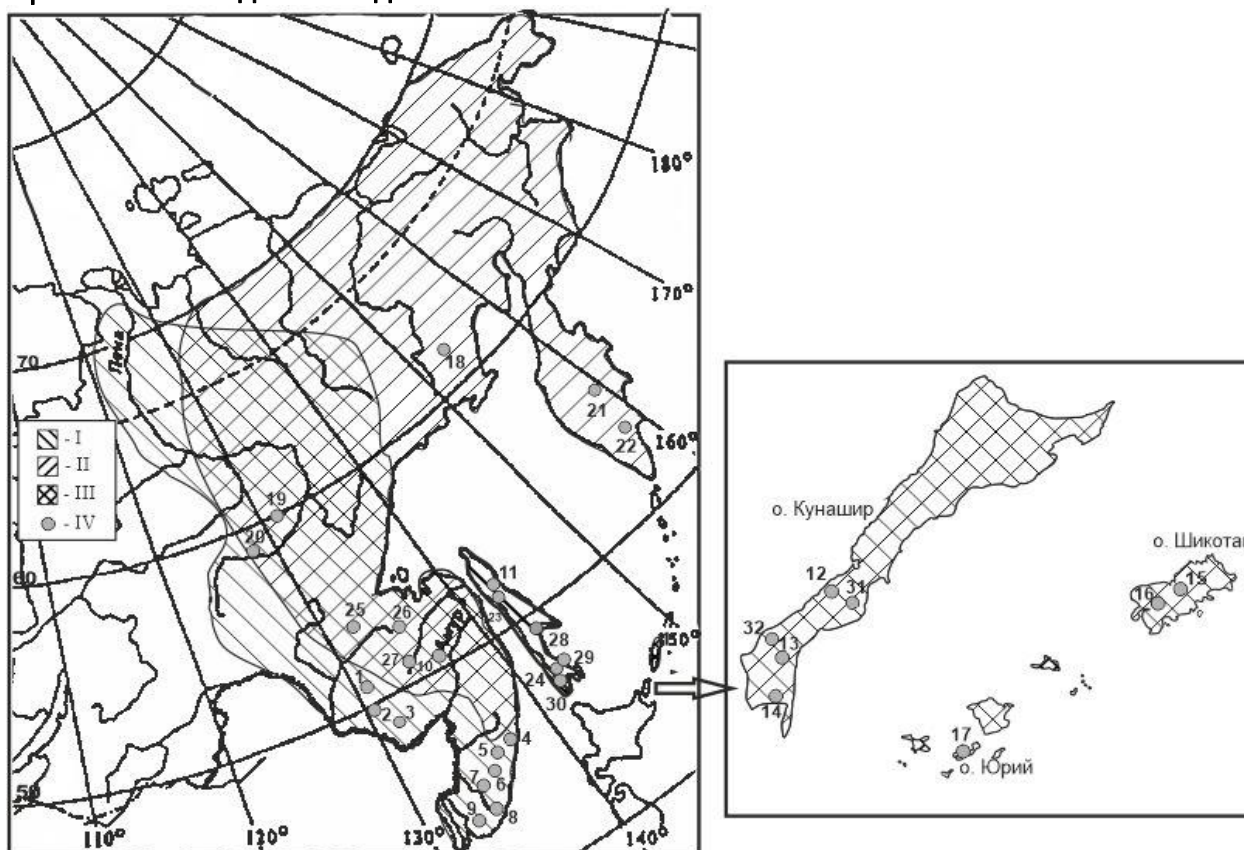


Рис. 1. Распространение спирей секции *Calospira* в Азиатской России [10, 11, 21]: I – *S. betulifolia*; II – *S. beauverdiana*; III – места совместного произрастания двух видов; IV – места сбора материала. Ценопопуляция (выборка): 1 – Амурская; 2 – Буреинская; 3 – Облученская; 4 – Тернейская; 5 – Дальнегорская; 6 – Ольгинская; 7 – Чугуевская; 8 – Лазовская; 9 – Шкотовская; 10 – Комсомольская; 11 – Сахалинская-Ногликская; 12 – Кунаширская; 13 – Курильская; 14 – Головинская; 15 – Анамская; 16 – Шикотанская; 17 – Юрьевская; 18 – Магаданская; 19 – Нимнырская; 20 – Беркакитская; 21 – Быстринская; 22 – Елизовская; 23 – Ногликская; 24 – Сахалинская; 25 – Селемджинская; 26 – Солнечная; 27 – Хабаровская; 28 – Забайкалецкая; 29 – Чеховская; 30 – Южно-Сахалинская; 31 – Кислая; 32 – Кипящая.

Fig. 1. Distribution of *Spiraea* of section *Calospira* in Asian Russia [10, 11, 21]: (I) *S. betulifolia*, (II) *S. beauverdiana*, (III) area of common vegetation of these two species, and (IV) the collecting sites: 1 – Amurskaya; 2 – Bureinskaya; 3 – Obluchenskaya; 4 – Terneyskaya; 5 – Dalnegorskaya; 6 – Olginskaya; 7 – Chuguyevskaya; 8 – Lazovskaya; 9 – Shkotovskaya; 10 – Komsomolskaya; 11 – Sakhalinskaya-Noglikskaya; 12 – Kunashirskaya; 13 – Kurilskaya; 14 – Golovninskaya; 15 – Anamskaya; 16 – Shikotanskaya; 17 – Yuryevskaya; 18 – Magadanskaya; 19 – Nimnyrskaya; 20 – Berkakitskaya; 21 – Bystrinskaya; 22 – Elizovskaya; 23 – Noglikskaya; 24 – Sakhalinskaya; 25 – Selemdzhinskaya; 26 – Solnechnaya; 27 – Khabarovskaya; 28 – Zabaykaletskaaya; 29 – Chekhovskaya; 30 – Yuzhno-Sakhalinskaya; 31 – Kislaya; 32 – Kipyashchaya.

На территории Азиатской России популяционный материал был собран в 2003–2017 гг. в Амурской, Магаданской, Сахалинской и Камчатской области, в Еврейской автономной области (ЕАО), в Хабаровском и Приморском крае и в Республике Якутия (рис. 1). При сборе материала учитывалась способность спирей к вегетативному размножению и, как следствие, образованию клональных потомств [16, 17, 18]. Материал был собран как из мест произрастания *S. betulifolia* (№№ 1–9), *S. beauverdiana* (№№ 18, 21–22), так и из точек совместного произрастания двух видов (№№ 10–17, 19, 20 и 23–30). Каждая из выборок представлена не менее чем 30 экземплярами. Все сборы проводились в июле–августе, во время созревания листовок.

Для исследования морфологической изменчивости нами были отобраны качественные и количественные признаки наиболее значимых в функциональном отношении органов – листовой пластинки, соцветий и стеблей. Систематика спирей построена исключительно на признаках листьев и генеративных органов, что подчеркивает устойчивость этих признаков в процессе эволюции.

Были изучены качественные признаки: цвет годичных побегов, опушение вегетативных и генеративных органов – нижней поверхности листовых пластинок, годичных побегов, пазушных почек, черешков, цветоножек, листовок. Для исследования амплитуды изменчивости морфологических признаков нами были отобраны морфометрические признаки, характеризующие форму листовой пластинки и соцветия: длина листовой пластинки (А), мм; ширина листовой пластинки, мм (В); листовой коэффициент – отношение ширины листовой пластинки к её длине (В/А); расстояние от основания листовой пластинки до самой широкой ее части, мм (D); отношение расстояния от основания листовой пластинки до самой широкой ее части к длине листа (D/А); верхний угол листа, град. (W); нижний угол листа, град. (Н); длина черешка, мм (I); длина почки, мм (P); отношение длины почки к длине черешка (P/I); длина соцветия, мм (F); ширина соцветия, мм (G); длина листовки (L) [19]. Форму листовой пластинки определяли по разработанным ранее критериям [20]. Математический анализ данных выполнен в ПСП Statistica 10.0 (StatSoft).

Результаты и их обсуждение

В предыдущем сообщении [14] показана изменчивость качественных морфологических признаков у *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* из ценопопуляций, произрастающих на территории Дальнего Востока России. На основании выявленных нами трёх качественных видоспецифичных признаков – степени опушения цветоножки, характера опушения листовки и положения носика листовки – сборы из Амурской, Буреинской, Облученской, Тернейской, Дальнегорской, Ольгинской, Чугуевской, Лазовской и Комсомольской ценопопуляций отнесены нами к *S. betulifolia*. Анализ качественных признаков у растений из новых выборок, собранных на территории Курильских островов, о. Сахалин, в Респ. Якутия и Приморском крае показал, что следующие выборки: Сахалинская-Ногликская, Кунаширская, Курильская, Головинская, Шикотанская, Анамская и Юрьевская следует относить также к *S. betulifolia*, так как все экземпляры имеют признаки, характерные для этого вида: голые, опушенные единично или редко цветоножки и листовки (табл. 1); носик листовки прямой и отклоняется в сторону дорсальной (спинной) части листовки и является как бы ее продолжением.

Выборки из Быстринской, Елизовской, Магаданской, Сахалинской популяций ранее нами отнесены к *S. beauverdiana*. Также по совокупности качественных признаков новые выборки Нимнырская, Беркакитская и Ногликская следует отнести к *S. beauverdiana*. Экземпляры из этих ценопопуляций имеют признаки, специфичные для *S. beauverdiana*: густое опушение цветоножек и листовок по всей поверхности (табл. 1); носик листовки изогнутый, наклоняется в сторону дорсальной части листовки и является явным продолжением вентральной (брюшной) части листовки. Экземпляры из Селемджинской, Солнечной, Хабаровской, Южно-Сахалинской, Забайкалецкой, Чеховской выборок невозможно однозначно отнести к тому или иному виду по качественным признакам. Вероятнее всего выборки включают два вида *S. betulifolia* и *S. beauverdiana*.

В полиморфном видовом комплексе *S. betulifolia* – *S. beauverdiana* некоторые исследователи выделяют ещё два вида. Главным отличительным признаком при выделении таксонов выступает форма листовой пластинки. При описании *S. beauverdiana* С.К. Schneider [22] выделил разновидность var. *stevenii* С.К. Schneid. с яйцевидно-эллиптическими листьями 1,8–2,7 см длиной и 1,1–1,8 см шириной. Позднее эту разновидность Р.А. Rydberg [23] возвел в ранг вида *S. stevenii* (С.К. Schneid.) Rydb. Ему последовали В.Н. Ворошилов [24], Л.Д. Уттал [25], Д.П. Воробьев [9], С.Я. Соколов и др. [26]. Н.Н. Цвелёв [12], обрабатывая систему спирей секции *Calospira*, предложил называть экземпляры с опушёнными веточками соцветий и эллиптическими листьями как *S. stevenii*, а с яйцевидной листовой пластинкой – нотовидом *S. x ajanensis* (С.К. Shneid.) Tzvelev, который мало чем отличим от *S. betulifolia*, кроме опушённых веточек соцветий. Предполагаемыми родителями этого нотовида автор считает *S. stevenii* и *S. betulifolia*, с голыми веточками соцветий и крупной яйцевидной листовой пластинкой. Изучение массового материала показало, что листовая пластинка *S. beauverdiana* чаще имеет эллиптическую форму (типичная, широко-эллиптическая) или яйцевидную (типичная или широко-яйцевидная), причём в одной популяции могут встречаться обе формы (табл. 2). Может превалировать эллиптическая как, например, в Магаданской, Нимнырской, Ногликской популяциях *S. beauverdiana*. Яйцевидная форма листовой пластинки преобладает у растений *S. beauverdiana* из Быстринской, Елизовской и Сахалинской выборок.

Таблица 1. Индивидуальная изменчивость опушения осей соцветий растений секции *Calospira* (% от общего числа образцов).






Table 1. Individual variability of pubescence of rhachis of *S. betulifolia* and *S. beauverdiana* (% from total number of samples)

№	Популяция	Балл опушения				
		0*	1*	2*	3*	4*
<i>S. betulifolia</i>						
1	Амурская	35	65	-	-	-
2	Буреинская	18	48	34	-	-
3	Облученская	75	21	4	-	-
4	Тернейская	1	99	-	-	-
5	Дальнегорская	-	60	40	-	-
6	Ольгинская	5	32	63	-	-
7	Чугуевская	-	4	96	-	-
8	Лазовская	100	-	-	-	-
9	Шкотовская	85	4	11	-	-
10	Комсомольская	39	37	24	-	-
11	Сахалинская-Ногликская	-	82	18	-	-
12	Кунаширская	-	100	-	-	-
13	Курильская	35	61	4	-	-
14	Головнинская	-	100	-	-	-
15	Анамская	42	58	-	-	-
16	Шикотанская	92	8	-	-	-
17	Юрьевская	-	100	-	-	-
<i>S. beauverdiana</i>						
18	Магаданская	-	-	-	37	63
19	Нимнырская	-	-	-	97	3
20	Беркакитская	-	-	-	100	-
21	Быстринская	-	-	-	24	76
22	Елизовская	-	-	-	12	88
23	Ногликская	-	-	-	100	-
24	Сахалинская	-	-	-	59	41
Выборки, включающие <i>S. betulifolia</i> и <i>S. beauverdiana</i>						
25	Селемджинская	3	18	3	24	52
26	Солнечная	-	17	39	41	3
27	Хабаровская	23	33	7	37	-
28	Забайкалецкая	-	47	35	18	-
29	Чеховская	-	-	9	91	-
30	Южно-Сахалинская	-	19	65	4	12
<i>S. betulifolia</i> subsp. <i>aemiliana</i>						
31	Кислая	14	86	-	-	-
32	Кипящая	13	42	45	-	-

Примечание: 0* – опушение отсутствует, 1* – единичное, 2* – редкое, 3* – густое, 4* – шерстистое; «-» – особи с таким опушением в ценопопуляции не обнаружены

Таблица 2. Индивидуальная изменчивость формы листовой пластинки растений рода *Spiraea* секции *Calospira* (% от общего числа образцов)

Table 2. Individual variability of the shape of lamina of the *Spiraea* genus, section *Calospira* (% from total number of samples)

№ Популяция		Форма листовой пластинки				
		Эллиптическая	Яйцевидная	Ромбовидная	Лопатчатая	Округлая
						
<i>S. betulifolia</i>						
1	Амурская	40	60	–	–	–
2	Буреинская	83	17	–	–	–
3	Облученская	–	100	–	–	–
4	Тернейская	100	–	–	–	–
5	Дальнегорская	85	5	–	10	–
6	Ольгинская	90	3	7	–	–
7	Чугуевская	91	9	–	–	–
8	Лазовская	26	72	2	–	–
9	Шкотовская	75	25	–	–	–
10	Комсомольская	40	60	–	–	–
11	Сахалинская-Ногликская	88	12	–	–	–
12	Кунаширская	33	–	17	50	–
13	Курильская	30	–	–	70	–
14	Головнинская	–	–	–	100	–
15	Анамская	25	–	–	75	–
16	Шикотанская	34	–	8	58	–
17	Юрьевская	–	–	33	67	–
<i>S. beauverdiana</i>						
18	Магаданская	69	31	–	–	–
19	Нимнырская	67	33	–	–	–
20	Беркакитская	50	50	–	–	–
21	Быстринская	40	60	–	–	–
22	Елизовская	12	88	–	–	–
23	Ногликская	82	18	–	–	–
24	Сахалинская	22	78	–	–	–
Выборки, включающие <i>S. betulifolia</i> и <i>S. beauverdiana</i>						
25	Селемджинская	87	13	–	–	–
26	Солнечная	40	60	–	–	–
27	Хабаровская	67	33	–	–	–
28	Забайкалецкая	35	53	–	12	–
29	Чеховская	46	26	–	13	15
30	Южно-Сахалинская	73	12	15	–	–
<i>S. betulifolia</i> subsp. <i>aemiliana</i>						
31	Кислая	–	–	–	14	86
32	Кипящая	–	–	–	10	90

Примечание: «–» – особи с такой формой листовой пластинки не обнаружены

Исследование формы листовой пластинки у *S. betulifolia* показало, что в популяциях также может превалировать либо эллиптическая – в Буреинской, Дальнегорской, Ольгинской, Чугуевской, Лозовской, Сахалинской-Ногликской популяциях *S. betulifolia*, либо яйцевидная форма листовой пластинки – у растений Амурской, Лазовской и Комсомольской выборок. В Тернейской популяции *S. betulifolia* встречаются экземпляры только с эллиптической формой листовой пластинки. Все растения Облученской популяции имеют яйцевидную форму листовой пластинки. В популяциях *S. betulifolia*, произрастающих на Курильских островах (Кунаширская, Курильская, Головинская, Шикотанская, Анамская и Юрьевская), растения имеют чаще лопатчатую (обратнойцевидную) форму листовой пластинки. Лопатчатая форма листовой пластинки также выявлена у небольшой части растений Дальнегорской выборки. Также у *S. betulifolia* встречается ромбовидная листовая пластинка в Ольгинской, Лазовской, Кунаширской, Шикотанской и Юрьевской популяциях, не выявленная у *S. beauverdiana*. Таким образом, выделение отдельного вида *S. stevenii*, а также таксона более низкого ранга с эллиптической формой листовой пластинки среди спирей секции *Calospira* считаем нецелесообразным, так как практически в каждой популяции встречаются растения с эллиптической и с яйцевидной листовой пластинкой.

Другой выделяемый некоторыми исследователями вид – *S. aemiliana* C.K. Schneid. имеет мелкие размеры и очень мелкую округлую листовую пластинку. C.K. Schneider [22] описал этот вид с высокогорий Хоккайдо, Япония. *S. aemiliana* как отдельный вид указывается В.Н. Ворошиловым [24, 27] во «Флоре Советского Дальнего Востока» и в «Определителе растений Советского Дальнего Востока». G. Koidzumi [28] придал этому виду ранг разновидности *S. betulifolia* Pall. var. *aemiliana* (C.K. Schneid.) Koidz., считая её синонимом *S. beauverdiana*. Этой же точки зрения придерживался J. Ohwi [29] во «Flora of Japan». H. Hara [30] перевел этот таксон в ранг подвида *Spiraea betulifolia* Pall. subsp. *aemiliana* (C.K. Schneid.) H. Hara. В.В. Якубов [11] отмечает, что на Южных Курильских островах довольно часто встречается форма *S. betulifolia* с мелкими монетковидными листьями, внешне похожая на близкий вид *S. beauverdiana*, но отличающаяся от неё совершенно голыми веточками соцветий. Низкорослые мелколистные, почти полностью лишённые опушения образцы *S. betulifolia* с о-ва Кунашир, по мнению Н.Н. Цвелёва [12] заслуживают ранга самостоятельного вида, который был обозначен им как новый вид *S. vorobjevii* Tzvelev. Растения с мелкой типичной округлой формой листовой пластинки мы обнаружили только в выборках Кислая, Кипящая и Чеховская (табл. 2). Такая листовая пластинка более нигде нами не выявлена. В Кислой и Кипящей выборках округлая форма листовой пластинки преобладает у растений, также здесь встречается сравнительно мелкая лопатчатая (обратнойцевидная) форма листовой пластинки. Растения этих выборок не отличаются по качественным признакам от *S. betulifolia* (табл. 1). Поэтому по форме листовой пластинки они отнесены нами в отдельный подвид *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*, который достаточно хорошо отличается мелкой округлой формой листовой пластинки. В Чеховской популяции мало растений имеют округлую листовую пластинку, преобладают в ней растения с эллиптической и яйцевидной листовой пластинкой. Возможно, эта популяция представлена тремя исследуемыми таксонами *S. betulifolia*, *S. beauverdiana* и *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*, так как по качественным морфологическим признакам в этой популяции выявлены все три таксона. Растения с опушёнными веточками соцветий и с обратнойцевидно-округлыми листьями длиной 1 см и шириной 0,8 см C.K. Schneider [22] обозначил как разновидность *S. beauverdiana* var. *typica* C.K. Schneid. Н.Н. Цвелёв [12] назвал их как нотовид *S. x beauverdiana* Schneid., указывая на гибридогенную природу этого таксона. Родителями данного нотовида он предполагает *S. stevenii* и *S. vorobjevii*. Исследования материалов гербария LE, MW, MNA, VLA, NS, TK показало, что *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* иногда имеет густое или шерстистое опушение цветоножек, характерное для *S. beauverdiana*. Скорее всего, такие экземпляры имеют гибридное происхождение между *S. beauverdiana* и *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*, что возможно мы можем наблюдать в Чеховской популяции.

Исследование распределения всех выборок спирей методом главных компонент показало, что *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* отличаются друг от друга (рис. 2). Наличие экземпляров, с переходными признаками из Селемджинской, Солнечной, Южно-Сахалинской, Забайкалецкой выборок, которые встречаются в местах совместного произрастания двух видов, не дают чёткого разделения на два вида, что говорит о продолжающихся процессах видообразования в этой группе растений. Растения из Хабаровской популяции распределились практически поровну между видами, и экземпляров с переходными признаками в этой популяции нами не обнаружено. Чеховская выборка практически вся представлена *S. beauverdiana*, за исключением некоторых экземпляров, приближающихся к *S. betulifolia* и *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*. Наличие чётких дискриминантных качественных признаков и присутствие переходных форм между двумя этими видами говорит также и о том, что возможно данные виды представляют собой разные экотипы одного вида [31]. *S. betulifolia* занимает равнинно-низкогорные лесные территории средних и южных областей Азиатской России. *S. beauverdiana* приобрела новые адаптационные признаки (густое опушение органов, тенденция к общему сокращению размеров растения), что позволило ей расселиться в более высокогорные (гольцовые) тундровые территории северной части ареала некогда существовавшего одного вида. В местах совместного произрастания эти виды нечётко отграничены друг от друга.

На рис. 2 видно, что экземпляры из Кислой и Кипящей выборок *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* образуют часть облака распределения видов в пространстве двух компонент по всем исследуемым морфологическим признакам, хотя чётких разграничений со *S. betulifolia* нет. Т.е. растения *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* имеют тенденцию к обособлению, но достаточно ещё не отделились по морфологическим признакам от *S. betulifolia*.

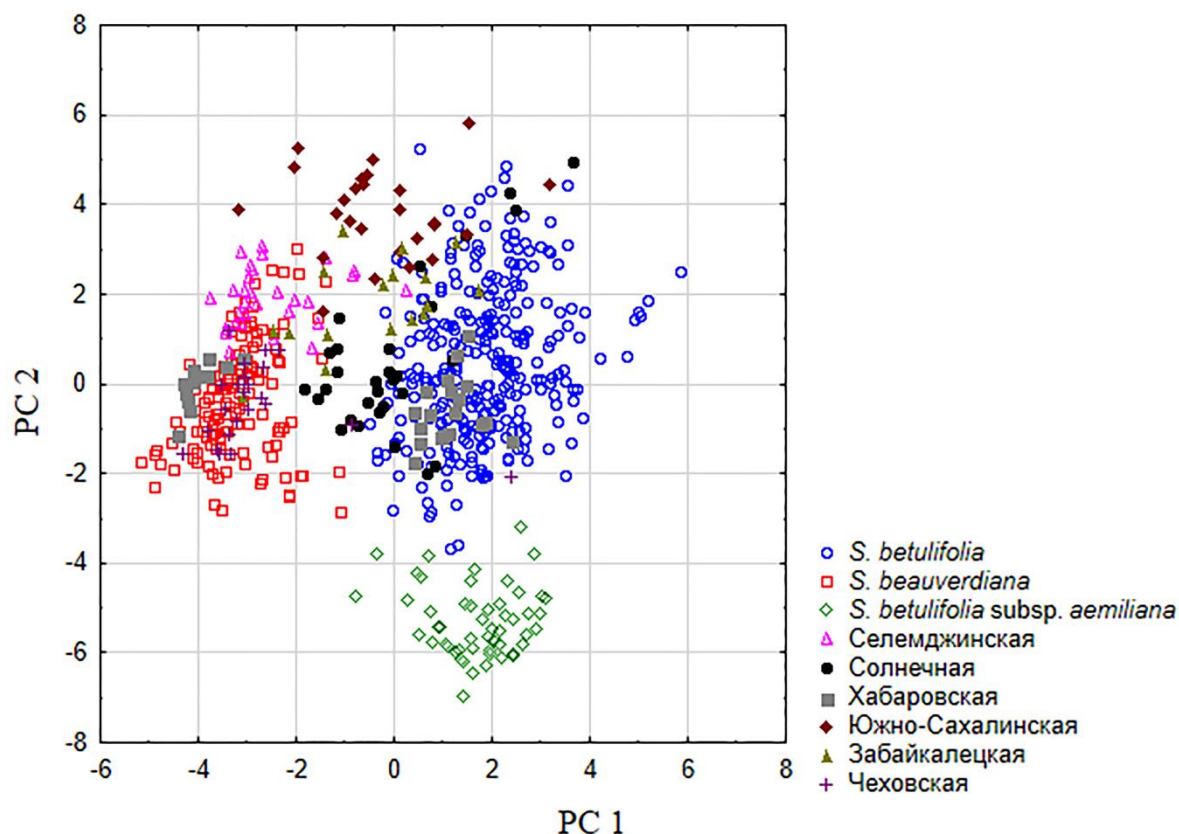


Рис. 2. Анализ выборок растений рода *Spiraea* секции *Calospira* методом главных компонент по морфологическим признакам.

Fig. 2. Analysis of populations of plants of the genus *Spiraea* of the *Calospira* section by the method of principal components analysis to morphological characters.

Кластерный анализ, проведённый по количественным признакам, разделил все выборки спирей на два больших кластера, причём чёткого распределения по видам нет (Рис. 3). В одну группу объединились практически все выборки *S. betulifolia*, имеющие средние и крупные листовые пластинки и соцветия. Сюда вошли популяции *S. betulifolia* – Буреинская, Чугуевская, Тернейская, Ольгинская, Комсомольская, Облученская, Шкотовская, Сахалинская-Ногликская, Дальнегорская, Курильская, Шикотанская, Кунаширская и Лазовская. В эту же группу входят выборки *S. beauverdiana* с о-ва Сахалин – Сахалинская и Ногликская, а также выборки с переходными признаками между *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* – Селемджинская, Солнечная, Забайкалецкая, Южно-Сахалинская.

Второй кластер объединяет выборки *S. beauverdiana* с мелкими листьями и соцветиями – Магаданская, Беркакитская, Быстринская, Елизовская, Нимнырская, а также, приближающиеся к *S. beauverdiana* по большинству параметров, выборки *S. betulifolia* – Амурская, Головинская, Анамская, Юрьевская. Сюда же входят выборки, включающие *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* – Хабаровская и Чеховская. По количественным признакам растения *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* из популяций Кислая и Кипящая вошли во вторую группу и ближе к популяциям, включающим *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* (Чеховская и Хабаровская), а также к *S. beauverdiana* (Нимнырская выборка).

Таблица 3. Изменчивость количественных признаков растений рода *Spiraea* секции *Calospira*.
Table 3. Variability of quantitative characters of plants of the genus *Spiraea* in the *Calospira* section.

Вид	Длина листа (А), мм	Ширина листа (В), мм	В/А	Расстояние от основания листа до самой его широкой части (D), мм	D/A	Верхний угол (W), °	Нижний угол (H), °
<i>S. betulifolia</i>	<u>16–92</u> 25,9–66,5	<u>9–55</u> 14,8–39,3	<u>0,2–1</u> 0,5–0,7	<u>6–55</u> 11–35,2	<u>0,3–0,8</u> 0,4–0,6	<u>26–85</u> 39–75,1	<u>20–83</u> 38,9–67,5
<i>S. beauverdiana</i>	<u>16–69</u> 24,5–53,2	<u>10–38</u> 14,6–33,2	<u>0,4–0,9</u> 0,5–0,7	<u>6–30</u> 11,3–24,6	<u>0,3–0,7</u> 0,4–0,5	<u>35–80</u> 48–66,2	<u>30–80</u> 50,2–67
<i>S. betulifolia</i> subsp. <i>aemiliana</i>	<u>12–30</u> 14,2–18,6	<u>8–25</u> 12,6–16	<u>0,6–1</u> 0,9–1	<u>5–15</u> 7,3–9,7	<u>0,4–0,7</u> 0,5	<u>50–85</u> 70,4–75,4	<u>42–85</u> 62,2–69,3
Вид	Длина черешка (I), мм	Длина пазушной почки (P), мм	P/I	Ширина соцветия (F), мм	Длина соцветия (G), мм	G/F	Длина листовки (L), мм
<i>S. betulifolia</i>	<u>1–8</u> 2,5–6	<u>1–6</u> 1–3	<u>0,2–1</u> 0,3–0,8	<u>10–90</u> 23,5–64,2	<u>8–85</u> 16–42,9	<u>0,3–1,5</u> 0,6–1	<u>2–5</u> 2,3–3,9
<i>S. beauverdiana</i>	<u>1–4</u> 1,6–3	<u>0,5–4</u> 0,8–2,8	<u>0,2–1</u> 0,4–0,9	<u>4–75</u> 11,8–48,7	<u>4–45</u> 8–27,6	<u>0,4–1,2</u> 0,7–0,8	<u>1–4</u> 2,1–3,3
<i>S. betulifolia</i> subsp. <i>aemiliana</i>	<u>1–4</u> 1,3–2,2	<u>1–2</u> 1,2–1,9	<u>0,5–1</u> 0,9–1	<u>10–42</u> 20,1–20,4	<u>7–30</u> 13,1–14,6	<u>0,5–1,3</u> 0,7–0,8	<u>1–4</u> 2,5–3,0

Отличительными признаками *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* являются: «Длина листа», «Расстояние от основания листа до самой широкой части листа» и «Длина черешка» (табл. 3). Средние значения этих признаков вообще не перекрываются со средними значениями *S. betulifolia* и *S. beauverdiana*. Размах признаков не такой большой как у двух других видов, минимальные значения признака ниже у *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*. Нижние пределы признака «Ширина листа» также меньше у *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*. Средние значения относительных признаков «В/А» и «P/I» наоборот выше у *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* и не пересекаются с другими видами, хотя лимит признаков полностью входит в амплитуду изменчивости *S. betulifolia*. Пределы признаков «Верхний и Нижний углы листовой пластинки» достаточно высокие, по сравнению с другими исследуемыми видами. Максимум признака «Нижний угол» у *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* выше, чем у других исследуемых видов. Возможно, такая вариация *S. betulifolia* с уменьшенными размерами и мелкими округлыми листьями развивается под действием сольфатарных полей, где большинство экологических факторов находятся в высокой степени напряжённости [32].

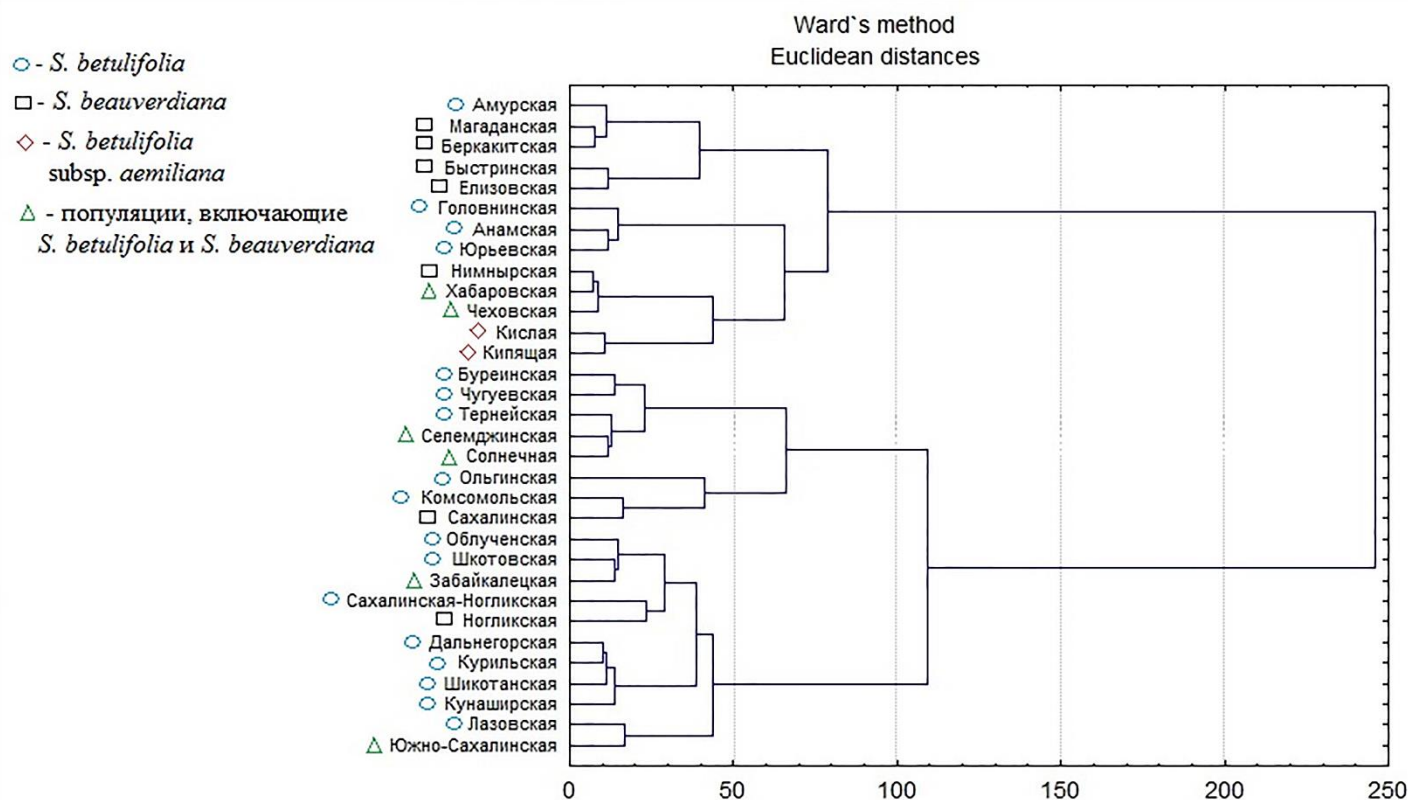


Рис. 3. Дендрограмма сходства ценопопуляций *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* по метрическим признакам.
Fig. 3. Dendrogram of the similarity of the populations of *S. betulifolia* and *S. beauverdiana* by metric characters.

Кроме этого, ранее был изучен размер генома исследуемых спирей и проведено хемотаксономическое исследование. Значения относительного содержания ДНК у спирей достоверно отличаются при высокой статистической значимости ($p < 0,001$). У *S. betulifolia* ($2C = 0,91$ и $1,01$ пикограмм) относительное содержание ДНК в два раза превышает значения у остальных видов. *S. beauverdiana* ($2C = 0,55$ и $0,57$ пикограмм) и *S. aemiliana* = *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* ($2C = 0,45$ и $0,48$ пикограмм) более близкие таксоны по содержанию ДНК [33]. Исследование межпопуляционной изменчивости спирей секции *Calospira* по составу фенольных соединений показало, что *S. betulifolia* отличается от *S. beauverdiana* содержанием рутина и авикулярина в водно-этанольных экстрактах из листьев. В листьях *S. beauverdiana* выявлены дополнительные компоненты, которые отсутствуют у *S. betulifolia*. По составу фенольных соединений образцы из популяций *S. aemiliana* = *S. betulifolia* subsp. *aemiliana* мало отличимые от *S. betulifolia*. Однако в листьях *S. aemiliana* содержится изокверцетрин, который отсутствует у *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* [34].

Таким образом, на основании проведенных исследований таксонов рода *Spiraea* секции *Calospira* на территории России следует выделять два вида *S. betulifolia* и *S. beauverdiana* и отдельный подвид *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*, который достаточно хорошо отличается мелкой округлой формой листовой пластинки. По другим качественным признакам этот подвид не отличается от *S. betulifolia*, а по количественным признакам приближается к *S. beauverdiana*.

На основании проведенных исследований приводим основную синонимику перечисленных выше таксонов рода *Spiraea* секции *Calospira* и ключ для их определения.

Spiraea betulifolia Pall. 1784 in Fl. Ross. 1(1): 33; ej 1789 in Fl. Ross. 1(1): 75; Поярк., 1939, во Фл. СССР 9: 288, s. str.; Ohwi, 1965, in Fl. Japan: 521, s. str.; Ворошилов, 1966, во Фл. Сов. Д. Востока: 249; Воробьев, 1968, Дикораст. дер. и куст. Д. Востока: 118; Ворошилов, 1982, в Опр. раст. Сов. Д. Востока: 337; Положий, 1988, во Фл. Сиб. 8: 14; Якубов, 1996, Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 8: 134, s. str.; Коропачинский, Встовская, 2012, Древ. раст. Аз. России: 384; Цвелев, 2008, в Нов. сист. высш. раст. 40: 80.

S. betulifolia Pall. subsp. *aemiliana* (C.K. Schneid.) H. Hara, 1951, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. ser. 3, Bot. 6: 77. ≡ *S. aemiliana* C.K. Schneid. 1905, Bull. Herb. Boiss. Ser. 2. T. 5(4): 347; Ворошилов, 1966, во Фл. Д. Вост.: 349; он же, 1982, в Опр. раст. Сов. Д. Востока: 336. ≡ *Spiraea betulifolia* var. *aemiliana* (C.K. Schneid.) Koidz., 1909, Bot. Mag. (Tokyo) 23: 166; Ohwi, 1965, in Fl. Japan: 521.

S. beauverdiana C.K. Schneid. 1905, in Bull. Herb. Boiss., 2 ser. 5: 348, incl. var.; Поярк., 1939, во Фл. СССР 9: 289; Ворошилов, 1966, во Фл. Сов. Д. Востока: 249; Воробьев, 1968, Дикораст. дер. и куст. Д. Востока: 120; Положий, 1988, во Фл. Сиб. 8: 12; Якубов, 1996, Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 8: 134; Цвелев, 2008, в Нов. сист. высш. раст. 40: 81, hybr.; Коропачинский, Встовская, 2012, Древ. раст. Аз. России: 383. ≡ *S. stevenii* (C.K. Schneid.) Rydb. 1908, in N. Amer. Fl. 22(3): 247; Ворошилов, 1966, во Фл. Сов. Д. Востока: 250; Воробьев, 1968, Дикораст. дер. и куст. Д. Востока: 120; Цвелев, 2008, в Нов. сист. высш. раст. 40: 80.

Ключ для определения таксонов секции *Calospira*

1. Цветоножки и листовки голые, либо с редким или единичным опушением, носик листовки прямой.....3
2. Цветоножки и листовки опушены густо или шерстисто, носик листовки изогнутый.....5
3. Длина черешка больше длины почки, листья яйцевидной, эллиптической, обратнойяцевидной или ромбовидной формы.....*S. betulifolia*
4. Длина черешка равна длине почки, листья мелкие округлой или обратнойяцевидной формы*S. betulifolia* subsp. *aemiliana*
5. Черешок по длине равен почке, листья эллиптической или яйцевидной формы.....*S. beauverdiana*

Заключение

Изучено разнообразие спирей секции *Calospira* по количественным и качественным морфологическим признакам из 32 природных выборок. Сделан ключ для определения видов. На территории Азиатской России произрастает два вида спирей секции *Calospira*, которые, вероятно, ранее представляли 2 экотипа одного вида. Отличаются эти виды наличием опушения у цветоножек и положением столбика листовки: *S. betulifolia* – имеет голые цветоножки и прямой столбик и *S. beauverdiana* – опушённые цветоножки и изогнутый столбик. *S. betulifolia* занимает равнинно-низкогорные лесные территории средних и южных областей Азиатской России. *S. beauverdiana* приобрела новые адаптационные признаки (густое опушение органов, тенденция к общему сокращению размеров растения), что позволило ей расселиться в более высокогорные (гольцовые) тундровые территории северной части ареала некогда существующего одного вида. В местах совместного произрастания эти виды нечётко отграничены друг от друга.

Детальное исследование морфологических признаков на массовом материале показало наличие постепенного перехода от яйцевидной листовой пластинки (типичная или широко-яйцевидная) к эллиптической (типичная, широко-эллиптическая) у *S. betulifolia* и *S. beauverdiana*, причём растения с такими формами листовых пластинок встречаются практически в каждой исследованной популяции спирей. На основании этого выделение

самостоятельного вида или разновидности *S. stevenii* с эллиптической формой листовой пластинки считаем нецелесообразным.

На островной части Азиатской России (о. Сахалин, Курильские острова) произрастает подвид *S. betulifolia* subsp. *aemiliana*. Отличительными признаками его является мелкая округлая или лопатчатая (обратнойцевидная) листовая пластинка и отсутствие опушения веточек соцветия, а также ряд метрических признаков, средние значения которых не перекрываются со средними значениями *S. betulifolia* и *S. beauverdiana*: «Длина листа», «Расстояние от основания листа до самой широкой части листа», «Длина черешка», относительные признаки «Отношение длины листовой пластинки к её ширине» и «отношение длины почки к длине черешка». Этот подвид имеет тенденцию к стабилизации по морфологическим признакам, но достаточно ещё не отделился от *S. betulifolia*.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 16-34-00106 мол_а .

References

1. Kostikova V.A. & Shaldaeva T.M. (2017). The Antioxidant Activity of the Russian Far East Representatives of the Genus *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.). Russian Journal of Bioorganic Chemistry, 43 (7), 100-104. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1068162017070081>
2. Bepalov V.G., Alexandrov V.A., Vysochina G.I., Kostikova V.A., Baranenko D.A. (2017). The inhibiting activity of meadowsweet extract on neurocarcinogenesis induced transplacentally in rats by ethylnitrosourea. Journal of Neuro-Oncology, 131, 3, 459-467. DOI <https://doi.org/10.1007/s11060-016-2323-6>
3. Sun B.-Y., Kim T.-J., Kim C.H. (1997). A biosystematics study on polyploidy populations of the genus *Spiraea* (Rosaceae) in Korea. J. Plant Biol., 40 (4), 291-297. DOI <https://doi.org/10.1007/BF03030463>
4. Zhang Z.-Y., Sun H., Gu Z.-J. (2002). Karyomorphological study of the *Spiraea japonica* complex (Rosaceae). Brittonia, 54 (3), 168-174. DOI [https://doi.org/10.1663/0007-196X\(2002\)054\[0168:KSOTSJJ2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0007-196X(2002)054[0168:KSOTSJJ2.0.CO;2)
5. Potemkin O.N. (2005). Ispolzovaniye priznaka opusheniye molodykh pobegov v diagnostike vidov roda *Picea* A. Dietr. Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal, 4, 615-623. (in Russian).
6. Kosachev P., Novikova V., Pfanzelt S., Schöngart S., Albach D. (2018). Morphometric study of hybridogenic species in Veronicasubgenus *Pseudolysimachium* (Plantaginaceae). Acta Biologica Sibirica, 4(2), 47-52. DOI: <https://doi.org/10.14258/abs.v4i2.4123>
7. Nedoluzhko V.A. (1995). Konspekt dendroflory Rossiyskogo Dalnego Vostoka. Vladivostok, 208 p. (in Russian).
8. Poyarkova A.I. (1939). Rod Spirea - *Spiraea* L. In Flora SSSR. Moscow-Leningrad. 283-305 (in Russian).
9. Vorobyev D.P. (1968). Dikorastushchiye derevia i kustarniki Dalnego Vostoka. Opredelitel. Leningrad, 278 p. (in Russian).
10. Polozhiy A.V. (1988). Rod *Spiraea* L. - Tavolga. In Flora Sibiri, 8, 10-20 (in Russian).
11. Yakubov V.V. (1996). Rod Tavolga - *Spiraea* L. In Sosudistyye rasteniya Sovetskogo Dalnego Vostoka. Sanct-Petersburg, 8, 130-136 (in Russian).
12. Tsvelev N.N. (2008). O vidakh spirei (*Spiraea* L., Rosaceae) sektsii *Calospira* C. Koch na Dalnem Vostoke Rossii. Novosti sistematiки vysshikh rasteniy, 40, 76-83 (in Russian).
13. Serebryakova V.A. (Kostikova V.A.), Polyakova T.A. (2010). Intraspecific variability of morphological characters of *Spiraea betulifolia* Pall. in Primorski region (Far East Russia). Ecology and diversity of forest ecosystems in the Asiatic part of Russia: proceedings of International Conference. Kostelec nad Cernymi lesy, Czech republic, 153-158.
14. Kostikova V.A., Polyakova T.A. (2014). Eco-Geographical Variability of *Spiraea betulifolia* Pall. and *S. beauverdiana* Schneid. on the Morphological and Biochemical Markers. Contemporary Problems of Ecology, 7, 315-323. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1995425514030081>
15. Kostikova V.A., Polyakova T.A. (2018). Morfologicheskaya i biokhimicheskaya izmenchivost rasteniy roda *Spiraea* L. sektsii *Calospira* C. Koch. v rossiyskoy chasti areala. Byulleten MOIP, 4, 50-65 (in Russian).
16. Salamun P.J. (1951). A population study of the variation in the inflorescence of *Spiraea tomentosa*. Rhodora, 53 (636), 280-294.
17. Anders C.M., Murrell Z.E. (2001). Morphological, molecular, and biogeographical variation within the Imperiled Virginia *Spiraea*. Castanea, 66 (1-2), 24-41.
18. Polyakova T.A. (2009). Izmenchivost morfologicheskikh priznakov i populyatsionnaya struktura *Spiraea ussuriensis* s.l. (Rosaceae). In Evolyutsionnaya i populyatsionnaya ekologiya (nazad v budushcheye): materialy konf. molodykh uchenykh. Ekaterinburg, 167-173 (in Russian).
19. Polyakova T.A. (2004). Vnutrividovaya izmenchivost dalnevostochnykh i sibirskikh vidov roda *Spiraea* L. Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk, 22 p. (in Russian).
20. Fedorov A.A. i dr. (1956). Atlas po opisatelnoy morfologii vysshikh rasteniy. List. Moscow-Leningrad., 312 p. (in Russian).
21. Koropachinskiy I.Yu. & Vstovskaya T.N. (2002). Drevesnyye rasteniya Aziatskoy Rossii. Novosibirsk, 707 p. (in Russian).
22. Schneider C.K. (1905). Uebersicht uber die spontanen Arten und Formen der Gattung *Spiraea* (Euspiraea). Bull. Herb. Boiss., 2, 5 (4), 335-350.
23. Rydberg P.A. (1908). Fam. Rosaceae. In North American Flora. Lancaster, 22(3), 239-300.

24. Voroshilov V.N. (1966). Flora sovetskogo Dalnego Vostoka. Moscow. 478 p. (in Russian).
25. Uttal L.J. (1973). The scientific name of the Alaska Spiraea. Bull. Torrey Bot. Club., 100(4), 236-237. DOI: <https://doi.org/10.2307/2484803>
26. Sokolov S.Ya., Svyazeva O.A., Kubli V.A. (1980). Arealy derevyev i kustarnikov SSSR: Grechishnyye-rozotsvetnyye. Leningrad. V. 2, 142 p. (in Russian).
27. Voroshilov V.N. (1982). Flora sovetskogo Dalnego Vostoka. Moscow. 672 p. (in Russian).
28. Koidzumi G. (1909). Notes on Japanese Rosaceae. Subfam. I. Spiraeoideae. Bot. Mag., 23, 165-168. DOI: https://doi.org/10.15281/jplantres1887.23.272_165
29. Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington, 1067 p.
30. Hara H. (1952). *Spiraea betulifolia* Pall. subsp. *aemiliana* (C.K. Schneid.) H. Hara. J. Fac. Sci. Univ., 3(6), 77.
31. Svyazeva O.A. (1967). Rasprostraneniye drevesnykh rozotsvetnykh v SSSR (v osobennosti na primere roda *Spiraea*). Thesis of Doctoral Dissertation. Leningrad. 23 p. (in Russian).
32. Vatserionova E.O., Kopanina A.V. (2016). Osobennosti struktury molodykh stebly *Spiraea beauverdiana* v usloviyakh solfatarnykh poley kaldery vulkana Golovnina. ostrov Kunashir. Byulleten Botanicheskogo sada-instituta, 15, 8-10. (in Russian).
33. Kostikova V.A., Voronkova M.S., Banaev E.V., Polyakova T.A. (2018). The estimation of relative DNA content in the genus *Spiraea* L., section *Calospira* C. Koch. Botanica Pacifica, 7(1), 93-96. DOI: <https://doi.org/10.17581/bp.2018.07114>
34. Kostikova V.A. Raznoobraziye rasteniy roda *Spiraea* L. sektsii *Calospira* C. Koch po sostavu fenolnykh soyedineniy. Proceed. Int. Conf. dedicated to 100-years prof. A.V. Polozhiy. Tomsk: Izdatelskiy dom Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. 2017, 160-161. DOI: <https://doi.org/10.17223/9785946216371/53>.

Citation:

Kostikova V.A., Kuznetsov A.A., Troshkina V.I., Belanova A.P. (2019). Morphological and taxonomic analysis of the polymorphic complex *Spiraea betulifolia* – *Spiraea beauverdiana* in Russia. *Acta Biologica Sibirica*, 5 (3), 22-32.

Submitted: 10.04.2019. **Accepted:** 24.06.2019

crossref <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v5.i3.6353>



© 2019 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).